

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.17322

海州湾大泷六线鱼摄食生态研究

许莉莉¹, 薛莹¹, 徐宾铎¹, 任一平^{1,2}, 窦硕增³

1. 中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛 266003;

2. 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237;

3. 中国科学院 海洋研究所, 中国科学院海洋生态环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071

摘要: 根据 2011 年 3—12 月在海州湾及其邻近海域进行的 5 个航次底拖网调查, 通过分析 531 尾大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)的胃含物样品, 对其摄食生态进行了初步研究。结果表明, 大泷六线鱼摄食的饵料种类有 60 余种, 虾类、蟹类、双壳类是其最主要的 3 种饵料类群, 优势饵料生物有东方缝栖蛤(*Hiatella orientalis*)、疣背宽额虾(*Latreutes planirostris*)和钩虾(*Gammarus* sp.)等; 其食物组成存在明显的季节变化和体长变化, 全年均大量摄食虾类, 夏季还摄食一定量的蟹类, 秋季摄食多毛类和头足类的比例较高。随着体长的增长, 大泷六线鱼摄食的饵料生物由小型甲壳类逐渐转变为体型较大的虾类和鱼类。大泷六线鱼的空胃率和平均胃饱满指数存在明显的季节变化, 春季空胃率最高, 冬季空胃率最低; 平均胃饱满指数春季最高, 秋季最低。典范对应分析表明, 体长是影响大泷六线鱼摄食的主要因子, 其次是底层水温、叶绿素 a 和 pH。

关键词: 海州湾; 大泷六线鱼; 摄食生态; 食物组成; 典范对应分析

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2018)03-0608-13

渔业资源管理具有高度的不确定性, 因此必须依赖可靠的渔业生态系统模型对生态系统管理策略做出评估^[1]。模型的可靠性则取决于数据的可获得性和质量, 特别是包括食物竞争在内的生物之间的相互关系^[2]。鱼类摄食生态是海洋生态系统的重要组成部分, 是了解资源变化、海洋生物在食物链中的地位和海洋生态系统中功能的重要方法^[3]。捕食者对低营养级饵料生物具有下行控制作用(top-down control)^[4], 是生态系统模型中的重要组成部分。

传统的食性分析往往只关注捕食者和饵料生物的相互关系^[3, 5], 却忽略了环境因子对鱼类摄食行为的影响, 环境因子如水体温度、盐度、深度等不仅会直接影响捕食者的分布^[6-8], 同时也会通过影响饵料生物的分布, 从而影响鱼类的摄食特征。典范对应分析(canonical correspondence

analysis, CCA)是一种非线性多元直接梯度分析方法, 它把对应分析与多元回归结合起来, 每一步计算结果都与环境因子进行回归, 详细地研究生物群落与环境因子之间的关系^[4, 9], 最终将研究对象与影响因子在同一排序图上表示出来, 从而可以直观地反映出它们之间的关系^[4]。目前 CCA 已应用在多个食性研究中, 如薛莹等^[4]发现水深、经度和纬度是影响细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)摄食的主要环境因子, 韩东燕等^[10]发现水温和盐度是影响六丝钝尾虾虎鱼(*Acanthogobius hexanema*)食性的主要因素。

海湾作为连通海域与河流之间的重要水域, 承担着海陆之间物质运输与能量传递的重要任务, 是经济渔业资源的重要产卵场和索饵场; 同时也面临着越来越多人为因素的干扰, 资源结构发生了较大的变化^[5], 具有重要的研究价值。海州湾

收稿日期: 2017-09-06; 修订日期: 2017-11-28.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31772852); 中央高校基本科研业务费专项(201562030, 201612004); 青岛海洋科学与技术国家实验室鳌山科技创新计划项目(2015ASKJ02).

作者简介: 许莉莉(1988-), 女, 硕士研究生, 主要从事渔业资源生态学研究. E-mail: xvlili1990@163.com

通信作者: 薛莹, 副教授. E-mail: xueying@ouc.edu.cn

位于黄海中部,历史上曾是中国的八大渔场之一^[11-12]。近年来,由于受到过度捕捞、环境污染、海洋工程等因素的影响,传统经济鱼类如带鱼(*Trichiurus japonicus*)、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)资源日渐衰退^[13-15],而大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)等中小型鱼类逐渐成为海州湾海域的主要经济鱼种之一^[16]。大泷六线鱼属鲈形目(*Scorpaeniformes*)、六线鱼亚目(*Hexagrammoidei*)、六线鱼科(*Hexagrammidae*)、六线鱼属(*Hexagrammos*),是近海冷温性底层岩礁鱼类^[17],在生态系统和近海食物网中发挥着重要的作用。因此本研究采用传统胃含物分析法研究海州湾海域大泷六线鱼的食物组成及其摄食随季节和体长的变化情况,并运用典范对应分析法研究影响海州湾大泷六线鱼摄食的主要因素,以期海州湾食物网营养动力学的深入研究和基于生态系统的海州湾渔业管理模型提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 样品采集

大泷六线鱼样品采自 2011 年 3—12 月在海州湾海域进行的春(3 月和 5 月)、夏(7 月)、秋(9 月)、冬(12 月)4 个季节的底拖网调查,调查海区范围为 119°20′~121°10′E, 34°20′~35°10′N。采用分层随机取样(stratified random sampling)的方法设置

调查站位^[18],每个航次选取 24 个调查站位。调查船为 220 kW 单拖渔船,拖速为 2~3 kn,拖网时间约为 1 h,调查网具网口宽度约为 25 m,囊网网目为 17 mm。每个调查站位同步测量水温、水深、盐度、溶氧和 pH 等环境数据。

1.2 胃含物分析

样品带回实验室进行分析处理,生物学测定参考《海洋调查规范》^[19]进行,各调查站位随机取样 30 尾,不足 30 尾的全部取样。测量大泷六线鱼的体长(mm)和体重(g)等生物学参数后,取出胃含物样品目测其摄食等级,随后冷冻保存。胃含物分析时,在解剖镜下对饵料生物进行种类鉴定并计数,尽可能鉴定到最低分类阶元,使用精密天平(0.1 mg)对饵料生物进行称重,称重前用吸水纸吸干饵料生物表面的水分。调查共收集到大泷六线鱼胃含物样品 531 个,其中空胃 32 个。各季节和体长组样本数量见表 1。

1.3 数据处理

研究饵料种类重要性的指数有重量百分比(W%)、个数百分比(N%)和出现频率(F%)^[20],同时本研究采用相对重要性指数百分比(IRI%)评价饵料生物的重要性^[21],计算公式如下;

质量百分比(W%)=某饵料生物质量 / 饵料生物总质量 × 100%

表 1 海州湾大泷六线鱼各季节和体长组胃含物的样品数量
Tab. 1 Stomach sample sizes of *Hexagrammos otakii* from each size class in each season in Haizhou Bay

体长组/mm size class	春季 spring	夏季 summer	秋季 autumn	冬季 winter	总计 total
50-59	29(11)	0	0	0	29(11)
60-69	37(2)	4(0)	0	0	41(2)
70-79	16(0)	17(0)	2(1)	0	35(1)
80-89	6(0)	58(3)	4(2)	0	68(5)
90-99	3(1)	86(1)	6(1)	0	95(3)
100-109	1(0)	87(0)	14(2)	1(0)	103(2)
110-119	0	53(0)	13(0)	1(0)	67(0)
120-129	0	25(0)	6(1)	0	31(1)
130-139	5(0)	4(0)	0	4(0)	13(0)
140-149	7(1)	0	2(0)	6(0)	15(1)
>150	23(6)	3(0)	0	8(0)	34(6)
总计 total	127(21)	337(4)	47(7)	20(0)	531(32)

