

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.19040

渤海银鲳的营养级及摄食习性

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

1. 农业农村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;
2. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;
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 2017 年 9—11 月在渤海进行的 3 次定点底拖网调查采集的 216 个样品[包括 120 个银鲳(*Pampus argenteus*)样品, 51 个饵料生物样品和 45 个比较研究鱼类样品], 采用碳、氮稳定同位素技术测定了样品的稳定同位素比值。对银鲳各饵料种类的贡献比率进行了计算, 探讨其摄食习性、营养级、生态位宽度和生态位重叠随叉长变化的特征。同时也通过对比研究验证了采用稳定同位素技术研究银鲳摄食生态的准确性。结果表明: (1)渤海银鲳的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -19.50‰ ~ -14.85‰ , 平均值为 -17.18‰ , 与叉长相关性不显著 ($r=-0.03$, $P=0.71$); $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 11.55‰ ~ 14.77‰ , 平均值为 13.30‰ , 与叉长相关性极显著, 但相关强度是弱相关 ($r=0.26$, $P<0.01$)。 (2)基于 R 语言的贝叶斯稳定同位素混合模型(SIAR)计算各饵料贡献率, 表明渤海银鲳为杂食性, 其主要饵料为底层虾类, 其贡献率为 11.52% ~ 57.49% , 平均贡献率为 35.03% ; 其次是中国毛虾(*Acetes chinensis*), 其贡献率为 13.52% ~ 42.82% , 平均贡献率为 27.87% 。其他饵料的贡献率从高到低依次为日本枪乌贼(*Loligo japonica*)、浮游植物和浮游动物, 其贡献率范围分别为 6.41% ~ 42.57% 、 0% ~ 21.33% 和 0% ~ 16.21% ; 平均贡献率分别为 23.29% 、 8.08% 和 5.77% 。 (3)随叉长增加, 银鲳的食物组成存在一定变化。生态位宽幅计算结果表明, 渤海银鲳的营养生态位宽度随叉长增大存在先升高后下降的特征, $90\sim 109\text{ mm}$ 叉长组的生态位宽幅达到最大; 但各叉长组营养生态位相似, 生态位存在较多的重叠。 (4)渤海银鲳的营养级范围为 $2.84\sim 3.79$, 平均营养级为 3.35 ; 营养级随着叉长增大有升高的趋势。 (5)MDS 图分析得出银鲳与赤鼻棱鳀(*Thryssa kammalensis*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似性最高。本研究通过碳氮稳定同位素技术对银鲳的营养级和摄食习性有了较全面的了解, 对构建渤海全程食物网, 进而研究其动态变化具有重要的意义。

关键词: 银鲳; 碳氮稳定同位素; 摄食习性; 营养级; 生态位宽幅; 渤海

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)05-0904-10

银鲳(*Pampus argenteus*)属于鲈形目(Perciformes)、鲳科(Stromateidae)、鲳属, 为近海暖温性中上层集群鱼类, 个体生长快, 具有较高的营养价值和经济价值, 在中国海洋渔业中占重要地位。随着大黄鱼、小黄鱼及带鱼等重要经济种类渔业资源的严重衰退, 银鲳逐渐成为渤海的重要种类^[1], 资源开发利用受到重视。许多学者对银鲳的年龄与生长^[2]、资源评估与利用^[3]、繁殖特性^[4-5]、人

工繁殖及苗种培育^[2, 6], 以及营养成分^[7]等方面进行了诸多研究。

鱼类通过摄食获得物质和能量, 以维持个体的存活、生长、发育和繁殖, 以及种群的稳定和繁衍。研究鱼类的摄食不仅可以了解摄食这一基本生命特征, 还能够进一步了解鱼类群体的活动规律、食物关系、饵料生物的数量变动等情况。传统的胃含物分析法的优点在于能直接获得捕食

收稿日期: 2019-02-27; 修订日期: 2019-04-01.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0900904); 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, 从事鱼类摄食生态和食物网营养动力学研究. E-mail: zhangbo@ysfri.ac.cn

者摄食食物种类和数量等详细信息,直观地反映其摄食状况,及其在生态系统中所处的位置。由于银鲳具有鲳亚目鱼类特有的消化器——食道侧囊^[8],食物进入胃之前被食道侧囊充分研磨,因此,采用胃含物分析法仅能观察到极不易消化的饵料生物的残肢或成糜状胃含物,无法鉴定到种和计量饵料个数,难以评估其摄食种类和摄食量^[9-10]。因此,对银鲳摄食习性的研究较少,且研究结果差异也较大^[11-12],难以准确评估其营养生态位。

碳氮稳定同位素分析技术可以有效克服胃含物分析法的不足,能反映较长时间的摄食情况,比较准确地定位生物种群的相互关系及整个生态系统的能量流动,其中碳稳定同位素比值常用于探讨生物的营养来源,氮稳定同位素比值常用来估算生物的营养级^[13]。许多学者应用碳氮稳定同位素技术对鱼类的摄食习性及其营养级等进行了研究^[14-16]。本研究应用胃含物分析法和碳氮稳定同位素技术分析了渤海银鲳的摄食习性,计算了营养级和饵料生物的营养贡献率,探讨了摄食习性随叉长的变化。旨在丰富银鲳基础生物学资料的同时,进一步明确其在渤海生态系统食物网中的生态地位,对构建渤海全程食物网,进而研究其动态变化具有重要的意义,也为银鲳资源的保护与合理利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集与处理

