

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.19092

海州湾春季皮氏叫姑鱼摄食习性的空间异质性及其索饵场分布

张云雷¹, 徐宾铎¹, 张崇良¹, 纪毓鹏¹, 任一平^{1,2}, 程远³, 薛莹¹

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;
2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237;
3. 近海(大连)生态发展有限公司, 辽宁 大连 116023

摘要: 鱼类通过摄食维持自身的生存、生长和繁殖, 对鱼类摄食习性的空间异质性及其索饵场分布进行研究有助于了解鱼类在不同海域间的生长差异。本研究根据 2011 年及 2013—2016 年春季在海州湾进行的渔业资源底拖网调查数据, 通过胃含物分析研究皮氏叫姑鱼(*Johnius belangerii*)的摄食习性, 依据胃含物分析结果选择主要饵料生物, 结合皮氏叫姑鱼和主要饵料生物的空间分布, 研究皮氏叫姑鱼摄食习性的空间异质性, 并判别其索饵场。结果表明: 皮氏叫姑鱼摄食的饵料生物共有 20 余种, 其中虾类(IRI%=55.54%)和端足类(IRI%=35.94%)为优势饵料类群。基于胃含物分析和底拖网调查, 选择海蜇虾(*Latreutes anoplonyx*)、细巧仿对虾(*Parapenaeopsis tenella*)、鲜明鼓虾(*Alpheus distinguendus*)、疣背宽额虾(*Latreutes planirostris*)、细螯虾(*Leptochela gracilis*)、戴氏赤虾(*Metapenaeopsis dalei*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)和中华安乐虾(*Eualus sinensis*) 8 种饵料生物研究皮氏叫姑鱼摄食习性的空间异质性及其索饵场。摄食选择性的研究表明, 海州湾春季的皮氏叫姑鱼喜食海蜇虾。本研究发现, 皮氏叫姑鱼及其主要饵料生物资源丰度重心均位于海州湾中部 10~20 m 深海域; 海州湾中南部 10~20 m 海域的饵料生物资源丰度显著高于其他海域($P<0.05$), 而且该海域皮氏叫姑鱼的个体较小, 生长速度较快, 摄食强度较高, 是其主要的索饵场。

关键词: 摄食习性; 空间重叠; 空间异质性; 索饵场

中图分类号: S93

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)03-0315-12

摄食是鱼类维持生长和繁殖的重要行为, 鱼类通过能量的摄入保证自身的生长和种群的延续。深入了解鱼类的摄食习性, 是研究海洋生态系统能量流动和物质循环的基础^[1]。已有学者指出, 研究鱼类摄食习性的空间异质性有助于了解鱼类在不同海域间营养生态位的差异^[2]。如何通过摄食习性的空间异质性和鱼类的生长差异判别其主要索饵场分布, 是研究鱼类生长发育及资源保护的重要问题。

皮氏叫姑鱼(*Johnius belangerii*)隶属鲈形目(Perciformes)、石首鱼科(Sciaenidae)、叫姑鱼属(*Juhnius*), 系暖温性底层鱼类, 喜栖息于近岸浅

水海域, 为常见经济鱼类^[3-4]。该鱼种群体结构简单, 主要捕获方式为底拖网^[5-6]。国内外对皮氏叫姑鱼的研究主要集中于生长、繁殖、摄食、洄游和资源密度分布等方面^[6-9]。例如, 金显仕等^[6]分析了黄渤海皮氏叫姑鱼的时空分布与栖息环境的关系; 王凯等^[8]研究了 2009—2010 年马鞍列岛海域皮氏叫姑鱼的体长组成、体重组、体长-体重关系、繁殖习性和摄食习性等生物学特征; 薛莹等^[9]研究了 2000—2002 年南黄海秋季皮氏叫姑鱼的食饵组成及其随海区、季节和体长的变化, 以及摄食器官对摄食的影响。

海州湾位于黄海中南部, 是典型的开放型海

收稿日期: 2019-04-15; 修订日期: 2019-05-17.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0900904); 国家自然科学基金项目(31772852); 山东省支持青岛海洋科学与技术试点国家实验室重大科技专项(2018SDKJ0501-2).

作者简介: 张云雷(1994-), 男, 主要从事渔业生态学研究. E-mail: 583578675@qq.com

通信作者: 薛莹, 教授, 主要从事渔业资源生态学研究. E-mail: xueying@ouc.edu.cn

湾^[10]。湾内水质肥沃, 饵料生物丰富, 是中国著名的渔场之一, 也是多种鱼类的产卵场、育幼场和索饵场^[11-12]。然而, 由于过度的捕捞和人类活动, 海州湾内的渔业资源出现衰退, 不仅鱼类群落结构发生了改变, 生态系统也发生了变化^[13]。在此背景下研究海州湾鱼类的摄食习性及索饵场分布, 对于渔业资源的保护及合理开发利用是十分重要的。国内有关皮氏叫姑鱼摄食习性空间异质性的相关研究较少, 而且通过摄食习性的空间异质性和鱼类的生长差异判别主要索饵场分布的研究尚未见报道, 垂待开展深入研究。

本文根据 2011 年及 2013—2016 年春季在海州湾及其邻近海域进行的渔业资源调查数据, 结合胃含物分析结果, 研究皮氏叫姑鱼的摄食习性及主要饵料生物的空间分布, 并通过摄食习性的空间异质性和皮氏叫姑鱼的生物学差异判别其主要索饵场, 以期为皮氏叫姑鱼摄食生态的深入研究及海州湾食物网的构建提供科学依据, 并为其资源保护和可持续利用提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 样品采集

样品取自 2011 年及 2013—2016 年春季(5 月)在海州湾及其邻近海域($119^{\circ}20' \text{E}$ ~ $121^{\circ}10' \text{E}$, $34^{\circ}20' \text{N}$ ~ $35^{\circ}40' \text{N}$)开展的渔业资源底拖网调查。采用分层随机取样(stratified random sampling)的方法设计调查站位^[14], 根据水深、底质、纬度等差异将调查海域分为 5 个区域(图 1), 每个航次在各个区域中随机选取一定数量的站位。2011 年每个航次设置 24 个站位, 2013 年以后对站位设置进行了优化, 将站位数设置为 18 个。调查船为单拖渔船, 功率为 220 kW, 拖速在 2~3 kn 之间, 在每站拖曳时间约 1 个小时, 调查网具网口高度约 6 m, 网囊网目约 17 mm。样品的采集与处理均按照《海洋调查规范》^[15]进行。在进行数据分析前对调查数据进行拖速 2 kn 和拖曳时间 1 h 的标准化处理, 采用单位面积内的渔获尾数(ind/km²)作为相对资源丰度。

