

文章编号: 1674-5566(2024)02-0433-11

DOI: 10.12024/jsou.20230304109

三门湾及邻近海域百陶箭虫和肥胖箭虫时空共存关系初探

杨杰青¹, 晁敏¹, 史赞荣¹, 张冬融², 周进¹

(1. 中国水产科学研究院东海水产研究所 农业农村部东海渔业资源开发利用重点实验室, 上海 200090; 2. 自然资源部第二海洋研究所 工程海洋学重点实验室, 浙江 杭州 310012)

摘要: 群落内近缘物种如何共存是群落生态学的核心研究内容之一, 三门湾及邻近海域百陶箭虫和肥胖箭虫的共存格局仍未知。为阐明三门湾及邻近海域百陶箭虫和肥胖箭虫共存关系, 根据三门湾及邻近海域百陶箭虫、肥胖箭虫及环境调查数据, 利用广义加性模型(GAMs)分析了百陶箭虫、肥胖箭虫与环境因子之间的关系, 同时利用零模型检验了百陶箭虫和肥胖箭虫之间的共存格局。结果表明: 百陶箭虫分布与温度、桡足类密度和浮游植物密度显著相关, 肥胖箭虫与温度、桡足类密度、水深和盐度显著相关。百陶箭虫和肥胖箭虫间四季Pianka实测值与模拟值之间的差异不显著, 表明百陶箭虫和肥胖箭虫之间呈随机分布状态, 竞争作用和生境过滤作用共同制约二者的分布。此外, 百陶箭虫和肥胖箭虫在时间和空间上发生了生态位的分化, 而食物组成是否具有差异仍需进一步研究。

关键词: 浮游动物; 百陶箭虫; 肥胖箭虫; 三门湾; 共存关系

中图分类号: Q 178.1 **文献标志码:** A

近年来, 群落内近缘物种之间如何共存已成为群落生态学研究的核心内容之一^[1]。目前有关群落内物种共存机制的主流学说主要有中性理论学说和生态位学说, 而生态位学说又包括生态位分化学说和生境过滤学说^[2]。中性理论学说认为群落中的个体在生态学上是完全等价的, 物种具有相同的出生率、死亡率和迁移率, 群落构建是随机的^[3]; 生态位分化学说认为群落内物种因竞争而出现的生态位分化是促使物种共存的重要因素^[4]; 生境过滤学说则认为某一个生态系统中仅适应该栖息生境物种的生存, 物种是否可利用该生境由环境状况决定^[5-7]。

目前, 有关群落内近缘物种共存关系的研究主要集中在陆地生态学中^[8-13], 而关于海洋生态学群落的共存关系主要集中在鱼类、虾类等研究上^[14-17], 而关于浮游动物群落内近缘物种共存关系的研究较少。有关三门湾及邻近海域浮游动物的研究已有大量的报道(如群落结构^[18-20]、优势

种生态位^[21]等), 然而对于群落内近缘物种之间共存关系如何仍旧未知。毛颚类在三门湾及邻近海域浮游动物群落中占有重要地位, 浮游动物优势种中经常出现毛颚类。该海域的毛颚类主要有百陶箭虫(*Sagitta bedoti*)、肥胖箭虫(*S. enflata*)、拿卡箭虫(*S. nagae*)、粗壮箭虫(*S. robusta*)和小型箭虫(*S. neglecta*)等^[18-21], 常出现的优势种以百陶箭虫和肥胖箭虫居多^[18, 21]。百陶箭虫和肥胖箭虫作为箭虫的两个近缘物种, 主要以桡足类和其他浮游动物为食^[22-23], 与高营养级捕食者(水母、幼鱼等)竞争摄食饵料, 因此二者之间的变化或共存关系将对浮游动物生态系统具有一定的影响。

本研究根据三门湾及邻近海域的百陶箭虫、肥胖箭虫及环境调查数据, 利用GAMs模型构建百陶箭虫、肥胖箭虫与环境因子的关系, 利用零模型分析百陶箭虫和肥胖箭虫之间的共存关系, 以期从群落生态学物种共存的角度阐明百陶箭

收稿日期: 2023-03-03 修回日期: 2023-09-06

基金项目: 中国水产科学研究院东海渔业水域生态环境监测与修复创新团队项目(2020TD14); 国家重点基础研究发展计划(2010CB429005)

作者简介: 杨杰青(1990—), 男, 助理研究员, 研究方向为渔业生态学与环境保护。E-mail: 513118751@qq.com

通信作者: 周进, E-mail: zhou_jin@foxmail.com

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

虫和肥胖箭虫的共存关系。

1 材料与方法

1.1 调查时间及站位

调查范围为三门湾及邻近海域,调查时间为2019年8月(夏季)、2019年11月(秋季)、2020年4月(春季)、2020年12月(冬季),共设置29个调查站位(图1),调查站位的水深为2.5~26.5 m,平均水深为9.8 m。

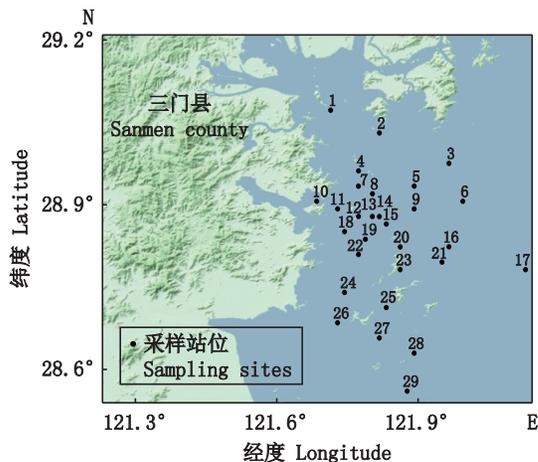


图1 采样站位图

Fig. 1 Map of the sampling sites

1.2 样品采集与分析

浮游动物和浮游植物样品采集与分析方法按《海洋调查规范》(GB/T12763.6—2007)进行,采用浅水 I 型浮游动物网(网口内径 50 cm,网长 145 cm,网目 0.505 mm)和浅水 III 型浮游植物网(网口内径 37 cm,网长 140 cm,网目 0.077 mm),由底层至表层进行垂直拖网一次,采集后的样品立即用甲醛溶液固定至终体积分数为 5%,带回实验室在 Olympus 体视显微镜(SZX-16)和 Olympus 生物医药显微镜(DMLB)下分析鉴定其种类、个数等。Speedtech 手持式 SM-5A 型测深仪测量水深,用 0.45 μm 微孔滤膜抽滤海水并用丙酮法测定叶绿素 a,其他环境参数如温度、盐度、pH、溶解氧根据《海洋调查规范》(GB/T12763.4—2007)分层采样并采用 YSI plus 型水质分析仪现场测定,浊度采用 WZT-3A 型浊度仪现场测定,分层采样的指标最终取平均值计入分析模型。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 丰度