样品来源于2017年9—11月在渤海进行的3次大面底拖网调查,取样站点、调查船、调查网具见魏秀锦等^[17]。样品在冷冻保存下带回实验室进行种类鉴定和生物学测定后,留取消化道和稳定同位素样品。浮游植物用浅水Ⅲ型网,浮游动物用浅水Ⅰ型网,自水底至水表垂直拖网采样,收集浮游生物所用滤膜为经预灼烧(450℃下灼烧6 h)的玻璃纤维滤膜(GF/F),以去除有机杂质的影响。将浮游植物分为20~100 μm和>100 μm 2个粒径;浮游动物分为100~300 μm、300~500 μm和500~1000 μm 3个粒级。留取银鲳样品120尾,叉长范围为78~198 mm,以10 mm为间隔,将银鲳分为10个体长组(<80 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和>160 mm)。同时采集了银鲳可能摄食的饵料种类,共计51个样品;以及用来比较研究的鱼类样品共计45个样品。

所有样品用纯水冲洗干净后,鱼类取背部肌肉,虾类取腹部肌肉,头足类取胴体肌肉。样品用锡箔纸包好置于60℃的烘箱中烘48 h至恒重,使用混合型球磨仪(Retsch MM440)充分研磨成粉末。加入脱脂溶液(甲醇:氯仿=1:2)充分反应12 h,在离心机以5000 r/min的转速离心10 min,倒去上清液,再进行3次萃取脱脂,沉淀物于50℃烘箱中干燥至恒重,磨成粉末以备稳定同位素分析。

1.2 胃含物分析和稳定同位素分析

利用双筒解剖镜对留取的120尾银鲳胃含物进行分析,尽可能鉴定到最低分类阶元。稳定同位素测定在上海海洋大学稳定同位素分析实验室进行。将研磨后的粉末包样后送入Iso Prime 100稳定同位素比例分析质谱仪(Iso Prime Corporation, Cheadle, UK)测定碳、氮稳定同位素比值。结果以碳稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)和氮稳定同位素比值($\delta^{15}\text{N}$)形式表示:

$$\delta X(\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

式中, X 指 ^{13}C 或 ^{15}N , R 表示 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 的比值。为保证实验结果的精度和准确度,每间隔10个样品,放入3个标准品,采用国际标准品USGS 24(-16.5‰ v PDB)和USGS 26(53.7‰ v N_2)分别校准碳、氮稳定同位素, $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 分析精度分别为0.102‰和0.097‰。

采用SPSS20对数据进行统计分析,并利用Pearson相关分析检验银鲳 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值与叉长的相关关系^[18]。

先用Shapiro-Wilk、Leven检验样本数据的分布性质,然后根据样本的正态性和方差齐性,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验银鲳各饵料种类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值是否存在种间差异,并进一步用Tukey-HSD分析对种间差异性进行了多重比较分析。利用基于Bayesian混合模型的稳定同位素分析(SIAR)计算不同饵料生物在银鲳摄食中的贡献比率^[19]。同时采用PRIMER5.0软件进行了聚类分析,研究了各叉长组银鲳的饵料贡献率;

采用非度量性 MDS 标序分析研究了银鲳和各种类间 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的相似性。

1.3 生态位宽幅和营养级分析

通过 R 语言件的 SIBER 包以 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为横、纵坐标, 绘制不同叉长组银鲳的碳、氮稳定同位素比值散点图, 并计算点集所围成的凸边形总面积 TA (total area), 以指标 TA 来分析不同叉长组银鲳的营养生态位宽度和生态位重叠^[20-21]。

银鲳营养级(TL)的计算公式如下:

$$TL=(\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}-\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}})/\Delta\delta^{15}\text{N}+2$$

式中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 表示测定的银鲳氮稳定同位素值; $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 表示基准生物的氮稳定同位素值, 选取本研究测定的渤海浮游动物为基准生物; $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 为营养级传递过程中一个营养级间氮同位素的富集值, 本研究取 3.4‰^[22]。

2 结果与分析

2.1 银鲳胃含物分析与稳定同位素比值特征

银鲳食道侧囊内分布着密密麻麻的带状角质棘的乳突, 基部有多条辐状骨质根纵横交错, 角质棘表面有次级小刺。本研究分析了 120 尾银鲳的食道囊和消化道, 发现有些食道囊中有零星的鳞片, 大多数食道侧囊和消化道是空的或仅观察到少量糜状物, 无法进行种类鉴别。

碳氮稳定同位素分析(表 1)表明渤海银鲳的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为-19.50‰~-14.85‰, 平均值为(-17.18±0.84)‰, 最大差值为 4.65‰; $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 11.55‰~14.77‰, 平均值为(13.30±0.60)‰, 最大差值为 3.22‰。Pearson 相关分析结果表明, 银鲳的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与叉长不存在显著的相关性($r=-0.03$, $P=0.71$); $\delta^{15}\text{N}$ 值与叉长存在极显著相关性, 但相关强度是弱相关($r=0.26$, $P<0.01$)(图 1)。

表 1 银鲳的碳、氮稳定同位素比值
Tab. 1 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *Pampus argenteus*

叉长组/mm size class	样品数 number	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$		$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	
		范围 range	平均值±标准差 $\bar{x}\pm\text{SD}$	范围 range	平均值±标准差 $\bar{x}\pm\text{SD}$
<80	3	12.27~13.40	12.87±0.57	-16.60~-15.84	-16.18±0.39
80~89	12	12.99~13.82	13.24±0.64	-18.20~-16.38	-16.78±0.75
90~99	24	11.55~14.06	13.22±0.72	-19.39~-16.10	-17.03±0.87
100~109	25	12.29~14.21	13.19±0.64	-18.91~-16.22	-17.4±0.68
110~119	16	12.48~13.97	13.23±0.48	-19.5~-16.46	-17.3±0.72
120~129	12	13.12~13.92	13.18±0.48	-18.51~-15.82	-17.79±0.83
130~139	10	13.01~14.77	13.63±0.28	-17.65~-15.94	-17.59±0.91
140~149	6	12.85~14.02	13.62±0.65	-17.45~-16.28	-16.92±0.66
150~159	5	13.23~14.37	13.49±0.52	-17.58~-14.85	-16.82±0.46
>160	7	13.00~14.37	13.75±0.50	-18.20~-14.85	-16.58±1.07

