

DOI: 10.12264/JFSC2020-0249

基于捕食者 CPUE 权重的浙江南部近海龙头鱼摄食习性分析

刘志豪^{1, 2, 3}, 韩东燕^{1, 2, 3}, 高春霞^{1, 2, 3}, 叶深^{4, 5}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
3. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
4. 浙江省海洋水产养殖研究所, 浙江 温州 325005;
5. 浙江省近岸水域生物资源开发与保护重点实验室, 浙江 温州 325005

摘要: 根据 2019 年 3 月至 11 月在浙江南部近海进行的 4 个航次底拖网调查所获得的 750 尾龙头鱼(*Harpadon nehereus*)样本, 采用胃含物分析法, 结合该海域各调查站位龙头鱼的 CPUE, 对其进行了食性分析, 研究了龙头鱼的食物组成、摄食强度及其随季节和体长变化的情况。结果表明, 浙江南部近海龙头鱼摄食的饵料生物有 40 余种, 以鱼类(IRI%=82.29%)和虾类(IRI%=15.77%)为主。优势饵料种类为七星底灯鱼(*Benthosema pterotum*)、细条天竺鲷(*Apogon lineatus*)、龙头鱼和中国毛虾(*Acetes chinensis*)等。龙头鱼各季节摄食的饵料类群存在一定差异, 但均以鱼类为主。春、秋季摄食的鱼类相对重要性指数百分比(IRI%)超过了 85%, 在夏、冬季, 还摄食了一定比例的虾类。龙头鱼摄食强度在春季和秋季较高, 冬季最低。不同体长组龙头鱼食物组成差异明显, 随着体长增加, 饵料中鱼类比例逐渐升高, 虾类比例降低。浙江南部近海龙头鱼存在同类相残现象且主要发生在较大体长组内。

关键词: 龙头鱼; 摄食习性; 加权平均; 胃含物分析; 浙江南部近海

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)04-0482-11

鱼类摄食习性研究是海洋生态学的重要研究内容之一。通过摄食习性分析可以了解鱼类的食物组成、食性变化以及摄食强度等特征, 进而分析食物网中种间营养关系, 及生态系统能量流动等^[1]。鱼类摄食习性分析常用方法有胃含物分析、脂肪酸分析、稳定同位素分析和行为学方法等^[2-3], 其中胃含物分析法是最传统和应用最广泛的研究方法, 它可以直接确定饵料种类及比例信息^[4]。国内外学者应用胃含物分析法进行了大量的鱼类摄食习性研究, 在这些研究中, 鱼类摄食特征往往通过算术平均法分析各站位该鱼类的胃含物样本结果得出, 鱼类全年的摄食特征也由同时期的样本分析结果直接平均得出, 这种计算方法并未

考虑捕食者的空间分布特征^[5-6]。在估算鱼类摄食习性时, 结合鱼类不同站位的 CPUE 差异, 对各站位鱼类的食性信息赋予一定的权重, 可以更科学描述鱼类的摄食特征^[7-8]。该理念在国外已有部分应用, 例如, Binion-Rock 等^[7]通过加权平均法, 分析了美国帕姆利科湾银鲑(*Oncorhynchus kisutch*)等 3 种鱼类的摄食习性; Buckel 等^[8]应用该方法分析了美国哈德逊河口竹筴鱼(*Pomatomus saltatrix*)的摄食习性。

龙头鱼(*Harpadon nehereus*)属辐鳍鱼纲(Actinopterygii)、仙女鱼目(Aulopiformes)、狗母鱼科(Synodontidae)、龙头鱼属(*Harpodon*), 主要分布于印度洋至西太平洋沿岸海域, 是我国黄海

收稿日期: 2020-08-25; 修订日期: 2020-09-19.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41906074, 31902372); 中国博士后科学基金面上项目(2019M651475); 浙江省渔业资源专项调查项目(158053).

作者简介: 刘志豪(1995-), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源. E-mail: hh_mark@163.com

通信作者: 韩东燕(1988-), 男, 讲师, 研究方向为鱼类摄食生态学. E-mail: dyhan@shou.edu.cn

南部、东海及南海常见的鱼种之一^[9]。随着捕捞压力的增加, 东海传统经济鱼类如带鱼(*Trichiurus japonicus*)、大黄鱼(*Larimichthys crocea*)等资源严重衰退, 龙头鱼的渔获比重逐渐上升, 成为该海域主要的渔业种类^[10-11]。近年来, 国内学者应用胃含物分析法对龙头鱼的摄食特征进行了一定的分析^[12-14], 然而这些研究均未考虑龙头鱼在不同采样点实际资源量的差异。因此, 本研究根据 2019 年 3 月至 11 月 4 个航次的浙江南部近海渔业资源调查资料, 结合龙头鱼的 CPUE 差异, 通过胃含物分析法对其摄食习性进行分析, 以期为龙头鱼的科学管理和开发提供依据, 为基于生态系统的浙江南部近海渔业资源管理提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 样本采集

样本采集于 2019 年 3 月(冬季)、5 月(春季)、8 月(夏季)、11 月(秋季)4 个航次的浙江南部近海渔业资源底拖网调查。调查范围为 120.93°E~122.95°E, 27.21°N~28.97°N (图 1), 调查船只为底层单拖网渔船, 网具长 95 m, 网口平均宽度 40 m, 高度 7.5 m, 每站位平均拖网时间 1 h, 平均拖速 3 kn。渔获样本的收集、保存和测定均按照《海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查》(GB/T 12763.6-2007)^[15]进行。在实验室内分别测定龙头鱼的全长(mm)、体长(mm)、体重(g)等生物学数据, 再取出胃含物样本目测摄食等级后冷冻保存, 以便下一步分析。

