

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2013.00148

## 胶州湾 5 种虾虎鱼类的营养和空间生态位

韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 徐宾铎, 刘贺, 麻秋云

中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛 266003

**摘要:** 应用 Shannon-Wiener 指数和 Pianka 重叠指数分析了胶州湾 5 种虾虎鱼类的食物组成、营养生态位宽度、空间生态位宽度及其重叠, 通过计算营养-空间二维生态位重叠指数探讨了 5 种虾虎鱼类种间食物竞争与空间分布的关系。结果表明, 胶州湾的 5 种虾虎鱼均属底栖动物食性, 其中斑尾刺虾虎鱼(*Synechogobius ommaturus*)主要以虾类、多毛类和鱼类为食, 而六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaetrichthys hexanema*)、红狼牙虾虎鱼(*Odontamblyopus lacepedii*)、纹缟虾虎鱼(*Tridentiger trigonocephalus*)和钟馗虾虎鱼(*Tridentiger barbatus*)则主要摄食桡足类、钩虾、涟虫等小型底栖甲壳动物。在 5 种虾虎鱼中, 六丝钝尾虾虎鱼的营养生态位宽度最高(2.65), 纹缟虾虎鱼的空间生态位宽度最高(2.01), 而红狼牙虾虎鱼的营养生态位宽度和空间生态位宽度均最低(分别为 1.26 和 0.97)。5 种虾虎鱼之间的营养生态位重叠指数在 0.03~0.64 之间, 其中六丝钝尾虾虎鱼与钟馗虾虎鱼的营养生态位重叠指数最高(0.64); 空间生态位重叠指数在 0.08~0.91 之间, 最高值出现在红狼牙虾虎鱼与钟馗虾虎鱼之间(0.91); 营养-空间二维生态位重叠指数在 0.0032~0.3648 之间, 其中钟馗虾虎鱼与六丝钝尾虾虎鱼的营养-空间二维生态位重叠指数最高(0.3648), 因此最有可能出现激烈的食物竞争, 其他鱼种之间则通过营养或空间生态位的分化而降低了种间竞争的程度。

**关键词:** 虾虎鱼类; 营养生态位; 空间生态位; 食物竞争; 胶州湾

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2013)01-0148-09

经典共存理论认为, 在资源有限的环境中, 生态位相似的物种之间会发生激烈的种间竞争, 处于劣势的物种常常会面临被淘汰的风险, 因此生态地位相似的物种为了实现共存, 通常会发生生态位的分化<sup>[1]</sup>。在海洋生态系统中, 同一海域栖息的鱼种主要通过实现营养、空间和时间生态位的分化来减少种间竞争, 其中营养和空间生态位的分化最为重要<sup>[2]</sup>。在资源有限的环境中, 鱼类需要通过对食物和空间资源利用的平衡来实现共存<sup>[3]</sup>。

国内外学者在海洋鱼类种间食物竞争方面开展了许多研究, 这些研究主要侧重于研究同一海域不同鱼种之间的食物竞争关系, 或是比较不同

海域鱼类食物组成和食物关系的差异<sup>[4~9]</sup>。上述研究主要是通过比较不同鱼种之间食物组成的相似性来研究种间食物竞争。然而, 仅根据食物组成的相似性, 并不能反映种间食物竞争的真实面貌, 鱼类可以通过空间生态位的分化来减少对食物资源的竞争。Pratchett 等<sup>[3]</sup>指出, 如果不考虑空间分布而仅研究鱼类种间的食物竞争是不合理的。近年来, 国外学者开始重视将鱼类种间的食物竞争与空间分布相结合进行研究<sup>[10~11]</sup>。然而, 目前这还是一个崭新的研究领域, 相关的研究报道比较少。

胶州湾位于黄海之滨, 山东半岛的南岸, 是一个典型的半封闭型海湾<sup>[12]</sup>, 是多种经济鱼、虾、

收稿日期: 2012-02-05; 修订日期: 2012-03-22.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41006083); 山东省自然科学基金项目(ZR2010DQ026); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(201022001); 国家海洋公益性行业科研专项(200805066).

作者简介: 韩东燕(1988-), 男, 硕士研究生, 主要从事鱼类摄食生态学研究. E-mail: handyy@163.com

通信作者: 薛莹(1977-), 男, 副教授. E-mail: xueying@ouc.edu.cn

蟹类繁殖、育幼和索饵的场所<sup>[13]</sup>。近年来,由于过度捕捞、水域污染和栖息地破坏等因素的影响,湾内生态环境恶化,生物种类锐减,鱼类群落结构也发生了较大变化,许多传统的经济鱼种资源已经形不成渔汛,有些甚至枯竭<sup>[14]</sup>。由于虾虎鱼类具有适应能力强、生命周期短和繁殖力强等特点,加之捕食者减少等原因,其资源量显著增加。目前,虾虎鱼科(Gobiidae)的鱼类已经成为胶州湾鱼类群落的重要组成部分<sup>[15]</sup>。

