

DOI: 10.12264/JFSC2025-0064

西沙群岛七连屿 6 种优势珊瑚礁鱼类的营养生态位

龚玉艳^{1,2}, 张俊¹, 陈作志^{1*}, 杨玉滔¹

1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部外海渔业可持续利用重点实验室, 广东 广州 510300;
2. 上海海洋大学海洋生物资源与管理学院, 上海 201306

摘要: 为探究西沙群岛七连屿优势珊瑚礁鱼类的种间及种内营养关系, 于 2021 年 9 月利用碳、氮稳定同位素技术分析七连屿 6 种常见优势珊瑚礁鱼类的营养结构特征。结果表明, 在 6 种优势鱼类中, 颊吻鼻鱼(*Naso lituratus*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最大, 平均为 $(-10.88 \pm 1.42)\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值最小, 平均为 $(5.74 \pm 0.37)\text{‰}$; 角镰鱼(*Zanclus cornutus*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最小, 平均为 $(-15.27 \pm 0.74)\text{‰}$, 金带齿颌鲷(*Gnathodentex aureolineatus*)的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最大, 平均为 $(9.94 \pm 0.73)\text{‰}$ 。总体上, 颊吻鼻鱼和双斑栉齿刺尾鱼(*Ctenochaetus binotatus*)主要分布在高 $\delta^{13}\text{C}$ 低 $\delta^{15}\text{N}$ 区, 角镰鱼、丝蝴蝶鱼(*Chaetodon auriga*)、金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼(*Epinephelus merra*)主要分布在低 $\delta^{13}\text{C}$ 高 $\delta^{15}\text{N}$ 区。颊吻鼻鱼、双斑栉齿刺尾鱼、角镰鱼、丝蝴蝶鱼、金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼的平均营养级分别为 2.24、2.45、2.89、3.20、3.48 和 3.02。肉食性和杂食性鱼类的同位素生态位明显高于植食性鱼类, 各鱼类的同位素核心生态位均不重叠。除角镰鱼外, 其他鱼类体长与氮稳定同位素均呈显著正相关关系($P < 0.05$)。除颊吻鼻鱼和角镰鱼外, 其余 4 种鱼类的营养级均随体长组的增大而增大。蜂巢石斑鱼各体长组的同位素生态位重叠程度最高, 表明其种内可能出现比较激烈的食物竞争。本研究通过研究七连屿 6 种优势珊瑚礁鱼类的种间及种内营养关系, 可为七连屿及南海食物网结构特征提供有力的数据支撑。

关键词: 珊瑚礁鱼类; 种间及种内生态位; 稳定同位素技术; 七连屿

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2025)07-1008-11

海洋生态系统及其生物资源是人类社会生存和发展的重要基础和保障之一。珊瑚礁是已知的生物多样性和生产力最高的海洋生态系统。珊瑚礁鱼类是珊瑚礁食物网的重要组成部分, 解析其种间和种内的摄食与竞争关系, 是理解珊瑚礁食物网结构和功能的关键所在。然而, 在环境变化及过度捕捞的影响下, 珊瑚礁生态系统的结构和功能遭受了严重破坏, 珊瑚礁鱼类已出现小型化^[1-2]。李元超等^[3]和王腾等^[4-5]对七连屿鱼类群落的调查发现, 七连屿主要以个体偏小的种类为主。张俊^[6]发现南海礁栖鱼类已出现小型化, 甚至有性早熟的趋势。小型鱼类在七连屿鱼类群落中已占

据了非常重要的地位。由于自然和人为的干扰, 许多珊瑚礁面临着从以珊瑚为主的健康状态转变成以藻类为主的退化状态。植食性鱼类由于能啃食与珊瑚竞争的藻类, 被认为是维持珊瑚和藻类平衡的关键物种, 对维持珊瑚主导的珊瑚礁至关重要^[7-8]。在生物多样性较高的生态系统中, 多样性的维持是通过资源专门化的精细生态位划分来实现的^[9]。与摄食专一的鱼类相比, 杂食性鱼类往往处于劣势地位, 有可能被排除在首选栖息地和食物来源之外^[10]。然而, 随着珊瑚礁健康状况的下降, 杂食性鱼类可能比其他专性珊瑚食性的同类更具适应性, 能更好地应对环境变化^[11-12]。

收稿日期: 2025-03-17; **修订日期:** 2025-05-21.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31902374); 农业农村部财政专项项目(NFZX2021); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(2023TD05).

作者简介: 龚玉艳, 女, 助理研究员, 从事渔业生物摄食生态及食物网研究. E-mail: yuyangong@163.com

通信作者: 陈作志, 研究员, 主要从事渔业资源和海洋生态研究. E-mail: zzchen2000@163.com

金带齿颌鲷(*Gnathodentex aureolineatus*)隶属于辐鳍鱼纲鲈形目裸颊鲷科, 分布于印度-太平洋暖水域, 是七连屿海域最优势的种类; 蜂巢石斑鱼(*Epinephelus merra*)隶属于辐鳍鱼纲鲈形目鮨科, 也是七连屿肉食性优势种, 与金带齿颌鲷均呈现小型化趋势^[6,13]。颊吻鼻鱼(*Naso lituratus*)和双斑栉齿刺尾鱼(*Ctenochaetus binotatus*)是七连屿植食性优势种, 均隶属于辐鳍鱼纲鲈形目刺尾鱼科, 分别分布于印度-太平洋暖水域和西太平洋暖水域; 角镰鱼(*Zanclus cornutus*)和丝蝴蝶鱼(*Chaetodon auriga*)是七连屿杂食性优势种, 分别隶属于辐鳍鱼纲鲈形目的镰鱼科和蝴蝶鱼科, 分布于印度-太平洋暖水域。上述几个物种在我国南海均有分布^[14]。

本研究以 2021 年 9 月在七连屿采集的优势种(植食性颊吻鼻鱼和双斑栉齿刺尾鱼、杂食性角镰鱼和丝蝴蝶鱼、肉食性金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼)为研究对象, 应用碳氮稳定同位素方法研究以上优势种的稳定同位素特征、营养级和同位素种间

和种内营养生态位, 旨在为研究七连屿及南海食物网结构特征提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2021 年 9 月由岛上渔民在西沙群岛七连屿(图 1)潜入水中用鱼枪、鱼刺及手抄网等方式采集鱼类样本, 主要在晚上进行随机采集。在近几年的调查中发现七连屿珊瑚礁鱼类存在多种优势种^[4-5], 本研究选取本次调查数量最多的 6 种优势种作为研究对象, 包括植食性的颊吻鼻鱼和双斑栉齿刺尾鱼, 杂食性的角镰鱼和丝蝴蝶鱼, 以及肉食性的金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼。鱼类样本运回岛后均用 -20 °C 冰箱保存。