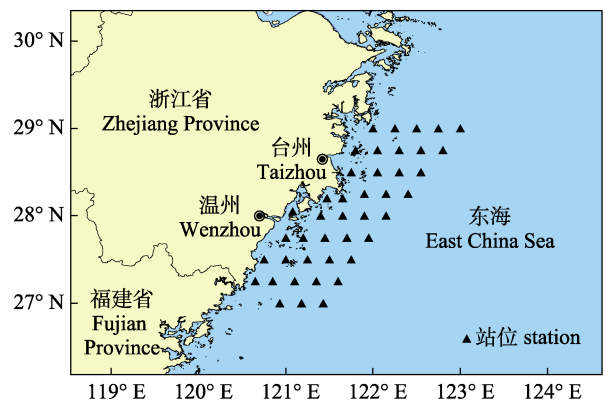


图 1 2019 年浙江南部近海渔业资源调查站位示意图
Fig. 1 Stations map of fishery resources survey in the offshore waters of southern Zhejiang in 2019

1.2 胃含物处理与分析

胃含物分析时, 利用体视显微镜对饵料生物进行鉴定并计数。对个体较大且完整的胃含物通过形态直接鉴定, 其余通过耳石, 残肢, 脊椎骨对照鉴别, 尽可能将饵料鉴定到最低分类单元。使用分析天平(精度 0.1 mg)测定饵料生物质量, 称量前用吸水纸吸干饵料生物表面水分。

本研究共分析 750 尾龙头鱼(其中 210 尾空胃), 体长范围为 82~279 mm。将样本以 20 mm 为间隔, 分为 6 个体长组(<120 mm, 120~140 mm, 140~160 mm, 160~180 mm, 180~200 mm, ≥200 mm)来研究龙头鱼食性与体长的关系(表 1)。

表 1 各季节各体长组所分析的龙头鱼样本数量
Tab. 1 The number of Bombay duck samples analyzed in each season and each size class

体长组/mm size class	春季 spring	夏季 summer	秋季 autumn	冬季 winter	总计 total
<120	0	0	63(17)	1(1)	64(18)
120~140	0	4(3)	50(4)	20(19)	74(26)
140~160	1(0)	17(8)	79(16)	28(18)	125(42)
160~180	39(11)	45(17)	60(13)	40(15)	184(56)
180~200	64(13)	72(18)	53(12)	14(3)	203(46)
≥200	23(7)	44(11)	28(4)	5(0)	100(22)
总计 total	127(31)	182(57)	333(66)	108(56)	750(210)

注: 括号中的数字为空胃数量。
Note: The number of empty stomachs were recorded in parenthesis.

1.3 数据分析

1.3.1 食物组成计算 基于不同站位龙头鱼 CPUE 差异, 通过饵料质量百分比(W%)、个数百分比(N%)和出现频率(F%)^[4-5]来评价饵料的贡献率, 用相对重要性指数百分比(IRI%)来表示饵料种类的重要性^[16-17]。

饵料质量百分比(W%)的计算公式如下:

$$W_j\% = \frac{\sum_{i=1}^n M_i q_{ij}}{\sum M_i} \times 100$$
$$q_{ij} = \frac{w_{ij}}{w_i}$$

式中, $W_j\%$ 为饵料 j 的质量百分比; q_{ij} 为 i 站位饵料 j 的质量比值; w_{ij} 为 i 站位所有龙头鱼胃含物样本中饵料 j 的质量; w_i 为 i 站位所有龙头鱼胃含物样

本中饵料的总质量; M_i 为 i 站位龙头鱼的标准化 CPUE; n 为站位数总和。

饵料个数百分比($N\%$)计算方式如下:

$$N_j\% = \frac{\sum_{i=1}^n M_i z_{ij}}{\sum M_i} \times 100$$

$$z_{ij} = \frac{a_{ij}}{a_i}$$

式中, $N_j\%$ 为饵料 j 的个数百分比; z_{ij} 为 i 站位饵料 j 的个数比值; a_{ij} 为 i 站位所有龙头鱼胃含物样本中饵料 j 的数量; a_i 为 i 站位所有龙头鱼胃含物样本中饵料的总数量。

饵料出现频率($F\%$)计算方式如下:

$$F_j\% = \frac{\sum_{i=1}^n M_i p_{ij}}{\sum M_i} \times 100$$

$$p_{ij} = \frac{m_{ij}}{m_i}$$

式中, $F_j\%$ 为饵料 j 的出现频率; p_{ij} 为 i 站位饵料 j 的出现次数比值; m_{ij} 为 i 站位所有龙头鱼胃含物样本中包含饵料 j 的样本数; m_i 为 i 站位所有龙头鱼胃含物样本中实胃数。

相对重要性指数百分比(IRI%)计算方式如下:

$$IRI_j\% = \frac{IRI_j}{\sum_{j=1}^l IRI_j} \times 100$$

$$IRI_j = F_j\%(N_j\% + W_j\%)$$

式中, $IRI_j\%$ 为饵料 j 的相对重要性指数百分比, l 为饵料的种类总数, IRI_j 为饵料 j 的相对重要性指数。

1.3.2 摄食强度计算 本研究用空胃率及胃饱满指数分析浙江南部近海龙头鱼的摄食强度^[18]。计算公式如下:

$$\text{空胃率}(\%) = \frac{\text{空胃数}}{\text{总胃数}} \times 100$$

$$\text{胃饱满指数} = \frac{\text{食物团质量}}{\text{鱼体体长}} \times 100$$

本研究调查站位示意图使用 Arcgis 10.2 绘制, 其余数据统计分析和作图采用 Microsoft Excel 2019 和 R 4.0.2 进行。为研究各体长组龙头鱼饵料种类的相似性, 采用 R 语言 vegan 包^[19]中的 Bray-Curtis 距离(Bray-Curtis distance)对不同体长组龙头鱼的饵料组成进行聚类分析, 以饵料质量百分比作为标准, 分析前去除不可辨认饵料。

