

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.18163

渤海小黄鱼摄食习性

魏秀锦^{1,2}, 张波^{2,3}, 单秀娟^{2,3}, 金显仕^{2,3}, 任一平^{1,3}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;
2. 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室, 山东省渔业资源与生态环境重点实验室, 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071;
3. 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

摘要: 根据 2009 年 8 月至 2011 年 5 月 4 个航次渤海底拖网调查所获得的样品, 采用胃含物分析法、K-W 检验和聚类分析等方法, 对 38~218 mm 体长范围小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)的摄食习性及其随体长、季节的变化进行了研究, 并探讨了小黄鱼摄食随海域和年际的时空变化。结果表明: 渤海小黄鱼摄食的饵料有 40 余种, 主要以鱼类、虾类和浮游动物为食, 优势饵料种类为六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)、太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)、长额刺糠虾(*Acanthomysis longirostris*)和中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)。渤海小黄鱼在春夏秋这三个季节中, 春季的摄食强度最低, 夏季和秋季的摄食强度都较高, 不同的是夏季摄食率更高, 而秋季的摄食量更高。随着体长的增大, 渤海小黄鱼的摄食策略发生了相应的变化。从摄食强度分析, 在体长较小时, 胃饱满指数低, 小黄鱼通过高摄食率来提高摄食强度; 随着体长的增加, 通过高胃饱满指数来提高摄食强度。从摄食的饵料个体分析, 小黄鱼采取了随着体长增加摄食饵料个数减少, 饵料个体增大的摄食策略。从摄食的饵料组成分析, 小黄鱼随着体长增加发生了显著的食性转换现象: 体长小于 60 mm 属浮游动物食性; 体长 60~99 mm 时, 属混合动物食性; 体长 100~119 mm 时, 属虾食性; 体长超过 120 mm, 包括了虾/鱼食性和鱼食性。小黄鱼摄食的时空变化与环境中优势饵料生物的数量波动密切相关。

关键词: 小黄鱼; 渤海; 食物组成; 摄食强度; 时空变化; 体长变化

中图分类号: S932

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2018)06-1289-10

小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)隶属于鲈形目(Perciformes)、石首鱼科(Sciaenidae)、黄鱼属, 分布于中国的渤海、黄海和东海, 是中国近海重要的暖温性底层洄游鱼类^[1]。小黄鱼不仅是黄渤海底拖网渔业中重要的经济捕捞对象, 同时也是近海生态系统食物网结构的重要生物资源种类^[2]。捕捞和气候变化对黄渤海小黄鱼的渔获量产生了巨大的影响^[3]; 而个体所表现出的小型化、低龄化、生长加快、性成熟提前等现象导致小黄鱼渔获质量下降^[4-5]。中国研究者对小黄鱼资源评估、

生长、摄食、繁殖等方面开展了大量的研究^[4, 6-10], 为进一步开展小黄鱼的渔业管理和资源养护提供了宝贵的基础资料。

研究鱼类的摄食, 不仅可以判断其获得能量维持自身生长、发育和繁殖的行为方式, 同时能够对整个水域鱼类群体的饵料环境、摄食关系及其种群变动情况有进一步的了解。洪惠馨等^[11]和严利平等^[12]对黄海南部、东海北部小黄鱼的摄食习性进行了研究; Xue 等^[6]、郭斌等^[13]、林龙山等^[14]、张波等^[15]和王凯等^[16]对黄海中部、海州湾、长江

收稿日期: 2018-05-11; 修订日期: 2018-07-04.

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2015CB453303); 中央级公益性科研院所基本科研业务费资助项目(20603022016003); 山东省泰山学者专项.

作者简介: 魏秀锦(1993-), 女, 硕士研究生, 主要从事鱼类摄食生态学研究. E-mail: w_xj4185@126.com

通信作者: 张波, 研究员, 从事鱼类摄食生态学研究. E-mail: zhangbo@ysfri.ac.cn

口等海域小黄鱼的摄食习性进行了大量的研究,而对渤海小黄鱼摄食习性的研究仅见 20 世纪 60 年代^[17-18]。当前,在人类活动(富营养化、资源的过度开发利用等)与气候变化(全球变暖、海洋酸化等)相互叠加产生的多重压力下,渤海生态系统与 20 世纪 80 年代相比,食物网结构发生了显著的变化,小黄鱼不仅是食物网结构的重要生物资源种类,同时还替代鲢成为重要的饵料种类^[19]。因此,本研究通过研究当前渤海小黄鱼的摄食习性,及其随体长、季节和海域的变化,了解其食物组成的年际变化特征,以进一步明确其在渤海生态系统食物网中的生态地位是非常必要的。

1 材料与方法

1.1 样品收集与分析

2009 年 8 月和 10 月、2010 年 8 月、2011 年 5 月对渤海进行了 4 次大面底拖网调查,取样站位如图 1 所示。调查采用双拖网渔船,网具为专用调查网具(网口高度 6 m,网口宽度 22.6 m,网口周长 1740 目,网目 63 mm,囊网网目 20 mm),拖速 3.0 kn,定点站位拖网 1 h。共收集体长范围为 38~218 mm 的小黄鱼样品 2979 尾(表 1)。小黄

鱼进行生物学测定后,取出的消化道速冻保存。利用双筒解剖镜对胃含物进行分析,尽可能鉴定到最低分类阶元,饵料重量精确到 0.001 g。以 10 mm 为间隔,将样品划分为 13 个体长组(<60 mm、60~69 mm、70~79 mm、80~89 mm、90~99 mm、100~109 mm、110~119 mm、120~129 mm、130~139 mm、140~149 mm、150~159 mm、160~169 mm 和 >169 mm)来研究渤海小黄鱼摄食随体长的变化。

1.2 数据处理

用食物组成的重量百分比(W%)、个数百分比(N%)和出现频率(F%)来评价小黄鱼各饵料成分的重要性^[20],用空胃率、胃饱满指数来研究小黄鱼的摄食强度^[21]。计算公式如下:

