

DOI: 10.12264/JFSC2024-0202

春季南沙西南部陆架区主要渔业生物营养结构

邱星宇^{1,2}, 刘庆霞¹, 陈作志^{1,2}, 蔡研聪¹, 戴守辉³, 黄洪辉^{1,2,4}

1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东省渔业生态环境重点实验室, 广东 广州 510300;
2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;
3. 仪器设备公共服务中心, 中国科学院南海海洋研究所, 广东 广州 510301;
4. 三亚热带水产研究院, 海南 三亚 572018

摘要: 本研究基于对 2023 年春季南沙西南陆架区渔业生物调查数据的分析, 应用碳、氮稳定同位素技术探讨了该海域主要渔业生物的营养位置以及不同功能类群间营养生态位的重叠情况, 并构建了营养级连续谱, 为南沙西南陆架生态系统食物网的能量流动研究和渔业的可持续发展提供科学参考。研究结果表明: (1) 渔业生物 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -20.31‰ ~ -17.56‰ 之间, 平均值为 $(-19.07\pm 0.72)\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}$ 值介于 7.79‰ ~ 10.80‰ 之间, 平均值为 $(9.28\pm 0.77)\text{‰}$ 。以浮游动物作为基线生物计算, 渔业生物的营养级范围在 2.95~4.29 之间。相较于南海其他海域, 南沙西南陆架区主要渔业生物的食物链长度相对较短, 初始食源较为单一, 生态位宽度较小, 食物网中消费者的冗余程度较高, 物种间食物竞争激烈; (2) 对渔业生物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值进行聚类分析, 将渔业生物划分为浮游食性、混合食性、大型肉食性和底栖食性 4 个营养类群, 且各类群间存在显著性差异 ($P<0.01$); (3) 基于 δ -空间 (95% 置信区间) 的标准椭圆和结构参数指标分析渔业生物的营养生态位, 发现混合食性类群的 $\text{SEAc}=0.66\text{‰}^2$, NR ($\delta^{15}\text{N}$ 值范围) 和 CR ($\delta^{13}\text{C}$ 值范围) 分别为 1.93 和 1.64, 在群落中表现为饵料资源利用范围广和食物链跨度长的特征。混合食性类群与浮游食性、大型肉食性和底栖食性营养类群的生态位重叠率分别为 7.32%、5.42% 和 0.60%。与南海中西部海域中上层相比, 南沙西南陆架区渔业生物营养类群间的生态位重叠率相对较低, 表明南海海域不同水层渔业生物的营养生态位具有明显的空间分化特征。

关键词: 南沙西南陆架区; 生态位重叠; 稳定同位素; 营养类群; 渔业生物

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2024)12-1524-15

食物网在描述群落种间营养利用关系以及生态系统物质循环和能量流动方面扮演着至关重要的角色, 是构建生态系统模型时不可或缺的部分^[1-2]。然而, 食物网各营养级之间的资源利用关系错综复杂, 难以全面分析所有营养级关系^[3-4]。简化食物网法可基于生物的营养级特征和摄食习性, 将消费者划分为不同的营养类群, 研究营养类群之间的相互作用关系, 为更容易理解食物网的种间

营养利用关系和营养结构组成提供有效手段^[5]。

目前, 稳定同位素分析法 (stable isotope analysis, SIA)^[6] 和胃含物分析法 (stomach content analysis, SCA)^[7] 是最常用于分析海洋生物的摄食生态和营养位置的研究手段。胃含物分析虽然可以提供高水平的物种分类“分辨率”, 但只能反映生物体短期内的摄食情况, 而且会受样品的损坏、环境压力影响等因素的干扰^[8]。与传统胃含物分析相比,

收稿日期: 2024-07-08; 修订日期: 2024-08-11.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41807359); 中央级公益性科研院所基本科研业务费资助项目 (2023TD15); 广东省基础与应用基础研究基金项目 (2022A1515110603); 农业农村部财政专项 (NFZX2024); 广东省渔业生态环境重点实验室开放基金项目 (FEEL-2022-9).

作者简介: 邱星宇 (1995-), 男, 硕士研究生, 从事海洋生物与生态研究. E-mail: 55874349@qq.com

通信作者: 黄洪辉, 研究员, 从事海洋与渔业生态环境保护研究, E-mail: huanghh@scsfri.ac.cn; 戴守辉, 高级工程师, 主要从事海洋环境科学研究, E-mail: shdai@scsio.ac.cn

稳定同位素分析技术不受时空等因素影响,能有效分析水生生态群落中生物体的营养关系和食物来源,为进一步研究食物网的营养结构组成提供了重要思路^[9-11]。根据消费者肌肉组织中碳稳定同位素比值 $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) 的富集特性(约 1‰),能有效追踪特定水生生态系统有机物来源(区分中上层和底栖来源),氮稳定同位素比值 $\delta^{15}\text{N}$ ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) 的同位素富集程度(约为 2.5‰~4‰),常用于分析消费者的营养位置^[6,12]。稳定同位素比值还可以表征生物体的营养结构维度,反映消费者和资源间的相互关系,描述群落和物种水平上的营养类群以及生态位重叠情况^[1,13]。有研究利用稳定同位素生态位的 δ -空间分布特征分析大陆坡深海鱼类的营养生态位宽度和重叠情况,并通过聚类分析结果和鱼类不同的摄食策略划分营养类群^[1,10,11]。在实际应用中, SIA 技术与 SCA 常常被结合使用。有学者在研究北太平洋东部大陆坡的鱼类和无脊椎动物营养位置时,发现两种方法的计算结果相似,且 SIA 分析能更有效地区分食物网中底栖和远洋食物来源^[9]。我国学者也结合使用 SIA 和 SCA 历史文献数据分析方法,确认了浙江南部近海渔业生物的营养位置和 4 个不同营养群的 δ -空间分布特征,并分析海洋中鱼类的营养生态位和摄食习性^[14-16]。综上所述,传统 SCA 和 SIA 技术已被广泛应用于分析海洋食物网中消费者的营养位置、摄食习性、生态位宽度等营养结构关系^[11,14,17],为更直观地表征海洋食物网的多样性和复杂性提供了可靠研究的方法。

南沙西南陆架海域营养盐和生物饵料丰富,底层和近底层的海洋生物种类繁多,是我国在南沙海域底拖网作业的重要场所^[18-19]。与沿海近岸大量的食物网营养结构特征研究相比^[14,17,20],使用稳定同位素方法对南沙西南陆架海域底层海洋生物的营养生态位研究相对有限,目前研究只构建了部分海洋生物的营养级连续谱^[21]。本研究使用碳、氮的稳定同位素技术构建了西南陆架海域底层主要渔业生物的营养级连续谱,并结合 SCA 历史文献划分出该海域 4 种不同营养类群和分析了营养类群间的生态位重叠情况。研究结果不仅为了解该海域渔业资源的营养结构组成提供基础

数据,还可为该海域渔业资源的可持续开发利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集和处理

所有样品于 2023 年 4 月至 6 月搭载科考船“南锋”号在南沙西南部陆架区采集,采样站点详细分布见图 1。科考船的总吨位为 1537 t,主机功率为 1920 kW,平均拖网航速为 3.2 kn,作业水深为 120~200 m 之间,每次作业时长为 30~60 min。样品采集后立即进行分类鉴定^[22]和生物指标测量,然后将样品置于 -20 °C 的低温环境保存。

在后续处理中,首先将样品进行解冻和清洗,鱼类取第一背鳍下方的背部肌肉,头足类取胴部肌肉,蟹类取第一螯足肌肉,太小的个体则取全部肌肉;解剖后将肌肉放置真空冷冻干燥机(Delta 2-24 LSC plus)中干燥 72 h 至恒重,使用玛瑙研钵将肌肉进行研磨至粉末状,然后置于试管内干燥保存。

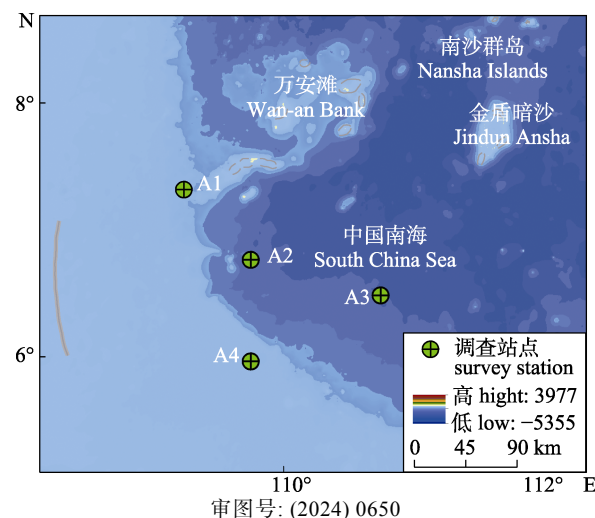


图 1 南沙西南部陆架区样品采集站位示意图
Fig. 1 Sketch map of the location of sampling stations in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands

1.2 碳、氮稳定同位素测定

碳、氮稳定同位素的测定在中国科学院南海海洋研究所进行,采用 Flash2000 系列元素分析仪和 Delta V 同位素质谱仪联用技术对样品进行测定。为了确保实验结果的准确性和仪器的稳定性,每测 10 个样品则加测 1 个标准样,碳、氮稳

定同位素的标准物采用蛋白质标准物质 B2155-114859 (Elemental Microanalysis Ltd), 碳、氮稳定同位素比值结果计算公式如下:

$$\delta Y = [R_{\text{sample}} \div R_{\text{standard}} - 1] \times 100\%$$

式中, Y 表示 ^{13}C 或 ^{15}N ; R_{standard} 表示国际标准物质的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, R_{sample} 表示样品所测得的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, 样品的测量误差小于 $\pm 0.20\%$ 。

1.3 营养级计算

计算渔业生物的营养级公式如下:

$$\text{trophic level} = \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}})}{\Delta\delta^{15}\text{N}} + \lambda$$

式中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 和 $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 分别表示鱼类和基线生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值。当 $\lambda=2$ 时, $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 为初级消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 值。本研究的 $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 选取相同海域浮游动物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值^[3]。 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 表示相邻营养级间的富集值, 不同物种使用不一样的同位素判别系数 ($\Delta\delta^{15}\text{N}$) 计算, 鱼类肌肉的 $\Delta\delta^{15}\text{N} = -0.281\delta^{15}\text{N} + 5.879$ ^[23], 无脊椎动物的 $\Delta\delta^{15}\text{N} = 2.50$ ^[24], 甲壳类的 $\Delta\delta^{15}\text{N} = 3.60$ ^[24]。

1.4 生态位宽度和重叠

校正标准椭圆面积 (standard ellipse area corrected, SEAc) 是量化食物网中物种 δ -空间的营养生态位宽度的重要指标, 可降低因采样物种个数不足而造成的偏差, 更准确地计算群落的营养生态位^[6]。

$$\text{SEAc} = \text{SEA} \frac{n-1}{n-2}$$

式中, n 为营养生态位中的样本量 ($n > 2$)。

为评估不同营养类群间潜在的生态位重叠, 本研究参考 Swanson 等^[25]计算方法, 公式如下:

$$S\left(\frac{A}{B}\right) = \frac{S_D}{S_B} \times 100\%$$

式中, $S\left(\frac{A}{B}\right)$ 为不同营养类群 δ -空间 (isotopic niche) 贝叶斯椭圆的重叠面积百分比; S_D 表示两个营养类群生态位的贝叶斯椭圆重叠面积; S_B 为某一个营养类群生态位的贝叶斯椭圆面积。其中, 贝叶斯椭圆均为 δ -空间内 95% 置信区间的标准椭圆。

1.5 数据分析

本研究采用 ArcGIS 10.8 进行站点图绘制; 使

用 R 语言中 SIBER 程序包^[13]分析不同营养类群的生态位重叠面积百分比, 并计算渔业生物营养结构的各个量化指标; 应用 Origin 2021 软件进行层次聚类分析 (hierarchical cluster analysis) 和构建渔业生物的营养级连续谱; 使用 SPSS 25 的单因素方差分析 (one-way ANOVA), 比较不同营养类群间的差异显著水平, 利用 Pearson 分析检验 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的相关性。鱼类的食性和栖息环境数据参考 Fishbase (<http://www.fishbase.org>)、台湾鱼类资料库 (<http://fishdb.sinica.edu.tw>) 和相关文献^[26]。

2 结果与分析

2.1 渔业生物的种类组成

本次底拖网调查共采集鱼类 38 种, 头足类 1 种, 蟹类 1 种, 共隶属 16 目 34 科 36 属。其中鱼类以鲈形目占比最高, 为 34.21%, 隶属 10 科 11 属 13 种, 蟹类十足目 1 种; 头足类枪形目 1 种, 本次调查渔业生物的栖息环境主要以底层为主, 详情见表 1。

2.2 碳、氮稳定同位素比值特征

以南沙西南陆架区底层渔业生物的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值绘制碳、氮稳定同位素双位图 (图 2)。西南陆架区底层主要渔业生物 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -20.31‰ ~ -17.56‰ 之间, 均值为 $(-19.07 \pm 0.72)\text{‰}$ 。其中, 以浮游生物为食的克氏棘赤刀鱼 (*Acanthocephala krusensternii*) 最低, 高级肉食性的日本角鲨 (*Squalus japonicus*) 最高, 总跨度为 2.95‰; $\delta^{15}\text{N}$ 值介于 7.79‰~10.80‰ 之间, 均值为 $(9.28 \pm 0.77)\text{‰}$, 其中主要以底栖生物为食的褐黄扁魮 (*Urolophus aurantiacus*) 最低, 以游泳生物为食的日本角鲨最高, 总跨度为 3.01‰。

2.3 渔业生物营养类群分析

2.3.1 渔业生物聚类分析 对渔业生物的碳、氮稳定同位素比值进行层次聚类分析, 将具有相似营养来源和营养级的渔业生物划分到同一营养类群。基于 1.5 标准化欧氏距离 (Euclidean distance), 将渔业生物划分为 4 个营养类群 (图 3), 通过 ANOVA 分析, 各营养类群间存在显著性差异 ($P < 0.05$)。笔者参考了 FishBase 数据库 (www.fishbase.org)

表 1 南沙西南部陆架区主要渔业生物基本信息
Tab. 1 Basic information of fishery organisms in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands

科 family	属 genus	物种 species	体长/mm body length	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	栖息环境 habitat	数量 number
真鲨科 Carcharhinidae	三齿鲨属 <i>Triaenodon</i>	灰三齿鲨 <i>Triaenodon obesus</i>	682	-17.69±0.02	10.55±0.02	通常 usually (8-40 m)	1
鮐科 Scorpaenidae	蓑鮐属 <i>Pterois</i>	勒氏蓑鮐 <i>Pterois russelii</i>	85-128	-18.67±0.09	10.06±0.30	底层 demersal (45-90 m)	2
鳐科 Rajidae	鳐属 <i>Okamejei</i>	何氏鳐 <i>Raja hollandi</i>	225	-18.20±0.14	8.25±0.12	底层 demersal (67-87 m)	1
羊鱼科 Mullidae	副绯鲤属 <i>Parupeneus</i>	多带副绯鲤 <i>Parupeneus multifasciatus</i>	64-92	-19.71±0.07	9.13±0.10	底层 demersal (3-161 m)	8
羊鱼科 Mullidae	绯鲤属 <i>Upeneus</i>	条纹绯鲤 <i>Upeneus bensasi</i>	87-114	-19.25±0.11	9.06±0.11	底层 demersal (4-200 m)	5
鲯科 Callionymidae	鲯属 <i>Callionymus</i>	基岛鲯 <i>Bathycallionymus kaianus</i>	92	-19.52±0.21	8.25±0.02	底层 demersal (30-800 m)	2
无齿鲷科 Ariomidae	无齿鲷属 <i>Ariomma</i>	大眼无齿鲷 <i>Ariomma lurida</i>	118-125	-19.63±0.16	9.8±0.21	次深海层 bathypelagic (350 m-)	1
无齿鲷科 Ariomidae	无齿鲷属 <i>Ariomma</i>	印度无齿鲷 <i>Ariomma indica</i>	163	-19.54±0.20	10.12±0.08	中底层 bathypelagic (20-300 m)	1
鳎科 Engraulidae	小公鱼属 <i>Stolephorus</i>	康氏小公鱼 <i>Anchoviella commersonii</i>	78-81	-20.03±0.01	8.41±0.01	中上层 pelagic (0-20 m)	7
梭子蟹科 Portunidae	蟹属 <i>Charybdis</i>	光掌蟹 <i>Charybdis riversandersoni</i>	-	-17.97±0.09	9.96±0.04	-	2
四齿鲀科 Tetraodontidae	腹刺鲀属 <i>Gastrophysus</i>	棕斑腹刺鲀 <i>Lagocephalus spadiceus</i>	110-138	-20.15±0.05	8.4±0.09	底层 demersal (3-50 m)	2
鲹科 Carangidae	圆鲹属 <i>Decapterus</i>	无斑圆鲹 <i>Decapterus kurroides</i>	72	-19.56±0.07	8.53±0.10	底层 demersal (100-300 m)	3
鲹科 Carangidae	圆鲹属 <i>Decapterus</i>	长体圆鲹 <i>Decapterus macrosoma</i>	84-214	-19.77±0.04	8.45±0.02	中底层 bathypelagic (20-214 m)	4
舌鲷科 Cynoglossidae	舌鲷属 <i>Cynoglossus</i>	大鳞舌鲷 <i>Cynoglossus arel</i>	158-195	-18.95±0.05	9.99±0.02	底层 demersal (9-125 m)	5
枪乌贼科 Loliginidae	枪乌贼属 <i>Loligo</i>	田乡枪乌贼 <i>Loligo tagoi</i>	83-151	-19.70±0.03	8.76±0.04	-	4
鲑科 Serranidae	赤鲑属 <i>Chelidoperca</i>	侧斑赤鲑 <i>Chelidoperca pleurospilus</i>	78-84	-19.30±0.02	8.9±0.03	底层 demersal (80-200 m)	7
鲆科 Bothidae	短额鲆属 <i>Engyprosope</i>	大鳞短额鲆 <i>Engyprosope grandisquama</i>	130	-18.73±0.16	8.79±0.15	底层 demersal (7-200 m)	2
鲆科 Bothidae	羊舌鲆属 <i>Arnoglossus</i>	角羊舌鲆 <i>Arnoglossus japonicus</i>	77-110	-19.11±0.09	9.86±0.07	底层 demersal (85-96 m)	3
牛尾鱼科 Platyccephalidae	棘线鲷属 <i>Grammolites</i>	棘线鲷 <i>Grammolites scaber</i>	187	-18.40	9.07	底层 demersal (45-90 m)	1
猫鲨科 Scyliorhinidae	梅花鲨属 <i>Halaeturus</i>	梅花鲨 <i>Halaeturus buergeri</i>	178	-18.73±0.04	9.35±0.01	底层 demersal (80-100 m)	3