三沙市岛礁地理位置特殊, 关系到我国军事、政治事务, 到岛礁调查需经过多方的层层审批, 调查航次也被严格控制, 短时想要获取多次鱼类样本非常困难, 因此本研究仅利用 9 月份采集的样品进行分析。

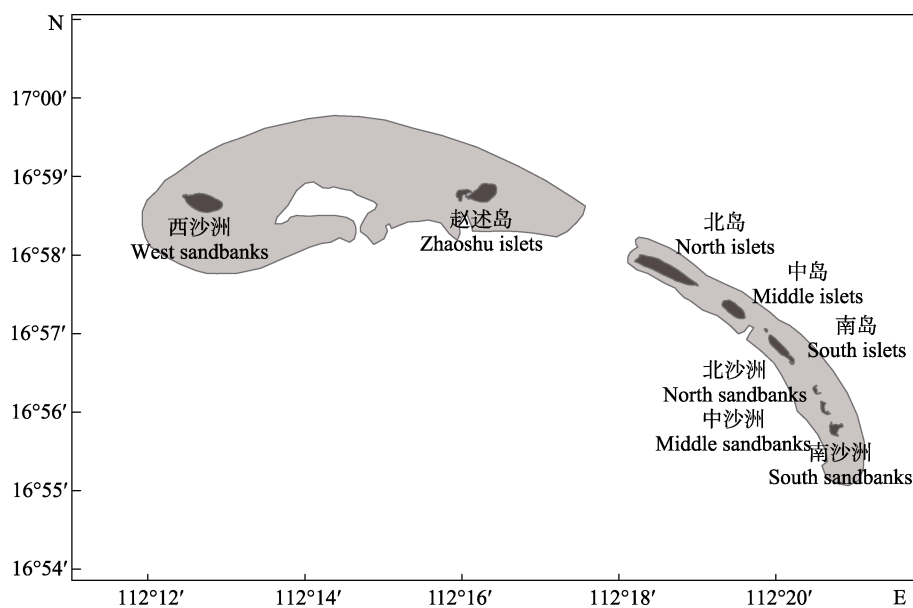


图 1 七连屿采样示意图

Fig. 1 Study area (Qilanyu Islands) in the South China Sea

1.2 样品处理及稳定同位素分析

用于稳定同位素分析的鱼类样本取适量背部白肌肉于 2 mL 的离心管中, 并通过冷冻干燥机 (Scientz-18N) 冷冻干燥 48 h 后, 利用多组织研磨

仪 (Tissuelyser-24) 研磨成粉末状保存至干燥皿中待上机测试。

所有同位素样品均由中国科学院南海海洋研究所仪器设备公共服务中心实验室完成, 采用元

素分析仪(FLASH2000, Thermo Scientific, Germany)与同位素质谱仪(Delta V, Thermo Scientific, Germany)联用技术测定碳、氮稳定同位素组成。每测定 10 个样品插入 1 个标准样品,并随机挑选 1~2 个样品复测,仪器分析误差小于 0.2‰,测定误差均小于 0.15‰。碳氮稳定同位素比值以 δ 值的形式表达:

$$\delta X=(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}-1)\times 1000\text{‰}$$

式中, X 为 ^{13}C 或 ^{15}N ; R_{sample} 为样品同位素比值($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$); R_{standard} 为标准物质的同位素比值,碳稳定同位素测定的标准物质为 PDB (拟箭石),氮稳定同位素测定的标准物质为标准氮气。由于所有样本的 C/N 比基本小于 3.7, 因此均没有进行去脂处理^[15-16]。

鱼类的营养级(TL)由此公式计算得出: $\text{TL}=\lambda+(\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}-\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}})/\Delta\delta^{15}\text{N}$, 式中 $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 为基线生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值; 在鱼类样品采集时,发现牡蛎的数量相对较多,因此选取为鱼类营养级计算的基线生物($\delta^{15}\text{N}=4.906\text{‰}$); λ 为基线生物的营养级, $\lambda=2$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 为珊瑚礁鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 为相邻营养级 $\delta^{15}\text{N}$ 的富集因子,取 3.4‰^[17]。

1.3 数据处理及分析

采用 R 语言软件的 SIBER 包分别计算各种群的营养结构指标: $\delta^{15}\text{N}$ 差值(NR): 种群中最高 $\delta^{15}\text{N}$ 与最低 $\delta^{15}\text{N}$ 个体之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 差值; $\delta^{13}\text{C}$ 差值(CR): 种群中最高 $\delta^{13}\text{C}$ 与最低 $\delta^{13}\text{C}$ 的个体之间的

$\delta^{13}\text{C}$ 差值; 凸多边形面积(total area, TA): 种群内所有个体所代表的坐标点围成的凸多边形面积; 标准椭圆面积(standard ellipse area, SEA): 所有同位素点经方差矩阵数据处理绘制的椭圆面积,后又延伸出校正后的标准椭圆面积(standard ellipse area corrected, SEAc),表示群落或物种的核心营养生态位^[18]。

2 结果与分析

2.1 稳定同位素特征及营养级

在 6 种优势鱼类中, 颊吻鼻鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最大, 范围为 -14.42~-8.60, 平均 $(-10.88\pm 1.42)\text{‰}$, 但 $\delta^{15}\text{N}$ 值最小, 范围为 4.76~6.44, 平均 $(5.74\pm 0.37)\text{‰}$; 角镰鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最小, 范围为 -16.95~-14.39, 平均 $(-15.27\pm 0.74)\text{‰}$, 金带齿颌鲷的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最大, 范围为 8.03~11.21, 平均 $(9.94\pm 0.73)\text{‰}$ (表 1)。非参数 Kruskal-Wallis 检验显示, 种类间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值($P<0.001$)和 $\delta^{13}\text{C}$ 值($P<0.001$)均具有极显著性差异。经估算得出, 颊吻鼻鱼、双斑栉齿刺尾鱼、角镰鱼、丝蝴蝶鱼、金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼的平均营养级分别为 2.24、2.45、2.89、3.20、3.48 和 3.02。

2.2 物种生态位

图 2 显示了包括 40% 鱼类数据的小样本校正后的标准椭圆面积(SEAc), 代表了物种的核心生态位区域。通过比较可知, 金带齿颌鲷的同位素

表 1 七连屿的 6 种优势鱼类
Tab. 1 Six dominant fishes in surrounding waters of Qilianyu Islands