虾虎鱼类既是底栖生物的主要捕食者,又是许多高营养级鱼类的饵料生物,是胶州湾底层食物链中的关键环节,在生态系统物质循环和能量流动中起着重要的作用。为此,本研究选择胶州湾的5种虾虎鱼类作为研究对象,对其食物组成、营养和空间生态位及其重叠进行研究,旨在为深入了解种间竞争对鱼类空间分布、种群数量变动以及群落结构稳定性的影响提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集

研究所用的虾虎鱼样品取自2011年2—3月在胶州湾海域( $35^{\circ}59' \sim 36^{\circ}07'N$ ,  $120^{\circ}13' \sim 120^{\circ}23'E$ )进行的底拖网调查。调查船为60马力的单拖渔船,调查网具网口目数为900目,囊网网目10 mm,网口高约3 m,网口宽约20 m。平均拖速2 kn,每站拖网时间0.5 h左右。本次调查采用分层随机取样(stratified random sampling)的方法<sup>[16]</sup>,根据水深和地理位置的不同,在胶州湾的湾内、湾口和湾外随机设置12个调查站位(图1)。由于胶州湾浅水区域分布着大面积的底播贝类养殖区,无法

进行拖网作业,因此本次调查的站位主要设置在胶州湾5 m以深的水域。每个站位每种虾虎鱼都随机留取30尾样品冷冻保存,不足30尾的全部留取。调查共收集5种虾虎鱼样品330尾,各个鱼种的样品数目及体长范围见表1。

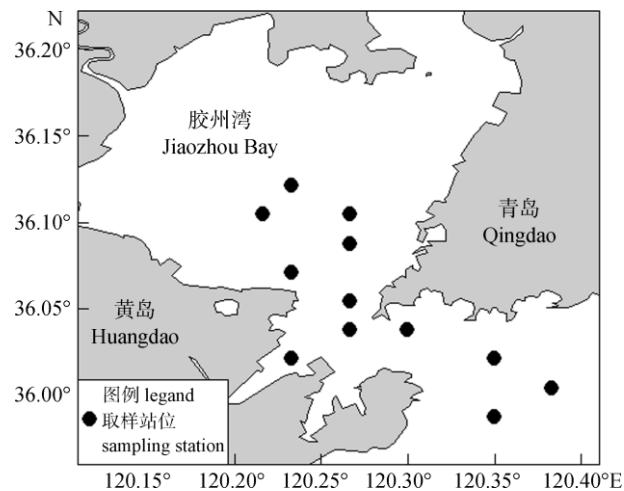


图1 胶州湾底拖网调查站位

Fig. 1 Sampling stations by bottom trawl survey in Jiaozhou Bay

### 1.2 胃含物分析

将留取的虾虎鱼样品带回实验室进行生物学测定,分别测定每尾鱼的体长(mm)、体质量(g)、性腺成熟度等生物学参数,将消化道取出,标号并放入冰柜中冷冻保存。胃含物分析时,将其解冻后在双筒解剖镜下鉴定饵料生物的种类,尽可能鉴定到最低的分类阶元。根据剩余的残体确定饵料生物的个数,用精度为0.1 mg的电子天平称量其实际质量,称重前先用吸水纸吸干饵料生物表面水分。有反刍现象的样品不用于胃含物分析。

表1 胶州湾5种虾虎鱼类的样品数及体长范围  
Tab. 1 Sample size and size range of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay

鱼种 species	体长范围/mm size range	平均体长 /mm mean size	样品数 sample size	摄食率/% feeding rate
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaetichthys hexanema</i>	36—110	$60.67 \pm 1.43$	115	69.57
红狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	69—191	$117.49 \pm 3.57$	60	36.67
斑尾刺虾虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>	128—251	$189.33 \pm 6.74$	22	81.81
钟馗虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	26—77	$47.37 \pm 1.33$	97	42.27
纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trigonocephalus</i>	29—77	$54.67 \pm 2.57$	36	58.33

注:摄食率是指实胃数占样品总数的百分比。

Note: Feeding rate is the percentage of stomachs with food in all samples.

### 1.3 数据处理

用于评价饵料重要性的指数有质量百分比( $W\%$ )、个数百分比( $N\%$ )、出现频率( $F\%$ )和百分比相对重要性指数( $IRI\%$ )<sup>[17]</sup>, 本研究使用百分比相对重要性指数来评价各饵料成分的重要性, 计算公式如下:

$$\text{质量百分比} (W\%) = \frac{\text{某种饵料生物的质量}}{\text{饵料生物的总质量}} \times 100$$

$$\text{个数百分比} (N\%) = \frac{\text{某种饵料生物的个数}}{\text{饵料生物的总个数}} \times 100$$

$$\text{出现频率} (F\%) = \frac{\text{某种饵料生物出现的次数}}{\text{非空胃的个数}} \times 100$$

$$IRI = F\% \times (N\% + W\%)$$

$$IRI\% = (IRI / \sum IRI) \times 100$$

在生态学研究中, 用于描述生态位宽度的指数较多, 如 Levins 指数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、百分比相似指数等, 其中 Shannon-Wiener 指数对鱼类摄食的稀有饵料生物比较灵敏<sup>[18]</sup>, 因此本研究采用 Shannon-Wiener 指数( $H'$ )来计算虾虎鱼类的营养生态位宽度和空间生态位宽度。应用 Pianka 生态位重叠指数( $O_{jk}$ )来研究其生态位重叠<sup>[19]</sup>。由于不同种类及同种类个体之间的差异较大, 使用生物量更能表示种类间能量的分布<sup>[20]</sup>。因此, 本研究根据生物量计算生态位宽度和生态位重叠指数。

