



舟山群岛海域 5 种鳗的营养生态位及种间关系

肖 祎^{1,2,3}, 蒋日进^{2*}, 印 瑞², 王 静^{1,2,3},
杨 凡^{1,2,3}, 王好学², 李 哲²

(1. 浙江海洋大学海洋与渔业研究所, 浙江 舟山 316021;
2. 浙江省海洋水产研究所, 农业农村部重点渔场渔业资源科学观测实验站,
浙江省海洋渔业资源可持续利用技术研究重点实验室, 浙江 舟山 316021;
3. 浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316022)

摘要: 海鳗等鳗鲡目鱼类是舟山群岛海域常见的近底层凶猛肉食性鱼类, 研究鳗类的营养生态位可以了解其在舟山群岛海域生态系统中占据的营养层次。实验以舟山群岛海域的海鳗、前肛鳗、星康吉鳗、食蟹豆齿鳗和短吻吻鳗为对象, 利用碳氮稳定同位素技术分析 5 种鳗的营养生态位及种间食物关系。结果显示: ①舟山群岛海域 5 种鳗的 $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 $-21.91\text{\textperthousand} \sim -14.97\text{\textperthousand}$ (平均值 $-17.03\text{\textperthousand} \pm 1.14\text{\textperthousand}$), $\delta^{15}\text{N}$ 范围为 $9.56\text{\textperthousand} \sim 15.13\text{\textperthousand}$ (平均值 $11.50\text{\textperthousand} \pm 1.36\text{\textperthousand}$)。②非参数检验结果表明, 不同物种间的碳氮稳定同位素比值之间均存在极显著差异; Pearson 相关性分析表明, 5 种鳗总体的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值与肛长相关性均不显著, 除前肛鳗以外, 其余 4 种鳗总体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与肛长相关性不显著, $\delta^{15}\text{N}$ 值与肛长呈极显著正相关。③稳定同位素混合模型 (SIAR) 显示, 鱼类、虾类和口足类是鳗类的主要食物来源。④海鳗与其他 4 种鳗的营养生态位均有重叠, 说明它们之间的食源有一定程度的同质化, 存在食物竞争; 食蟹豆齿鳗和短吻吻鳗的校正核心生态位面积 (SEAc) 最大, 说明二者食性泛化, 其摄食类群主要取决于饵料生物的易得性; 前肛鳗、星康吉鳗和短吻吻鳗之间不存在生态位重叠, 说明其摄食种类有所分化, 体现了同域分布近缘种的食性差异。本研究阐述了舟山群岛海域 5 种鳗的种间食物关系和进化共存机制, 可为研究舟山群岛海域高营养级类群的食物网结构特征提供参考。

关键词: 鳗鲡目; 营养生态位; 种间关系; 稳定同位素; 舟山群岛海域

中图分类号: S 932.4

文献标志码: A

生态位是指生物在群落或生态系统中的功能或作用, 表示某种生物其个体与环境之间的特定关系之和^[1]。生态位理论的研究是生态学研究的基础, 国内外学者对时间生态位、空间生态位和营养生态位等方面开展过许多研究^[2-3]。时间、空间和营养的生态位划分被认为是竞争物种共存的

关键, 对食物资源的利用状况及产生的影响反映物种的营养生态位。营养生态位是指物种在生物环境中的位置, 尤其是在食物网中的位置关系, 是了解物种在群落或生态系统中种间相互关系的重要依据^[4]。

目前, 食性分析是研究动物营养生态位的基

收稿日期: 2022-01-08 修回日期: 2022-04-05

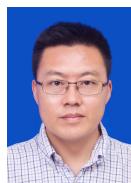
资助项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900904, 2019YFD0901204, 2020YFD0900804); 浙江省重点研发计划(2019C02056)

第一作者: 肖祎, 从事渔业资源生物学研究, E-mail: xyliaxy@163.com

通信作者: 蒋日进(照片), 从事渔业资源生物学与生态学研究, E-mail: jiangridge@163.com

版权所有 © 《水产学报》编辑部 (CC BY-NC-ND 4.0)
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