$\bar{x} \pm \text{SD}$							
优势种 dominant species	数量 number	食性类型 feeding type	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{13}\text{C}$ 范围/ ‰ $\delta^{13}\text{C}$ range	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}$ 范围/ ‰ $\delta^{15}\text{N}$ range	平均体长/mm mean standard length
颊吻鼻鱼 <i>Naso lituratus</i>	52	植食性	-10.88±1.42	-14.42~-8.60	5.74±0.37	4.76~6.44	178.53±60.66
双斑栉齿刺尾鱼 <i>Ctenochaetus bintatus</i>	29	植食性	-12.75±0.95	-14.82~-11.41	6.44±0.33	5.52~7.02	137.86±21.01
角镰鱼 <i>Zanclus cornutus</i>	20	杂食性	-15.27±0.74	-16.95~-14.39	8.13±0.53	6.64~9.09	102.02±15.28
丝蝴蝶鱼 <i>Chaetodon auriga</i>	19	杂食性	-12.88±1.16	-14.12~-9.30	8.99±0.53	8.09~10.40	112.27±13.77
金带齿颌鲷 <i>Gnathodentex aureolineatus</i>	91	肉食性	-14.25±1.43	-16.03~-10.13	9.94±0.73	8.03~11.21	152.64±18.48
蜂巢石斑鱼 <i>Epinephelus merra</i>	46	肉食性	-13.60±1.49	-16.63~-11.57	8.36±0.48	7.57~9.64	138.39±19.74

生态位位于最高处且最大, CR、NR、TA、SEA 和 SEAc 分别为 5.90、3.18、9.00、2.09 和 2.11; 其次为蜂巢石斑鱼, TA、SEA、和 SEAc 分别为 5.97、1.54 和 1.58; 丝蝴蝶鱼的同位素生态位处在蜂巢石斑鱼上方; 角镰鱼在杂食性和肉食性鱼类的同位素生态位中最小且位于最下方; 在植食性鱼类中, 颊吻鼻鱼的同位素生态位大于双斑栉齿刺尾鱼, 但处在双斑栉齿刺尾鱼的下方(图 2、表 2)。

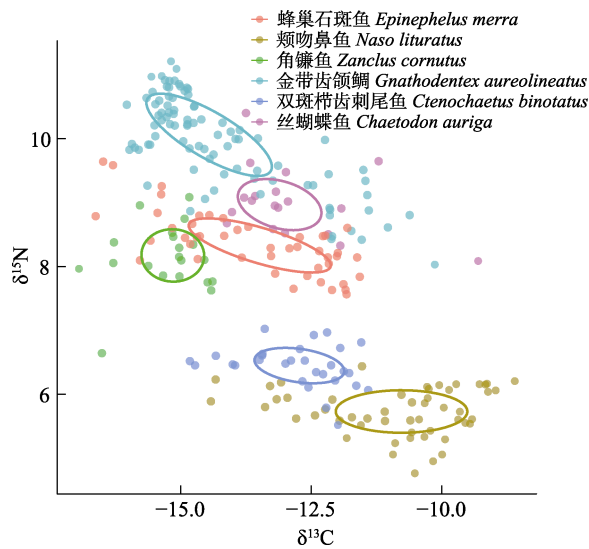


图 2 6 种优势鱼类的同位素生态位(SEAc)
Fig. 2 Isotopic niches (SEAc) of six dominant fish species

表 2 6 种优势鱼类的同位素生态位指标					
Tab. 2 Isotopic niche indicators of six dominant fish species					
种类 species	CR	NR	TA	SEA	SEAc
金带齿颌鲷 <i>Gnathodentex aureolineatus</i>	5.90	3.18	9.00	2.09	2.11
蜂巢石斑鱼 <i>Epinephelus merra</i>	5.06	2.08	5.97	1.54	1.58
角镰鱼 <i>Zanclus cornutus</i>	2.56	2.44	3.82	1.20	1.27
丝蝴蝶鱼 <i>Chaetodon auriga</i>	4.81	2.32	5.72	1.79	1.89
颊吻鼻鱼 <i>Naso lituratus</i>	5.82	1.68	5.60	1.64	1.68
双斑栉齿刺尾鱼 <i>Ctenochaetus bintatus</i>	3.41	1.51	3.05	0.94	0.98

注: NR: $\delta^{15}\text{N}$ 最大值与最小值的差值, CR: $\delta^{13}\text{C}$ 最大值与最小值的差值, TA: 凸多边形面积, SEA: 标准椭圆面积, SEAc: 校正后的标准椭圆面积。
Note: NR: difference between maximum and minimum values of $\delta^{15}\text{N}$, CR: difference between maximum and minimum values of $\delta^{13}\text{C}$, TA: total area, SEA: standard ellipse area, SEAc: standard ellipse area corrected.

总体上, 肉食性和杂食性鱼类的同位素生态位明显高于植食性鱼类, 各鱼类的同位素核心生态位均不重叠。

2.3 体长与碳、氮稳定同位素间的相关性

Pearson 相关性分析表明, 除角镰鱼外, 颊吻鼻鱼、双斑栉齿刺尾鱼, 丝蝴蝶鱼、金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼的体长均与氮稳定同位素比值呈显著的正相关($r=0.39\sim0.58, P<0.05$)。此外, 颊吻鼻鱼体长还与碳稳定同位素比值呈显著的正相关($r=0.58, P<0.05$)(图 3)。

2.4 不同体长组间生态位

图 4 显示, 除了颊吻鼻鱼和角镰鱼, 其余 4 种鱼类均随体长组的增加, 其同位素生态位随之变高。颊吻鼻鱼的最小体长组 81~130 mm 高于 131~180 mm 和 181~230 mm 体长组的同位素生态位, 除最小体长组外, 其余体长组均随着增大, 同位素生态位也相应变高。颊吻鼻鱼除 131~180 mm 体长组与 81~130 mm 和 181~230 mm 体长组出现小部分重叠外, 其余体长组间的生态位均不重叠。双斑栉齿刺尾鱼、角镰鱼和丝蝴蝶鱼各体长组的同位素生态位均有小部分重叠。金带齿颌鲷不同体长组间的生态位重叠度也相对较低, 较小的 3 个体长组间很少或基本不重叠。蜂巢石斑鱼不同体长组间的生态位重叠程度最高, 较小的 3 个体长组均出现较大程度的重叠。

表 3 显示, 金带齿颌鲷 161~183 mm 体长组的 TA 和 SEA 最大, 分别为 6.51 和 1.98; 丝蝴蝶鱼 121~140 mm 体长组的 SEAc 最大, 为 2.87; 角镰鱼 85~100 mm 体长组的 TA、SEA 和 SEAc 均最小, 分别为 0.40、0.38 和 0.51。除颊吻鼻鱼和角镰鱼外, 其余 4 种鱼类的营养级均随体长组的增大而增大。

3 讨论

3.1 碳、氮稳定同位素及营养级

颊吻鼻鱼和双斑栉齿刺尾鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值较高, $\delta^{15}\text{N}$ 值较低, 而角镰鱼、丝蝴蝶鱼、金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相对较低, $\delta^{15}\text{N}$ 值较高。总体而言, 植食性鱼类主要分布在高 $\delta^{13}\text{C}$ 低 $\delta^{15}\text{N}$ 区, 杂食性和肉食性鱼类主要分布在低 $\delta^{13}\text{C}$ 高

