

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.18386

长江口青草沙水库刀鲚食性转变

李丽^{1, 2, 3, 4}, 杜蓉^{1, 2, 3}, 刘其根^{1, 2, 3}, 方淑波⁴, 陈丽平^{1, 2, 3}, 孙诗卉^{1, 2, 3}, 胡忠军^{1, 2, 3}

1. 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心, 上海海洋大学, 上海 201306;
2. 上海海洋大学农业农村部鱼类营养与环境生态研究中心, 上海海洋大学, 上海 201306;
3. 上海水产养殖工程技术研究中心, 上海海洋大学, 上海 201306;
4. 上海海洋大学海洋生态与环境学院, 上海 201306

摘要:采用胃内含物法并结合碳氮稳定同位素分析,探讨长江口青草沙水库刀鲚(*Coilia nasus*)食物组成及其食性转变。基于胃内含物数据的聚类分析表明,刀鲚食物重量百分比(W%)在小个体(<99 mm)、中等个体(100~150 mm)和大个体(>150 mm)间两两差异显著;出现率(F%)和相对重要性指数百分比(IRI%)大个体与其他2个体长组差异显著,后两者无显著差异;数量百分比(N%)各体长组间均无显著差异。以上4种指数综合显示,小个体和大个体刀鲚分别主要摄食浮游动物和虾鱼类,中等大小个体刀鲚主要摄食浮游动物(F%、N%和IRI%占优势)和鱼类(W%占优势);碳氮双稳定同位素混合模型亦表明,虾类和鱼类对大个体刀鲚有较大的食物贡献率。刀鲚的 $\delta^{15}\text{N}$ 随体长线性增加, $\delta^{13}\text{C}$ 与体长呈二次多项函数关系,大个体的 $\delta^{15}\text{N}[(15.18\pm0.79)\text{\%}]$ 和营养级(TL: 3.63±0.23)显著高于中等个体的 $\delta^{15}\text{N}[(13.87\pm0.68)\text{\%}]$ 和TL (3.26±0.20) ($P<0.01$), $\delta^{13}\text{C}$ 差异不显著($P>0.05$)。胃内含物法结合稳定同位素分析表明,刀鲚在生长发育中发生了食性转变,转变前后分别以水层和底层生物为主要食物来源,推测其作为优势种对该水库底层和水层食物网的营养耦合起着重要作用。

关键词: 刀鲚; 食性转变; 胃内含物分析; 稳定同位素分析; 青草沙水库

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)04-0765-09

食物关系是水域生态系统结构和功能的基本纽带,是鱼类生态学研究的基础内容。早期学者采用胃内含物法研究鱼类食性,为水域生态学理论和应用研究积累了丰富的基础资料^[1-3]。随着科学技术的发展,食性研究的新技术和方法如稳定同位素法、分子生物学法以及脂肪酸法被逐渐提出,稳定同位素技术被广泛应用。由于各种技术和方法各有优势和不足,许多学者建议结合两种或两种以上的方法研究鱼类的食性^[4-7]。

鱼类食性具高度可塑性,同一种鱼类的食性会因水域和季节不同而异^[8-11],在个体发育中也会发生食性转变^[12-16]。刀鲚(*Coilia nasus*)及其同物异名^[17]为长江中下游湖泊如洞庭湖、鄱阳湖、

巢湖、太湖鱼类群落的优势种。目前,在洄游生殖^[18]、遗传进化^[19]及渔业资源^[20]等方面对刀鲚进行了较多的研究,一些学者分别采用胃内含物法和稳定同位素法对其食性、食性转变、摄食策略、营养级和食物来源及其季节变化进行了一些报道^[10-11, 13, 21-24],但采用两种方法同时研究该鱼的食性鲜见报道^[25]。

青草沙水库为上海市一座新建的水源地水库,位于长江口江心部位,由于其水质优良、无污染和水量丰富等特征使其成为上海市难得的优良水源地,自建成以来,实施了鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)生物操纵技术以降低水华暴发的潜在风险^[26]。刀鲚为青草沙水库

收稿日期: 2018-12-13; 修订日期: 2019-01-21.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0506003); 上海市科委重大项目专项(08DZ1203101, 08DZ1203102).

作者简介: 李丽(1992-), 女, 硕士研究生, 主要从事水域生态学研究. E-mail: 13122966876@163.com

通信作者: 胡忠军, 副教授, 主要从事渔业生态学研究. E-mail: zjhu@shou.edu.cn

鱼类群落的优势种，在该水库生态系统的结构和功能中可能起到重要作用。本研究应用胃内含物分析并结合稳定同位素技术研究了青草沙水库刀鲚食性及其个体发育过程中的食性转变规律，以期为同类水库水质管理提供基础资料和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

青草沙水库($31^{\circ}24'N\sim31^{\circ}29'N$ 、 $121^{\circ}29'E\sim121^{\circ}43'E$)总面积约 67.20 km^2 ，年均径流总量为 $4.90\times10^{11}\text{ m}^3$ ，最大有效库容 $5.53\times10^8\text{ m}^3$ ，年均气温约 10°C ，年降雨量约 600 mm 。

1.2 样品采集与处理

2011年5月、8月和11月及2012年3月使用刺网在青草沙水库的S2、S4、S6、S8、S10等5个站点(图1)采集刀鲚样品，按体长组[I 级($66\sim98\text{ mm}$ ，小刀鲚)、II 级($99\sim150\text{ mm}$ ，中等大

