

长江中游干流鱼类群落构建机制分析

杨婷越 俞丹 高欣 刘焕章

MECHANISM OF FISH COMMUNITY ASSEMBLY IN MIDDLE REACHES OF THE YANGTZE RIVER

YANG Ting-Yue, YU Dan, GAO Xin, LIU Huan-Zhang

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7541/2020.121>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

长江中游湖泊不同鱼类养殖方式对浮游植物群落的影响

EFFECTS OF AQUACULTURE ON PHYTOPLANKTON COMMUNITIES OF LAKES IN THE MIDDLE REACH OF THE YANGTZE RIVER BASIN

水生生物学报. 2018, 42(6): 1135–1143 <https://doi.org/10.7541/2018.139>

长江干流宜昌-安庆段大型底栖动物群落结构及环境分析

COMMUNITY STRUCTURE AND ENVIRONMENTAL ANALYSIS OF MACROZOOBENTHOS IN YICHANG-ANQING REACHES OF THE YANGTZE MAINSTEM

水生生物学报. 2019, 43(3): 634–642 <https://doi.org/10.7541/2019.076>

长江中游干流浮游动物空间分布

SPATIAL DISTRIBUTION OF ZOOPLANKTON IN THE MAIN STEM OF THE MIDDLE YANGTZE RIVER

水生生物学报. 2019, 43(S1): 3–8 <https://doi.org/10.7541/2019.161>

安宁河中游底栖动物群落结构及其与环境因子的关系

MACROINVERTEBRATE COMMUNITY STRUCTURE AND ITS RELATION TO THE ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN THE MIDDLE ANNING RIVER

水生生物学报. 2019, 43(3): 643–653 <https://doi.org/10.7541/2019.077>

长江湖口段春夏季仔稚鱼群落结构研究

COMMUNITY CHARACTERISTICS OF LARVAE AND JUVENILE FISH IN HUKOU SECTION OF THE YANGTZE RIVER IN SPRING AND SUMMER

水生生物学报. 2019, 43(1): 142–154 <https://doi.org/10.7541/2019.018>

长江中下游干流江豚岸线栖息地质量评估

RIVER BANK HABITAT ASSESSMENT OF THE YANGTZE FINLESS PORPOISE IN THE MAIN STEM OF MIDDLE-LOWER YANGTZE RIVER

水生生物学报. 2019, 43(S1): 56–61 <https://doi.org/10.7541/2019.167>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

doi: 10.7541/2020.121

长江中游干流鱼类群落构建机制分析

杨婷越^{1,2} 俞丹¹ 高欣¹ 刘焕章¹

(1. 中国科学院水生生物研究所水生生物多样性与保护重点实验室, 武汉 430072; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 研究选取长江中游5个采样点(宜昌、枝江、荆州、汉南、湖口)为代表, 采用系统发育群落结构方法分析了不同空间尺度下长江中游鱼类群落的构建机制。结果表明: (1)空间聚类分析显示, 在65%的相似性水平上, 所有样点可以划分为3个Group: Group I (宜昌)、Group II (枝江+荆州)和Group III (汉南+湖口); 在55%的相似性水平上, 所有样点可以划分为2个Group: Group A (宜昌)和Group B (枝江+荆州+汉南+湖口), 且聚类分析结果与采样点的空间分布相符合。(2)在不同空间尺度下, 鱼类群落构建机制存在差异: 从地区采样点尺度来看, 荆州江段鱼类群落表现为竞争作用主导群落构建, 其余采样点鱼类群落均为环境过滤作用; 从区域尺度来看, 宜昌江段鱼类群落表现为环境过滤作用的建群机制, 其余4个采样点在扩大空间尺度后, 即分为Group A和Group B的情况下, 其鱼类群落构建机制转变为物种间竞争作用。因此, 长江中游干流鱼类群落构建机制表现了地区环境和空间尺度的共同作用。由于水流湍急, 宜昌始终表现为环境过滤作用。其他江段在采样点尺度多数表现了环境过滤作用, 但是在宏观的空间尺度上, 却由于空间异质性的增加, 容纳了远缘的物种, 群落构建机制转换为竞争作用。这样的转变有别于陆生植物中由小尺度竞争作用转为大尺度环境过滤作用的情况。

关键词: 群落构建机制; 系统发育群落结构; 中性作用; 竞争作用; 环境过滤; 长江中游

中图分类号: Q145⁺.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2020)05-1045-10

群落构成机制(Community assembly mechanism)一直是生态学研究热点问题之一, 它对于解释物种共存(Species coexistence)至关重要^[1]。近年来, 有关群落构成机制的多种理论被提出^[2-4], 而现代生态学则将群落的构成机制划分为3种类型: 中性作用、竞争作用以及环境过滤作用^[5, 6]。Hubbell^[7]提出的中性作用认为群落中的物种在个体水平上是等价的, 物种间不表现为规律性的关联。竞争作用认为群落的资源有限, 物种间强烈的竞争使得生态位发生分化, 群落中的物种得以共存^[8, 9]。环境过滤作用认为由于局域生境环境条件的独特性, 使仅有适应该条件的物种才能共存^[5, 10]。

近年来, 随着系统发育群落结构(Phylogenetic community structure)分析被引入群落生态学, 我

们可以有效地检验群落构成和生物多样性维持的各种理论假说。进化和生态相结合的群落系统发育结构(Phylogenetic community structure)研究, 可以从进化角度深入地分析群落物种组成现状, 为有效推测影响群落物种组成的不同生态学机制提供了实验解决方法^[11]。该方法认为, 在功能性状保守的情况下, 若群落中生境筛选作用占据主导地位, 那么相同生境将筛选出适应能力相似的近缘物种; 相反, 竞争作用使生态相似的物种无法共存于同一环境中, 群落内多为亲缘关系较远的远缘物种^[12]。但是, 在众多的群落构建机制研究中, 不同尺度的分析得到了不同的结果^[13-15], 因此亟待多尺度的研究探讨。