$$H' = -\sum (P_{ij} \ln P_{ij})$$

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 P_{ik}^2}}$$

式中的  $P_{ij}$  在计算营养生态位时, 为饵料生物  $i$  在捕食者  $j$  的食物组成中所占的质量百分比; 在计算空间生态位时, 为鱼种  $i$  在第  $j$  个站位的生物量占该鱼种总生物量的比例。 $O_{jk}$  的变化范围为 0~1, 值越大, 说明重叠程度越高,  $O_{jk} > 0.3$  视为重叠有意义,  $O_{jk} > 0.6$  视为显著重叠<sup>[21]</sup>。由于各站位的拖网时间和拖速都不尽相同, 数据分析前先以拖速 2 kn 和拖网时间 1 h 为基准, 将各个站位虾虎鱼的生物量进行标准化处理。

采用 Pielou 均匀度指数( $J'$ )计算饵料生物的均

匀度<sup>[22]</sup>, 用来表示鱼类摄食饵料生物的均匀性, 计算公式如下:

$$J' = H'/\ln S$$

式中:  $H'$  为 Shannon-Wiener 指数,  $S$  为饵料种数。 $J'$  值越大, 说明鱼类的食物组成越均匀。

May<sup>[23]</sup>提出, 当物种利用多个独立的资源时, 可以使用各维度生态位特征值的乘积来表示多维生态位的特征值, 因此本研究通过计算营养生态位重叠指数与空间生态位重叠指数的乘积来表示营养-空间二维生态位重叠指数, 即: 营养-空间生态位重叠指数=营养生态位重叠指数 × 空间生态位重叠指数。

## 2 结果与分析

### 2.1 食物组成

胃含物分析表明, 斑尾刺虾虎鱼(*Synechogobius ommaturus*)主要以虾类、多毛类和鱼类为食, 同时还摄食少量的钩虾和蟹类, 优势饵料生物是鲜明鼓虾(*Alpheus distinguendus*)、沙蚕和六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*); 红狼牙虾虎鱼(*Odontamblyopus lacepedii*)主要以多毛类和小型底栖甲壳动物为食, 优势饵料生物为猛水蚤、沙蚕和无尾涟虫等。六丝钝尾虾虎鱼、钟馗虾虎鱼(*Tridentiger barbatus*)和纹缟虾虎鱼(*Tridentiger trigonocephalus*)均以小型甲壳动物为主要饵料生物, 但不同饵料生物的重要性各不相同, 其中六丝钝尾虾虎鱼主要以桡足类、涟虫和端足类为食, 此外还摄食少量的虾类、瓣鳃类、糠虾和多毛类, 优势饵料生物为中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)、猛水蚤、无尾涟虫和钩虾等; 纹缟虾虎鱼主要以桡足类和瓣鳃类为食, 此外还摄食一定比例的端足类、多毛类、虾类、涟虫和糠虾, 优势饵料生物为猛水蚤、櫻蛤、钩虾和沙蚕; 钟馗虾虎鱼主要以桡足类和端足类为食, 其次还摄食少量的虾类、涟虫和糠虾, 优势饵料生物为猛水蚤和钩虾(表 2)。

### 2.2 生态位宽度

胶州湾 5 种虾虎鱼类的生态位宽度包括营养生态位和空间生态位, 如表 3 所示。

表 2 胶州湾 5 种虾虎鱼类的食物组成  
Tab. 2 Diet composition of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay

饵料种类 prey item	斑尾刺虾虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>				红狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>				六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>				纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trigonocephalus</i>				钟馗虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>				%			
	W	N	F	IRI	W	N	F	IRI	W	N	F	IRI	W	N	F	IRI	W	N	F	IRI				
鱼类 fish	18.23	13.72	27.78	10.13																				
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	9.11	9.80	22.22	8.64																				
普氏栉虾虎鱼 <i>Acentrogobius pflaumii</i>	0.06	1.96	5.56	0.23																				
矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	9.06	1.96	5.56	1.26																				
甲壳动物 Crustacea	53.49	64.49	83.33	62.65	64.55	83.34	84.62	75.42	92.39	92.14	81.25	98.00	51.07	85.26	66.67	78.95	100.00	100.00	100.00	100.00	%			
糠虾类 Mysidacea													3.36	0.87	2.50	0.28	0.36	2.94	4.76	0.56	5.22	1.35	2.44	0.34
刺糠虾 <i>Acanthomysis</i> sp.													3.36	0.87	2.50	0.28	0.36	2.94	4.76	0.56	5.22	1.35	2.44	0.34
涟虫类 Cumacea					50.00	16.67	7.69	17.07	9.97	4.94	15.00	6.02	0.53	2.94	4.76	0.59	2.77	4.05	7.32	1.06				
无尾涟虫 <i>Leueon</i> sp.					50.00	16.67	7.69	17.07	9.97	4.94	15.00	6.02	0.53	2.94	4.76	0.59	2.77	4.05	7.32	1.06				
端足类 Amphipoda	0.66	9.80	16.67	1.19	2.73	22.22	23.08	9.70	20.54	4.94	18.75	5.66	35.05	11.76	19.05	11.34	24.31	6.76	12.20	8.04				
双眼钩虾 <i>Ampelisca</i> sp.	0.18	5.88	5.56	0.69						2.76	0.58	2.50	0.22									+		
钩虾 <i>Gammaridae</i> sp.					1.82	11.11	15.38	6.62	9.01	3.20	12.50	4.10	14.23	5.88	9.52	6.82	24.31	6.76	12.20	8.04				
独眼钩虾 <i>Monocloides</i> sp.	0.33	1.96	5.56	0.26	0.91	11.11	7.69	3.08	8.77	1.16	5.00	1.34	4.27	2.94	4.76	1.22								
细长脚虫戎 <i>Parathemisto fravilipes</i>	0.16	1.96	5.56	0.24									16.55	2.94	4.76	3.30								
虾类 Decapoda	52.27	50.97	72.22	60.95	4.55	16.67	24.08	17.01	37.83	5.22	15.00	4.19	1.07	5.88	9.52	1.18	55.31	6.75	12.20	5.17				
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	24.73	23.53	44.44	44.10																				
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	10.17	9.80	16.67	6.85						10.51	0.58	2.50	0.75	0.89	2.94	4.76	0.65	35.89	1.35	2.44	1.93			
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	2.63	1.96	5.56	0.52						2.28	0.29	1.25	0.09											
海蜇虾 <i>Latreutes anoplonyx</i>										4.26	1.45	2.50	0.38											
疣背宽额虾 <i>Latreutes planirostris</i>	2.78	9.80	22.22	5.75						0.54	0.29	1.25	0.03											
细螯虾 <i>Leptochela gracilis</i>	1.05	1.96	5.55	0.34						9.07	0.87	3.75	1.00											
葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i>	10.91	3.92	11.11	3.39						1.44	0.29	1.25	0.06					4.57	1.35	2.44	0.31			
不可辨认虾类 unidentified decapoda					4.55	16.67	24.08	17.01	9.73	1.45	6.25	1.88	0.18	2.94	4.76	0.53	14.85	4.05	7.32	2.93				

续表2

饵料种类 prey item	斑尾刺虾虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>				红狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>				六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>				纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trigocephalus</i>				钟馗虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>																	
	W		N		F		IRI		W		N		F		IRI		W		N		F		IRI		W		N		F		IRI			
蟹类 Brachyura	0.55	3.92	11.11	0.51																														
异足倒颚蟹 <i>Asthenognathus inaequipes</i>	0.05	1.96	5.56	0.23																														
绒毛近方蟹 <i>Hemigrapsus penicillatus</i>	0.50	1.96	5.56	0.28																														
瓷蟹 <i>Porcellana</i> sp.																																		
5.34																																		
桡足类 Copepoda					7.27	27.78	30.77	31.64	20.69	76.17	53.75	81.85	8.72	58.80	42.86	63.88	12.40	81.08	65.85	85.40														
中华哲水蚤 <i>Calanus sinicus</i>																																		
9.12																																		
挪威小星猛水蚤 <i>Microsetella norvegica</i>																																		
0.18																																		
哲水蚤 Harpacticoida	+	5.56	7.69	1.42	0.06	0.87	1.25	0.03	1.78	2.94	4.76	0.80	0.16	1.35	2.44	0.08																		
7.27																																		
22.22																																		
猛水蚤 <i>Calanus</i> sp.																																		
7.27																																		
不可辨认桡足类 unidentified copepoda																																		
瓣鳃类 Lamellibranchia					2.73	5.56	7.69	2.12	2.44	0.85	3.75	0.20	34.7	8.82	14.28	14.25																		
镜蛤 <i>Dosinia</i> sp.																																		
0.12																																		
0.29																																		
1.25																																		
0.01																																		
34.7																																		
5.88																																		
9.52																																		
13.75																																		
醒目云母蛤 <i>Yoldia notabilis</i>																																		
2.32																																		
0.56																																		
2.50																																		
0.19																																		
+																																		
2.94																																		
4.76																																		
0.50																																		
腹足类 Gastropoda																																		
经氏壳蛞蝓 <i>Philine kinglippini</i>																																		
2.10																																		
2.04																																		
8.75																																		
0.97																																		
多毛类 Polychaeta	28.89	21.57	50.00	27.21	32.73	11.11	15.38	22.45	0.06	3.20	2.50	0.22	14.23	5.88	9.52	6.82																		
沙蚕 Nereididae	13.87	15.69	33.33	20.25	32.73	11.11	15.38	22.45	0.06	3.20	2.50	0.22	14.23	5.88	9.52	6.82																		
多齿围沙蚕 <i>Perinensis nuntia</i>	14.42	5.88	16.67	6.96																														
其他 others																																		
	3.00																																	
	1.73																																	
	7.50																																	
	0.60																																	

注: W 为质量百分比; N 为个数百分比; F 为出现频率; IRI 为相对重要性指数, “+”表示<0.01。

Note: W is mass percentage. N is amount percentage. F is occurrence frequency. IRI is relative importance index. “+” indicates less than 0.01.

