

湖泊鱼类群落资源利用格局研究进展与方法

谢松光^{1,2} 崔奕波¹ 李钟杰¹

(1. 淡水生态与生物技术国家重点实验室; 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072;

2. 中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

STUDIES ON RESOURCE UTILITY PATTERNS OF LAKE FISH COMMUNITIES: PROGRESS AND METHODS

XIE Songguang^{1,2}, CUI Yibo¹ and LI Zhongjie¹

(1. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology; Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072;

2. Institute of Oceanology, The Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071)

关键词: 湖泊鱼类群落; 资源利用格局; 形态特征; 捕食和竞争

Key words: Lake fish community; Resource utility pattern; Morphological characteristics; Predation and competition

中图分类号: S931.5 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2003)01-0078-007

群落中的物种通过共同利用环境中的资源而相互作用, 因此, 资源利用格局研究是揭示生物群落结构的重要途径^[1]。湖泊鱼类群落的资源利用格局研究对湖泊渔业管理及资源的可持续利用具有重要的指导意义, 在北美和非洲一些湖泊中已有较深入的研究^[2,3]。我国有关湖泊鱼类群落资源利用格局研究还非常有限。空间(Spatial)、营养(Trophic)和时间(Temporal)是群落中物种间资源分离的三个重要资源轴^[4]; 个体适应性形态结构是资源利用的工具^[5]; 而被食压力(Predation risk)和竞争(Competition)是群落中物种之间相互作用的主要方式, 影响鱼类群落的资源利用格局。作者就这三个方面的研究进展及研究方法进行综述, 希望为我国湖泊鱼类群落资源利用格局研究的开展提供参考。

1 鱼类群落的空间、营养和时间格局

1.1 空间格局(Spatial pattern)

湖泊鱼类群落的空间格局包括水平格局和垂直

格局。

1.1.1 水平格局(Horizontal pattern) 影响湖泊鱼类群落水平格局的主要生境因子有水深及距湖岸距离、植被状况、底质特点和水文等。随着距湖岸距离及水深的变化, 北美深水湖泊沿岸带和敞水带的鱼类分布有较大差异: 沿岸带鱼类密度、种类数和物种多样性较敞水带高得多^[6,7], 而敞水带主要分布一些浮游生物食性鱼类。长江中、下游湖泊水较浅, 没有明显的沿岸带和敞水带的分界, 水深及距岸线距离对鱼类分布影响一般较小^[8,9]。

植被生境是深水湖泊沿岸带及浅水湖泊的主要生境类型, 是小型鱼类和幼鱼重要的保护生境。植被状况对鱼类分布的影响主要与植被类型和密度有关。沉水植被生境中鱼类密度和多样性一般较其它植被类型(如挺水植被、浮叶植被等)高^[10]。Holland and Huston 调查发现白斑狗鱼(*Esox lucius*)幼鱼在沉水植被中的密度是其它植被类型中的三倍以上。扁担塘沉水植被生境(苦草生境和聚草生境)中小型鱼

收稿日期: 2001-10-22; 修订日期: 2002-05-10

基金项目: 国家“十五”攻关专题(编号: 2001BA505B0302); 国家自然科学基金(批准号: 39670575、39625006、30000125); 中国科学院水生生物研究所知识创新工程; 博士后基金项目、中国科学院王宽诚博士后工作奖励基金项目等资助

作者简介: 谢松光(1968年—), 男, 湖南湘阴人; 理学博士; 研究方向: 渔业生态

通讯作者: 李钟杰, 研究员, Tel.: 027-87647717, E-mail: zhongjie@ihb.ac.cn

类的密度和多样性较莲生境中高得多。鱼类分布还随植被密度不同而异,在一定范围内鱼类分布随植被密度的增高而增大,但植被密度太高时,鱼类密度降低^[11]。Killgore 等比较三种植被密度下鱼类的分布发现,中等密度植被生境中鱼类密度最高,而高密度植被生境中,鱼类群落组成简单,个体小,生物量低。根据最适摄食理论(Optimal foraging theory),鱼类能权衡被食压力和摄食效率的关系,选择最适生境使被食死亡率与摄食效率的比值最低^[12]。当植被密度过高时鱼类的活动受到限制,摄食效率降低。植被密度亦是长江中、下游湖泊鱼类分布的主要影响因素^[13]。