小刀鲚)和 III 级($151\sim289\text{ mm}$ ，大刀鲚)]分类，然后根据体长级别对不同站点的刀鲚进行抽样，放入低温保温箱带回实验室。

在实验室，测量刀鲚体长和体重、解剖摘取胃样，放入10%的福尔马林溶液中保存。共收集316个胃样本，其中有效样本数(253个)占80.06%，刀鲚平均体长为 135.5 mm ($64.0\sim289.0\text{ mm}$)，按叶佳林等^[22]进行食物种类鉴定、计数及称重。同时，采集水样和刀鲚潜在食物来源(悬浮物、浮游植物、浮游动物、底栖动物、沉积物、虾类和鱼类等)用于碳氮稳定同位素测定。同位素样品均在 60°C 的烘箱中干燥至恒重，然后用石英研钵将其磨成粉末，所有样本均贮存于实验室 -20°C 冷冻冰箱用于稳定同位素测试分析^[27-28]。将所有经初步处理后的生物及沉积物样本送至上海交通大学分析测试中心，使用元素分析同位素质谱联用仪(Vario EL III/Isoprime)进行碳氮稳定同位素测试与分析。

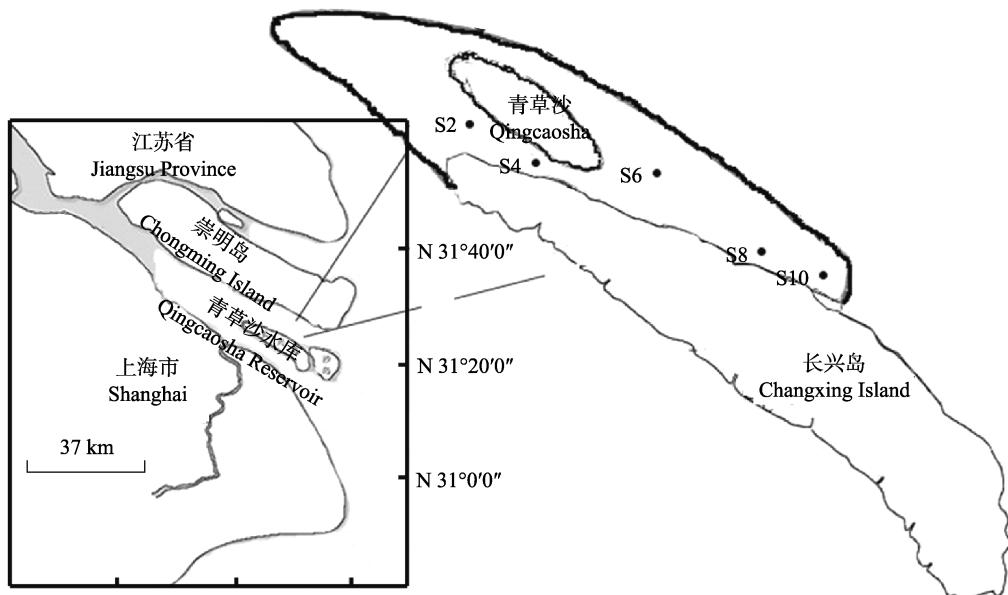


图 1 青草沙水库鱼类调查采样点分布图
Fig. 1 The sampling stations in Qingcaosha Reservoir

1.3 数据分析方法

刀鲚胃内含物中各种食物类群的重要性分析采用出现频率($F\%$)、个体数百分比($N\%$)、重量百分比($W\%$)、相对重要性指数(IRI)和相对重要性指数组百分比(IRI%)5种指数来描述^[8, 29-30]，计算公式如下：(1)出现频率($F\%$)=某食物成分出现次数/各

食物成分出现总次数 $\times 100\%$ ；(2)个体数百分比($N\%$)=某食物成分的个体数/食物团中食物成分的总个体数 $\times 100\%$ ；(3)重量百分比($W\%$)=某食物成分的重量/食物团的总重量 $\times 100\%$ ；(4)相对重要性指数(IRI)= $(W+N)\times F\times 10^4$ ；(5)相对重要性指数组百分比($IRI\%$)= $IRI_i/\sum IRI\times 100\%$ 。式中， IRI_i 为第*i*种食

物的相对重要性指数, ΣIRI 为所有食物的相对重要性指数之和。

碳氮稳定同位素测定结果用以下公式计算: $\delta R = (X_{\text{sample}} - X_{\text{standard}}) / X_{\text{standard}} \times 1000$, 其中 R 代表 C 或 N, X_{sample} 和 X_{standard} 分别表示样品和标准物质中的 ^{13}C 或 ^{15}N 。碳氮稳定同位素的分析精度均为绝对标准误差小于 1‰。采用以下公式计算营养级(TL), $TL = (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / \Delta \delta^{15}\text{N}$ 。式中 $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 表示渔获生物的氮同位素比值, $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 为基准生物的氮同位素比值, $\Delta \delta^{15}\text{N}$ 为一个营养级的氮稳定同位素富集度, 平均值为 3.4‰^[33], 所选择的基准生物是短纹蛤(*Periglypta petechialis*)。

在 STATISTICA 6.0 软件中, 采用组平均聚类法对不同体长组刀鲚胃内含物食物组成进行聚类分析, 以探讨不同体长组刀鲚食性差异性。其中, 以 $d=1-r$ (r 为 Pearson 相关系数)作为相异性指标, 将 $d=0.3$ 作为存在显著差异的依据。使用 SPSS19.0 软件进行刀鲚 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 和体长(BL)之间的线性和曲线拟合, 以探讨 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 之间的关系以及它们随体长的变化规律。使用 R 语言 SIAR 软件包和碳氮稳定同位素数据估算刀鲚潜在食物资源(浮游动物、多毛类、摇纹、虾类和鱼类)对刀鲚的食物贡献率。

2 结果与分析

2.1 青草沙水库刀鲚食物组成

刀鲚胃内含物镜检结果表明, 共鉴定饵料生物 19 小类(8 大类), 包括多毛类、枝角类、桡足类、端足类、等足类、虾类、鱼类及线虫组成(表 1)。

2.1.1 不同体长组食物组成 I 级体长组(66~98 mm)主要摄食桡足类和枝角类, 前者的 $F\%$ 、 $N\%$ 、 $W\%$ 和 $IRI\%$ 均在 52.57%~67.73% 之间, 后者的各指数在 28.10%~36.95% 之间, 另外还摄食一些线虫, 但在胃内含物中未发现虾类和鱼类(表 1)。