长江流域面积广阔, 生境复杂多样, 鱼类物种

收稿日期: 2019-09-06; 修订日期: 2020-03-15

基金项目: 长江中游大型人工水道的生态环境适应性研究(2016YFC0402005); 三峡工程后续工作资助(2136902); 三峡工程鱼类资源保护湖北省重点实验室开放课题项目(SXSN/4381); 中国生物多样性监测与研究网络-内陆水体鱼类多样性监测专项网资助[Supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFC0402005); The Follow-up Work of the Three Gorges Project (2136902); The Open Project of Hubei Key Laboratory of Three Gorges Project for Conservation of Fishes (SXSN/4381); Sino BON-Inland Water Fish Diversity Observation Network]

作者简介: 杨婷越(1994—), 女, 博士研究生; 主要从事分子生态学研究。E-mail: yangty@ihb.ac.cn

通信作者: 刘焕章(1966—), 男, 博士, 研究员; 主要从事进化生物学和保护生物学研究。E-mail: hzliu@ihb.ac.cn

多样性丰富,是世界上著名的生物多样性热点地区,具有极其重要的保护和研究价值,据不完全统计,长江流域分布有鱼类物种数400余种,其中局限分布于长江上游的特有鱼类多达124种^[16,17]。宜昌至鄱阳湖湖口为长江中游地区,全长约955 km,流域面积约为 $68 \times 10^4 \text{ km}^2$ ^[18,19]。长江中游流域底质结构非常多变,河道蜿蜒曲折,江心多有沙洲,流态极为复杂,是我国多种鱼类尤其是洄游性鱼类优越的栖息与繁殖场所^[20]。近年来,随着捕捞强度的增加,工业及生活污水的排放,水利工程的建设等人为活动使得长江流域渔业资源、鱼类群落结构发生了一系列的显著变化^[21]。本文采用系统发育群落结构的方法对长江中游地区鱼类群落结构及其构建机制进行研究,以期对长江中游鱼类生物多样性及资源保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

本研究在长江中游共设立5个采样点(图1)。其中2018年7—8月对枝江、荆州、汉南、湖口4个采样点进行鱼类资源调查,11—12月对宜昌采样点进行调查。调查方式为自主捕捞或者雇请渔民进行捕捞,捕捞工具包括定置刺网、流刺网、地笼等,同时走访采样点附近周边水产市场补充部分日常采样中无法采集到的种类。现场进行物种鉴定并记录各采样点鱼类组成数据。物种鉴定参照《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷)》、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(下卷)》、《中国动物志·硬骨

鱼纲·鲇形目》、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲟形目海鲢目鲱形目鼠鲱目》、《中国动物志·硬骨鱼纲·鲈形目(五)·虾虎鱼亚目》和《中国内陆鱼类物种与分布》^[22—27]。个体较小的鱼类标本整条采用95%酒精直接固定,个体较大的标本剪取适量鱼体背部肌肉或鳍条用95%酒精固定,残体用10%福尔马林固定,所有标本保存于中国科学院水生生物研究所水生生物博物馆。

1.2 鱼类基因组DNA的提取、扩增及测序

本研究采取标准的高盐抽提法提取鱼类基因组DNA。Cyt *b*基因的扩增引物为: L14724(5'-GACTTGAAAAACCACCGTTG-3'), H15915(5'-CTCCGATCTCCGGATTACAAGAC-3')^[28]。PCR扩增体系总体积为30 μL ,其中包括: 10 $\times$ easytaq Buffer 3 μL , 2.5 mmol/L dNTPs 1.5 μL , Taq DNA聚合酶0.25 μL , 正反向引物各1 μL , 模板DNA 3 μL , 双蒸水20.25 μL 。PCR反应程序为: 94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性5min, 94 $^{\circ}\text{C}$ 变性30s, 54 $^{\circ}\text{C}$ 退火45s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸1min, 扩增35个循环, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸10min。PCR产物经1%的琼脂糖凝胶电泳检测后,产物送商业公司完成纯化及双向测序。

1.3 序列处理及分析

使用Clustal X1.8软件^[29]对DNA序列进行比对,参照测序峰图在SEAVIEW软件中辅以手工校正^[30]。采用MEGA5.0软件将其翻译成相应的氨基酸序列,以避免测序等原因造成的人为错误^[31]。

1.4 分子系统发育树的构建

采用MEGA5.0软件基于Kimura 2-papamter模

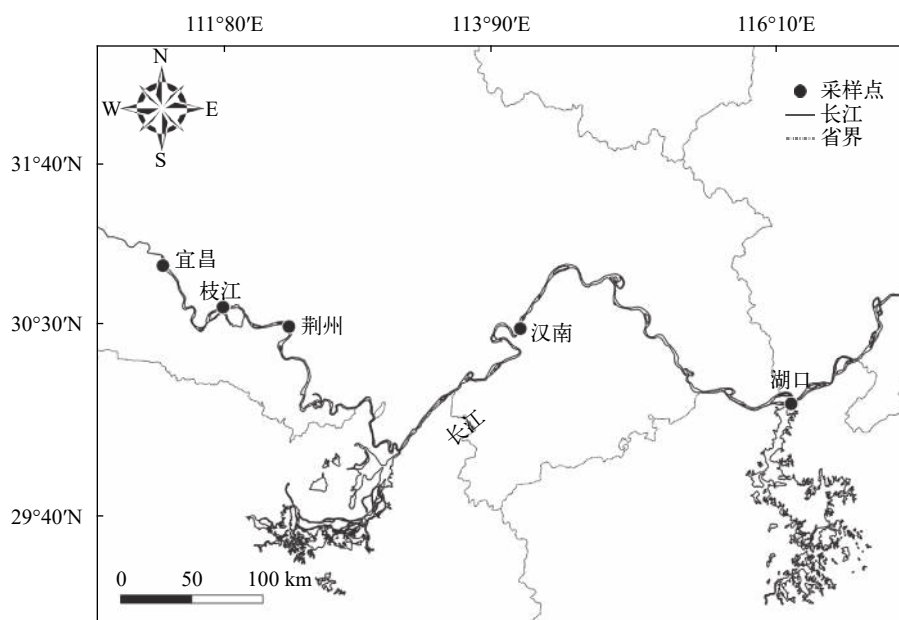


图1 长江中游地区鱼类采样点分布图

Fig. 1 Sampling sites in the middle reaches of the Yangtze River

型计算物种间遗传距离^[31]。采用邻接法(Neighbor-joining, NJ)构建分子系统发育树。系统树各分支的置信度采用自引导(Bootstrap)以1000次重复抽样进行检验。