底质类型常是影响底栖鱼类分布的重要生境因子,如长耳太阳鱼(*Lepomis megalotis peltastes*)一般栖息于植被稀疏的砂石底质生境。在 Clear 湖中,金鲈(*Perca flavescens*)和黄 鲈(*Ictalurus natalis* (Lesueur)) 主要选择岩石底质生境。

1.1.2 垂直格局(Vertical pattern) 湖泊鱼类群落一般由喜好不同水层的鱼类共同构成。在植被生境中,生境结构的垂直空间异质性是影响鱼类群落垂直空间格局的重要原因。对北美湖泊植被生境中鱼类的垂直分布研究发现,水层主要生活一些敞水区种类如美鲈(*Notemigonus crysoleucas*)等;小型鱼类及一些种类的幼鱼常栖息于植被中以减小被食压力;一些食鱼鱼类如大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)等常游戈于植被表层捕食饵料鱼类;而金鲈等底层鱼类常栖息于植被底层。深水湖泊的敞水带,鱼类的垂直分布常与水温垂直分层有关,而湖泊跃温层的形成与季节变化密切相关。Michigan 湖中食鱼性鱼类鲑亚科种类(Salmonine)因与小型鱼类白鲑 *Coregonus hoyi* 的喜好水温不同(前者 10℃,后者 8℃)而表现出垂直水层选择的差异,使其对后者的利用率很低^[14]。鱼类对不同水层的喜好性特点主要与个体形态结构、生活习性等有关^[19]。

1.2 营养格局(Trophic pattern)

食物资源是鱼类生存、生长和繁殖的基础。营养关系是鱼类种间相互作用的主要方式之一。

1.2.1 鱼类的食性类型(Trophic categories) 根据食物中主要食物性质的不同,鱼类的食性类型主要有:碎屑食性(Detritivores)、腐食性(Scavengers)、植食性(Herbivores)、杂食性(Omnivores)和肉食性(Carnivores)等。鱼类几乎可以利用水体中所有可能食物资源,且大部分鱼类都同时摄食多种类型的食物。因此鱼类的食性类型常只代表鱼类优势食物类型性

质。另外,鱼类的食物组成常随环境、季节、生长阶段而改变,也给鱼类食性描述增加了难度。

1.2.2 食性的可塑性(Trophic flexibility) 在同一生境同时采集的同一种鱼类相同大小个体的胃含物常有较大差异。这种食性的个体差异除了反映摄食的随机性外,还与个体生理或形态适应性差异有关,是鱼类食性的可塑性的重要表现。鱼类行为也是影响食性可塑性的重要因素。没有捕食者时,蓝鳃太阳鱼不同大小个体均选择敞水区摄食浮游生物;而在捕食者的捕食压力下,其幼鱼常栖息于植被生境中,并主要摄食其中的底栖生物。鱼类食性的可塑性还表现为食性的时间变化(日变化、季节变化和发育阶段变化),这一部分内容将在资源利用的时间格局中介绍。食性的可塑性是鱼类长期进化过程中形成的对环境的适应性表现,是鱼类营养生态学的重要特征。由于淡水生态系统的不稳定性,食性的可塑性使鱼类能适应水环境的变化,充分利用各种可能的食物资源,在鱼类群落结构的形成中具有十分重要的意义。

1.2.3 营养分离(Trophic partitioning) 湖泊鱼类群落一般由多种食性类型鱼类构成,食物种类差异是湖泊鱼类群落中种间营养分离的主要方式^[15]。对梁子湖黄 鲈(*Hypseleotris swinhonis* (Günther))、子陵栉虎鱼(*Ctenogobius giurinus* Rutter)、麦穗鱼(*Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel)、鲫(*Carassius auratus* Linnaeus)、红 鳍 原 鳊(*Culterichthys erythropterus* Basilewsky)、九州 鳊(*Hemiramphus kurumeus* Jordan et Starks)、似 鲮(*Toxotramis swinhonis* Günther)、油 鲮(*Hemiculter bleekeri* Warpachowski)和棒花鱼(*Abbottina rivularis* Basilewsky)等九种小型鱼类的营养生态学研究发现,它们可以分为四种不同的食性类群:除黄 鲈和子陵栉虎鱼外,种间食性重叠均不显著^[15]。由于鱼类一般都能同时摄食多种食物,使种间食物种类差异有限,食物组成比例差异也是种间营养分离的重要方式。热带非洲大湖(Victoria 湖、Malawi 湖和 Tanganyika 湖)中 70% 以上的鱼类属于丽鱼科(Cichlidae)种类,种间食物组成种类相似性一般较大。此外,食物大小差异也是湖泊鱼类群落中种间营养分离的重要方式。北美湖泊中太阳鱼 *Lepomis gibbosus* 和长耳太阳鱼的空间分布和食物组成基本相似,但前者的食物一般较后者小。食物大小差异也是同种鱼类不同规格个体营养分离的重要方式。