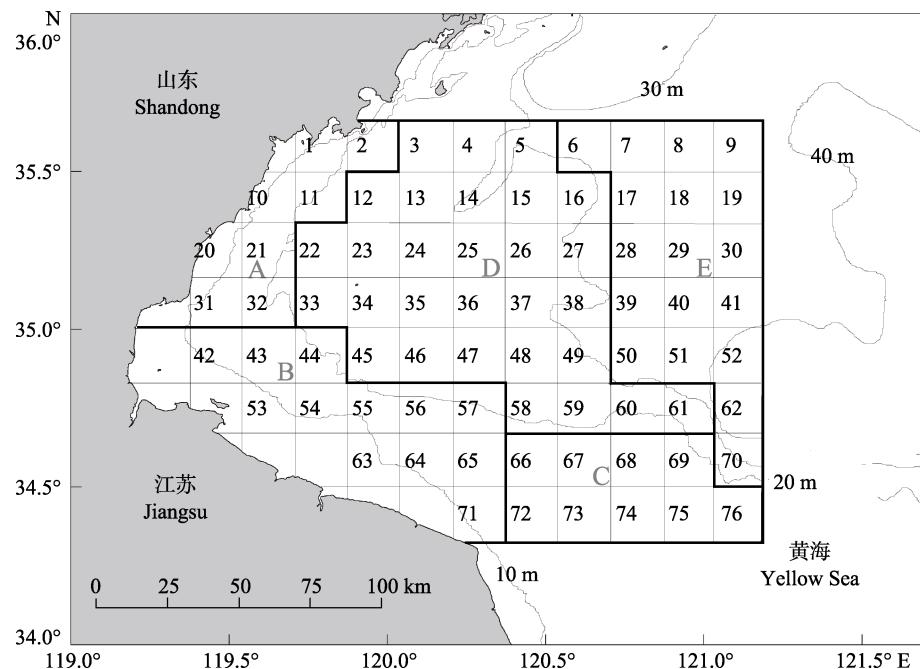


图 1 海州湾调查海域

Fig. 1 Sampling areas in Haizhou Bay

1.2 胃含物分析

在实验室测定皮氏叫姑鱼样品的体长(mm)、体重(g)等生物学数据, 取出胃含物样品,

目测摄食等级并称重, 准确标记每个胃含物样品的采集时间、站位、编号等信息后, 冷冻保存。使用体式显微镜进行胃含物分析, 根据食物团的

形态特征, 以尽可能鉴定到种为原则, 对饵料种类进行鉴定与计数, 使用精密分析天平(精确到0.0001 g)测定饵料生物质量, 称量前使用吸水纸将饵料生物表面多余水分尽可能吸干。

分析食物组成的指标包括饵料的质量百分比($W\%$)、个数百分比($N\%$)和出现频率($F\%$), 并用相对重要性指数(IRI)和相对重要性指数组分比(IRI%)来评价各饵料成分的重要性^[16], 用空胃率(%)来研究皮氏叫姑鱼的摄食强度, 摄食强度与空胃率(%)成反比。

$$IRI = F\% \times (W\% + N\%) \times 10^4$$

$$\text{空胃率}(\%) = \text{空胃个数}/\text{总胃数} \times 100$$

$$\text{胃饱满指数}(\%) =$$

$$\text{食物团的实际质量} / \text{鱼体纯体质量} \times 100$$

$$IRI_i\% = \frac{IRI_i}{\sum_{i=1}^n IRI_i} \times 100$$

式中, $IRI_i\%$ 代表饵料生物 i 的相对重要性指数组分比。

1.3 空间分布

1.3.1 分布重心 结合胃含物分析的结果, 选取皮氏叫姑鱼的主要饵料生物作为研究对象。使用ArcGIS 10.2 软件, 以皮氏叫姑鱼和各饵料生物的资源丰度为指标, 绘制皮氏叫姑鱼及饵料生物的资源分布图。采用 Garrison 的分布重心法^[17], 计算资源分布重心, 以了解皮氏叫姑鱼和饵料生物空间分布的差异, 计算公式为

$$\overline{\text{lon}} = \frac{\sum_{i=1}^n \text{lon}_i \cdot D_i}{\sum_{i=1}^n D_i}$$

$$\overline{\text{lat}} = \frac{\sum_{i=1}^n \text{lat}_i \cdot D_i}{\sum_{i=1}^n D_i}$$

式中, $\overline{\text{lon}}$ 和 $\overline{\text{lat}}$ 分别为资源分布重心的经度和纬度; $\text{lon}_i, \text{lat}_i$ 分别为 i 站位的经度和纬度; D_i 为皮氏叫姑鱼或饵料生物在 i 站位的标准化生物量; n 为站位数量。

1.3.2 空间重叠 使用修正的 Schoener 重叠系

数^[18](Schoener index, SI)来研究皮氏叫姑鱼与其饵料生物及各饵料生物之间的空间重叠。该系数表征了两个物种在局部尺度上利用空间资源的重叠程度:

$$SI_{XY} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left| \frac{Z_i(X)}{\sum Z_i(X)} - \frac{Z_i(Y)}{\sum Z_i(Y)} \right|$$

式中和 $Z_i(Y)$ 为第 i 个站点中 X 和 Y 物种的相对资源丰度; n 为采样站位的总数。SI 的范围为 0~1.0, 两种物种在空间上完全分离时为 0, 两种物种在空间资源分配方式一致时为 1.0^[19]。

1.4 生物学参数

应用 R 软件 v3.5.1, 根据饵料生物的资源丰度, 使用离差平方和法(Ward 法)对调查站位进行层次聚类。根据聚类结果, 分析不同层次的皮氏叫姑鱼样品的体长、体重组, 拟合皮氏叫姑鱼的体长-体重关系; 用条件指数 K' 描述皮氏叫姑鱼的肥满度^[20]。皮氏叫姑鱼体长-体重关系用幂指数及条件指数方程表示^[20-21]:

$$W = aL^b$$

$$K' = \frac{10^5 W}{L^b}$$

式中, W 为皮氏叫姑鱼体重(g); L 为体长(mm); a 是条件因子; b 是异速生长参数, 如果 $b < 3$, 则表示随着体长的增加, 鱼的肥满度下降, 身体趋于细长; 如果 $b = 3$, 则为等速生长; 如果 $b > 3$, 则表示随着体长的增加, 鱼的肥满度升高, 体高和体宽也增加^[22]。

2 结果与分析

2.1 皮氏叫姑鱼的食物组成

本研究分析了 190 尾皮氏叫姑鱼样本, 其平均体长为 (91.72 ± 0.09) mm, 体长范围为 47~138 mm, 优势体长组为 92~106 mm; 平均体重为 (13.92 ± 0.04) g, 体重范围为 1.74~39.59 g, 优势体重组为 10~15 g。对 190 尾皮氏叫姑鱼胃含物样品进行分析, 其中空胃 24 尾, 空胃率为 12.63%。皮氏叫姑鱼的食物组成包括虾类、多毛类、端足类、磷虾类、双壳类、蟹类、腹足类等共 8 类, 20 余种(表 1)。

研究表明, 虾类和端足类为皮氏叫姑鱼的重要饵料类群, 其 IRI% 分别为 55.54% 和 35.94%,

其次是多毛类(6.73%)、磷虾类(1.46%), 其余种类的相对重要指数百分比均不足 1%。优势饵料生物为海蜇虾(*Latreutes anoplonyx*)、钩虾(*Gammarus*

sp.)、细螯虾(*Leptocheila gracilis*)、绿钩虾(*Hyale sp.*)、鲜明鼓虾(*Alpheus distinguendus*)、疣背宽额虾(*Latreutes planirostris*)等(表 1)。