(持续 to be continued)

(续表1 Tab. 1 continued)

科 family	属 genus	物种 species	体长/mm body length	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	栖息环境 habitat	数量 number
菱鲷科 Caproidae	菱鲷属 <i>Antigonia</i>	高菱鲷 <i>Antigonia capros</i>	24–70	-19.54±0.05	9.09±0.02	底层 demersal (100–300 m)	2
眶棘鲈科 Scolopsidae	拟眶棘鲈属 <i>Parascopopsis</i>	横带拟眶棘鲈 <i>Parascopopsis inermis</i>	100–109	-18.36±0.02	8.83±0	底层 demersal (60–131 m)	2
金线鱼科 Nemipteridae	金线鱼属 <i>Nemipterus</i>	深水金线鱼 <i>Nemipterus bathybius</i>	93–100	-19.56±0.02	9.76±0.07	底层 demersal (35–300 m)	2
角鲨科 Squalidae	角鲨属 <i>Squalus</i>	日本角鲨 <i>Squalus japonicus</i>	583	-17.56	10.8±0.06	中底层 bathypelagic (150–300 m)	1
黄魴鲷科 Peristediidae	红魴鲷属 <i>Satyrichthys</i>	瑞氏红魴鲷 <i>Satyrichthys rieffeli</i>	138–198	-18.62±0.03	9.21±0.14	底层 demersal (65–600 m)	3
海魴科 Zeidae	亚海魴属 <i>Zenopsis</i>	云纹亚海魴 <i>Zenopsis nebulosa</i>	112	-19.56±0.07	9.42±0.03	中底层 bathypelagic (30–800 m)	3
狗母鱼科 Synodontidae	蛇鲷属 <i>Saurida</i>	多齿蛇鲷 <i>Saurida tumbil</i>	122–180	-19.00±0.02	9.25±0.16	底层 demersal (20–60 m)	3
魴鲷科 Triglidae	红娘鱼属 <i>Lepidotrigla</i>	岸上红娘鱼 <i>Lepidotrigla kishinouyei</i>	96–293	-18.72±0.01	9.84±0.03	底层 demersal (40–140 m)	4
发光鲷科 Acropomatidae	尖牙鲷属 <i>Synagrops</i>	日本尖牙鲷 <i>Synagrops japonicus</i>	68–75	-19.33±0.15	9.07±0.11	中底层 bathypelagic (100–800 m)	5
鲷科 Poecilopsettidae	瓦鲷属 <i>Poecilopsetta</i>	普来隆瓦鲷 <i>Poecilopsetta praelonga</i>	97	-19.16±0.05	9.32±0.08	深海底层 bathydemersal (216–714 m)	2
单角鲷科 Monacanthidae	马面鲷属 <i>Thamnaconus</i>	黄鳍马面鲷 <i>Thamnaconus hypargyreus</i>	68–73	-20.15±0.04	8.53±0.08	底层 demersal (50–100 m)	7
单角鲷科 Monacanthidae	马面鲷属 <i>Thamnaconus</i>	密斑马面鲷 <i>Thamnaconus tessellatus</i>	71–84	-20.01±0.03	8.37±0.07	深海底层 bathydemersal (50–600 m)	5
单棘鲷科 Chaunacidae	单棘鲷鱼属 <i>Chaunax</i>	阿部单棘鲷鱼 <i>Chaunax abei</i>	105	-18.27±0.02	10.25±0.01	底层 demersal (90–500 m)	2
大眼鲷科 Priacanthidae	大眼鲷属 <i>Priacanthus</i>	短尾大眼鲷 <i>Priacanthus macracanthus</i>	97–225	19.36±0.07	9.67±0.04	中底层 bathypelagic (5–100 m)	3
大眼鲷科 Priacanthidae	大眼鲷属 <i>Pristigynys</i>	日本锯大眼鲷 <i>Pristigynys nipponia</i>	84	-19.42±0.03	8.92±0.02	中底层 bathypelagic (5–100 m)	4
赤刀鱼科 Cepolidae	棘赤刀鱼属 <i>Acanthocephala</i>	克氏棘赤刀鱼 <i>Acanthocephala krusensternii</i>	35	-20.31±0.29	8.55±0.04	底层 demersal (200–250 m)	1
扁鲳科 Urolophidae	扁鲳属 <i>Urolophus</i>	褐黄扁鲳 <i>Urolophus aurantiacus</i>	125–145	-18.65	7.79	底层 demersal (50–100 m)	1
蝙蝠鱼科 Ogcocephalidae	棘茄鱼属 <i>Halieutaea</i>	棘茄鱼 <i>Halieutaea stellata</i>	195	-17.97±0.03	10.55±0.01	底层 demersal (50–400 m)	2
豹魴鲷科 Dactylopteridae	单棘豹魴鲷属 <i>Daicocus</i>	单棘豹魴鲷 <i>Daicocus peterseni</i>	178	-18.75±0.61	10.2±0.58	底层 demersal (50–210 m)	3
鮫鲷科 Lophiidae	黑鮫鲷属 <i>Lophiomus</i>	黑鮫鲷 <i>Lophiomus setigerus</i>	268	-18.11±0.06	10.3±0.2	底层 demersal (30–800 m)	3

注: 栖息环境数据参考 Fishbase (www.fishbase.org) 和台湾鱼类资料 (http://fishdb.sinica.edu.tw), “-”表示无相关数据。

Note: For habitat environment data refer to Fishbase (www.fishbase.org) and The Fish Database of Taiwan (http://fishdb.sinica.edu.tw), “-” indicates no data.