注: 括号内是空胃个数。
Note: The number of empty stomachs was given in the bracket.

$$\text{个数百分比}(N\%) = \frac{\text{某饵料生物个数}}{\text{饵料生物总个数}} \times 100\%$$

$$\text{出现频率}(F\%) = \frac{\text{某饵料生物出现次数}}{\text{非空胃个数}} \times 100\%$$

$$\text{IRI} = F\%(N\% + W\%)$$

$$\text{IRI}\% = \left(\frac{\text{IRI}}{\sum \text{IRI}} \right) \times 100\%$$

空胃率和胃饱满指数^[22]用于研究大泷六线鱼的摄食强度, 计算公式如下:

$$\text{空位率}(\%) = \frac{\text{空胃个数}}{\text{总胃个数}} \times 100$$

$$\text{胃饱满指数} = \frac{\text{食物团实际重量}}{\text{鱼体纯体重}} \times 100$$

应用 Primer 5.0 软件对不同体长组的食物组成进行聚类分析^[23], 以饵料生物的重量百分比作为指标, 分析前对数据进行平方根转换, 得到 Bray-Cuttis 相似性分析, 采用的分类阶元为属和种, 并去除不可辨认的饵料^[24]。

应用 SPSS 19.0 软件中的列联表卡方检验空胃率的变化, Kruskal-Wallis 非参数秩次检验分析胃饱满指数的变化^[25]。

1.4 典范对应分析

采用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)方法研究影响大泷六线鱼食性的因素。CCA 需要两个数据矩阵, 分别是环境数据矩阵和物种数据矩阵^[26]。本研究选取体长、体重、经度、纬度、水深、底层水温、底层盐度、pH、化学需氧量(COD)、叶绿素 a(Chl a)和季节(季节采用二元虚拟变量表示^[25])作为解释变量, 与大泷六线鱼摄食的饵料生物进行排序分析。按照韩东燕等^[10]的研究方法进行数据处理, 并应用 CANOCO 4.5 软件绘制物种-解释变量关系的双序图^[26]。

2 结果与分析

2.1 海州湾大泷六线鱼的食物组成

胃含物分析表明, 大泷六线鱼摄食的饵料类型包括 14 个类群, 其中虾类是其主要饵料类群(IRI%=62.96%), 其次是蟹类(IRI%=10.06%)、双壳类(IRI%=9.24%)、多毛类(IRI%=7.43%)、鱼类(IRI%=4.82%)和端足类(IRI%=2.98%), 其余饵料

类群的 IRI%均小于 2%; 从饵料种类来看, 能够鉴定到种的饵料生物有 66 种, 其中东方缝栖蛤(*Hiatella orientalis*)的 IRI%最高(19.99%), 其次是疣背宽额虾(*Latreutes planirostris*)、钩虾(*Gammarus* sp.)、小刺毛刺蟹(*Pilumnus spinulus*)和有疣英雄蟹(*Achaeus tuberculata*)(表 2)。

若按照重量百分比排序, 大泷六线鱼主要摄食虾类(59.54%), 其次为蟹类(15.02%)、多毛类(8.48%)和鱼类(6.23%), 其他饵料类群的重百分比均小于 5%; 按照个数百分比, 则以双壳类最高(36.01%), 其次为虾类(20.64%)、端足类(10.94%)、蟹类(10.10%)、鱼类(6.71%)和多毛类(6.48%); 按照出现频次百分比, 则以虾类最高, 为 62.00%, 其次是多毛类(39.20%)、蟹类(31.60%)、鱼类(29.40%)、双壳类(20.00%)和端足类(19.60%)。

2.2 食物组成随季节和体长的变化

研究发现, 大泷六线鱼摄食的饵料类群存在明显的季节变化。春季摄食大量的虾类(86.20%), 少量的鱼类(8.90%); 夏季除摄食大量的虾类(60.00%), 还摄食一定量的蟹类(24.62%); 秋季摄食大量的多毛类(38.59%)和虾类(31.99%), 其次为头足类(11.09%); 冬季摄食一定量的虾类(45.42%)和鱼类(17.73%)。

虾类是 4 个季节中最主要的饵料类群, 其重量百分比在 31.99%~86.20%之间, 春季摄食比例最高, 秋季最低。其他主要饵料类群也存在明显的季节变化, 其中摄食蟹类的比例在夏季最高, 在秋季摄食多毛类和头足类的比例最高, 冬季摄食鱼类比例较高(表 3)。

大泷六线鱼的食物组成随体长变化明显(表 4), 其中虾类是各体长组摄食的主要饵料类群, 其重量百分比为 47.30%~83.60%; 体长 50~59 mm 大泷六线鱼摄食的虾类最少(47.30%), 体长 70~79 mm 时, 虾类重量百分比达到第一个峰值(70.97%), 体长为 130~139 mm 时达到最大值(83.60%)。大泷六线鱼对蟹类的摄食随着体长的增长逐渐增加, 体长为 90~99 mm 时摄食的蟹类最多, 为 31.03%, 体长>100 mm 时, 蟹类的重量百分比随着体长的增加逐渐减少。对鱼类的摄食随着体长的增加而

表 2 海州湾大泷六线鱼的食物组成
 Tal. 2 Diet composition of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay

饵料种类 prey item	重量百分比/% W%	数量百分比/% N%	出现频率/% F%	相对重要性指数/% IRI%
鱼类 Pisces	6.23	6.71	29.40	4.82
斑海马 <i>Hippocampus kelloggi</i>	0.79	0.14	0.20	0.01
赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	1.52	0.09	0.60	0.04
短吻红舌鳎 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.00	0.03	0.20	0.00
日本海马 <i>Hippocampus mohnikei</i>	0.20	0.09	0.60	0.01
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	1.71	1.13	6.20	0.79
矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	0.17	0.75	3.20	0.13
普氏栉虾虎鱼 <i>Rhinogobius giurinus</i>	0.88	0.06	0.40	0.02
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.04	0.29	1.40	0.02
细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>	0.15	0.14	1.00	0.01
长丝虾虎鱼 <i>Myersina filifer</i>	0.16	0.03	0.20	0.00
髯缟虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	0.04	0.64	3.80	0.12
鲯属 <i>Callionymus</i> sp.	0.03	2.08	8.00	0.76
虾虎鱼科 Gobiidae	0.05	0.12	0.80	0.01
不可辨认鱼类 unidentified Pisces	0.48	1.13	7.20	0.52
虾类 Decapoda	59.54	20.64	62.00	62.95
敖氏长臂虾 <i>Palaemon ortmanni</i>	0.19	0.23	0.60	0.01
鞭腕虾 <i>Hippolysmata vittata</i>	0.75	0.17	0.80	0.03
大螯蛄虾 <i>Upogebia major</i>	1.43	0.14	1.00	0.07
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	8.69	1.27	6.00	2.70
葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i>	4.81	0.93	4.00	1.03
海蜷虾 <i>Latreutes anoplonyx</i>	1.12	0.78	3.80	0.33
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	0.39	0.23	1.40	0.04
锯齿长臂虾 <i>Palaemon serrifer</i>	1.68	0.23	1.20	0.10
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	3.74	0.35	2.00	0.37
细螯虾 <i>Leptochela gracilis</i>	1.60	1.04	4.60	0.55
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	5.98	0.84	5.40	1.66
鹰爪虾 <i>Trachypenaeus curvirostris</i>	2.37	0.29	2.00	0.24
疣背宽额虾 <i>Latreutes planirostris</i>	13.29	7.47	16.80	15.72
窄额安乐虾 <i>Eualus leptognathus</i>	0.09	0.03	0.20	0.00
长足七腕虾 <i>Heptacarpus futilirostris</i>	0.68	0.64	1.60	0.10
中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	0.30	0.23	1.00	0.02
中华安乐虾 <i>Eualus sinensis</i>	1.19	1.22	4.20	0.45
对虾科 Penaeidae	2.33	0.67	4.60	0.62
长臂虾科 Palaemonidae	4.33	1.13	4.80	1.18
不可辨认虾类 unidentified Decapoda	4.58	2.75	12.80	4.23
蟹类 Crabs	15.02	10.10	31.60	10.05
锯额瓷蟹 <i>Porcellana serratifrons</i>	0.09	0.03	0.20	0.00
枯瘦突眼蟹 <i>Oregonia gracilis</i>	0.24	0.17	1.00	0.02
毛额尖额蟹 <i>Rhynchoplax setirostris</i>	1.70	3.13	11.60	2.53
泥足隆背蟹 <i>Carcinoplax vestitus</i>	0.05	0.03	0.20	0.00
披发异毛刺蟹 <i>Heteropilumnus ciliatus</i>	0.16	0.06	0.20	0.00
强壮菱蟹 <i>Parthenope validus</i>	0.15	0.03	0.20	0.00
绒毛近方蟹 <i>Hemigrapsus penicillatus</i>	0.07	0.03	0.20	0.00
沈板蟹 <i>Petalomera sheni</i>	0.69	0.20	0.80	0.03
小刺毛刺蟹 <i>Pilumnus spinulus</i>	3.57	2.78	10.00	2.86
小巧毛刺蟹 <i>Pilumnus minutus</i>	0.52	0.17	1.20	0.04
斜方五角蟹 <i>Nursia rhomboidalis</i>	0.03	0.09	0.40	0.00
有疣英雄蟹 <i>Achaeus tuberculata</i>	5.12	2.43	8.00	2.72
圆十一刺栗壳蟹 <i>Arcania novemspinosa</i>	0.05	0.12	0.20	0.00
中华豆蟹 <i>Pinnotheres sinensis</i>	0.16	0.06	0.20	0.00
寄居蟹 <i>Pagurus</i> sp.	0.85	0.09	0.60	0.03
不可辨认蟹类 unidentified Crabs	1.58	0.69	4.00	0.41

(待续 to be continued)

续表 2
Tal. 2 continued

饵料种类 prey item	重量百分比/% W%	数量百分比/% N%	出现频率/% F%	相对重要性指数/% IRI%
头足类 Cephalopoda	1.813	2.03	10.6	0.51
枪乌贼 <i>Loligo</i> sp.	1.18	1.94	10.00	1.41
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	0.63	0.09	0.60	0.02
双壳类 Bivalvia	0.48	36.01	20.00	9.24
斑纹棱蛤 <i>Trapezium liratum</i>	0.00	0.41	2.20	0.04
薄壳绿螂 <i>Glaucanome primeana</i>	0.00	0.32	1.60	0.02
薄片镜蛤 <i>Dosinia corrugata</i>	0.01	1.30	4.20	0.25
东方缝栖蛤 <i>Hiatella orientalis</i>	0.30	32.79	13.40	19.99
红明樱蛤 <i>Moerella rutila</i>	0.00	0.06	0.20	0.00
魁蚶 <i>Scapharca broughtonii</i>	0.11	0.06	0.20	0.00
日本镜蛤 <i>Dosinia japonica</i>	0.00	0.29	0.60	0.01
栉孔扇贝 <i>Chlamys farreri</i>	0.00	0.03	0.20	0.00
樱蛤 <i>Tellinidae</i> sp.	0.00	0.03	0.20	0.00
不可辨认双壳类 unidentified Bivalvia	0.05	0.72	4.80	0.17
腹足类 Gastropoda	0.16	0.93	4.20	0.06
扁玉螺 <i>Neverita didyma</i>	0.00	0.03	0.20	0.00
布尔小笔螺 <i>Mitrella burchardi</i>	0.08	0.12	0.60	0.01
绯泥沼螺 <i>Assimineia latericea</i>	0.00	0.03	0.20	0.00
红带织纹螺 <i>Nassarius succinctus</i>	0.00	0.03	0.20	0.00
泥螺 <i>Bullacta exarata</i>	0.00	0.26	0.80	0.01
微黄镰玉螺 <i>Lunatia gilva</i>	0.00	0.06	0.20	0.00
玉螺 <i>Natica</i> sp.	0.00	0.20	1.20	0.01
蛾螺科 Buccinidae	0.00	0.06	0.40	0.00
不可辨认腹足类 unidentified Gastropoda	0.07	0.14	1.00	0.01
糠虾类 Mysidacea	0.02	0.12	0.60	0.00
磷虾类 Euphausiacea	0.82	3.50	14.20	0.78
太平洋磷虾 <i>Euphausia pacifica</i>	0.82	3.50	14.20	2.77
多毛类 Polychaeta	8.48	6.488	39.20	7.43
沙蚕 Nereididae	8.33	5.96	38.20	24.61
不可辨认多毛类 unidentified polychaeta	0.15	0.52	3.00	0.09
等足类 Isopoda	0.20	0.09	0.60	0.00
平尾棒鞭水虱 <i>Cleantis planicauda</i>	0.01	0.03	0.20	0.00
日本浪漂水虱 <i>Cirolana japonensis</i>	0.14	0.03	0.20	0.00
不可辨认等足类 unidentified Isopoda	0.05	0.03	0.20	0.00
端足类 Amphipoda	1.06	10.94	19.60	2.98
独眼钩虾 <i>Monoculodes</i> sp.	0.02	0.17	1.00	0.01
绿钩虾 <i>Hyale</i> sp.	0.05	0.09	0.60	0.00
麦秆虫 <i>Caprella</i> sp.	0.11	1.85	0.20	0.02
毛掌花钩虾 <i>Melita palmata</i>	0.03	0.14	0.80	0.01
日本藻钩虾 <i>Amphithoe japonica</i>	0.03	0.09	0.40	0.00
双眼钩虾 <i>Ampelisca</i> sp.	0.13	1.13	3.00	0.17
细拟长脚蛾 <i>Parathemisto gracilipes</i>	0.00	0.06	0.20	0.00
中华螺赢蜚 <i>Corophium sinensis</i>	0.03	0.20	0.40	0.00
钩虾 <i>Gammarus</i> sp.	0.66	7.21	16.00	5.68
蛇尾类 Ophiuroidea	0.11	0.58	4.00	0.03
紫蛇尾 <i>Ophiopholis mirabilis</i>	0.00	0.03	0.20	0.00
不可辨认蛇尾 unidentified Ophiuroidea	0.10	0.55	3.80	0.11
螯类 Echiurus	0.01	0.03	0.20	0.00
单环刺螯 <i>Urechis unicinctus</i>	0.01	0.03	0.20	0.00
桡足类 Copepoda	0.00	0.06	0.40	0.00
其他 others	6.03	1.79	11.40	4.02

表 3 海州湾大泷六线鱼主要饵料类群重量百分比(W%)的季节变化
Tab. 3 Seasonal variations in the percentage weight (W%) of major prey groups in the diet of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay

饵料类群 prey group	春季 spring	夏季 summer	秋季 autumn	冬季 winter
鱼类 Pisces	8.90	1.28	7.67	17.73
虾类 Decapoda	86.20	60.00	31.99	45.42
蟹类 Crabs	0.00	24.62	4.52	4.02
头足类 Cephalopoda	0.39	0.56	11.09	3.25
双壳类 Bivalvia	0.06	0.84	0.00	0.00
腹足类 Gastropoda	0.27	0.09	0.00	0.34
多毛类 Polychaeta	1.44	7.86	38.59	5.28
端足类 Amphipoda	1.36	0.92	0.30	1.50
磷虾类 Mysidcea	0.93	1.18	0.00	0.00
糠虾类 Euphausiacea	0.00	0.04	0.00	0.00
蛇尾类 Ophiuroidea	0.03	0.18	0.00	0.00
其他 others	0.41	2.42	10.16	22.46

注: 其他包括等足类、螯类和桡足类。
Note: Others include Isopoda, Echiurus and Copepod.