表 1 海州湾春季皮氏叫姑鱼的食物组成
Tab. 1 The diet composition of *Johnius belangerii* in Haizhou Bay during spring

饵料种类 prey item	质量百分比 W%	个数百分比 N%	出现频率 F%	相对重要性指数百分比 IRI%
虾类 Decapoda	66.04	41.46	70.27	55.54
海蜇虾 <i>Latreutes anoplonyx</i>	26.17	12.80	18.92	28.81
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	7.97	1.83	4.05	1.55
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	7.34	1.22	2.70	0.90
疣背宽额虾 <i>Latreutes planirostris</i>	4.68	2.44	4.05	1.13
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	4.38	3.66	2.70	0.85
细螯虾 <i>Leptocheila gracilis</i>	2.73	4.88	6.76	2.01
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	2.38	1.83	4.05	0.67
长臂虾 <i>Palaemon sp.</i>	1.46	0.61	1.35	0.11
中华安乐虾 <i>Eualus sinensis</i>	0.03	0.61	1.35	0.03
不可辨认虾类 unidentified shrimps	8.91	11.59	24.32	19.48
多毛类 Polychaeta	22.43	3.05	6.76	6.73
沙蚕 <i>Nereididae sp.</i>	22.43	3.05	6.76	6.73
端足类 Amphipoda	9.60	47.56	29.73	35.94
钩虾 <i>Gammarus sp.</i>	7.16	32.32	21.62	33.35
绿钩虾 <i>Hyale sp.</i>	2.27	12.80	4.05	2.39
中华蝶羸蠈 <i>Corophium sinensis</i>	0.09	1.22	1.35	0.07
独眼钩虾 <i>Monoculodes sp.</i>	0.07	1.22	2.70	0.14
磷虾类 Euphausiacea	0.66	4.88	6.76	1.46
太平洋磷虾 <i>Euphausia pacifica</i>	0.66	4.88	6.76	1.46
双壳类 Bivalvia	0.60	1.22	2.70	0.19
不可辨认双壳类 unidentified bivalvia	0.60	1.22	2.70	0.19
蟹类 Brachyura	0.32	0.61	1.35	0.05
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	0.32	0.61	1.35	0.05
腹足类 Gastropods	0.02	0.61	1.35	0.03
榧螺 <i>Olividae sp.</i>	0.02	0.61	1.35	0.03
其他 others	0.35	0.61	1.35	0.05

2.2 皮氏叫姑鱼及其主要饵料生物的空间分布

根据皮氏叫姑鱼的食物组成, 选取海蜇虾、细巧仿对虾、鲜明鼓虾、疣背宽额虾、细螯虾、戴氏赤虾、日本鼓虾、中华安乐虾, 共 8 种饵料生物作为主要饵料生物, 其相对重要性指数(IRI%)、重量百分比(W%)和出现频率(F%)之和分别为 35.95%、55.67% 和 44.59%。

研究结果表明, 皮氏叫姑鱼主要分布在 35.3°N 以南 10~20 m 深海域和海州湾东北部的 35.6°N、121°E 临近海域(图 2)。鲜明鼓虾、日本鼓虾、细巧仿对虾、海蜇虾和细螯虾这 5 种饵料

生物的空间分布与皮氏叫姑鱼的较一致, 主要分布在海州湾 35.3°N 以南的 20 m 等深线以浅海域和东北部海域; 中华安乐虾主要分布于 35°N 以北的 30 m 等深线以浅海域; 疣背宽额虾和戴氏赤虾的空间分布较相似, 主要分布于海州湾北部 20~30 m 等深线海域(图 2)。

研究表明, 皮氏叫姑鱼资源丰度重心位于海州湾中部 10~20 m 深海域, 其 8 种饵料生物的资源分布重心与皮氏叫姑鱼的距离均较近, 分布于皮氏叫姑鱼的周围(图 3)。其中, 鲜明鼓虾和日本鼓虾的资源分布重心位置与皮氏叫姑鱼的最为接近。

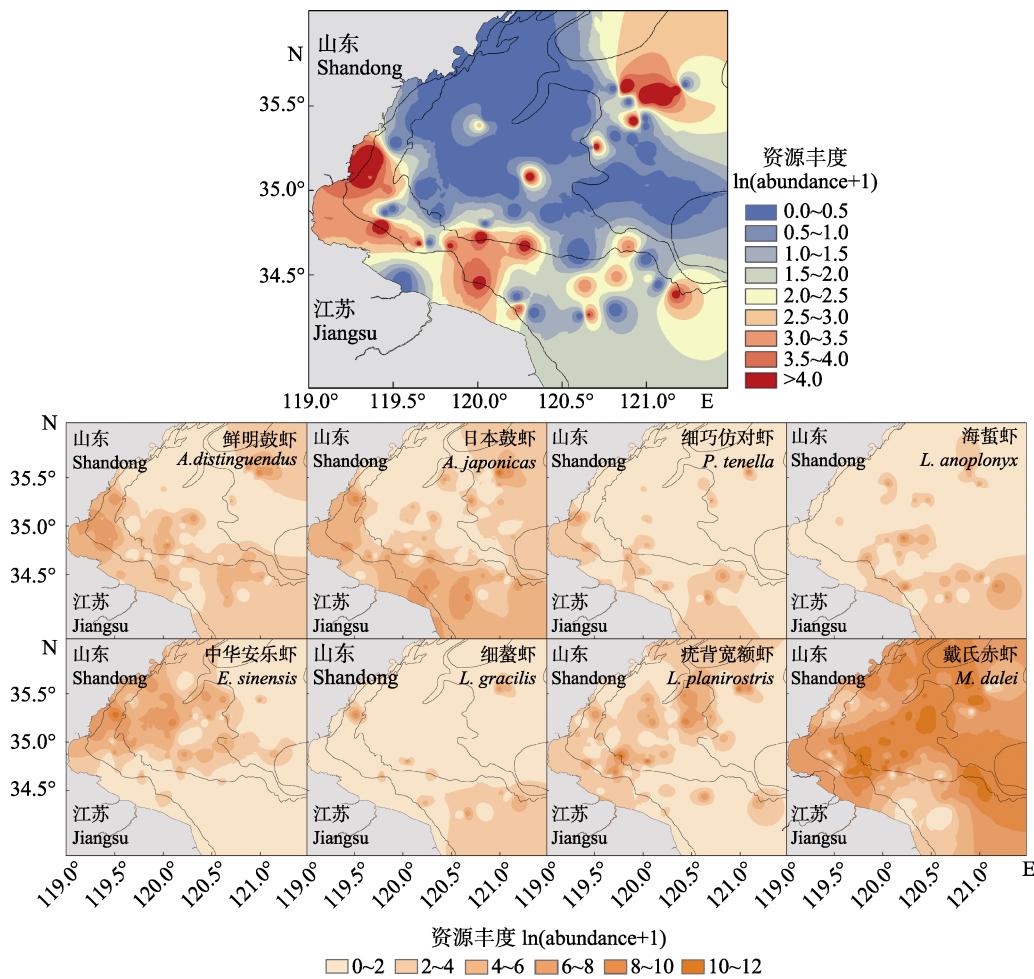


图2 海州湾春季皮氏叫姑鱼及其8种主要饵料生物的空间分布

Fig. 2 The spatial distribution of *Johnius belangerii* and its eight major prey species in Haizhou Bay during spring