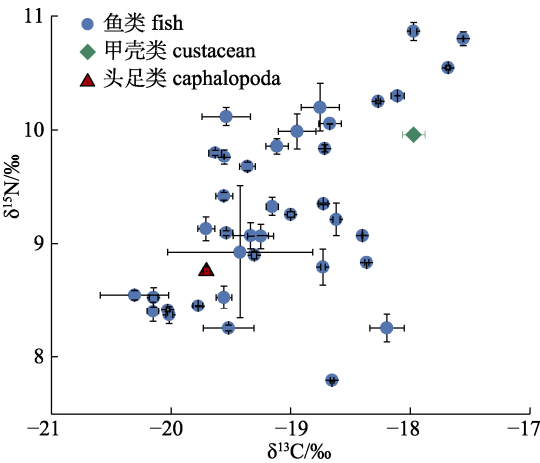


图 2 南沙西南陆架区底层渔业生物碳、氮稳定同位素双位图($\bar{x} \pm SD$)

Fig. 2 Stable isotope biplots of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of fishery organisms in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands ($\bar{x} \pm SD$)

和张月平等^[26]研究对渔业生物不同营养类群的营养摄食策略分析。第一营养类群 G1, 主要由日本角鲨、灰三齿鲨(*Triaenodon obesus*)和阿部单棘魮鱼(*Chaunax abei*)等大型肉食性鱼类组成, 主要以底栖和游泳动物为食。第二营养类群 G2 的种类多样, 包括大鳞短额鲆(*Engyprosopon grandisquama*)、岸上红娘鱼(*Lepidotrigla kishinouyei*)、深水金线鱼(*Nemipterus bathybius*)和条尾绯鲤(*Upeneus bensasi*)等混合食性鱼类。这些鱼类的食物来源广泛, 包括无脊椎动物、幼鱼以及浮游动物, 显示出较为灵活的摄食策略。第三营养类群 G3 由康氏小公鱼(*Anchoviella commersonii*)、黄鳍马面鲀(*Thamnaconus hypargyreus*)和无斑圆鲀(*Decapterus kurroides*)等鱼类组成, 主要以浮游生物为

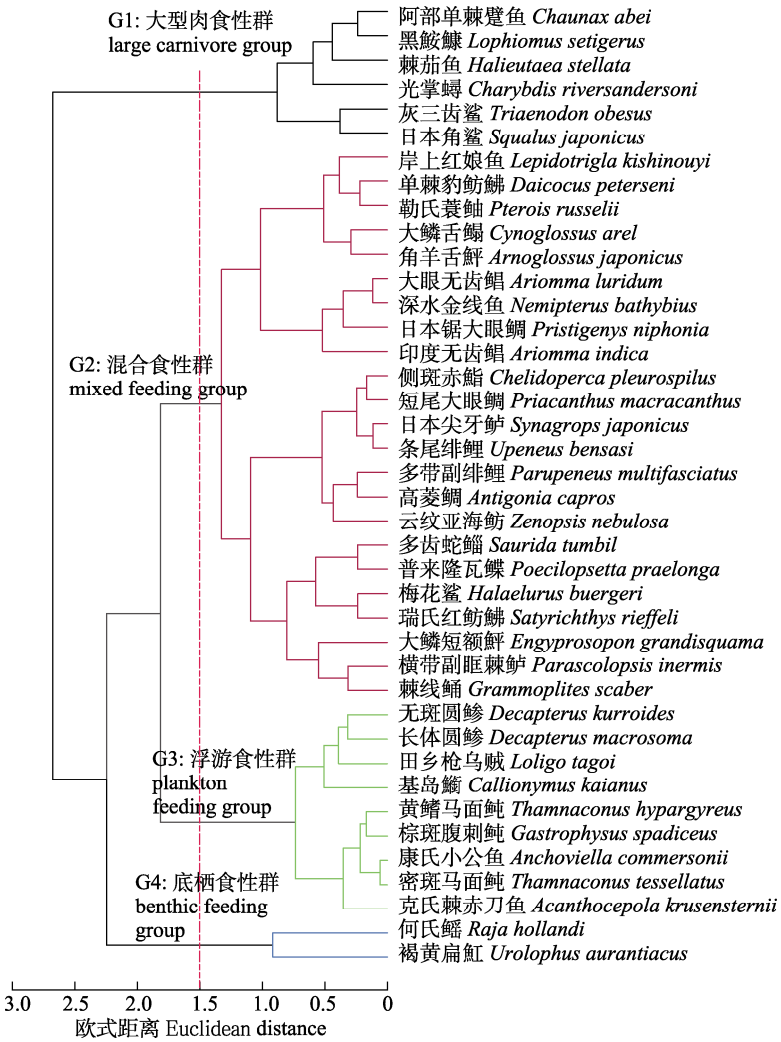


图 3 南沙西南陆架区渔业生物聚类分析图

Fig. 3 Cluster of fishery organisms of the southwestern continental shelf of the Nansha Islands

食。第四营养类群 G4 由何氏鲷(*Raja hollandi*)和褐黄扁魮(*Urolophus aurantiacus*)等底栖肉食性鱼类组成, 主要以无脊椎动物和多毛类动物为食。

2.3.2 营养类群生态位重叠情况 应用 SIBER 模型对渔业生物营养生态位的重叠情况进行分析(图 4)。研究结果显示, G2 营养类群与 G1、G3 和 G4 均存在不同程度的生态位重叠现象。其中, G2 与 G3 之间的生态位重叠率为 7.32%, 与 G1 重叠率为 5.42%, 而与 G4 的重叠率相对较低, 仅为 0.6%。结果表明, 西南陆架区营养类群中, G2 营养类群的生态位宽度最宽, 与其他营养类群之间存在一定的资源竞争关系。G2 与 G1 和 G3 类群生态位重叠率相近, 表明这两个营养类群与 G2 之间的资源竞争程度接近。G1 与 G3、G4 以及 G3 与 G4 之间均不存在生态位重叠关系, 揭示了该渔业生物营养类群间的资源竞争较小和生态位重叠面积较低。

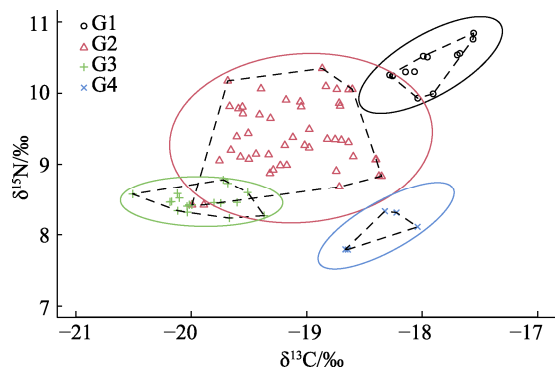


图 4 南沙西南陆架区 4 种鱼类营养类群的生态位空间分布

Fig. 4 The spatial distribution of trophic niches for four fish trophic groups in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands

2.4 渔业生物营养结构指标

应用 SIBER 模型分析西南陆架区渔业生物碳氮稳定同位素比值, 得到 7 个营养结构特征参数值(表 2)^[12]。结果显示, 指示主要渔业生物食物来源多样性水平的 CR ($\delta^{13}\text{C}$ range)和营养长度的 NR ($\delta^{15}\text{N}$ range)分别为 2.95 和 3.05, 说明该海域渔业生物食物来源多样性较低且食物链长度较短; 表示营养多样性总范围的 TA (total area)和群落平均营养级多样性水平的 CD (average distance of centroid)分别为 5.53 和 0.92, 说明该海域渔业生物食物网的营养级多样性总水平和平均水平较低; 代表群落营养冗余度高低的 MNND (mean nearest neighbour distance)和 SDNND (standard deviation of nearest neighbour distance)分别为 0.10 和 0.08, 说明该海域渔业生物食物网营养冗余程度较高; 而表征渔业生物营养生态位宽度的校正标准椭圆面积的 SEAc (standard ellipse area corrected), 其数值越大, 表明渔业生物食物网营养生态位宽度越宽。

通过分析不同食性营养类群的结构特征参数(表 3), 发现混合食性的 TA、SEAc、NR 和 CR 值均显著高于其他 3 个类群($P<0.01$), 表明混合食性类群在群落中表现为饵料资源利用范围广和食物链跨度长的特征。

2.5 营养级连续谱

参照国际对海洋食物网营养层次的划分标准构建了南沙西南陆架区渔业生物营养级连续谱^[27](图 5)。结果显示, 渔业生物的营养级范围为 2.95~4.29, 平均值为 3.55。鱼类最高营养级是日本角鲨, 最低营养级是褐黄扁魮; 头足类的田乡枪乌贼(*Loligo*

表 2 南沙西南陆架区渔业生物营养结构特征参数

Tab. 2 Characteristic parameters of the trophic structure of fishery organisms in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands

参数 parameter	单位 unit	参数指标 parameter indicator
$\delta^{15}\text{N}$ 值范围($\delta^{15}\text{N}$ range, NR)	‰	3.05
$\delta^{13}\text{C}$ 值范围($\delta^{13}\text{C}$ range, CR)	‰	2.95
凸包总面积(total area, TA)	‰ ²	5.53
到质心平均距离(average distance of centroid, CD)	‰	0.92
校正标准椭圆面积(standard ellipse area corrected, SEAc)	‰ ²	1.44
平均最邻近距离(mean nearest neighbour distance, MNND)	‰	0.10
最邻近距离标准差(standard deviation of nearest neighbour distance, SDNND)	‰	0.08

表 3 南沙西南陆架区不同食性营养类群的结构特征值
Tab. 3 Characteristic parameters of trophic structure of different trophic groups in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands

特征参数 characteristic parameter	营养类群 trophic group			
	混合食性 mixed feeding	浮游食性 plankton feeding	底栖食性 benthic feeding	大型肉食性 large carnivore
TA	2.23	0.36	0.13	0.40
SEAc	0.66	0.14	0.20	0.25
NR	1.93	0.51	0.46	0.84
CR	1.64	0.79	0.50	0.71