重量百分比(W%) = 某饵料生物的实际重量/胃含物总重量×100

个数百分比(N%) = 某饵料生物的个数/胃含物饵料生物总个数×100

出现频率(F%) = 某饵料生物的出现次数/实胃数×100

空胃率(%) = 空胃数/总胃数×100

胃饱满指数 = 食物团的实际质量/鱼体体长×100

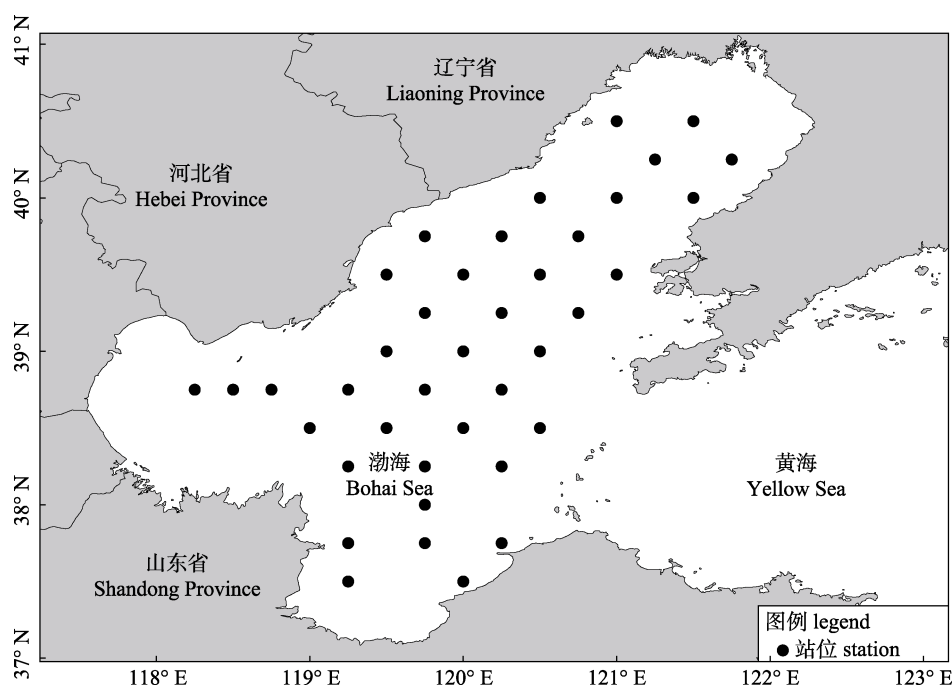


图 1 渤海取样站位图

Fig. 1 Sampling stations in the Bohai Sea

表 1 渤海小黄鱼胃含物样品的取样情况
Tab. 1 Samples of small yellow croaker
(*Larimichthys polyactis*) in the Bohai Sea

季节 season	体长范围/mm length range	平均体长/mm average length	样本量 number	摄食率/% feeding rate
春季 spring	113–170	132.53±8.45	633	15.64
夏季 summer	38–218	109.81±43.24	1632	34.87
秋季 autumn	56–201	101.03±22.13	714	26.19

摄食强度与空胃率成反比,与胃饱满指数成正比。胃含物的质量与鱼体体长之间的相关性比其与鱼体重量之间的相关性更好;而且,春季小黄鱼因生殖行为体重变化较大,用体长计算胃饱满指数可以减小这种影响^[6]。

为了研究各体长组和季节食物组成的相似性,本文使用 PRIMER 5.0 软件对小黄鱼饵料的出现频率进行聚类分析。本研究使用 SPSS 20.0 软件进行统计检验,先用 Shapiro-Wilk 方法检验样本的正态性,然后根据样本的非正态性,再使用 Kruskal-Wallis 检验平均饱满指数的变化情况,用卡平方(χ^2)检验空胃率的差异情况。

2 结果与分析

2.1 食物组成

本文共分析了 2979 尾小黄鱼胃含物样品,其中实胃 855 尾,摄食率为 28.70%。渤海小黄鱼的食物组成包括 12 类,40 余种(表 2)。从饵料重量百分比分析,鱼类为最重要的饵料类群,占比为 63.53%,其次是虾类(29.23%)、口足类(2.48%)和糠虾类(2.11%),其余种类的重量百分比均不足 1%。优势鱼类饵料为六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*)和矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*);优势饵料虾类为日本鼓虾(*Alpheus japonicus*),其次是葛氏长臂虾(*Palaemon gravieri*)和脊腹褐虾(*Crangon affinis*)。从饵料个数百分比分析,优势饵料为桡足类(27.92%)和糠虾类(19.13%)。其中桡足类主要为中华哲水蚤(*Calanus sinicus*),占比 20.89%;糠虾类以长额刺糠虾(*Acanthomysis longirostris*)为主,占比 18.82%。虾类占比为 20.17%,鱼类占比为 12.41%,磷虾类占比为 10.44%。从饵料出现频率分析,虾类为最重要的饵料类群,占比为 37.31%,其次是鱼类(26.67%)、桡足类(12.63%)、

糠虾类(11.11%)和磷虾类(5.03%),其余种类均不足 5%。总体而言,渤海小黄鱼优势饵料类群为浮游动物、虾类和鱼类;优势饵料种类为六丝钝尾虾虎鱼、矛尾虾虎鱼、日本鼓虾、太平洋磷虾、长额刺糠虾和中华哲水蚤。

2.2 摄食习性随体长的变化

统计分析表明,渤海小黄鱼不同体长组平均胃饱满指数($\chi^2=223.04$, $df=12$, $P<0.01$)和空胃率($\chi^2=82.57$, $df=12$, $P<0.01$)均存在显著差异(图 2)。当体长小于 60 mm 时,空胃率最低,为 46.92%;在 60~129 mm 体长范围内,空胃率较高;当体长超过 130 mm,空胃率随着体长的增加有下降的趋势。胃饱满指数随着体长的增加总体上呈现上升的趋势,且在 160~169 mm 的体长组内达到峰值。经检验可得,平均每个胃中的饵料重量($\chi^2=350.34$, $df=12$, $P<0.01$)和饵料个数($\chi^2=146.26$, $df=12$, $P<0.01$)均随体长的增加而发生显著的变化。随着体长的增加,每个胃中的饵料重量有明显增加的趋势,而饵料的个数呈现减少的趋势(图 3)。