Copyright © Editorial Office of Journal of Fisheries of China (CC BY-NC-ND 4.0)
<https://www.china-fishery.cn>



础和主要手段。由于水体中含有大量微型浮游动植物和溶解性无机碳等物质, 仅用传统的胃含物分析方法对水生动物的食性进行研究有较大的困难, 因此, 近年来稳定同位素技术在水生动物食性的分析中被广泛应用^[5]。利用碳氮稳定同位素技术进行水域生态系统的动物食性分析, 可以反映生态系统的食物网结构与功能以及能量流动和物质循环的过程。消费者的碳稳定同位素比值与其食物接近, 而氮稳定同位素比值与食物有明显分化, 所以可以用碳氮稳定同位素来确定消费者的食物来源、食物网结构及其营养级^[6]。李凡等^[7]利用碳氮稳定同位素技术揭示了莱州湾大型甲壳类三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)和日本蟳(*Charybdis japonica*)的营养生态位重叠较高, 且二者食物来源同质化程度较高。何雄波等^[8]发现, 2018年北部湾带鱼(*Trichiurus japonicus*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围较十年前相比变窄, 各营养生态位指标均有所下降, 对资源的利用能力和环境的适应能力下降。位于匈牙利布达佩斯的巴拉特河上游的美洲龙纹螯虾(*Procambarus virginalis*)和棘溪小龙虾(*Faxonius limosus*)的营养生态位存在高度重叠, 而上游物种与下游的克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)的营养生态位有明显分离^[9]。

舟山群岛海域位于长江口以南、杭州湾外缘以东, 是我国的重要渔业水域, 拥有我国著名的天然渔场, 即舟山渔场。受台湾暖流、苏北沿岸流和黄海冷水团的共同影响, 舟山渔场渔业资源丰富, 是众多重要渔业经济种类的产卵场、育幼场和索饵场^[10]。近年来, 受捕捞强度和其他人类活动增加的影响, 舟山渔场渔业资源衰退趋势明显, 鱼类群落结构发生显著变化^[11], 舟山群岛海域的食物网结构与功能发生变动, 海域内重要渔业生物的营养生态位必然受到影响。鳗鲡目(Anguilliformes)鱼类因其独特的生物学特性, 多属凶猛肉食性鱼类。本研究中的海鳗(*Muraenesox cinereus*)、前肛鳗(*Dysomma anguillare*)、星康吉鳗(*Conger myriaster*)、食蟹豆齿鳗(*Pisodonophis cancrivorus*)和短吻吻鳗(*Rhynchoconger brevirostris*)均属鳗鲡目, 它们在舟山群岛海域食物网的顶端形成了高级捕食者的类群, 通过“下行效应”影响较低营养级生物的种群结构^[12]。同时, 5种鳗在舟山群岛海域栖息共存, 可能存在食物资源和栖息地竞争。据此, 本研究基于碳氮稳定同位素技术, 计算舟山群岛海域5种鳗的营养级、

营养生态位等指标, 推断其主要食物来源, 以阐述鳗类的营养生态位及种间关系, 探究高营养级类群的种间食物关系和共存机制, 为舟山群岛海域的食物网结构特征及其资源效应研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 样品采集与处理

实验用5种鳗及其饵料生物样品来源于2019年4月—2020年11月在舟山群岛海域(122.00°~123.50°E、29.75°~31.00°N)的渔业资源调查, 设置Z01~Z21共21个采样站位。样品采集根据《海洋调查规范》(第6部分 海洋生物调查 GB/T12763.6—2007)^[13]执行, 样品经冷冻保存运回实验室进行分析。在实验室对样品进行种类鉴定、生物学测定以及肌肉样品的采集。种类鉴定到最小分类阶元(种)^[14-16]。生物学测定包括体长(肛长)、体重、纯重、摄食等级、性腺成熟度等, 长度精确到1 mm, 体重精确到0.01 g。鱼体取背部肌肉, 虾类和口足类采集腹部肌肉, 蟹类取第一螯足肌肉, 头足类取胴背部肌肉。所有肌肉样品(未经过酸化处理)经蒸馏水清洗后, 用干净锡箔纸包裹, 放入干净的样品袋中, 并放置于冷冻干燥机(Alpha 1-2 LDplus, Christ, 德国)中, 在-50 °C干燥24 h备用。实验过程中操作人员严格遵守实验动物相关伦理规范。

