

DOI: 10.12264/JFSC2023-0002

浙江南部近海带鱼营养生态位可塑性

亓慧煜¹, 魏秀锦¹, 高春霞^{1, 2, 3, 4}, 韩东燕^{1, 2, 3}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
3. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
4. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306

摘要: 为分析带鱼(*Trichiurus lepturus*)营养生态位的可塑性, 基于 2020 年浙江南部近海渔业资源调查捕获的带鱼样本, 通过测定其肌肉的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 比较带鱼营养生态位的性别、性腺成熟度和季节差异, 以探究带鱼的种内营养分化及其共存机理。结果显示, 浙江南部近海带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值的范围为 -19.60‰ — 15.62‰ , 平均值为 -17.20‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 值的范围为 10.29‰ ~ 14.88‰ , 平均值为 12.44‰ ; 置换多元方差分析结果表明, 带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在显著的性别差异($P<0.05$)以及极显著的性腺成熟度和季节差异($P<0.01$); 从个体发育角度, 随着性腺发育程度的不断提高, 带鱼有向高营养级饵料摄食的趋势, 在不同性腺发育阶段其营养生态位存在明显的分化现象, 相较其他性腺发育阶段, II 期性腺组带鱼具有更宽的营养生态位以及最低的营养冗余程度, 从营养角度表明, II 期性腺带鱼对饵料资源的适应能力更强, 营养分布也更为均匀; 在各季节间带鱼的营养生态位也存在明显的分化现象, 夏、秋两季带鱼的营养生态位宽幅相近, 春季最小, 与春、秋两季相比, 夏季带鱼所摄食饵料具有更高营养级, 且夏季与春季的带鱼存在明显的营养生态位分离; 基于性别差异因素比较分析, 雄性带鱼营养生态位略宽于雌性, 但雌性带鱼组营养多元化程度更高, 营养分布也更为均匀。研究表明, 浙江南部近海带鱼的营养生态位宽度较大, 不同性别、性腺发育阶段以及不同季节营养生态位都出现了不同程度的分化和重叠现象, 表明带鱼占有和利用不同资源的能力较强, 且具有较强的共存能力。

关键词: 带鱼; 营养生态位; 营养可塑性; 稳定同位素; 浙江南部近海

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2023)04-0502-13

生态位是物种与生态系统中其他生物和非生物联系起来的所有相互作用的总和^[1], 营养生态位是指根据物种的营养情况划分的生态位, 与其摄食行为相关^[2]。摄食和营养生态位的可塑性是生物应对内在生态机理和外界压力变化的一种适应性特征, 有利于物种间的长期共存及应对全球变化^[3]。物种对生态位空间的占用表征着对资源的利用, 因此物种的营养生态位的大小及其变化对于评估物种在当地食物网中的位置和功能、了解营养相互作用具有重要作用^[4]。

目前, 碳氮稳定同位素双位图是量化种间或种内各营养生态位宽度及重叠的常用方法^[4]。 $\delta^{13}\text{C}$ 在物种间的富集度较低(0‰ ~ 1‰), 可用于追溯消费者碳的最初来源, 开展食性分析^[5]; 而 $\delta^{15}\text{N}$ 在不同营养级之间有较高且稳定的富集(3‰ ~ 4‰), 往往用来衡量消费者的营养位置^[6-8]。将 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 结合考虑可以反映个体营养生态位的时间整合数据, 评估消费者的食源信息^[8-9]。稳定同位素的比值可以反映消费者在一定时间段内的摄食情况, 因此基于碳氮稳定同位素特征, 研究者可以

收稿日期: 2023-02-14; **修订日期:** 2023-03-08.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31902372, 41906074); 上海海洋大学青年教师科研启动基金项目(210021); 温台渔业资源专项调查项目(158053).

作者简介: 亓慧煜(1999-), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源和渔业生态学. E-mail: qhy17861165426@163.com

通信作者: 高春霞, 工程师, 研究方向为海洋生态学、渔业资源评估和管理. E-mail: cxgao@shou.edu.cn

简便地评估生物和群落的营养多样性和营养冗余,并对物种的营养生态位分化及可塑性开展研究^[10-11]。例如盖珊珊等^[12]利用 Layman 指标分析许氏平鲉(*Sebastes schlegelii*)与大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)在季节间的营养生态位的重叠与宽度变化,发现了两鱼种之间存在食物资源竞争现象,许氏平鲉对于食物资源具有更强的竞争能力。操亮亮等^[13]利用稳定同位素技术研究东南太平洋公海茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)的营养生态位,发现雌性较雄性个体拥有更高的生态位,认为这种营养生态位的性别分化可能是雌性个体在生长和繁殖过程中对能量消耗大所致,说明雌性个体在发育过程中出于繁殖和生长需求,其摄食会偏向于占据更高的生态位。

带鱼(*Trichiurus lepturus*)属鲈形目(Perciformes)带鱼科(Trichiuridae)带鱼属(*Trichiurus*),是我国四大海产鱼类之一,在中国近海广泛分布,并有南北往返的季节洄游、多次产卵的特点^[14-15]。带鱼主要摄食鱼类,属于凶猛型且相互残食的鱼类,在浙江南部近海群落中处于中高营养级^[16-17]。浙江南部近海是带鱼的主要产卵场之一^[18],经历多年的高强度捕捞,该海域带鱼群体出现低龄化、小型化的特征,资源群体脆弱^[19-21],但资源量却始终“衰而不竭”^[22]。这表明带鱼在应对外部压力时会出现行为适应性。为了解带鱼应对外界压力的生态学机制,有必要对其营养生态位特征开展分析。目前对带鱼营养动力学方面的研究多见于食物组成、摄食强度等,对其营养生态位及内在分化的研究相对较少^[4,23]。本研究基于2020年在浙江南部近海捕获的带鱼样本,通过测定其碳氮稳定同位素值计算营养生态位度量指标,分析各性成熟阶段、季节和性别间的营养生态位变动情况,从营养生态位角度剖析带鱼种内营养关系,探究带鱼在不同季节、不同性腺发育阶段及不同性别因素下其营养行为的适应性,以期为东海带鱼资源管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

本研究样本来自于2020年5月、8月和11

月在浙江南部近海(120°00'~123°00' E, 27°00'~29°00' N)开展的渔业资源综合调查。调查船为“浙洞渔10109号”,马力540 hp、吨位305 t,调查方式为底拖网调查。调查网具平均网口宽度40 m,高7.5 m,底纲和浮子纲为80 m。每个站点拖网速度为2~4 kN,拖网时间为1 h左右。每站位随机选取30尾带鱼样本保留(不足30尾则全部保留),渔获样本冷冻保存并运回实验室进行生物学测量和稳定同位素分析。采样站点如图1所示。样本的采集和测量均依据《海洋调查规范》(GB/T12763.6—2007)^[24]。

1.2 样本生物学测量

共选取219尾带鱼进行生物学性状测量及稳定同位素分析,生物学测量内容包括全长(吻至尾部末端)、肛长(吻至肛门长度)、体重等。全长及肛长测量结果精确至0.1 cm,体重测量结果精确至0.1 g,参照《海洋调查规范》^[24]鱼类性腺成熟度划分标准,依据不同发育时期性腺的外形状态特征,采用目测观察法确定样本性腺发育程度。性腺成熟度划分为I~VI 6个等级,规定III期以上为性成熟。此次渔获带鱼样本的性腺成熟度为I~IV期,对应同位素样本分为I~IV组。