增大, 体长>150 mm 时, 摄食鱼类的重量百分比最高(19.58%)。对多毛类和端足类的摄食也存在较大的变化, 体长为 50~59 mm 时, 摄食的多毛类最多(30.60%), 体长为 60~69 mm 时, 摄食端足类的重量百分比最大(13.43%)。

聚类分析将大泷六线鱼体长组分为 4 组(图 1): 第 1 组为体长 50~69 mm 的个体, 其食物组成的相似性系数为 58.07%; 第 2 组为体长 70~79 mm 的个体; 第 3 组为体长 80~129 mm 的个体, 相似性系数为 57.04%; 第 4 组为体长大于 130 mm 的个体, 相似性系数为 43.85%。第 1 组和第 4 组的相

似性系数较低, 为 36.68%, 第 2 组和第 3 组的相似性系数为 40.98%。其中, 体长 50~69 mm 的大泷六线鱼主要摄食沙蚕、海蜇虾(*Latreutes anoplonyx*)、钩虾等饵料生物; 体长 70~79 mm 的大泷六线鱼摄食大量的疣背宽额虾; 体长 80~129 mm 的大泷六线鱼除摄食一定量的疣背宽额虾外, 还摄食有疣英雄蟹、沙蚕等; 体长大于 130 mm 的大泷六线鱼主要摄食鲜明鼓虾(*Alpheus distinguendus*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)、戴氏赤虾(*Metapenaeopsis dalei*)和葛氏长臂虾(*Palaemon gravieri*)等。

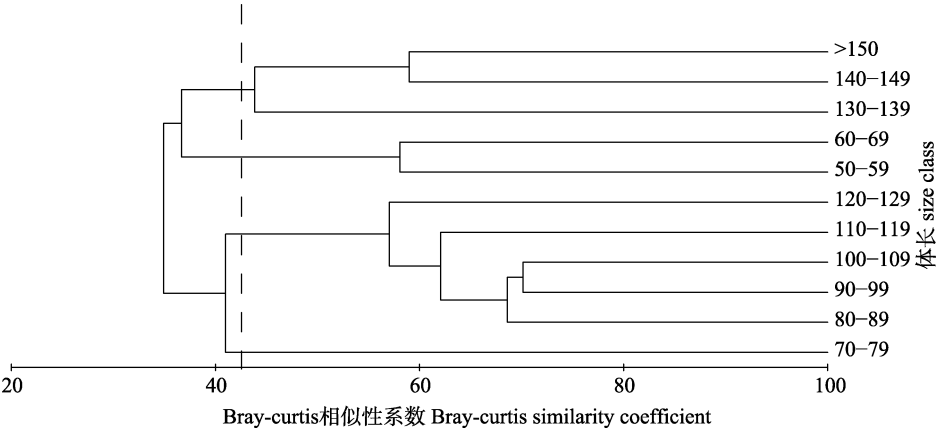


图 1 海州湾大泷六线鱼各体长组饵料组成的聚类分析
Fig. 1 Cluster analysis dendrogram of the diet of *Hexagrammos otakii* with different sizes in Haizhou Bay

表 4 海州湾大泷六线鱼主要饵料类群重量百分比(W%)随体长的变化
Tal. 4 Variations in the percentage mass (W%) of major prey groups to the diet of *Hexagrammos otakii* with different size in Haizhou Bay

饵料类群 prey group	体长组/mm size class										
	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109	110-119	120-129	130-139	140-149	>150
鱼类 Pisces	9.67	0.02	0.42	0.66	1.00	3.65	1.38	2.13	2.96	17.23	19.58
虾类 Decapoda	47.30	70.78	70.97	59.11	51.37	50.34	62.24	62.58	83.60	59.81	72.79
蟹类 Crabs	0.00	1.41	20.12	18.76	31.03	29.74	19.64	13.92	5.41	3.06	2.99
头足类 Cephalopoda	0.00	0.00	0.05	0.19	0.10	0.97	3.64	0.70	0.00	8.15	1.98
双壳类 Bivalvia	3.33	0.42	0.12	0.54	0.75	0.31	0.52	2.56	0.00	0.00	0.01
腹足类 Gastropoda	0	0.00	1.09	0.00	0.05	0.12	0.13	0.00	0.10	0.69	0.11
多毛类 Polychaeta	30.60	13.08	1.32	12.85	8.64	12.56	10.04	17.52	4.77	10.95	1.60
端足类 Amphipoda	9.09	13.43	2.35	2.40	1.95	0.55	0.45	0.06	1.92	0.10	0.94
磷虾类 Mysidcea	0.00	0.45	3.37	5.06	1.03	0.96	0.59	0.52	0.00	0.00	0.00
糠虾类 Euphausiacea	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
蛇尾类 Ophiuroidea	0.00	0.41	0.00	0.11	0.09	0.14	0.03	0.00	1.04	0.00	0.00
其他 others	0.00	0.00	0.17	0.32	3.92	0.56	1.34	0.00	0.20	0.00	0.00

注：其他包括等足类、螯类和桡足类。
Note: Others include Isopoda, Echiurus and Copepod.

2.3 摄食强度随季节和体长的变化

海州湾大泷六线鱼的空胃率($P<0.05$)和平均胃饱满指数($P<0.05$)均存在显著的季节变化。春季空胃率最高,为 16.67%,秋季次之(14.89%),夏季为 1.20%,冬季空胃个数为 0。平均胃饱满指数冬季最高(1.94%),夏季次之(1.20%),春季(0.75%)和秋季(0.73%)相差不大(图 2)。

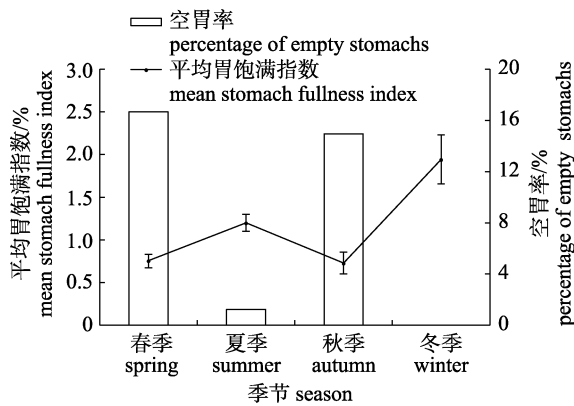


图 2 海州湾大泷六线鱼空胃率和平均胃饱满指数的季节变化

Fig. 2 Percentage of empty stomachs and mean stomach fullness index of *Hexagrammos otakii* in each season

不同体长组的空胃率($P<0.05$)和平均胃饱满指数($P<0.05$)也存在显著的变化。体长为 50~59 mm 的大泷六线鱼,空胃率最高(42.31%);体