在营养生态位方面,六丝钝尾虾虎鱼的生态位宽度最广,为2.65;斑尾刺虾虎鱼和纹缟虾虎鱼的生态位宽度相近,分别为2.13和1.90;钟馗虾虎鱼的生态位宽度(1.71)次之;红狼牙虾虎鱼的生态位宽度最小,仅为1.26。

在空间生态位方面,生态位宽度最广的是纹缟虾虎鱼,为2.24;其次是钟馗虾虎鱼(1.88)、斑尾刺虾虎鱼(1.70)和六丝钝尾虾虎鱼(1.57);红狼牙虾虎鱼的生态位宽度最小,仅为0.97。

由表3可见,六丝钝尾虾虎鱼的饵料均匀度最高(0.85);其次是钟馗虾虎鱼(0.74)和纹缟虾虎鱼(0.72);斑尾刺虾虎鱼和红狼牙虾虎鱼的饵料均匀度最低,均为0.69。

### 2.3 生态位重叠

计算结果表明,六丝钝尾虾虎鱼与钟馗虾虎鱼的营养生态位重叠指数最高,为0.64,其次是六丝钝尾虾虎鱼与红狼牙虾虎鱼(0.38)。其他鱼种之间的营养生态位重叠指数均较低,在0.10~0.24之间,其中,钟馗虾虎鱼与红狼牙虾虎鱼的营养生态位重叠指数最低,仅为0.10(表4)。

在空间生态位方面,红狼牙虾虎鱼与钟馗虾虎鱼的空间生态位重叠指数最高,达到0.91,其

次是纹缟虾虎鱼与钟馗虾虎鱼(0.79)。此外,红狼牙虾虎鱼与六丝钝尾虾虎鱼(0.67)和纹缟虾虎鱼(0.62)的空间生态位重叠指数也较高。其他鱼种之间的空间生态位重叠指数在0.08~0.57之间,其中,红狼牙虾虎鱼与斑尾刺虾虎鱼的空间生态位重叠指数最低,仅为0.08(表4)。

六丝钝尾虾虎鱼与钟馗虾虎鱼的营养-空间二维生态位重叠指数最高,为0.3648,红狼牙虾虎鱼与六丝钝尾虾虎鱼的重叠指数次之,为0.2680。其余鱼种之间的重叠指数均小于0.1,其中斑尾刺虾虎鱼与红狼牙虾虎鱼的重叠指数最低,仅为0.0032(表5)。

## 3 讨论

### 3.1 食性类型

研究表明,胶州湾的5种虾虎鱼均属底栖动物食性,其中斑尾刺虾虎鱼主要摄食虾类、多毛类和鱼类,而其余4种虾虎鱼都主要以桡足类、钩虾、涟虫类等小型底栖甲壳动物为食。虽然后4种虾虎鱼类摄食的饵料种类相似,但其饵料成分的重要性各不相同,表明它们之间能够通过改变摄食食物的比例减少种间食物竞争,从而实现

表3 胶州湾5种虾虎鱼类的营养生态位宽度、空间生态位宽度和饵料均匀度  
Tab. 3 Spatial niche, trophic niche and dietary evenness indexes of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay

鱼种 species	营养生态位宽度 trophic niche	空间生态位宽度 spatial niche	饵料均匀度 evenness index
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaetrichthys hexanema</i>	2.65	1.57	0.85
红狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	1.26	0.97	0.69
斑尾刺虾虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>	2.13	1.70	0.69
纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trigonocephalus</i>	1.90	2.01	0.72
钟馗虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	1.71	1.88	0.74

表4 胶州湾5种虾虎鱼类营养生态位和空间生态位的重叠指数  
Tab. 4 Trophic niche overlap and spatial niche overlap of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay

	六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaetrichthys hexanema</i>	红狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	斑尾刺虾虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>	纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trigonocephalus</i>	钟馗虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>
六丝钝尾虾虎鱼 <i>A. hexanema</i>		0.38	0.14	0.22	0.64
红狼牙虾虎鱼 <i>O. lacepedii</i>	0.67		0.20	0.21	0.10
斑尾刺虾虎鱼 <i>S. ommaturus</i>	0.13	0.08		0.13	0.24
纹缟虾虎鱼 <i>T. trigonocephalus</i>	0.30	0.62	0.50		0.22
钟馗虾虎鱼 <i>T. barbatus</i>	0.57	0.91	0.23	0.79	

注:主对角线以下为空间生态位重叠指数;主对角线上为营养生态位重叠指数。

Note: Values under the main diagonal are spatial niche overlap parameter. Values above the main diagonal are trophic niche overlap parameter.