1.2 碳氮稳定同位素分析

所有样品的碳氮稳定同位素送至深圳华科精信检测科技有限公司进行测定。碳氮同位素比值测定仪器为 DELTA V Advantage 同位素比率质谱仪和 EA-HT 元素分析仪(Thermo Fisher Scientific, 德国)。碳同位素测定精度为 $\pm \leq 0.1\text{\textperthousand}$; 氮同位素测定精度为 $\pm \leq 0.2\text{\textperthousand}$ 。

碳氮同位素比值以 δ 形式表示, 计算公式:

$$\delta X = \left(\frac{R_s}{R_{st}} - 1 \right) \times 10^3$$

式中, δX 表示样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 或 $\delta^{15}\text{N}$ 比值; R_s 表示样品重同位素与轻同位素的比值($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 、 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$); R_{st} 表示标准物质美洲拟箭石(PDB)或大气氮的同位素比值。

1.3 营养级计算

营养级计算公式:

中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

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

式中, TL 表示所计算生物的营养级; $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 表示消费者氮稳定同位素比值; $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 表示研究海域食物网基线生物(通常指初级生产者或初级消费者)的氮稳定同位素比值。本研究根据 Post^[17] 对基线生物的讨论, 选取本次调查在舟山群岛海域采集的厚壳贻贝 (*Mytilus coruscus*) 作为基线生物, 测得其氮稳定同位素比值平均值为 5.63‰, 即 $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$, 基线生物(初级消费者)的营养级为 2 级。 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 表示相邻营养级之间的富集度, 本研究根据参考文献取 3.4‰^[17]。

1.4 营养生态位计算

根据 Layman 等^[18] 和 Jackson 等^[19] 对于构建碳氮稳定同位素双位图提出的营养生态位指标, 本研究分别以 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值为横纵坐标, 绘制舟山群岛及其邻近海域 5 种鳗的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 营养结构图, 同时计算物种间的营养生态位指标及核心生态位重叠度等。各指标代表的含义^[8, 17-18]:

①食源多样性(CR): $\delta^{13}\text{C}$ 值的极差, 即 $\delta^{13}\text{C}$ 最大值和最小值之间的范围, 表示食物网基础上的生态位多样化。

②营养长度(NR): $\delta^{15}\text{N}$ 值的极差, 表示食物网的垂直结构。

③营养生态位总面积(TA): $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 双位图空间中所有物种围合的凸多边形面积, 表示物种在食物网中营养多样性的总体程度, 但 TA 的值易受 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 极端值的影响。

④核心生态位面积(SEA): 标准椭圆面积, 更准确地描述群落中物种的生态位; 但要求样本符合正态分布, 同时样本量 ≥ 30 。

⑤校正核心生态位面积(SEAc): 与 SEA 值表示的含义一致, 但对样本量要求较小, 样本量 ≥ 3 即可采用, 因此本研究中采用 SEAc 值比较物种间的核心生态位面积。

1.5 数据分析

使用 SPSS 19.0 软件对数据进行描述统计、非参数检验(non-parametric tests)和 Pearson 相关性分析, 数据分析前进行正态检验和方差齐性检验。使用 R 4.0.4 软件中的稳定同位素混合模型(SIAR)工具包绘制 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 双位图、计算 5 种鳗的潜在食源贡献率。采用 R 4.0.4 软件中的 SIBER(stable isotope Bayesian ellipses in R)工具包计算 TA、SEAc 以及生态位重叠度等营养生态位