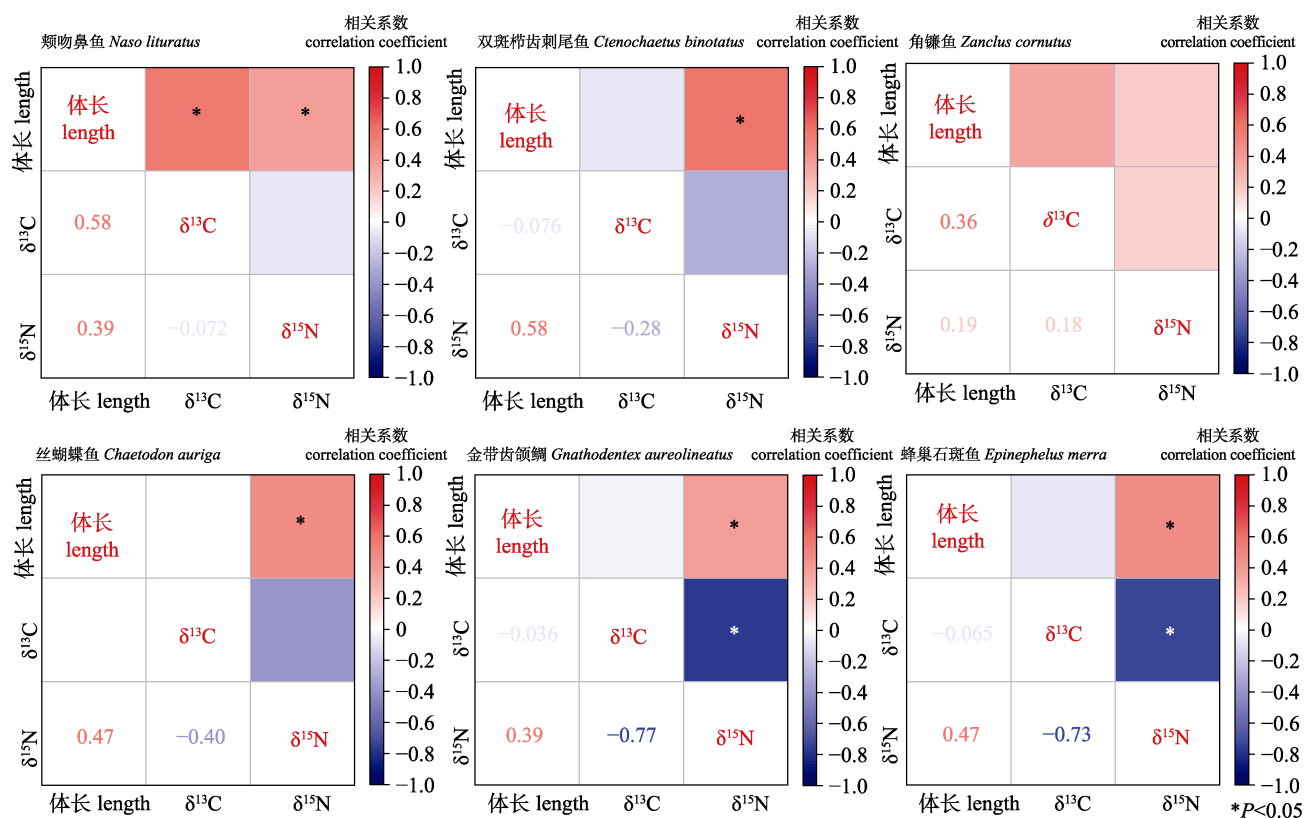


图 3 6 种优势鱼类与各自碳、氮稳定同位素的 Pearson 相关性分析

Fig. 3 Pearson correlation analysis between six dominant fishes and their carbon and nitrogen stable isotopes

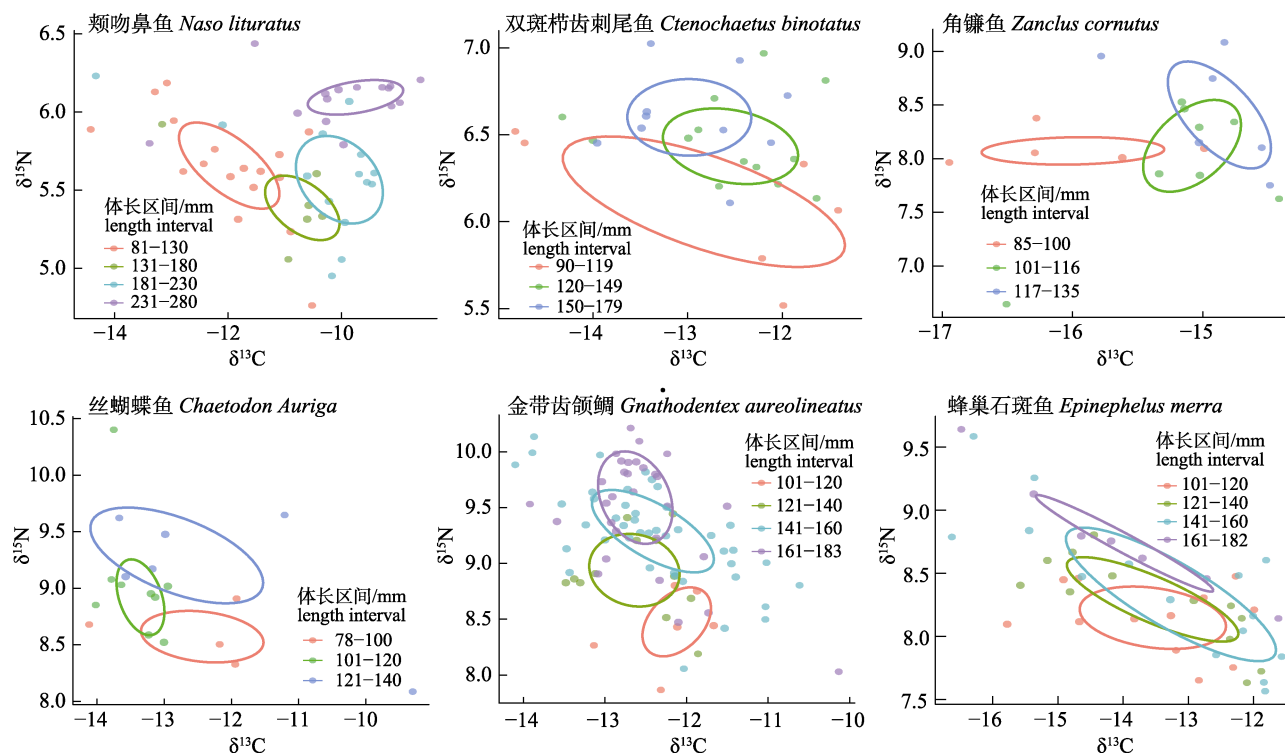


图 4 优势鱼类不同体长组的同位素生态位(SEAc)

Fig. 4 Isotopic niches (SEAc) of different standard length groups of dominant fish species