从 $F\%$ 、 $N\%$ 和 $IRI\%$ 来看, II 级体长组(99~150 mm)刀鲚仍主要摄食桡足类(3 个指标分别为 49.48%、53.81% 和 55.32%)和枝角类(3 个指标分别为 33.88%、35.90% 和 31.44%), 但与 I 级体长组比较, II 级体长组胃内含物中桡足类的 $F\%$ 、 $N\%$ 和 $IRI\%$ 和枝角类的 $F\%$ 和 $N\%$ 均有所下降, 下降

幅度在 2.8%~18.3% 之间, 枝角类的 $IRI\%$ 稍有上升(上升幅度 7.70%), 但两者的 $W\%$ (桡足类: 3.05%, 枝角类: 1.43%)急剧下降, 枝角类下降了 94.91%、桡足类下降了 95.58%。II 级体长组刀鲚开始摄食鱼类和虾类, 在其胃内含物中, 鱼类 $F\%$ 、 $N\%$ 和 $IRI\%$ 和虾类 $F\%$ 、 $N\%$ 、 $W\%$ 和 $IRI\%$ 在 0.12%~6.16% 之间波动, 但鱼类 $W\%$ 急剧增加到了 89.08%, 虾类也增加到了 5.85%(表 1)。

从 III 级体长组刀鲚内含物食物数量组成来看, 枝角类和桡足类的 $N\%$ 仍然最高(约 29%), 比 II 级体长组的均有较大幅度的下降(枝角类下降 20.31%、桡足类下降 46.39%)。从 $F\%$ 、 $W\%$ 和 $IRI\%$ 来看, III 级体长组刀鲚主要摄食鱼类和虾类, 饵料鱼类的 $F\%$ 、 $W\%$ 和 $IRI\%$ 分别为 23.08%、39.71%、18.06%, 饵料虾类分别为 51.05%、60.17% 和 72.01% (表 1)。

2.1.2 不同体长组食性差异性检验 以 $N\%$ 数据进行的聚类分析显示, I 级、II 级和 III 级体长组刀鲚的食物数量组成无显著差异, 均主要摄食更多数量的枝角类和桡足类。以 $F\%$ 和 $IRI\%$ 数据进行的聚类分析表明, I 级和 II 级体长组的食物组成类似, 而与 III 级体长组的食物组成存在显著差异, I 级和 II 级体长组的桡足类和枝角类的 $F\%$ 和 $IRI\%$ 占优势, III 级体长组以鱼类和虾类的 $F\%$ 和 $IRI\%$ 居高。以 $W\%$ 数据进行的聚类结果显示, 食物重量组成 3 个体长组间两两差异显著, I 级体长组以桡足类和枝角类占优, II 级体长组以鱼类占绝对优势, III 级体长组以虾类占优、其次为鱼类(图 2 和表 1)。

2.2 刀鲚营养级和碳氮稳定同位素及其与体长的关系

同位素样品刀鲚的体长为 (199.6 ± 51.9) mm (101.9 ~ 281.6 mm), $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的平均值分别为 $(-22.78 \pm 0.68)\text{\textperthousand}$ 、 $(-24.12\text{\textperthousand} \sim -21.37\text{\textperthousand})$, 以及 $(14.94 \pm 0.92)\text{\textperthousand}$ 、 $(12.75\text{\textperthousand} \sim 16.29\text{\textperthousand})$, 刀鲚营养级水平为 3.57 ± 0.27 (2.93 ~ 3.97)(图 3)。

$\delta^{15}\text{N}$ 和营养级(TL)随着体长的增加而呈线性增加($\delta^{15}\text{N} = 0.0113 \times \text{BL} + 12.676$, $TL = 0.0033 \times \text{BL} + 2.905$, $F = 25.316$, $R^2 = 0.413$, $P < 0.001$, $df = 37$)。 $\delta^{13}\text{C}$ 与体长呈二次多项式函数关系($\delta^{13}\text{C} = 0.0002 \times \text{BL}^2 + 0.063 \times \text{BL} - 28.150$, $F = 17.998$, $R^2 = 0.507$, $P < 0.001$, $df = 37$),

即随着体长的增加先增加后下降。 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 不呈现任何函数关系, 也无显著相关性($r=-0.191$, $P=0.252$, $n=38$) (图 3)。大刀鲚的 $\delta^{15}\text{N}$ [$(15.18\pm0.79)\%$]和 TL(3.63 ± 0.23 , $n=31$)分别显著大于中等

大小刀鲚 $\delta^{15}\text{N}$ [$(13.87\pm0.68)\%$]和 TL(3.26 ± 0.20 , $n=7$), $\delta^{15}\text{N}$ 和 TL 统计值相同($Z=3.333$, $P=0.001<0.01$), $\delta^{13}\text{C}$ 两者间差异接近显著水平[大个体: $(-22.69\pm0.68)\%$; 中等大小个体: $(-23.14\pm0.65)\%$;

表 1 青草沙水库不同体长组刀鲚的食物组成

Tab. 1 The diet composition of different body length classes of *Coilia nasus* from Qingcaosha Reservoir