1.3 时间格局(Temporal pattern)

鱼类群落资源利用的时间格局包括昼夜格局、

季节格局和不同发育阶段资源利用的变化等主要形式^[27, 28]。

1.3.1 昼夜格局(Diurnal pattern) 大部分鱼类在一昼夜中均有特定的相对集中的活动时间。据此可以将鱼类分为白昼活动型、夜晚活动型和昏光活动型等类群。鱼类摄食强度的日变化常有报道。Opinicon 湖中金鲈属白昼活动型鱼类, 其胃含物重量存在上午和下午有两个峰值; 太阳鱼、蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)、(*Fundulus diaphanus*) 等三种鱼类以白昼摄食为主, 同时还有一定的夜晚摄食活动。鱼类的食物组成在日周期中也存在差异, 如在 Opinicon 湖中, 太阳鱼在黎明前 4:00 主要摄食摇蚊蛹、端足类甲壳动物和毛翅类幼虫, 早上 5:00—8:00 主食摇蚊幼虫、鳊鳃类和束翅目若虫, 而下午 3:00—5:00 主食摇蚊幼虫和鳊鳃类。鱼类摄食强度和食物组成的日变化与鱼类活动的日节律及饵料生物的行为和分布的日变化有关。湖泊鱼类群落的空间格局也常表现出日变化特点。Ontario 湖中大部分鱼类白天分布于各自的喜好生境中摄食, 而晚上返回浅水带休息, 使浅水带鱼类的密度增高; 同时, 夜间大部分鱼类的垂直位置降低, 很多鱼类甚至附贴于湖底以减小被食压力。

1.3.2 季节格局(Seasonal pattern) 由于生境结构、饵料资源状况以及鱼类的生理和活动特征的变化, 不同季节鱼类群落的空间和营养格局常存在差异。深水湖泊中鱼类常具有明显的季节性向岸和离岸洄游特点, 如 Ontario 湖中每年 5 月当湖水开始出现温度分层时, 一些敞水区鱼类开始向岸洄游; 8 月份大部分鱼类的向岸洄游结束, 部分种类开始离岸洄游; 11 月份敞水区鱼类的离岸洄游基本结束, 这时沿岸带鱼类群落主要由沿岸带特有种类构成^[16]。Xie 等对长江中游浅水湖泊扁担塘小型鱼类分布研究发现, 冬季鱼类主要集中分布于植被结构较复杂的苦草生境中, 而其它季节相对分散于其它生境中。鱼类分布的季节变化还表现为垂直空间格局的改变。太湖几种银鱼(太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis* Chen)、寡齿新银鱼(*N. oligodontis* Chen)和大银鱼(*Protosalanx hyalocranius* Abbott)) 1—4 月份主要分布于中上层; 6 月份分布于上层; 8 月份集中于中下层; 而 10 月份在各水层的分布比较均匀^[17]。鱼类食性的季节变化非常普遍^[18]。作者对扁担塘黄、子陵栉虎鱼和麦穗鱼的研究发现, 三种鱼类冬季和春季食物中枝角类和桡足类比例较高; 黄、子陵栉虎鱼夏季食物中昆虫比例增大, 而秋季桡足类比

例增大; 麦穗鱼夏秋季节则软体动物比例较高。这种食物组成的季节变化主要与环境饵料资源状况的季节变化有关。此外, 随着环境饵料资源状况的变化, 不同季节鱼类种间营养关系也不同。北美湖泊中春季饵料资源相当丰富, 很多鱼类同时捕食优食的饵料生物使食性重叠增大; 而夏季食物资源相对匮乏, 鱼类摄食不同食物使种间食性重叠减小。