注: NR 表示氮值范围; CR 表示碳值范围; TA 表示生态位总面积; SEAc 表示贝叶斯标准椭圆校正面积。
Note: NR indicates $\delta^{15}\text{N}$ range; CR indicates $\delta^{13}\text{C}$ range; TA indicates total area; SEAc indicates Bayesian standard ellipse corrected area.

tagoi)营养级为 3.32; 蟹类中光掌蟳(*Charybdis riversandersoni*)营养级为 3.58。本研究参考纪炜炜^[17]对消费者营养结构划分方法, 将 3.00~3.50 营养级范围内的渔业生物划分为次级消费者, 以 G3 和 G4 营养类群为主, 共 21 种, 占比 52.50%; 中级消费者营养级为 3.50~4.00, 以 G2 营养类群为主, 共 13 种, 占比为 32.50%; 将 ≥ 4.0 营养级的渔业生物划分为高级消费者, 以 G1 营养类群消费者为主, 共 6 种, 占比为 15.00%。渔业生物营养级连续谱的结果与营养类群的聚类分析结果基本吻合。同一营养类群中的物种间营养级, 跨度范围小, 种间资源利用竞争激烈, 但不同营养

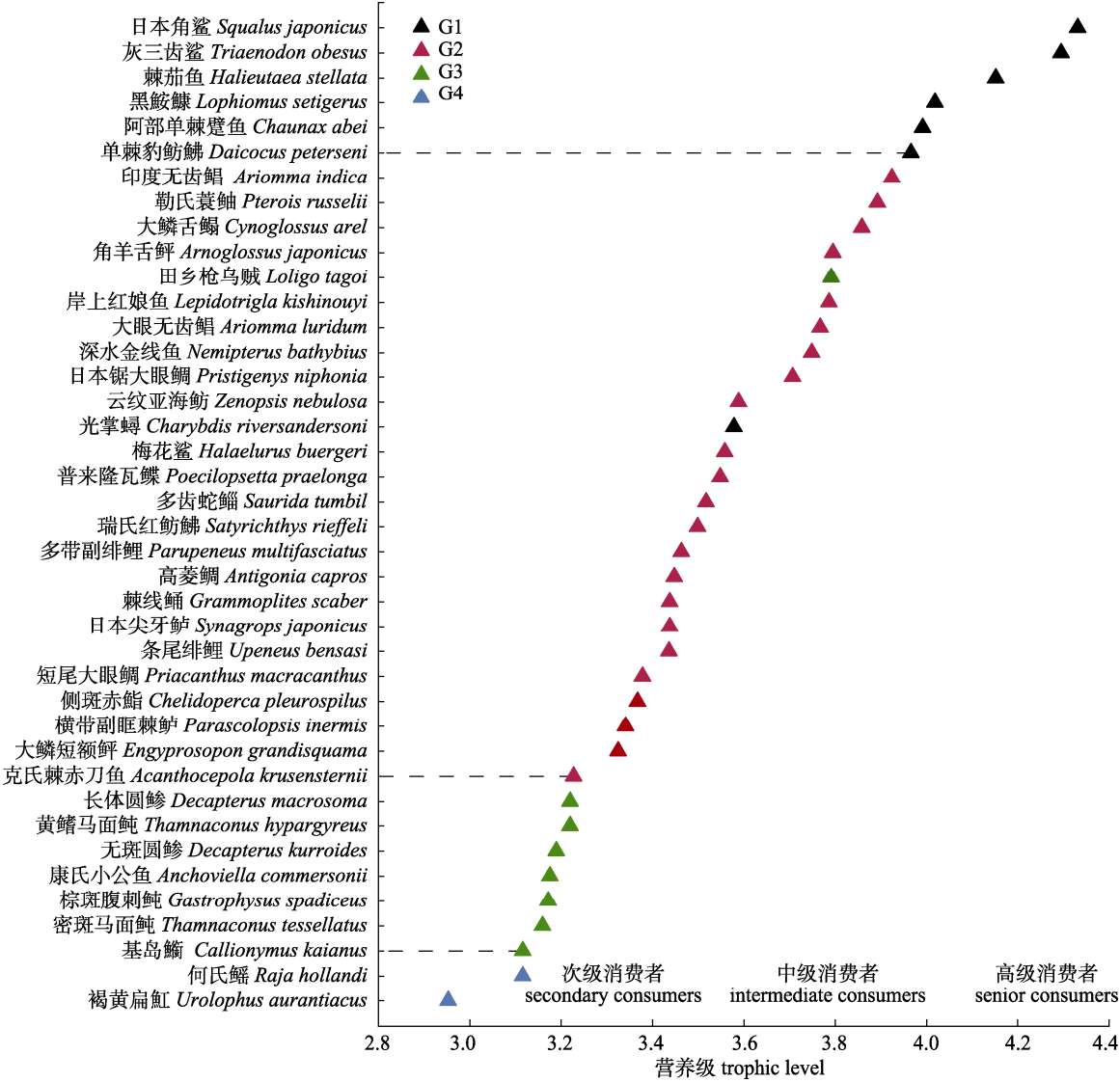


图 5 南沙西南陆架区渔业生物营养级连续谱
Fig. 5 Trophic level continuum of fishery organisms in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands

类群间的营养级跨度范围划分明显,各营养类群间资源利用竞争较小。

3 讨论

3.1 渔业生物 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 特征

$\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值常用来分析食物网中消费者的食物来源和营养层次。Davenport 等^[28]发现底栖生物营养类群的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常高于浮游生物的营养类群,不同栖息水层间生物的营养来源也有差异。本研究中大部分渔业生物的栖息水层在 20~300 m 的底层环境(表 1),饵料来源主要与底栖食物网有关,但其 $\delta^{13}\text{C}$ 值(-20.31‰~-17.56‰)与孔业富等^[16](-19.86‰~-17.58‰)和黄佳兴等^[29](-20.00‰~-16.51‰)对南海中西部中上层海域主要鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相近,不同栖息水层的鱼类 $\delta^{13}\text{C}$ 值没有呈现出明显的食源差异,推测是由于鱼类和饵料生物的昼夜垂直迁移习性,不同水层鱼类群落存在摄食重叠,导致食物来源相似,不同水层间鱼类的食物来源多样性相似的原因和饵料来源贡献率有待进一步研究。 $\delta^{13}\text{C}$ 值与宁加佳等^[21]2016 年对南海西南部陆架区(-20.4‰~-17.00‰)研究结果一致,进一步证实碳稳定同位素示踪技术不受时空等因素影响,能有效分析生态群落中不同时空鱼类的食物来源变化。与大亚湾^[30]、华南海湾^[31]等南海近岸热带亚热带海湾的研究结果相比,本研究中渔业生物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为较低水平,这可能与近岸海域受沿岸大型藻类、河流有机质等陆源输入影响,初始碳源丰富有关。Gambi 等^[32]和 Miquel 等^[33]认为在远离海岸的开阔海域,主要营养输入来自海洋上层初级生产,如浮游植物、碎屑和粪便颗粒的下沉等物质,受陆源输入影响较小,初始食物来源比较单一。 $\delta^{15}\text{N}$ 值和 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间存在正相关关系($r=0.58$, $P<0.01$),这与 Nacari 等^[11]研究东南太平洋底层海域鱼类消费者由共同营养来源提供能量的研究结论一致,在食物来源贫乏的环境中,鱼类消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的富集度随营养位置上升和个体生长发育呈现出共同增加的趋势。本次南沙西南陆架区域渔业生物食物链营养长度的 NR 值仅为 3.05,食物链长度较短,其营养级跨度仅为 0.88 (基于富集度 3.4‰计算)^[6],

不符合通常认为的 2.00~5.00 个营养跨度范围^[34],与南沙群岛周围水域^[26]、南海中西部^[29]及南海近岸^[20,30]等南海其他海域的研究相比(表 4),本次研究中渔业生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值较低,除了受调查水域的地理位置影响外,也可能与研究样本的缺少和小型化有关。与同一区域的历史结果对比,本研究中大型肉食性鱼类中的灰三齿鲨和日本角鲨的 $\delta^{15}\text{N}$ 值低于 2016 年宁加佳等^[21]调查浅海长尾鲨(*Alopias pelagicus*)和狐形长尾鲨(*Alopias vulpinus*)的研究结果,已知鱼类的营养位置与体型和发育阶段有关,一般认为鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值会随着体型增长而增加,这通常归因于个体发育或捕食策略的改变^[35, 36]。本次研究捕获的梅花鲨体型较小,体长仅为 178 mm,而灰三齿鲨和日本角鲨的体长约为其极限体长一半(参考 FishBase 数据库),体长较小可能是导致本次研究中 NR 值偏低的原因,推测春季该海域鱼类个体偏小,大型肉食性鱼类减少和中、低营养层次鱼类的比例变大,关注该海域大型肉食性鱼类的群落营养结构变化对合理开发渔业资源起到重要作用^[37]。