2 结果与分析

2.1 食物组成

胃含物分析结果表明, 浙江南部近海龙头鱼全年摄食饵料类群共 11 类, 饵料种类 40 余种, 其中鱼类 17 种, 虾类 9 种, 头足类 3 种, 蟹类 2 种, 此外还有磷虾类、口足类、端足类等(表 2)。从饵料相对重要性指数百分比来看, 鱼类($IRI\%=82.29\%$)为该海域龙头鱼最重要的饵料类群, 其次为虾类($IRI\%=15.77\%$)。此外, 磷虾类($IRI\%=0.57\%$)、口

表 2 2019 年浙江南部近海龙头鱼食物组成

Tab. 2 Diet composition of Bombay duck in the offshore waters of southern Zhejiang in 2019

饵料种类 prey item	质量百分比 W%	个数百分比 N%	出现频率 F%	相对重要性指数百分比 IRI%
鱼类 pisces	87.17	59.40	59.45	82.29
赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	4.31	0.26	0.33	0.05
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	1.24	0.10	0.15	+
龙头鱼 <i>Harpadon nehereus</i>	14.45	11.91	15.20	13.91
七星底灯鱼 <i>Benthosema pterotum</i>	21.42	23.47	28.08	43.74
麦氏犀鲭 <i>Bregmaceros maclellandi</i>	0.37	0.09	0.19	+
六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	0.02	0.01	0.02	+
细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>	24.82	12.08	16.62	21.28
蓝圆鲹 <i>Decapterus maruadsi</i>	0.03	0.02	0.03	+

(待续 to be continued)

(续表 2 Tab. 2 continued)

饵料种类 prey item	质量百分比 W%	个数百分比 N%	出现频率 F%	相对重要性指数百分比 IRI%
鳕齿鱼 <i>Champsodon capensis</i>	0.62	0.33	0.81	0.03
带鱼 <i>Trichiurus japonicus</i>	1.81	1.58	2.76	0.32
康氏侧带小公鱼 <i>Stolephorus commersonii</i>	3.96	3.20	3.23	0.80
拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	2.84	1.46	1.76	0.26
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	7.35	2.20	4.67	1.55
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>	0.43	0.51	1.44	0.05
六指马鲛 <i>Polydactylus sextarius</i>	0.23	0.04	0.07	+
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	2.08	1.00	1.38	0.15
发光鲷 <i>Acropoma japonicum</i>	0.21	0.12	0.25	+
不可辨认鱼类 unidentified pisces	1.00	1.01	1.96	0.14
虾类 Decapoda	9.81	28.51	28.95	15.77
中华管鞭虾 <i>Solenocera crassicornis</i>	0.41	0.16	0.46	+
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsisstenella</i>	0.10	0.63	0.07	+
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	0.01	0.01	0.05	+
中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	4.17	15.90	19.14	13.33
细螯虾 <i>Eptocheila gracilis</i>	0.71	5.55	6.52	1.42
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	0.12	0.16	0.46	+
东海红虾 <i>Plesionika izumiae</i>	0.50	0.32	0.38	0.01
扁足异对虾 <i>Atypopenaeus stenodactylus</i>	1.31	0.77	0.78	0.06
滑脊等腕虾 <i>Heterocarpoides levicarina</i>	0.37	0.97	1.60	0.07
不可辨认虾类 unidentified Decapoda	2.11	4.04	4.07	0.87
磷虾类 Euphausiacea	0.17	3.49	4.51	0.57
太平洋磷虾 <i>Euphausia pacifica</i>	0.17	3.49	4.51	0.57
口足类 Stomatopoda	0.46	3.04	4.81	0.58
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	0.46	3.04	4.81	0.58
蟹类 crabs	1.12	0.72	0.94	0.04
双斑蟳 <i>Charybdis bimaculata</i>	1.09	0.51	0.61	0.03
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	0.03	0.17	0.22	+
不可辨认蟹类 unidentified crabs	+	0.03	0.11	+
头足类 Cephalopoda	0.90	0.44	0.98	0.03
耳乌贼 <i>Sepioida</i> sp.	0.06	0.02	0.07	+
多钩钩腕乌贼 <i>Abralia multihamata</i>	0.63	0.36	0.78	0.03
日本枪乌贼 <i>Loligo japonica</i>	0.15	0.05	0.12	+
不可辨认头足类 unidentified Cephalopoda	0.06	0.01	0.02	+
腹足类 Gastropoda	+	0.10	0.15	+
泥螺 <i>Bullacta exarata</i>	+	0.10	0.15	+
端足类 Amphipoda	0.27	3.66	6.03	0.70
钩虾 <i>Gammaridea</i> sp.	0.11	0.34	0.27	+
细长脚蚶 <i>Themisto gracilipes</i>	0.15	3.33	5.78	0.70
多毛类 Polychaeta	+	0.01	0.06	+
涟虫类 Cumacea	+	0.03	0.04	+
其他类 others	0.09	0.63	0.47	0.01

注: “+”表示出现且所占比例小于 0.01%.

Note: “+” indicates that it has occurred and the percentage was lower than 0.01%.

足类(IRI%=0.58%)和端足类(IRI%=0.70%)也占一定比例, 其余饵料生物所占比例较低。龙头鱼优势饵料为七星底灯鱼(*Benthosema pterotum*)(IRI%=43.74%)、细条天竺鲷(*Apogon lineatus*)(IRI%=21.28%)、龙头鱼(IRI%=13.91%)和中国毛虾(*Acetes chinensis*)(IRI%=13.33%)。

饵料质量百分比、个数百分比和出现频率的排序表明, 龙头鱼主要摄食鱼类和虾类。其中, 质量百分比比较高的饵料种类依次为细条天竺鲷(W%=24.82%)、七星底灯鱼(W%=21.42%)、龙头鱼(W%=14.45%)和小黄鱼(*L. polyactis*)(W%=7.35%)。个数百分比和出现频率较高的依次为七星底灯鱼(N%=23.47%, F%=28.08%)、中国毛虾(N%=15.90%, F%=19.14%)、细条天竺鲷(N%=12.08%, F%=16.62%)以及龙头鱼(N%=11.91%, F%=15.20%)。