丰度利用采样时的滤水体积,以每立方米水

体中的个数来表示,单位为 ind./m³。

1.3.2 GAMs 模型

采用广义加性模型 (Generalized additive models, GAMs) 分析箭虫与环境因子的关系。

$$\ln(a+1) = X_H + X_T + X_S + X_{pH} + X_{DO} + X_{TT} + X_Y + X_{FZ} + X_{RZ} + \varepsilon \quad (1)$$

式中: a 为箭虫丰度数据,作响应变量; X_H 为水深; X_T 为温度; X_S 为盐度; X_{pH} 为酸碱值; X_{DO} 为溶解氧; X_{TT} 为浊度; X_Y 为叶绿素 a 质量浓度; X_{FZ} 为浮游植物密度; X_{RZ} 为桡足类密度; 环境因子作为解释变量; ε 为随机变量; 箭虫丰度数据经对数转化,连接函数为 link。

基于 GAMs 模型对箭虫丰度与环境因子之间的关系进行分析,筛选与箭虫显著相关的环境因子进入 GAMs 分析模型,与百陶箭虫显著相关的环境因子主要有温度 (X_T)、桡足类密度 (X_{RZ}) 和浮游植物密度 (X_{FZ}),与肥胖箭虫显著相关的环境因子主要有水深 (X_H)、温度 (X_T)、盐度 (X_S) 和桡足类密度 (X_{RZ})。对模型进行赤池信息准则 (Akaike information criterion, AIC) 检验, AIC 值越小说明拟合效果越好,显著水平定为 $P < 0.05$ 。

1.3.3 零模型

零模型是基于生态位理论,可较好地解释物种或群落共存格局的分析方法^[24],其原理是将实测值与基于生态位随机理论构建丰度计算得到的模拟值进行比较,来确定物种或群落的共存格局。生态位模型的基础是以 Pianka 多样性指数为分析方法,采用 Pianka 指数评估群落的重叠程度。若群落物种格局为竞争关系主导时,实测值应小于模拟值 ($P < 0.05$); 当群落物种由生境过滤作用占主导时,实测值应大于模拟值 ($P < 0.05$); 当群落物种之间呈随机分布格局时 (竞争作用和生境过滤作用共同制约), 实测值与模拟值之间差异不显著 ($P > 0.05$)。计算采用 R 软件的 spaa 软件包实现,所有显著性水平为 $P < 0.05$ 。Pianka 多样性指数计算公式:

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2}} \quad (2)$$

式中: O_{jk} 为 Pianka 指数 (O_{jk} 介于 0~1); P_{ij} 和 P_{ik} 分别为物种 j 和物种 k 在 i 站位的丰度与总丰度的比值^[16]。

1.3.4 非度量多维标度分析

非度量多维标度分析 (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) 是一种

mensional scaling analysis)作为排序方法的一种,可通过尽可能少的排序轴展示不同种类之间的相对关系,本研究采用PRIMER5对夏季浮游动物的优势种进行了非度量多维标度分析,用于探讨箭虫与其他优势种之间的分布关系。

2 结果

2.1 环境与生物参数

三门湾及邻近海域主要环境参数见表1。温度和盐度均值夏季最高,冬季最低。各季节水深均值基本一致。浮游植物密度和桡足类密度季节差异较大,其中浮游植物密度均值夏季最高,春季最低;桡足类密度均值春季最高,冬季最低。

调查区域内,四季均能调查到百陶箭虫和肥胖箭虫,但二者之间丰度存在一定的差异。夏季百陶箭虫和肥胖箭虫的出现频率和平均密度最高(表2),肥胖箭虫的变化范围要高于百陶箭虫。此外,春季、秋季和冬季百陶箭虫出现频率和平均密度高于肥胖箭虫。

2.2 GAMs分析

基于GAMs模型的百陶箭虫和肥胖箭虫与环境因子之间关系结果显示,所分析的环境因子中(水深、浊度、温度、盐度、pH、溶解氧、叶绿素a、浮

游植物密度、桡足类密度),百陶箭虫与温度(X_T)、桡足类密度(X_{RZ})、浮游植物密度(X_{FZ})的相关性拟合较好(图2),温度(X_T)、桡足类密度(X_{RZ})、水深(X_H)和盐度(X_S)与肥胖箭虫的相关性拟合较好(图3),百陶箭虫和肥胖箭虫的偏差解释比例分别为78.8%和90.4%(表3)。

2.3 百陶箭虫和肥胖箭虫共存格局

零模型显示(表4),四季的Pianka指数实测值与模拟值二者之间的差异均不显著($P>0.05$),说明三门湾及邻近海域四季百陶箭虫和肥胖箭虫呈随机分布状态,其分布是由竞争作用和生境过滤作用共同制约。

2.4 非度量多维标度分析

夏季的百陶箭虫和肥胖箭虫密度最高,且为该季节优势种,夏季浮游动物优势种非度量多维标度分析结果显示(图4),百陶箭虫与真刺唇角水蚤(*Labidocera euchaeta*)、太平洋纺锤水蚤(*Acartia pacifica*)排序距离较近,而肥胖箭虫与精致真刺水蚤(*Euchaeta concinna*)排序距离较近,水母类的球型侧腕水母(*Pleurobrachia globosa*)和拟细浅室水母(*Lensia subtiloides*)排序在浮游动物优势种群落的中间位置,近缘物种百陶箭虫和肥胖箭虫排序距离较远。

表1 三门湾及邻近水域关键环境参数(平均值±标准差)

Tab. 1 Key environmental parameters in the Sanmen bay and adjacent waters (Mean±SD)

环境参数 Environmental parameters	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter
温度 Temperature/°C	17.35±0.50	29.83±0.60	19.11±0.71	11.26±0.98
盐度 Salinity	27.69±0.67	28.41±1.56	26.65±0.81	25.52±0.95
水深 Depth/m	9.4±4.7	9.8±4.5	9.8±4.2	10.0±4.7
浊度 Turbidity	180.5±210.1	90.8±122.3	267.8±297.8	188.7±120.4
浮游植物密度 Density of phytoplankton/(ind./m ³)	64 697±95 399	278 642±538 743	158 410±125 370	102 666±114 306
桡足类密度 Density of copepods/(ind./m ³)	343.7±253.4	156.4±117.3	86.4±134.4	7.3±6.9