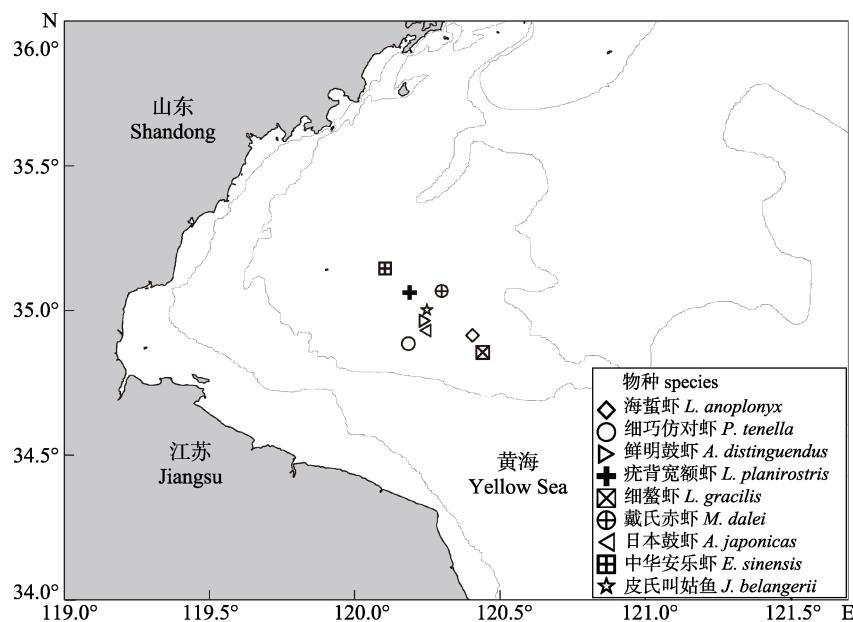


图3 海州湾春季皮氏叫姑鱼及其8种主要饵料生物的分布重心

Fig. 3 Center of gravity in abundance of *Johnius belangerii* and its eight major prey species in Haizhou Bay during spring

2.3 空间重叠

结果表明, 鲜明鼓虾和日本鼓虾与皮氏叫姑鱼的空间重叠指数较高, 分别为 0.75 和 0.56。在 8 种饵料生物之间, 鲜明鼓虾与日本鼓虾的空间重叠指数较高, 为 0.82; 此外, 戴氏赤虾、中华安乐虾和疣背宽额虾的空间分布较一致, 细巧仿对虾、细螯虾和海蜇虾的空间分布较一致

(图 4)。

本研究进一步对比了 8 种饵料生物在海州湾的资源密度及其出现在皮氏叫姑鱼胃含物中的个数百分比。发现戴氏赤虾的资源丰度最高, 但其在皮氏叫姑鱼胃含物中的个数百分比较少; 而海蜇虾的资源丰度虽然较低, 但其在胃含物中的个数较高(图 5)。

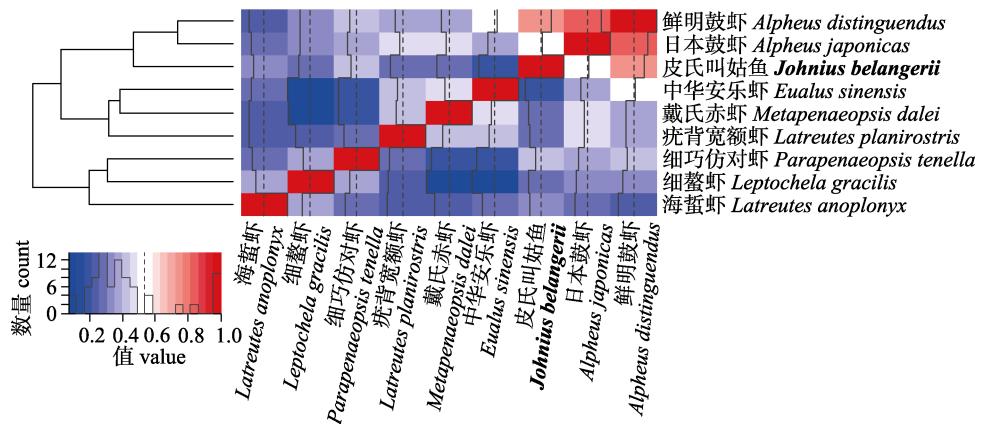


图 4 皮氏叫姑鱼与其 8 种主要饵料生物的空间重叠指数矩阵

Fig. 4 Spatial overlap indices (SIs) matrix of *Johnius belangerii* and its eight major prey species

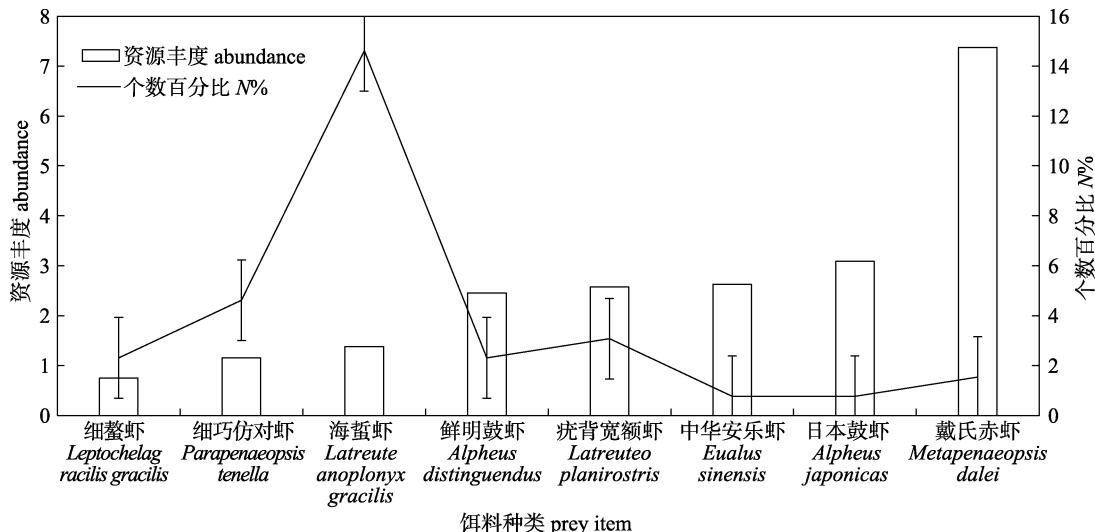


图 5 皮氏叫姑鱼 8 种主要饵料生物的相对资源丰度与其在胃含物中的个数百分比

Fig. 5 Comparison between the actual abundance of eight prey species and the number percentage (N%) in the stomach of *Johnius belangerii*