食物组成 food composition	体长组 I (66~98 mm) class I				体长组 II (99~150 mm) class II				体长组 III (151~289 mm) class III			
	F%	N%	W%	IRI%	F%	N%	W%	IRI%	F%	N%	W%	IRI%
多毛纲 Nereididae spp.	0	0	0	0	0.21	0.04	0.40	< 0.01	0	0	0	0
枝角类 Cladocerans	36.09	36.95	28.10	29.02	33.88	35.90	1.43	31.44	8.4	28.61	< 0.01	5.00
长额象鼻溞 <i>Bosmina longirostris</i>	17.53	27.02	22.59	25.37	17.89	28.61	1.11	28.57	4.90	26.08	< 0.01	4.82
透明溞 <i>Daphnia hyalina</i>	10.31	4.39	3.67	2.42	8.42	3.89	0.15	1.83	2.10	2.03	< 0.01	0.16
短尾秀体溞 <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	2.06	0.46	0.39	0.05	1.68	0.40	0.02	0.04	0.70	0.25	< 0.01	0.01
枝角类 (未定种) Cladocerans (unidentified)	6.19	5.08	1.45	1.18	5.89	3.00	0.15	1.00	0.70	0.25	< 0.01	0.01
桡足类 Copepoda	52.57	56.12	69.01	67.73	49.48	53.81	3.05	55.32	12.60	28.85	< 0.01	4.21
剑水蚤 Cyclopidae	22.68	31.18	39.09	46.50	22.53	31.01	1.80	39.72	4.90	15.44	< 0.01	2.86
汤匙华哲水蚤 <i>Sinocalanus dorrii</i>	15.46	17.09	21.43	17.38	14.95	15.42	0.90	13.11	2.80	8.35	< 0.01	0.88
湖泊美丽猛水蚤 <i>Nitocra lacustris</i>	4.12	3.23	2.70	0.71	5.47	3.73	0.14	1.14	1.40	2.53	< 0.01	0.13
桡足类 (未定种) Copepoda (unidentified)	10.31	4.62	5.79	3.13	6.53	3.65	0.21	1.35	3.50	2.53	< 0.01	0.33
端足类 Amphipoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0.70	0.25	0.08	0.01
日本旋卷螺羸蜚 <i>Corophium volutator</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.70	0.25	0.08	0.01
等足类 Isopoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0.70	0.25	0.05	0.01
全颚水虱科 Holognathidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0.70	0.25	0.05	0.01
虾类 Decapoda	0	0	0	0	0.63	0.12	5.85	0.20	51.05	23.03	60.17	72.01
日本沼虾 <i>Macrobrachium nipponensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	11.89	6.58	19.84	11.87
秀丽白虾 <i>Exopalaemon modestus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	6.29	2.78	7.55	2.46
虾(未定种) Decapoda (unidentified)	0	0	0	0	0.63	0.12	5.85	0.10	32.87	13.67	32.78	57.68
鱼类 fish	0	0	0	0	2.73	0.52	89.08	6.16	23.08	13.66	39.71	18.06
子陵柄虾虎鱼 <i>Ctenogobius giurinus</i>	0	0	0	0	1.89	0.36	51.82	5.31	11.19	8.86	21.86	12.99
刀鲚(幼鱼) <i>Coilia nasus</i> (juvenile)	0	0	0	0	0.42	0.08	29.56	0.67	6.99	2.78	12.10	3.93
太湖新银鱼 <i>Neosalanx taihuensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.70	0.25	0.44	0.02
其他鱼类 other fish	0	0	0	0	0.42	0.08	7.70	0.18	4.20	1.77	5.31	1.12
线虫 Nematoda	11.34	6.93	2.90	3.25	13.05	9.62	0.19	6.87	3.50	5.32	0	0.70

注: F%、N%、W% 和 IRI% 分别代表出现频率、数量百分比、重量百分比和相对重要性指数百分比。

Note: F%, N%, W% and IRI% denote occurrence rate, numerical percentage, gravimetric percentage, and percent index of relative importance, respectively.

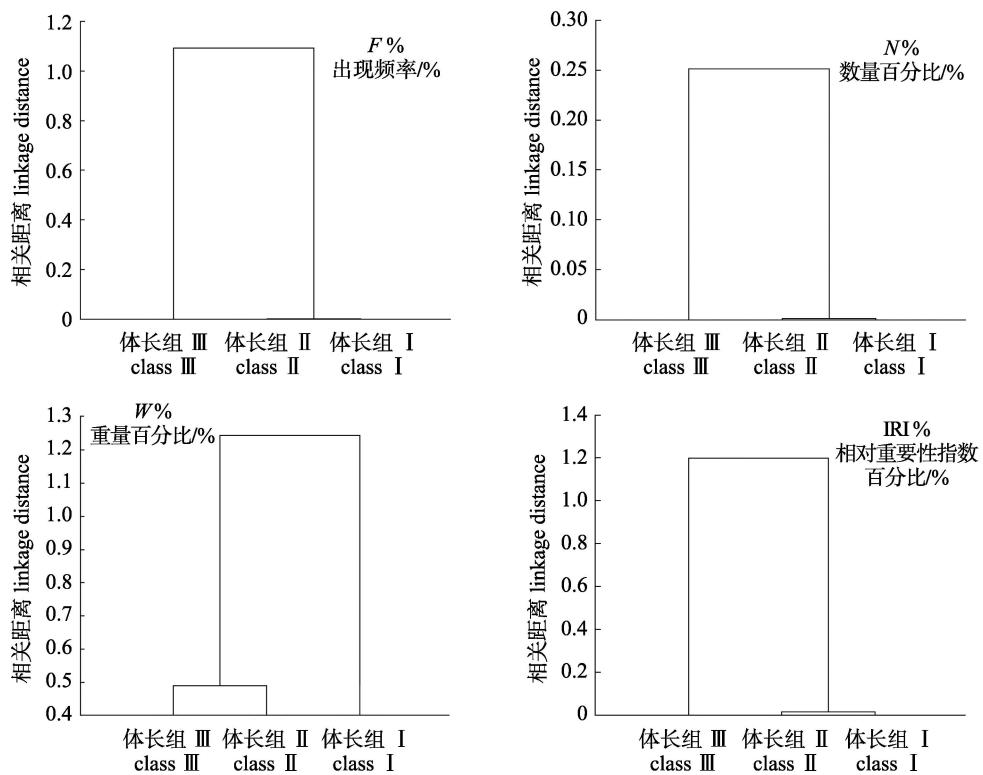
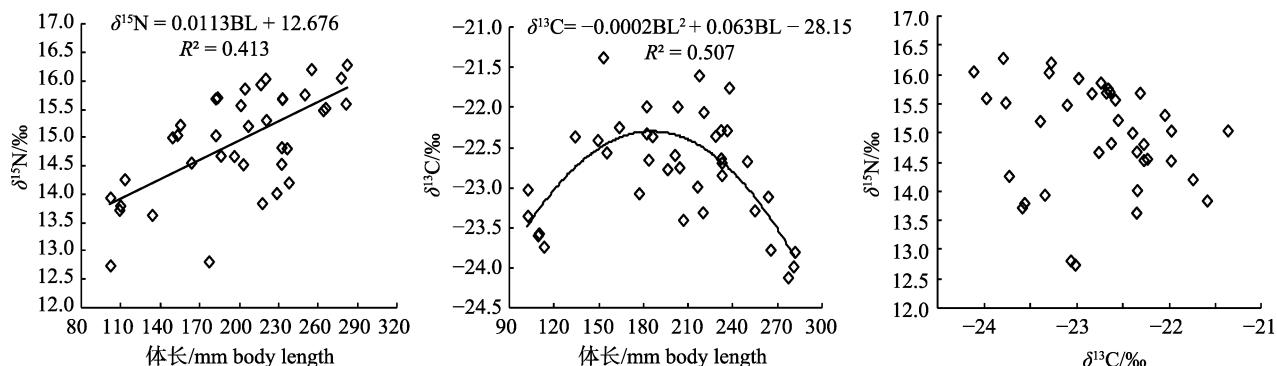