1.5 群落等级聚类分析

本研究根据不同种类在各采样点的出现情况建立 1/0(是/否)矩阵进行分析, 其中横坐标为物种, 纵坐标为样点。采用软件 PRIMER 5.0, 以 Bray-Curtis 相似性系数为基础构建不同采样点的相似性矩阵, 采用等级聚类(未加权组平均法, 即 UPGMA)的分类方法构建聚类分析图^[32]。

1.6 群落系统发育结构指数计算

采用基于系统发育树枝长距离矩阵的平均成对系统发育距离(Mean Pairwise Distance, *MPD*)以及标准化用于衡量观测到的系统发育多样性与零模型随机生成的预期值之间差异程度的净亲缘关系指数(Net Relatedness Index, *NRI*)评估不同空间尺度的鱼类群落系统发育结构^[33]。使用R软件中的 *picante* 软件包计算群落系统发育结构指数, 具体公式如下:

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{\text{observed}} - \text{mean}(MPD_{\text{null}})}{SD(MPD_{\text{random}})}$$

式中, MPD_{observed} 为平均系统发育距离的观察值, $\text{mean}(MPD_{\text{null}})$ 是系统发育树上物种随机分配(Taxa shuffle)运行999次进行1000次迭代产生的每个群落999个随机 MPD 值的平均值, $SD(MPD_{\text{random}})$ 则是随机 MPD 值的标准差。零模型选用限制性独立交换算法(Independent swap)。如果量化后的群落系统发育结构指数显著大于零模型, 则表明该群落系统发育结构聚集(物种之间的亲缘关系比预期的近); 反之, 则表明该群落系统发育结构发散(物种之间的亲缘关系比预期的远)^[34]。

2 结果

2.1 长江中游鱼类群落物种组成

本研究在长江中游5个采样点共采集到鱼类79种, 隶属于6目14科55属, 其中鲤形目55种, 鲇形目11种, 鲱形目2种, 鲈形目9种, 合鳃鱼目1种, 鲟形目1种(表1)。宜昌共采集到物种25种, 总计3266尾, 总重737.582 kg, 其中鲤形目17种, 鲇形目5种, 鲈形目2种, 鲟形目1种。枝江共采集到鱼类36种, 总计2002尾, 总重92.372 kg, 其中鲤形目23种, 鲇形目8种, 鲈形目4种, 鲱形目1种。荆州共采集到鱼类41种, 总计1825尾, 总重117.259 kg, 其中鲤形目28种, 鲇形目6种, 鲈形目7种。汉南共采集到鱼类

38种, 总计2193尾, 总重40.385 kg, 其中鲤形目26种, 鲇形目4种, 鲈形目6种, 鲱形目2种。湖口共采集到鱼类56种, 总计1065尾, 总重197.052 kg, 其中鲤形目42种, 鲇形目8种, 鲈形目4种, 合鳃鱼目1种, 鲱形目1种。

2.2 空间聚类分析

依据不同鱼类物种在各采样点的出现情况进行聚类, 聚类分析结果显示, 在65%的相似性水平上, 所有样点可以划分为3个Group(图2), 其中Group I 仅包括宜昌(S1)1个采样点; Group II 包括枝江(S2)及荆州(S3)2个采样点; Group III 包括汉南(S4)及湖口(S5)2个采样点。在55%的相似性水平上, 所有样点可以划分为2个Group(图2), 其中Group A 仅包括宜昌(S1)1个采样点; Group B 包括枝江(S2)、荆州(S3)、汉南(S4)及湖口(S5)4个采样点。聚类分析的结果与采样点的空间分布相符合。

2.3 不同尺度系统发育群落结构

由于本研究采集的物种为辐鳍鱼类, 所以采用辐鳍鱼类的姐妹群肉鳍鱼类矛尾鱼(*Latimeria chalumnae*)为外类群(GenBank登录号NC001804), 构建长江中游79个物种基于线粒体Cyt *b* 基因的分子系统发育树(图3)。

对不同尺度的长江中游5个采样点鱼类群落构建机制进行探究, 发现各尺度鱼类群落构建机制均不表现为随机作用。以地区采样点尺度(Local scale)对长江中游鱼类群落构建机制进行分析, 发现长江中游4个采样点(即宜昌、枝江、汉南、湖口)的 $NRI > 0$, 鱼类群落系统发育结构与随机群落相比更为聚集, 鱼类群落表现为环境因子过滤作用作为建群机制, 荆州的 $NRI < 0$, 鱼类群落系统发育结构与随机群落相比更为发散, 群落内物种间竞争作用主导群落构建。

以区域尺度(Regional scale)对长江中游鱼类群落构建机制进行分析, 在65%的相似性水平上, 即划分为3个Group时, 仅Group I (即宜昌)采样点 $NRI > 0$, 鱼类群落系统发育结构表现为聚集, 环境因子过滤作用主导群落构建, 其余2个Group(即枝江+荆州、汉南+湖口)均为 $NRI < 0$, 鱼类群落系统发育表现为发散, 物种间的竞争排斥作用主导群落构建; 在55%的相似性水平上, 即划分为2个Group时, Group A(即宜昌) $NRI > 0$, 鱼类群落系统发育表现为聚集, 环境过滤作用主导群落构建, Group B(即枝江+荆州+汉南+湖口) $NRI < 0$, 鱼类群落系统发育表现为发散, 物种间的竞争排斥作用主导群落构建(表2)。

表 1 长江中游5个采样点鱼类群落物种组成

Tab. 1 Species composition of fish community in 5 sampling sites in the middle reaches of the Yangtze River