指标, 站位图用 Surfer 11 软件绘制。

2 结果

2.1 生物学特征

5 种鳗的肛长变化范围为 43.00~383.00 mm, 平均值为 157.14 mm。体重变化范围为 15.60~1184.50 g, 平均值为 150.07 g, 其中海鳗的最大, 前肛鳗最小(表 1)。经 Levene 氏方差齐性检验, 舟山群岛及其邻近海域 5 种鳗的肛长、体重总体方差不齐($P < 0.01$)。非参数检验两两比较结果显示, 除食蟹豆齿鳗与短吻吻鳗之间的肛长无显著差异($P > 0.05$)外, 其余种类的肛长之间均具有极显著或显著差异($P < 0.05$)。前肛鳗与星康吉鳗、食蟹豆齿鳗、短吻吻鳗, 以及短吻吻鳗与星康吉鳗、食蟹豆齿鳗的体重两两之间无显著差异($P > 0.05$), 其余物种间均具有显著或极显著差异($P < 0.05$)。Pearson 相关分析表明, 鱼体肛长与体重之间存在极显著正相关关系($r=0.409, P < 0.01$)。

2.2 碳氮稳定同位素比值特征

实验共测定 5 种鳗碳氮稳定同位素样品 143 个(表 2)。样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 -21.91‰(星康吉鳗)~-14.97‰(食蟹豆齿鳗), 总跨度为 6.95‰, 平均值为 $-17.03\text{‰} \pm 1.14\text{‰}$ 。总体的 $\delta^{15}\text{N}$ 范围为 9.56‰(海鳗)~15.13‰(前肛鳗), 总跨度为 5.56‰, 平均值为 $11.50\text{‰} \pm 1.36\text{‰}$ 。比较各比值的平均值可得, 星康吉鳗的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值最低, 为 -17.59‰, 食蟹豆齿鳗最高, 为 -16.53‰。星康吉鳗的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值最低, 为 10.42‰, 前肛鳗最高, 为 13.14‰。

经正态分布和方差齐性检验, 样品总体的碳氮稳定同位素比值不符合正态分布, 方差不齐($P_C < 0.05, P_N < 0.05$)。对总体的碳氮稳定同位素比值之间进行非参数检验, 结果显示, 不同物种间的碳稳定同位素比值呈极显著差异($P < 0.01$), 氮稳定同位素比值之间存在极显著差异($P < 0.01$)。

Pearson 相关性分析表明, 5 种鳗整体的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值与肛长相关性不显著($P > 0.05$), 除前肛鳗外, 4 种鳗总体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与肛长相关性不显著, $\delta^{15}\text{N}$ 值与肛长呈极显著正相关($P < 0.01$), 随着肛长的增加, 氮稳定同位素比值逐渐增加。对每个物种的肛长与其碳氮稳定同位素比值进行相关性分析, 结果显示, 除星康吉鳗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与肛长呈极显著相关($P < 0.01$)外, 海鳗、前肛鳗、食蟹豆

表 1 舟山群岛海域 5 种鳗的生物学特征

Tab. 1 Biological characteristics of 5 species of eels in the waters of the Zhoushan Islands

物种 species	样本量 sample size	肛长/mm	preanal length	体重/g weight	
		范围 range	平均值±标准差 mean±SD	范围 range	平均值±标准差 mean±SD
海鳗 <i>M. cinereus</i>	37	99.00~383.00	208.73±70.89	15.60~1184.50	279.55±265.33
前肛鳗 <i>D. anguillevis</i>	21	43.00~92.00	67.81±10.88	23.40~182.50	94.68±38.77
星康吉鳗 <i>C. myriaster</i>	60	113.00~222.00	164.42±22.15	41.10~311.00	129.47±52.27
食蟹豆齿鳗 <i>P. cancrivorus</i>	20	100.00~194.00	141.75±24.21	15.90~75.60	39.02±16.31
短吻吻鳗 <i>R. brevirostris</i>	5	93.00~170.00	125.80±35.97	20.80~137.70	71.36±55.44

表 2 舟山群岛海域 5 种鳗的碳氮稳定同位素比值与营养级

Tab. 2 Carbon and nitrogen stable isotope ratios and trophic levels of five eels in the waters of the Zhoushan Islands