表 5 胶州湾 5 种虾虎鱼类的营养-空间二维生态位重叠指数  
Tab. 5 Trophic-spatial niche overlap of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay

	六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaetrichthys hexanema</i>	红狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	斑尾刺虾虎鱼 <i>Synechogobius ommaturus</i>	钟馗虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>
红狼牙虾虎鱼 <i>O. lacepedii</i>	0.2680			
斑尾刺虾虎鱼 <i>S. ommaturus</i>	0.0039	0.0032		
钟馗虾虎鱼 <i>T. barbatus</i>	0.3648	0.0910	0.0092	
纹缟虾虎鱼 <i>T. trigonocephalus</i>	0.0330	0.0372	0.0450	0.0474

共存, 这与 Platell 等<sup>[24]</sup>的研究结果相似。

近年来有关虾虎鱼类摄食习性的研究表明, 渤海的斑尾刺虾虎鱼主要摄食日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)和六丝钝尾虾虎鱼<sup>[25]</sup>, 莱州湾的斑尾刺虾虎鱼主要摄食仔幼鱼、长尾类和多毛类<sup>[26-27]</sup>, 本文的研究结果与其相似。渤海的六丝钝尾虾虎鱼则主要摄食端足类、细螯虾(*Leptochela gracilis*)、双壳类等饵料生物<sup>[25]</sup>; 长江口的红狼牙虾虎鱼主要摄食钩虾、多毛类和双壳类<sup>[28]</sup>, 而本研究发现, 胶州湾的六丝钝尾虾虎鱼主要摄食桡足类和涟虫, 红狼牙虾虎鱼则主要以桡足类和多毛类为食, 这再次说明鱼类摄食饵料生物的种类会随着栖息海域的变化而发生相应的改变。

### 3.2 营养和空间生态位宽度

营养生态位宽度反映了鱼类摄食饵料生物的种类数和均匀度<sup>[29]</sup>。在本研究中, 六丝钝尾虾虎鱼摄食的饵料种类数最多, 饵料均匀度指数也最高, 因此其营养生态位宽度最高; 斑尾刺虾虎鱼和红狼牙虾虎鱼的饵料均匀度相同, 然而由于前者摄食的饵料种类数要多于后者, 因此前者的营养生态位宽度要高于后者。

空间生态位宽度反映的是物种在空间维度上的分布范围<sup>[30]</sup>。在本研究中, 纹缟虾虎鱼在胶州湾的分布范围最为广泛, 并且分布较均匀, 因此其空间生态位宽度最高; 六丝钝尾虾虎鱼和钟馗虾虎鱼在胶州湾各站位的出现频率虽较高, 但是其空间分布不均匀, 从而导致其空间生态位宽度较小; 红狼牙虾虎鱼的空间生态位宽度最小, 是因为它在本次调查中出现的站位数较少, 而且在各站位的分布也极不均匀。

需要指出的是, 空间生态位宽度并不能反映鱼类总生物量的高低。在本次调查中, 斑尾刺虾

虎鱼的相对生物量最高(3.06 kg/h), 其次是六丝钝尾虾虎鱼(1.85 kg/h)、红狼牙虾虎鱼(0.85 kg/h)、钟馗虾虎鱼(0.53 kg/h)和纹缟虾虎鱼(0.19 kg/h)。虽然纹缟虾虎鱼的生物量最低, 但是其空间生态位宽度却最高; 而生物量最高的斑尾刺虾虎鱼和六丝钝尾虾虎鱼, 其空间生态位宽度反而较低。

### 3.3 营养和空间生态位重叠

生态位重叠指数反映物种间对资源利用的相似程度, 同时也反映物种间潜在的竞争关系<sup>[31]</sup>。营养生态位重叠指数反映的是物种间食物组成的相似程度, 研究发现六丝钝尾虾虎鱼与钟馗虾虎鱼的营养生态位重叠指数最高, 因为它们均摄食一定比例的桡足类和钩虾, 饵料生物组成最为相似, 会发生较为激烈的食物竞争; 而斑尾刺虾虎鱼与其余 4 种虾虎鱼的重叠指数均较低, 这是因为斑尾刺虾虎鱼的食物组成与其他 4 种虾虎鱼类之间存在明显的差别, 发生食物竞争的可能性较低。

空间生态位重叠指数反映的是不同物种在空间分布上的相似程度。红狼牙虾虎鱼和钟馗虾虎鱼的空间生态位重叠指数最高, 是因为二者均主要出现在湾内区域, 其湾内的生物量分别占两种虾虎鱼总生物量的 88.72% 和 76.84%; 而红狼牙虾虎鱼与斑尾刺虾虎鱼之间的空间生态位重叠指数最低, 这是因为与前者相比, 后者的空间分布较为均匀, 其在湾内、湾口和湾外的生物量比例分别为 28.20%、41.66% 和 30.14%。