长为 60~130 mm 时,空胃率在 0~7.35%之间波动;体长大于 130 mm 时,空胃率逐渐升高,当体长组为>150 mm 时,空胃率升高到 16.22%。胃饱满指数的变化趋势与空胃率相反,体长为 50~79 mm 时,平均胃饱满指数逐渐上升,且在 70~79 mm 时,平均胃饱满指数达到最大值(2.32%),当体长大于 80 mm 以后,平均胃饱满指数基本保持不变(0.82%~1.31%)(图 3)。

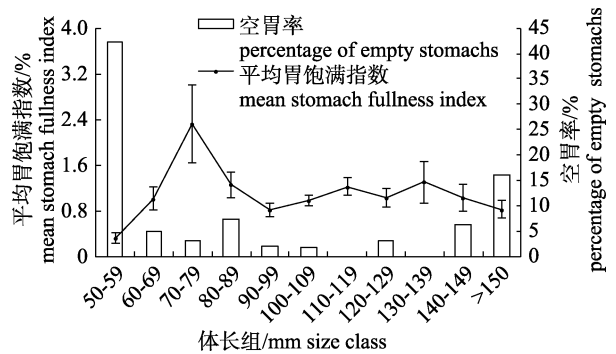


图 3 海州湾大泷六线鱼的空胃率和平均胃饱满指数的体长变化

Fig. 3 Percentage of empty stomachs and mean stomach fullness index of *Hexagrammos otakii* in each body length class

2.4 CCA 多元统计分析

CCA 排序分析结果显示,前两个排序轴共解释了食物组成与解释变量关系的 57.3%。其中第

一排序轴的特征值为 0.306, 食物组成与解释变量之间的相关系数为 0.615; 第二排序轴的特征值为 0.191, 食物组成与解释变量之间的相关系数为 0.475。Monte-Carlo 置换检验表明, 体长、水温、pH、叶绿素 a、盐度和季节对食物组成的影响显著($P < 0.05$), 因体重与体长之间具有较强的相关性, 因此剔除体重; 而水深、经度、纬度和 COD 对食物组成的影响不显著($P > 0.05$), 因此在二维排序图中, 剔除了以上解释变量。

在二维排序图中, 盐度、水温与第一排序轴的夹角最小, 说明盐度与第一排序轴正相关较强, 水温与第一排序轴的负相关性较强; 体长与第二排序轴的夹角最小, 说明体长与第二排序轴的相关性较强, 为正相关(图 4)。从矢量线段的长度可以看出, 体长对大泷六线鱼食物组成的影响最大, 其次为水温、叶绿素 a 和 pH。根据饵料生物与各季

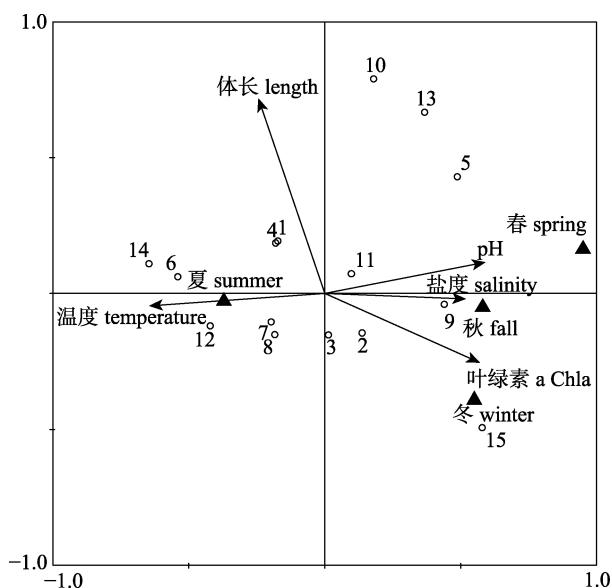


图 4 海州湾大泷六线鱼食物组成与解释变量之间关系的 CCA 排序图

1: 东方缝栖蛤; 2: 疣背宽额虾; 3: 沙蚕; 4: 鲜明鼓虾; 5: 不可辨认鱼类; 6: 小刺毛刺蟹; 7: 鲷属; 8: 太平洋磷虾; 9: 不可辨认虾类; 10: 六丝钝尾虾虎鱼; 11: 枪乌贼; 12: 毛额尖额蟹; 13: 戴氏赤虾; 14: 有疣英雄蟹; 15: 钩虾。

Fig. 4 CCA ordination diagrams of food composition of *Hexagrammos otakii* and explanatory variables

1: *Hiattella orientalis*; 2: *Latreutes planirostris*; 3: *Nereididae*; 4: *Alpheus japonicus*; 5: unidentified pisces; 6: *Pilumnus spinulus*; 7: *Callionymus* sp.; 8: *Euphausia pacifica*; 9: unidentified decapoda; 10: *Amblychaeturichthys hexanema*; 11: *Loligo* sp.; 12: *Rhynchoplax setirostris*; 13: *Metapenaeopsis dalei*; 14: *Achaeus tuberculata*; 15: *Gammarus* sp.

节的距离可知, 毛额尖额蟹(*Rhynchoplax setirostris*)与夏季的相关性最大, 钩虾与冬季的相关性最大。随着温度的增加, 大泷六线鱼摄食钩虾、虾类和鱼类等饵料生物比例逐渐减少, 而有疣英雄蟹、毛额尖额蟹和小刺毛刺蟹的比例逐渐增加。随着体长的增加, 大泷六线鱼摄食的沙蚕、小型虾类的比例逐渐减少, 而摄食的鲜明鼓虾、六丝钝尾虾虎鱼的比例逐渐增加。随着盐度的增加, 大泷六线鱼摄食蟹类的比例减少, 而虾类的比例逐渐增加。

3 讨论

3.1 食物组成

大泷六线鱼是中国沿海岩礁生境中主要的底栖生物食性鱼类^[27-28], 食物种类广泛, 但其摄食的主要饵料类群和比例随海区不同而发生一定的变化。本研究发现, 海州湾大泷六线鱼主要以虾类为食, 还摄食一定量的蟹类、多毛类和鱼类, 优势饵料生物为东方缝栖蛤、疣背宽额虾和钩虾; 以出现频率百分比^[29]计算, 底栖生物和游泳动物出现频率百分比分别为 66.25%和 24.17%, 说明海州湾大泷六线鱼主要以底栖生物为食, 对游泳动物也有一定的摄食。以往研究发现, 浙江枸杞岛、荣成俚岛和青岛海域的大泷六线鱼均主要以鱼类为食^[30-32], 而韩国镇东湾海域的大泷六线鱼主要摄食甲壳类(虾类、蟹类等)^[33], 与本研究结果相似。20 世纪 80 年代渤海大泷六线鱼^[34]主要摄食糠虾、枪乌贼和鳀, 90 年代则主要以乌贼和虾蟹为食^[35]。大泷六线鱼食物组成的变化, 反映了不同时间、海区和空间尺度下饵料生物丰度和可获得性的变化。大泷六线鱼食物组成也在一定程度上反映了生境中饵料生物的组成, 枸杞岛大泷六线鱼主要饵料生物麦秆虫(*Caprella* sp.), 在其生境中丰度较高^[32]; 韩国镇东湾大泷六线鱼食物组成的季节变化也与其海域内饵料丰度的变化有关^[33]。饵料生物分布的空间异质性, 使得在不同海域栖息的大泷六线鱼摄食饵料种类也不尽同。