各体长组食物组成的聚类分析表明,小黄鱼的摄食习性随体长增加发生了明显的变化(图 4,图 5)。根据相似性系数将小黄鱼的 13 个体长组分为 4 组,4 组间的平均相似性指数为 52.67%。体长小于 60 mm 为一组,主要摄取大量的桡足类,占比为 59.52%;摄食的磷虾类和糠虾类分别占 11.92%和 8.33%。体长 60~99 mm 的为一组,摄食的食物范围较广,主要摄食虾类和桡足类;摄食虾类呈上升趋势,而摄食桡足类的比例呈下降趋势,从 33.33%下降到 4.92%。体长小于 60 mm 和体长 60~99 mm 的这两组相似性系数为 65.24%。体长 100~119 mm 的为一组,主要摄食虾类和鱼类,其中摄食虾类的比例超过了 60%。体长超过 120 mm 的 6 个体长组为一组,尽管优势饵料种类仍然是鱼类和虾类,但摄食鱼类饵料的比例逐渐上升,甚至最终超过了摄食虾类的比例,160~169 mm 和>169 mm 两组摄食鱼类饵料的分别占 64.06%和 64.29%。100~119 mm 和体长超过 120 mm 的这两组的相似性系数是 67.95%。

表 2 渤海小黄鱼的食物组成
Tab. 2 The diet composition of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in the Bohai Sea

饵料种类 prey item	重量百分比 W%	个数百分比 N/%	出现频率 F%	饵料种类 prey item	重量百分比 W%	个数百分比 N/%	出现频率 F%
鱼类 fishes	63.53	12.41	26.67	枯瘦突眼蟹 <i>Oregonia gracilis</i>	0.04	0.05	0.12
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	16.6	3.10	6.67	口足类 Stomatopoda	2.48	2.07	4.09
矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	6.63	1.40	3.16	口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	2.48	2.07	4.09
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belengerii</i>	6.09	0.83	1.87	端足类 Amphipoda	0.14	4.19	2.69
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	5.00	0.78	1.75	细长脚蛾 <i>Parathemisto gracilipes</i>	0.01	0.41	0.47
长绵鲷 <i>Zoarces elongatus</i>	3.28	0.57	1.29	双眼钩虾 <i>Ampelisca</i> spp.	0.09	2.79	1.17
黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	2.28	0.52	1.17	麦秆虫 <i>Caprella</i> spp.	0.03	0.26	0.23
方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	1.93	0.47	1.05	钩虾 <i>Gammarus</i> spp.	0.01	0.52	0.58
细条天竺鱼 <i>Apogonichthys lineatus</i>	1.46	0.47	1.05	拟钩虾 <i>Gammaropsis</i> spp.	—	0.21	0.23
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	1.44	0.31	0.70	涟虫类 Cumacea	—	0.05	0.12
鲱鲯 <i>Callionymus beniteguri</i>	0.69	0.10	0.23	细长涟虫 <i>Iphinoe tenera</i>	—	0.05	0.12
赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	0.45	0.10	0.23	多毛类 Polychaeta	0.29	0.52	0.70
黑鳃梅童鱼 <i>Collichthys niveatus</i>	0.25	0.05	0.12	长吻沙蚕 <i>Glycera chirori</i>	0.02	0.05	0.12
刀鲚 <i>Coilia nasus</i>	0.07	0.52	0.23	齿吻沙蚕 <i>Nephtys</i> spp.	0.17	0.41	0.47
虾虎鱼 <i>Gobiidae</i> spp.	2.33	0.93	1.99	吻沙蚕 <i>Glycera</i> spp.	0.10	0.05	0.12
虾类 Decapoda	29.23	20.17	37.31	等足类 Isopoda	0.05	0.10	0.23
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	11.60	3.67	8.30	樱虾类 Sergestidae	0.88	1.60	2.81
葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i>	3.67	1.76	3.63	中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	0.83	1.60	2.81
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	3.59	1.55	3.51	刷状莹虾 <i>Lucifer penicillifer</i>	0.05	0.05	0.12
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	1.76	0.41	0.94	磷虾类 Euphausiacea	0.58	10.44	5.03
细螯虾 <i>Leptochela gracilis</i>	1.45	2.59	4.21	太平洋磷虾 <i>Euphausia pacifica</i>	0.58	10.44	5.03
中华安乐虾 <i>Eualus sinensis</i>	1.30	1.91	3.16	糠虾类 Mysidacea	2.11	19.13	11.11
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	0.64	0.16	0.35	长额刺糠虾 <i>Acanthomysis longirostris</i>	2.08	18.82	10.64
鹰爪糙对虾 <i>Trachysalambria curvirostris</i>	0.53	0.05	0.12	囊糠虾 <i>Gastrosaccus</i> sp.	0.01	0.10	0.12
伍氏螯蛄虾 <i>Upogebia wuhsienweni</i>	0.50	0.16	0.35	刺糠虾 <i>Acanthomysis</i> sp.	0.02	0.21	0.35
海蛰虾 <i>Latreutes anoplonyx</i>	0.17	0.26	0.47	桡足类 Copepoda	0.14	27.92	12.63
大螯蛄虾 <i>Upogebia major</i>	0.14	0.05	0.12	中华哲水蚤 <i>Calanus sinicus</i>	0.11	20.89	9.01
安乐虾 <i>Eualus</i> spp.	0.56	0.78	1.17	真刺唇角水蚤 <i>Labidocera euchaeta</i>	0.02	3.93	1.87
七腕虾 <i>Heptacarpus</i> spp.	0.20	0.62	0.58	小拟哲水蚤 <i>Paracalanus parvus</i>	0.01	2.33	0.94
褐虾 <i>Crangon</i> spp.	0.29	0.10	0.24	双刺唇角水蚤 <i>Labidocera bipinnata</i>	—	0.57	0.58
蟹类 Brachyura	0.57	1.40	1.40	真刺水蚤 <i>Eucalanus</i> spp.	—	0.10	0.12
泥脚隆背蟹 <i>Carcinoplax vestitus</i>	0.35	1.03	1.05	大眼剑水蚤 <i>Corycaeus</i> spp.	—	0.10	0.12
大寄居蟹 <i>Pagurus ochotensis</i>	0.15	0.05	0.12				

注：“—”表示所占比例小于 0.01.