1.3 碳氮稳定同位素测定

采集样本背部肌肉,经超纯水清洗后冷冻保存,置于冷冻干燥机(Christ 1-4α)中干燥24 h,使用混合型球磨机(Retch 400)研磨成粉末,过100目筛,保存备用。取1.5 mg研磨完成的肌肉样本粉末包埋于锡舟(型号4 mm×4 mm×11 mm)中,利用元素分析-稳定同位素质谱仪(ISOPRIME 100, Isoprime Corporation, Cheadle, UK)对样本中的碳氮稳定同位素进行测定,每测定10个肌肉样本需要放入3个标准蛋白质样本以对测定数据进行校正。实验精度为 $\delta^{13}\text{C} \leq 0.2\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} \leq 0.2\text{‰}$ 。样本测定工作在上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室分析测试中心进行。

碳氮稳定同位素比值计算公式如下:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$$

式中, δX 为 $\delta^{13}\text{C}$ 或 $\delta^{15}\text{N}$, R_{sample} 表示样本中重轻同位素比值, R_{standard} 为所选标准样本的重轻同位素比值,选用国际通用的美国拟箭石(PDB)作为

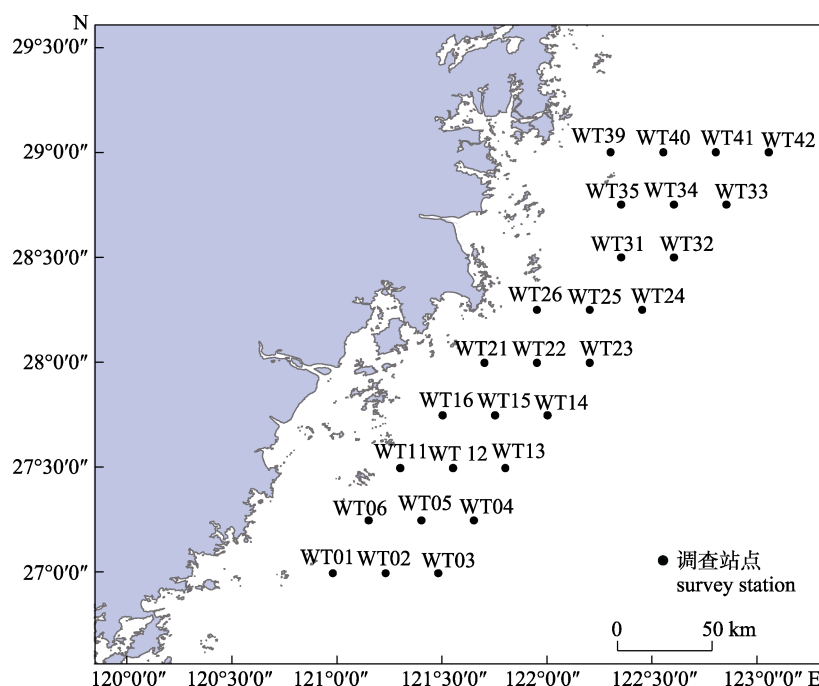


图 1 本研究调查区域

Fig. 1 Sampling area in the study

$\delta^{13}\text{C}$ 的标准样本, 大气中的氮气($\text{N}_2\text{-atm}$)作为 $\delta^{15}\text{N}$ 的标准样本^[25-26]。

脂质在合成和积累的过程中会消耗 $\delta^{13}\text{C}$ ^[27], 这使得一些脂质含量较高的肌肉组织所测得的 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏负^[28]。 $\text{C}:\text{N}$ 为测定样品总碳与总氮的比值, $\text{C}:\text{N}$ 值的大小可以反映组织中脂肪含量的高低。一般认为当组织中的 $\text{C}:\text{N}$ 比值大于 3.5, 则表示该样品中脂质含量较高, 需要进行脂质处理。目前基于 Post 等^[29]提出的脂质归一化模型应用较为广泛, 本研究运用该模型对脂质含量较高(即 $\text{C}:\text{N}>3.50$)的样本 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行校正, 公式如下:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{normalized}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{untreated}} - 3.32 + 0.99 \times \text{C}:\text{N}$$

1.4 营养生态位的度量指标

基于 Layman 等^[30]提出的 6 个量化营养生态位的范围指标以及校正标准椭圆面积(SEA_C)指标来量化不同阶段带鱼的营养生态位变化。其中 5 个指标用来衡量 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 双位图空间内的总间距范围, 是对群落营养多样性的总体度量。 $\delta^{13}\text{C}$ 范围($\delta^{13}\text{C}$ range, CR)表示样本中 $\delta^{13}\text{C}$ 极值的差值($\delta^{13}\text{C}_{\text{max}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{min}}$), 表征物种的食源多样性大小; $\delta^{15}\text{N}$ 范围($\delta^{15}\text{N}$ range, NR)表示样本中 $\delta^{15}\text{N}$ 极值的差值($\delta^{15}\text{N}_{\text{max}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{min}}$), 表征物种的营养多元化

程度; 生态位总面积(total area, TA)表示在碳氮稳定同位素双位图中, 所有个体代表的坐标点组成的凸多边形面积, 是对物种占据的营养生态位空间总量的衡量, 但 TA 值的大小受样本中极端值的影响较大, 因此 Jackson 等^[31]提出了校正标准椭圆作为核心生态位的评价指标, 为更准确评估物种营养生态位提供参考; 平均离心距离(mean distance to centroid, CD)表示每一个物种所代表的坐标点到碳氮稳定同位素双位图重心的平均欧氏距离, 其重心代表所有物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的平均值, 表征物种营养多样性的平均程度。群落营养冗余度量指标可以反映物种在生态位空间中的相对位置, 用来估计物种营养冗余程度。两个营养冗余指标: 平均最近相邻距离(mean nearest neighbor distance, MNND)表示在碳氮稳定同位素双位图中每个物种所代表的坐标点与其最近的相邻物种的坐标点的平均欧氏距离, 表征营养密度, 是度量营养相似性的指标。MNND 值越小表明营养冗余程度越大^[29]; 最近相邻距离的标准差(standard deviation of nearest neighbor distance, SDNND)表示碳氮稳定同位素双位图中个体与其最近相邻坐标点欧氏距离标准偏差。与 MNND 指

标相比, SDNND 指标受样本量的影响较小, 用来衡量种群营养均匀度, 低 SDNND 值表明营养生态位分布更均匀^[10]。

为分析带鱼不同性腺发育阶段、不同季节以及不同性别间的营养竞争程度, 各组校正核心生态位面积的重叠比例(O_{ij})^[32]计算公式为:

$$O_{ij} = 2 \left(\frac{A_{ij}}{A_i + A_j} \right) \times 100\%$$

式中, O_{ij} 为 i 和 j 组校正核心生态位面积的重叠比例, A_i 和 A_j 为校正的标准椭圆面积, 包含了近 40% 的样本所代表的坐标点围成的椭圆面积, A_{ij} 为 i 和 j 组的校正标准椭圆面积的重叠, A_i 、 A_j 和 A_{ij} 的值可通过 R 语言中 SIBER 软件包计算得出。