种间资源利用格局的季节差异是鱼类群落种间生态分离的重要方式。对 Opinicon 湖中蓝鳃太阳鱼和金鲈的比较研究发现, 前者冬天不摄食, 只到 5 月中旬才开始摄食和性腺发育; 而后者冬天仍保持一定的摄食强度, 其性腺秋季开始发育, 到第二年春季基本成熟。作者发现扁担塘黄、子陵栉虎鱼和麦穗鱼的摄食强度的季节格局也存在明显的种间差异。这种资源利用季节格局的异常使鱼类繁殖季节分离, 对避免不同鱼类仔鱼的食物和空间资源竞争具有重要的意义。

1.3.3 不同发育阶段资源利用变化(Ontogenetic change) 鱼类生长的终生性(Interminate)使鱼类种群常具有复杂的个体大小组成。鱼类栖息生境常随个体发育而改变。北美湖泊中蓝鳃太阳鱼一般在沿岸带繁殖, 仔鱼到敞水区生活; 当体长达 12.5mm 时, 幼鱼返回沿岸带水生植被生境中; 体长达 50—80mm 时再返回敞水带。鱼类的食性亦随个体不同发育阶段食性而改变^[19]。许多鱼类仔鱼阶段均以浮游动物为基本饵料生物, 而成鱼阶段表现出明显的食性分化; 刘恩生等对花园湖乌鳢(*Ophicephalus argus* Cantor)的研究发现, 随个体的生长, 其优势饵料生物由虾类、底栖生物等无脊椎动物转变为(*Hemiculter leuciscus* Basilewsky)和 亚科(*Acheilognathinae*)等小杂鱼鱼类, 最后转变为鲫鱼; 个体不同发育阶段食性的变化还表现为食物大小的改变。鱼类的这种不同发育阶段资源利用改变的特点使鱼类群落中具有复杂的种间和种内关系。

1.4 重要资源轴间的关系

空间、营养和时间资源轴在鱼类群落种间生态分离中的重要性常不同。Ross 综述认为由于鱼类摄食器官特化的普遍性以及水体饵料资源相对空间资源更加丰富多样的特点, 在湖泊鱼类群落中营养分离较空间分离更加重要; 而时间资源的分化方式单调, 在种间生态分离中的重要性较低。一些研究认为, 各资源轴在生态分离中的重要性在不同湖泊鱼类群落中常存在差异: Keast 认为在 Opinicon 湖鱼类群落中, 空间和营养资源轴在物种生态分离中同样

重要; 而 Werner 等认为空间分离是 Michigan 湖中鱼类种间生态分离的主要方式。作者认为扁担塘小型鱼类群落中空间分离和营养分离的重要性随季节而变化。

2 个体形态特征与资源利用

生态形态学理论认为适应性形态特征是物种获得资源的工具, 形态适应性的根本意义在于提高资源利用的效率^[20]。有关鱼类形态结构与食物资源利用之间的关系已进行了较深入的研究, 已在一些论著中详细介绍^[21], 如: 食鱼性鱼类一般表现为口裂大, 口腔齿发达, 鳃耙短而稀疏, 消化道较短等特点。

鉴于鱼类群落中种间资源分离的普遍性, 及特定形态结构与资源利用关系的确定性, 生态形态学理论认为鱼类群落中种间形态差异是资源分离的基础。因此, 可以通过对与资源利用相关形态结构的研究, 推测种间资源利用关系, 揭示群落结构的生态形态学机制, 并为群落状况评价、引种论证、及渔业管理提供参考。形态格局与营养格局的关系已在一些鱼类群落研究中得到证实^[22]。作者对梁子湖九种小型鱼类的摄食生态形态学研究发现, 口的大小、鳃耙结构和消化道长度等与食物大小、及食物性质(动物性或植物性)等密切相关。由于该鱼类群落中种间明显的营养分离和形态分离, 作者认为这种形态结构与食物组成的显著相关关系说明, 形态分离是决定该群落种间营养分离的基础。但一些鱼类群落的研究发现形态格局与营养格局关系不明显^[23, 24]。一些学者提出, 鱼类的形态结构是在长期的进化过程中形成的特有的适应性特征, 主要决定鱼类的基础生态位; 而鱼类的食物组成是一种短期现象, 并受环境资源状况、种间关系及鱼类行为、生理等影响, 是鱼类的现实生态位。这样导致形态格局与营养格局之间缺乏相关关系。对资源利用相关适应性形态认识的局限性也是导致鱼类群落资源利用相关形态格局与资源利用格局不一致的重要原因^[25]。同时, 一些学者认为, 适应性形态特征主要与资源利用的方式有关(How to use resources), 而不决定食物种类(What to eat)。根据这一观点, Piet 根据食物的性质(动物性或植物性)、所处水层、和大小等特点, 确定不同食物的生态参数, 发现鱼类群落的形态格局与食物的生态性质之间有显著的相关关系。作者对梁子湖小型鱼类群落营养生态学研究结果也支持 Piet 的这一观点。