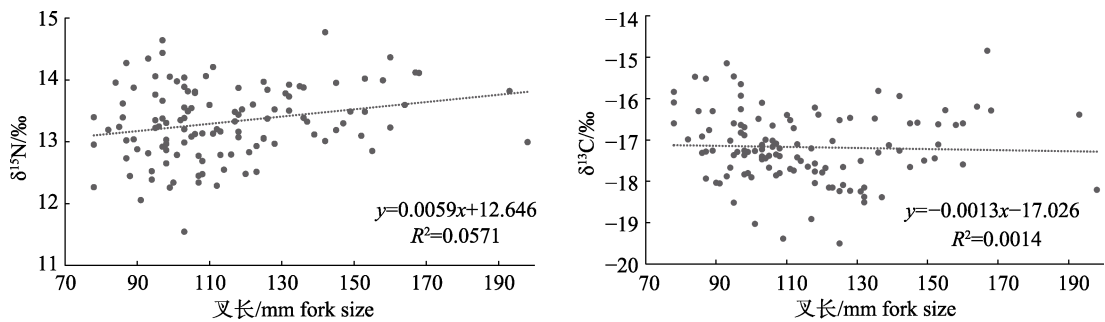


图 1 银鲳碳、氮稳定同位素比值与叉长的关系

Fig. 1 Relationship between $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ value and fork length of *Pampus argenteus*

2.2 银鲳各饵料种类的贡献率

银鲳可能饵料生物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -22.04‰ ~ -16.51‰ , 最大差值为 5.53‰ ; $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 6.52‰ ~ 12.47‰ , 最大差值为 5.95‰ 。其中浮游动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低, 中国毛虾(*Acetes chinensis*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高; 浮游植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最低, 日本枪乌贼(*Loligo japonica*)的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高(表 2)。单因素方差分析表明各饵料种类的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在极显著差异($F=25.47$; $F=18.02$, $df=11$, $P<0.01$), 进一步依据 Tukey-HSD 检验分析结果表明, 6 种底栖虾类、不同粒径浮游动物和不同粒径浮游植物的组内差异均不显著($P>0.05$)。根据 SIAR 计算饵

料贡献比率的前提假设, 需要各饵料生物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值差异显著($P<0.05$)。因此, 将底层虾类和浮游植物、浮游动物分别归为大类作为食物来源, 以便更准确地分析银鲳各饵料种类的贡献率。根据 SIAR 计算结果可知(图 2), 银鲳的主要食物为底栖虾类, 其贡献率为 11.52% ~ 57.49% , 平均贡献率为 35.03% ; 其次是中国毛虾, 其贡献率为 13.52% ~ 42.82% , 平均贡献率为 27.87% 。其他饵料的贡献率从高到低依次为日本枪乌贼、浮游植物和浮游动物, 其贡献率范围分别为 6.41% ~ 42.57% 、 0% ~ 21.33% 和 0% ~ 16.21% ; 平均贡献率分别为 23.29% 、 8.08% 和 5.77% 。

表 2 银鲳潜在饵料的碳、氮稳定同位素比值
Tab. 2 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for potential preys of *Pampus argenteus*

饵料种类 prey item	样品数 number	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$
		平均值 $\pm$ 标准差 $\bar{x}\pm\text{SD}$	平均值 $\pm$ 标准差 $\bar{x}\pm\text{SD}$
中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	3	7.61 $\pm$ 0.53	-16.63 $\pm$ 0.43
虾类 decapoda	25	10.96 $\pm$ 0.48	-16.94 $\pm$ 0.75
葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i>	5	11.43 $\pm$ 0.39	-16.79 $\pm$ 0.40
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	5	11.19 $\pm$ 0.27	-17.41 $\pm$ 0.42
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	5	10.97 $\pm$ 0.38	-16.51 $\pm$ 0.70
鹰爪糙对虾 <i>Trachypenaeus curvirostris</i>	5	10.88 $\pm$ 0.38	-17.01 $\pm$ 1.00
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	5	10.23 $\pm$ 0.17	-17.15 $\pm$ 0.81
细螯虾 <i>Leptochela gracilis</i>	4	11.11 $\pm$ 0.26	-16.75 $\pm$ 1.06
日本枪乌贼 <i>Loligo japonica</i>	5	12.47 $\pm$ 1.03	-17.85 $\pm$ 1.46
浮游植物 phytoplankton	3	6.52 $\pm$ 0.40	-20.00 $\pm$ 1.53
浮游植物 20 μm	2	6.33 $\pm$ 0.34	-20.53 $\pm$ 1.72
浮游植物 100 μm	1	6.88	-18.92
浮游动物 zooplankton	6	8.70 $\pm$ 0.63	-22.04 $\pm$ 0.66
100-300 μm 浮游动物	2	8.27 $\pm$ 0.31	-22.37 $\pm$ 0.51
300-500 μm 浮游动物	2	8.41 $\pm$ 0.68	-22.47 $\pm$ 1.25
500-1000 μm 浮游动物	2	9.43 $\pm$ 0.86	-21.28 $\pm$ 0.19

对各叉长组银鲳饵料贡献率进行聚类分析表明, 随着叉长增加银鲳的食物组成存在一定变化(图 3)。根据相似性系数可将银鲳的 10 个叉长组分为 3 组, 3 组间的平均相似性指数为 93.33%。第 1 组包括 80~89 mm 和 90~99 mm 两个叉长组, 相似性系数为 99.31%, 中国毛虾的贡献率最大, 为 31.90% ~ 32.07% ; 浮游植物和浮游动物的贡献率最小, 分别为 7.22% ~ 7.47% 和 4.66% ~ 5.13% 。第 2