2.4 主要饵料生物分布的空间异质性

根据 8 种饵料生物的资源丰度, 对调查站位进行层次聚类。结果表明, 最适聚类数目为 2 个(I 区和 II 区)(图 6a、图 6b)。将两种聚类结果的站位进行映射(图 6c), I 区站位点主要分布于 10~20 m 深海域, 尤其集中于 34.7°N 以南的海域, II 区站位主要

分布于 20 m 等深线以深以及 10 m 等深线以浅的海域。8 种饵料生物在 I 区和 II 区的平均资源丰度结果表明, 除戴氏赤虾、中华安乐虾外, 其余 6 种饵料生物在 I 区的资源丰度要高于 II 区(图 7)。差异性检验表明, 除中华安乐虾外, 其余 7 种饵料生物的资源丰度在两区域间存在显著差异($P < 0.05$) (表 2)。

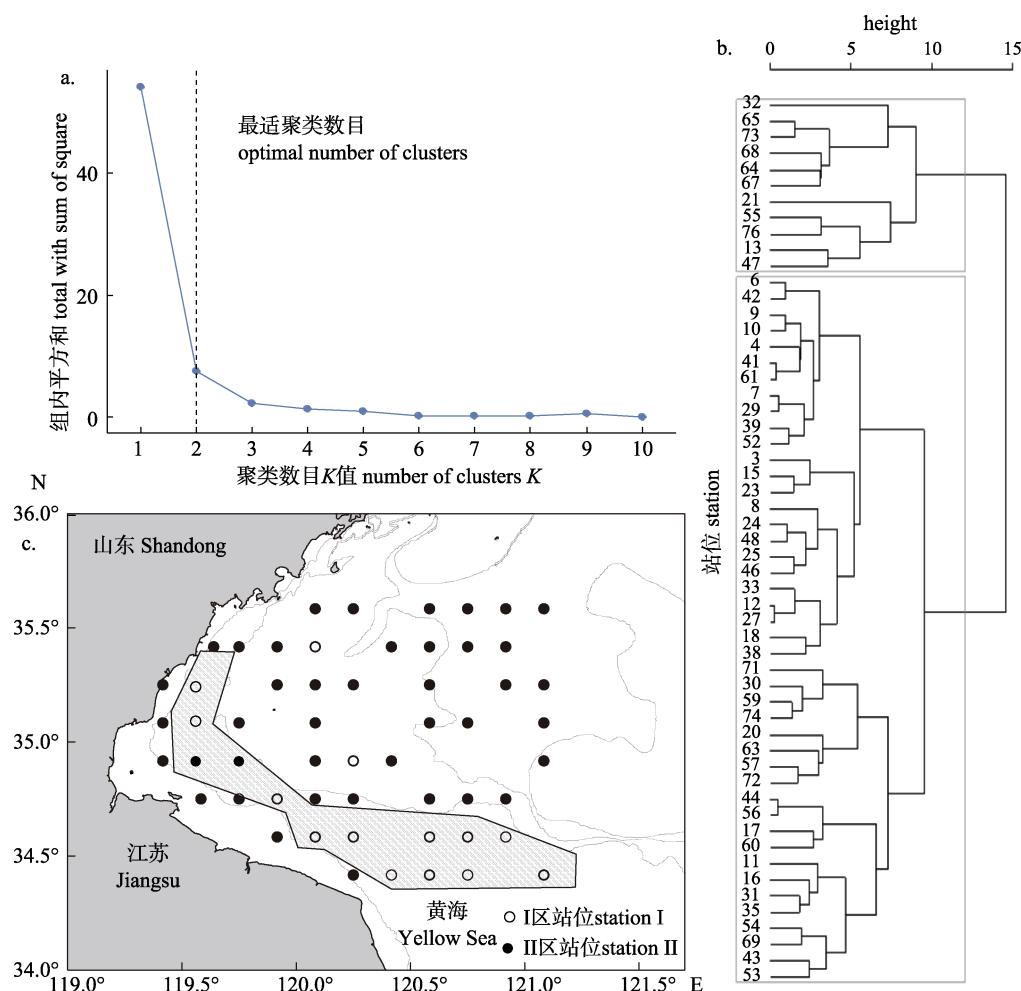


图 6 皮氏叫姑鱼 8 种主要饵料生物空间分布的层次聚类图
Fig. 6 Hierarchical cluster of eight major prey species of *Johnius belangerii*

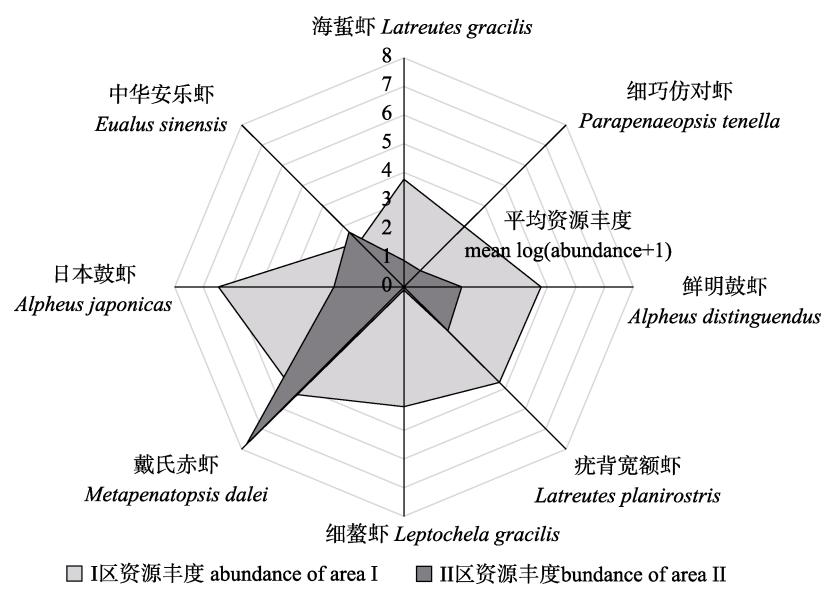


图 7 8 种主要饵料生物平均资源丰度的空间差异(I 区和 II 区)
Fig. 7 Comparison of actual abundance of eight major prey species among two areas

表 2 8 种主要饵料生物资源丰度空间差异的检验
Tab. 2 Significance test of eight major prey species between two areas

饵料生物资源丰度 prey abundance	I 区 area I	II 区 area II	P
海蜇虾 <i>Latrautes anoplonyx</i>	3.760	0.931	0.007
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	2.982	0.806	0.016
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	4.789	2.013	0.002
疣背宽额虾 <i>Latreutes planirostris</i>	4.713	2.169	0.015
细螯虾 <i>Leptocheila gracilis</i>	4.174	0.103	0.000
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	5.307	7.768	0.029
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	6.472	2.443	0.000
中华安乐虾 <i>Eualus sinensis</i>	2.210	2.711	0.315