Note: “—” indicates the ratio smaller than 0.01.

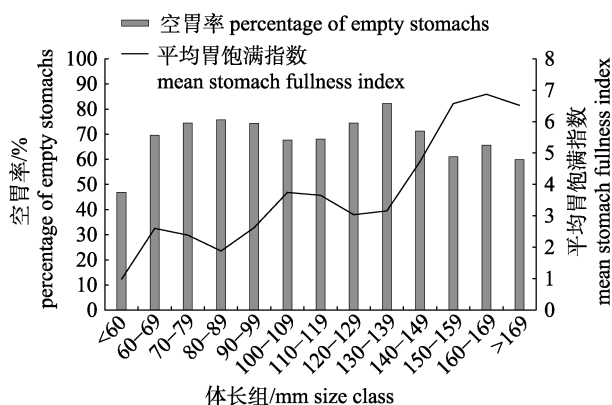


图 2 小黄鱼各体长组的平均胃饱满指数和空胃率

Fig. 2 Mean stomach fullness index and percentage of empty stomachs for each size class of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*)

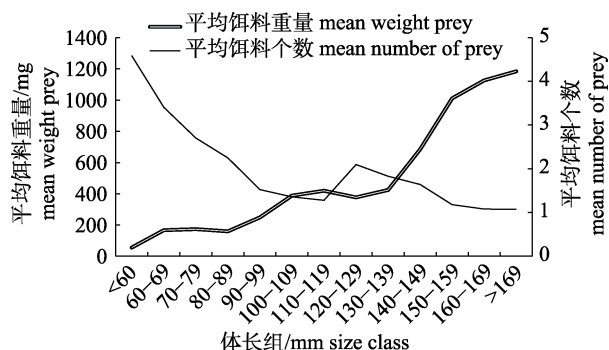


图 3 小黄鱼各体长组每个胃中平均饵料个数和重量

Fig. 3 Mean number and weight of prey per stomach for each size class of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*)

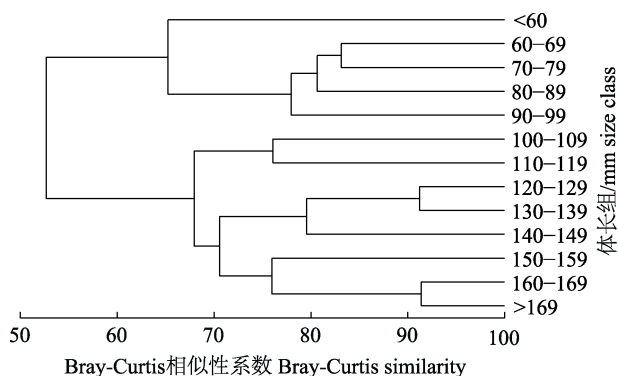


图 4 小黄鱼各个体长组食物组成的聚类分析

Fig. 4 Cluster analysis of the dietary composition of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) for each size class

2.3 摄食习性随季节的变化

渤海小黄鱼的平均胃饱满指数($\chi^2=20.86$, $P<0.01$)和空胃率($\chi^2=63.80$, $P<0.01$)具有明显的季节变化。渤海小黄鱼秋季的平均胃饱满指数最高

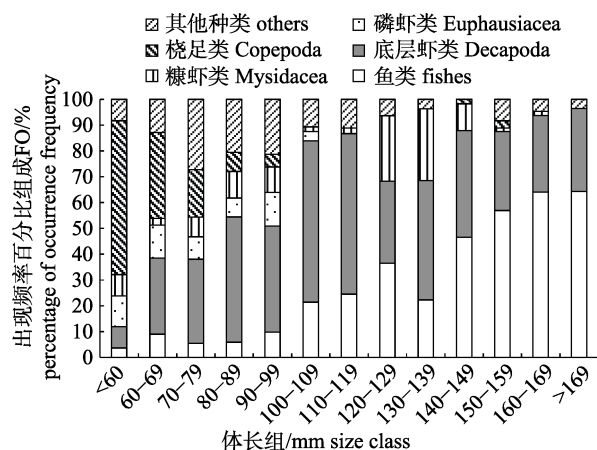


图 5 不同体长组小黄鱼的食物组成

Fig. 5 Diet composition of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) for each size class

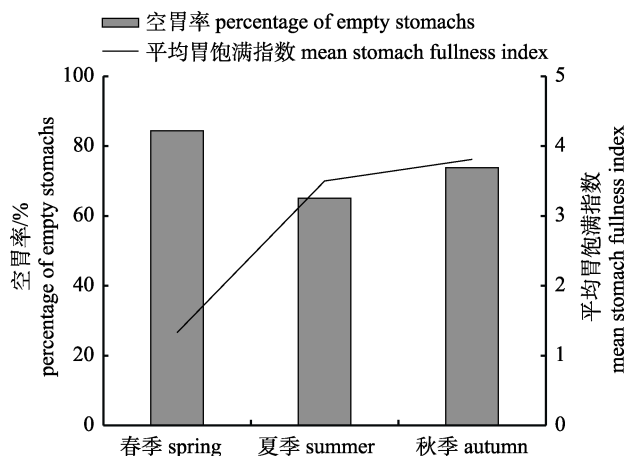


图 6 小黄鱼各个季节的空胃率和平均饱满指数

Fig. 6 Mean stomach fullness index and percentage of empty stomachs of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in each season