2.2 食物组成的季节变化

各季节龙头鱼食物组成结果表明, 鱼类在 4 个季节中均是龙头鱼摄食的最主要类群。表 3 列出了全年相对重要性指数百分比大于 1%的饵料种类。春、夏、秋、冬各季节龙头鱼食物组成中鱼类的相对重要性指数百分比分别为 92.66%、61.46%、87.20%和 78.30%。此外, 在夏季和冬季龙头鱼还摄食一定比例的虾类, 其相对重要性指数百分比分别为 35.95%和 21.24%。其余各饵料类群的相对重要性指数百分比在 4 个季节中均较低, 仅端足类在春季超过了 2%, 为 2.34%。从主要饵料种类来看, 春季龙头鱼主要摄食七星底灯鱼(IRI%=60.85%); 夏季主要摄食中国毛虾(IRI%=34.27%)、小黄鱼(IRI%=25.42%)和龙头鱼(IRI%=19.04%); 秋季龙头鱼摄食的主要饵料依

表 3 各季节龙头鱼主要食物组成
Tab. 3 Major diet composition of Bombay duck in each season

饵料种类 prey item	春季 spring				夏季 summer				秋季 autumn				冬季 winter			
	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%
鱼类 pisces	83.70	71.99	72.64	92.66	81.82	53.84	61.99	61.46	91.27	61.94	61.57	87.20	76.56	42.81	22.97	78.30
龙头鱼 <i>Harpodon nehereus</i>	0.68	0.68	0.11	+	20.48	14.38	14.37	19.04	14.35	13.32	19.88	13.23	13.81	7.47	0.79	0.62
七星底灯鱼 <i>Benthosema pterotum</i>	23.49	34.13	36.52	60.85	3.47	9.82	8.55	4.32	22.44	25.50	35.17	40.56	61.01	34.72	21.96	77.64
细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>	5.79	6.12	6.26	2.16	3.59	3.95	8.41	2.41	39.34	17.82	23.69	32.58	0.71	0.16	0.21	0.01
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	—	—	—	—	27.11	8.68	18.68	25.42	1.90	0.35	0.65	0.03	—	—	—	—
虾类 Decapoda	13.62	10.59	12.03	3.57	12.06	35.85	36.38	35.95	6.45	25.07	30.31	10.68	23.25	52.46	17.54	21.24
中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	0.52	1.93	2.57	0.18	4.52	28.15	27.58	34.27	4.14	12.88	20.02	8.20	7.36	19.10	7.92	7.74
细螯虾 <i>Eptocheila gracilis</i>	+	0.12	0.65	+	0.59	2.35	3.57	0.40	0.97	8.41	9.48	2.14	—	—	—	—
磷虾类 Euphausiacea	—	—	—	—	0.02	0.40	0.29	+	0.27	5.06	7.10	0.91	0.11	4.63	2.62	0.46
口足类 Stomatopoda	0.11	1.48	4.89	0.22	0.86	5.66	7.35	1.82	0.42	2.70	4.49	0.34	—	—	—	—
蟹类 crabs	+	0.34	1.19	0.01	4.77	2.23	2.67	0.71	0.05	0.29	0.37	+	—	—	—	—
头足类 Cephalopoda	1.26	0.33	0.93	0.02	—	—	—	—	1.30	0.67	1.48	0.05	0.08	0.10	0.21	+
腹足类 Gastropoda	0.06	1.06	1.60	0.05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
端足类 Amphipoda	0.19	7.20	11.84	2.34	0.47	2.02	1.14	0.05	0.24	4.27	7.86	0.82	—	—	—	—
多毛类 Polychaeta	0.03	0.12	0.65	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
涟虫类 Cumacea	—	0.33	0.40	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
其他类 others	1.03	6.56	5.09	1.12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

注: “+”表示出现且所占比例小于 0.01%; “—”表示比例为 0。
Note: “+” indicates that it has occurred and the percentage is lower than 0.01%; “—” indicates that the percentage is 0.

次为七星底灯鱼(IRI%=40.56%)、细条天竺鲷(IRI%=32.58%)和龙头鱼(IRI%=13.23%); 冬季摄食七星底灯鱼的相对重要性指数百分比高达77.64%。同时, 龙头鱼同类相残现象主要发生在夏、秋两季, 饵料中龙头鱼的相对重要性指数百分比分别为19.04%和13.23%(表3)。

2.3 食物组成随体长的变化

龙头鱼摄食习性随体长存在一定的变化。各体长组均以鱼类和虾类为主要饵料类群, 随着龙头鱼体长的增长, 鱼类饵料质量百分比总体呈上升趋势, 由79.27% (<120 mm) 上升到90.81% (≥ 200 mm), 而虾类质量百分比变化趋势相反, 由18.95% (<120 mm) 下降到8.10% (≥ 200 mm)。在不同体长组, 龙头鱼摄食其他饵料类群的比例也有一定的变化, 其中140~160 mm 体长组时摄食的口足类(W%=1.81%)比例高于其他体长组。在180~200 mm 体长组时龙头鱼还摄食一定比例的蟹类(W%=3.87%)和头足类(W%=1.30%)(图2)。

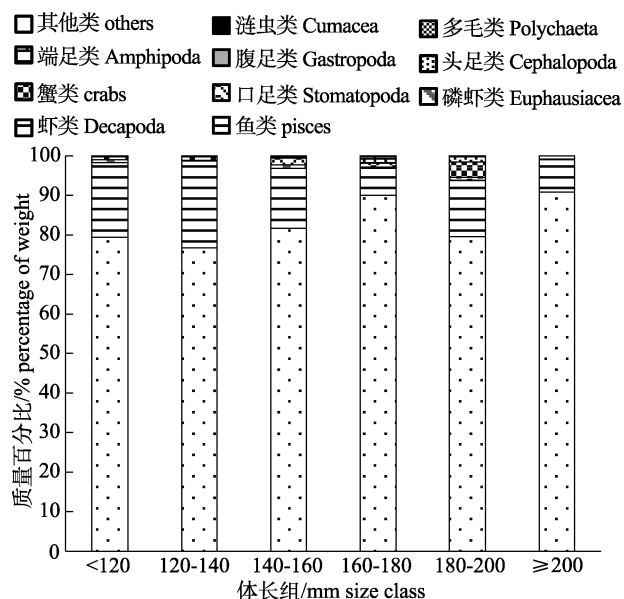


图2 各体长组龙头鱼饵料类群质量百分比

Fig. 2 The percentage weight (W%) for prey groups of Bombay duck in each size class