2.5 皮氏叫姑鱼生物学特征的空间差异

I 区皮氏叫姑鱼的体长范围为 52~125 mm, 平均体长为 (86.67 ± 0.28) mm, 优势体长组为 80~90 mm; 体重范围为 2.15~33.76 g, 平均体重为 (11.94 ± 0.12) g, 优势体重组为 8~13 g。II 区皮氏叫姑鱼的体长范围为 47~138 mm, 平均体长为

(95.80 ± 0.12) mm, 优势体长组为 90~100 mm; 体重范围为 1.74~39.59 g, 平均体重为 (14.75 ± 0.05) g, 优势体重组为 12~17 g。I 区皮氏叫姑鱼生长参数 b 显著大于 3($P < 0.05$), 为 3.2411, 而 II 区皮氏叫姑鱼生长参数 b 显著小于 3($P < 0.05$), 为 2.9022 (图 8c)。两区域内皮氏叫姑鱼的胃饱满指

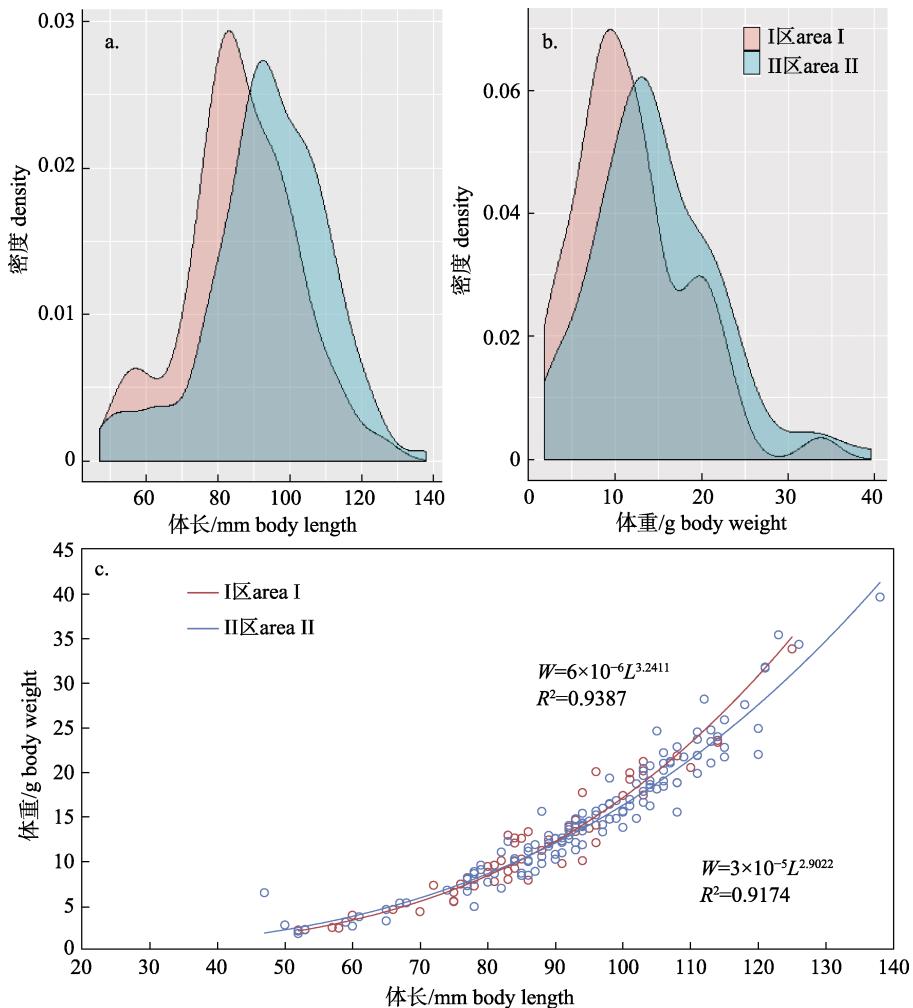


图 8 皮氏叫姑鱼生物学特征的空间差异

Fig. 8 Variations of *Johnius belangerii* for biological characteristics among different waters

数无显著差异($P>0.05$); 条件指数 K' 存在极显著差异($P<0.01$), 且 I 区条件指数小于 II 区。

3 讨论

本研究表明, 海州湾春季皮氏叫姑鱼的食物组成以虾类和端足类为主。与黄海中南部皮氏叫姑鱼的食物组成^[9]相比, 虽然主要类别没有变化, 但其优势饵料种类发生了变动, 黄海中南部皮氏叫姑鱼的优势饵料生物为安乐虾(*Eualus sp.*)和脊腹褐虾(*Crangon affinis*), 本研究中皮氏叫姑鱼的优势饵料为海蜇虾(IRI%=28.81%)和钩虾(IRI%=33.35%)。原因可能是受捕捞压力、海洋污染、海洋酸化等因素的影响, 导致我国近海渔业资源结构和空间分布发生了较大的变动, 重要经济鱼类的资源严重衰退, 鱼类营养级也发生改变^[23]。同时鱼类饵料组成发生变动, 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优势饵料生物的数量波动密切相关^[24]。以往的研究表明, 小黄鱼、棘头梅童鱼和皮氏叫姑鱼这三种鱼类在对饵料生物的利用上存在着明显的竞争关系^[9]。因此, 缓解种间的食物竞争压力可能是皮氏叫姑鱼调整摄食策略, 改变其摄食习性的原因。另外, 外部环境变动和捕捞压力会影响饵料生物的数量和空间分布^[25], 这可能也是造成皮氏叫姑鱼栖息环境和摄食习性改变的原因。

本研究发现, 尽管海蜇虾在海域中的资源丰度较其他饵料生物(戴氏赤虾、日本鼓虾、中华安乐虾、疣背宽额虾、鲜明鼓虾)低, 与皮氏叫姑鱼的空间重叠指数(SI=0.314)与其他饵料生物相比也不高, 但其在皮氏叫姑鱼胃含物中的重量百分比(W%)及其重要性指数(IRI%)较其他种类的相对较高。表明皮氏叫姑鱼的摄食偏好及其对饵料生物具有一定的选择性。这主要是因为皮氏叫姑鱼前颌骨长较其他鱼类的短^[9], 而海蜇虾的个体较其他饵料生物更细小, 更有利于被皮氏叫姑鱼捕食。

鱼类通常倾向于捕食资源丰度较高、可获得性较强的饵料生物^[26]。然而, 鱼类的摄食行为不仅存在种间竞争^[27], 还存在种内竞争^[28]。饵料生物的资源密度过高会加剧种间竞争, 甚至导致捕

食者资源丰度的降低。本研究中, 资源丰度较高的饵料生物——戴氏赤虾和疣背宽额虾, 是海州湾小眼绿鳍鱼等主要鱼类的优势饵料^[1], 而皮氏叫姑鱼选择海蜇虾作为优势饵料, 与其他鱼种形成营养生态位的分化, 有效地降低了种间的食物竞争。