物种 species	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$		$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$		营养级 trophic levels
	范围 range	平均值±标准差 mean±SD	范围 range	平均值±标准差 mean±SD	
海鳗 <i>M. cinereus</i>	-17.88~-15.58	-16.59±0.60	9.56~13.38	11.85±1.19	3.16~4.28
前肛鳗 <i>D. anguillevis</i>	-17.84~-15.84	-16.70±0.61	11.59~15.13	13.14±0.88	3.75~4.79
星康吉鳗 <i>C. myriaster</i>	-21.91~-15.20	-17.59±1.27	9.65~13.26	10.42±0.57	3.18~4.24
食蟹豆齿鳗 <i>P. cancrivorus</i>	-20.03~-14.97	-16.53±1.15	10.25~14.66	12.35±1.30	3.36~4.66
短吻吻鳗 <i>R. brevirostris</i>	-19.90~-15.63	-16.92±1.71	10.97~12.20	11.52±0.52	3.57~3.93

齿鳗和短吻吻鳗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别与其自身肛长的相关性均不显著 ($P>0.05$)。星康吉鳗、前肛鳗的 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别与自身肛长无显著相关性，海鳗、食蟹豆齿鳗和短吻吻鳗的 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别与其自身肛长呈极显著相关 ($P<0.01$)。

2.3 营养级

经计算，样品总体的营养级范围是 3.16~4.79，总跨度为 1.64，平均值为 3.73±0.40，属于舟山群岛海域食物网中高营养级的消费者 (表 2)。Pearson 相关性分析表明，除前肛鳗以外，总体营养级与肛长呈极显著正相关关系 ($P<0.01$)。海鳗、食蟹豆齿鳗和短吻吻鳗的营养级与其肛长呈极显著正相关 ($P<0.01$)，前肛鳗和星康吉鳗的营养级与肛长均无显著相关性 ($P>0.05$)。

2.4 营养生态位

运用 Bayesian 稳定同位素混合模型 (SIAR)，对舟山群岛及其邻近海域的海鳗、前肛鳗、星康吉鳗、食蟹豆齿鳗和短吻吻鳗的 C、N 稳定同位素比值分析得出 (表 3)：①在营养生态位总面积 (TA) 上，星康吉鳗>食蟹豆齿鳗>海鳗>前肛鳗>短吻吻鳗；②比较校正核心生态位面积 (SEAc) 得，食蟹豆齿鳗>短吻吻鳗>星康吉鳗>海鳗>前肛鳗。

5 种鳗的生态位面积分析结果表明 (图 1)，海鳗与食蟹豆齿鳗、短吻吻鳗、前肛鳗、星康吉鳗均有部分重叠，重叠面积分别为 2.00、1.25、0.51 和 0.06 (表 4)。其次，食蟹豆齿鳗与前肛鳗、短吻吻鳗有部分重叠，其与前者的重叠面积为 1.26，分别占食蟹豆齿鳗和前肛鳗营养生态位面积的 27.06% 和 73.22%；与后者的生态位重叠面积为 1.650，占食蟹豆齿鳗和短吻吻鳗的 35.39% 和 46.20%。而前肛鳗与星康吉鳗、短吻吻鳗，星康吉鳗与食蟹豆齿鳗、短吻吻鳗的营养生态位椭圆均无重叠，存在明显的营养生态位分离。

2.5 摄食来源

结合本团队对海鳗和前肛鳗胃含物的研究，同时参考相同海域 5 种鳗的食性研究文献，确定潜在食物来源。研究对象潜在摄食的饵料生物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -19.96‰~-15.19‰，最大差值为 4.77‰； $\delta^{15}\text{N}$ 值为 6.79‰~13.17‰，最大差值为 6.38‰。其中， $\delta^{13}\text{C}$ 值最高的是鱼类，最低的是虾类； $\delta^{15}\text{N}$ 值最高的是头足类，最低的是虾类。

运用 SIAR 模型计算得出舟山群岛及其邻近海域 5 种鳗的潜在食源相对贡献率 (图 2)，鱼类、虾类和口足类是鳗类的主要食物来源。海鳗主要以鱼类、虾类和口足类为食，蟹类对其贡献较小。

表 3 舟山群岛海域 5 种鳗的营养生态位指标

Tab. 3 Trophic ecological index of five eels in the waters of the Zhoushan Islands