组包括<80 mm、100~109 mm、110~119 mm 和 120~129 mm 4 个叉长组, 相似性系数为 96.03%。总体上中国毛虾的贡献率下降, 为 20.54% ~ 26.56% ; 浮游植物和浮游动物的贡献率增加, 分别为 10.35% ~ 15.55% 和 9.16% ~ 14.62% , 其中小于 <80 mm 组的浮游植物和浮游动物的贡献率最大; 第 3 组包括 130~139 mm、140~149 mm、150~159 mm 和>160 mm 4 个叉长组, 相似性系数为

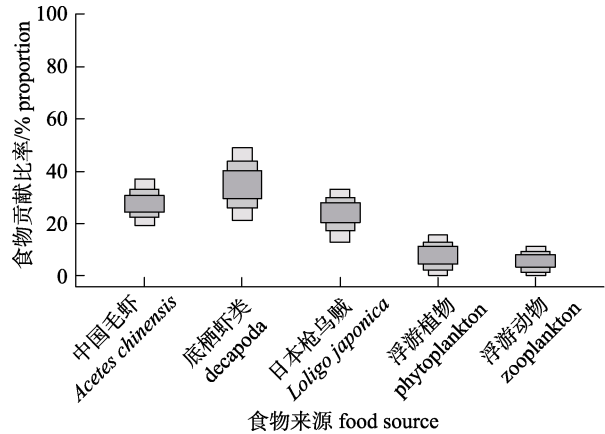


图 2 银鲈各饵料种类的贡献率

不同灰度的柱分别代表 50%, 75% 和 95% 的置信区间.

Fig. 2 Contribution of each prey group to *Pampus argenteus*. The different gray level boxes represent the 50%, 75%, 95% credible intervals, respectively.

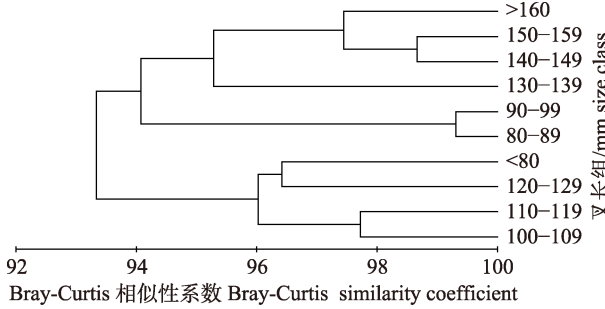


图 3 银鲈各叉长组饵料贡献率的聚类分析

Fig. 3 Cluster analysis of the contribution of each prey group to *Pampus argenteus* for each size class

95.29%, 底层虾类的贡献率最大, 为 31.03%~33.56%; 日本枪乌贼的贡献率增多, 为 27.03%~30.36%, 明显高于其他两组; 浮游植物和浮游动物的贡献率下降, 分别为 7.19%~9.91%和 7.20%~12.22%。

2.3 银鲈的生态位宽幅与营养级

为了降低样本数量对结果的影响, 90~99 mm 和 100~109 mm 两个叉长组各随机选取了 15 个样品进行营养生态位研究。对营养生态位宽幅(闭合区域面积, TA)分析(表 3)表明, 银鲈各叉长组营养生态位宽幅差异较大, 78~198 mm 叉长范围银鲈的营养生态位随叉长的变化存在先增大后减小的特征, 90~99 mm 叉长组的生态位宽幅达到最大, 随后逐渐减小。对营养生态位重叠分析(图 4)表明, 银鲈各叉长组营养生态位相似, 生态位存在较多的重叠。

表 3 不同叉长组银鲈的营养生态位宽幅
Tab. 3 Trophic niche width estimated for *Pampus argenteus* with different size classes

叉长组 class size	变幅 $\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ range	变幅 $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ range	总面积 total area	样品数 number
<80	1.13	0.76	0.34	3
80~89	2.22	2.46	2.14	12
90~99	2.58	2.91	3.65	15
100~109	2.49	2.93	3.60	15
110~119	1.92	2.70	2.45	16
120~129	1.49	3.04	2.72	12
130~139	0.80	2.69	1.39	10
140~149	1.76	1.72	1.00	6
150~159	1.17	1.16	0.64	5
>160	1.37	3.35	1.52	7

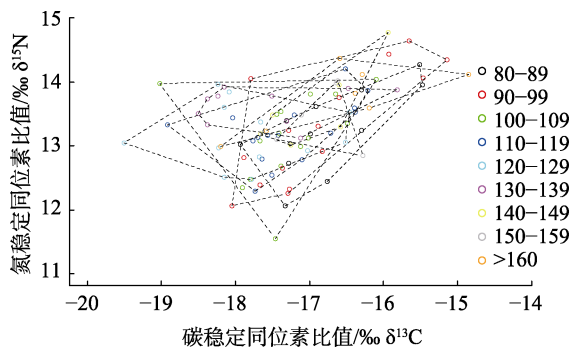


图 4 不同叉长组银鲈的营养生态位重叠

Fig. 4 Trophic niches of *Pampus argenteus* in different size classes

根据营养级的计算公式得出渤海银鲈的营养级范围为 2.84~3.79, 平均营养级为 3.35 ± 0.18 ; 各叉长组营养级的变化范围为 3.23~3.48。叉长范围 <80 mm 的银鲈营养级最低, 其平均营养级为 3.23 ± 0.17 ; 叉长为 >160 mm 的银鲈营养级最高, 其平均营养级为 3.48 ± 0.15 。Pearson 相关分析表明渤海银鲈的营养级与叉长呈正相关($r=0.26$, $P<0.01$, $n=120$)(图 5)。