### 3.4 营养-空间二维生态位重叠

在食物资源有限的环境中, 鱼类需要通过对营养和空间生态位利用的平衡来实现共存<sup>[3]</sup>。在较大尺度的空间范围内, 生态地位相似的鱼种可以通过食性的分化或选择不同的栖息空间来减少

对有限食物资源的竞争, 占优势地位的鱼种会优先选择饵料生物丰富、环境条件适宜的小生境, 而处于竞争劣势的鱼种则只能通过摄食不同种类的饵料生物, 或者选择其他的栖息空间来减少种间的食物竞争<sup>[3]</sup>。因此, 鱼类种间的食物竞争与其空间分布有着密切的关系。

近年来, 国外学者开始重视将鱼类的营养和空间生态位相结合来进行研究。Preciado等<sup>[10]</sup>报道了东北大西洋3种深海鲨营养和空间生态位的分化, 发现这3种鲨通过选择不同水深的海域来减少对食物资源的竞争。Shoji等<sup>[11]</sup>研究了日本南部两处海湾中鳀(*Engraulis japonicus*)与海月水母(*Aurelia aurita*)空间分布与食物竞争的关系, 发现二者空间分布区域的重叠与其食物竞争有着密切的联系。营养-空间二维生态位重叠指数反映了物种之间对食物和空间资源利用的相似程度。物种之间, 只有在营养生态位重叠指数和空间生态位重叠指数都比较高的情况下, 其营养-空间二维生态位重叠指数才会高, 如果其中任一维度的重叠指数降低, 都会导致营养-空间二维生态位重叠指数降低。在本研究中, 六丝钝尾虾虎鱼与钟馗虾虎鱼的营养-空间二维生态位重叠指数最高, 是因为这2种虾虎鱼均摄食大量的猛水蚤, 且二者主要分布在湾内的5个站位中, 空间分布区域较为相似, 因此出现激烈食物竞争的可能性最大; 而对于红狼牙虾虎鱼与钟馗虾虎鱼来说, 虽然它们之间的空间生态位重叠指数较高, 但是后者主要以猛水蚤为食, 而前者除了摄食部分猛水蚤以外, 还摄食了一定量的沙蚕和无尾涟虫, 二者通过摄食不同种类和比例的饵料生物, 降低了其营养生态位的重叠指数, 因此它们之间的营养-空间二维生态位重叠指数也随之降低, 进而减弱了种间的食物竞争。

相对于单一的食物重叠指数, 营养-空间二维生态位重叠指数同时考虑了鱼类对营养和空间生态位利用的相似程度, 因此能够更好地反映鱼类种间食物竞争的程度。需要指出的一点是, 鱼类种间食物竞争的程度, 不仅取决于营养-空间二维生态位的重叠指数, 饵料生物的丰度、捕食

者的生物量和摄食率以及外界环境条件等因素也会影响种间食物竞争产生影响。关于多种因素对食物竞争的影响还有待进一步的深入研究。

#### 参考文献:

- [1] Svanbäck R, Bolnick D I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population[J]. Proc Royal Soc B: Biol Sci, 2007, 274: 839–844.
- [2] Ross S T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies[J]. Copeia, 1986, 2: 352–388.
- [3] Pratchett M, Berumen M. Interspecific variation in distributions and diets of coral reef butterflyfishes (Teleostei: Chaetodontidae)[J]. J Fish Biol, 2008, 73(7): 1730–1747.
- [4] 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.
- [5] 张波, 唐启升, 金显仕, 等. 东海和黄海主要鱼类的食物竞争[J]. 动物学报, 2005, 51(4): 616–623.
- [6] 薛莹, 金显仕, 张波, 等. 南黄海三种石首鱼类的食性[J]. 水产学报, 2005, 29(2): 178–187.
- [7] 李忠义, 金显仕, 庄志猛, 等. 南黄海春季鳀和赤鼻棱鳀的食物竞争[J]. 中国水产科学, 2007, 14(4): 630–636.
- [8] Bizarro J J, Robinson H J, Rinewalt C S, et al. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA[J]. Environ Biol Fishes, 2007, 80(2): 197–220.
- [9] Tolmacheva Y P. Comparative characteristic of feeding of three species of cottoidei in the littoral of southern Baikal (Cape Berezovyi)[J]. J Ichthyol, 2008, 48(7): 499–504.
- [10] Preciado I, Cartes J, Serrano A, et al. Resource utilization by deep-sea sharks at the Le Danois Bank, Cantabrian Sea, north-east Atlantic Ocean[J]. J Fish Biol, 2009, 75(6): 1331–1355.
- [11] Shoji J, Mizuno K, Yamamoto M, et al. Spatial distribution and dietary overlap between Japanese anchovy *Engraulis japonicus* and moon jellyfish *Aurelia aurita* in the Seto Inland Sea, Japan[J]. Sci Mar, 2009, 73(S1): 191–198.
- [12] 李乃胜, 于洪军, 赵松龄. 胶州湾自然环境与地质演化[M]. 北京: 海洋出版社, 2006.
- [13] 刘瑞玉. 胶州湾生态学和生物环境[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [14] 曾晓起, 朴成华, 姜伟, 等. 胶州湾及其邻近水域渔业生物多样性的调查研究[J]. 中国海洋大学学报, 2004, 34(6): 977–982.
- [15] 梅春, 徐斌铎, 薛莹, 等. 胶州湾中部海域秋、冬季群落结构及其多样性研究[J]. 中国水产科学, 2010, 17(1): 110–118.