表 3 优势鱼类不同体长组的营养结构参数

Tab. 3 Nutrient structure parameter values of different standard length groups of dominant fishes

鱼类 species	分组体长区间/mm length interval of group	数量 number	营养级 trophic level	TA	SEA	SEAc
颊吻鼻鱼 <i>Naso lituratus</i>	81–130	17	2.22	2.72	0.88	0.94
	131–180	6	2.16	0.92	0.71	0.89
	181–230	14	2.20	2.86	1.25	1.35
	231–280	15	2.35	1.89	0.59	0.63
双斑栉齿刺尾鱼 <i>Ctenochaetus binotatus</i>	90–119	6	2.35	1.48	1.45	1.81
	120–149	13	2.46	1.41	0.65	0.71
	150–179	10	2.50	1.14	0.55	0.62
角镰鱼 <i>Zanclus cornutus</i>	85–100	6	2.92	0.40	0.38	0.51
	101–116	8	2.90	1.42	0.90	1.05
	117–135	6	3.05	0.74	0.62	0.77
丝蝴蝶鱼 <i>Chaetodon auriga</i>	78–100	4	3.09	0.64	0.81	1.22
	101–120	9	3.22	1.07	0.61	0.69
	121–140	6	3.26	3.00	2.30	2.87
金带齿颌鲷 <i>Gnathodentex aureolineatus</i>	101–120	6	3.23	2.15	1.70	2.12
	121–140	12	3.45	2.16	0.98	1.08
	141–160	43	3.47	6.11	1.54	1.57
	161–183	30	3.57	6.51	1.98	2.05
蜂巢石斑鱼 <i>Epinephelus merra</i>	101–120	12	2.95	2.10	1.00	1.10
	121–140	12	2.99	1.83	0.94	1.03
	141–160	15	3.03	4.59	1.88	2.02
	161–182	7	3.14	0.68	0.54	0.64

注: TA—凸多边形面积; SEA—标准椭圆面积; SEAc—校正后的标准椭圆面积。
Note: TA—area of convex polygon; SEA—area of standard ellipse; SEAc—corrected area of standard ellipse.

$\delta^{15}\text{N}$ 区。颊吻鼻鱼是一种典型的植食性鱼类, 主要以大型藻类为食, 尤其是褐藻^[8,19-21], 因此其营养级(2.24)在 6 种优势种中最低, 属于初级消费者, 在食物网的营养位置中仅高于第一营养级。双斑栉齿刺尾鱼主要摄食藻类, 但也经常摄食动物性颗粒、碎屑等沉积有机物^[22], 因此其营养级(2.45)经常高于典型植食性鱼类营养级。在此次调查中, 双斑栉齿刺尾鱼的营养级比颊吻鼻鱼高 0.21。角镰鱼主要摄食海绵, 并兼食藻类等食物^[22-24], 营养级(2.89)高于前两种植食性鱼类, 但在 4 种杂食性和肉食性鱼类中, 其营养级最低。杂食性丝蝴蝶鱼食物来源较广, 对珊瑚、底栖甲壳类、多毛类、腹足类和藻类均有摄食^[22,25-26], 其营养级(3.20)高于一般的杂食性鱼类, 也高于肉食性蜂巢石斑鱼(3.02)。其原因可能是丝蝴蝶鱼主要为偏肉食性的杂食性鱼类, 经常在非珊瑚底质区捕食

底栖性猎物^[10,27]。此次调查的蜂巢石斑鱼营养级与美济礁蜂巢石斑鱼^[28]的营养级相似, 均小于 3.1。金带齿颌鲷主要摄食鱼类、底栖甲壳类、多毛类和软体动物等^[22], 在调查的 6 种珊瑚礁鱼类中, 营养级最高(3.48)。金带齿颌鲷在永暑礁^[28]的营养级也相对较高(大于 3.3)。在此次调查中, 4 种杂食性和肉食性鱼类均属于中级消费者, 但所处食物网的营养位置不同, 其中角镰鱼营养位置较低, 更接近初级消费者, 其次是蜂巢石斑鱼, 金带齿颌鲷的营养位置相对较高。

3.2 种间生态位

捕食者-猎物相互作用的研究因捕食者资源利用的种间和种内变化以及它们与其他物种的竞争性相互作用而变得复杂^[29]。当物种在其生态位空间的至少一个维度上存在足够差异时, 比如占据不同的微生境(空间生态位划分), 具有异步活

动模式(时间生态位划分)或捕食不同的猎物(摄食生态位划分),通常认为种间竞争减少^[30]。本研究各鱼类间的同位素核心生态位均不重叠,可能在以上 3 个维度上存在着一些差异。Fishbase^[22]和台湾鱼类资料库^[25]显示,蜂巢石斑鱼通常出现在浅泻湖、沿岸浅礁石中,而金带齿颌鲷则栖息于相对较深的潮下礁滩和向海礁石,白天静止晚上游至珊瑚礁外围觅食。蜂巢石斑鱼和金带齿颌鲷栖息生境的细微差异以及两者间觅食时间的不同可能是导致两鱼类核心生态位不重叠的重要原因。此外,同批次鱼类的胃含物分析和食源分析均显示,金带齿颌鲷偏好摄食鱼类,而蜂巢石斑鱼则偏好摄食多毛类,两鱼类的摄食差异可能是它们核心生态位不重叠的另一重要原因。颊吻鼻鱼常栖息于 90 m 以内礁区的中上层,而双斑栉齿刺尾鱼则主要栖息在 8~53 m 左右^[25],两鱼类栖息深度的差异有可能也会导致核心生态位的不重叠。颊吻鼻鱼和双斑栉齿刺尾鱼虽都主要摄食藻类,但颊吻鼻鱼对蒲扇藻、马尾藻、网地藻和喇叭藻等褐藻的选择性较强^[8,19-21],双斑栉齿刺尾鱼则相对较弱^[23]。此外,双斑栉齿刺尾鱼除主要摄食藻类外,有时还会摄食较高比例的沉积有机物,并曾被划分为碎屑食性鱼类^[31]。因此,摄食差异也是导致这两种鱼类核心生态位不重叠的原因之一。角镰鱼属杂食性鱼类,但主要摄食海绵,与其他优势鱼类均不相同^[22-24]。丝蝴蝶鱼具有较强的领地行为,会成对保卫不重叠的领地^[10]。作为杂食性鱼类,丝蝴蝶鱼的食物来源多样性较高,包括珊瑚、底栖甲壳类、多毛类、腹足类和藻类等^[22,25-26]。此外,还被观察到从海参和海星的面取食,但其可能是在寻找生活在这些动物表面的寄生虫,而不是直接食用这些动物本身^[27]。因此,丝蝴蝶鱼在食物资源有限的情况下具有更大的灵活性,能够在竞争中处于更有利的位置,从而也说明在珊瑚礁健康下降的情况下,杂食性物种可能占据更多的生态位空间^[10,32]。空间分离可以减少物种的直接竞争,促进物种共存^[33]。以珊瑚为食的蝴蝶鱼之间的竞争可以通过对猎物资源的空间或时间分配而最小化。Anderson 等^[33]和