1.5 统计分析

置换多元方差分析(Permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)又称为非参数多因素方差分析, 其本质是基于 F 统计的方差分析, 依据欧式距离矩阵对总方差进行分解的非参数多元方差分析方法。其优点是不受数据正态性、方差齐性因素的制约, 通过置换检验计算每一组的 P 值, 运用置换多元方差分析法对带鱼不同性别间、不同性腺发育阶段以及不同季节间的碳氮同位素值进行差异分析。根据统计结果, $P < 0.05$ 表示两组数据间存在显著差异, $P < 0.01$ 表示两组数据间存在极显著差异。利用 R 语言中 SIAR 软件包绘制不同影响因素下带鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 营养结构图, 利用 SIBER 软件包计算度量营养生态位的 5 项指标、校正核心生态位面积(SEAC)以及各组之间标准椭圆的重叠面积。

2 结果与分析

如表 1 所示, 浙江南部近海带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 的范围为 -19.60‰ ~ 15.62‰ , 平均值为 -17.20‰ , 最大差值为 3.98‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 的范围为 10.29‰ ~ 14.88‰ , 平均值为 12.45‰ , 最大差值为 4.60‰ 。随着带鱼性腺的不断发育, 其个体体长、 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值总体呈现不断递增的趋势。浙江南部近海带鱼主要由未成熟个体组成, 性成熟个体占总个体数的 17.35%, 利用 Logistic 模型拟合计算本研究带鱼样本的最小性成熟肛长为 165 mm。II 期性腺带鱼

尾数最多, 占比为 75.8%。

置换多元方差分析 PERMANOVA(表 2)检验发现, 不同性别组间带鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在显著差异($P < 0.05$)。不同性腺发育阶段带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在极显著差异($P < 0.01$), 对不同性腺发育阶段带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值进行两两比较, 结果显示, I 期与 II 期、III 期、IV 期 3 组间 $\delta^{13}\text{C}$ 值均存在极显著差异($P < 0.01$), II 期和 III 期 $\delta^{13}\text{C}$ 值不存在显著差异($P > 0.05$), 其余各组间 $\delta^{13}\text{C}$ 值均存在显著差异($P < 0.05$); I 期与 II 期 $\delta^{15}\text{N}$ 值存在显著差异($P < 0.05$), III 期和 IV 期 $\delta^{15}\text{N}$ 值不存在显著差异($P > 0.05$), 其余各组间 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在极显著差异($P < 0.01$)。不同季节组间带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在极显著差异($P < 0.01$), 两两比较结果显示, 除春、秋两季间 $\delta^{13}\text{C}$ 值不存在显著差异($P > 0.05$), 其余各季节组间 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在极显著差异($P < 0.01$)。

2.1 不同性别带鱼碳、氮同位素值特征

如图 2 所示, 雌性带鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -18.96‰ ~ -15.74‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 10.29‰ ~ 14.88‰ ; 雄性带鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -19.60‰ ~ -15.62‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 10.76‰ ~ 14.73‰ , 雌性带鱼的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均高于雄性带鱼。

根据营养生态位量化指标(表 3)显示, 雄性带鱼的食源多样性($\text{CR}=3.98$)比雌性($\text{CR}=3.22$)略高; 根据 NR 指标值显示雌性带鱼的营养多元化程度高于雄性, 在 CD 指标上雌性带鱼的值也比雄性带鱼高。营养冗余指标显示, 雌性带鱼 MNND 和 SDNND 值均小于雄性带鱼。

图 3 显示了不同性别间带鱼营养生态位分布和重叠情况, 雌、雄带鱼间营养生态位重叠面积较大($A_{\text{雌雄}}=1.43$), 营养生态位重叠比例 $O_{\text{雌雄}}=73.28\%$, 雌、雄带鱼营养生态位重叠比例较高。营养生态位图显示, 雌性带鱼的营养生态位略高于雄性带鱼。

2.2 不同性腺发育期带鱼碳、氮同位素值特征

带鱼不同性腺发育期 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $\delta^{15}\text{N}$ 值数据结果显示(图 2), I 期性腺组带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -19.60‰ ~ -16.72‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 11.00‰ ~ 12.62‰ ; II 期性腺组带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -19.05‰ ~ -15.62‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 10.2‰ ~ 14.74‰ ; III 期性腺组带鱼

表 1 浙江南部近海带鱼样本信息
Tab. 1 Sample information of *Trichiurus lepturus* in offshore waters in southern Zhejiang

阶段 stage	性别 sex	春季 spring					夏季 summer					秋季 autumn				
		数量 sample size	肛长范围/mm anal length range	$\delta^{13}\text{C}$ (平均值 $\pm$ 标准差)		$\delta^{15}\text{N}$ (平均值 $\pm$ 标准差)	数量 sample size	肛长范围/mm anal length range	$\delta^{13}\text{C}$ (平均值 $\pm$ 标准差)		$\delta^{15}\text{N}$ (平均值 $\pm$ 标准差)	数量 sample size	肛长范围/mm anal length range	$\delta^{13}\text{C}$ (平均值 $\pm$ 标准差)		$\delta^{15}\text{N}$ (平均值 $\pm$ 标准差)
				$\delta^{13}\text{C}$ (mean $\pm$ SD)	$\delta^{15}\text{N}$ (mean $\pm$ SD)				$\delta^{13}\text{C}$ (mean $\pm$ SD)	$\delta^{15}\text{N}$ (mean $\pm$ SD)				$\delta^{13}\text{C}$ (mean $\pm$ SD)	$\delta^{15}\text{N}$ (mean $\pm$ SD)	
I 期 stages I	F	1	126	-17.89	12.05											
	M	2	152-153	-18.55 $\pm$ 1.49	11.84 $\pm$ 0.58											
	Un	5	149-155	-17.77 $\pm$ 0.09	11.45 $\pm$ 0.34		2	177-178	-17.03 $\pm$ 0.28	12.00 $\pm$ 0.02		5	110-234	-17.72 $\pm$ 0.58	12.16 $\pm$ 0.65	
II 期 stages II	F	28	118-175	-17.68 $\pm$ 0.40	11.59 $\pm$ 0.50		65	157-251	-16.72 $\pm$ 0.52	12.91 $\pm$ 0.83		22	103-292	-18.77 $\pm$ 0.32	10.74 $\pm$ 0.39	
	M	19	115-160	-17.71 $\pm$ 0.41	11.75 $\pm$ 0.35		19	146-245	-16.60 $\pm$ 0.62	12.91 $\pm$ 0.96		10	88-232	-17.57 $\pm$ 0.62	12.14 $\pm$ 0.60	
	Un											3	98-110	-17.56 $\pm$ 0.55	11.97 $\pm$ 0.74	
III 期 stages III	F	5	152-215	-17.88 $\pm$ 0.33	12.15 $\pm$ 0.64		13	209-305	-16.69 $\pm$ 0.43	13.47 $\pm$ 0.77		5	132-253	-17.22 $\pm$ 0.61	12.63 $\pm$ 0.56	
	M	3	154-180	-17.78 $\pm$ 0.75	12.71 $\pm$ 0.27							3	229-255	-17.83 $\pm$ 0.78	12.47 $\pm$ 0.25	
IV 期 stages IV	F						9	185-312	-16.61 $\pm$ 0.52	13.37 $\pm$ 0.80						
	M															
合计 total		63	115-215	-17.75 $\pm$ 0.45	11.74 $\pm$ 0.51		108	146-312	-16.69 $\pm$ 0.52	13.00 $\pm$ 0.86		48	88-292	-17.64 $\pm$ 0.66	12.09 $\pm$ 0.71	

注: F 指雌性, M 指雄性, Un 指雌雄不分。
Note: F is female; M is male; Un is unknown.