根据各体长组龙头鱼饵料组成聚类分析的结果, 将6个体长组分为3组(图3)。其中140 mm 以下体长组为一组, 主要摄食细条天竺鲷和七星

底灯鱼; 140~180 mm 体长组分为一组, 主要摄食细条天竺鲷、七星底灯鱼和龙头鱼; ≥ 180 mm 为一组, 主要摄食七星底灯鱼和小黄鱼。同时, 龙头鱼有一定的同类相残现象, 在不同体长组摄食龙头鱼的质量百分比变化范围为5.70%~22.82%, 其中140~200 mm 体长范围龙头鱼摄食同类的质量百分比均大于10%(表4)。

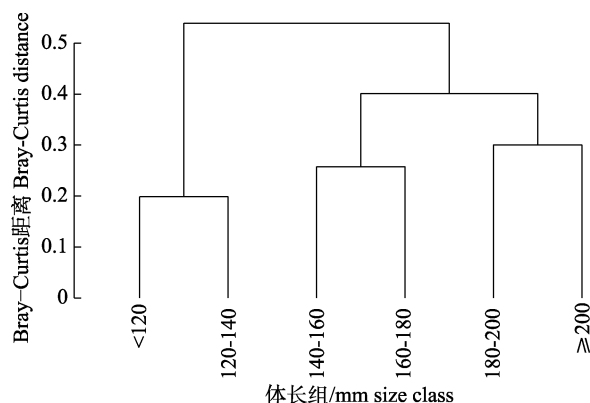


图3 各体长组龙头鱼饵料种类组成聚类分析

Fig. 3 Cluster analysis of prey species of Bombay duck in each size class

2.4 摄食强度

2.4.1 摄食强度的季节变化 浙江南部近海龙头鱼全年空胃率为28.00%, 平均胃饱满指数4.80%。各季节摄食强度分析结果表明, 龙头鱼空胃率与平均胃饱满指数均存在一定季节差异。从空胃率来看, 以冬季最高, 为51.85%。其次为夏季和春季, 秋季空胃率最低, 为19.82%。春季至冬季, 龙头鱼平均胃饱满指数逐渐降低, 从春季的6.23%降至冬季的2.73%(图4)。

2.4.2 摄食强度随体长的变化 不同体长组龙头鱼摄食强度分析结果表明, 各体长组龙头鱼空胃率变化范围为22.00%~35.14%。其中, <120 mm 体长组空胃率为28.13%; 120~140 mm 体长组空胃率最高, 为35.14%; 此后龙头鱼空胃率随体长增长而下降, ≥ 200 mm 体长组空胃率最低, 为22.00%。龙头鱼各体长组平均胃饱满指数变化范围为2.24%~8.50%, 平均胃饱满指数随体长增长呈上升趋势。160~180 mm 以上体长组的龙头鱼平均胃饱满指数增长速度较快(图5)。

表 4 各体长组龙头鱼饵料类群和主要饵料种类质量百分比(W%)

Tab. 4 The percentage weight (W%) for prey groups and major prey species of Bombay duck in each size class

饵料种类 prey item	体长组/mm size class					
	<120	120–140	140–160	160–180	180–200	≥ 200
鱼类 pisces	79.27	76.61	81.60	89.89	79.47	90.81
龙头鱼 <i>Harpadon nehereus</i>	6.02	9.64	10.88	22.82	14.23	5.70
七星底灯鱼 <i>Benthosema pterotum</i>	27.11	28.40	23.36	21.58	20.10	17.80
细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>	42.13	31.78	28.08	22.10	8.11	10.40
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	–	–	2.70	7.58	11.96	34.40
虾类 Decapoda	18.95	22.09	15.17	6.93	14.13	8.10
中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	8.51	8.11	9.55	4.47	6.71	2.28
细螯虾 <i>Eptochela gracilis</i>	3.62	0.79	0.95	0.34	0.46	0.09
磷虾类 Euphausiacea	0.64	0.09	0.83	0.20	0.12	+
口足类 Stomatopoda	0.75	0.89	1.81	1.01	0.72	0.02
蟹类 crabs	–	–	0.19	+	3.87	–
头足类 Cephalopoda	0.07	–	0.25	1.10	1.30	0.06
腹足类 Gastropoda	–	–	–	0.23	–	–
端足类 Amphipoda	0.31	0.32	0.14	0.63	0.39	0.11
多毛类 Polychaeta	–	–	–	0.02	–	–
涟虫类 Cumacea	–	–	–	–	+	–
其他 others	–	–	–	–	+	0.89

注: “+”表示出现且所占比例小于 0.01%; “–”表示比例为 0。
Note: “+” indicates that it has occurred and the percentage is lower than 0.01%; “–” indicates that the percentage is 0.