表2 三门湾及邻近水域箭虫的生物参数

Tab. 2 Biological parameters of *Sagitta* in the Sanmen bay and adjacent waters

季节 Season	种类 Species	出现频率 Frequency/%	平均丰度	丰度变化范围
			Average abundance/(ind./m ³)	Range of abundance/(ind./m ³)
春季 Spring	百陶箭虫	82.76	2.26	0~8.75
	肥胖箭虫	3.45	0.01	0~0.23
夏季 Summer	百陶箭虫	96.55	41.83	0~226.00
	肥胖箭虫	86.21	44.26	0~405.36
秋季 Autumn	百陶箭虫	82.76	2.98	0~11.00
	肥胖箭虫	20.69	0.18	0~1.25
冬季 Winter	百陶箭虫	13.79	0.06	0~0.63
	肥胖箭虫	3.45	0.01	0~0.21

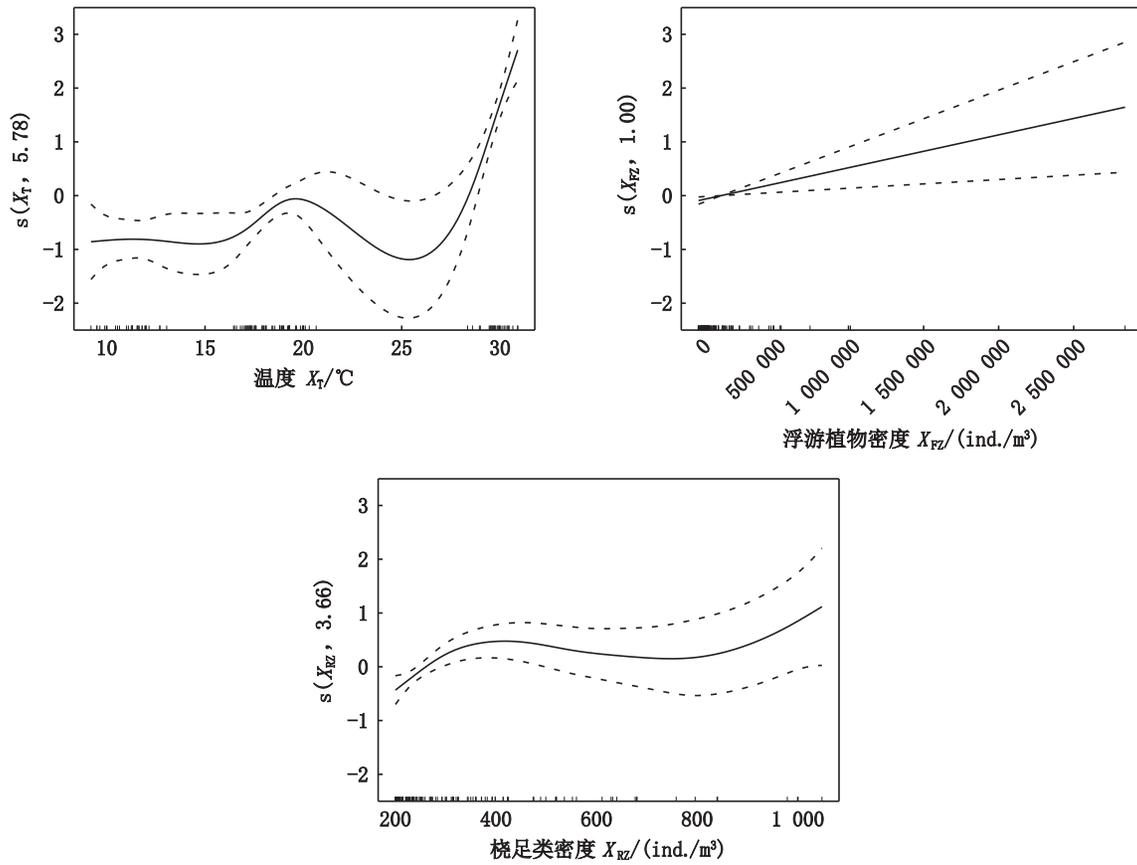


图2 基于GAMs模型百陶箭虫与环境因子之间的关系

Fig. 2 Relations between *S. bedoti* and environmental variables based on GAMs model

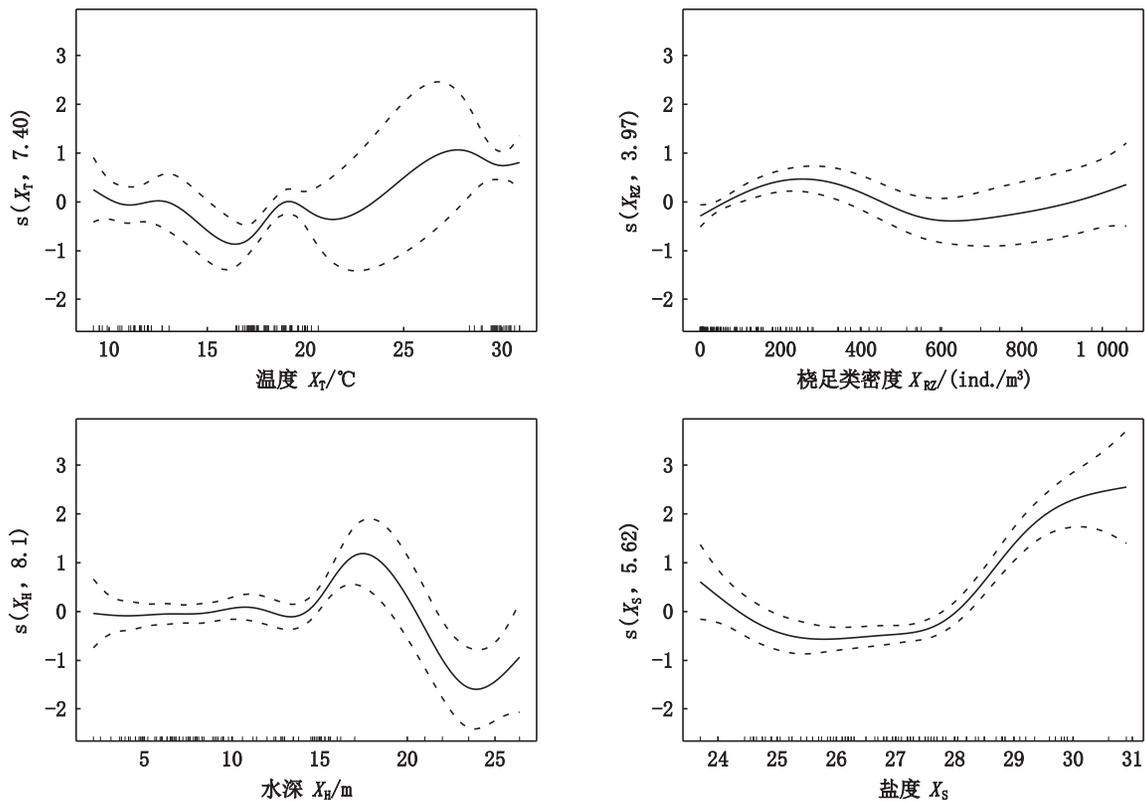


图3 基于GAMs模型肥胖箭虫与环境因子之间的关系

Fig. 3 Relations between *S. enflata* and environmental variables based on GAMs model