表 2 浙江南部近海带鱼碳、氮稳定同位素的
PERMANOVA 分析

Tab. 2 PERMANOVA analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of <i>Trichiurus lepturus</i> in offshore waters in southern Zhejiang					
分组 group	P		F		
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	
I 期-II 期 stages I -stage II	0.00**	0.04*	9.02	4.26	
I 期-III 期 stages I -stage III	0.00**	0.00**	8.09	20.90	
I 期-IV 期 stages I -stage IV	0.00**	0.00**	20.29	31.87	
II 期-III 期 stage II -stage III	0.78	0.00**	0.07	9.10	
II 期-IV 期 stages II -stage IV	0.02*	0.00**	5.37	10.34	
III 期-IV 期 stages III -stage IV	0.03*	0.14	5.53	5.52	
春季-夏季 spring-summer	0.00**	0.00**	179.10	111.80	
春季-秋季 spring-autumn	0.30	0.00**	1.09	9.38	
夏季-秋季 summer-autumn	0.00**	0.00**	92.78	40.97	
雌-雄 female-male	0.02*	0.03*	5.65	4.54	

注: *表示差异显著($P<0.05$); **表示差异极显著($P<0.01$).
Note: * means significant difference ($P<0.05$); ** means extremely significant difference ($P<0.01$).

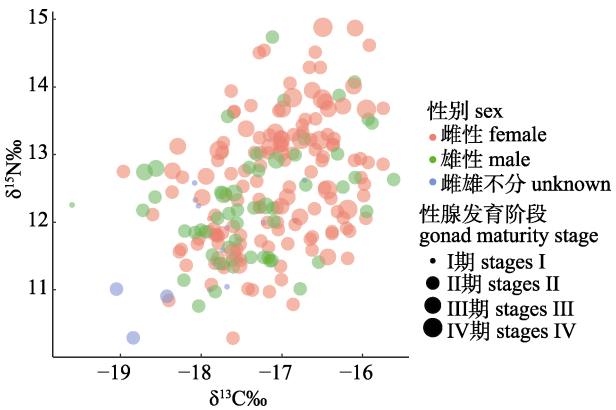


图 2 带鱼不同性别和性腺发育期碳、氮稳定同位素分布
Fig. 2 Scatter plot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *Trichiurus lepturus* with different sexes and gonad maturity stages

表 3 浙江南部近海带鱼不同性别营养生态位指标
Tab. 3 Trophic niche indexes of the different sex of *Trichiurus lepturus* from the offshore waters in southern Zhejiang

性别 sex	CR	NR	CD	MNND	SDNND	TA	SEAc
雌 female	3.22	4.60	1.05	0.14	0.11	9.76	1.88
雄 male	3.98	3.98	1.01	0.23	0.20	9.20	2.01

注: CR 为 $\delta^{13}\text{C}$ 范围; NR 为 $\delta^{15}\text{N}$ 范围; TA 为生态位总面积; CD 为平均离心距离; MNND 为平均最近相邻距离; SDNND 为最近相邻距离的标准差。

Note: CR is $\delta^{13}\text{C}$ range; NR is $\delta^{15}\text{N}$ range; TA is total area; CD is mean distance to centroid; MNND is mean nearest neighbor distance; SDNND is standard deviation of nearest neighbor distance.

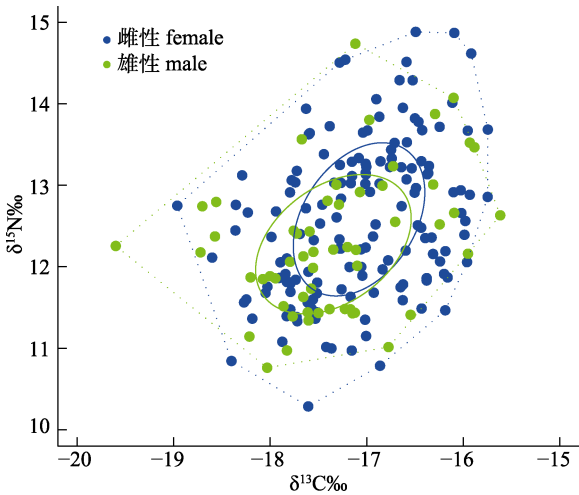


图 3 浙江南部近海不同性别带鱼营养生态位
Fig. 3 Trophic niches of *Trichiurus lepturus* with different sexes from the offshore waters in southern Zhejiang

$\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-18.70\text{‰}\sim-16.09\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 $11.36\text{‰}\sim14.87\text{‰}$; IV期性腺组带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-17.78\text{‰}\sim-15.95\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 $12.19\text{‰}\sim14.88\text{‰}$, 随着带鱼性腺成熟度的不断提高, 其肌肉样本的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值不断增大。

不同性腺发育期营养生态位量化指标如下(表 4), 根据 CR 指标的结果显示, II期性腺组的食源多样性最高($\text{CR}=3.43$), IV期性腺组的食源多样性最低($\text{CR}=1.82$)。根据 NR 指标显示, II期性腺组的营养多元化程度最高, I期性腺组的营养多元化程度最低, II、III期性腺组个体的营养多元化程度高于另外两组。SEAc 指标值显示, II、III

表 4 浙江南部近海带鱼不同性腺发育期
营养生态位指标

Tab. 4 Trophic niche indexes of the different gonad maturity stage of <i>Trichiurus lepturus</i> from the offshore waters in southern Zhejiang							
分组 group	CR	NR	CD	MNND	SDNND	TA	SEAc
I 期 stages I	2.88	1.62	0.69	0.34	0.36	2.66	1.16
II 期 stages II	3.43	4.45	1.07	0.13	0.11	10.99	1.95
III 期 stages III	2.61	3.51	0.94	0.24	0.17	5.05	1.71
IV 期 stages IV	1.82	2.69	0.78	0.51	0.32	2.55	1.48

注: CR 为 $\delta^{13}\text{C}$ 范围; NR 为 $\delta^{15}\text{N}$ 范围; TA 为生态位总面积; CD 为平均离心距离; MNND 为平均最近相邻距离; SDNND 为最近相邻距离的标准差。

Note: CR is $\delta^{13}\text{C}$ range; NR is $\delta^{15}\text{N}$ range; TA is total area; CD is mean distance to centroid; MNND is mean nearest neighbor distance; SDNND is standard deviation of nearest neighbor distance.

期性腺组的营养生态位宽度大于 I、IV 期性腺组。根据营养冗余指标显示, II 期性腺组营养分布更均匀($MNND_{II}=0.13$, $SDNND_{II}=0.11$)。

图 4 和表 5 显示了带鱼不同性腺发育阶段的营养生态位分布以及重叠情况, 结果显示, I 期性腺组带鱼与 IV 期性腺组带鱼营养生态位重叠面积为 0。II 期与 III 期性腺组带鱼间营养生态位重叠比例最高($O_{II-III}=55.10\%$); 其次是 I 期与 II 期性腺组带鱼, 其营养生态位重叠比例为 40.40%; I 期性腺组与 III 期性腺组间的营养生态位重叠比例最小($O_{I-III}=9.70\%$)。