(3.81%), 夏季次之(3.50%), 春季最低(1.33%); 春季小黄鱼的空胃率最高(84.36%), 秋季次之(73.80%), 夏季最低(65.13%)。可见, 渤海小黄鱼在春夏秋这三个季节中, 春季的摄食强度最低。渤海小黄鱼主要饵料组成在不同季节也存在明显差异(表 3)。聚类分析将 3 个季节分为两组(图 7), 两组的相似性系数是 42.64%: 一组是春季, 主要摄食糠虾类和虾类, 优势饵料种类是长额刺糠虾和脊腹褐虾。另一组是夏季和秋季(相似性系数是 74.96%), 主要摄食鱼类和虾类; 夏季的优势饵料是六丝钝尾虾虎鱼和日本鼓虾; 秋季的优势饵料种类是细条天竺鱼、日本鼓虾和中华安乐虾。

表 3 不同季节小黄鱼的主要饵料类群
Tab. 3 Major prey groups of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in each season

饵料类别 prey group	春季 spring			夏季 summer			秋季 autumn		
	W	N	F	W	N	F	W	N	F
鱼类 fishes	—	—	—	75.29	15.06	31.46	36.08	18.63	26.20
虾类 Decapoda	56.18	8.19	31.31	19.99	18.14	32.51	55.62	48.29	55.08
磷虾类 Euphausiacea	—	—	—	0.73	15.14	6.85	0.15	3.80	2.14
糠虾类 Mysidacea	42.66	81.89	64.65	0.22	2.29	4.04	0.18	4.18	4.28
桡足类 Copepoda	—	—	—	0.19	41.56	18.80	0.02	4.94	0.53
其他类 others	1.16	9.93	7.07	3.59	7.81	12.83	7.95	20.15	12.30

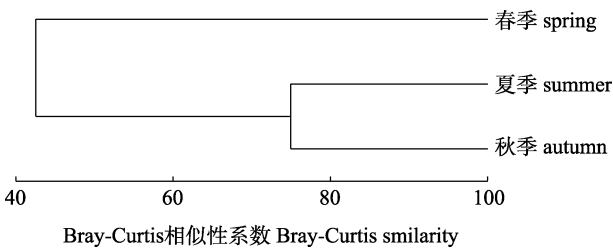


图 7 小黄鱼各个季节食物组成的聚类分析
Fig. 7 Cluster analysis of the dietary composition of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in each season

3 讨论

3.1 小黄鱼摄食习性随体长的变化

鱼类随着生长发育,摄食器官日趋完善,活动能力增强,为满足个体生长、代谢需要,摄食策略也会发生相应的变化。从摄食强度分析,像细纹狮子鱼这样摄食强度较高的鱼种,随体长的变化表现为个体较小时通过大量摄食来提高摄食强度;随着个体长大,空胃率减少,摄食量下降,个体通过高捕获食物的几率来提高摄食强度^[22]。本研究中体长 38~218 mm 的小黄鱼的摄食强度则表现为:在体长较小时,胃饱满指数低,小黄鱼通过高摄食率来提高摄食强度以保证幼鱼的存活;随着体长的增加,通过提高胃饱满指数来增强摄食强度以满足快速的生长和性腺发育。郭斌等^[13]也发现体长小于 60 mm 的小黄鱼幼鱼摄食率较高;洪惠馨等^[11]研究了<160 mm、170~220 mm、230~260 mm 和>270 mm 四组小黄鱼的摄食强度,发现胃饱满指数与体长组之间具有明显相反的关系。可见,随着体长的进一步增加,摄食强度反而下降。从摄食的饵料个体分析,渤海小黄鱼采取了随着体长增加摄食饵料个数减少,饵料个体增

大的摄食策略,这与 Xue 等^[6]对黄海中部小黄鱼的研究结果一致。

从摄食的饵料组成分析,渤海小黄鱼随体长增加食性类型发生了明显转变。按出现频率百分比组成超过 60%的饵料为主要摄食对象来划分食性类型,渤海小黄鱼体长小于 60 mm 时主要摄取桡足类、磷虾类和糠虾类,属浮游动物食性;体长 60~99 mm 时,摄食的食物范围较广,属混合动物食性;体长 100~119 mm 时,摄食虾类的比例超过了 60%,属虾食性;体长超过 120 mm,优势饵料种类为鱼类和虾类,包括了虾/鱼食性和鱼食性。林景祺^[17]的研究也表明小黄鱼在 60 mm 时摄食习性从浮游动物食性转变为混合动物食性。白雪娥^[18]对渤海小黄鱼仔、幼鱼(4~120 mm)摄食习性的研究表明体长 4~7 mm 的仔鱼阶段主要摄食原生动物,随后 8~50 mm 的稚鱼和幼鱼阶段主要摄食浮游动物。不同海区小黄鱼摄食随体长增加而发生转变的现象略有差异。20~110 mm 海州湾的小黄鱼在体长达到 80 mm 由浮游动物食性转变为混合动物食性,超过 90 mm 后转变为虾食性^[13];80~178 mm 黄海中部的小黄鱼在 109 mm 时由浮游动物食性转变为虾/鱼食性^[6];62~185 mm 长江口的小黄鱼在 109 mm 时由虾食性转变为混合动物食性鱼类^[15]。小黄鱼这种食性转换既能满足不同阶段生长发育的营养需求,又可以缓和它们对饵料资源的竞争^[23]。

体长差异在鱼类群落功能群研究中是一个非常 重要的影响因素,不同体长的同种鱼可以归属不同的功能群。张波等^[24]将小黄鱼分为幼鱼和成鱼来研究渤海鱼类的功能群组成,分别将它们归

为浮游动物食性功能群和虾/鱼食性功能群;而根据本研究结果,小黄鱼功能群的划分可以更详细一些,生态系统中功能群的组成也会不同。由此可见,详细地研究鱼类摄食随体长的变化是非常重要的和必要的。