表3 百陶箭虫、肥胖箭虫与环境因子关系 GAMs 模型分析结果

Tab. 3 Results of relations between *S. bedoti*, *S. enflata* and environmental variables based on GAMs model

种类 Species	环境因子 Environmental variables	偏差解释比例 Deviation explained proportion/%	赤池信息准则 AIC
百陶箭虫 <i>S. bedoti</i>	$X_T^{***}+X_{RZ}^*+X_{FZ}^{**}$	78.8	246.83
肥胖箭虫 <i>S. enflata</i>	$X_T^{***}+X_{RZ}^{**}+X_H^{***}+X_S^{***}$	90.4	187.41

注: X_H 为水深; X_S 为盐度; X_T 为温度; X_{RZ} 为桡足类密度; X_{FZ} 为浮游植物密度;*表示 $P<0.05$,**表示 $P<0.01$,***表示 $P<0.001$ 。

Notes: X_H is depth; X_S is salinity; X_T is temperature; X_{RZ} is the density of copepods; X_{FZ} is the density of phytoplankton; * means correlation significant $P<0.05$, ** means correlation very significant $P<0.01$, *** means correlation extremely significant $P<0.001$.

表4 基于零模型的百陶箭虫和肥胖箭虫 Pianka 指数分布

Tab. 4 Pianka indices of *S. bedoti* and *S. enflata* from abundance date based on the null model

季节 Season	实测值 Observed	预测值 Simulated	P
春季 Spring	0.113 0	0.126 3	0.608
夏季 Summer	0.156 6	0.298 2	0.056
秋季 Autumn	0.462 3	0.287 2	0.917
冬季 Winter	0.229 7	0.065 2	0.861

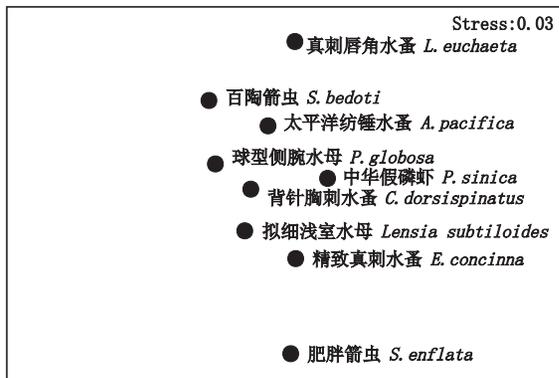


图4 夏季浮游动物优势种非度量多维标度分析
Fig. 4 Non-metric multidimensional scaling analysis of dominant zooplankton communities in summer

2.5 百陶箭虫和肥胖箭虫丰度分布

百陶箭虫和肥胖箭虫夏季密度最高(图5和图6),百陶箭虫高值区多分布于近岸的站位,肥胖箭虫高值区多分布于远岸一侧站位。春、秋季百陶箭虫在调查海域具有一定数量,其丰度整体高于肥胖箭虫。冬季二者丰度均较低,仅少数站位出现。

3 讨论

3.1 生态习性

百陶箭虫分布于我国黄海、东海和南海海域,属于近海暖水性生态类群^[25-26],春季、夏季和秋季可在东海海域成为优势种,其中夏季其分布偏好水温较高区域^[27-28](这与本研究夏季最高温25~30 °C范围内,表现出与温度正相关的结果相

一致),冬季和春季在东海海域随沿岸流向南退缩,夏季和秋季随暖流向北推进^[26]。其密集分布区主要位于台湾暖流与沿岸流交汇区或偏向淡水一侧水域^[29-30],数量变化与上升流有着密切关系。杨杰青等^[31]研究发现在东海海域内百陶箭虫的分布与温度和盐度均相关,而本研究盐度却未成为影响其分布的重要环境因子。这主要是因为本研究仅限于局域尺度上,盐度四季差异较小(春、夏、秋和冬季平均盐度依次为27.69、28.41、26.65和25.52),而杨杰青等^[31]的研究范围覆盖大部分东海海域,盐度梯度变化较大(盐度介于14.54~34.00)。百陶箭虫偏好高盐度水域,最适盐度在32左右^[29],因此大尺度上其受盐度影响较为显著。此外,本研究浮游植物密度和桡足类密度也成为影响其分布的重要环境因子。近岸或河口水域营养物质比较丰富^[32],以此带来丰富的初级生产力及饵料生物,百陶箭虫以桡足类为食,充足的食物基础有利于百陶箭虫的大量生长和繁殖,因此季节上浮游植物密度和桡足类密度的梯度差异应是其成为影响百陶箭虫分布的原因之一。

肥胖箭虫广泛分布于我国渤海到南海海域^[26],属于广布暖水性生态类群^[33]。东海海域内丰度季节变化较为明显,夏季达丰度最高峰^[26],这与本研究夏季密度最高的结果相一致。研究表明,肥胖箭虫在东海海域具有较广泛的时间与空间分布特征^[27],四季皆为毛颚类优势种^[28],主要分布于黑潮暖流、台湾暖流影响的水域,其密集分布区主要位于台湾暖流与沿岸流交汇区偏暖水一侧^[29,34]。徐兆礼等^[29]研究表明,肥胖箭虫的分布与温度和盐度均具有显著相关性,这与本研究结果相一致。不同的是本研究发现肥胖箭虫的分布与水深和桡足类密度也具有显著的相关性。这可能因徐兆礼等^[29]研究只分析了温度和盐度这两个环境因子,而本

研究利用GAMs模型更全面地分析了多种环境因子拟合下的相关性,更充分的解释了肥胖箭虫受多个环境因子共同影响下的分布特征。河口或近岸海域水深梯度变化明显,水深梯度逐渐增大,物种的生境空间逐渐得到放大,将有益于环境适应性广的物种的生存。但不同季节受环境(如温度、饵料等)、海流及分布水层(垂向迁移)的影响,肥胖箭虫四季丰度并不一致,因此在一定水深范围内其丰度又表现出与水深相关性不一致的现象,如水深介于16~23 m时,肥胖箭虫丰度与水深呈负相关。此外河口水域作为鱼类等育幼场常因为饵料(桡足类、浮游幼体类密度)比较丰富,三门湾及邻近水域适宜的条件(温度、盐度、饵料等)将有利于广布性的肥胖箭虫夏季形成高密度区。