种类 species	$\delta^{13}\text{C}$ 值变幅(CR) range of $\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$ 值变幅(NR) range of $\delta^{15}\text{N}$	生态位总面积(TA) total niche area	校正核心生态位面积(SEAc) the corrected ellipse area
海鳗 <i>M. cinereus</i>	2.31	3.82	6.31	2.32
前肛鳗 <i>D. anguillevis</i>	2.00	3.54	4.34	1.72
星康吉鳗 <i>C. myriaster</i>	6.71	3.60	14.00	2.40
食蟹豆齿鳗 <i>P. cancrivorus</i>	5.06	4.41	12.23	4.77
短吻吻鳗 <i>R. brevirostris</i>	4.27	1.22	2.57	3.57

前肛鳗主要以虾类和口足类为食, 兼食一小部分蟹类。星康吉鳗主要以鱼类和头足类为食, 同时摄食少量虾类。食蟹豆齿鳗主食鱼类、虾类和头足类, 兼食少部分蟹类。短吻吻鳗均食鱼类、虾类、口足类, 同时摄食部分头足类和蟹类。

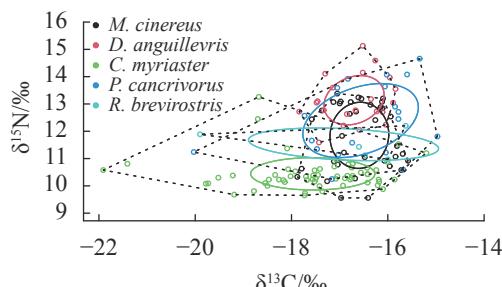


图 1 舟山群岛海域 5 种鳗的营养结构图

Fig. 1 Trophic structure of five eels in the waters of the Zhoushan Islands

3 讨论

3.1 营养级

稳定同位素分析是研究生物体营养动力学最广泛的使用方法之一^[20]。随着动物个体发育阶段和种类的不同, 生物体内稳定同位素的积累也会出现差异^[21]。利用碳氮稳定同位素比值能够描述不同物种特定的摄食习性及其在群落中的营养动态^[22]。舟山群岛海域的星康吉鳗喜居于岩礁区, 在涨潮时游向浅水区索饵, 退潮时游回深水区栖

息, 主要以底栖生物和中上层游泳动物为食^[23]。食蟹豆齿鳗主要以底栖生物和底层游泳动物为食^[24]。通常在水域生态系统中, 以浮游生物和中上层生物为食源的物种 $\delta^{13}\text{C}$ 值要低于以底栖动物为食源的底层食性生物^[25], 本研究中星康吉鳗和食蟹豆齿鳗的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值出现较大差异, 前者的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值低于后者, 这与它们的食性基本相符。星康吉鳗的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值最低为 10.42‰, 前肛鳗最高为 13.14‰。与星康吉鳗相比, 前肛鳗为近底层鱼类, 属底栖生物食性, 口裂更大, 食性更为凶猛, 较星康吉鳗的营养级更高^[24]。

营养级指示生物在食物网中的位置, 强调了物种在生态系统中的功能地位, 是揭示生态系统或群落的营养格局和结构组成特征的重要指标^[26]。生物组织内部的天然氮稳定同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 因其相对稳定且高富集的特点, 被用来确定生物的营养级^[17]。舟山群岛及其邻近海域的 5 种鳗的营养层次为 2 级。其中海鳗的营养级 (3.83) 大于浙江南部近海海鳗 (3.78), 小于东海北部海鳗的平均营养级 (3.91)^[26-27]。舟山群岛星康吉鳗的平均营养级为 3.41, 相比海州湾星康吉鳗的营养级 (4.17) 较低。虽然不同研究取样的海域跨度较大, 鳗类的栖息地环境均有差异, 存在饵料生物种类以及栖息环境的底质类型等的变化, 而且有的鳗类的营养级是通过胃含物分析结果进行计算得出, 导致计算结果出现差异^[28], 但是各海区的海鳗等鳗类处于

表 4 舟山群岛海域 5 种鳗的营养生态位重叠面积

Tab. 4 Overlapping area of trophic niche of five eels in the waters of the Zhoushan Islands