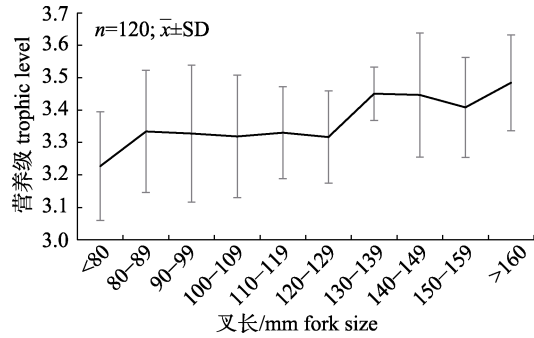


图 5 各叉长组银鲈的营养级

Fig. 5 Trophic level of *Pampus argenteus* with different size classes

2.4 渤海不同鱼种碳、氮稳定同位素比值的比较

采用 PRIMER 软件, 以 Bray-Curtis 相似性系数矩阵绘制 MDS 图, 所得压力系数(stress)为 0.05, 说明 MDS 图可用来分析银鲷与各种类碳氮稳定同位素的相似性。图 6 显示, 银鲷与赤鼻棱鳀(*Thryssa kammalensis*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似性最高; 斑鲹(*Konosirus punctatus*)与底层虾类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似性较高; 矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)、六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexamena*)和青鳞沙丁鱼(*Sardinella zunasi*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似性较高。

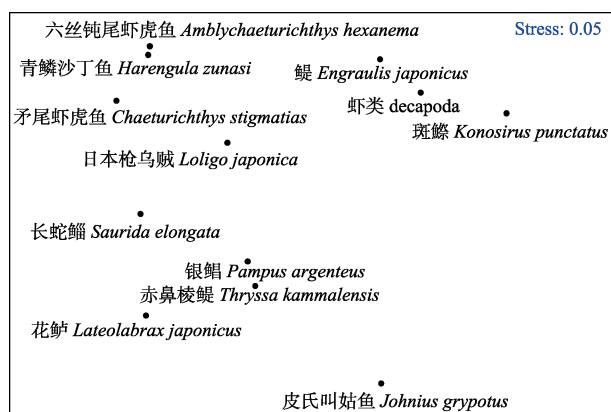


图 6 基于各种类 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的 MDS 图

Fig. 6 MDS diagram of various kinds of based on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ value

3 讨论

鱼类摄食是鱼类在长期演化过程中形成的与环境相适应的一种特性, 与自身的形态结构、发育密切相关。从银鲷外部形态和消化系统看^[8], 银鲷为侧扁形腹腔, 较小, 口咽腔较小, 符合杂食性或草食性鱼类特征; 鱼类鳃耙的数目、形状、疏密排列等均与食性有关, 银鲷鳃孔小, 鳃耙细弱, 排列稀疏, 并不符合浮游生物食性鱼类的特征; 大多数硬骨鱼类在肠开始处具许多盲囊状突出物——幽门盲囊。幽门盲囊具有增加吸收面积的作用, 亦能分泌与肠壁其他部分同样的分泌物。银鲷约有 600 个幽门盲囊, 且与油鲳(*Sphyraena pinguis*)、鲈(*Scomber japonicus*)、竹荚鱼(*Trachurus japonicus*)、蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)等一样幽门盲囊较长, 而斑鲹、鲹科和鲈

科等幽门盲囊则较短。由此可见, 很难从银鲷的外部形态和消化系统结构明确其摄食习性。

银鲷在胃肠前有一特殊的结构——食道侧囊, 它是由食道壁特化而来, 肌肉壁很厚, 囊内有密生带针状角质棘的乳突, 角质棘表面布满次级小刺^[23], 食物到达胃肠前被食道侧囊充分碾磨而成糜状。本研究分析了 120 个银鲷的胃含物样品, 均观察到食物成糜状, 无法进行鉴别与定量分析。童玉和等^[10]的胃含物分析结果为, 胃含物为糜状, 解剖镜下可见少量浮游动物残肢, 显微镜下可见少量圆筛藻科浮游植物; 新鲜样品可见凝胶状小块, 油镜下可观察到水母的刺细胞。Pati^[9]对孟加拉湾银鲷 1805 个样品进行了胃含物分析, 发现多数食物被消化为浆状, 很难鉴定到种。Abdurahiman 等^[24]对阿拉伯海银鲷胃含物分析结果也表明半消化浆状物占了食物相对重要性指数的 47.6%。由此可见, 用传统的胃含物分析法研究银鲷的摄食习性非常困难。相比之下, 稳定碳氮同位素分析不仅能反映容易消化吸收和难以鉴定的种类, 还能反映吸收和同化的食物贡献率。该方法在一定程度上弥补了传统胃含物分析的不足, 是一种有效的研究银鲷摄食习性的方法。同时与具有典型摄食习性鱼类的稳定同位素进行比较研究能更好地验证研究结果的准确性。

从银鲷的碳氮稳定同位素比值特征分析, 渤海 78~198 mm 银鲷的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -19.50‰ ~ -14.85‰ , 最大差值为 4.65‰; $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 11.55‰ ~ 14.77‰ , 最大差值为 3.22‰。较彭士明等^[12]测定的东海 80~150 mm 银鲷的碳氮稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -19.64‰ ~ -17.46‰ , 最大差值为 2.18‰; $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 7.30‰ ~ 9.66‰ , 最大差值为 2.36‰)的变幅更大。这表明渤海银鲷可能摄食饵料范围更广, 碳源更复杂。渤海为半闭合性海域, 其生态系统食物网的营养物质除了来源于浮游植物和有机碎屑以外, 还来源于通过河流输入的大量陆源物质, 这些引入的大量碳源经过食物链的传递与富集, 可能在生物中表现为变幅更大的稳定同位素比值。