Bouchon-Navaro^[34]认为,饮食相似的蝴蝶鱼往往分布在不同的珊瑚礁栖息地,在特定珊瑚礁类型的分区模式或占领模式上几乎没有重叠。在红海,蝴蝶鱼 *C. larvatus* 和 *C. similarvatus* 都以硬珊瑚为食,并在同一栖息地共存,但前者只在白天进食,而后者则在夜间进食^[35]。这些资源利用模式的差异旨在减少生态位重叠,促进生态等效物种之间的局部共存^[33]。

3.3 种内生态位

种群内在空间、时间或饮食生态位出现足够差异时,也可能会减少种内竞争。如宅泥鱼 *Dascyllus aruanus* 和 *D. albisella* 较小个体通常会在靠近珊瑚斑块的地方觅食,而较大个体则会游至更远的地方觅食,两群体的觅食策略大大减少了对共同资源的竞争,以降低生态位重叠^[36]。此外,宅泥鱼种群内生态位的变化也与鱼的大小有关,小鱼以等足类和桡足类等底栖动物为食,大鱼则以浮游桡足类和体型较大的饵料为食,鱼体的营养位置随鱼体大小的增大而增大^[36]。金带齿颌鲷和蜂巢石斑鱼的营养级均随体长组增大而增大。金带齿颌鲷 101~160 mm 内 3 个体长组间的核心生态位重叠度较小,表明 3 个鱼类群体对资源的最小化利用。而蜂巢石斑鱼这 3 个体长组的生态位重叠度很高,表明他们可能对食物的竞争更为激烈。植食性鱼类的营养水平一般不随鱼体的增大而增大^[37-38],然而 Robinson 等^[39]罕见地发现植食性鱼类的营养地位也与体型成正比,为热带食物网的大小结构提供了新证据。颊吻鼻鱼和双斑栉齿刺尾鱼均与氮稳定同位素比值呈显著正相关关系,与 Robinson 等^[39]的研究相似。颊吻鼻鱼最小体长组的营养级比第 2、3 体长组还大,说明颊吻鼻鱼在生长发育过程中出现了饮食转变,从幼鱼的高营养饮食转向成体的低营养饮食。与 Page 等^[40]的研究结果一致。Page 等^[40]认为,颊吻鼻鱼在幼体可能以浮游动物或小型底栖无脊椎动物为食,在其成长时才转向底栖藻类。黑高身雀鲷(*Stegastes nigricans*)和鹦嘴鱼在发育过程中也经历了显著的生态转变,从幼鱼的肉食性饮食转变为成体的草食性或杂食性饮食^[41-42]。这些饮食

的转化主要因为幼鱼的消化系统尚未发育完全,对藻类的消化、吸收能力较弱,而且在幼鱼期摄食较高蛋白的动物性饵料也有利于鱼类的快速生长^[43-44]。角镰鱼体长与氮稳定同位素比值没有显著的相关关系,101~116 体长组的营养级小于 85~100 最小体长组,营养级不随体长组的增大而增大,符合一般杂食性鱼类体长与营养级关系规律。丝蝴蝶鱼体长与氮稳定同位素比值呈显著的正相关关系,营养级随体长组的增大而增大,与角镰鱼不同。丝蝴蝶鱼虽是杂食性鱼类,但其营养级较高,所有体长组的营养级均高于 3.00,说明此次调查的丝蝴蝶鱼主要以动物性饵料为食。丝蝴蝶鱼 3 个体长组的同位素核心生态位重叠度很小,也说明他们可能对食物的竞争并不激烈。热带珊瑚礁是生物多样性最高的海洋生态系统,对鱼类优势种的种间和种内关系的研究,有助于理解复杂食物网的能量流动和物质循环过程。

3.4 鱼类小型化的影响

在环境变化及过度捕捞的扰动下,全球珊瑚礁鱼类群体呈现显著的小型化趋势,这一现象不仅能影响鱼类营养生态位结构,还能通过食物网的级联效应重塑整个珊瑚礁生态系统功能^[45-47]。颊吻鼻鱼和双斑栉齿刺尾鱼的体长与氮稳定同位素比值均呈显著的正相关关系,若种群趋于小型化,其营养级可能降低。角镰鱼属杂食性鱼类,体长与氮稳定同位素比值无显著正相关性,其食性可能不受体长变化影响,营养级大小与体长变化无关。丝蝴蝶鱼虽属杂食性鱼类,但更偏爱动物性饵料,营养级更接近肉食性的蜂巢石斑鱼和金带齿颌鲷。肉食性鱼类食性与其体长变化有关,小个体鱼类由于口裂小、游泳速度慢和捕食能力弱等原因限制,更难以捕食高能量的饵料生物而只能转向低能量的食物^[48]。丝蝴蝶鱼、蜂巢石斑鱼和金带齿颌鲷的体长与氮稳定同位素比值均呈显著的正相关关系,说明小个体的营养级普遍低于大个体。因此,鱼类种群小型化不仅可能改变鱼类的饵料类型,降低鱼类营养级,并可能通过食物网级联效应,进而影响食物网结构。因为鱼类小型化导致营养级降低会使珊瑚礁生态系统的食物链长度缩短。能量在营养级之间传递存在损

耗,小型化鱼类处于较低营养级,能量传递环节减少,食物链相应变短。此外,小型化鱼类食物资源集中在小型生物上,会使食物网中物种间的连接变得简单。大型鱼类减少以及小型鱼类食物选择趋同,一些复杂捕食关系逐渐消失,食物网结构变得简单,食物网复杂性降低。再次,鱼类小型化还会加剧物种内和物种间的竞争。由于小型化鱼类依赖相似的小型食物资源,不同物种或同种不同个体对食物和生存空间的竞争会更激烈。珊瑚礁鱼类小型化不仅是物种尺度的适应性响应,更是驱动生态系统功能重构的关键因素,其产生的营养生态位变化通过食物网级联效应,深刻影响了能量流动、种间竞争及系统稳定性。

参考文献:

- [1] Fidler R Y, Carroll J, Rynerson K W, et al. Coral reef fishes exhibit beneficial phenotypes inside marine protected areas[J]. PLoS One, 2018, 13(2): e0193426.
- [2] Law R. Fishing, selection, and phenotypic evolution[J]. ICES Journal of Marine Science, 2000, 57(3): 659-668.
- [3] Li Y C, Wu Z J, Chen S Q, et al. Discussion of the diversity of the coral reef fish in the shallow reefs along the Yongxing and Qilianyu island[J]. Marine Environmental Science, 2017, 36(4): 509-516. [李元超, 吴钟解, 陈石泉, 等. 永兴岛及七连屿浅水礁区珊瑚礁鱼类多样性探讨[J]. 海洋环境科学, 2017, 36(4): 509-516.]
- [4] Wang T, Liu Y, Quan Q M, et al. Species composition characteristics analysis of Qilianyu reef fishes of Xisha Islands[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2022, 29(1): 102-117. [王腾, 刘永, 全秋梅, 等. 七连屿珊瑚礁鱼类种类组成特征分析[J]. 中国水产科学, 2022, 29(1): 102-117.]
- [5] Wang T, Li C H, Wang G H, et al. Species composition and succession of coral reef fishes on Qilianyu Island, Xisha Islands[J]. Biodiversity Science, 2024, 32(6): 111-119. [王腾, 李纯厚, 王广华, 等. 西沙群岛七连屿珊瑚礁鱼类的物种组成与演替[J]. 生物多样性, 2024, 32(6): 111-119.]
- [6] Zhang J. Long-term evolution trends of composition and biological characteristics of fishes from typical coral reef in the South China Sea[D]. Guangzhou: University of Chinese Academy of Sciences, 2021. [张俊. 南海典型珊瑚礁鱼类组成及生物学特征长期演变趋势[D]. 广州: 中国科学院大学, 2021.]
- [7] Dromard C R, Bouchon-Navaro Y, Harmelin-Vivien M, et al. Diversity of trophic niches among herbivorous fishes on a Caribbean reef (Guadeloupe, Lesser Antilles), evidenced by

- stable isotope and gut content analyses[J]. *Journal of Sea Research*, 2015, 95: 124-131.
- [8] Sura S A, Molina N E, Blumstein D T, et al. Selective consumption of macroalgal species by herbivorous fishes suggests reduced functional complementarity on a fringing reef in Moorea, French Polynesia[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2021, 536: 151508.
- [9] Dobzhansky T. Evolution in the tropics[J]. *American Scientist*, 1950, 38: 209-221.
- [10] Rendall K L. Territoriality of the omnivorous butterflyfish, *Chaetodon auriga* (Chaetodontidae)[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2013, 96(8): 961-969.
- [11] Pratchett M S, Wilson S K, Berumen M L, et al. Sub-lethal effects of coral bleaching on an obligate coral feeding butterflyfish[J]. *Coral Reefs*, 2004, 23(3): 352-356.
- [12] Graham N A J, Chabanet P, Evans R D, et al. Extinction vulnerability of coral reef fishes[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(4): 341-348.
- [13] Li Y J, Chen Z Z, Zhang J, et al. Biological characteristics of *Epinephelus merra* of coral reef waters in South China Sea[J]. *South China Fisheries Science*, 2021, 17(6): 22-30. [李媛洁, 陈作志, 张俊, 等. 南海珊瑚礁海域蜂巢石斑鱼生物学特征研究[J]. *南方水产科学*, 2021, 17(6): 22-30.]
- [14] Chen D G, Zhang M Z. *Marine Fishes of China*[M]. Qingdao, China: China Ocean University Press, 2015. [陈大刚, 张美昭. *中国海洋鱼类*[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2015.]
- [15] Fry B, Baltz D M, Benfield M C, et al. Stable isotope indicators of movement and residency for brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) in coastal Louisiana marshscapes [J]. *Estuaries*, 2003, 26(1): 82-97.
- [16] Sweeting C J, Polunin N V C, Jennings S. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues[J]. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2006, 20(4): 595-601.
- [17] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [18] Jackson A L, Inger R, Parnell A C, et al. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(3): 595-602.
- [19] Fong C R, Sura S A, Ford A T, et al. Testing the conceptual and operational underpinnings of field herbivory assays: Does variation in predictability of resources, assay design, and deployment method affect outcomes?[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2020, 533: 151469.
- [20] Rasher D B, Hoey A S, Hay M E. Consumer diversity interacts with prey defenses to drive ecosystem function[J]. *Ecology*, 2013, 94(6): 1347-1358.
- [21] Plass-Johnson J G, Ferse S C A, Jompa J, et al. Fish herbivory as key ecological function in a heavily degraded coral reef system[J]. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(4): 1382-1391.
- [22] Froese R, Pauly D, FishBase[DB]. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2024).
- [23] Charlotte Mortimer M D. Estimates of sponge consumption rates on an Indo-Pacific reef[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2021, 672 (August 19 2021): 123-140.
- [24] Mortimer C L, Bury S, Dunn M R, et al. Transitions from coral to sponge-dominated states alter trophodynamics in associated coral reef fish assemblages[J]. *Anthropocene*, 2023, 43: 100392.
- [25] SHAO K T. Taiwan Fish Database[DB]. WWW Web electronic publication. Available online: <http://fishdb.sinica.edu.tw> (accessed on 10 August 2024). [邵廣昭. 臺灣魚類資料庫[DB] 網路電子版 <http://fishdb.sinica.edu.tw>, 2024.]
- [26] Pratchett M S, Graham N A J, Cole A J. Specialist corallivores dominate butterflyfish assemblages in coral-dominated reef habitats[J]. *Journal of Fish Biology*, 2013, 82(4): 1177-1191.
- [27] Pratchett M S. Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef[J]. *Marine Biology*, 2005, 148(2): 373-382.
- [28] Qiu X Y, Liu Q X, Chen Z Z, et al. Characteristics of carbon and nitrogen stable isotopes of major fish species in coral reefs of the Nansha Islands in spring 2023[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2024, 43(6): 104-113. [邱星宇, 刘庆霞, 陈作志, 等. 2023 年春季南沙珊瑚岛礁主要鱼类碳氮稳定同位素研究[J]. *热带海洋学报*, 2024, 43(6): 104-113.]
- [29] Polis G A, Holt R D. Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1992, 7(5): 151-154.
- [30] Leray M, Alldredge A L, Yang J Y, et al. Dietary partitioning promotes the coexistence of planktivorous species on coral reefs[J]. *Molecular Ecology*, 2019, 28(10): 2694-2710.
- [31] Russ G R, Payne C S, Bergseth B J, et al. Decadal-scale response of detritivorous surgeonfishes (Family Acanthuridae) to no-take marine reserve protection and changes in benthic habitat[J]. *Journal of Fish Biology*, 2018, 93(5): 887-900.
- [32] 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.
- [33] Anderson G R, Ehrlich A H, Ehrlich P R, et al. The community structure of coral reef fishes[J]. The American Naturalist, 1981, 117(4): 476-495.
- [34] Bouchon-Navaro Y. Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1986, 103(1-3): 21-40.
- [35] Zekeria Z A, Dawit Y, Ghebremedhin S, et al. Resource partitioning among four butterflyfish species in the Red Sea[J]. Marine and Freshwater Research, 2002, 53(2): 163-168.
- [36] Frédérick B, Lehanse O, Vandewalle P, et al. Trophic niche width, shift, and specialization of *Dascyllus aruanus* in in Toliara Lagoon, Madagascar [J]. Copeia, 2010, 2010(2): 218-226.
- [37] Cocheret de la Morinière E, Pollux B J A, Nagelkerken I, et al. Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery-to-coral reef migrations[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2003, 57(5-6): 1079-1089.
- [38] Plass-Johnson J G, McQuaid C D, Hill J M. Stable isotope analysis indicates a lack of inter- and intra-specific dietary redundancy among ecologically important coral reef fishes[J]. Coral Reefs, 2013, 32(2): 429-440.
- [39] Robinson J P W, Baum J K. Trophic roles determine coral reef fish community size structure[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2016, 73(4): 496-505.
- [40] Page H M, Brooks A J, Kulbicki M, et al. Stable isotopes reveal trophic relationships and diet of consumers in temperate kelp forest and coral reef ecosystems[J]. Oceanography, 2013, 26(3): 180-189.
- [41] Letourneur Y, Galzin R, Harmelin-Vivien M. Temporal variations in the diet of the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepède) on a Réunion fringing reef[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1997, 217(1): 1-18.
- [42] Neves M P, Hugi A, Chan H, et al. Ecological shifts underlie parallels between ontogenetic and evolutionary allometries in parrotfishes[J]. Proceedings Biological Sciences, 2024, 291(2033): 20241897.
- [43] Lassuy D R. Diet, intestinal morphology, and nitrogen assimilation efficiency in the damselfish, *Stegastes lividus*, in Guam[J]. Environmental Biology of Fishes, 1984, 10(3): 183-193.
- [44] Polunin N V C, Brothers E B. Low efficiency of dietary carbon and nitrogen conversion to growth in an herbivorous coral-reef fish in the wild[J]. Journal of Fish Biology, 1989, 35(6): 869-879.
- [45] Allgeier J E, Valdivia A, Cox C, et al. Fishing down nutrients on coral reefs[J]. Nature Communications, 2016, 7: 12461.
- [46] Robinson J P W, Williams I D, Edwards A M, et al. Fishing degrades size structure of coral reef fish communities[J]. Global Change Biology, 2017, 23(3): 1009-1022.
- [47] Hempson T N, Graham N A J, MacNeil M A, et al. Regime shifts shorten food chains for mesopredators with potential sublethal effects[J]. Functional Ecology, 2018, 32(3): 820-830.
- [48] Xue Y. Studies on the feeding ecology of dominant fishes and food web of fishes in the central and southern Yellow Sea[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2005. [薛莹. 黄海中南部分主要鱼种摄食生态和鱼类食物网研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005.]