3.2 小黄鱼摄食习性的时间变化特征

根据时间尺度的长短,鱼类摄食习性随时间的变化包括昼夜变化、周年变化、季节变化和年际变化。本研究主要探讨了渤海小黄鱼摄食习性随季节的变化和年际的变化。本研究所采集的渤海小黄鱼春季样品集中在产卵期(5月),结果表明在春夏秋这3个季节中,春季的空胃率最高,平均胃饱满指数最低,所以摄食强度最低,这主要是其处于产卵期的原因。渤海小黄鱼在夏季和秋季的摄食强度都较高,不同的是产卵期过后的夏季,摄食率更高以满足产卵的能量消耗和幼鱼的快速生长;而秋季的摄食量更高以满足储备能量越冬的需求。林景棋^[17]将小黄鱼的摄食强度分为四个时期:产卵前的索饵期、产卵期、索饵期和越冬期,并发现产卵前期的摄食强度大大提高,越冬期摄食强度降低。但洪惠馨等^[11]发现一年中小黄鱼的摄食强度出现两次高峰,最高峰在冬季,次高峰在夏、秋季,并认为摄食强度的季节变化与水温很有关系;Xue等^[6]发现产卵前期的小黄鱼摄食强度降低,认为与其性腺发育相关。可见,小黄鱼摄食强度的季节变化,特别是产卵前期和越冬期,仍需进一步研究,尽量能逐月采样。小黄鱼不同季节饵料组成分析表明春季小黄鱼的优势饵料种类是长额刺糠虾和脊腹褐虾,在夏季主要饵料种类是六丝钝尾虾虎鱼和日本鼓虾,在秋季主要饵料种类是日本鼓虾、中华安乐虾和细条天竺鱼。鱼类摄食习性的季节变化一方面伴随着自身生理发育需求的变化,另一方面也与栖息水域中饵料生物的季节变化密切相关,而食物组成的季节变化也反映了栖息水域中饵料生物的季节变化。

长时间序列的跟踪研究海洋生态系统中重要鱼种的摄食对了解其食物和营养状况,以及生态系统的饵料供应都非常重要。单秀娟等^[9]研究发现黄海中南部小黄鱼在1985—2010年间食物组成发生了显著的变化,1985—1986年小黄鱼食物

以鳀(重量百分比为45.18%)为主,其次是小型底栖虾类;2000—2010年小黄鱼食物以太平洋磷虾为主,其次是细螯虾和脊腹褐虾,食物中鳀仅占4.67%~10.64%。在渤海,1958—1959年主要摄食中国毛虾、脊腹褐虾、日本鼓虾、口虾蛄和虾虎鱼^[17];1982—1983年主要摄食六丝钝尾虾虎鱼、日本鼓虾和糠虾^[25];1992—1993年,由于渤海中鳀的自身资源量的增加,加之其他大中型肉食性鱼类的资源量锐减,与20世纪80年代相比小黄鱼摄食鳀的比例大幅度增大^[26]。目前,渤海鱼类组成发生了显著变化,鱼类群体以小型化、经济价值低的虾虎鱼类占主导地位^[27]。在本研究中,渤海小黄鱼主要摄食六丝钝尾虾虎鱼、日本鼓虾、太平洋磷虾、中华哲水蚤和长额刺糠虾,与栖息环境中饵料生物的变动相吻合。可见,鱼类饵料组成随时间的变化一方面受水域生态系统中种间关系的影响,另一方面也与环境中的优势饵料生物的数量波动密切相关,这在中国黄海生态系统中的重要鱼种,如高眼鲱(*Cleithenes herzensteini*)、蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)、大头鳕(*Gadus macrocephalus*)、细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)和黄鮟鱇(*Lophius litulon*)也有类似的现象^[28-29]。

3.3 小黄鱼摄食习性随海区的变化

本研究共分析了渤海2979尾小黄鱼胃含物样品,摄食率仅为28.70%,摄食率显著低于黄海中南部小黄鱼47.66%^[6]和长江口小黄鱼43.71%^[15]。洪惠馨等^[11]发现1961年黄海南部海区的小黄鱼胃饱满指数比东海北部海区高一倍,主要是由黄海南部鱼群摄食较多的鱼类引起的。而本研究中的渤海小黄鱼摄食鱼类饵料的比例也高于黄海和长江口小黄鱼摄食鱼类的比例,因此渤海小黄鱼较低的摄食率是否会影响其生长还需要进一步研究。从饵料组成分析,渤海小黄鱼摄食的饵料范围较广,主要是以鱼类、虾类和浮游动物为食,优势饵料种类为六丝钝尾虾虎鱼、矛尾虾虎鱼、日本鼓虾、太平洋磷虾、长额刺糠虾和中华哲水蚤。对比东黄海近年对小黄鱼摄食习性的研究结果表明各海区小黄鱼均是广食性鱼类,但优势饵料种类存在一些差异。黄海北部的优势饵料为脊腹褐虾、玉筋鱼、鳀、太平洋磷虾和细长脚蚶^[17];黄

海中部小黄鱼摄食的优势饵料为太平洋磷、脊腹褐虾、细螯虾和赤鼻棱鳀^[6]；长江口及其毗邻海域小黄鱼摄食的优势饵料为太平洋磷虾、中国毛虾、细螯虾和七星底灯鱼，还摄食一定比例的头足类^[15]；黄海南部和东海北部小黄鱼摄食的鱼类以七星底灯鱼、尖牙鲈和发光鲷为主，也摄食一定比例的头足类^[12]。不同海区小黄鱼食物组成的差异可以反映不同栖息水域饵料生物组成的差异。另一方面，广食性的小黄鱼更能适应饵料条件的变化，选择栖息水域内资源量多、喜食的种类作为主要摄食对象，以获取更多的能量来维持其生长和发育^[14]。李建生等^[30]研究了夏秋季黄海南部、东海北部小黄鱼与浮游动物的数量分布关系就发现小黄鱼的主要分布区与浮游动物的高密度分布区存在较好的对应关系。