不同研究者对银鲷摄食习性的研究结果存在较大差异。本研究通过基于 Bayesian 混合模型的

稳定同位素分析表明,渤海银鲷为杂食性鱼类,主要摄食底栖虾类、中国毛虾、日本枪乌贼、浮游植物和浮游动物,食物贡献率分别为 35.03%、27.87%、23.29%、8.08%和 5.77%。彭士明等^[12]通过基于质量守恒模型的稳定同位素分析表明,东海银鲷主要摄食箭虫、底层虾类、水母类、头足类、仔稚鱼和浮游动物,食物贡献率分别为 57.0%、11.8%、8.4%、7.1%、5.0%和 10.7%。Dadzie 等^[11]采用胃含物分析法对科威特水域较大个体的银鲷(135~315 mm)的摄食习性进行了研究,发现其食物组成为 55%的甲壳类、21%的硅藻、11%的软体动物、10%的鱼鳞和 3%的鱼卵和稚鱼。同时, Dadzie 等^[11]还对比分析了早前对印度水域的银鲷摄食习性的研究,也发现研究结果差异较大。关于银鲷胃内的鳞片,童玉和等^[10]认为银鲷口裂较小,不可能吞食如此体长的鱼类,因此认为鱼鳞并不是银鲷主动摄食的对象,而是拖网导致的被动摄入;而 Dadzie 等^[11]认为银鲷从幼鱼的前位口发育为成鱼的亚前位口,摄食转变为底栖食性,鳞片可能是伴随着摄食底层沉积物时偶然摄入的。

在营养级研究方面,彭士明等^[12]利用碳氮稳定同位素技术分析了东海银鲷的营养级范围为 3.19~4.14,平均营养级为 3.54;蔡德陵等^[25]在研究东黄海生态系统食物网连续营养谱中发现,银鲷的营养级范围为 2.63~4.63,平均营养级为 3.48(采用目前国际通用的营养级划分标准,即将第一营养层次的绿色植物定为 1 级,对原研究结果修正而得)。本研究计算得出渤海银鲷的营养级范围为 2.84~3.79,平均营养级为 3.35,略低于黄东海银鲷的营养级。

鱼类摄食习性随体长的变化是一个普遍的现象^[26]。Dadzie 等^[11]采用胃含物分析法发现,科威特水域银鲷随着个体大小增大(最大至 18.5~20.4 cm),桡足类、其他非桡足类甲壳类以及软体动物在胃内出现的频率倾向于增加;而 22.5~24.5 cm 个体的胃内,硅藻倾向于增加。Abdurahiman 等^[24]采用胃含物分析法认为阿拉伯海域银鲷在 140 mm 时发生食性的转换,从杂食性转变为以摄食桡足

类和鱼类为主的肉食性。本研究采用碳氮稳定同位素分析法表明渤海 78~198 mm 银鲷各叉长组均摄食底栖虾类、中国毛虾、日本枪乌贼、浮游植物和浮游动物,均为杂食性,未出现明显食性转换的现象,但各饵料对食物的贡献率随着叉长增加有一些变化。具体变化特征为:小于<80 mm 时浮游植物和浮游动物的贡献率最大;80~99 mm 时中国毛虾的贡献率最大,浮游植物和浮游动物的贡献率最小;100~129 mm 时中国毛虾的贡献率下降,浮游植物和浮游动物的贡献率增加;>130 mm 时底层虾类的贡献率最大,日本枪乌贼的贡献率增多,浮游植物和浮游动物的贡献率下降。从各叉长组平均营养级分析,尽管渤海银鲷的营养级与叉长呈正相关,但变化幅度(3.23~3.48)并不大。根据本研究采用的 1 个营养级 3.4‰的氮同位素富集值,渤海银鲷 $\delta^{15}\text{N}$ 值的最大差值为 3.22‰(11.55‰~14.77‰),接近 1 个营养级,可见,个体间的摄食差异较大。从营养生态位分析,各叉长组间营养生态位宽幅重合较大,但各叉长组的营养生态位宽幅有先增加又下降的趋势。可见,尽管渤海 78~198 mm 银鲷随体长增加未出现明显食性转换,但营养生态位的差异可以减小个体间的食物竞争。

由于稳定同位素技术不能提供摄食食物的种类和大小等具体信息,同时分析结果受人为选取的潜在饵料的影响较大,因此,摄食生态研究中通常会将胃含物分析法和碳氮稳定同位素技术两种方法提供的信息相互弥补来更全面地认识海洋生态系统的食物关系。由于银鲷消化系统的特殊性,缺乏详细的直接观察的胃含物分析结果,难以进行对比分析。因此,本研究还采用了与典型摄食习性鱼类碳氮稳定同位素比值对比分析的方法,来进一步验证通过碳氮稳定同位素技术研究银鲷摄食习性的结果。根据张波^[27]采用胃含物分析法研究渤海鱼类食物关系的研究结果,选取具有典型摄食习性的种类[杂食性种类:斑鲈和青鳞沙丁鱼;浮游动物食性鱼类:赤鼻棱鳀和鳀(*Engraulis japonicus*);底栖动物食性鱼类:六丝钝尾虾虎鱼和矛尾虾虎鱼;广食性鱼类:皮氏叫

姑鱼 (*Johnius belangerii*); 鱼食性鱼类: 花鲈 (*Lateolabrax japonicus*) 和长蛇鲻 (*Saurida elongate*) 与银鲳进行对比研究。结果表明银鲳与赤鼻棱鲷的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似性最高; 斑鲷与底层虾类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似性较高; 青鳞沙丁鱼和虾虎鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似性较高。可见, 银鲳的摄食习性和营养生态位与赤鼻棱鲷更接近。一些研究表明银鲳摄食水母^[28-29], 由于本研究的采样时间是秋季, 未采集到水母, 拟在春夏季采集样品以进一步研究银鲳摄食与水母的关系。