3.2 食物组成随季节和体长的变化

本研究表明, 海州湾大泷六线鱼的食物组成存在明显的季节变化。大泷六线鱼主要栖息于近

岸岩礁海域,岩礁生境为小型虾蟹等游泳能力较差的饵料生物提供了良好的栖息场所^[32],为大泷六线鱼提供了良好的饵料基础。大泷六线鱼主要食物组成的季节变化与海州湾饵料生物的季节变化相一致。春季主要摄食的戴氏赤虾、葛氏长臂虾是海州湾春季虾类中的优势种,秋季摄食的枪乌贼也是头足类中的优势种^[36]。鱼类食性的季节转变现象不仅与生境中食物保障紧密相关,也受生物生理特征变化的影响。例如,在冬季,大泷六线鱼繁殖活动结束后,尽可能地摄食个体较大的饵料生物(如鱼类),以补充繁殖活动消耗的能量。

叶青^[31]和纪东平等^[30]的研究结果表明大泷六线鱼的食物组成随体长的变化而不同,本研究也得出了类似的结果。不同体长组的大泷六线鱼均摄食沙蚕和疣背宽额虾,小个体主要摄食多毛类、小型虾类,随着体长的增长,摄食蟹类和较大个体的虾类、鱼类的比例逐渐增加。导致这一现象的原因有:(1)随着鱼类体长和年龄的增加,摄食器官发育完全,大个体具有更强的捕食能力,捕食较大个体的饵料生物成功率更高;(2)生态位的改变^[37]。这一现象也符合“最佳摄食理论”,即鱼类总是尽可能地摄食个体更大的饵料生物,从而以最少的消耗获得更多的能量^[10, 38]。鱼类摄食随体长变化是一种普遍现象,大多数鱼类随着体长的增加,摄食饵料的种类或大小范围不断扩大^[39],既满足了不同发育阶段的饵料需求,也使较大个体的鱼类能够利用更大范围的食物资源,使其在食物竞争中具有更多的竞争优势^[40-43],也在一定程度上减小了不同个体之间的食物竞争,缓解了对海区饵料生物的摄食压力^[44]。

3.3 摄食强度的季节和体长变化

海州湾大泷六线鱼全年均摄食,未出现停食现象。全年的空胃率为 6.05%,平均胃饱满指数为 1.08%,摄食强度存在明显的季节和体长变化。海州湾大泷六线鱼的摄食强度表现为冬、夏季高,春、秋季较低。鱼类摄食强度的季节变化与其自身繁殖生物学的特征^[45]和鱼体代谢强度密切相关。大泷六线鱼属于冷温性鱼类^[17],黄海北部的产卵期主要在秋季(9—11 月)^[46],青岛近海产卵盛期为 11 月^[31]。秋季(9 月)在大泷六线鱼产卵期

和产卵前期,发育的性腺会占据一定的体腔空间,使其摄食强度降低^[47];产卵结束后,鱼类需要进行大量的摄食以补充能量消耗,因此冬季大泷六线鱼的摄食强度较高;春季(3 月)水温最低,大泷六线鱼受自身代谢强度较低和空间饵料生物的影响,摄食强度较低;夏季随着水温的上升,大泷六线鱼生长代谢强度增加,饵料生物丰度也有所提高,摄食强度升高。

鱼类的摄食强度在不同发育阶段也有一定的差异^[43]。本研究中,小个体的大泷六线鱼摄食强度较低,而随着体长的增长,摄食强度逐渐增大并趋于稳定。大泷六线鱼栖息于近岸岩礁生境中^[27-28],体延长呈纺锤形,这种体型有利于其在礁石间穿梭游动及捕食;口裂中等大,上颌略长于下颌,上下颌的外行齿圆锥状,适于捕食头足类和鱼类等游泳动物;具上下咽齿,适于压碎贝类、螺类等具硬壳的食物;鳃耙短小扁钝,内侧鳃耙具有一列小刺,适于滤食端足类等小个体生物^[31]。随着大泷六线鱼体长的增加,摄食器官逐渐日趋完善。口裂宽度的增加,使其可捕食的饵料生物的体长、体型也逐渐增大;同时牙齿的发育程度更加完善,使其可以摄食更多的硬壳饵料(如螺类和贝类);而游泳能力的增强,使其可以捕捉到更多游泳速度较快的饵料(如鱼类和头足类),饵料生物的多样性也随之增加。食物组成的改变使不同体长大小的大泷六线鱼胃内饵料消化时间和捕食间隔发生改变,造成不同发育程度的大泷六线鱼的摄食强度有所不同。小个体鱼类受摄食器官形态特征和消化器官发育程度的影响,同时摄食强度和频率还与食物大小和消化时间直接相关,小个体食物比大个体食物消化得更快^[43],导致摄食强度较低;而随着体长的增加,使摄食能力维持在较统一的水平^[48]。

3.4 影响大泷六线鱼摄食的因素

鱼类的个体生长发育^[42]、饵料生物的丰度^[33]、环境因子^[4, 10]、对饵料的喜好程度^[49]等都是影响鱼类摄食的因素。海州湾大泷六线鱼的食物组成主要受体长、水温、盐度、pH 和季节因素的影响。首先,鱼类个体的大小决定了其摄食饵料个体的大小,随着鱼类的生长发育,摄食饵料个体也逐

渐增大^[30, 32]。海州湾海域大泷六线鱼体长<59 mm 时, 主要摄食虾类(47.30%, 重量百分比, 下同)和多毛类(30.60%), 60~129 mm 的大泷六线鱼主要摄食虾类(50.34%~70.97%), 随着体长的增加, 摄食的蟹类也有所增加, 体长>150 mm 的大泷六线鱼除摄食大量虾类(72.79%)以外, 也摄食一定量的鱼类(19.58%)。其次, 鱼类的摄食习性也与其分布海域中饵料生物的丰度密切相关, 主要表现为饵料生物的季节更替, 而饵料生物季节更替受海水温度、盐度、pH 等水文条件的共同作用。鱼类食物组成的变化通常与饵料生物分布的空间异质性相关, 韩东燕等^[10]应用 CCA 研究胶州湾六丝钝尾虾虎鱼的摄食生态时发现, 经度、纬度对六丝钝尾虾虎鱼的食物组成有一定的影响; 薛莹等^[4]通过研究黄湖北部纹狮子鱼的食性, 发现水深、经度和纬度是影响其饵料组成的主要环境因子。本研究通过典范对应分析发现, 影响大泷六线鱼摄食的环境因子主要有温度、盐度、叶绿素 a 和 pH。其中, 水温和盐度是影响海洋生物生长、发育、繁殖和分布的重要环境因素, 水温主要表现为捕食者摄食的季节性变化^[10], 而盐度与饵料生物的生长发育有密切关系, 因此温度和盐度能够影响饵料生物的行为、分布和数量变动^[10, 50]。叶绿素 a 的浓度表征海域的初级生产力, 水体中叶绿素 a 的浓度越高, 初级生产力也越高, 相应海区的饵料丰度也较高。海水中稳定的 pH 有利于海洋生物的生长, 尤其是对利用海水中的 CO_3^{2-} 生成石灰质或钙化骨骼的钙质生物, 海水的弱碱性有利于钙质生物幼体的生存、生长^[51]。同时, 鱼类摄食还与其对饵料生物的喜好程度密切相关。海州湾大泷六线鱼的摄食虽然因季节和体长的不同而变化, 但均摄食沙蚕和疣背宽额虾, 说明大泷六线鱼摄食具有一定的选择性。鱼类的摄食选择性与其生理需求和摄食策略有关, 大泷六线鱼繁殖期过后(冬季), 需要大量摄食高能量的食物来补充消耗的能量; 部分广食性鱼类食物的大小范围随鱼体的生长而扩大, 食物大小的上限随捕食者的生长而增加, 而下限保持不变^[43]。有关大泷六线鱼摄食的选择性还需要结合海区中饵料生物的种类和数量做进一步的研究。