种类 species	海鳗 <i>M. cinereus</i>	前肛鳗 <i>D. anguillevis</i>	星康吉鳗 <i>C. myriaster</i>	食蟹豆齿鳗 <i>P. cancrivorus</i>	短吻吻鳗 <i>R. brevirostris</i>
海鳗 <i>M. cinereus</i>	0.51	0.06	2.00	1.24	
前肛鳗 <i>D. anguillevis</i>		0.00	1.26	0.00	
星康吉鳗 <i>C. myriaster</i>			0.00	0.00	
食蟹豆齿鳗 <i>P. cancrivorus</i>				1.65	

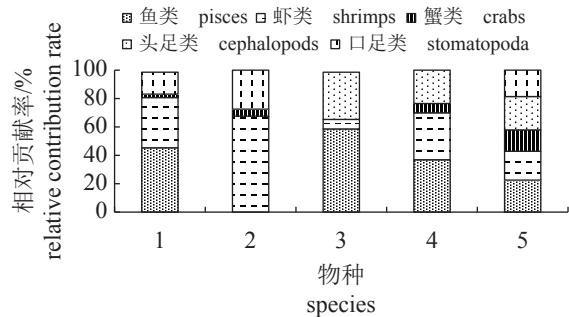


图 2 舟山群岛海域 5 种鳗的潜在食源相对贡献率
1. 海鳗, 2. 前肛鳗, 3. 星康吉鳗, 4. 食蟹豆齿鳗, 5. 短吻吻鳗。

Fig. 2 Relative contribution rate of potential preys of five eels in the waters of the Zhoushan Islands

1. *M. cinereus*, 2. *D. anguillevis*, 3. *C. myriaster*, 4. *P. cancrivorus*, 5. *R. brevirostris*.

食物链顶端, 是高营养级的凶猛捕食者, 对生态系统的“下行效应”起着关键作用。

3.2 营养生态位

由于物种在生态系统或群落中, 对环境和资源的需求以及利用方式不同, 因此每个物种在时间、空间和资源利用上都占据着独特的生态位^[8]。根据物种进化稳定策略, 栖息在相同海域的近缘种会通过调节自身的摄食习性来减弱物种间的食物竞争, 从而最大限度地形成平衡而共存^[29]。本研究中, 星康吉鳗和食蟹豆齿鳗的 CR、TA 和 SEAc 均较大, 说明 2 个物种的食性泛化, 食物来源广, 摄食类群主要取决于饵料生物的易得性。海鳗和前肛鳗的 CR 和 SEAc 在 5 种鳗中较小, 同时海鳗和前肛鳗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值频率主要集中分布于 $-17.58\text{\textperthousand} \sim -15.58\text{\textperthousand}$ 和 $-17.50\text{\textperthousand} \sim -15.80\text{\textperthousand}$, 说明二者对某些饵料生物有选择偏好。短吻吻鳗的 CR 位于 5 种鳗的中间位置, NR 最小, 但其 SEAc 较大, 说明它对饵料生物没有明显的选择性, 摄食种类广泛。由于少有人对短吻吻鳗的食性进行研究, 参考张波等^[24]通过胃含物分析对黑尾吻鳗 (*R. ectenurus*, 与短吻吻鳗的生态位相近) 的食性进行分析, 发现 2 个研究的结果相似。

在群落或生态系统中, 不同物种的摄食习性和栖息生境的差异, 会导致物种之间的营养生态位分离^[30]。同时, 物种间的相互作用如种间竞争也会影响各自营养生态位的大小^[25]。本研究中的 5 种鳗均为近底层鱼类, 是同域分布的近缘种。其中海鳗与其他 4 种鳗在营养生态位上均有部分重叠, 这种现象在其他同域分布的近缘海洋生物