本研究表明, 皮氏叫姑鱼的 8 种主要饵料生物与其空间分布相似性较高, 资源分布重心也较接近。本研究认为, 空间分布的相似性提高了皮氏叫姑鱼对饵料生物的利用效率, 减少其觅食的能量损耗。饵料生物的空间可利用性是决定捕食者分布的决定因素之一^[29-30], 它不仅反映了栖息地的海洋学特征, 而且还是评价栖息地适宜性的主要生物变量^[31]。LasleyRasher 等^[32]指出, 研究鱼类与其饵料生物的空间重叠关系, 有助于发现摄食热点和索饵场分布。同时, Xue 等^[31]的研究表明, 饵料生物的加入可以显著提高对捕食者资源量的预测性能。饵料生物的可获得性还可以弥补一些不利因素, 如温度、盐度的不适应带来的影响^[33]。因此, 在评价物种的空间分布时, 如果缺乏对饵料生物及捕食者与被捕食者相互作用的评价, 可能会产生偏差。

本研究通过分析主要饵料生物丰度和皮氏叫姑鱼生物学特性的空间差异发现, I 区饵料生物的平均丰度显著高于 II 区, 皮氏叫姑鱼在 I 区的生长速度也明显高于 II 区。另外, I 区皮氏叫姑鱼体长-体重拟合方程中的生长指数 b 为 3.24, 为正异速生长($b>3$); 而 II 区皮氏叫姑鱼的生长指数 b 为 2.90, 为负异速生长, 表明 II 区的皮氏叫姑鱼随着体长的增加, 鱼的肥满度下降, 身体趋于细长^[22]。可能的原因是饵料生物的空间异质性影响了捕食者的生长发育, I 区丰富的饵料生物为皮氏叫姑鱼的生存及生长发育提供充足的饵料基础, 也有效地降低了种内的食物竞争。

本研究还发现, I 区皮氏叫姑鱼的空胃率显著低于 II 区, 摄食强度较高; I 区皮氏叫姑鱼的体长和体重均显著小于 II 区。这可能是因为 I 区个体较小的皮氏叫姑鱼生长速率较高, 能量消耗速率较快, 摄食强度较高, 需要不断进食补充能量以维持其生长^[34-36], 同时 I 区丰富的饵料资源也为

该群体的生长提供了充足的饵料基础。因此,本研究认为海州湾中南部 10~20 m 等深线海域(I 区)是春季皮氏叫姑鱼主要的索饵场。

由于鱼类的营养动态是复杂的、波动的^[37],要充分理解捕食者与饵料生物之间的相互作用,未来还需要进一步的深入研究。此外,在今后的研究中还应充分考虑不同时空尺度上饵料生物的生长差异及捕食者与被捕食者的动态变动,提高分析的精度,以期为皮氏叫姑鱼摄食生态及其生长发育的深入研究提供科学依据,并为其资源保护和可持续利用提供理论支撑。

参考文献:

- [1] Wang R F, Zhang C L, Xu B D, et al. Feeding strategy and prey selectivity of *Chelidonichthys spinosus* during autumn in Haizhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(5): 1059-1070. [王荣夫, 张崇良, 徐宾铎, 等. 海州湾秋季小眼绿鳍鱼的摄食策略及食物选择性[J]. 中国水产科学, 2018, 25(5): 1059-1070.]
- [2] Persson L. Trophic cascades: Abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road[J]. Oikos, 1999, 85(3): 385-397.
- [3] Meng Q W, Miao X Z, Yu T J, et al. Ichthyology[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1989. [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.]
- [4] Zhang Y L, Xue Y, Yu H M, et al. Study on the habitat suitability of *Johnius belangerii* during spring in the Haizhou Bay, China[J]. Haiyang Xuebao, 2018, 40(6): 83-91. [张云雷, 薛莹, 于华明, 等. 海州湾春季皮氏叫姑鱼栖息地适宜性研究[J]. 海洋学报, 2018, 40(6): 83-91.]
- [5] Zheng Y J, Chen X Z, Cheng J H, et al. Biological resources and environment of continental shelf of the East China Sea[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2003. [郑元甲, 陈雪忠, 程家骅, 等. 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.]
- [6] Jin X S, Zhao X Y, Meng T X, et al. Biological Resources and Habitats of Huanghai and Bohai seas[M]. Beijing: Science Press, 2005. [金显仕, 赵宪勇, 孟田湘, 等. 黄、渤海生物资源与栖息环境[M]. 北京: 科学出版社, 2005.]
- [7] Azmat R, Talat R, Ahmed K. The length-weight relationship, condition factor and impact of fluoride concentration in *Johnius belangerii* of Arabian Sea[J]. Research Journal of Environmental Toxicology, 2007, 1(3): 138-143.
- [8] Wang K, Zhang S Y, Wang Z H, et al. A preliminary study on fishery biology of *Johnius belangerii* off Ma'an Archipelago[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(2): 228-237. [王凯, 章守宇, 汪振华, 等. 马鞍列岛海域皮氏叫姑鱼渔业生物学初步研究[J]. 水产学报, 2012, 36(2): 228-237.]
- [9] Xue Y, Jin X S, Zhang B, et al. Feeding habits of three sciaenid fishes in the southern Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2005, 29(2): 178-187. [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.]
- [10] Editorial Board of China Bay Survey. Survey of China Bays, Vol. 4, Southern Shandong Peninsula and Gulf of Jiangsu Province[M]. Beijing: China Ocean Press, 1993. [中国海湾志编纂委员会. 中国海湾志, 第四分册, 山东半岛南部和江苏省海湾[M]. 北京: 海洋出版社, 1993.]
- [11] Su W, Xue Y, Zhang C L, et al. Spatio-seasonal patterns of fish diversity, Haizhou Bay, China[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2015, 33(1): 121-134.
- [12] Tang F H, Shen X Q, Wang Y L. Dynamics of fisheries resources near Haizhou Bay waters[J]. Fisheries Science, 2011, 30(6): 335-341. [唐峰华, 沈新强, 王云龙. 海州湾附近海域渔业资源的动态分析[J]. 水产科学, 2011, 30(6): 335-341.]
- [13] Sun X W, Zhang S, Zhao Y Q, et al. Community structure of fish and macroinvertebrates in the artificial reef sea area of Haizhou Bay[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2010, 19(4): 505-513. [孙习武, 张硕, 赵裕青, 等. 海州湾人工鱼礁海域鱼类和大型无脊椎动物群落组成及结构特征[J]. 上海海洋大学学报, 2010, 19(4): 505-513.]
- [14] Xu B D, Zhang C L, Xue Y, et al. Optimization of sampling effort for a fishery-independent survey with multiple goals[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2015, 187: 252.
- [15] Standardization Administration of China. Specifications for oceanographic survey, Part 6: Marine biological survey (GB/T 12763.6-2008)[S]. Being: Standards Press of China, 2008: 6-17. [中国国家标准化管理委员会. 海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查(GB/T 12763.6-2008)[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008: 6-17.]
- [16] Xu L L, Xue Y, Xu B D, et al. Feeding ecology of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(3): 608-620. [许莉莉, 薛莹, 徐宾铎, 等. 海州湾大泷六线鱼摄食生态研究[J]. 中国水产科学, 2018, 25(3): 608-620.]
- [17] Garrison L P. Spatial patterns in species composition in the Northeast United States continental shelf fish community during 1966-1999[J]. Spatial Processes and Management of Marine Populations, 2001, 513-559.