参考文献:

- [1] Wang G Y, Guo P F. The adaptability of ecosystem-based fisheries management (EBFM) in China[J]. Marine Environmental Science, 2014, 33(5): 792-797. [王冠钰, 郭佩芳. 基于生态系统的渔业管理方式(EBFM)在我国的适用性[J]. 海洋环境科学, 2014, 33(5): 792-797.]
- [2] Tremblay-Boyer L, Gascuel D, Watson R, et al. Modelling the effects of fishing on the biomass of the world's oceans from 1950 to 2006[J]. Marine Ecology Progress, 2011, 442: 169-185.
- [3] Zhu M G, Yang G, Zhang T, et al. Feeding habits of *Acanthogobius ommaturus* in the Yangtze Estuary[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(4): 914-923. [朱美贵, 杨刚, 张涛, 等. 长江口斑尾刺虾虎鱼的摄食习性[J]. 中国水产科学, 2016, 23(4): 914-923.]
- [4] Xue Y, Xu B D, Gao T X, et al. Preliminary study on feeding ecology of *Liparis tanakae* in north Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(5): 1066-1074. [薛莹, 徐宾铎, 高天翔, 等. 北黄海细纹狮子鱼摄食生态的初步研究[J]. 中国水产科学, 2010, 17(5): 1066-1074.]
- [5] Zhang B, Yuan W, Wang J. Feeding ecology of the dominant fish species in spring in Laoshan Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(5): 820-827. [张波, 袁伟, 王俊. 崂山湾春季鱼类群落的摄食生态及其主要种类[J]. 中国水产科学, 2015, 22(4): 820-827.]
- [6] Li G, Chen X, Lei L, et al. Distribution of hotspots of chub mackerel based on remote-sensing data in coastal waters of China[J]. International Journal of Remote Sensing, 2014, 35(11-12): 4399-4421.
- [7] Yen K W, Lu H J, Chang Y, et al. Using remote-sensing data to detect habitat suitability for yellowfin tuna in the Western and Central Pacific Ocean[J]. International Journal of Remote Sensing, 2012, 33(23): 7507-7522.
- [8] Tanaka K, Chen Y. Spatiotemporal variability of suitable habitat for American lobster (*Homarus americanus*) in long island sound[J]. Journal of Shellfish Research, 2017, 34(2): 531-543.
- [9] Ter Braak C J F. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector Technique for multivariate direct gradient analysis[J]. Ecology, 1986, 67(5): 1167-1179.
- [10] Han D Y, Xue Y, Ji Y P, et al. Feeding ecology of *Acanthogobius hexanema* in Jiaozhou Bay, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(5): 1446-1452. [韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 等. 胶州湾六丝钝尾虾虎鱼的摄食生态特征[J]. 应用生态学报, 2013, 24(5): 1446-1452.]
- [11] Wang W H, Xia D X, Gao X C, et al. Bays of China- the 4th

- Volume[M]. Beijing: China Ocean Press, 1993. [王文海, 夏东兴, 高星辰, 等. 中国海湾志-第四分册[M]. 北京: 海洋出版社, 1993.]
- [12] Guo B H, Huang Z Z, Li P Y, et al. Marine Environment in China and Its Adjacent Sea Areas[M]. Beijing: China Ocean Press, 2004. [郭炳火, 黄振宗, 李培英, 等. 中国近海及邻近海域海洋环境[M]. 北京: 海洋出版社, 2004.]
- [13] Tang F H, Shen X Q, Wang Y L. Dynamics of fisheries resources near Haizhou Bay waters[J]. Fisheries Science, 2011, 30(6): 335-341. [唐峰华, 沈新强, 王云龙. 海州湾附近海域渔业资源的动态分析[J]. 水产科学, 2011, 30(6): 335-341.]
- [14] Zhang L, Wang J W, Ren R Z, et al. Fishery resources in northern Haizhou Bay in spring[J]. Progress in Fishery Sciences, 2014, 35(5): 1-7. [张亮, 王尽文, 任荣珠, 等. 海州湾北部海域春季渔业资源的群落结构特征[J]. 渔业科学进展, 2014, 35(5): 1-7.]
- [15] Su W, Xue Y, Ren Y P. Temporal and spatial variation in taxonomic diversity of fish in Haizhou Bay: The effect of environmental factors[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(3): 624-634. [苏巍, 薛莹, 任一平. 海州湾海域鱼类分类多样性的时空变化及其与环境因子的关系[J]. 中国水产科学, 2013, 20(3): 624-634.]
- [16] Sun Y Y, Zan X X, Xu B D, et al. Growth, mortality and optimum catchable size of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay and its adjacent waters[J]. Periodical of Ocean University of China, 2014, 44(9): 46-52. [孙远远, 咎肖肖, 徐宾铎, 等. 海州湾及邻近海域大泷六线鱼的生长、死亡和最适开捕体长研究[J]. 中国海洋大学学报, 2014, 44(9): 46-52.]
- [17] Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences. Chinese Economic Animal (Marine Fish)[M]. Beijing: Science Press, 1962: 135-137. [中国科学院海洋研究所. 中国经济动物志(海产鱼类)[M]. 北京: 科学出版社, 1962: 135-137.]
- [18] Jordaan A, Chen Y, Townsend D W, et al. Identification of ecological structure and species relationships along an oceanographic gradient in the Gulf of Maine using multivariate analysis with bootstrapping[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2010, 67(4): 701-719.
- [19] State Oceanic Administration 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, 2007. [国家海洋局. 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, 2007.]
- [20] Hyslop E J. Stomach contents analysis-a review of methods and their application[J]. Journal of Fish Biology, 1980, 17: 411-429.
- [21] 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.
- [22] 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 & Ecology, 1997, 217(1): 1-18.
- [23] Clarke K R, Gorley R N. Primer v5: User Manual/Tutorial[J]. Plymouth, UK: PRIMER-E Limited, 2001.
- [24] Schafer L N, Platell M E, Valesini F J, et al. Comparisons between the influence of habitat type, season and body size on the dietary compositions of fish species in nearshore marine waters[J]. Journal of Experimental Marine Biology & Ecology, 2002, 278(1): 67-92.
- [25] Williams A, Koslow J, Terauds A, et al. Feeding ecology of five fishes from the mid-slope micronekton community off southern Tasmania, Australia[J]. Marine Biology, 2001, 139(6): 1177-1192.
- [26] Braak T, Cajo J F. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis[J]. Ecology, 1986, 67(5): 1167-1179.
- [27] Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea fish[J]. Modern Fisheries Information, 2001, 16(10): 10-19. [杨纪明. 渤海鱼类的食性和营养级研究[J]. 现代渔业信息, 2001, 16(10): 10-19.]
- [28] Zhang B, Li Z Y, Jin X S. Functional groups of fish assemblages and their major species in the Bohai Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(1): 64-72. [张波, 李忠义, 金显仕. 渤海鱼类群落功能群及其主要种类[J]. 水产学报, 2012, 36(1): 64-72.]
- [29] Zhang B, Tang Q S. Feeding habits of six species of eels in East China Sea and Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2003, 27(4): 307-314. [张波, 唐启升. 东、黄海六种鳗的食性[J]. 水产学报, 2003, 27(4): 307-314.]
- [30] Ji D P, Bian X D, Song N, et al. Feeding ecology of *Hexagrammos otakii* in Lidao Rongcheng[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(9): 1399-1409. [纪东平, 卞晓东, 宋娜, 等. 荣成俚岛大泷六线鱼摄食生态研究[J]. 水产学报, 2014, 38(9): 1399-1409.]
- [31] Ye Q. Feeding habits of greenling from coastal waters off Qingdao[J]. Transaction of Oceanology and Limnology, 1992(4): 50-55. [叶青. 青岛近海欧氏六线鱼食性的研究[J]. 海洋湖沼通报, 1992(4): 50-55.]