参考文献：

- [1] Zheng Y J, Chen X Z, Cheng J H. Biological Resources and Environment of the East China Sea Shelf[M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2003. [郑元甲, 陈雪忠, 程家骅. 东海大陆架生物资源与环境[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2003.]
- [2] Zhang B, Tang Q S. Study on trophic level of important resources species at high trophic levels in the Bohai Sea, Yellow Sea and East China Sea[J]. Advances in Marine Science, 2004, 22(4): 393-404. [张波, 唐启升. 渤、黄、东海高营养层次重要生物资源种类的营养级研究[J]. 海洋科学进展, 2004, 22(4): 393-404.]
- [3] Liu X X, Wang J, Xu B D, et al. Impacts of fishing and climate change on catches of small yellow croaker in the Yellow Sea and the Bohai Sea[J]. Journal of Ocean University of China, 2017, 47(8): 58-64. [刘笑笑, 王晶, 徐宾铎, 等. 捕捞压力和气候变化对黄渤海小黄鱼渔获量的影响[J]. 中国海洋大学学报, 2017, 47(8): 58-64.]
- [4] Jin X S. Ecology and population dynamics of small yellow croaker (*Pseudosciaena polyactis* bleeker) in the Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1996, 3(1): 32-46. [金显仕. 黄海小黄鱼生态和种群动态的研究[J]. 中国水产科学, 1996, 3(1): 32-46.]
- [5] Jin X S, Tang Q S. The structure, distribution and variation of the fishery resources in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1998, 5(3): 18-24. [金显仕, 唐启升. 渤海渔业资源结构、数量分布及其变化[J]. 中国水产科学, 1998, 5(3): 18-24.]
- [6] 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.
- [7] Zeng L, Jin X S, Li F G, et al. Fecundity and its variations of small yellow croaker (*Pseudosciaena polyactis*) in the Bohai Sea[J]. Marine Sciences, 2005, 29(5): 80-83. [曾玲, 金显仕, 李富国, 等. 渤海小黄鱼生殖力及其变化[J]. 海洋科学, 2005, 29(5): 80-83.]
- [8] Guo X P, Jin X S, Dai F Q. Growth variations of small yellow croaker (*Pseudosciaena polyactis* Bleeker) in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(2): 243-249. [郭旭鹏, 金显仕, 戴芳群. 渤海小黄鱼生长特征的变化[J]. 中国水产科学, 2006, 13(2): 243-249.]
- [9] Shan X J, Li Z L, Dai F Q, et al. Seasonal and annual variation in biological characteristics of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* in the central and southern Yellow Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32(6): 7-16. [单秀娟, 李忠炉, 戴芳群, 等. 黄海中南部小黄鱼种群生物学特征的季节变化和年际变化[J]. 渔业科学进展, 2011, 32(6): 7-16.]
- [10] Guan L S, Shan X J, Jin X S, et al. The effects of diel vertical movements on the catchability of small yellow croaker in the middle and south Yellow Sea[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2018, 40(2): 53-60. [关丽莎, 单秀娟, 金显仕, 等. 昼夜垂直移动对黄海中南部小黄鱼可捕系数的影响[J]. 海洋学报, 2018, 40(2): 53-60.]
- [11] Hong H X, Qin Y Q, Chen L F, et al. Preliminary Study on feeding habit of small yellow croaker in southern Yellow Sea and northern East China Sea[C]//Series of Marine Fishery Resources of China. Beijing: Agriculture Press, 1962: 45-57. [洪惠馨, 秦忆芹, 陈莲芳, 等. 黄海南部、东海北部小黄鱼摄食习性的初步研究[C]//海洋渔业资源论文选集. 北京: 农业出版社, 1962: 45-57.]
- [12] Yan L P, Li J S, Shen D G, et al. Variations in diet composition and feeding intensity of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* Bleeker in the southern Yellow Sea and northern East China Sea[J]. Marine Fisheries, 2006, 28(2): 117-123. [严利平, 李建生, 沈德刚, 等. 黄海南部、东海北部小黄鱼饵料组成和摄食强度的变化[J]. 海洋渔业, 2006, 28(2): 117-123.]
- [13] Guo B, Zhang B, Jin X S. Diet composition and ontogenetic variation in feeding habits of juvenile small yellow croaker *Pseudosciaena polyactis* Bleeker in the Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(2): 289-297. [郭斌, 张波, 金显仕. 黄海海州湾小黄鱼幼鱼的食性及其随