- [18] Schoener T W. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats[J]. *Ecology*, 1970, 51(3): 408-418.
- [19] Kempf A, Stelzenmüller V, Akimova A, et al. Spatial assessment of predator-prey relationships in the North Sea: The influence of abiotic habitat properties on the spatial overlap between 0-group cod and grey gurnard[J]. *Fisheries Oceanography*, 2013, 22(3): 174-192.
- [20] Tesch F W. Age and growth[M]// Ricker W E (ed). *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1968.
- [21] Mendes B, Fonseca P, Campos A. Weight-length relationships for 46 fish species of the Portuguese west coast[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2004, 20(5): 355-361.
- [22] Froese R, Thorson J T, Reyes R B Jr. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2014, 30(1): 78-85.
- [23] 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.]
- [24] Zhang B. Diet composition and ontogenetic variation in feeding habits of *Cleithenes herzensteini* in central Yellow Sea[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(8): 1849-1854. [张波. 黄海中部高眼鲽的摄食及随体长的变化[J]. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1849-1854.]
- [25] Yin M C. Fish Ecology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995. [殷名称. 鱼类生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.]
- [26] Chen G Z, Lin X T, Chen P. Recent progress in the invasion ecology of mosquito fish (*Gambusia* spp.)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(9): 4476-4485. [陈国柱, 林小涛, 陈佩. 食蚊鱼(*Gambusia* spp.)入侵生态学研究进展[J]. 生态学报, 2008, 28(9): 4476-4485.]
- [27] Wang K, Zhang S Y, Wang Z H, et al. Dietary composition and food competition of six main fish species in rocky reef habitat off Gouqi Island[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(2): 536-544. [王凯, 章守宇, 汪振华, 等. 榆杞岛岩礁生境主要鱼类的食物组成及食物竞争[J]. 应用生态学报, 2012, 23(2): 536-544.]
- [28] 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.]
- [29] Bi H S, Peterson W T, Lamb J, et al. Copepods and salmon: Characterizing the spatial distribution of juvenile salmon along the Washington and Oregon coast, USA[J]. *Fisheries Oceanography*, 2011, 20(2): 125-138.
- [30] Zerbini A N, Friday N A, Palacios D M, et al. Baleen whale abundance and distribution in relation to environmental variables and prey density in the Eastern Bering Sea[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2016, 134: 312-330.
- [31] Xue Y, Tanaka K, Yu H M, et al. Using a new framework of two-phase generalized additive models to incorporate prey abundance in spatial distribution models of juvenile slender lizardfish in Haizhou Bay, China[J]. *Marine Biology Research*, 2018, 14(5): 508-523.
- [32] Lasley-Rasher R S, Brady D C, Smith B E, et al. It takes guts to locate elusive crustacean prey[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 538: 1-12.
- [33] Youcef W A, Lambert Y, Audet C. Spatial distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in relation to abundance and hypoxia in the estuary and Gulf of St. Lawrence[J]. *Fisheries Oceanography*, 2013, 22(1): 41-60.
- [34] 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.]
- [35] 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.]
- [36] Gerking S. Feeding Ecology of Fish[M]. San Diego: Academic Press, 1994.
- [37] Young J W, Hunt B P V, Cook T R, et al. The trophodynamics of marine top predators: Current knowledge, recent advances and challenges[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2015, 113: 170-187.

Spatial heterogeneity in the feeding habits and feeding ground distribution of *Johnius belangerii* in Haizhou Bay during spring

ZHANG Yunlei¹, XU Binduo¹, ZHANG Chongliang¹, JI Yupeng¹, REN Yiping^{1,2}, CHENG Yuan³, XUE Ying¹

1. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China;

3. Offshore (Dalian) Ecological Development Co. Ltd., Dalian 116023, China

Abstract: Feeding is an important behavior for the growth and reproduction of fish. The nutrient niches of different areas and the distribution of main feeding grounds can be understood by analyzing the spatial heterogeneity of the feeding habits and growth rates of fish species. Based on samples collected from bottom trawl surveys in Haizhou Bay during the springs of 2011 and 2013-2016, the feeding habits of *Johnius belangerii* were studied by analyzing their stomach contents. The spatial heterogeneity of feeding habits and feeding grounds was identified by analyzing the distribution of *J. belangerii* and its major prey species. The results showed that prey items of *J. belangerii* included 20 species, with decapoda and amphipoda being the most predominant prey taxa. Based on stomach content and bottom trawl survey data, eight major prey items, including *Latreutes anoplonyx*, *Parapenaeopsis tenella*, *Alpheus distinguendus*, *Latreutes planirostris*, *Leptochela gracilis*, *Metapenaeopsis dalei*, *Alpheus japonicas*, and *Eualus sinensis* were selected to examine the spatial heterogeneity of the feeding habits and feeding grounds of *J. belangerii*. The sums of IRI%, W%, and F% for the eight major prey items were 35.95%, 55.67%, and 44.59%, respectively. The spatial heterogeneity of feeding habits indicated that *J. belangerii* preferred to feed upon *L. anoplonyx*. Compared with results from previous studies, our results showed that the dominant prey items of *J. belangerii* had changed; this change was not only affected by the inter-species relationships in the ecosystem, but also by the fluctuation in the abundance of dominant prey items in Haizhou Bay. In addition, according to the abundance of these major prey items, the survey stations were divided into two areas (area I and area II) based on hierarchical cluster analysis. Except for *M. dalei* and *E. sinensis*, the abundance of the other six prey items in area I was higher than that in area II. In area I, the body length of *J. belangerii* ranged from 52 to 125 mm, their average body length was (86.67±0.28) mm, their body weight ranged from 2.15 g to 33.76 g, and their average body weight was (11.94±0.12) g. In area II, the body length of the *J. belangerii* ranged from 47 to 138 mm, their average body length was (95.80±0.12) mm, their body weight ranged from 1.74 g to 39.59 g, and their average body weight was (14.75±0.05) g. Our results showed that the b value in area I (3.24) was significantly higher than 3 ($P<0.05$), whereas in area II (2.90) it was significantly lower than 3 ($P<0.05$). In conclusion, *J. belangerii* and its eight major prey species were more abundant in the 10~20 m depth sea area in the center of Haizhou Bay; the abundance of prey in the 10~20 m depth sea area in the center and south of Haizhou bay (area I) was higher than that in other areas ($P<0.05$). The individual *J. belangerii* in this area were smaller and fast-growing. Therefore, this area was identified as the feeding and nursery ground of *J. belangerii* in Haizhou Bay during the spring.

Key words: feeding habits; spatial overlap; spatial heterogeneity; feeding ground

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