3.2 共存关系

利用物种丰度数据并基于零模型,研究证实了三门湾及邻近水域百陶箭虫和肥胖箭虫的分

布呈随机分布格局。研究^[35]表明,一般在环境梯度较大的生境中(如河口、近岸水域),生态习性相近的物种表现出相似的生态位,其共存关系主要是生境过滤作用占主导。如史赟荣等^[15]研究表明基于丰度数据的长江口水域环境过滤机制是促使鱼类在时间上共存的主要机制。而在资源稀缺的生境中(如食物、空间等),相似性较高的物种竞争作用的共存机制占主导,往往通过生态位的分离(时间、空间、食物等)以减少竞争^[36]。如蒋剑虹等^[9]研究表明灰鹤(*Grus grus*)和白枕鹤(*G. vipio*)越冬期在鄱阳湖的主要分布区和生境利用上产生了分化,以减少种间竞争。虽然中性理论认为群落构建是随机的,群落中的个体在生态学上是完全等价的^[3]。但由于百陶箭虫和肥胖箭虫在生态学上不可能是完全等价的(季节上出现频率、平均密度不一致),因此本研究百陶箭虫和肥胖箭虫的分布格局并不能由中性理论进行解释。

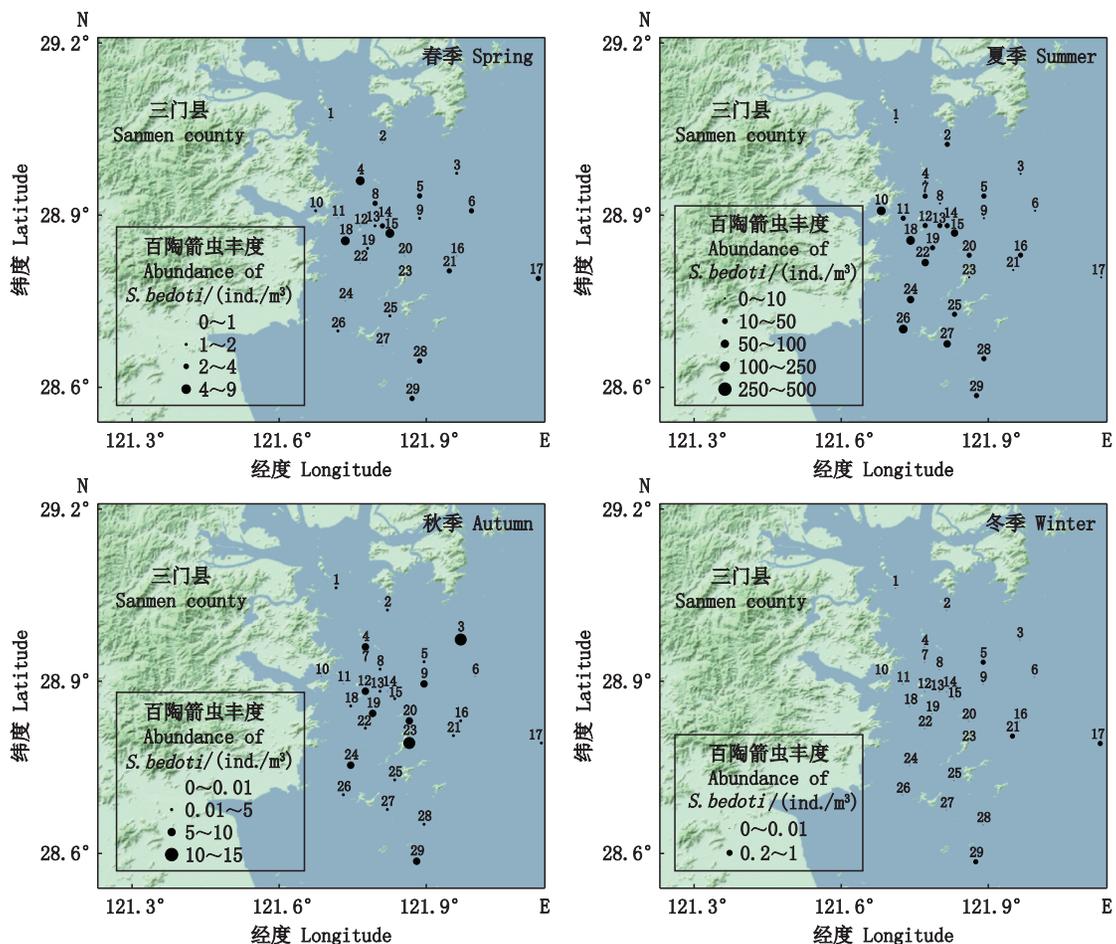


图5 百陶箭虫丰度分布图
Fig. 5 Abundance distribution of *S. bedoti*

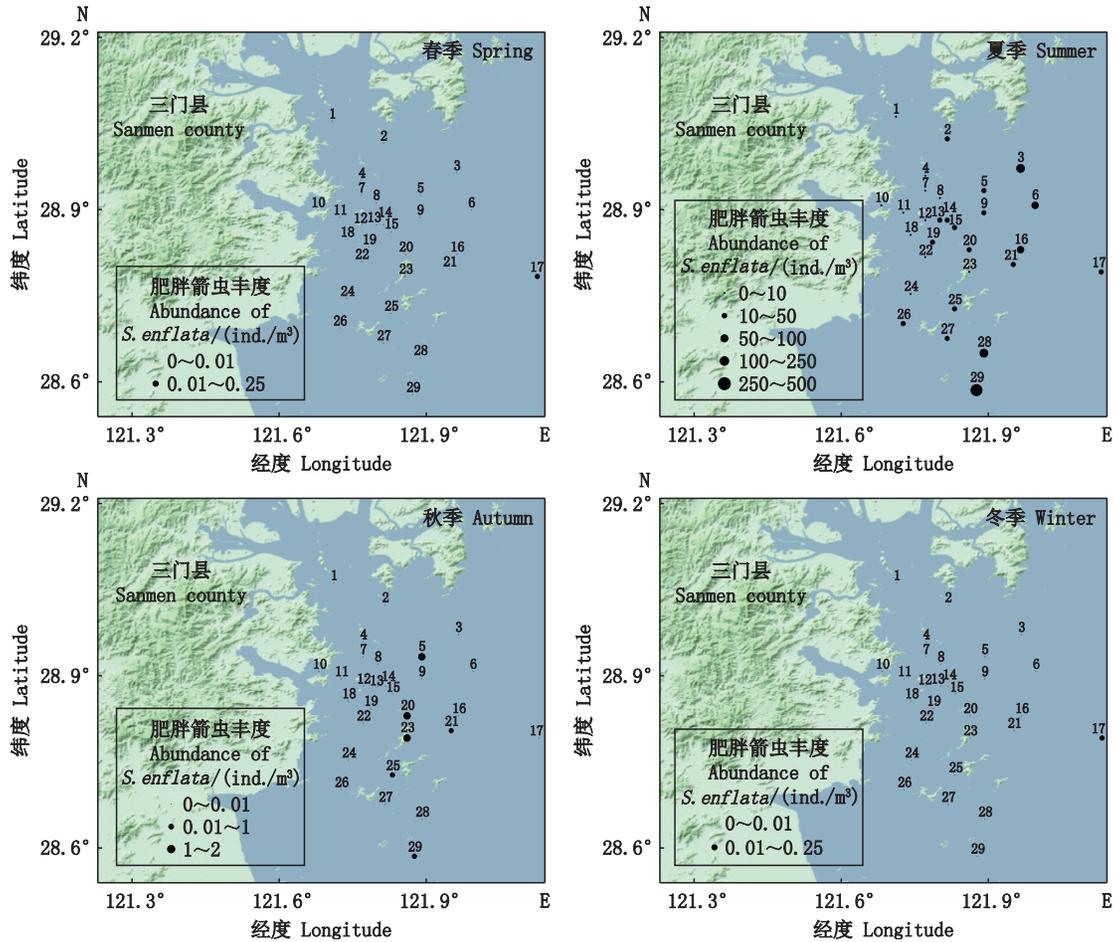


图6 肥胖箭虫丰度分布图
Fig. 6 Abundance distribution of *S. enflata*

一般在同一生态系统中,近缘物种在时间、空间和营养上至少存在一种生态分化现象,以此来减弱物种间的竞争关系^[37]。时间尺度上,可通过四季的出现频率具有差异来解释二者在时间上存在着分化(表2)。空间尺度上,在二者丰度较高的夏季,百陶箭虫高丰度区主要位于近岸的站位,而肥胖箭虫高丰度区主要位于远岸的站位(图5和图6),春、秋季百陶箭虫高丰度分布范围也较肥胖箭虫广,这应是二者在空间上的分化现象。营养尺度上,饵料已被认为是影响物种共存机制的重要因素之一^[38-39]。百陶箭虫和肥胖箭虫作为肉食性浮游动物,主要以桡足类和其他浮游动物为食^[22-23]。夏季为二者高发季节,百陶箭虫作为捕食者排序与被捕食者太平洋纺锤水蚤(*A. pacifica*)和真刺唇角水蚤(*L. euchaeta*)较近,而肥胖箭虫作为捕食者排序与被捕食者精致真刺水蚤(*E. concinna*)较近(图4)。研究^[40-41]表明,捕食者与被捕食者空间同域性大,时空追随关系密