- [16] Cochran W G. Sampling techniques[M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1977.
- [17] Hyslop E J. Stomach contents analysis a review of methods and their application[J]. *J Fish Biol*, 1980, 17(4): 411–429.
- [18] Marshall S, Elliott M A. Comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter and intraspecific feeding relationships in estuarine fish[J]. *J Fish Biol*, 1997, 51: 525–546.
- [19] Soria-Barreto M, Rodiles-Hernández R. Spatial distribution of cichlids in Tzendales River, Biosphere Reserve Montes Azules, Chiapas, Mexico[J]. *Environ Biol Fish*, 2008, 83 (4): 459–469.
- [20] Wilhm J L. Use of biomass units in Shannon formula[J]. *Ecology*, 1968, 49: 153–156.
- [21] Krebs C J. Ecological methodology[M]. Menlo Park: Addison-Wesley, Menlo Park, 1999.
- [22] Pielou E C. Ecological diversity[M]. New York: Wiley, 1975.
- [23] May R M. Some notes on estimating the competition matrix[J]. *Ecology*, 1975, 56: 737–741.
- [24] Platell M E, Sarre G A, Potter I C. The diets of two cooccurring marine teleosts, *Parequula melbournensis* and *Pseudoca-*
- ranx wright*, and their relationships to body size and mouth morphology, and the season and location of capture[J]. *Environ Biol Fish*, 1997, 29: 361–376.
- [25] 杨纪明. 渤海鱼类的食性和营养级关系[J]. 现代渔业信息, 2001, 16(10):10–19.
- [26] 孟田湘. 莱州湾黄河口近岸幼鱼食物结构与饵料重叠[J]. 海洋水产研究, 2000, 21(2): 1–6.
- [27] 范海洋, 纪毓鹏, 张世华, 等. 黄河三角洲斑尾复虾虎鱼渔业生物学的研究[J]. 中国海洋大学学报, 2005, 35(5): 733–736.
- [28] 张波, 金显仕, 唐启升. 长江口及邻近海域高营养层次生物群落功能群及其变化[J]. 应用生态学报, 2009, 20(2): 344–351.
- [29] Bearhop S, Adams C E, Waldron S, et al. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis[J]. *J Anim Ecol*, 2004, 73(5): 1007–1012.
- [30] 于振海, 金显仕, 李显森. 黄海中南部主要鱼种的生态位分析[J]. 渔业科学进展, 2010, 31(6): 1–8.
- [31] 王桂明, 周庆强, 钟文勤. 内蒙古典型草原 4 种常见小型哺乳动物的营养生态位及相互关系[J]. 生态学报, 1996, 16(1): 71–76.

## Trophic and spatial niche of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay

HAN Dongyan, XUE Ying, JI Yupeng, XU Binduo, LIU He, MA Qiuyun

Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

**Abstract:** The food composition, spatial and trophic niche width, trophic-spatial niche overlap for five gobiid fishes in Jiaozhou Bay were studied using the Shannon-Wiener index and Pianka overlap index. The trophic-spatial niche overlap was calculated to describe the relationship between feeding competition and spatial distribution of these gobiid fishes. Results showed that all the five gobiid fishes could be classified as benthic carnivorous predators. *Synechogobius ommaturus* fed mainly upon shrimps, polychaetes and fish. The main prey items of *Amblychaeturichthys hexanema*, *Odontamblyopus lacepedii*, *Tridentiger trigonocephalus* and *Tridentiger barbatus* were some small benthic crustaceans such as copepods, amphipods and cumacea. Among the five gobiid fishes, *A. hexanema* had the highest trophic niche width value (2.65) and *T. trigonocephalus* had the highest spatial niche width value (2.01). *O. lacepedii* had the lowest values of trophic niche width (1.26) and spatial niche width (0.97). The trophic niche overlap values for five gobiid fishes ranged from 0.03 to 0.64, with *A. hexanema* and *T. barbatus* having the highest trophic niche overlap value (0.64). The spatial niche overlap values were between 0.08 and 0.91, with *O. lacepedii* and *T. barbatus* having the highest spatial niche overlap value (0.91). The trophic-spatial niche overlap values ranged from 0.003 2 to 0.364 8, with *A. hexanema* and *T. barbatus* having the highest trophic-spatial niche overlap value (0.3648), which may result in intensive food competition. The competitions among other gobiid fishes were reduced by partitioning of trophic and spatial niches.

**Key words:** gobiid fish; trophic niche; spatial niche; food competition; Jiaozhou Bay

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