参考文献:

- [1] Shan X J, Jin X S, Li Z Y, et al. Fish community structure and stock dynamics of main releasing fish species in the Bohai Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2012, 33(6): 1-9. [单秀娟, 金显仕, 李忠义, 等. 渤海鱼类群落结构及其主要增殖放流鱼类的资源量变化[J]. 渔业科学进展, 2012, 33(6): 1-9.]
- [2] Shi Z H, Ma L B, Gao L J, et al. Feeding habits and growth characteristics of larva and juvenile of *Pampus argenteus* under artificial rearing condition[J]. Marine Fisheries Research 2007, 28(4): 38-46. [施兆鸿, 马凌波, 高露姣, 等. 人工育苗条件下银鲳稚幼鱼摄食与生长特性[J]. 海洋水产研究, 2007, 28(4): 38-46.]
- [3] Cao Z G, Zhao L H. Resource monitoring of *Pampus argenteus* in the offshore waters of Changjiang River estuary and its fishery economic analysis[J]. Journal of Fisheries of China, 1995, 19(4): 374-378. [曹正光, 赵利华. 长江口沿岸水域银鲳资源监测及渔业经济分析[J]. 水产学报, 1995, 19(4): 374-378.]
- [4] Shi Z H, Wang J G, Gao L J, et al. Advances on the studies of reproductive biology and artificial breeding technology in silver pomfret *Pampus argenteus*[J]. Marine Fisheries, 2005, 27(3): 246-250. [施兆鸿, 王建钢, 高露姣, 等. 银鲳繁殖生物学及人工繁育技术的研究进展[J]. 海洋渔业, 2005, 27(3): 246-250.]
- [5] Almatar S M, Lone K P, Abu-Rezq T S, et al. Spawning frequency, fecundity, egg weight and spawning type of silver pomfret, *Pampus argenteus* (Euphrasen) (Stromateidae), in Kuwait waters[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2004, 20(3): 176-188.
- [6] Al-Abdul-Elah K M, Almatar S, Abu-Rezq T, et al. Development of hatchery technology for the silver pomfret *Pampus argenteus* (Euphrasen): effect of microalgal species on larval survival[J]. Aquaculture Research, 2001, 32(10): 849-860.
- [7] Zhao F, Song C, Shi Z H, et al. Analysis and evaluation of the nutritional components of wild young silver pomfret *Pampus argenteus*[J]. Acta Nutrimenta Sinica, 2008, 30(4): 425-426. [赵峰, 宋超, 施兆鸿, 等. 野生银鲳幼鱼主要营养成分的测定与评价[J]. 营养学报, 2008, 30(4): 425-426.]
- [8] Meng Q W, Miao X Z, Yu T J, et al. Ichthyology[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1989: 72-86. [孟庆闻, 缪学祖, 俞泰济, 等. 鱼类学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1989: 72-86.]
- [9] Pati S. Food and feeding habits of silver pomfret *Pampus argenteus* (Euphrasen) from Bay of Bengal with a note on its significance in fishery[J]. Indian Journal of Fisheries, 1980, 27: 244-255.
- [10] Tong Y H, Li Z Y, Guo X W. Feeding ecology of *Pampus argenteus* in the southern waters of the Yellow Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2013, 34(2): 19-28. [童玉和, 李忠义, 郭学武. 黄海南部银鲳的摄食生态[J]. 渔业科学进展, 2013, 34(2): 19-28.]
- [11] Dadzie B S, Abou-Seedo F, Al-Qattan E. The food and feeding habits of the silver pomfret, *Pampus argenteus* (Euphrasen), in Kuwait waters[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2000, 16(2): 61-67.
- [12] Peng S M, Shi Z H, Yin F, et al. Feeding habits of silver pomfret (*Pampus argenteus*) in East China Sea based on stable isotope techniques[J]. Chinese Journal of Ecology, 2011, 30(7): 1565-1569. [彭士明, 施兆鸿, 尹飞, 等. 利用碳氮稳定同位素技术分析东海银鲳食性[J]. 生态学杂志, 2011, 30(7): 1565-1569.]
- [13] Li Z Y, Jin X S, Zhuang Z M, et al. Applications of stable isotope techniques in aquatic ecological studies[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 3052-3060. [李忠义, 金显仕, 庄志猛, 等. 稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用[J]. 生态学报, 2005, 25(11): 3052-3060.]
- [14] Estrada J A, Lutcavage M, Thorrold S R. Diet and trophic position of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) inferred from stable carbon and nitrogen isotope analysis[J]. Marine Biology, 2005, 147(1): 37-45.
- [15] Wang T T, Lv Z B, Li F, et al. Determination of the trophic