图2 青草沙水库不同体长组刀鲚食物组成的聚类分析

Fig. 2 Dendrogram of dietary composition of three body length classes of *Coilia nasus* in Qingcaosha Reservoir图3 刀鲚 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 和体长(BL)之间的关系Fig. 3 Relationships between $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and body length (BL) of *Coilia nasus* $Z=1.676, P=0.094>0.05$ 。

2.3 饵料生物对刀鲚食物贡献率估计

SIAR 分析结果表明, 虾类是大刀鲚(>150 mm)最主要的食物资源, 平均贡献率为 36.58% (22.89%~50.27%); 其次为鱼类(平均贡献率: 30.55%, 波动范围: 10.75%~49.25%), 再次是多毛类(16.68%, 1.02%~32.03%)和浮游动物(11.69%, 0.72%~21.24%), 摆纹幼虫(4.50%, 0%~9.75%)对刀鲚的贡献率最低(图 4)。

3 讨论

3.1 刀鲚随个体发育发生食性转变及其影响因素

不少研究表明, 鱼类在个体发育的某个阶段发生食性转变, 如蒙古鮰(*Culter mongolicus*)在体长约 200 mm、尼斯湖河鳟(*Salmo trutta*)达到 125 g 湿重(体长约 225 mm)时发生食性转变^[15, 31]。本研究内含物数据聚类分析表明, 小型和中等大小刀鲚食物资源的出现率($F\%$)和相对重要性指数

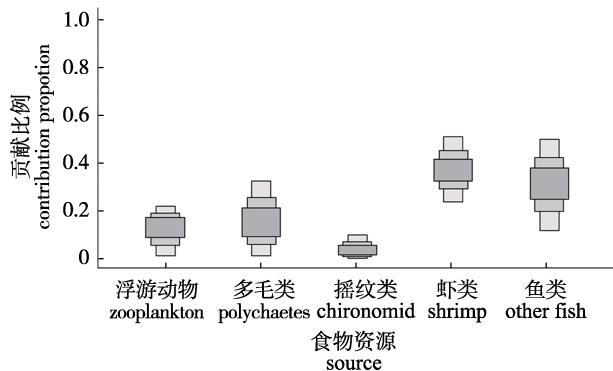


图 4 潜在饵料生物对青草沙水库体长大于 150 mm 刀鲚的食物贡献率估计

Fig. 4 Estimation of dietary contribution of potential food sources to *Coilia nasus* with body length more than 150 mm

(IRI%)与大刀鲚的均差异显著, 食物资源的重量组成($W\%$)在小刀鲚、中等大小及大刀鲚间两两差异显著。 $F\%$ 代表种群尺度的食物习性, $N\%$ 重点提供摄食行为的信息, $W\%$ 反映食物的营养价值, IRI%利用以上 3 种指数综合反映捕食者的摄食情况^[10, 32]。小刀鲚摄食的浮游动物以上 4 个指数都较高, 而鱼虾类未出现, 说明该体长范围的刀鲚主要摄食浮游动物, 大刀鲚胃内含物鱼虾类的 $F\%$ 、 $W\%$ 和 IRI% 较高, 且其食谱中浮游动物的这 3 个指数均很低, 说明该体长范围刀鲚主要摄食鱼类和虾类。中等大小刀鲚开始摄食鱼虾类, 尽管其 $W\%$ 较高, 但出现率很低, 可能意味着这个体长范围是食性发生转变的过渡阶段, 在体长 150 mm 左右完成食性转变。本研究结果与周德勇^[25]的镜检和 Xu 等^[13]的碳氮稳定同位素结果类似, 分别表明太湖梅鲚(*Coilia ectenes*)在全长为 160 mm、巢湖湖鲚(*Coilia ectenes taihuensis*)在体长 130 mm 左右发生食性转变, 如小湖鲚(<130 mm)为浮游动物食性、大湖鲚(>130 mm)为鱼食性。本研究稳定同位素研究结果表明, 青草沙水库刀鲚 $\delta^{15}\text{N}$ 随体长增加而增加, 且大个体的 $\delta^{15}\text{N}$ 显著高于中等大小个体, 这与巢湖湖鲚和太湖梅鲚结果类似, 且能提示鱼类食性转变的体长临界值^[13, 25]; 同时, 利用 SIAR 模型估算, 虾类和鱼类对大刀鲚的食物贡献率达到了 67.13%。因此, 本研究的 $\delta^{15}\text{N}$ 结果可以给镜检结果以佐证。