Trophic niches of six dominant coral reef fishes in Qilianyu Islands, Xisha Islands

GONG Yuyan^{1,2}, ZHANG Jun¹, CHEN Zuozhi^{1*}, YANG Yutao¹

1. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory for Sustainable Utilization of Open-sea Fishery, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510300, China;

2. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: To investigate inter- and intra-specific trophic relationships among dominant coral reef fishes in Qilianyu Islands of the Xisha Islands, the trophic structure characteristics of six common and dominant fish species were analyzed using carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope techniques in September 2021. The results indicate that *Naso lituratus* had the highest $\delta^{13}\text{C}$ and the lowest $\delta^{15}\text{N}$ values with averages at $(-10.88 \pm 1.42)\text{‰}$ and $(5.74 \pm 0.37)\text{‰}$, respectively. In contrast, *Zanclus cornutus* had the lowest $\delta^{13}\text{C}$ value with an average of $(-15.27 \pm 0.74)\text{‰}$, and *Gnathodentex aureolineatus* demonstrated the highest $\delta^{15}\text{N}$ value at $(9.94 \pm 0.73)\text{‰}$. *N. lituratus* and *Ctenochaetus binotatus* primarily distributed in areas with high $\delta^{13}\text{C}$ and low $\delta^{15}\text{N}$ values, while *Z. cornutus*, *Chaetodon auriga*, *G. aureolineatus*, and *Epinephelus merra* tended to occupy areas characterized by low $\delta^{13}\text{C}$ and high $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures. Mean trophic levels (TL) of *N. lituratus*, *C. binotatus*, *Z. cornutus*, *C. auriga*, *G. aureolineatus*, and *E. merra* were 2.24, 2.45, 2.89, 3.20, 3.48, and 3.02, respectively. The isotopic niche of *G. aureolineatus* occupied the highest position and had the largest values, with CR, NR, TA, SEA, and SEAc reaching 5.90, 3.18, 9.00, 2.09, and 2.11, respectively. *Z. cornutus* exhibited the smallest isotopic niche among both omnivorous and carnivorous fishes, positioned at the lowest tail. Among herbivorous fishes, the isotopic niche of *N. lituratus* was larger than that of *C. binotatus*, but remained below the latter. Overall, $\delta^{15}\text{N}$ values of omnivorous and carnivorous fishes were larger than herbivorous fishes, and the stable isotope core niches of all fish species exhibited complete non-overlapping distributions. *G. aureolineatus* and *E. merra* might exhibit differences in spatial, temporal, and dietary ecological niches, resulting in non-overlapping core isotopic niches. *N. lituratus* and *C. binotatus* likely differed in spatial and dietary ecological strategies, leading to distinct core isotopic niches. *Z. cornutus* exhibited distinctive dietary differences compared to other species, resulting in non-overlapping isotopic niche with others. Lastly, *C. auriga*, characterized by strong territorial behavior and diverse food sources, suggesting niche separation from other fishes primarily through spatial and dietary divergences. Strong positive correlations between standard length and $\delta^{15}\text{N}$ were observed in all species except *Z. cornutus* ($r=0.39-0.58$, $P<0.05$). In the standard length group of 161–183 mm, *G. aureolineatus* exhibited the highest values of TA (total area) and SEA (standard ellipse area) (6.51 and 1.98, respectively). *C. auriga* in the 121–140 mm standard length group showed the maximum standard ellipse area corrected (SEAc) value (2.87). For *Z. cornutus*, the 85–100 mm standard length group had the lowest values of TA, SEA, and SEAc (0.40, 0.38, and 0.51, respectively). Except for *N. lituratus* and *Z. cornutus*, the trophic levels of the remaining four fish species increased with increasing standard length groups. Different standard length groups of *E. merra* exhibited the highest degree of isotopic niche overlap, suggesting intense intraspecific food competition within the species. The isotopic niches among different standard length groups of other fish species exhibited minimal overlap, suggesting that intraspecific food competition was relatively low. This study provides with quantitative evidence for trophic structuring in coral reef fish assemblages around the Qilianyu Islands. The findings will contribute to understanding food web dynamics in the South China Sea coral ecosystems and have implications for marine conservation planning.

Key words: coral reef fishes; interspecific and intraspecific trophic niches; stable isotope technique; Qilianyu Islands

Corresponding author: CHEN Zuozhi. E-mail: zzchen2000@163.com