- 体长的变化[J]. 中国水产科学, 2010, 17(2): 289-297.]
- [14] Lin L S. Study on feeding habit and trophic level of redlip croaker in Changjiang estuary[J]. Marine Fisheries, 2007, 29(1): 44-48. [林龙山. 长江口近海小黄鱼食性及营养级分析[J]. 海洋渔业, 2007, 29(1): 44-48.]
- [15] Zhang B, Jin X S, Dai F Q. Feeding habits of the two sciaenid fishes near the Changjiang estuary[J]. Current Zoology, 2008, 54(2): 209-217. [张波, 金显仕, 戴芳群. 长江口两种重要石首鱼类的摄食习性[J]. 动物学报, 2008, 54(2): 209-217.]
- [16] Wang K, Zhang S Y, Wang Z H, et al. Feeding habits of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* off ma'an archipelago[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2012, 36(6): 1188-1192. [王凯, 章守宇, 汪振华, 等. 马鞍列岛海域小黄鱼的食性[J]. 水生生物学报, 2012, 36(6): 1188-1192.]
- [17] Lin J Q. Study on the feeding habits and feeding condition of young and adult small yellow croaker *Pseudosciaena polyactis*[C]//Series of Marine Fishery Resources of China. Beijing: Agriculture Press, 1962: 34-43. [林景祺. 小黄鱼幼鱼和成鱼的摄食习性及其摄食条件的研究[C]//海洋渔业资源论文选集. 北京: 农业出版社, 1962: 34-43.]
- [18] Bai X E. The feeding habits of young small yellow croaker *Pseudosciaena polyactis* in the Bohai Sea[C]//Chinese Experts Office of the West Pacific Fishery Committee ed. Proceedings of the Eighth Plenary Session of the West Pacific Fishery Committee. Beijing: Science Press, 1966: 18-30. [白雪娥. 渤海小黄鱼(*Pseudosciaena polyactis*)仔幼鱼的摄食习性[C]//太平洋西部渔业研究委员会中国委员专家办公室编. 太平洋西部渔业研究委员会第八次会议论文集. 北京: 科学出版社, 1966: 18-30.]
- [19] Zhang B. Feeding ecology of fishes in the Bohai Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2018, 39(3): 1-12. [张波. 渤海鱼类食物关系[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(3): 1-12.]
- [20] Hyslop E J. Stomach contents analysis a review of methods and their application[J]. Journal of Fish Biology, 1980, 17(4): 411-429.
- [21] Letourneur Y, Galzin R, Harmelin-Vivien M. Temporal variations in the diet of the damselfish *Stegastes nigricans*, (Lacepède) on a Réunion fringing reef[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1997, 217: 1-18.
- [22] Zhang B, Jin X S, Dai F Q. Feeding habits and their variation of seasnail(*Liparis tanakae*) in the central and southern Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(8): 1199-1207. [张波, 金显仕, 戴芳群. 黄海中南部细纹狮子鱼的摄食习性及其变化[J]. 水产学报, 2011, 35(8): 1199-1207.]
- [23] Grossman G D. Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilization in the Bay goby (Pisces:Gobiidae)[J]. Oecologia, 1980, 47(2): 233-238.
- [24] 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.]
- [25] Deng J Y, Meng T X, Ren S M. Food web of fishes in Bohai Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 1986, 6(4): 356-364. [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): 356-364.]
- [26] 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.]
- [27] Li Z Y, Wu Q, Shan X J, et al. Interannual variation in fish community structure in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(2): 403-413. [李忠义, 吴强, 单秀娟, 等. 渤海鱼类群落结构的年际变化[J]. 中国水产科学, 2017, 24(2): 403-413.]
- [28] Zhang B. Diet composition and ontogenetic variation in feeding habits of *Cleithenes herzensteini* central Yellow Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(8): 1849-1854. [张波. 黄海中南部高眼鲱的摄食及随体长的变化. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1849-1854.]
- [29] Jin X, Zhang B, Xue Y. The response of the diets of four carnivorous fishes to variations in the Yellow Sea ecosystem[J]. Deep-Sea Research II, 2010, 57(11-12): 996-1000.
- [30] Li J S, Yan L P, Li H Y, et al. On the relationship between quantity distribution of small yellow croaker (*Larimichthys polyctis* Bleeker) and zooplankton in Southern Yellow Sea and the Northern East China Sea in summer and autumn[J]. Marine Fisheries, 2007, 29(1): 31-37. [李建生, 严利平, 李惠玉, 等. 黄海南部、东海北部夏秋季小黄鱼数量分布与浮游动物的关系[J]. 海洋渔业, 2007, 29(1): 31-37.]

Feeding habits of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* in the Bohai Sea

WEI Xiujin^{1,2}, ZHANG Bo^{2,3}, SHAN Xiujuan^{2,3}, JIN Xianshi^{2,3}, REN Yiping^{1,3}

1. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;
2. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture; Shandong Provincial Key Laboratory of Fishery Resources and Eco-Environment, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China

Abstract: Based on four bottom trawl surveys conducted in the Bohai Sea from August 2009 to May 2011, 2979 stomach samples of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* with body lengths of 38–218 mm were collected. Stomach contents analysis, the Kruskal-Wallis test and the cluster analysis were used to study their feeding habits and ontogenetic, temporal and spatial variations. The results indicated that small yellow croaker fed on more than 40 prey species. *Amblychaeturichthys hexanema*, *Alpheus japonicus*, *Euphausia pacifica*, *Acanthomysis longirostris* and *Calanus sinicus* were the dominant prey item. With the increase of fish size, there is a corresponding change in the feeding strategy of the Bohai Sea small yellow croaker. According to the feeding intensity, as indicated by the percentage of empty stomachs (PES) and mean stomach fullness index (MSFI), MSFI was low at the smaller fish size, resulting in the small yellow croaker increasing the feeding intensity as observed by the low PES. With the increase of fish size, the feeding intensity was enhanced by increasing MSFI. According to the prey items, the mean number of prey per fish decreased significantly with the increased fish size, while the mean weight of prey items per fish increased. According to diet compositions, the feeding habits of small yellow croaker had significant ontogenetic variations. Small yellow croaker less than 60 mm in body length mainly fed on the zooplanktivores copepoda, euphausiacea and mysidacea. At 60–99 mm long, it mainly fed on demersal shrimps and copepoda. The frequency of demersal shrimps in the food increased gradually with the increasing fish size, whereas the frequency of copepod decreased. Thus, fish with a 60–99 mm body length belonged to the generalist predators group. At 100–119 mm long, it belonged to shrimp predators group, mainly feeding on demersal shrimps at a frequency of more than 60%, and fish. It still mainly fed on demersal shrimps and fish at greater than 120 mm in body length with the frequency of fish in the food increasing gradually, and ultimately more than the frequency of demersal shrimps (beyond 60%). Thus, fish greater than 120 mm long included shrimp/fish predators and piscivores. The feeding intensity varied significantly across seasons. The feeding intensity of spring was lowest and the feeding intensity of summer and autumn were higher. The difference in the feeding rate was higher (PES was lower) in summer and the feeding amount (MSFI) was higher in autumn. Seasonal variations were also discovered in diet composition. *Acanthomysis longirostris* and *Crangon affinis* were the dominant preys in spring, *Amblychaeturichthys hexanema* and *Alpheus japonicus* were the dominant preys in summer, whereas *Alpheus japonicus* was the dominant prey in autumn. By analyzing historical data, we found that the feeding habits of small yellow croaker in the Bohai Sea were closely related to the composition and abundance of dominant prey organisms. The temporal and spatial variations in the feeding habits of small yellow croaker is closely related to the fluctuation of dominant prey species in the environment.

Key words: *Larimichthys polyactis*; the Bohai Sea; diet composition; feeding intensity; temporal and spatial variation; ontogenetic variation

Corresponding author: ZHANG Bo. E-mail: zhangbo@ysfri.ac.cn