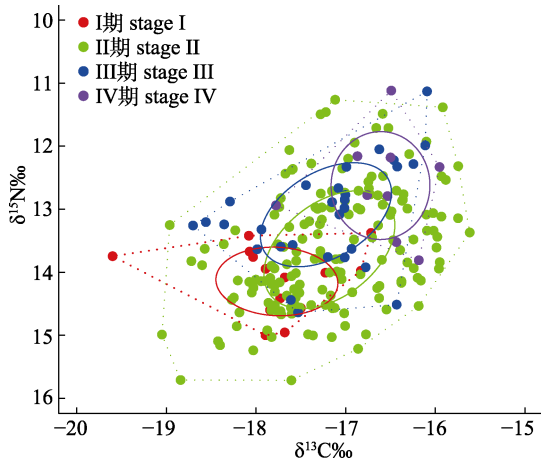


图 4 浙江南部近海不同性腺发育期带鱼营养生态位
Fig. 4 Trophic niches of the different gonad maturity stages of *Trichiurus lepturus* from the offshore waters in southern Zhejiang

表 5 浙江南部近海不同性腺发育期带鱼营养生态位重叠面积比值($O\%$)

Tab. 5 Overlapping area ratio of trophic niche at different gonad maturity stages of *Trichiurus lepturus* from the offshore waters in southern Zhejiang

分组 group	I 期 stages I	II 期 stages II	III 期 stages III	IV 期 stages IV
I 期 stage I	100%	40.40%	9.70%	0
II 期 stage II		100%	55.10%	23.00%
III 期 stage III			100%	37.60%
IV 期 stage IV				100%

2.3 不同季节带鱼碳、氮同位素值特征

带鱼不同季节 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值数据结果显示 (图 5), 春季带鱼的 $\delta^{13}C$ 值范围为 -19.60% ~ -17.00% , $\delta^{15}N$ 值范围为 10.29% ~ 12.92% ; 夏季带鱼的 $\delta^{13}C$ 值范围为 -17.79% ~ -15.62% , $\delta^{15}N$ 值范

围为 10.79% ~ 14.88% 。秋季带鱼的 $\delta^{13}C$ 值范围为 -19.05% ~ -16.24% , $\delta^{15}N$ 值范围为 10.29% ~ 13.33% 。数据总体显示, 带鱼夏季平均 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 值最高, 春季最低。

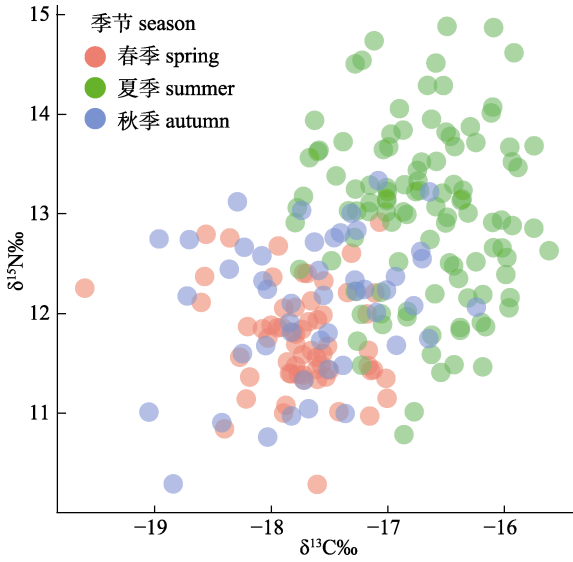


图 5 浙江南部近海带鱼不同季节碳、氮稳定同位素分布
Fig. 5 Scatter plot of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of *Trichiurus lepturus* in different seasons from the offshore waters in southern Zhejiang

根据不同季节带鱼营养生态位量化指标(表 6), 秋季带鱼的 CR 值最大($CR_{秋季}=2.81$), 因此秋季带鱼的食源多样性程度在 3 个季节中最高。NR 指标显示, 带鱼夏季的营养多元化程度最高($NR=4.10$), 春季最低($NR=2.63$)。夏季带鱼的 MNND 和 SDNND 值最小, 营养分布更为均匀。比较不同季节 SEA_C 值, 秋季带鱼的营养生态位宽度最大($SEA_C=1.44$), 春季最小($SEA_C=0.73$)。

表 6 浙江南部近海带鱼不同季节的营养生态位量化指标

Tab. 6 Trophic niche indexes of *Trichiurus lepturus* from the offshore waters in southern Zhejiang in different seasons

季节 season	CR	NR	CD	MNND	SDNND	TA	SEA_C
春季 spring	2.59	2.63	0.57	0.15	0.17	4.28	0.73
夏季 summer	2.18	4.10	0.89	0.13	0.08	6.23	1.43
秋季 autumn	2.81	3.04	0.85	0.23	0.15	5.73	1.44

注: CR 为 $\delta^{13}C$ 范围; NR 为 $\delta^{15}N$ 范围; TA 为生态位总面积; CD 为平均离心距离; MNND 为平均最近相邻距离; SDNND 为最近相邻距离的标准差。

Note: CR is $\delta^{13}C$ range; NR is $\delta^{15}N$ range; TA is total area; CD is mean distance to centroid; MNND is mean nearest neighbor distance; SDNND is standard deviation of nearest neighbor distance.

表 7 和图 6 显示了不同季节的营养生态位重叠情况, 带鱼春、夏两季营养生态位重叠面积为 0, 不存在生态位重叠的现象, 春、秋两季营养生态位重叠比例为 57.30%。夏、秋两季带鱼营养生态位重叠比例为 1.80%。图 6 显示带鱼夏季的营养生态位明显高于春、秋两季。

表 7 浙江南部近海不同季节带鱼营养生态位重叠比值(0%)

Tab. 7 Overlapping area ratio of trophic niche of *Trichiurus lepturus* in different seasons from the offshore waters in southern Zhejiang

季节 season	春季 spring	夏季 summer	秋季 autumn
春季 spring	100%	0	57.30%
夏季 summer		100%	1.80%
秋季 autumn			100%

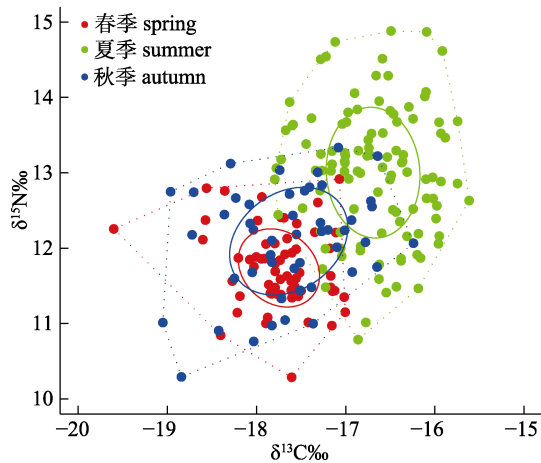


图 6 浙江南部近海不同季节带鱼营养生态位

Fig. 6 Trophic niches of *Trichiurus lepturus* in different seasons from the offshore waters in southern Zhejiang

3 讨论

3.1 性别对带鱼营养生态位的影响

本研究对浙江南部近海带鱼的营养生态位特征及种内分化开展了相关分析。研究表明, 浙江南部近海带鱼的营养生态位在性别、性腺发育阶段、季节间均有不同程度的分化现象。海洋生物的生物学和生态学特征存在性别差异是一种常见的现象^[33-35], 性别差异会引起生物在觅食对象或栖息空间偏好选择上有所不同^[36]。基于性别因素分析, 本研究发现浙江南部近海雌性带鱼个体所占比例较高, 这一现象与何雄波^[37]对日本带鱼的