从表 4 可知,本研究中反映营养级多样性水平的总程度(TA)和平均程度(CD)的值低于南海的近岸海域^[20,30,31]和中西部海域^[16,29]的研究结果,但与宁加佳等^[21]在同一海域的研究结果相近,符合许友伟等^[38]认为该海域渔业资源结构处于基本稳定状态的研究结论。TA 和 CD 值容易受到捕捞强度和作业方式影响,比如调查期间较短的作业时间和较小的作业范围可能导致渔获物种类数减少,本研究中大型肉食性鱼类的缺乏,导致食物网的营养级多样性结果偏低,中小型鱼类占据营养级主要位置,导致整体生态位宽度比较窄,物种间的资源竞争激烈^[37]。另一方面,代表群落营养冗余度的 MNND 和 SDNND 值在本次研究中仅为 0.10 和 0.08,远低于南海其他海域的相关研究结果(表 4),进一步证实南沙西南陆架区渔业生物处于冗余程度较高,物种间食物竞争激烈的状态。

3.2 渔业生物食性与生态位重叠

本研究基于碳、氮稳定同位素比值将南海西南陆架区渔业生物分为 4 组的营养类群,参考 Fishbase 资料库和南海鱼类摄食策略的相关文献

表 4 南海不同海域渔业生物营养结构参数

Tab. 4 Characteristic parameters of fishery organisms in different sea areas of the South China Sea

海域 area	CR	NR	TA	CD	MNND	SDNND
华南典型海湾 typical Gulf of South China ^[31]	4.45	4.66	11.18	1.49	0.60	0.54
大亚湾海域 the Daya Bay area ^[30]	4.47	4.38	8.59	1.12	0.33	0.23
南海中西部海域 the central western South China Sea ^[29]	3.49	4.91	9.48	1.20	1.69	0.74
南沙群岛西南陆架 the southwestern continental shelf of Nansha Islands ^[21]	3.40	4.30	5.80	1.00	0.37	0.43
南沙西南陆架区(本次研究) the southwestern continental shelf of Nansha Islands (This study)	2.95	3.05	5.53	0.92	0.10	0.08

资料^[39], 描述了各个营养类群的摄食特征(图 3)。G1 营养类群主要由底层和中底层大型肉食性鱼类组成, 主要摄食鱼类、头足类和甲壳类等物种, 捕食的生物通常处于食物链的较高营养位置, 其 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 富集度较高, 与张月平等^[26]研究中南沙群岛附近海域的大型肉食性鱼类主要以高营养级底栖动物和游泳动物为食的结论一致。G2 营养类群主要由瑞氏红鲂鲷、深水金线鱼和短尾大眼鲷等 23 种混合食性鱼类组成, 物种种类最多, 同时存在以底栖动物和浮游生物为食鱼类。结合相关研究发现, 部分底层鱼类会进行垂直迁移以扩大摄食范围, 能捕食浮游生物、底栖动物、头足类和游泳动物, 与其他营养类群的摄食存在重叠, 以适应环境资源变动^[2,26,28]。G3 营养类群主要以无斑圆鲹、康氏小公鱼等浮游食性鱼类以及黄鳍马面鲀、密斑马面鲀和棕斑腹刺鲀等幼鱼类组成, 相关胃含物研究文献资料^[15,26]显示浮游生物饵料主要以磷虾类、桡足类、端足类、介形类、短尾类(幼体)等组成, 结合 Davenport 等^[28]、Nunn 等^[40]研究认为鱼类幼体阶段缺少捕食更高营养层次猎物的能力, 食物来源选择性低, 主要食物来源为浮游生物, 因此该营养类群表现为较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 富集度。G4 营养类群主要捕食底栖生物, 以短尾类、长尾类、口足类和小型鱼类等多种低营养级消费者为食^[26,28], 这解释了该营养类群中魮、鳐等大型底栖软骨鱼类食源广和营养级低的原因。

根据生态位构建理论, 同一生境中的物种会以生态位分化的模式来维持多物种共存的局面, 以减轻或避免生境中物种间对有限资源的竞争^[41], 不同营养类群间的生态位重叠情况, 表征群落物种间的营养生态位关系和不同食性物种的饵料资

源利用状况^[25]。本研究根据 Layman 等^[12]、Jackson 等^[13]的同位素量化指标以及贝叶斯椭圆分析不同营养类群间生态位空间分布情况^[25]。研究结果显示混合食性营养类群的校正标准椭圆生态位宽度最大($\text{SEAc}=0.66\%^2$)、食物链长度最长($\text{NR}=1.93$)和食物来源最广($\text{CR}=1.64$)(表 3), 推测该营养类群与其他类群间饵料资源竞争情况最激烈, 物种多样性比较丰富, 对环境资源变动的适应能力较强, 大部分属于机会主义的消费者^[2], 能针对环境改变摄食策略, 与高春霞^[42]和孔业富等^[16]认为混合食性鱼类营养类群在鱼类群落中存在最高的摄食重叠结论一致。本研究中混合食性营养类群与浮游食性营养类群的生态位重叠率为 7.32%, 与游泳生物食性为 5.42%, 远低于孔业富等^[16]对南海中西部海域中上层鱼类营养类群的研究结果, 中上层鱼类的混合食性营养类群生态位与浮游生物食性和游泳生物食性的营养类群生态位重叠率分别高达 26.00%和 17.00%^[16]。究其原因, 中上层渔业生物主要以浮游生物为食的鱼类组成, 其次为混合食性鱼类, 而底层渔业生物组成主要以混合食性鱼类为主, 浮游食性鱼类比例较低, 两个不同水层鱼类的主要摄食来源不同。由于中上层水域光照充足, 初级生产力较高, 有利于饵料生物的生长发育, 是许多捕食者和被捕食者的活动区域, 各物种间的捕食竞争激烈^[43-44], 同时中上层鱼类捕食的专一化程度较高, 进而导致摄食生态重叠率较高。西南陆架区底层海域由于缺乏光照, 鱼类食物来源多样性较低, 食物链结构相对简单, 营养类群间的相互作用较弱, 营养类群生态位的重叠面积低^[45]。南海海域不同水层的鱼类营养生态位具有明显空间特征, 中上层鱼类摄食竞争比底层更加激烈, 鱼类摄食生态位重叠率高;

而底层鱼类摄食来源单一，生态位重叠低。

3.3 渔业生物营养级特征

本研究中渔业生物的平均营养级介于 2.95~4.29 之间，平均营养级为 3.55，呈现出 3 个营养级跨度，与 2016 年南沙西南陆架区(3.58~4.33)^[21]和南海中西部海域(3.01~4.23)^[16]的游泳生物平均营养级范围基本一致。本研究中 6 种大型肉食性类群的平均营养级为 4.03，2 种底栖食性类群的平均营养级为 3.03，8 种浮游生物食性类群的平均营养级为 3.20，23 种混合食性类群的平均营养级为 3.60，与 Sánchez-Hernández 等^[46]对全球 5426 种鱼类营养级的研究结果基本一致，营养级差值范围在 0.50 内。次级消费者(营养级 3.00~3.50)和中级消费者(营养级 3.50~4.00)占据了总渔业生物的 85.00%以上，与黄海^[47]、东海^[17]南海^[14]等中国近岸海域的底层渔业生物的营养特征研究相似，食物网营养结构呈现出中、低级消费者占主导地位

的特征，种间资源利用竞争较为激烈，推测南海西部陆架渔业资源存在过度开发。本研究选取了 12 种鱼类与 Fishbase 资料库和张月平等^[26]对南沙岛礁周围海域鱼类营养级的研究结果进行了对比(表 5)。大部分鱼类的稳定同位素分析结果与胃含物分析结果的差值误差在 0.50 范围内^[48]，且本研究结果与 Fishbase 数据库中的营养级基本相符，表明两种方法的计算结果基本一致。本研究发现优势种鱼类多齿蛇鲻的营养级异常，处于较低水平。邓裕坚^[49]认为多齿蛇鲻为广食性肉食鱼类，其食性会在体长达到 140~180 mm 之间会发生改变，本研究中多齿蛇鲻的体长范围为 122~180 mm 之间，处于摄食习性转变阶段，推测是其导致营养级处于较低水平的原因。该结果进一步证实了氮稳定同位素的分馏变化可能与个体发育引起的摄食习性转变有关，后续将对优势种鱼类不同发育阶段的摄食习性与营养级特征的关系开展深入研究。