3 捕食和竞争对资源利用格局的影响

捕食和竞争也是生物群落中种间相互作用的重要方式。鱼类群落中食鱼性鱼类的捕食作用和鱼类种间资源竞争是影响鱼类群落资源利用格局的重要因素。

3.1 捕食(Predation)

食鱼性鱼类对饵料鱼类的捕食作用包括直接影响(Direct effects)和间接影响(Indirect effects)。食鱼性鱼类的捕食作用的直接影响使饵料鱼类种群数量降低, 从而改变饵料鱼类的资源利用状况和种间关系。Persson 研究发现, 食鱼性鱼类北方狗鱼 *Esox lucius* 捕食作用使河鲈 *Perca fluviatilis* Linnaeus 的种群数量减小, 从而导致河鲈种内食物竞争减小, 个体生长加快^[26]; 饵料鱼类种群的减小还能进一步导致与饵料鱼类生态位相近的其它鱼类种群扩大^[27]。捕食作用通过改变饵料鱼类的行为间接影响鱼类群落的种间和种内关系。小型鱼类和一些鱼类的幼鱼常聚集于植被生境中以减小被食压力, 使植被生境中鱼类密度增大、食物短缺、生长减慢, 并进一步影响幼鱼成活率和种群结构。另一方面, 幼鱼对保护生境的选择使同种不同规格个体资源分离, 从而降低种内资源竞争。被食压力下蓝鳃太阳鱼幼鱼与成鱼的空间分离使后者生长加快。

3.2 竞争(Competition)

竞争排斥原理认为一个稳定的平衡系统中两个具有相同生态需求的物种不能长期共存, 其中一个物种将被另一个物种排斥或改变生态位。竞争对鱼类群落资源利用格局的影响常表现为生态位散布。湖泊鱼类的可塑性和适应性一般较强, 种间资源分离现象非常普遍, 对减小竞争, 维持群落结构的稳定性具有重要的意义。

4 资源利用格局的研究方法

4.1 空间格局的研究方法

生境模块理论认为生境结构是群落结构的模块。因此, 根据影响鱼类分布的生境因子将湖泊分为不同的生境类型, 研究不同生境中的鱼类组合可以揭示鱼类群落的空间格局。鱼类空间格局研究方法概括起来主要有潜水直接计数法、取样分析法(主要有蹻网和罩网法、刺网法、拖网法、定置网法、电捕法和毒杀法)、声波鱼探仪法、和电磁波遥感法。除电磁波遥感法外, 以上方法谢松光等在前文中均有介绍^[28]。电磁波遥感法采用手术将电磁波发生器

置于鱼体,通过接收电磁波研究鱼类的活动和分布。这一方法能对鱼类活动进行连续观察,主要适合于个体较大的种类^[3]。

4.2 鱼类食性研究方法

鱼类的食性常通过研究胃含物的组成及不同食物的重要性获得。常用的胃含物重要性的描述方法,如出现频率法(Frequency of occurrence method)、计数法(Numerical method)、体积法(Volumetric method)、重量法(Gravimetric method)和打分法(Points method)等,均于一些文献中详细介绍。这些方法对胃含物重要性描述常具有不同的侧重点:出现频率法不能反映食物数量、体积或重量概念;计数法过高估计个体较小的饵料生物的重要性,它也不能度量植物或碎屑等不可数食物;重量法和体积法比较客观,但耗时多;打分法的实质是体积法的引伸。一些学者提出将几种食性研究方法相结合描述食物组成的重要性。1)最常用的方法是同时采用几种食性描述方法如出现频率法、计数法与一种描述重量或体积的方法(重量法、体积法或打分法)描述食物的重要性。2)一些研究则将几种方法的描述结果形成一个综合指数,如优势度指数(The index of predonderance I_p)^[29]和相对重要性指数(The index of relative importance IRI):