目Order	科Family	种名Species	宜昌 Yichang	枝江 Zhijiang	荆州 Jingzhou	汉南 Hannan	湖口 Hukou
鲟形目Acipenseriformes	鲟科	达氏鲟 <i>Acipenser dabryanus</i>	+				
鲤形目Cypriniformes	亚口鱼科	胭脂鱼 <i>Myxocyprinus asiaticus</i>	+				
	花鳅科	大斑花鳅 <i>Cobitis macrostigma</i>					+
		泥鳅 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>			+		+
		大鳞副泥鳅 <i>Paramisgurnus dabryanus</i>			+		+
	沙鳅科	紫薄鳅 <i>Leptobotia taeniaps</i>					+
		花斑副沙鳅 <i>Parabotia fasciata</i>		+	+		+
		武昌副沙鳅 <i>Parabotia banarensis</i>					+
	鲤科	达氏鲃 <i>Culter dabryi</i>		+		+	+
		蒙古鲃 <i>Culter mongolicus</i>		+	+	+	+
		拟尖头鲃 <i>Culter oxycephaloides</i>	+	+	+		
		红鳍原鲃 <i>Culter erythropterus</i>				+	+
		翘嘴鲃 <i>Culter alburnus</i>	+		+	+	+
		鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>	+	+	+	+	+
		团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>		+	+	+	
		鲂 <i>Megalobrama skolkovii</i>					+
		飘鱼 <i>Pseudolaubuca sinensis</i>	+			+	+
		鲮 <i>Hemiculter leucisculus</i>			+	+	+
		贝氏鲮 <i>Hemiculter bleekeri</i>		+	+	+	+
		银鲳 <i>Xenocypris argentea</i>	+	+	+	+	+
		圆吻鲴 <i>Distoechodon tumirostris</i>	+				
		似鳊 <i>Pseudobrama simoni</i>		+	+	+	+
		鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>				+	+
		鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	+		+	+	+
		赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i>		+	+	+	+
		青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i>				+	+
		草鱼 <i>Ctenopharyngodon idella</i>		+	+	+	+
		鳊 <i>Elopichthys bambusa</i>		+			+
		马口鱼 <i>Opsariichthys bidens</i>			+		
		长蛇鮈 <i>Saurogobio dumerili</i>					+
		光唇蛇鮈 <i>Saurogobio gymnocheilus</i>					+
		蛇鮈 <i>Saurogobio dabryi</i>		+	+	+	+
		棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>			+	+	+
		似鮈 <i>Pseudogobio vaillanti</i>	+				
		乐山小鲃 <i>Microphysogobio kiatingensis</i>		+			
		银鮈 <i>Squalidus argentatus</i>		+	+	+	+
		吻鮈 <i>Rhinogobio typus</i>	+				
		长鳍吻鮈 <i>Rhinogobio ventralis</i>	+				
		圆筒吻鮈 <i>Rhinogobio cylindricus</i>	+	+	+		
		花鲢 <i>Hemibarbus maculatus</i>		+	+		+
		唇鲮 <i>Hemibarbus labeo</i>	+				+
		铜鱼 <i>Coreius heterodon</i>	+	+	+		+

续表 1

目Order	科Family	种名Species	宜昌 Yichang	枝江 Zhijiang	荆州 Jingzhou	汉南 Hannan	湖口 Hukou
鲇形目Siluriformes	鲇科	似刺鲃 <i>Paracanthobrama guichenoti</i>					+
		黑鳍鲃 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>			+		
		华鲃 <i>Sarcocheilichthys sinensis</i>			+		+
		麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>				+	+
		高体鳊 <i>Rhodeus ocellatus</i>				+	+
		彩副鲃 <i>Paracheilognathus imberbis</i>					+
		短须鲃 <i>Acheilognathus barbatulus</i>		+			
		多鳞鲃 <i>Acheilognathus polylepis</i>					+
		兴凯鲃 <i>Acheilognathus chankaensis</i>		+	+	+	+
		大鳍鲃 <i>Acheilognathus macropterus</i>		+	+	+	+
		白甲鱼 <i>Onychostoma sima</i>	+				
		麦瑞加拉鲃 <i>Cirrhinus mrigala</i>				+	+
		鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	+	+	+	+	+
		鲫 <i>Carassius auratus</i>	+	+	+	+	+
		鲇 <i>Silurus asotus</i>			+	+	+
		鲿科	大口鲇 <i>Silurus meriordinalis</i>	+	+		
	大鳍鲃 <i>Mystus macropterus</i>		+	+	+		+
	黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>		+		+	+	+
	长须黄颡鱼 <i>Pelteobagrus eupogon</i>						+
	光泽黄颡鱼 <i>Pelteobagrus nitidus</i>			+	+	+	+
	瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i>		+	+	+	+	+
	切尾拟鲿 <i>Pseudobagrus truncatus</i>			+			
	凹尾拟鲿 <i>Pseudobagrus emarginatus</i>			+			
	白边拟鲿 <i>Pseudobagrus albomarginatus</i>			+			+
	粗唇鲃 <i>Leiocassis crassilabris</i>		+	+	+		+
	鲱形目Clupeiformes	鲱科	长颌鲢 <i>Coilia ectenes</i>		+		+
短颌鲢 <i>Coilia brachygnathus</i>						+	+
鲈形目Perciformes	鳊科	斑鳊 <i>Siniperca scherzeri</i>	+	+	+		
		鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>	+	+	+		+
	鳊科	乌鳊 <i>Channa argus</i>			+	+	+
		斗鱼科	圆尾斗鱼 <i>Macropodus chinensis</i>				+
	叉尾斗鱼 <i>Macropodus opercularis</i>				+		
	沙塘鳢科	沙塘鳢 <i>Odontobutis obscurus</i>		+	+	+	
		小黄鲃 <i>Micropercops swinhonis</i>				+	
	虾虎鱼科	子陵吻虾虎 <i>Rhinogobius giurinus</i>		+	+	+	+
	刺鲃科	中华刺鲃 <i>Sinobdella sinensis</i>			+	+	+
	合鳃鱼目 Synbranchiformes	合鳃鱼科	黄鳝 <i>Monopterus albus</i>				
小计Subtotal	14	79	25	36	41	38	56