研究发现相似。本研究中带鱼雌、雄营养生态位重叠比例较大(73.28%), 在摄食上存在较大程度的重叠, 而通过研究却发现雌、雄 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在显著差异($P<0.05$), 表明雌、雄带鱼为避免不利的种间竞争, 在摄食选择性上呈现出一定的差异性。具体表现为, 相比雄性, 雌性占据更高的营养位置, 说明雌性偏向摄食一定比例的高营养级生物, 从而保障自身生长发育和繁殖活动所需的能量要求, 而雄性相比雌性, 营养生态位宽度则更大, 这是雄性为保证其摄食竞争力, 增加了摄食中的饵料来源, 增强了对饵料资源的利用能力。这种物种性别间的摄食分化是种间共存的一种有效策略, 有力地保障了物种在食物网中的竞争力。营养生态位量化指标显示雌性带鱼组的营养多元化和多样性程度高于雄性带鱼组, 且雌性带鱼的营养分布更为均匀, 在摄食方面, 雌性带鱼摄食饵料具有更高营养级。这可能是因为雌性带鱼卵巢发育扩大会挤压消化道影响其在饵料摄食方面的选择^[38], 且为满足卵巢发育以及产卵所需能量, 减少与种间生物饵料的竞争程度, 因此在摄食选择中扩大其营养多元化程度, 摄食偏向高营养级饵料的结果。

3.2 不同性腺发育阶段对带鱼营养生态位的影响

鱼类的摄食习性会受性腺发育阶段的影响, 性腺发育对能量的需求、对消化道的压迫程度等因素都会对鱼类的摄食行为的选择产生影响, 进而导致不同性腺发育阶段营养生态位的差异^[14, 38]。通过差异性分析两两比较表明, 在不同性腺发育阶段, 除Ⅱ期与Ⅲ期不存在显著差异, 其余各期性腺组间 $\delta^{13}\text{C}$ 值均存在显著或极显著差异, 说明处于不同性腺发育阶段的带鱼在食源选择方面存在差异, 食源多元化程度不同, 浙江南部近海带鱼 CR 值较宽, 说明其摄食种类宽泛, 其对环境具有较好的适应能力, 这与带鱼广食性、肉食性属性相关^[39]。运用置换多元方差分析法分析不同性腺发育阶段带鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 发现除Ⅲ期和Ⅳ期外, 其余各期性腺组间 $\delta^{15}\text{N}$ 值存在显著或极显著差异, 且 $\delta^{15}\text{N}$ 值总体表现为随性腺的不断成熟呈增长趋势。这说明带鱼在Ⅲ期性腺发育阶段时食性已经向高营养级饵料发生转变, 随性腺不断发育, 带

鱼有趋向于高营养级饵料生物捕食的特点。处于Ⅱ期和Ⅲ期发育阶段的带鱼营养多元化程度和校正核心生态位(SEA_C)的大小高于其他发育阶段,Ⅱ期发育阶段带鱼具有最宽的营养生态位和最高营养多元化性指标。这可能与带鱼群体中性腺成熟度的比例有关,带鱼样本的性腺发育程度主要以Ⅱ期和Ⅲ期为主,且本研究中带鱼样本的最小性成熟肛长为 165 mm,Ⅱ期性腺带鱼肛长范围为 88~292 mm,因此Ⅱ期性腺的带鱼样本一部分可能是产卵结束的个体,产卵期内的能量消耗过大,因此在产卵结束后进行大量摄食以补充体能消耗的结果^[14]。谢嘉仪等^[40]研究表明,南沙群岛鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)不同体长群体之间存在种间食物资源竞争的现象,指出个体间体长的差异所造成的摄食能力的偏差是不同体长组间存在生态位分化的原因。本研究分析了不同性腺发育期带鱼肛长情况分布,发现随着性腺不断发育,带鱼的平均肛长也在不断增大。因此推测个体体长差异所造成的摄食能力和摄食喜好的不同可能是不同性腺组间带鱼营养生态位存在差异,以及高性腺发育期带鱼平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值更高的原因。除Ⅱ期与Ⅲ期性腺发育阶段重叠比例较高外,其余各性腺发育阶段间重叠比例都较小,不同性腺组间生态位都存在着一定的差异,这种差异使得带鱼的种内竞争不会过于激烈,更适于种群生存及延续。Ⅰ期与Ⅳ期性腺发育阶段带鱼的营养生态位重叠比例为 0,营养生态位存在着明显的性腺发育阶段的分离现象。依据鱼类捕食的“最佳摄食理论”^[41],这现象可能是带鱼随着自身性腺发育,为满足能量的高消耗,食性向高营养级饵料生物转变,从而减少种内和种间竞争的结果。

3.3 不同季节对带鱼营养生态位的影响

差异性分析结果表明,除春、秋两季带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值不存在显著差异外,其余各季节组间带鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均存在显著性差异,表明季节变化对带鱼生态位存在影响;石焱^[42]研究了闽江口常见鱼类营养生态位,提出了季节因素会导致鱼类生态位的变化。本研究结果显示,带鱼的营养生态位存在明显的时间分化,夏季与春季营养生态位发生明显分离,且与秋季只有少量的重叠

现象,春季和秋季的营养生态位有 57.3% 的重叠比例,说明在春、秋两季,带鱼在饵料摄食方面存在一定的相似性。有研究表明,水温会影响带鱼的代谢和体温,进而影响其摄食和生长发育^[43-45]。本研究中春、秋两季带鱼营养生态位存在较大比例重叠,可能是春、秋两季水温较为接近^[46],从而造成带鱼的摄食和生长情况相似,同时春、秋两季带鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 值不存在显著差异($P>0.05$),说明春、秋两季带鱼在摄食选择上食源也具有相似性。不同季节间,带鱼在摄食方面存在着不同饵料选择的倾向,总体表现为夏季带鱼所摄食的饵料的营养级更高,一方面原因可能是由于夏季水域内各环境因子水平都处于鱼类等海洋生物生长的适宜水平,饵料生物种类丰富^[47],鱼类则更倾向于摄食能量更高的饵料,进而导致夏季带鱼的营养生态位偏高;另一方面原因可能是夏季为带鱼的产卵旺盛期,在此阶段摄食欲望较弱,依据“最佳摄食理论”,带鱼为满足生长和繁殖所需能量,其食性会转向高能量饵料生物^[19,41]。海域温度升高、饵料充足条件下会更有利于带鱼性腺的发育^[21],本研究对不同性腺组个体季节分布进行分析,结果显示夏季带鱼个体的性腺具有更高的成熟度。

根据碳氮同位素双位图显示,带鱼夏季 CR 值(2.18)最低,秋季 CR 值(2.81)最大,表明夏季带鱼鱼类群落的基础碳源多样性相较其他两季较低,这一结论与高春霞^[28]提出的浙江南部近海夏季鱼类群落食源多样性水平较低的结论相一致。研究结果显示,秋季带鱼校正核心生态位最大,食源多样性最高,食物来源广泛。秋季受水温、叶绿素等环境因子的影响,浮游生物及鱼类的生长受到限制,饵料生物数量较少,带鱼为满足自身所需而扩大其营养生态位。此外,秋季带鱼需要为后期越冬洄游做能量准备,因此秋季其摄食强度和食源多样性更高。

参考文献:

- [1] Hutchinson G E. Concluding remarks[J]. Cold Spring Harbor Symp Quant Biol, 1957, 22(1507): 415-427.
- [2] Olalla-Tárraga M Á, González-Suárez M, Bernardo-Madrid R, et al. Contrasting evidence of phylogenetic trophic niche conservatism in mammals worldwide[J]. Journal of Bioge-