- levels of four fish species in Engraulidae and Clupeidae in Laizhou Bay based on stable carbon and nitrogen isotopes[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(5): 1076-1085. [王田田, 吕振波, 李凡, 等. 基于稳定碳氮同位素的莱州湾 4 种鳀鲱科鱼类营养级研究[J]. 中国水产科学, 2013, 20(5): 1076-1085.]
- [16] Montecinos S, Castro L R, Neira S. Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and trophic position of Patagonian sprat (*Sprattus fuegensis*) from the northern Chilean Patagonia[J]. Fisheries Research, 2016, 179: 139-147.
- [17] Wei X J, Zhang B, Shan X J, et al. Feeding habits of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1289-1298. [魏秀锦, 张波, 单秀娟, 等. 渤海小黄鱼摄食习性[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1289-1298.]
- [18] Jennings S, Pinnegar J K, Polunin N V C, et al. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities[J]. Journal of Animal Ecology, 2001, 70(6): 934-944.
- [19] Parnell A C, Inger R, Bearhop S, et al. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation[J]. PLoS ONE, 2010, 5(3): e9672.
- [20] Layman C A, Arrington D A, Montaña G G, et al. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?[J]. Ecology, 2007, 88(1): 42-48.
- [21] Jiang Y Z, Lin N, Yuan X W, et al. Trophic niches of nine gobiid fishes in Xiangshan Bay determined by carbon and nitrogen stable isotope analysis[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(6): 1579-1585. [姜亚洲, 林楠, 袁兴伟, 等. 基于碳、氮稳定同位素技术研究象山港虾虎鱼类营养生态位[J]. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1579-1585.]
- [22] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions[J]. Ecology, 2002, 83(3): 703-718.
- [23] Meng Q W, Su J X, Li W D. Comparative Anatomy of Fish[M]. Beijing: Science Press, 1987: 175-176. [孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 鱼类比较解剖[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 175-176.]
- [24] Abdurahiman K P, Zacharia P U, Nayak T H, et al. Diet and trophic ecology of silver pomfret, *Pampus argenteus* (Euphrasen, 1788) exploited from the Southeast Arabian Sea[J]. Journal of the Marine Biological Association of India, 2006, 48(2): 206-212.
- [25] Cai D L, Li H Y, Tang Q S, et al. Construct the trophic spectrum of food web in the Yellow Sea and East China Sea ecosystem: Results from carbon and nitrogen stable isotope analysis[J]. Science in China Series C: Life Sciences, 2005, 35(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: 生命科学, 2005, 35(2): 123-130.]
- [26] Zhang B, Yuan W, Dai F Q. Study on feeding ecology of fish community in Laoshan Bay during summer using stable carbon and nitrogen isotopes[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(4): 585-594. [张波, 袁伟, 戴芳群. 应用稳定同位素技术研究崂山湾夏季鱼类群落的摄食生态[J]. 水产学报, 2016, 40(4): 585-594.]
- [27] Zhang B. Feeding ecology of fishes in the Bohai Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2018, 39(3): 11-22. [张波. 渤海鱼类的食物关系[J]. 渔业科学进展, 2018, 39(3): 11-22.]
- [28] Mianzan H W, Mari N, Prenske B, et al. Fish predation on neritic ctenophores from the Argentine continental shelf: A neglected food resource?[J]. Fisheries Research, 1996, 27(1-3): 69-79.
- [29] Purcell J E, Arai M N. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: A review[J]. Hydrobiologia, 2001, 451: 27-44.

Trophic levels and feeding habits of silver pomfret *Pampus argenteus* in the Bohai Sea

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

1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shandong Provincial Key Laboratory of Fishery Resources and Eco-Environment, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
2. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, 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 216 samples (120 silver pomfret *Pampus argenteus* samples, 51 prey organism samples, and 45 fish samples) obtained from three bottom trawl surveys in the Bohai Sea from September to November 2017, the stable isotope ratios of samples were determined by carbon and nitrogen stable isotope techniques. The contribution ratios of the various types of diet were calculated, and the characteristics of feeding habit, trophic level, niche breadth, and niche overlap with fork length were evaluated. The accuracy of the study in terms of the feeding ecology of silver pomfret based on the stable isotope method was confirmed by a comparative study. The results showed that: (1) the $\delta^{13}\text{C}$ value of silver pomfret was -19.50‰ to -14.85‰ , and the average value was -17.18‰ , which was not significantly correlated with fork length ($r=-0.03$, $P=0.71$). The $\delta^{15}\text{N}$ value of silver pomfret was 11.55‰ – 14.77‰ , with an average of 13.30‰ . The correlation with the fork length was highly significant, whereas the correlation intensity was weak ($r=0.26$, $P<0.01$). (2) Stable isotope analysis (Stable Isotope Analysis in R) based on Bayesian mixing models was applied to calculate the contribution rate of each prey item; the results indicated that the silver pomfret is an omnivore, and its main prey is benthic shrimps, with a contribution rate of 11.52% – 57.49% and the average contribution rate was 35.03% . This was followed by *Acetes chinensis*, with a contribution rate of 13.52% – 42.82% and an average contribution rate of 27.87% . The contribution of other prey items was from squid *Loligo japonica*, phytoplankton, and zooplankton, and their rates were 6.41% – 42.57% , 0 – 21.33% , and 0 – 16.21% , respectively. The average contribution rate was 23.29% , 8.08% , and 5.77% . (3) There was some change in the food composition of silver pomfret as the length of the fork increased. The nutrient niche breadth of silver pomfret tended to increase and then decrease with the change in fork length, and the niche breadth of the 90–109 mm fork length group was maximal. However, the nutrient niches of each fork group were similar, and there were more overlaps in the niche. (4) The trophic level of Bohai silver pomfret was 2.84 – 3.79 ; the average trophic level was 3.35 , and the trophic level increased with increasing fork length. (5) The MDS plot showed that the similarity of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ value of silver pomfret and red nose anchovy *Thryssa kammalenensis* were the highest; the $\delta^{13}\text{C}$ value and $\delta^{15}\text{N}$ value of gizzard-shad *Konosirus punctatus* and benthic shrimp were similar; the $\delta^{13}\text{C}$ value and $\delta^{15}\text{N}$ value of scaled sardine *Sardinella zunasi* and gobiid fishes were similar. In this study, comprehensive information on the trophic level and feeding habits of silver pomfret was obtained from stable isotope analysis, which was significant for building an end-to-end food web and for the study of its dynamics in the Bohai sea.

Key words: *Pampus argenteus*; stable carbon and nitrogen isotopes; feeding habits; trophic level; niche breadth; the Bohai Sea

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