注：以“+”代表采集到的鱼类物种
Note: “+” represents the collected fish species

3 讨论

3.1 长江中游鱼类群落物种组成

长江中游地区五个江段采集的鱼类自上游向

下游表现为鱼类物种数逐渐增加(除汉南外)的现象, 其中鲤科鱼类均占半数以上, 汉南采样点(38种)略少于荆州(41种)可能是由于存在采样误差, 这与Rahel和Hubert^[35]提出的自上游到下游鱼类物

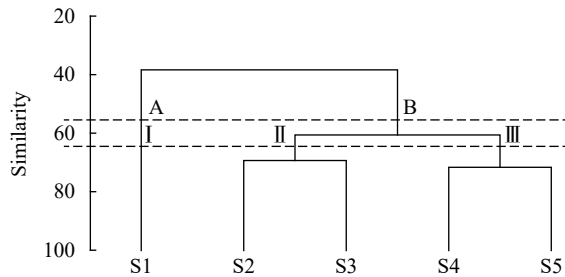


图2 长江中游5个采样点鱼类群落结构空间格局的等级聚类图
Fig. 2 Dendrogram of hierarchical clustering based on fish data of 5 sampling sites in the middle reaches of the Yangtze River

种多样性增加相一致。其中相较于其余4个采样点宜昌采集到的物种最少, 渔获物种类仅为25种, 且结构较为单一。由于三峡大坝建成蓄水后, 引起河道形态、底质类型及水文条件的改变, 使得长江干流坝下江段鱼类群落结构发生重大变化, 物种多样性降低^[36]。

相较于其他4个采样点, 湖口采集到的鱼类种类最多为56种, 鄱阳湖是长江中下游仅存的两个通江湖泊之一, 与长江物质及能量交换频繁, 加上静水、流水生境的互补作用, 形成独特的复合生态系统, 湖口是长江干流与鄱阳湖通江水道的交叉口, 其生境相对更为复杂, 静水、流水生境的互补作用使得湖口生物多样性相对较多, 鱼类资源更为丰富^[37]。

依据采集到的鱼类物种有无进行聚类, 聚类分析的结果与采样点的空间分布相符合, 推测是由于长江中游自上而下水环境逐渐发生变化, 地理距离相对较近的采样点水流流速、水温、溶解氧等水环境条件较为相似, 鱼类群落中物种组成也更为接近, 使得聚类分析结果符合采样点的空间分布。

3.2 长江中游不同尺度鱼类群落构建机制

地区采样点尺度(Local scale)鱼类群落构建机制 长江中游地区5个采样点的鱼类群落系统发育结构分析结果表明, 仅荆州采样点鱼类群落系统发育结构发散, 群落内物种间的竞争排斥作用主导群落构建。荆州江段环境广泛多样, 竞争排斥作用的建群机制使得群落内容纳的多为亲缘关系较远的远缘物种, 许多远缘物种食性相似, 食物来源存在重叠, 如采集到的蒙古鲃(*Culter mongolicus*)、翘嘴鲃(*Culter alburnus*)等鲃类与光泽黄颡鱼(*Pelteobagrus nitidus*)、鳊(*Siniperca chuatsi*)等肉食性鱼类多以小型鱼类、虾、水生昆虫为食^[22, 24, 26], 食物来源的重叠使物种间表现了较强的竞争作用。其余4个采样点鱼类群落系统发育结构聚集, 表现为环境过滤作用主导群落构建。群落生境是物种定居于某个区域的首要限制因素, 4个采样点区域空间具有生境异质性, 环境

条件如水流流速、水温、溶解氧含量等各不相同, 具有特殊性。

区域尺度(Regional scale)鱼类群落构建机制

在区域尺度下, 当聚类为3组时, Group I (宜昌)鱼类群落系统发育结构聚集, 表现为环境过滤作用主导群落构建; Group II (枝江+荆州)及Group III (汉南+湖口)鱼类群落系统发育结构均转变为发散, 物种间的竞争排斥作用主导群落构建。当尺度进一步扩大即聚类为2组时, Group A (宜昌)鱼类群落系统发育结构始终为聚集, 表现为环境过滤作用主导群落构建。Group B (枝江+荆州+汉南+湖口)鱼类群落系统发育结构则变为发散, 表现为物种间的竞争作用主导群落构建。

然而无论从地区采样点尺度或区域尺度进行鱼类群落系统发育结构分析, 长江中游宜昌江段鱼类群落均表现为系统发育结构聚集, 表明宜昌江段具有强烈的、特殊的环境因子, 致使该位点始终为环境过滤作用主导群落构建。宜昌江段是长江中上游的分界点, 上游河床比降大, 水流湍急, 中游河床比降锐减, 水流较平缓, 宜昌江段其环境条件相对于其他4个采样点更为特殊, 使得该采样点群落构建机制始终为环境过滤作用^[18]。在不同的研究尺度下, 荆州采样点由于环境抑制性相对较为均衡, 其鱼类群落系统发育结构始终不变表现为发散, 物种间竞争作用主导群落构建。这反映出荆州江段环境的广泛多样, 容纳了较多的远缘物种。其余江段(枝江、汉南、湖口)在地区采样点尺度下, 由于区域空间生境具有异质性, 各采样点江段特殊的环境因子使得仅适应该环境条件的物种得以共存, 群落内多为近缘物种, 各江段群落的构建机制均表现为环境因子过滤作用; 随着研究尺度的扩大即在区域尺度下, 环境多样性增加, 群落内容纳的远缘物种增加, 从而导致鱼类群落构建机制发生转变, 由环境因子过滤作用转变为物种间竞争作用。

已有研究发现群落构建成因会由于尺度的不同而存在差异, 体现出空间尺度在群落构建机制研究中的重要性^[13, 38, 39]。Hubert等^[38]分析了印度洋及太平洋3个岛屿、14个采样点珊瑚礁鱼类的群落构建机制。结果发现, 在地区采样点尺度下(Local scale), 14个采样点内部, 群落构成机制为中性随机作用; 在区域尺度下(Regional scale), 不同岛屿珊瑚礁鱼类群落构建机制为竞争排斥作用。然而对于陆生植物群落来说, 不同的研究尺度, 群落的构建机制表现不同于鱼类群落。Kembel和Hubbell^[39]在研究巴拿马热带雨林植物群落时, 发现在小尺度上, 群落的构成机制为竞争作用, 谱系结构发散, 随