表 5 南沙西南陆架区渔业生物营养级与历史文献对比结果

Tab. 5 Trophic level comparison results of major fishery organisms in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands with historical literature

n=12; $\bar{x} \pm SE$

种类 species	营养级范围 trophic level range		
	本研究 this study	文献[26]	FishBase
须蓑鲉 <i>Apistops caloundra</i>	3.9±0.01	3.10–3.80	3.70±0.50
深水金线鱼 <i>Nemipterus bathybius</i>	3.8±0.03	3.20–4.00	4.00 ±0.55
棕斑腹刺鲀 <i>Gastrophysus spadiceus</i>	3.2±0.03	3.10–4.50	3.70±0.40
横纹东方鲀 <i>Takifugu oblongus</i>	3.2±0.03	3.10–3.80	3.20±0.44
灰三齿鲨 <i>Triaenodon obesus</i>	4.2±0.01	3.20–5.00	4.20±0.60
条尾绯鲤 <i>Upeneus bensasi</i>	3.4±0.04	3.20–3.80	3.60±0.38
短尾大眼鲷 <i>Priacanthus macracanthus</i>	3.4±0.24	3.10–3.50	4.10±0.60
瑞氏红魮鲷 <i>Satyrichthys rieffeli</i>	3.5±0.06	3.10–4.50	3.50±0.30
多齿蛇鲻 <i>Saurida tumbil</i>	3.5±0.03	3.60–4.50	4.40±0.30
短鳍红娘鱼 <i>Lepidotrigla brachyoptera</i>	3.8±0.01	3.10–3.50	3.40±0.30
尖嘴魮 <i>Dasyatis zugei</i>	3.1±0.04	3.20–5.00	3.50±0.37
无斑圆鲀 <i>Decapterus kurroides</i>	3.2±0.01	3.20–4.00	3.40±0.45

注：选取原则 1. 囊括 4 种营养类群；2. 研究相同或相近科属的物种；3. 该海域优势种鱼类；4. 鱼类在 FishBase 数据库均可查询。
Note: Selection principles: 1. include all trophic groups; 2. species of the same or similar family; 3. dominant species of fish; 4. fish are available in the FishBase.

4 结论

(1) 碳氮稳定同位素结果显示，与南海其他海域相比，西南陆架区海域渔业生物的食物链长度和营养级水平偏低，这可能与渔业生物的体长

较小和饵料来源多样化有关。渔业生物的群落营养结构指标说明，食物网初始食源较为单一，生态位宽度较小，消费者的冗余程度较高，同一营养类群中物种间食物竞争激烈。

(2) 使用聚类分析方法并结合传统 SCA 的历

史文献数据, 将本研究渔业生物划分为大型肉食性群、混合食性群、浮游食性群和底栖食性群 4 种营养类群。其中, 混合食性营养类群的营养生态位宽度最大, 与其他 3 个营养类群均存在生态位重叠情况。与南海中上层海域相比, 南沙西南陆架底层海域渔业生物营养类群的生态位重叠率处于较低水平, 南海海域不同水层的鱼类营养生态位具有明显空间分化特征。

参考文献:

- [1] Kopp D, Robert M, Pawlowski L. Characterization of food web structure of the upper continental slope of the Celtic Sea highlighting the trophic ecology of five deep-sea fishes[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2018, 34(1): 73-80.
- [2] Kondoh M. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability[J]. *Science*, 2003, 299 (5611): 1388-1391.
- [3] Bascompte J, Melián C J, Sala E. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(15): 5443-5447.
- [4] Eero M, Dierking J, Humborg C, et al. Use of food web knowledge in environmental conservation and management of living resources in the Baltic Sea[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2021, 78(8): 2645-2663.
- [5] Tang Q S. Strategies of research on marine food web and trophodynamics between high trophic levels[J]. *Marine Fisheries Research*, 1999, 20(2): 1-6. [唐启升. 海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略[J]. *海洋水产研究*, 1999, 20(2): 1-6.]
- [6] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [7] Hyslop E J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application[J]. *Journal of Fish Biology*, 1980, 17(4): 411-429.
- [8] Stevens D W, Dunn M R, Pinkerton M H, et al. Diet of six deep-sea grenadiers (Macrouridae)[J]. *Journal of Fish Biology*, 2020, 96(1): 217-229.
- [9] Boyle M D, Ebert D A, Cailliet G M. Stable-isotope analysis of a deep-sea benthic-fish assemblage: Evidence of an enriched benthic food web[J]. *Journal of Fish Biology*, 2012, 80(5): 1485-1507.
- [10] Gabara S S. Trophic structure and potential carbon and nitrogen flow of a rhodolith bed at Santa Catalina Island inferred from stable isotopes[J]. *Marine Biology*, 2020, 167(3): 30.
- [11] Nacari L A, Escribano R, Harrod C, et al. Combined use of carbon, nitrogen and sulfur stable isotopes reveal trophic structure and connections in deep-sea mesopelagic and demersal fish communities from the Southeastern Pacific Ocean[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2023, 197: 104069.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 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.]
- [15] Wang J, Jiang R J, Hu C L, et al. Feeding ecology of *Engraulis japonicus* based on stomach contents and stable isotope[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(6): 2035-2044. [王静, 蒋日进, 胡翠林, 等. 基于胃含物分析和稳定同位素技术研究鳀的摄食生态[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2035-2044.]
- [16] Kong Y F, Wu Z X, Yan Y R, et al. Trophic structure of pelagic fishery organism assemblage in the central and western South China Sea in spring revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(10): 3559-3567. [孔业富, 吴忠鑫, 颜云榕, 等. 基于碳氮稳定同位素的南海中西部海域春季中上层渔业生物群落营养结构[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3559-3567.]
- [17] Ji W W. Ecological studies on the food web structures and trophic relationships of Northern and Central East China Sea using stable carbon and nitrogen isotopes[D]. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2011. [纪炜炜. 东海中北部主要游泳动物的食物网结构和营养关系初步研究: 基于稳定同位素技术[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2011.]
- [18] Zeng X G, Li N N, Yang Q, et al. Taxonomic diversity of fish species in southwestern continental shelf of Nansha Islands[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(4): 592-600. [曾晓光, 李娜娜, 杨权, 等. 南沙群岛西南部陆架海域鱼类分类的多样性[J]. *水产学报*, 2012, 36(4):