优势度指数: $I_p= V_iO_i/ \sum (V_iO_i)$

相对重要性指数: $IRI_i= O_i(N_i+ V_i)$

式中: O_i = 食物 i 的出现频率(%); N_i = 食物 i 的数量百分率(%); V_i = 食物 i 的体积(或重量)百分率(%). 3) 图形法采用几种方法的描述结果作图,根据食物在图形中的位置描述各食物的重要性。如 Costello 图形法(Costello graphical method)以胃含物出现频率(X 轴)对体积(或重量)百分率(Y 轴)作图,描述食物重要性^[30]。

4.3 资源利用的度量方法

生态位描述种群或个体在多维资源轴空间中的位置,常用生态位宽度(Niche width/ breadth)和生态位重叠(Niche overlap)来度量:前者度量种群或个体对某一资源轴的利用范围;后者度量两个个体或种群对某一资源轴利用的相似性,常用来评价种间资源竞争关系:指数越高,种间竞争可能性越大。但生态位重叠与竞争之间的关系受资源供应状况的影响:以食物资源利用为例,饵料资源丰富时,较大的营养生态位重叠并不表明强烈的种间竞争关系;而当食物资源不足时,较小的生态位重叠可能是种间资源竞争导致的生态分离的结果^[20]。常用的生态位宽度和重叠指数如表 1^[31]。

表 1 常用的生态位宽度指数和生态位重叠指数
Tab. 1 Indices of niche width and niche overlap

生态位宽度指数(Niche width index)	
Simpson's index	$B= 1/ \sum p_{xi}^2$
Normalized Simpson's index	$B_n= 1/ R \sum p_i^2$
Hurlbert's index	$B= X^2/ A \sum (x_i^2/ a_i) = 1/ \sum (p_i^2/ q_i)$
Standardized Levin's index	$B= (1/ (n- 1)) (1/ \sum p_i- 1)$
Czekanowski's index	$PS= 1- 0.5 \sum p_{xi}- q_i $
生态位重叠指数(Niche overlap index)	
Hurlbert's index	$L= (A/ XY) \sum (x_iy_i/ a_i)$
Levin's index	$C_{xy}= \sum (p_{xi}p_{yi})/ \sum p_{yi}^2$
Horn's index	$C_m= 2 \sum (p_{xi}p_{yi})/ (\sum p_{xi}^2+ \sum p_{yi}^2)$
Schoener's index	$C_{xy}= 1- 0.5 \sum p_{xi}- p_{yi} $
Simplified Morisita's index	$C_{xy}= 2 \sum ip_{xi}p_{yi}/ (\sum ip_{xi}^2+ \sum ip_{yi}^2)$

注: 以上各式中: $X(Y)$ = 种群 $X(Y)$ 的大小; $x_i(y_i)$ = 种群 $X(Y)$ 中利用资源 i 的个体数量; $p_{xi}(p_{yi})$ = 种群 $X(Y)$ 中利用资源 i 的个体数量比率, 即 $p_{xi}= x_i/ X(p_{yi}= y_i/ Y)$; a_i = 资源 i 的数量; A = 资源总量, 即 $A= \sum a_i$; q_i = 资源 i 占资源总量的比率, 即 $q_i= a_i/ A$; R = 资源种类数。

4.4 鱼类群落资源利用格局的数理统计方法

鱼类群落资源利用格局常用的数理统计方法包括简单统计分析方法(General techniques)和多变量统计分析方法(Multivariate techniques)两类。根据目的不同,常用的统计分析方法如下。

4.4.1 简单统计分析法 常用于鱼类群落资源利用格局研究的简单统计分析方法有方差分析、非参数检验、相关分析和回归分析等。方差分析与多重比较相结合常用于研究鱼类分布(如密度、生物量等)的时空异质性及种间某一资源利用相关可量形态的差异^[32]。当数据不满足方差齐性要求时常采用非参数检验法代替方差分析。常用的非参数检验方法有 Mann-Whitney 检验和 Kruskal-Wallis 检验等^[33,34]。相关和回归分析常用来研究鱼类分布(密度、生物量等)与环境因子的关系。