着研究尺度的增加, 环境变量逐渐增多, 生境过滤则成为群落构建的主要成因。

本研究对长江中游干流不同尺度鱼类群落结构构建机制进行分析, 发现在地区采样点尺度下,

荆州江段鱼类群落构建机制为竞争作用, 其余4个采样点均表现为环境过滤作用主导群落构建; 在区域尺度下, 宜昌江段鱼类群落构建机制始终为环境过滤作用, 荆州江段鱼类群落构建机制始终为竞争

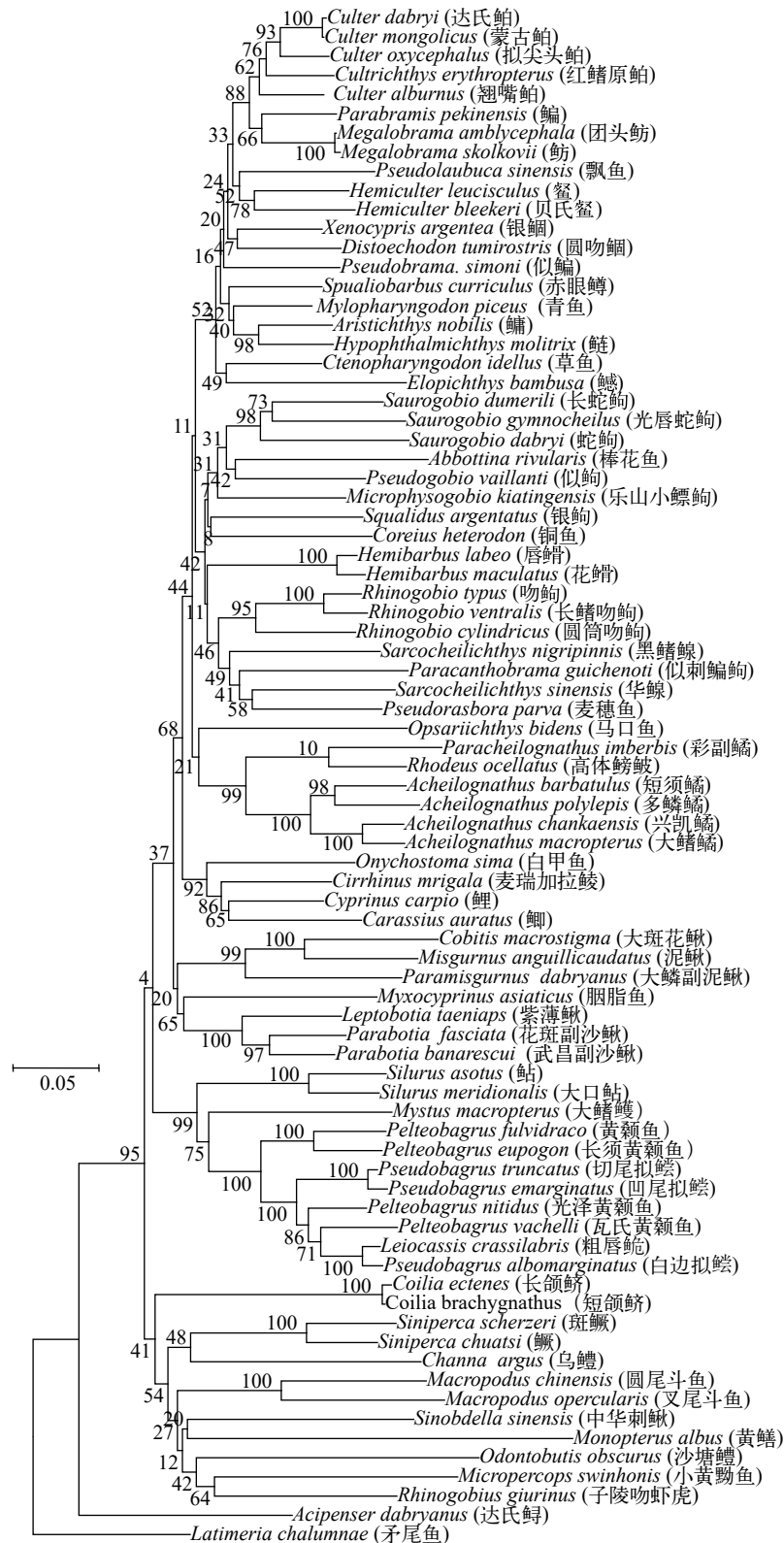


图 3 基于线粒体Cyt *b*序列构建的长江中游5个采样点鱼类物种NJ系统发育树

Fig. 3 Neighbor-joining (NJ) tree of fish community based on Cyt *b* gene from 5 sampling sites of the middle reaches of the Yangtze River

表 2 长江中游鱼类群落不同尺度下平均成对分类系统发育距离(MPD)和净亲缘关系指数(NRI)

Tab. 2 Mean pairwise phylogenetic distance (MPD) and net relatedness index (NRI) with different spatial scales of fish community in the middle reaches of the Yangtze River

尺度Scale	MPD 平均随机值Mean MPD randomization	MPD观测值MPD observed	标准差 SD	净亲缘关系指数NRI
地区采样点尺度Local scale				
宜昌Yichang	0.2236	0.2208	0.0010	0.2767
枝江Zhijiang	0.2279	0.2266	0.0074	0.1831
荆州Jingzhou	0.2293	0.2351	0.0066	-0.8850
汉南Hannan	0.2282	0.2270	0.0071	0.1113
湖口Hukou	0.2338	0.2314	0.0047	0.5185
区域尺度(3个Group)Regional scale				
Group I 宜昌Yichang	0.2301	0.2225	0.0088	0.8644
Group II 枝江+荆州Zhijiang + Jingzhou	0.2361	0.2381	0.0056	-0.3574
Group III 汉南+湖口Hannan + Hukou	0.2384	0.2400	0.0043	-0.3618
区域尺度(2个Group)Regional scale				
Group A宜昌Yichang	0.2277	0.2225	0.0073	0.7184
Group B枝江+荆州+汉南+湖口Zhijiang + Jingzhou + Hannan + Hukou	0.2398	0.2417	0.0025	-0.7819