- 592-600.]
- [19] Zhong Z H, Chen Z Z, Liu G M. Species composition and quantity dynamics of main economical fishes from bottom trawl in southwestern continental shelf of Nansha Islands[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(6): 796-800. [钟智辉, 陈作志, 刘桂茂. 南沙群岛西南陆架区底拖网主要经济渔获种类组成和数量变动[J]. 中国水产科学, 2005, 12(6): 796-800.]
- [20] Zhang W R, Liu Q X, Huang H H, et al. Study on stable isotopes of carbon and nitrogen of main fishery organisms in the southwestern waters of *Daya* Bay, South China Sea in winter 2020[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2022, 41(3): 147-155. [张婉茹, 刘庆霞, 黄洪辉, 等. 2020 年冬季大亚湾西南海域主要渔业生物碳氮稳定同位素研究[J]. 热带海洋学报, 2022, 41(3): 147-155.]
- [21] Ning J J, Du F Y, Wang X H, et al. The trophic structure of demersal fish species in southwestern continental shelf of Nansha islands, South China sea[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2016, 47(2): 468-475. [宁加佳, 杜飞雁, 王雪辉, 等. 南沙群岛西南部陆架区底层鱼类营养结构研究[J]. 海洋与湖沼, 2016, 47(2): 468-475.]
- [22] Sun D R, Chen Z. Fish Retrieval in the South China Sea-Volume I[M]. Beijing: Ocean Press, 2013. [孙典荣, 陈铮. 南海鱼类检索-上册[M]. 北京: 海洋出版社, 2013.]
- [23] Caut S, Angulo E, Courchamp F. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction[J]. Journal of Applied Ecology, 2009, 46(2): 443-453.
- [24] Guo L, Sun C P, Ren W Z, et al. Meta-analysis of stable carbon and nitrogen isotopic enrichment factors for aquatic animals[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(2): 601-610. [郭梁, 孙翠萍, 任伟征, 等. 水生动物碳氮稳定同位素富集系数的整合分析[J]. 应用生态学报, 2016, 27(2): 601-610.]
- [25] Swanson H K, Lysy M, Power M, et al. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap[J]. Ecology, 2015, 96(2): 318-324.
- [26] Zhang Y P, Chen P M. Main fishes food web in the adjacent waters area of Nansha Islands and reefs[J]. South China Fisheries Science, 2005, 1(6): 23-33. [张月平, 陈丕茂. 南沙岛礁周围水域主要鱼类食物网[J]. 南方水产, 2005, 1(6): 23-33.]
- [27] Vasconcellos M, Gasalla M A. Fisheries catches and the carrying capacity of marine ecosystems in southern Brazil[J]. Fisheries Research, 2001, 50(3): 279-295.
- [28] Davenport S R, Bax N J. A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2002, 59(3): 514-530.
- [29] Huang J X, Gong Y Y, Xu S N, et al. Characteristics of stable carbon and nitrogen isotopes of major fishery organisms in the fishing ground of central western South China Sea[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2019, 38(1): 76-84. [黄佳兴, 龚玉艳, 徐姗楠, 等. 南海中西部渔场主要渔业生物碳氮稳定同位素特征[J]. 热带海洋学报, 2019, 38(1): 76-84.]
- [30] Wang H J, Zhang W B, Huang H H, et al. Trophic structure of fishery organism assemblage in *Daya* Bay based on carbon and nitrogen stable isotope analysis[J]. South China Fisheries Science, 2021, 17(5): 101-109. [汪慧娟, 张文博, 黄洪辉, 等. 基于碳、氮稳定同位素的大亚湾渔业生物群落营养结构[J]. 南方水产科学, 2021, 17(5): 101-109.]
- [31] Zhang W B, Huang H H, Li C H, et al. Study on carbon and nitrogen stable isotopes of main fishery species in typical gulf, Southern China[J]. South China Fisheries Science, 2019, 15(5): 9-14. [张文博, 黄洪辉, 李纯厚, 等. 华南典型海湾主要渔业生物碳氮稳定同位素研究[J]. 南方水产科学, 2019, 15(5): 9-14.]
- [32] Gambi C, Corinaldesi C, Dell'Anno A, et al. Functional response to food limitation can reduce the impact of global change in the deep-sea benthos [J]. Global Ecology and Biogeography, 2017, 26(9): 1008-1021.
- [33] Miquel J C, Fowler S W, Rosa J L, et al. Dynamics of the downward flux of particles and carbon in the open northwestern Mediterranean Sea[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 1994, 41(2): 243-261.
- [34] Maria-Lourdes P D P. Fishing down marine food web: It is far more pervasive than we thought[J]. Bulletin of Marine Science, 2005, 76(2): 197-212.
- [35] Greenwood N D W, Sweeting C J, Polunin N V C. Elucidating the trophodynamics of four coral reef fishes of the Solomon Islands using $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ [J]. Coral Reefs, 2010, 29(3): 785-792.
- [36] Sweeting C J, Barry J, Barnes C, et al. Effects of body size and environment on diet-tissue $\delta^{15}\text{N}$ fractionation in fishes[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2007, 340(1): 1-10.
- [37] Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, et al. Fishing down marine food webs[J]. Journal of Korean Neurosurgical Society, 1998, 279(5352): 860-863.
- [38] Xu Y W, Chen Z Z, Fan J T, et al. Composition and biodiversity of catches by bottom trawl fishery in southwestern continental shelf of Nansha area[J]. South China Fisheries Science, 2015, 11(5): 76-81. [许友伟, 陈作志, 范江涛, 等.]

- 南沙西南陆架海域底拖网渔获物组成及生物多样性[J]. 南方水产科学, 2015, 11(5): 76-81.]
- [39] Zhang Y P, Zhang S Z. Food habits of main economic fishes on the continental shelf along the southwest sea off Nansha Islands[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1999, 6(2): 57-60. [张月平, 章淑珍. 南沙群岛西南陆架海域主要底层经济鱼类的食性[J]. 中国水产科学, 1999, 6(2): 57-60.]
- [40] Nunn A D, Tewson L H, Cowx I G. The foraging ecology of larval and juvenile fishes[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2012, 22(2): 377-408.
- [41] Niu K C, Liu Y N, Shen Z H, et al. Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory[J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 579-593. [牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.]
- [42] Gao C X. Stable isotope-based community trophic structure of fishery organisms in the offshore waters of central and southern Zhejiang[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.]
- [43] Cicala D, Polgar G, Mor J R, et al. Trophic niches, trophic positions, and niche overlaps between non-native and native fish species in a subalpine lake[J]. Water, 2020, 12(12): 3475.
- [44] Grice A M, Loneragan N R, Dennison W C. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1996, 195(1): 91-110.
- [45] Sokołowski A, Wołowicz M, Asmus H, et al. Is benthic food web structure related to diversity of marine macrobenthic communities?[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2012, 108: 76-86.
- [46] Sánchez-Hernández J, Amundsen P A. Ecosystem type shapes trophic position and omnivory in fishes[J]. Fish and Fisheries, 2018, 19(6): 1003-1015.
- [47] Liu X S, Ni D P, Zhong X, et al. Structure of benthic food web and trophic relationship of macrofauna in the Yellow Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2020, 50(9): 20-33. [刘晓收, 倪大朋, 钟鑫, 等. 黄海大型底栖动物食物网结构和营养关系研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2020, 50(9): 20-33.]
- [48] Cai D L, Li H Y, Tang Q S, et al. Establishment of continuous nutrient spectrum of food web in Yellow Sea and East China sea ecosystem: Results from stable isotope method of carbon and nitrogen[J]. Science in China (Series C), 2005(2):123-130. [蔡德陵, 李红燕, 唐启升, 等. 黄东海生态系统食物网连续营养谱的建立:来自碳氮稳定同位素方法的结果[J]. 中国科学(C 辑), 2005(2):123-130.]
- [49] Deng Y J. Reproductive Biology and Feeding Ecology of Saurida tumbil in the Beibu Gulf[D]. Guangdong: Graduate School of Guangdong Ocean University, 2021. [邓裕坚. 北部湾多齿蛇鲻繁殖生物学特性与摄食生态研究[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2021.]

The trophic structure of main fishery organisms in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands in spring

QIU Xingyu^{1,2}, LIU Qingxia¹, CHEN Zuozhi^{1,2}, CAI Yancong¹, DAI Shouhui³, HUANG Honghui^{1,2,4}

1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;
2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. South China Sea Institute of Oceanology, Equipment Public Service Center, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;
4. Sanya Tropical Fisheries Research Institute, Sanya 572018, China

Abstract: Based on the fishery biological survey data of the southwestern continental shelf of the Nansha Islands area in spring 2023, the trophic positions of major fishery organisms and the overlap of trophic niche among different functional groups were investigated by applying the carbon and nitrogen stable isotope techniques, and trophic continuum profiles were constructed. The results showed that the $\delta^{13}\text{C}$ values of the fishery organisms ranged from -20.31‰ to -17.56‰ , with a mean value of $(-19.07 \pm 0.72)\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from 7.79‰ to 10.80‰ , with a mean value of $(9.28 \pm 0.77)\text{‰}$. Using zooplankton as the baseline organism, the trophic level of the fishery organisms ranged from 2.95 to 4.29. Compared with other marine areas in the South China Sea, the food chain length of the main fishery organisms in the southwestern continental shelf of the Nansha Islands area was relatively short, the initial food source was relatively single, the width of the niche was small, the degree of redundancy of consumers in the food web was high, and competition for food among species was intense. The results of cluster analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of fishery organisms were classified into four trophic groups, namely, zooplankton feeding group, mixed feeding group, large predator feeding group, and benthic feeding group, and the differences among the trophic groups were significant ($P < 0.01$). The trophic niches of fishery organisms were analyzed according to the δ -space (95% confidence interval) standard ellipse and structural parameter indexes, and it was found that the $\text{SEAc} = 0.66\text{‰}^2$. NR ($\delta^{15}\text{N}$ range) and CR ($\delta^{13}\text{C}$ range) of the mixed feeding group were 1.93 and 1.64, respectively, which indicated that the food resources were widely utilized and the food chain was long in this community. The niche overlap rates of the mixed-feeding group with plankton, large carnivores, and benthic feeding groups were 7.32%, 5.42%, and 0.60%, respectively. Compared to the pelagic zone in the central and western parts of the South China Sea, the overlap rate of trophic groups on the southwest shelf of Nansha was relatively low, indicating that the trophic niches of fishery organisms in different layers of the South China Sea have distinct spatial differentiation characteristics.

Key words: Nansha southwest shelf; niche overlap; stable isotopes; trophic groups; fishery organisms

Corresponding author: HUANG Honghui, E-mail: huanghh@scsfri.ac.cn; DAI Shouhui, E-mail: shdai@scsio.ac.cn