4.4.2 多变量统计分析法 鱼类群落数据一般为多元数据,常可表示为 $m \times p$ 联列表形式,如群落时空格局数据描述不同的时间或空间(m)各种鱼类(p)的分布特征(如密度、生物量等);鱼类食性分析数据描述不同鱼类或同种不同空间或时间(m)的食物(p)组成特征(如数量、比率等)。多变量统计方法将多元数据作为一个总体进行综合分析,揭示多变量之间的关系^[59],随着计算机技术的发展,被广泛地应用于鱼类群落资源利用研究中。

资源利用格局的相似性 多变量统计分析方法常用于研究鱼类群落时空格局及食性的相似性。常用的方法可以概括为排序法(Ordination)和分类法(Classification)。

排序法对多个原指标综合形成彼此独立的少量几个(一般 2—3 个)指标,其结果一般表述为多维(2—3 维)图:相似的群落(时空格局)或种类(营养格局)在多维图中距离较小。常用于鱼类群落资源利用格局相似性研究的排序法主要有主成分分析(Principal component analysis-PCA)^[35]、对应分析(Correspondence analysis-CA)和去势对应分析(Detrended correspondence analysis-DCA)等。

分类法通过比较多元数据集中各事物(群落或种类)的性质(群落种类组成特征或鱼类食物组成特征),将性质相近的归为一类,而将性质相差较大的归在不同的类。其结果常表述为彼此分离的不同类别。常用于鱼类群落资源利用格局相似性研究的分类法主要有聚类分析(Cluster analysis)^[36]和 TWINSpan(Two-way indicator species analysis)等。

资源利用与环境因子的关系 由于影响鱼类群落资源利用的环境因子的多元性,且不同因子之间常存

在交互作用,一元相关分析和回归分析等对环境因子与资源利用关系研究常有明显的不足。典型相关分析(Canonical correspondence analysis CCA)是研究两组变量间相互关系的一种多变量统计分析方法,常用于研究环境因子对鱼类群落时空格局的影响^[37]、鱼类食性与环境因子的关系^[52]及鱼类群落形态格局与营养格局间的关系。

参考文献:

- [1] Giller P S. Community structure and the niche[M]. London: Chapman and Hall, 1984
- [2] Fryer G, Iles T D. The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa [M]. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1972
- [3] Wootton R J. Ecology of teleost fishes [M]. London: Chapman and Hall, 1990
- [4] Ross S T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies [J]. *Copeia*, 1986: 352—388
- [5] Motta P J. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes [J]. *Env. Biol. Fish.*, 1995b, 44: 11—20
- [6] Pierce C. Littoral fish communities in southern Quebec lakes: relationships with limnological and prey resource variables [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1994, 51: 1128—1138
- [7] Dibble E D. Assessment of fish-plant interactions [J]. *Amer. Fish. Soc. Symposium*, 1996, 16: 357—372
- [8] Xie S. Spatial pattern of small fishes in the Niushanhu Lake [J]. *水生生物学报*, 1999, 23 (Suppl.): 181—186
- [9] Xie S. The spatial pattern of the small fish assemblage in the Biandantang Lake a small shallow lake along the middle reach of the Yangtze River, China [J]. *Env. Biol. Fish.*, 2000, 57: 179—190
- [10] Holland L E, Huston M L. Relationship of young of the year northern pike to aquatic vegetation types in backwaters of the upper Mississippi River [J]. *N. Amer. J. Fish. Manag.*, 1984, 4: 514—522
- [11] Killgore K L. Distribution and abundance of fishes associated with submersed aquatic plants in the Potomac River [J]. *N. Amer. J. Fish. Manag.*, 1989, 9: 101—111
- [12] Turner A M, Mittelbach G G. Predator avoidance and community structure: interactions among piscivores, planktivores and plankton [J]. *Ecology*, 1990, 71: 2241—2254
- [13] Xie S, et al. Small fish communities in two regions of the Liangzi Lake, China, with or without submersed macrophytes [J]. *Journal Applied Ichthyology*, 2001, 17: 89—92
- [14] Stewart D J, Ibarra M. Predation and production by salmonine fishes in Lake Michigan, 1978–88 [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1991, 48: 909—922
- [15] Xie S. Dietary morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China [J]. *Journal of Fish Biology*, 2001, (in press)
- [16] Tufescu M V A. Seasonal variation patterns of the fish community in the littoral waters of Northern Lake Ontario, the Pickering-Darlington area [J]. *Hydrobiologia*, 1994, 281: 141—154
- [17] Deng S M. A study on fish community structure in the open water zone