作用, 其余3个采样点(枝江、汉南、湖口)扩大尺度后鱼类群落构建机制发生转变, 由环境过滤作用转变为竞争排斥作用主导群落构建。与Rahel等^[35]的研究结果类似, 存在部分一致性。这反映出水生动物与陆生植物在不同的研究尺度上群落构建机制存在差异。陆生植物群落环境因素对其物种组成有着非常重要的作用, 小空间尺度下的生境较为均质, 资源相对有限, 物种间的竞争作用主导群落构建^[11], 随着研究尺度的增加, 群落内温度、水分、风力、光照和土壤等诸多生态因子增加, 环境因子过滤作用成为群落构建的主导因素^[12, 40]。但在水体环境中, 随着研究尺度的增加, 水环境的多样性使得群落内容纳了更多的远缘物种, 群落构成的生态机制表现为竞争作用。因此, 不同的生境, 不同的生物类群其群落构建机制在不同尺度上表现不同。此外, 本研究显示, 在长江中游干流的宜昌江段与其他江段有明显的差别。因此, 在未来的保护工作中应予以关注, 区别对待。

致谢:

感谢中国科学院水生生物研究所但胜国、张智、陈林、倪述、唐瑞和高嘉昕在采样方面给予的帮助。

参考文献:

[1] Rosindell J, Hubbell S P, Etienne R S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, **26**(7): 340-348.
[2] Roughgarden J. Competition and theory in community ecology [J]. *The American Naturalist*, 1983, **122**(5): 583-601.

[3] Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats [J]. *Ecology*, 1994, **75**(1): 2-16.
[4] Tilman D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(30): 10854-10861.
[5] Weiher E, Keddy P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns [J]. *Oikos*, 1995, **74**(1): 159-164.
[6] Nathan J B, Kraft, David D, Ackerly. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest [J]. *Ecological Monographs*, 2010, **80**(3): 401-422.
[7] Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001: 70-82.
[8] Leibold M A. Similarity and local coexistence of species in regional biotas [J]. *Evolutionary Ecology*, 1998, **12**(1): 95-110.
[9] Macarthur R H, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species [J]. *The American Naturalist*, 1967, **101**(921): 377-385.
[10] Weiher E, Clarke G D, Keddy P A, et al. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of Plant Species [J]. *Oikos*, 1998, **81**(2): 309-322.
[11] Niu H Y, Wang Z F, Lian J Y, et al. New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology [J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(3): 275-283. [牛红玉, 王峥嵘, 练琚愉, 等. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究 [J]. *生物多样性*, 2011, **19**(3): 275-283.]
[12] Lu M M, Huang X C, Ci X Q, et al. Phylogenetic com-

- munity structure of subtropical forests along elevational gradients in Ailao Mountains of southwest China [J]. *Biodiversity Science*, 2014, **22**(4): 438-448. [卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 等. 沿海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构 [J]. *生物多样性*, 2014, **22**(4): 438-448.]
- [13] Swenson N G, Enquist B J, Pither J, *et al.* The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics [J]. *Ecology*, 2006, **87**(10): 2418-2424.
- [14] Vamosi S M, Heard S B, Vamosi J C, *et al.* Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure [J]. *Molecular Ecology*, 2009, **18**(4): 572-592.
- [15] Cavender-Bares J, Keen A, Miles B. Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale [J]. *Ecology*, 2006, **87**(7): 109-122.
- [16] Chen F, Huang D M, Zhao X F, *et al.* Thinking on protection of fish diversity in Yangtze River in new era [J]. *Yangtze River*, 2019, **50**(2): 13-18. [陈锋, 黄道明, 赵先富, 等. 新时代长江鱼类多样性保护的思考 [J]. *人民长江*, 2019, **50**(2): 13-18.]
- [17] Cao W X. Ecological protection of hydropower cascade development in the upper reaches of the Yangtze River [J]. *Yangtze River Technical Economy*, 2017, **1**(1): 25-30. [曹文宣. 长江上游水电梯级开发的水域生态保护问题 [J]. *长江技术经济*, 2017, **1**(1): 25-30.]
- [18] Yi Y J. Impacts of changing flow and sediment on fish and habitat modeling of the Yangtze River [D]. Beijing: Tsinghua University, 2008: 3-10. [易雨君. 长江水沙环境变化对鱼类的影响及栖息地数值模拟 [D]. 北京: 清华大学, 2008: 10-13.]
- [19] Yu X D, Luo T H, Zhou H Z. Large-scale patterns in species diversity of fishes in the Yangtze River Basin [J]. *Biodiversity Science*, 2005, **13**(6): 473-495. [于晓东, 罗天宏, 周红章. 长江流域鱼类物种多样性大尺度格局研究 [J]. *生物多样性*, 2005, **13**(6): 473-495.]
- [20] Sun M S. Studies on the density distribution of fishes in the section from Chenglingji to Yichang of the Yangtze River middle reaches [D]. Wuhan: Huangzhong Agricultural University, 2013: 1-2. [孙明帅. 长江中游城陵矶至宜昌江段鱼群密度分布特征研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013: 1-2.]
- [21] Chen D Q, Duan X B, Liu S P, *et al.* On the dynamics of fishery resources of the Yangtze River and its management [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2002, **26**(6): 685-690. [陈大庆, 段辛斌, 刘绍平, 等. 长江渔业资源变动和管理对策 [J]. *水生生物学报*, 2002, **26**(6): 685-690.]
- [22] Chen Y Y. Fauna Sinica, Osteichthyes, Cypriniformes II [M]. Beijing: Science Press, 1998: 46-444. [陈宜瑜. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目 (中卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 46-444.]
- [23] Yue P Q. Fauna Sinica, Osteichthyes, Cypriniformes III [M]. Beijing: Science Press, 2000: 399-427. [乐佩琦. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目 (下卷) [M]. 北京: 科学出版社, 2000: 399-427.]
- [24] Chu X L. Fauna Sinica, Osteichthyes, Siluriformes [M]. Beijing: Science Press, 1999, 35-86. [褚新洛. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲇形目 [M]. 北京: 科学出版社, 1999, 35-86.]
- [25] Zhang S Y. Fauna Sinica, Osteichthyes, Acipenseriformes, Elopiformes, Clupeiformes, Gonorhynchiformes [M]. Beijing: Science Press, 2001: 30-32. [张世义. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲟形目海鲢目鲱形目鼠鲱目 [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 30-32.]
- [26] Wu H L. Fauna Sinica, Osteichthyes, Perciformes V, Gobioidae [M]. Beijing: Science Press, 2007: 142-145, 594-599. [伍汉霖. 中国动物志·硬骨鱼纲·鲈形目 (五)·虾虎鱼亚目 [M]. 北京: 科学出版社, 2007: 142-145, 594-599.]
- [27] Zhang C G. Species Diversity and Distribution of Inland Fishes in China [M]. Beijing: Science Press, 2016: 192-208. [张春光. 中国内陆鱼类物种与分布 [M]. 北京: 科学技术出版社, 2016: 192-208.]
- [28] Xiao W H, Zhang Y P, Liu H Z. Molecular systematics of *Xenocyprinae* (Teleostei: Cyprinidae): taxonomy, biogeography, and coevolution of a special group restricted in East Asia [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, **18**(2): 163-173.
- [29] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, *et al.* The CLUSTAL X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools [J]. *Nucleic Acids Research*, 1997(25): 4876-4882.
- [30] Galtier N, Gouy N. SEVIEW and PHYLOWIN: Two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny [J]. *Computer Applications in the Biosciences*, 1996, **12**(6): 543-548.
- [31] Tamura K, Peterson D, Peterson N, *et al.* Mega 5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2011, **28**(10): 2731-2739.
- [32] Clarke K R, Warwick R M. Changes in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation (2nd edition) [M]. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001: 62-81.
- [33] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, *et al.* Phylogenies and community ecology [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002(33): 475-505.
- [34] Li K K, Wang X Y, Wang T, *et al.* Analysis on the construction and community phylogenetic structure of deciduous broad-leaved forest community in Baiyunshan nature reserve based on different models [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2018, **52**(1): 50-58. [李培坤, 王雪颖, 王婷, 等. 基于不同模型分析白云山落叶阔叶林群落系统发育结构及其构建机制 [J]. *河南农业大学学报*, 2018, **52**(1): 50-58.]