不同类型栖息地食物的可获得性和捕食风险存在差异, 鱼类在个体发育过程中需要更换栖息

地, 摄食策略随之发生改变进而导致食性转变^[12]。巢湖湖鲚和太湖梅鲚的 $\delta^{13}\text{C}$ 在食性转变前后存在显著差异^[13, 25], 与发育过程中的栖息地改变有关, 小湖鲚更多地依赖水层碳源而大湖鲚更多地利用底层碳源^[13]。青草沙水库刀鲚在食性转变前后 $\delta^{13}\text{C}$ 差异不显著, 但接近显著水平, 这一方面可能与体长<150 mm 刀鲚样本数少有关, 增加小个体样本数若能检测出显著差异, 则可预示其伴随个体发育的食性转变可能与栖息地改变有关; 另一方面, 有学者研究表明, 食性转变并不一定伴随着栖息地转变和 $\delta^{13}\text{C}$ 的显著变化, 如尼斯湖河鳟在成年阶段 $\delta^{15}\text{N}$ 发生了显著变化, 食性亦发生转变, 但 $\delta^{13}\text{C}$ 未表现出显著差异性^[12]。

3.2 稳定同位素技术与胃内含物法的结合能更全面揭示刀鲚食性

$W\%$ 反映动物食物的营养价值^[10], 稳定同位素反映动物消化吸收整合到肌肉组织的食物信息^[34]。本研究结果显示, 虽然胃内含物法在较大程度上高估了虾类对大刀鲚的营养贡献, 但两者都表明鱼类和虾类是它们的主要食物。相对稳定同位素 SIAR 模拟结果, 胃内含物法低估了多毛类和浮游动物对大刀鲚的营养贡献。以上差异可能与两种方法反映动物食性信息方面存在差异或不足有关。胃内含物法反映动物短时间尺度(小时或者天)的摄食习性, 胃中相对容易消化吸收的那些饵料生物的食物贡献率特别容易被低估^[5], 而稳定同位素能对动物较长时间尺度内(数月到几年)的食性进行推断^[6]。除此之外, 胃内含物法耗时费力, 研究人员需要具备较为深厚的分类技能; 而稳定同位素技术不能为动物摄食对象提供直接证据和较为详细的食物清单。很多学者建议, 稳定同位素法应结合内含物法一起使用, 以更全面地揭示动物的食性和营养级水平及食物网的物质和能量传递^[4, 6]。

3.3 刀鲚食性转变可加强水层和底层生态系统功能的耦合

本研究结果和前人研究表明, 刀鲚主要摄食浮游动物、小型鱼类或/和虾类^[10, 28, 35]。在青草沙水库刀鲚为优势种^[36-37], 本研究 SIAR 模拟结果显示, 底栖动物类群对体长>150 mm 刀鲚的食性

贡献接近 58%，胃内含物 W% 显示底栖动物对其贡献高于 72%，浮游动物为体长<100 mm 刀鲚主要的食物来源；在巢湖底层饵料生物资源对大型湖鲚的食物贡献高达 71%^[13]，表明该优势物种在巢湖和青草沙水库的水层和底层生态系统的功能耦合中起着较大的作用^[13]。

参考文献:

- [1] Li K Y, Wang C Z, Liu Z W, et al. Diurnal feeding rhythm and daily food consumption of big mouth buffalo *Ictiobus cyprinellus* fingerlings[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2006, 21(3): 290-293. [李宽意, 王春忠, 刘正文, 等. 大口胭脂鱼鱼种的摄食节律和日摄食率[J]. 大连水产学院学报, 2006, 21(3): 290-293.]
- [2] Jiang R J, Zhou Y D, Xue L J, et al. Feeding habits of *Trachurus japonicus* in the East China Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(7): 2015-2024. [蒋日进, 周永东, 薛利建, 等. 东海竹荚鱼的食性[J]. 应用生态学报, 2013, 24(7): 2015-2024.]
- [3] Ji W W, Jang Y Z, Ruan W, et al. Stable isotope analysis on the feeding character of representative fishes during spring in central and northern East China Sea and south Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2013, 35(4): 415-422. [纪炜炜, 姜亚洲, 阮雯, 等. 基于稳定同位素方法分析东海中北部及黄海南部春季主要鱼类的食性特征[J]. 海洋渔业, 2013, 35(4): 415-422.]
- [4] Rybczynski S M, Walters D M, Fritz K M, et al. Comparing trophic position of stream fishes using stable isotope and gut contents analyses[J]. Ecology of Freshwater Fish, 2008, 17(2): 199-206.
- [5] Polito M J, Trivelpiece W Z, Karnovsky N J, et al. Integrating stomach content and stable isotope analyses to quantify the diets of Pygoscelid penguins[J]. PLoS ONE, 2011, 6(10): e26642.
- [6] Vinson M R, Budy P. Sources of variability and comparability between salmonid stomach contents and isotopic analyses: Study design lessons and recommendations[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2011, 68(1): 137-151.
- [7] Bosley K L, Miller T W, Brodeur R D, et al. Feeding ecology of juvenile rockfishes off Oregon and Washington based on stomach content and stable isotope analyses[J]. Marine Biology, 2014, 161(10): 2381-2393.
- [8] Dou S Z, Yang J M. Feeding habit and seasonal variation in food content of *Cynoglossus semilaevi*[J]. Acta Ecologica Sinica, 1992, 12(4): 368-376. [窦硕增, 杨纪明. 渤海南部半滑舌鳎的食性及摄食的季节性变化[J]. 生态学报, 1992, 12(4): 368-376.]
- [9] Yuan G, Ru H J, Liu X Q. Feeding habits of *Pelteobagrus nitidus* in Lake Dongting[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2011, 35(2): 270-275. [袁刚, 茹辉军, 刘学勤. 洞庭湖光泽黄颡鱼食性研究[J]. 水生生物学报, 2011, 35(2): 270-275.]
- [10] Fan Y C, Liu Q G, Hu Z J, et al. Diet of *Coilia nasus* in Dianshan Lake of Shanghai, China[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2015, 24(6): 847-854. [凡迎春, 刘其根, 胡忠军, 等. 上海淀山湖刀鲚食性研究[J]. 上海海洋大学学报, 2015, 24(6): 847-854.]
- [11] Sha Y C, Su G H, Zhang P Y, et al. Diverse dietary strategy of lake anchovy *Coilia ectenes taihuensis* in lakes with different trophic status[J]. Journal of Ichthyology, 2015, 55(6): 866-873.
- [12] Grey J. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen[J]. Ecology of Freshwater Fish, 2001, 10(3): 168-176.
- [13] Xu J, Zhang M, Xie P. Size-related shifts in reliance on benthic and pelagic food webs by lake anchovy[J]. Ecoscience, 2007, 14(2): 170-177.
- [14] Eloranta A P, Kahlainen K K, Jones R I. Seasonal and ontogenetic shifts in the diet of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a subarctic lake[J]. Journal of Fish Biology, 2010, 77(1): 80-97.
- [15] Li B, Wang Z J, Jin L, et al. Study on diet shift of *Erythrolter mongolicus mongolicus* with stable isotope technology[J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(9): 1419-1425. [李斌, 王志坚, 金丽, 等. 蒙古鲌食性转变的稳定同位素研究[J]. 水产学报, 2011, 35(9): 1419-1425.]
- [16] Yasuno N, Fujimoto Y, Shimada T, et al. Ontogenetic dietary shifts of largemouth bass do not increase trophic position in a shallow eutrophic lake in Japan[J]. International Journal of Limnology, 2016, 52(7): 355-364.
- [17] Zhou X D, Yang J Q, Tang W Q, et al. Species validities analyses of Chinese *Coilia* fishes based on mtDNA COI barcoding[J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2010, 35(4): 819-826. [周晓接, 杨金权, 唐文乔, 等. 基于线粒体 COI 基因 DNA 条形码的中国鲚属物种有效性分析[J]. 动物分类学报, 2010, 35(4): 819-826.]
- [18] Guan W B, Chen H H, Ding H T, et al. Reproductive characteristics and conditions of an adromous *Coilia ectenes* (Engraulidae) in Yangtze Estuary[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(1): 73-81. [管卫兵, 陈辉辉, 丁华腾, 等. 长江口刀鲚洄游群体生殖特征和条件状况研究[J]. 海洋渔业, 2010, 32(1): 73-81.]
- [19] Li X Q, Liu F, Leng C M, et al. Genetic structure and diffusion of population of *Coilia ectenes taihuensis* in Lake Nansi