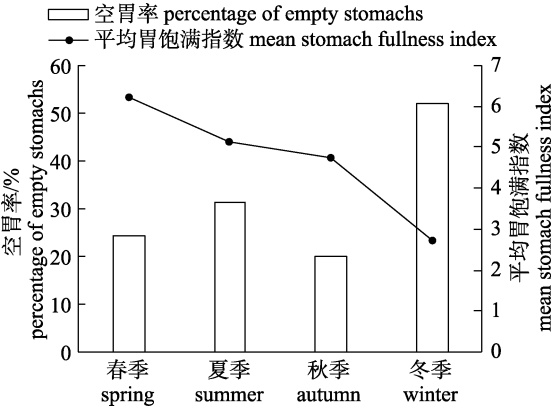


图 4 2019 年浙江南部近海各季节龙头鱼的空胃率和平均胃饱满指数

Fig. 4 Percentage of empty stomachs and mean stomach fullness index of Bombay duck in each season in the offshore waters of southern Zhejiang in 2019

3 讨论

研究表明, 浙江南部近海龙头鱼属于凶猛肉食性鱼类, 摄食饵料种类 40 余种, 食物组成广泛。空胃率和平均胃饱满指数表明, 龙头鱼摄食强度较高。该结果与先前多位学者的研究结果

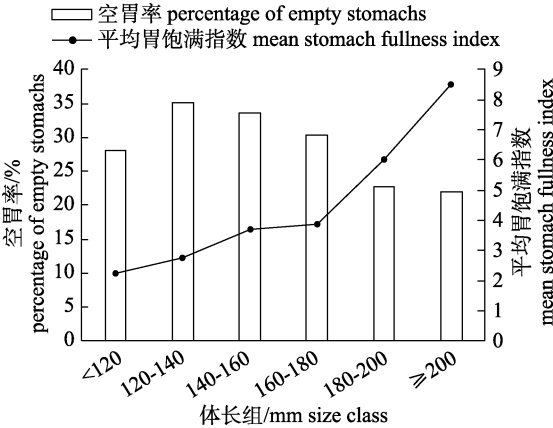


图 5 2019 年浙江南部近海各体长组龙头鱼的空胃率和平均胃饱满指数

Fig. 5 Percentage of empty stomachs and mean stomach fullness index of Bombay duck in each size class in the offshore waters of southern Zhejiang in 2019

相似^[12-14], 这主要是由于龙头鱼自身消化系统特点和较强捕食能力所决定的, 其密集的尖牙和大口裂便于捕食个体较大的食物, 具有较强的摄食能力^[20-21]。同时, 该海域龙头鱼存在着一定的同类相残现象, 与林显鹏等^[12]、潘绪伟等^[13]以及罗

海舟等^[22]学者的研究结果一致。本研究中龙头鱼同类相残现象主要发生在 140~200 mm 体长范围, 结合浙江南部近海龙头鱼生长的研究发现, 该体长范围内龙头鱼处于成鱼阶段, 摄食器官发育完善, 捕食能力增强, 符合其捕食大个体鱼类的特性^[21,23]。

分析龙头鱼食物组成的结果发现, 龙头鱼摄食饵料包括 11 个类群, 鱼类和虾类为其主要饵料类群。优势饵料生物为七星底灯鱼、细条天竺鲷、龙头鱼和中国毛虾等。潘绪伟等^[13]研究表明, 长江口及其附近海域龙头鱼优势饵料为龙头鱼、小黄鱼和细条天竺鲷等; 而 Zhang 等^[14]报道的黄、东海龙头鱼主要饵料为细条天竺鲷、细螯虾(*Eptochela gracilis*)和中国毛虾等。本研究结果与上述存在一定差异, 本研究中龙头鱼摄食的最重要饵料生物为七星底灯鱼, 其在东海北部和南海南部海域并未成为龙头鱼的优势饵料, 这可能是由于饵料生物七星底灯鱼分布的差异造成的。七星底灯鱼在我国主要分布于南海和东海沿海, 东海主要分为两个种群, 分别为浙江南部近海群体和东海北部群体, 其中东海北部群体主要集中出现在外海^[24]。潘绪伟等^[13]采样区域主要为七星底灯鱼丰度较低的东海北部沿岸海域, 本研究采样区域为七星底灯鱼丰度较高的海域, 这反映了龙头鱼的摄食习性会随着分布海域的不同而有一定的变化。

本研究发现, 浙江南部近海龙头鱼的摄食习性存在一定的季节变化。各季节龙头鱼均摄食鱼类为主, 虾类次之。夏季龙头鱼摄食的中小型鱼类如小黄鱼较多, 而冬季则摄食较多的虾类及小型鱼类, 如七星底灯鱼。这可能是由于浙江南部近海饵料生物的季节变化所导致, 栖息地饵料丰度的季节变化也是鱼类食性季节变化的主要原因之一^[10]。杜晓雪等^[25]研究表明, 浙江南部近海夏季小型鱼类丰度比例较高, 冬季以小型鱼类和虾类为主。各季节摄食强度结果表明, 春季至夏季龙头鱼摄食强度降低, 秋季摄食强度最高, 冬季摄食强度最低。浙江南部海域龙头鱼的产卵期为 5—8 月^[22], 春季为产卵前期, 个体通过获取更多的食物为产卵做准备, 表现为产卵前期的龙头鱼平均胃饱满指数较高; 夏季为产卵盛期, 成熟的性腺会占据体腔的空间, 导致其摄食强度降低^[26];

秋季为产卵后的索饵期, 通过提高摄食强度为越冬储备能量; 冬季鱼类新陈代谢减慢, 周围环境中饵料丰度较低, 龙头鱼摄食强度降至最低。

随着龙头鱼个体体长的增长, 其摄食的饵料种类由小型的浮游动物和虾类逐渐转变为以鱼类为主, 这与潘绪伟等^[13]的研究结果相似, 鱼类为满足生长发育过程中的能量需要, 摄食习性会发生相应的转变^[27]。根据“最佳摄食理论”, 鱼类随着个体发育过程中捕食器官完善和捕食能力增强, 会尽可能捕食个体较大的饵料生物, 从而以最小的消耗获得更多的能量^[28]。同时, 这种食性转换可以避免不同体长组龙头鱼对同一饵料的资源竞争^[29]。从摄食强度方面来看, 随着体长的增长, 龙头鱼平均胃饱满指数整体呈上升趋势, 空胃率呈下降趋势, 这说明随着龙头鱼的生长发育, 个体捕食能力逐渐增强。本研究中<120 mm 体长组的龙头鱼空胃率低于 120~180 mm 体长组, 这主要是由于样本收集特征所导致, <120 mm 体长组龙头鱼大多出现在秋季, 浙江南部近海秋季饵料资源相对丰富, 小个体龙头鱼可以较容易的捕获食物, 从而使得其空胃率相对较低。