- [35] Rahel F J, Hubert W A. Fish assemblages and habitat gradients in a rocky-mountain great-plains stream-biotic zonation and additive patterns of community change [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1991(120): 319-332.
- [36] Gao X, Fujiwara M, Winemiller K O, *et al.* Regime shift in fish assemblage structure in the Yangtze River following construction of the Three Gorges Dam [J]. *Scientific Reports*, 2019, **9**(1): 4212-4214.
- [37] Wang S, Duan X B, Chen W J, *et al.* Status and changes of fish resources in the Hukou area of Poyang Lake [J]. *Freshwater Fisheries*, 2016, **46**(6): 50-55. [王生, 段辛斌, 陈文静, 等. 鄱阳湖湖口鱼类资源现状调查 [J]. *淡水渔业*, 2016, **46**(6): 50-55.]
- [38] Hubert N, Paradis E, Bruggemann J H, *et al.* Community assembly and diversification in Indo-Pacific coral reef fishes [J]. *Ecology and Evolution*, 2011, **1**(3): 229-277.
- [39] Kembel S W, Hubbell S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community [J]. *Ecology*, 2006, **87**(7): 86-99.
- [40] Gaston K J. Global patterns in biodiversity [J]. *Nature*, 2000, **405**(6783): 220-227.

MECHANISM OF FISH COMMUNITY ASSEMBLY IN MIDDLE REACHES OF THE YANGTZE RIVER

YANG Ting-Yue^{1,2}, YU Dan¹, GAO Xin¹ and LIU Huan-Zhang¹

(1. The Key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Community assembly mechanisms have long been a central issue in ecology. Three mechanisms have been proposed to govern community assembly: neutral process, competitive interaction, and environmental filtering. To explore the assembly mechanism of fish communities in the middle reaches of the Yangtze River, we collected fish samples from 5 reaches (Yichang, Zhijiang, Jingzhou, Hannan, Hukou) and conducted a series of analysis including phylogenetic community structure analysis. The results showed that: (1) spatial clustering analysis revealed that all sampling reaches were identified as 3 groups (Yichang, Zhijiang + Jingzhou, Hannan + Hukou) with a similarity level of 65% or 2 groups (Yichang, Zhijiang + Jingzhou + Hannan + Hukou) with the similarity level of 55%. These groupings were consistent with the spatial distribution of the sampling reaches; (2) The assembly mechanisms of fish communities were distinct at different spatial scales. At local scale, competitive interaction drove the fish community assembly in Jingzhou sampling reach, while environmental filtering drove the fish communities assembly in other sampling reaches. At regional scale, environmental filtering structured the fish community in Yichang sampling reach, while interspecific competition structured the fish communities in the other 4 sampling reaches. Therefore, the local environment and spatial scales play a role simultaneously during fish community assembly in the middle reaches of the Yangtze River. The fish community in Yichang reach is structured by environmental filtering, which may be due to the swift current there. In other reaches, environmental filtering drove the fish community assembly at local scale, while competitive interaction played key role at regional scale. This may be because as spatial heterogeneity increases, distantly related species were contained in the community assemblage. This phenomenon is different from those in terrestrial plant communities, where the assembly mechanism has changed from small-scale competitive interaction to large-scale environmental filtering.

Key words: Community assembly mechanism; Community phylogenetic structure; Neutral process; Competitive interaction; Environmental filtering; The middle reaches of the Yangtze river