切,说明其在空间生态位上高度重叠。生态位重叠度又与浮游动物物种间的营养关系具有密切关系^[21]。因此对于百陶箭虫和肥胖箭虫与不同桡足类排序相近的结果,可能是二者在部分食物选择上存在分化。目前关于二者摄食饵料组成差异的研究仍较少,且同一物种在不同海域所摄食主要桡足类也有差异,如张谷贤等^[42]研究发现,南沙群岛海域肥胖箭虫主要摄食红纺锤水蚤(*A. erythracea*)、拟哲水蚤(*Paracalanus* spp.)和亚强次真哲水蚤(*Eucalanus subcrassus*);王峻力等^[22]研究发现,三亚湾肥胖箭虫主要摄食微刺哲水蚤(*Canthocalanus pauper*)、锥形宽水蚤(*Temora turbinata*)、真刺唇角水蚤和瘦歪水蚤(*Tortanus gracilis*)。因此今后可结合分子生物学手段,对二者在本研究海域摄食饵料组成是否具有差异进行进一步研究,以证实上述猜测。已有研究^[38]表明,饵料缺乏时,相似物种种间竞争作用加剧;饵料充足时,一定程度上减弱了相似物种的种间

竞争作用。本研究仅大型桡足类年平均密度就已达 148.46 ind./m³,除大型浮游动物外,该海域小型浮游动物、浮游幼体等也较丰富^[18]。这应是本研究竞争作用并未占主导作用的主要原因。而二者受生境过滤作用制约主要体现在偏好不同的环境因子。如百陶箭虫除了与温度和桡足类密度相关外,还与浮游植物密度相关;肥胖箭虫除了与温度和桡足类密度相关外,还与水深和盐度相关。这应是二者通过选取不同的环境因子,以减少种间竞争达到共存的结果。

物种共存关系与空间尺度也具有一定的关系^[43]。如大尺度空间上(1×10⁴~2×10⁵ m),INGIMARSDÓTTIR等^[44]发现扩散限制和环境过滤机制在具有竞争关系的土壤动物群落内占主导作用;小尺度空间上(10~1 000 m),JIMÉNEZ等^[45]发现环境过滤机制在具有竞争关系的土壤动物群落内占主导作用。不同的空间尺度(如景观尺度的河口、海湾等,距离尺度的近岸、近海等),浮游动物的共存关系是否存在差异仍旧未知。研究仅从局域(海湾、河口)证实了百陶箭虫和肥胖箭虫呈随机分布的共存格局,而对于二者在近海或其他尺度上分布是否为随机分布的共存格局,这仍需后续的研究加以证实。此外,其他竞争者及高营养级的鱼类密度、摄食率等因素^[46]也可能影响百陶箭虫和肥胖箭虫的共存格局,今后可结合其他生存竞争者及鱼类资源密度等数据进行深入分析并加以佐证。

参考文献:

- [1] CSECSERITS A, HALASSY M, LHOTSKY B, et al. Changing assembly rules during secondary succession: evidence for non-random patterns [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2021, 52: 46-56.
- [2] 储诚进,王酉石,刘宇,等.物种共存理论研究进展[J]. *生物多样性*, 2017, 25(4): 345-354.
CHU C J, WANG Y S, LIU Y, et al. Advances in species coexistence theory [J]. *Biodiversity Science*, 2017, 25(4): 345-354.
- [3] HUBBELL S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001: 1-375.
- [4] MACARTHUR R, LEVINS R. The Limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species [J]. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.
- [5] CARNICER J, BROTONS L, SOL D, et al. Random sampling, abundance-extinction dynamics and niche-filtering immigration constraints explain the generation of species richness gradients [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17(3): 352-362.
- [6] MOUCHET M A, VILLÉGER S, MASON N W H, et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules [J]. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 867-876.
- [7] FOWLER D, LESSARD J P, SANDERS N J. Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83(4): 943-952.
- [8] 宋乃平,王兴,陈林,等.荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制[J]. *生物多样性*, 2018, 26(7): 667-677.
SONG N P, WANG X, CHEN L, et al. Co-existence mechanisms of plant species within “soil islands” habitat of desert steppe [J]. *Biodiversity Science*, 2018, 26(7): 667-677.
- [9] 蒋剑虹,陈斌,邵明勤.鄱阳湖越冬水鸟共存机制的初步研究[J]. *江西师范大学学报(自然科学版)*, 2015, 39(3): 257-262.
JIANG J H, CHEN B, SHAO M Q. The study on coexistence mechanism of wintering water birds at Poyang Lake, Jiangxi Province, China [J]. *Journal of Jiangxi Normal University (Natural Science)*, 2015, 39(3): 257-262.
- [10] 史浩伯,孙桂丽,陈亚宁,等.基于生态位分化的塔里木河下游植物种群分布格局与共存机制[J]. *西部林业科学*, 2019, 48(6): 114-120.
SHI H B, SUN G L, CHEN Y N, et al. Plant populations in the lower reaches of the Tarim river based on niche differentiated distribution pattern and coexistence mechanism [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2019, 48(6): 114-120.
- [11] HOULE A, VICKERY W L, CHAPMAN C A. Testing mechanisms of coexistence among two species of frugivorous primates [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2006, 75(4): 1034-1044.
- [12] MOUQUET N, MOORE J L, LOREAU M. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters [J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(1): 56-65.
- [13] GROSS N, SUDING K N, LAVOREL S, et al. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses [J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95(6): 1296-1305.
- [14] THORP J H. Interference competition as a mechanism of coexistence between two sympatric species of the grass shrimp *Palaemonetes* (Decapoda: Palaemonidae) [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1976, 25(1): 19-35.

- [15] 史赞荣,晁敏,沈新强. 主导长江口鱼类群落物种时间共存格局的环境过滤机制研究[J]. 应用海洋学学报, 2018, 37(4): 525-533.
SHI Y R, CHAO M, SHEN X Q. Environmental filtering mechanism controlling the species temporal coexistence pattern for fish communities in Changjiang Estuary [J]. Journal of Applied Oceanography, 2018, 37(4): 525-533.
- [16] 史赞荣,沈新强,王云龙. 海湾鱼类群落物种共存机制——以湄洲湾为例[J]. 中国水产科学, 2016, 23(1): 169-176.
SHI Y R, SHEN X Q, WANG Y L. Mechanisms structuring the coexistence of species in Meizhou Bay fish assemblages [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(1): 169-176.
- [17] DE AZEVEDO M C C, ARAÚJO F G, PESSANHA A L M, et al. Co-occurrence of demersal fishes in a tropical bay in southeastern Brazil: a null model analysis [J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2006, 66(1/2): 315-322.
- [18] 刘镇盛,王春生,张志南,等. 三门湾浮游动物的季节变动及微型浮游动物摄食影响[J]. 生态学报, 2006, 26(12): 3931-3941.
LIU Z S, WANG C S, ZHANG Z N, et al. Seasonal dynamics of zooplankton and microzooplankton grazing impact in Sanmen bay, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 3931-3941.
- [19] 李共国,楼威,项有堂,等. 三门湾健跳港网箱养殖区浮游生物多样性的夏季调查[J]. 生态科学, 2007, 26(5): 415-421.
LI G G, LOU W, XIANG Y T, et al. Effect of fish cage culture on plankton biodiversities in the summer of Jiantiao at Sanmen bay [J]. Ecological Science, 2007, 26(5): 415-421.
- [20] LIU Z S, ZHANG Z N, WANG C S, et al. Changes in zooplankton community structure in Sanmen bay, China [J]. Acta Oceanologica Sinica, 2012, 31(6): 104-116.
- [21] 徐晓群,曾江宁,陈全震,等. 浙江三门湾浮游动物优势种空间生态位[J]. 应用生态学报, 2013, 24(3): 818-824.
XU X Q, ZENG J N, CHEN Q Z, et al. Spatial niches of dominant zooplankton species in Sanmen bay, Zhejiang province of east China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(3): 818-824.
- [22] 王峻力,胡思敏,郭明兰,等. 三亚湾肥胖软箭虫成体与幼体现场摄食差异研究[J]. 热带海洋学报, 2020, 39(3): 57-65.
WANG L L, HU S M, GUO M L, et al. *In situ* feeding differences between adults and juveniles of chaetognath (*Flaccisagitta enflata*) in Sanya Bay [J]. Journal of Tropical Oceanography, 2020, 39(3): 57-65.
- [23] 林强,尹健强,黄良民,等. 南沙群岛海区上层毛颚类的种类组成和丰度分布[J]. 海洋学报, 2010, 32(5): 100-109.
LIN Q, YIN J Q, HUANG L M, et al. Species composition and abundance distribution of chaetognaths in the upper waters around the Nansha Islands [J]. Acta Oceanologica Sinica, 2010, 32(5): 100-109.
- [24] ULRICH W, GOTELLI N J. Null model analysis of species associations using abundance data [J]. Ecology, 2010, 91(11): 3384-3397.
- [25] 王云龙,袁骥. 东海毛颚动物的生态研究 I. 种类组成和数量分布[J]. 海洋渔业, 2004, 26(1): 29-34.
WANG Y L, YUAN Q. Ecological study on chaetognatha in the East China Sea I. Species composition and quantity distribution [J]. Marine Fisheries, 2004, 26(1): 29-34.
- [26] 杜飞雁,李纯厚,贾晓平. 我国毛颚类的研究状况与展望[J]. 上海水产大学学报, 2003, 12(1): 65-71.
DU F Y, LI C H, JIA X P. The situation and development trend of the study on Chaetognatha in China [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2003, 12(1): 65-71.
- [27] 徐兆礼,戴一帆,陈亚瞿. 东海毛颚类数量分布与环境关系[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(3): 203-208.
XU Z L, DAI Y F, CHEN Y Q. Relationship between Chaetognatha abundance and environmental factors in the East China Sea [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2004, 13(3): 203-208.
- [28] 徐兆礼,戴一帆,陈亚瞿. 东海毛颚类种类组成和多样性[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(4): 304-309.
XU Z L, DAI Y F, CHEN Y Q. Study on species composition and diversity of Chaetognatha in the East China Sea [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2004, 13(4): 304-309.
- [29] 徐兆礼,陈亚瞿. 东海毛颚类优势种及与环境的关系[J]. 中国水产科学, 2005, 12(1): 76-82.
XU Z L, CHEN Y Q. Relationships between dominant species of Chaetognatha and environmental factors in the East China Sea [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(1): 76-82.
- [30] 蒋玫,王云龙,徐兆礼. 台湾海峡毛颚动物分布的初步研究[J]. 台湾海峡, 2003, 22(2): 150-154.
JIANG M, WANG Y L, XU Z L. Studies on distribution of Chaetognatha in Taiwan strait [J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 2003, 22(2): 150-154.
- [31] 杨杰青,史赞荣,全为民,等. 基于RDA与GAMs模型的东海近岸海域浮游动物与温盐关系[J]. 海洋学报, 2019, 41(8): 72-84.
YANG J Q, SHI Y R, QUAN W M, et al. Analysis of the relationships between zooplankton and temperature-salinity based on RDA and GAMs model in coastal East China Sea [J]. Haiyang Xuebao, 2019, 41(8): 72-84.
- [32] 杜萍,徐晓群,刘晶晶,等. 椒江口春、秋季浮游动物分布特征及与主要环境因子的关系[J]. 应用与环境生物