- ography, 2017, 44(1): 99-110.
- [3] Bearhop S, Adams C, Waldron S, et al. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis[J]. Journal of Animal Ecology, 2004, 73: 1007-1012.
- [4] Wang Y Y, Zhang H, Chen Y W, et al. Trophic niche width and overlap of three benthic living fish species in Poyang Lake: A stable isotope approach[J]. Wetlands, 2019, 39(1): 17-23.
- [5] Rasmussen Z J B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies[J]. Limnology & Oceanography, 2001, 46(8): 2061-2066.
- [6] DeNiro M J, Epstein S. Mechanism of isotope carbon fractionation associated with lipid synthesis[J]. Science, 1977, 197(4300): 261-263.
- [7] Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta, 1984, 48(5): 1135-1140.
- [8] Wan Y, Hu J Y, An L H, et al. Determination of trophic relationships within a Bohai Bay food web using stable $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ analysis[J]. Chinese Science Bulletin, 2005, 50(10): 1021-1025.
- [9] Sepulveda A J, Colyer W T, Lowe W H, et al. Using nitrogen stable isotopes to detect long-distance movement in a threatened cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkia* Utah)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2009, 66(4): 672-682.
- [10] Haines E B, Montague C L. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios[J]. Ecology, 1979, 60(1): 48-56.
- [11] Paride B, Salvatrice V, Filippo F, et al. Plasticity in the trophic niche of an invasive ant explains establishment success and long-term coexistence[J]. Oikos, 2021, 130(5): 691-696.
- [12] Gai S S, Zhao W X, Song J J, et al. Study on trophic niches of *Sebastes schlegelii* and *Hexagrammos otakii* in the artificial reef area of Xiaoheshan island[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): 6923-6931. [盖珊珊, 赵文溪, 宋静静, 等. 小黑山岛人工鱼礁区许氏平鲉和大泷六线鱼的营养生态位研究[J]. 生态学报, 2019, 39(18): 6923-6931.]
- [13] Cao L L, Liu B L, Li J H. Analysis of feeding ecology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the high seas of southeast Pacific Ocean based on stable isotope technology[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2022, 37(1): 120-128. [操亮亮, 刘必林, 李建华. 基于稳定同位素技术的东南太平洋公海茎柔鱼摄食生态分析[J]. 大连海洋大学学报, 2022, 37(1): 120-128.]
- [14] Chen Y Q, Zhu Q Q. A study on the feeding habit of hairtail fish and the relationship between its food basis and fishing grounds in the Dong Hai (East China Sea)[J]. Journal of Fisheries of China, 1984, 8(2): 135-145. [陈亚瞿, 朱启琴. 东海带鱼摄食习性、饵料基础及与渔场的关系[J]. 水产学报, 1984, 8(2): 135-145.]
- [15] Mi C D. A study on resources, stock structure and variation of reproductive habit of hairtail, *Trichiurus haumela* in East China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1997, 4(1): 7-14. [必崇道. 东海带鱼资源状况、群体结构及繁殖特性变化的研究[J]. 中国水产科学, 1997, 4(1): 7-14.]
- [16] Gao C X, Dai X J, Tian S Q, et al. Trophic structure of major fishery organisms in the offshore waters of southern Zhejiang: Insights from stable isotope analysis[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(4): 438-453. [高春霞, 戴小杰, 田思泉, 等. 基于稳定同位素技术的浙江南部近海主要渔业生物营养级[J]. 中国水产科学, 2020, 27(4): 438-453.]
- [17] Zhang B. Feeding habits and ontogenetic diet shift of hairtail fish (*Trichiurus lepturus*) in East China Sea and Yellow Sea[J]. Marine Fisheries Research, 2004, 25(2): 6-12. [张波. 东、黄海带鱼的摄食习性及其随发育的变化[J]. 海洋水产研究, 2004, 25(2): 6-12.]
- [18] Du P, Chen Q Z, Li S L, et al. Research progress on the change of hairtail resources and its habitat driving factors in the East China Sea[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2020, 40(1): 126-132. [杜萍, 陈全震, 李尚鲁, 等. 东海带鱼资源变动及其栖息地驱动因子研究进展[J]. 广东海洋大学学报, 2020, 40(1): 126-132.]
- [19] Xu H X, Liu Z F, Zhou Y D. Variation of *Trichiurus haumela* productivity and recruitment in the East China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2003, 27(4): 322-327. [徐汉祥, 刘子藩, 周永东. 东海带鱼生殖和补充特征的变动[J]. 水产学报, 2003, 27(4): 322-327.]
- [20] Zhang Q Y, Hong W S, Chen S X. Stock changes and resource protection of the large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) and ribbon fish (*Trichiurus japonicus*) in coastal waters of China[J]. Journal of Applied Oceanography, 2017, 36(3): 438-445. [张其永, 洪万树, 陈仕玺. 中国近海大黄鱼和日本带鱼群体数量变动及其资源保护措施探讨[J]. 应用海洋学学报, 2017, 36(3): 438-445.]
- [21] Wang Y, Zhao J, Gao C X, et al. Characteristics and interannual changes of fish community structure in the coastal waters of southern Zhejiang Province in spring[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2022, 53(6): 1455-1466. [王寅, 赵静, 高春霞, 等. 浙江南部近海春季鱼类群落结构特征及其年际变化[J]. 海洋与湖沼, 2022, 53(6): 1455-1466.]