本研究在食物组成计算中考虑了各站位龙头鱼的 CPUE 差异, 这主要是由于样本采集特点所决定的。在《海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查》(GB/T 12763.6-2007)^[15]中, 对鱼类胃含物样本分析的要求为每站位留取固定数量的胃含物, 导致了分析的每站位鱼类胃含物样本数并未与该站位鱼类 CPUE 成正比。当研究的目标鱼种 CPUE 在各站位有较大差异时, 若采用传统胃含物分析方法对鱼类的食物组成直接算术平均, 其反映的食性结果会忽略捕食者资源量在空间上的差异, 使得最终获得的食物组成信息在反映该海域鱼类实际摄食情况时存在一定的偏差^[5-7]。在实际的渔业资源调查工作中受采样条件和工作量限制, 分析的胃含物样本量并不能和各采样点的鱼类实际数量成正比, 最终结果缺乏对各采样点鱼类食性的代表性。由于在每一个站位中随机选取鱼类样本留取胃含物, 这种留取胃含物方法类似于聚类抽样^[30]。结合聚类抽样特点, 若某站位鱼类实际数量较高, 在最终计算过程中, 该站位鱼类饵

料组成信息应被赋予更高权重^[7-8,30]。因此在食性分析过程中,结合抽样特征进行合理的分析可提高研究结果的科学性和准确性。

参考文献:

- [1] Xue Y, Jin X S. Review of the study on feeding habits of fishes and food webs[J]. Marine Fisheries Research, 2003, 24(2): 76-87. [薛莹, 金显仕. 鱼类食性和食物网研究评述[J]. 海洋水产研究, 2003, 24(2): 76-87.]
- [2] Dou S Z. Fish-stomach content analysis: Methods and application[J]. Marine Science Bulletin, 1992, 11(2): 28-31. [窦硕增. 鱼类胃含物分析的方法及其应用[J]. 海洋通报, 1992, 11(2): 28-31.]
- [3] Yan Y R, Lu H S, Jin X S. Marine fish feeding ecology and food web: Progress and perspectives[J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(1): 145-153. [颜云榕, 卢伙胜, 金显仕. 海洋鱼类摄食生态与食物网研究进展[J]. 水产学报, 2011, 35(1): 145-153.]
- [4] Dou S Z. Feeding ecology of fish—A critical review on theories, methods and their application[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1996, 27(5): 556-561. [窦硕增. 鱼类摄食生态研究的理论及方法[J]. 海洋与湖沼, 1996, 27(5): 556-561.]
- [5] Hyslop E J. Stomach contents analysis—A review of methods and their application[J]. Journal of Fish Biology, 1980, 17(4): 411-429.
- [6] Buckland A, Baker R, Loneragan N, et al. Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition[J]. Fisheries Research, 2017, 196: 126-140.
- [7] Binion-Rock S M, Reich B J, Buckel J A. A spatial kernel density method to estimate the diet composition of fish[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2019, 76(2): 249-267.
- [8] Buckel J A, Conover D O, Steinberg N D, et al. Impact of age-0 bluefish (*Pomatomus saltatrix*) predation on age-0 fishes in the Hudson River estuary: Evidence for density-dependent loss of juvenile striped bass (*Morone saxatilis*)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1999, 56(2): 275-287.
- [9] Zhao S L, Xu H X, Zhong J S, et al. Zhejiang Marine Ichthyology[M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Publishing House, 2016: 282-283. [赵盛龙, 徐汉祥, 钟俊生, 等. 浙江海洋鱼类志[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2016: 282-283.]
- [10] Pan X W. The primary study on biology of *Harpadon nehereus* in the East China Sea[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2011: 1-4. [潘绪伟. 东海区龙头鱼渔业生物学的初步研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2011: 1-4.]
- [11] Zhang B, Tang Q S, Jin X S. Functional groups of fish assemblages and their major species at high trophic level in the East China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2007, 14(6): 939-949. [张波, 唐启升, 金显仕. 东海高营养层次鱼类功能群及其主要种类[J]. 中国水产科学, 2007, 14(6): 939-949.]
- [12] Lin X P, Zhu Z J, Li P F. Feeding habits of *Harpadon nehereus* in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(3): 290-296. [林显鹏, 朱增军, 李鹏飞. 东海区龙头鱼摄食习性的研究[J]. 海洋渔业, 2010, 32(3): 290-296.]
- [13] Pan X W, Cheng J H. Feeding ecology of *Harpadon nehereus* in areas adjacent to Changjiang River estuary[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(5): 1132-1140. [潘绪伟, 程家骅. 长江口外海域龙头鱼营养生态学特征[J]. 中国水产科学, 2011, 18(5): 1132-1140.]
- [14] Zhang B, Jin X S. Feeding habits and ontogenetic diet shifts of Bombay duck, *Harpadon nehereus*[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2014, 32(3): 542-548.
- [15] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. National Standard (Recommended) of the People's Republic of China: Specifications for oceanographic survey—Part 6: Marine biological survey, GB/T 12763.6-2007[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008. [中华人民共和国质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 中华人民共和国推荐性国家标准: 海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查 GB/T 12763.6-2007[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.]
- [16] Daura-Jorge F G, Wedekin L L, Simões-Lopes P C. Feeding habits of the Guiana dolphin, *Sotalia guianensis* (Cetacea: Delphinidae), in Norte Bay, southern Brazil[J]. Scientia Marina, 2011, 75(1): 163-169.
- [17] Cortés E. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: Application to elasmobranch fishes[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1997, 54(3): 726-738.
- [18] 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.
- [19] Oksanen J, Guillaume-Blanche F, Friendly M, et al. vegan: Community ecology package[CP/OL]. (2019-09-01). <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [20] Dou S Z. Methods of studying fish community ecology based on food relationship[J]. Marine Sciences, 1992, 16(5):