- [32] Wang K, Zhang S Y, Wang Z H, et al. Dietary composition and food competition of six main fish species in rocky reef habitat off Gouqi Island[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(2): 536-544. [王凯, 章守宇, 汪振华, 等. 枸杞岛岩礁生境主要鱼类的食物组成及食物竞争[J]. 应用生态学报, 2012, 23(2): 536-544.]
- [33] Kwak S N, Baek G W, Klumpp D W. Comparative feeding ecology of two sympatric greenling species, *Hexagrammos otakii* and *Hexagrammos agrammus*, in Eelgrass *Zostera marina*, Beds[J]. Environmental Biology of Fishes, 2005, 74(2): 129-140.
- [34] Deng J Y, Meng T X, Ren S M. Food webs of fishes in Bohai Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 1986, 6(4): 70-78. [邓景耀, 孟田湘, 任胜民. 渤海鱼类食物关系的初步研究[J]. 生态学报, 1986, 6(4): 70-78.]
- [35] Deng J Y, Jiang W M, Yang J M, et al. Species interaction and food web of major predatory species in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1997, 4(4): 1-7. [邓景耀, 姜卫民, 杨纪明, 等. 渤海主要生物种间关系及食物网的研究[J]. 中国水产科学, 1997, 4(4): 1-7.]
- [36] Zhang Y J. Spatial and temporal variations of macro-invertebrate community structure and diversity in Haizhou Bay and adjacent waters[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013. [张怡晶. 海州湾及邻近海域大型无脊椎动物群落结构及多样性的时空变化[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.]
- [37] Horinouchi M, Sano M. Food habits of fishes in a *Zostera marina*, bed at Aburatsubo, central Japan[J]. Ichthyological Research, 2000, 47(2): 163-173.
- [38] Gerking S D. Feeding Ecology of Fish[M]. San Diego: Academic Press, 1994.
- [39] Zhang B. Diet composition and ontogenetic variation in feeding habits of *Cleithenes herzensteini* in central Yellow Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(8): 1849-1854. [张波. 黄海中部高眼鲽的摄食及随体长的变化[J]. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1849-1854.]
- [40] Labropoulou M, Machias A, Tsimenides N, et al. Feeding habits and ontogenetic diet shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus*, Linnaeus, 1758[J]. Fisheries Research, 1997, 31(3): 257-267.
- [41] Morato T, Santos R S, Andrade J P. Feeding habits, seasonal and ontogenetic diet shift of blacktail comber, *Serranus atricauda* (Pisces: Serranidae), from the Azores, northeastern Atlantic[J]. Fisheries Research, 2000, 49(1): 51-59.
- [42] Xue Y, Jin X, Zhang B, et al. Seasonal, diel and ontogenetic variation in feeding patterns of small yellow croaker in the central Yellow Sea[J]. Journal of Fish Biology, 2005, 67(1): 33-50.
- [43] 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.]
- [44] Lin L S, Zhang H Y, Li H Y, et al. Study on seasonal variation of feeding habit of hairtail (*Trichiurus lepturus*) in the East China Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2006, 36(6): 932-936. [林龙山, 张寒野, 李惠玉, 等. 东海带鱼食性的季节变化[J]. 中国海洋大学学报, 2006, 36(6): 932-936.]
- [45] Xu D K, Jin H W, Lu Z H, et al. Preliminary study on feeding ecology of *Champsodon snyderi* in East China Sea region[J]. Marine Sciences, 2012, 36(7): 79-88. [徐开达, 金海卫, 卢占晖, 等. 东海区短鰭齿鱼摄食生态的初步研究[J]. 海洋科学, 2012, 36(7): 79-88.]
- [46] Wan R J, Jiang Y W. Studies on the ecology of eggs and larvae of Osteichthyes in the Yellow Sea[J]. Marine Fisheries Research, 1998, 19(1): 60-73. [万瑞景, 姜言伟. 黄海硬骨鱼类鱼卵、仔稚鱼及其生态调查研究[J]. 渔业科学进展, 1998, 19(1): 60-73.]
- [47] Olaso I, Rauschert M, Broyer C D. Trophic ecology of the family Artedidraconidae (Pisces: Osteichthyes) and its impact on the eastern Weddell Sea benthic system[J]. Marine Ecology Progress, 2000, 194(1-3): 143-158.
- [48] Zhang H, Zhang S M, Wang X H, et al. The primary study on the feeding ecology of Chilean jack mackerel *Trachurus murphyi* in the southeast Pacific during autumn and winter period[J]. Marine Fisheries, 2013, 35(2): 161-167. [张衡, 张胜茂, 王雪辉, 等. 东南太平洋秋冬季智利竹筴鱼摄食习性的初步分析[J]. 海洋渔业, 2013, 35(2): 161-167.]
- [49] Kim C K, Kang Y J. Stomach contents analysis of fat greenling, *Hexagrammos otakii*[J]. Journal of the Korean Fisheries Society, 1997, 30(3): 432-441.
- [50] Yin M C. Fish Ecology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995. [殷名称. 鱼类生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.]
- [51] Hu W B, Duan L Z, Chang Y Q, et al. Review on the response of marine organisms to the change of marine environmental limiting factors[J]. Hebei Fisheries, 2015(11): 71-77. [胡婉彬, 段立柱, 常亚青, 等. 海洋生物对海洋环境限制因子变化的响应[J]. 河北渔业, 2015(11): 71-77.]

Feeding ecology of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay

XU Lili¹, XUE Ying¹, XU Binduo¹, REN Yiping^{1, 2}, DOU Shuozeng³

1. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;
2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China;
3. Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Sciences of Chinese Academy of Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

Abstract: The present study investigated the feeding habits of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay and adjacent waters by analyzing the stomach contents of 531 individuals collected from March to December 2011. More than 60 prey species were investigated, with the dominant species being *Hiattella orientalis*, *Latreutes planirostris*, and *Gammarus* sp. and the main prey groups being shrimp, crabs, and bivalves. The feeding habits of *H. otakii* exhibited significant seasonal variation. Shrimp were a major prey group during all four seasons, but a large number of crabs were consumed during summer, whereas the greatest proportions of Polychaeta and Cephalopoda prey were observed during autumn. Ontogenetic variation in diet composition was also observed. For example, small *H. otakii* mainly consumed small crustaceans, whereas larger individuals mainly consumed fish and shrimp. Feeding intensity (i.e., percentage of empty stomachs and mean stomach fullness index) also exhibited seasonal variation. The greatest empty stomach percentages and mean stomach fullness indices were both observed during spring, whereas the lowest empty stomach percentages and mean stomach fullness indices were observed during winter and autumn, respectively. Canonical correspondence analysis (CCA) indicated that body length was the most important factor affecting the diet composition of *H. otakii*, followed by sea bottom temperature, local chlorophyll a, and seawater pH.

Key words: Haizhou Bay; *Hexagrammos otakii*; feeding ecology; diet composition; canonical correspondence analysis (CCA)

Corresponding author: XUE Ying. E-mail: xueying@ouc.edu.cn