- [22] Lin L S, Cheng J H, Li H Y. The fishery biology of *Trichiurus japonicus* and *Larimichthys polyactis* in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2008, 30(2): 126-134. [林龙山, 程家骅, 李惠玉. 东海区带鱼和小黄鱼渔业生物学研究[J]. 海洋渔业, 2008, 30(2): 126-134.]
- [23] Lin L S, Yan L P, Ling J Z, et al. Food habits of hairtail in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2005, 27(3): 187-192. [林龙山, 严利平, 凌建忠, 等. 东海带鱼摄食习性的研究[J]. 海洋渔业, 2005, 27(3): 187-192.]
- [24] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China. GB/T 12763.6-2007 National Standard (Recommended) of the People's Republic of China: Specifications for oceanographic survey-Part6: Marine biological survey[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008. [中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.6-2007 中华人民共和国推荐国家标准: 海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.]
- [25] Zhang H, Wu G G, Zhang H, et al. Seasonal variation of stable isotopes of fish in East Dongting Lake[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2013, 37(4): 796-798. [张欢, 吴功果, 张欢, 等. 东洞庭湖鱼类稳定同位素的季节变化[J]. 水生生物学报, 2013, 37(4): 796-798.]
- [26] Chen Z A, Wu F, Dai X J, et al. Trophic niche partitioning of four pelagic shark species in the tropical Atlantic based on multi-tissue stable isotopes ratios[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(6): 2014-2020. [陈子昂, 吴峰, 戴小杰, 等. 基于多组织稳定同位素比值的热带大西洋 4 种鲨鱼营养生态位分化[J]. 应用生态学报, 2021, 32(6): 2014-2020.]
- [27] Peterson B J, Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1987, 18(1): 293-320.
- [28] Gao C X. Study on nutritional structure of fishery biological community in central and southern Zhejiang based on stable isotope technique[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020. [高春霞. 基于稳定同位素技术的浙江中南部近海渔业生物群落营养结构研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.]
- [29] Post D M, Layman C A, Arrington D A, et al. Getting to the fat of the matter: Models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses[J]. Oecologia, 2007, 152(1): 179-189.
- [30] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, et al. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?[J]. Ecology, 2007, 88(1): 42-48.
- [31] 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]. The Journal of Animal Ecology, 2011, 80(3): 595-602.
- [32] Sepulveda A, Lowe W, Marra P. Using stable isotopes to test for trophic niche partitioning: A case study with stream salamanders and fish[J]. Freshwater Biology, 2012, 57: 1399-1409.
- [33] Yan Z Z. Preliminary study on chemical ecology of biochemical components in grey hippocampus and three-spotted hippocampus[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2019. [闫珍珍. 灰海马和三斑海马生物化学成分的化学生态学初步研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2019.]
- [34] Cren E. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*)[J]. Journal of Animal Ecology, 1951, 20: 201.
- [35] Martins M J, Collares-Pereira M J, Cowx G, et al. Diploids vs. triploids of *Rutilus alburnoides*: spatial segregation and morphological differences[J]. Journal of Fish Biology, 2010, 52(4): 817-828.
- [36] Bopp J, Olin J A, Sclafani M, et al. Contrasting trophic niche and resource use dynamics across multiple American horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) populations and age groups[J]. Estuaries and Coasts, 2023, 46(1): 227-245.
- [37] He X B. Study on spatial distribution, population structure and nutritional ecology of common species of Trichiuridae in China coastal area[D]. Xiamen: Jimei University, 2019. [何雄波. 中国近海带鱼科(Trichiuridae)常见种空间分布、种群结构与营养生态研究[D]. 厦门: 集美大学, 2019.]
- [38] Wang K L, Gong Y Y, Chen Z Z, et al. Trophic niche of *Decapterus maruadsi* in the northern South China Sea as revealed by stable isotope techniques[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(4): 724-731. [王开立, 龚玉艳, 陈作志, 等. 基于稳定同位素技术的南海北部蓝圆鲹的营养生态位[J]. 生态学杂志, 2022, 41(4): 724-731.]
- [39] Xiao Y. Study on feeding ecology of three migratory fish in Zhejiang coastal waters[D]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2022. [肖祎. 浙江近岸海域三种洄游鱼类的摄食生态研究[D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2022.]
- [40] Xie J Y, Zhang L Z, Wu W X, et al. Feeding habits and nutritional niche of cuttlefish in Nansha Islands[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(12): 1993-2002. [谢嘉仪, 张丽姿, 吴文秀, 等. 南沙群岛海域鸢乌贼摄食习性与营养生态位[J]. 水产学报, 2021, 45(12): 1993-2002.]
- [41] Gerking S D. Feeding Ecology of Fish[M]. Academic Press, 1994.
- [42] Shi Y. Seasonal changes of nutritional niches of common

- fish in Minjiang Estuary based on stable isotopes of carbon and nitrogen[D]. Xiamen: Jimei University, 2018. [石焱. 基于碳氮稳定同位素的闽江口常见鱼类营养生态位季节性变化[D]. 厦门: 集美大学, 2018.]
- [43] Ma W, Qin S, Zhao J. Distribution characteristics and influencing factors of fish resources in the offshore waters south of Zhejiang[J]. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(3): 1-11. [马稳, 秦松, 赵静. 浙江南部近海鱼类资源季节分布特征及其影响因素[J]. 渔业科学进展, 2022, 43(3): 1-11.]
- [44] Wang Y Z, Qiu Y S. An analysis of interannual variations of hairtail catches in East China Sea[J]. South China Fisheries Science, 2006, 2(3): 16-24. [王跃中, 邱永松. 东海带鱼渔获量变动原因分析[J]. 南方水产, 2006, 2(3): 16-24.]
- [45] Liu G C. Analysis of climatic conditions of fishery production[J]. Inner Mongolia Science Technology & Economy, 2002(S1): 240-243. [刘国琛. 渔业生产的气候条件分析[J]. 内蒙古科技与经济, 2002(S1): 240-243.]
- [46] Liu Y, Cheng J H, Jia S G. Characteristics of submarine water temperature distribution of *Trichiurus haumela* in the East China Sea and Southern Yellow Sea with the improvement of the analysis methods[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(6): 871-886. [刘勇, 程家骅, 贾世广. 东海及黄海南部带鱼的海底水温分布特征及分析方法的优化[J]. 水产学报, 2021, 45(6): 871-886.]
- [47] Chen J, Xu Z L. Comparison between the zooplankton assemblage and fishing ground quality of the Minjiang River and Jiaojiang River Estuaries[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(4): 770-779. [陈剑, 徐兆礼. 闽江口和椒江口浮游动物饵料特征和渔场属性的比较[J]. 中国水产科学, 2015, 22(4): 770-779.]

Trophic niche plasticity of *Trichiurus lepturus* in the offshore waters in southern Zhejiang, China

QI Huiyu¹, WEI Xiujin¹, GAO Chunxia^{1,2,3,4}, HAN Dongyan^{1,2,3}

1. College of Marine Sciences of Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
4. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: *Trichiurus lepturus* is a key species in the aquatic community of the offshore waters of southern Zhejiang, China. This study is based on samples of *T. lepturus* collected from the offshore waters of southern Zhejiang in 2020. Stable isotope analysis was used to determine trophic niche changes for the different sexes, gonad stages, and seasons of *T. lepturus* to explore the mechanism niche differentiation of this species. The results showed that $\delta^{13}\text{C}$ ranged from -19.60‰ to 15.62‰ , $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 10.29‰ to 14.88‰ , CD was 3.98‰ , ND was 4.60‰ . The trophic diversity of *T. lepturus* was high. The findings showed that the values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ increased with the development of the individuals. The results of permutational multivariate analysis of variance showed a significant difference in the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between the sexes and a very significant difference in $\delta^{13}\text{C}$ values and $\delta^{15}\text{N}$ values between the different gonad stages and seasons. Trophic niche differentiation of *T. lepturus* was identified among the different gonad maturity stages. *T. lepturus* showed a higher trophic niche at maturity stage IV because, during gonad development and according to the optimal foraging theory, *T. lepturus* tend to prey at a higher average trophic level to satisfy their own energy requirements. Additionally, the study and analysis showed that *T. lepturus* gonads at maturity stage II had lower trophic diversity and higher trophic redundancy. The reason for this may be that part of the sample at maturity stage II included individuals that had finished spawning. As energy consumption during the spawning period is high, *T. lepturus* may rely heavily on predation to supplement the deficits caused by their previous physical energy consumption after the end of spawning. The overlap of trophic niches among seasons was small, showing a notable seasonal differentiation. *T.*

lepturus had a higher nutritional niche in summer, possibly because the environmental conditions were suitable and various biological species in summer. *T. lepturus* might tend to consume prey with higher energy, resulting in preying within a higher trophic niche in summer. Summer is the peak spawning period of *T. lepturus*, so the desire to prey may be weak at this stage; therefore, to satisfy the energy consumption required for growth and reproduction. according to the optimal foraging theory, *T. lepturus* tend to prey at a higher average trophic level. A divergence was noted in the trophic niche of female and male *T. lepturus*, which indicated that to avoid excessive competition, differences in predation existed between the two groups. The higher trophic niche of female *T. lepturus* might have been the result of their tendency to feed on high-trophic-level prey to meet the energy required for ovarian development and spawning. In conclusion, nutritional niche differentiation in the process of ontogeny and different seasonal periods was found. *T. lepturus* had a wide trophic niche and strong intraspecific coexistence ability.

Key words: *Trichiurus lepturus*; trophic niche; trophic plasticity; stable isotope; southern Zhejiang

Corresponding author: GAO Chunxia. E-mail: cxgao@shou.edu.cn