- inferred from the mitochondrial control region[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2015, 27(4): 686-692. [李秀启, 刘峰, 冷春梅, 等. 基于线粒体 DNA 控制区的南四湖湖鲚(*Coilia ectenes taihuensis*)群体遗传结构和种群扩散[J]. 湖泊科学, 2015, 27(4): 686-692.]
- [20] Wang S, Fang C L, Zhou H M, et al. Changes in the fishing season and daily catch of *Coilia ectenes* in Poyang Lake[J]. *Journal of Hydroecology*, 2017, 38(6): 82-87. [王生, 方春林, 周辉明, 等. 鄱阳湖刀鲚的渔汛特征及渔获物分析[J]. 水生态学杂志, 2017, 38(6): 82-87.]
- [21] Liu E S, Bao C H, Wu L K, et al. Comparison of food composition and analysis on mutual effects between *Neosalanx tangkahkeii taihuensis* Chen and *Coilia ectenes taihuensis* Yen et Lin in Lake Taihu[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2007, 19(1): 103-110. [刘恩生, 鲍传和, 吴林坤, 等. 太湖新银鱼、鲚鱼的食性比较及相互影响分析[J]. 湖泊科学, 2007, 19(1): 103-110.]
- [22] Ye J L, Liu Z W, Wang W M. Comparative study on the feeding habits of *Coilia ectenes* and *Hyporhamphus intermedius* in the Meiliang Bay of Lake Taihuy[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2007, 19(2): 218-222. [叶佳林, 刘正文, 王卫民. 太湖梅梁湾刀鲚与间下鱥食性的比较[J]. 湖泊科学, 2007, 19(2): 218-222.]
- [23] Bao C H, Liu E S, Wu C J, et al. Preliminary analysis of diet composition of *Coilia ectenes* and changes of its catches in Lake Chaohu[J]. *Freshwater Fisheries*, 2008, 38(6): 19-22. [鲍传和, 刘恩生, 伍昌俊, 等. 巢湖刀鲚食物组成及渔获量变化的初步分析[J]. 淡水渔业, 2008, 38(6): 19-22.]
- [24] Xu G C, Xu P, Gu R B, et al. Feeding habits and growth characteristics of pond-cultured *Coilia nasus* fingerlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(9): 2014-2018. [徐钢春, 徐跑, 顾若波, 等. 池养刀鲚(*Coilia nasus*)鱼种的摄食与生长[J]. 生态学杂志, 2011, 30(9): 2014-2018.]
- [25] Zhou D Y. Feeding habits studies of *Coilia ectenes* in Taihu Lake: Stomach contents and stable isotope analysis[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2011. [周德勇. 太湖梅梁湾梅鲚的食性研究: 胃内含物和稳定同位素分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.]
- [26] Hu Z J, Wu H, Chen L Q, et al. Structure of fish assemblages before drinking-water supplies in Qingcaosha Reservoir of Yangtze River Estuary[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(8): 1234-1241. [胡忠军, 吴昊, 陈立侨, 等. 长江口青草沙水库正式供水前的鱼类群落结构特征[J]. 水产学报, 2012, 36(8): 1234-1241.]
- [27] Xu J, Yang Q, Zhang M, et al. Preservation effects on stable isotope ratios and consequences for the reconstruction of energetic pathways[J]. *Aquatic Ecology*, 2011, 45(4): 483-492.
- [28] Zhang H, Yu X B, Wang Y Y, et al. The importance of terrestrial carbon in supporting molluscs in the wetlands of Poyang Lake[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2017, 35(4): 825-832.
- [29] Liu S H, Xu Z L. Comparison of zooplankton lists between *Coilia mystus* food contents and collections from the Yangtze River Estuary and Hangzhou Bay[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(8): 2263-2271. [刘守海, 徐兆礼. 长江口和杭州湾凤鲚胃含物与海洋浮游动物的种类组成比较[J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2263-2271.]
- [30] He Z T, Xue L J, Jin H W. On feeding habits and trophic level of *Collichthys lucidus* in inshore waters of northern East China Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2011, 33(3): 265-273. [贺舟挺, 薛利建, 金海卫. 东海北部近海棘头梅童鱼食性及营养级的探讨[J]. 海洋渔业, 2011, 33(3): 265-273.]
- [31] Thackeray S J, Grey J, Jones R I. Feeding selectivity of brown trout (*Salmo trutta*) in Loch Ness, Scotland[J]. *Freshwater Forum*, 2000, 13(5): 47-59.
- [32] Dou S Z. Feeding ecology of fish—A critical review on theories, methods and their application[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1996, 27(5): 556-561. [窦硕增. 鱼类摄食生态研究的理论及方法[J]. 海洋与湖沼, 1996, 27(5): 556-561.]
- [33] Wang Y, Xu D P, Wang X L, et al. Feeding differences of silver carp and bighead carp in the northern part of Taihu Lake: based on stable carbon and nitrogen isotope analysis[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2017, 32(5): 597-602. [王媛, 徐东坡, 王小林, 等. 基于碳氮稳定同位素技术探究太湖北部湖区鲢、鳙食性差异[J]. 大连海洋大学学报, 2017, 32(5): 597-602.]
- [34] Vinson M R, Baker M A. Poor growth of rainbow trout fed New Zealand mud snails *Potamopyrgus antipodarum*[J]. *North American Journal of Fisheries Management*, 2008, 28(3): 701-709.
- [35] Xu J, Xie P, Zhang M, et al. Variation in stable isotope signatures of seston and a zooplanktivorous fish in a eutrophic Chinese lake[J]. *Hydrobiologia*, 2005, 541(1): 215-220.
- [36] Wang S X, Gao C X, Tian S Q, et al. Community composition and diversity of pelagic fishes in Qingcaosha Reservoir[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, 23(4): 594-601. [王绍祥, 高春霞, 田思泉, 等. 青草沙水库中上层鱼类群落组成及多样性分析[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(4): 594-601.]
- [37] Li Y L, Wu H, Liu Q G, et al. Catch composition of monofilament gillnet netting with different mesh sizes in Qingcaosha Reservoir, Shanghai, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(8): 2518-2524. [李亚雷, 吴昊, 刘其根, 等. 单层刺网不同网目渔获组成——以上海青草沙水库为例[J]. 应用生态学报, 2015, 26(8): 2518-2524.]

The ontogenetic dietary shift of Japanese grenadier anchovy (*Coilia nasus*) in the Qingcaosha Reservoir near the Yangtze River Estuary

LI Li^{1,2,3,4}, DU Rong^{1,2,3}, LIU Qigen^{1,2,3}, FANG Shubo⁴, CHEN Liping^{1,2,3}, SUN Shihui^{1,2,3}, HU Zhongjun^{1,2,3}

1. National Experimental Teaching Demonstration Center of Aquatic Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Center for Fish Nutrition and Environmental Ecology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. Shanghai Engineering Research Center of Aquaculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
4. College of Marine Ecology and Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: The dietary composition and its ontogenetic shift of the Japanese grenadier anchovy (*Coilia nasus*) in the Qingcaosha Reservoir of Shanghai, China were examined using stable carbon and nitrogen isotopes to complement stomach content analysis. The cluster analysis showed that the gravimetric percentage ($W\%$) differed significantly between small-sized (body length < 99 mm, SS), medium-sized (between 99 mm and 150 mm, MS), and large-sized (>150 mm, LS) anchovy individuals. Occurrence rate ($F\%$) and percent index of relative importance (IRI%) did not differ between SS and MS individuals, which of them were significantly different from those of LS individuals. There was no significant difference in numerical percentage ($N\%$) between the three body length classes. Combining the results of all the four indices, zooplankton was the main dietary source for SS anchovy, and shrimp and fish were the main dietary sources for LS anchovies. For MS anchovy, zooplankton made up the largest proportion of the diet by $F\%$, $N\%$, and IRI%, and fish did so by $W\%$. A dual stable isotope mixing model showed that shrimp and fish made the largest contribution to the diet of the LS anchovy. The $\delta^{15}\text{N}$ value increased linearly with increasing body length, and $\delta^{13}\text{C}$ varied as a quadratic polynomial function of body length. The $\delta^{15}\text{N}$ [(15.18±0.79)‰] and trophic level (TL: 3.63±0.23) of LS anchovy were significantly larger than those of the MS anchovy [$\delta^{15}\text{N}$: (13.87±0.68)‰, TL: 3.26±0.20] ($P<0.01$), and $\delta^{13}\text{C}$ did not differ significantly between the LS and MS classes ($P>0.05$). Combining the stomach content and stable isotope analysis, an ontogenetic dietary shift was noted from the pelagic zooplankton to benthic organisms as primary carbon sources before and after the diet shift. This indicates the dominant species of anchovy could play an important role in the coupling of the pelagic and benthic food webs of the reservoir.

Key words: *Coilia nasus*; dietary shift; gut content analysis; stable isotope analysis; Qingcaosha Reservoir

Corresponding author: HU Zhongjun. E-mail: zjhu@shou.edu.cn