- 学报, 2011, 17(4): 486-494.
- DU P, XU X Q, LIU J J, et al. Distribution of zooplankton in the Jiaojiang estuary and its response to environment factors in spring and autumn [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2011, 17(4): 486-494.
- [33] 马婕, 李开枝, 邱大俊, 等. 基于高通量测序技术大亚湾肥胖软箭虫(*Flaccisagitta enflata*)的食性分析[J]. 生态科学, 2021, 40(2): 9-17.
- MA J, LI K Z, QIU D J, et al. Dietary analysis of *Flaccisagitta enflata* based on high-throughput sequencing technology in Daya Bay, China [J]. Ecological Science, 2021, 40(2): 9-17.
- [34] 李云, 徐兆礼, 高倩. 长江口强壮箭虫和肥胖箭虫的丰度变化对环境变暖的响应[J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4773-4780.
- LI Y, XU Z L, GAO Q. Effects of global warming on *Sagitta crassa* and *Sagitta enflata* (Chaetognatha) in the Changjiang estuary during different years [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(9): 4773-4780.
- [35] BARRIO I C, HIK D S, BUENO C G. Extending the stress-gradient hypothesis-is competition among animals less common in harsh environments? [J]. Oikos, 2013, 122(4): 516-523.
- [36] 牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.
- NIU K C, LIU Y N, SHEN Z H, et al. Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory [J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 579-593.
- [37] ROSS S T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies [J]. Copeia, 1986, 1986(2): 352-388.
- [38] SCHOENER T W. Resource partitioning in ecological communities [J]. Science, 1974, 185(4145): 27-39.
- [39] PRATCHETT M S, BERUMEN M L. Interspecific variation in distributions and diets of coral reef butterflyfishes (Teleostei: Chaetodontidae) [J]. Journal of Fish Biology, 2008, 73(7): 1730-1747.
- [40] ATKINSON A, SNYDER R. Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica, I. Omnivory by *Euphausia superba* [J]. Marine Ecology Progress Series, 1997, 160: 63-76.
- [41] BEYER F. *Meganyctiphanes norvegica* (M. sars) (Euphausiacea) a voracious predator on *Calanus*, other copepods, and ctenophores, in oslofjorden, southern Norway [J]. Sarsia, 1992, 77(3/4): 189-206.
- [42] 张谷贤, 尹健强. 南沙群岛海区毛颚动物的昼夜垂直移动 [J]. 热带海洋学报, 2002, 21(1): 48-56.
- ZHANG G X, YIN J Q. Diurnal vertical migration of chaetognath around Nansha islands waters southern south China sea [J]. Journal of Tropical Oceanography, 2002, 21(1): 48-56.
- [43] LINDO Z, WINCHESTER N N. Spatial and environmental factors contributing to patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite diversity across spatial scales [J]. Oecologia, 2009, 160(4): 817-825.
- [44] INGIMARSDÓTTIR M, CARUSO T, RIPA J, et al. Primary assembly of soil communities: Disentangling the effect of dispersal and local environment [J]. Oecologia, 2012, 170(3): 745-754.
- [45] JIMÉNEZ J J, DECAËNS T, ROSSI J P. Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian 'Llanos' [J]. Oikos, 2012, 121(6): 915-926.
- [46] 韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 等. 胶州湾 5 种虾虎鱼类的营养和空间生态位 [J]. 中国水产科学, 2013, 20(1): 148-156.
- HAN D Y, XUE Y, JI Y P, et al. Trophic and spatial niche of five gobiid fishes in Jiaozhou bay [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(1): 148-156.

Study on relationships driving the species spatial and temporal coexistence of *Sagitta bedoti* and *Sagitta enflata* in the Sanmen bay and adjacent waters

YANG Jieqing¹, CHAO Min¹, SHI Yunrong¹, ZHANG Dongrong², ZHOU Jin¹

(1. Key Laboratory of East China Sea Fishery Resources Exploitation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China; 2. Key Laboratory of Engineering Oceanography, Second Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Hangzhou 310012, Zhejiang, China)

Abstract: Study on how related species coexistence in community is a central objective in ecology. However, knowledge of coexistence pattern of *Sagitta bedoti* and *S. enflata* in the Sanmen bay and adjacent waters remains poorly known. Two species of *S. bedoti* and *S. enflata* with environmental factors were sampled, aiming to elucidate relationships that drive their coexistence, on August and November of 2019, April and December of 2020, respectively. The Generalized Additive Models (GAMs) was used to analyze the relationships between species and environmental influences. The results indicated that *S. bedoti* was significantly correlated with temperature, the density of copepods and the density of phytoplankton. And *S. enflata* was significantly correlated with temperature, the density of copepods, water depth and salinity. The null model was used to test the coexistence pattern between *S. bedoti* and *S. enflata*. It showed that the observed Pianka indexes have no significant difference with simulated values between *S. bedoti* and *S. enflata* communities. It was suggested that there was a random distribution between *S. bedoti* and *S. enflata* communities, and competition and habitat filtering effects restricted their distribution. In addition, ecological niche differentiation of *S. bedoti* and *S. enflata* happened occurred in both time and space. Whether there was difference in food composition still needs further study.

Key words: zooplankton; *Sagitta bedoti*; *Sagitta enflata*; Sanmen bay; relationships of coexistence