- of Taihu Lake[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1997, **21**(2): 134—142. [邓思明. 太湖敞水区鱼类群落及结构特征分析. 水产学报, 1997, **21**(2): 134—142]
- [18] Xie S. Seasonal patterns in feeding ecology of three small fishes in the Biandantang Lake, China[J]. *Journal of Fish Biology*, 2000b, **57**: 867—880
- [19] Liu E S. A preliminary analysis for ecologic position of *channa argus* in exploiting Huayuan Lake fisheries[J]. *J. Fisher. China*, 1992, **16**: 147—153. [刘恩生. 对乌鳢在花园湖渔业开发中的生态地位初探. 水产学报, 1992, **16**: 147—153]
- [20] Wainwright P C, Richard B A. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes [J]. *Env. Biol. Fish.*, 1995, **44**: 97—113
- [21] Yi B L. Ecology of fish[M]. Wuhan: Huazhong Agriculture College press. 1992. [易伯鲁. 鱼类生态学. 武汉: 华中农学院出版社, 1992]
- [22] Piet G L. Ecomorphology of a size structured tropical freshwater fish community[J]. *Env. Biol. Fish.*, 1998, **51**: 67—86
- [23] Douglas M E, Matthews W J. Does morphology predict ecology? hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage [J]. *Oikos*, 1992, **65**: 213—224
- [24] Motta P J. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization [J]. *Env. Biol. Fish.*, 1995a, **44**: 37—60
- [25] Norton S F. Capture success and diet of cottid fishes: the role of predator morphology and attack kinematics [J]. *Ecology*, 1991, **72**: 1807—1819
- [26] Persson L. Size specific interactions in lake systems: predator gape limitation and prey growth rate and mortality [J]. *Ecology*, 1996, **77**: 900—911
- [27] Knight R L, Vondrack, B. Changes in prey fish populations in Western Lake Erie, 1969- 1988, as related to Walleye, *Stizostedion vitreum*, predation [J]. *Can. J. Fish. Aquatic. Sci.*, 1993, **50**: 1289—1298
- [28] Xie S G. Ecological studies on Lake fisheries on piscivorous fishes: theory and methods [J]. *Acta Hydrobiol. Sinica*, 2000, **24**(1): 72—81. [谢松光. 湖泊食鱼性鱼类渔业生态学的理论与方法. 水生生物学报, 2000, **24**(1): 72—81]
- [29] Marshall S, Elliott M. A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter and intraspecific feeding relationships in estuarine fish [J]. *J. Fish Biol.*, 1997, **51**: 526—545
- [30] Costello M J. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis [J]. *J. Fish Biol.*, 1990, **36**: 261—263
- [31] Hurlbert S H. The measurement of niche overlap and some relatives [J]. *Ecology*, 1978, **59**: 67—77
- [32] Labropoulou M, Eleftheriou, A. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection [J]. *J. Fish Biol.*, 1997, **50**: 324—340
- [33] Witherell D B, Kynard B. Vertical distribution of adult American shad in the Connecticut River [J]. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1990, **119**: 151—155
- [34] LaVoie W J, Hubert W A. Use of three types of stream margin habitat by age 0 brown trout late in the growing season [J]. *Hydrobiologia*, 1996, **317**: 89—95
- [35] Stauffer Jr J R. Microhabitat partitioning in a diverse assemblage of darters in the Allegheny River system [J]. *Env. Biol. Fish.*, 1996, **46**: 37—44
- [36] Prochazka K. Spatial and trophic partitioning in cryptic fish communities of shallow subtidal reefs in False Bay, South Africa [J]. *Env. Biol. Fish.*, 1998, **51**: 201—220
- [37] Godinho F N, Ferreira M T. The relative influences of exotic species and environmental factors on an Iberian native fish community [J]. *Env. Biol. Fish.*, 1998, **51**: 41—51