- 12-14. [窦硕增. 依食物关系研究鱼类群落生态学的方法[J]. 海洋科学, 1992, 16(5): 12-14.]
- [21] Chen H Q, Jiao H F, Zhu J Q, et al. Configurational character and digestive system of *Harpodon nehereus*[J]. Journal of Ningbo University (Natural Science & Engineering Edition), 2004, 17(4): 389-392. [陈惠群, 焦海峰, 竺俊全, 等. 龙头鱼的外形特征与消化系统结构[J]. 宁波大学学报(理工版), 2004, 17(4): 389-392.]
- [22] Luo H Z, Zhang H D, Li P F, et al. Analysis of the current situation of fishery biology of *Harpodon nehereus* in the East China Sea[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2012, 31(3): 202-205, 233. [罗海舟, 张华东, 李鹏飞, 等. 东海区龙头鱼数量分布与渔业生物学现状分析[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2012, 31(3): 202-205, 233.]
- [23] Du X X. Biological characteristics and spatial distribution pattern of *Harpodon nehereus* in offshore water of southern Zhejiang[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018: 25-47. [杜晓雪. 浙江南部近海龙头鱼的生物学特征及其空间分布格局[D]. 上海: 上海海洋大学, 2018: 25-47.]
- [24] Li J S, Hu F, Li S F, et al. Quantity distribution of *Ben-thosema pterotum* and in relationship with surface layer water temperature and salinity in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2006, 28(2): 105-110. [李建生, 胡芬, 李圣法, 等. 东海区七星底灯鱼数量分布以及与温盐度的关系[J]. 海洋渔业, 2006, 28(2): 105-110.]
- [25] Du X X, Tian S Q, Wang J Q, et al. Spatial and temporal variations in fish community off hore southern Zhejiang Province, East China Sea[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2018, 33(4): 522-531. [杜晓雪, 田思泉, 王家启, 等. 浙江南部近海鱼类群落结构的时空特征[J]. 大连海洋大学学报, 2018, 33(4): 522-531.]
- [26] Olaso I, Rauschert M, De Broyer C. Trophic ecology of the family Artedidraconidae (Pisces: Osteichthyes) and its impact on the eastern Weddell Sea benthic system[J]. Marine Ecology Progress Series, 2000, 194: 143-158.
- [27] Wei X J, Zhang B, Shan X J, et al. Feeding habits of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1289-1298. [魏秀锦, 张波, 单秀娟, 等. 渤海小黄鱼摄食习性[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1289-1298.]
- [28] Gerking S D. Feeding Ecology of Fish[M]. San Diego: Academic Press, 1994: 415-416.
- [29] Grossman G D. Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilization in the bay goby (Pisces: Gobiidae)[J]. Oecologia, 1980, 47(2): 233-238.
- [30] Lohr S L. Sampling: Design and Analysis[M]. 2nd Edition. Boston: Brook/Cole, 2010: 165-206.

Feeding habits of Bombay ducks (*Harpadon nehereus*) in the offshore waters of southern Zhejiang, based on predator CPUE weighting

LIU Zhihao^{1,2,3}, HAN Dongyan^{1,2,3}, GAO Chunxia^{1,2,3}, YE Shen^{4,5}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China;

3. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;

4. Zhejiang Maricultural Research Institute, Wenzhou 325005, China;

5. Zhejiang Key Laboratory of Exploitation and Preservation of Offshore Bio-resource, Wenzhou 325005, China

Abstract: In the study of fish biology, stomach content analysis is the most common and important method to evaluate the feeding habits of fish species. In a fishery independent survey, stomach samples were generally collected randomly at different stations. The feeding habits of a predator within a certain area were estimated by calculating the arithmetic mean value of the predator's diet information from different stations. This method is simple but ignores the spatial variation of the predator. Based on a fishery resources survey in the offshore waters of southern Zhejiang, a total of 750 stomach samples from Bombay ducks (*Harpadon nehereus*) were collected from March to November, 2019. Combined with the catch per unit effort (CPUE) difference in *H. nehereus* at different stations, the diet composition, feeding intensity, seasonal variation, and ontogenetic shift of *H. nehereus* were examined. Since each haul provided us with a group or "cluster" of *H. nehereus* for a given station, as in a cluster sampling design, this study introduces "cluster sampling estimators" to calculate the feeding habits of *H. nehereus*. The results showed that the prey items of *H. nehereus* included 11 prey categories and more than 40 prey species, with the index of relative importance percentage indicating that fishes (IRI%=82.29%) and shrimps (IRI%=15.77%) were the dominant prey categories. Other categories included cephalopods, crabs, euphausiids, stomatopods, amphipods, etc. The dominant prey species were *Benthosema pterotum*, *Apogon lineatus*, *H. nehereus*, and *Acetes chinensis*. The main prey items were similar to those found in previous studies from the Yangtze River estuary, Yellow Sea, and other areas in the East China Sea; however, the dominant prey species varied in different sea areas. Obvious seasonal variations were indicated for the feeding habits of *H. nehereus* in this study: whereas fish were the most important prey group in all seasons, with higher than 85% for IRI% in spring and autumn, the proportion of shrimp consumed by *H. nehereus* in summer and winter was higher than that in other seasons. The seasonal variation in prey abundance among habitats is one of the main reasons for the seasonal variation in fish feeding habits. The feeding intensity of *H. nehereus* was higher in spring and autumn and the lowest in winter. The ontogenetic shift of *H. nehereus* was revealed in this study. With the increase in the body length of *H. nehereus*, its main prey items transitioned from small-sized items (such as small shrimp) to large-sized items (such as fish). This feeding characteristic is in accordance with the "optimal foraging theory." With the development of feeding organs, the predation ability of *H. nehereus* is greatly enhanced, with the phenomenon of cannibalism mainly occurring in the larger group.

Key words: *Harpadon nehereus*; feeding habits; weighting average; stomach content analysis; the offshore waters of southern Zhejiang

Corresponding author: HAN Dongyan. E-mail: dyhan@shou.edu.cn