之间也有发现, 栖息于东太平洋赤道海域的茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 和弯乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*), 食物竞争激烈, 营养生态位高度重叠^[29]。海鳗食性凶猛, 有短而宽的食道和发达的胃^[31], 且海鳗在研究海域广泛分布, 因此可能与其他多种鳗类存在食物资源和栖息空间竞争。食蟹豆齿鳗与海鳗、前肛鳗、短吻吻鳗有一定程度的重叠, 而前肛鳗与星康吉鳗和短吻吻鳗, 星康吉鳗与食蟹豆齿鳗和短吻吻鳗的营养生态位之间有明显的分离, 这与张波等^[24]利用胃含物分析的结果基本一致。食蟹豆齿鳗摄食广泛, 是栖息于 10~30 m 水层的底层鱼类, 而前肛鳗、星康吉鳗和短吻吻鳗的食谱虽较广, 但不同物种摄食的重要饵料生物种类可能有所分化, 或在舟山群岛海域其饵料生物资源较为丰富、分布较广, 从而削弱了不同鳗之间的食物竞争。同时星康吉鳗和短吻吻鳗对饵料的选择性不强, 可能减弱了物种间对同种饵料生物的争夺。另外, 星康吉鳗的生态习性也是造成生态位分离的原因之一, 它多栖息于近岸岩礁质清水区, 夜晚活跃在中上层水域进行摄食, 主要摄食上层鱼类, 而其他鳗主要摄食底层鱼类, 减弱了物种间的竞争压力^[24]。由此可见, 对于在舟山群岛海域食物网中营养级接近的这 5 种鳗而言, 海鳗分布广泛且与其他 4 种鳗在营养生态位上都有重叠。2002 年舟山渔场和长江口渔场单拖作业渔船的海鳗渔获量超过 2 000 kg, 占总渔获量的 3.10%, 同年浙江海域的海鳗占东海区海鳗渔获量的 50% 以上。其资源量丰富, 营养生态位宽度却较窄, 是因为海鳗利用最适于自身生存和最便于利用的饵料生物资源, 导致核心生态位宽度相对较窄^[32]。而不同鳗之间的营养生态位分离, 是物种实现同域共存和资源共享的重要机制, 尤其在局域尺度上表现明显, 这与陆地生态系统中的物种共存策略同理^[33]。

3.3 摄食来源与食物重叠

本实验利用碳氮稳定同位素技术定量分析了舟山群岛及其邻近海域 5 种鳗的潜在食源贡献率, 参考前人研究结果, 鱼类、虾类、蟹类、头足类和口足类是鳗类的潜在食物来源, 其中鱼类、虾类和口足类是主要食物来源, 但在不同物种食物组成中的占比各有差异^[24, 31, 34]。鱼类、虾类和口足类是海鳗的主要摄食对象, 占其食物组成的 90% 以上。张亚洲等^[34]通过分析东海海鳗的胃含物食

物组成, 发现海鳗摄食以鱼类、口足类和短尾类为主, 与本研究结果略有差异。利用稳定同位素技术和胃含物分析两种方法对鱼类食物组成进行分析, 分别体现的是鱼体较长时间和瞬时的摄食情况, 因此两种结果可能存在一定偏差。前肛鳗主要以虾类和口足类为食, 与张波等^[24]对东、黄海的前肛鳗胃含物进行分析的结果基本一致。本研究中, 星康吉鳗以鱼类和头足类为主要摄食对象, 刘西方等^[28]通过胃含物分析, 发现海州湾星康吉鳗全年主要摄食鱼类和虾类, 在秋季还大量摄食头足类, 说明两个调查海域中星康吉鳗喜好的饵料生物类群较为接近, 但因为季节和饵料基础的不同, 导致结果有一定差异。定量分析结果显示, 鱼类、虾类和头足类是食蟹豆齿鳗的主要饵料生物, 三者的贡献比例均匀, 其次食蟹豆齿鳗还摄食少量蟹类。短吻吻鳗的食物组成中, 鱼类、虾类、头足类、口足类和蟹类的贡献率较为平均, 而这2种鳗的核心营养生态位宽幅较大。这一现象是物种的生存策略所致, 物种广泛利用资源和生境, 从而促进种群多度的增加, 符合采食生态学中的“最优取食理论”, 即用最短的时间消耗最少的能量而获取最高回报的取食策略; 同时, 营养生态位研究中的“最佳摄食策略”认为物种营养生态位宽度的增加往往伴随着食物资源可获得性的降低, 从而次优食源被利用的概率得到提高, 也让这一结果得到验证^[32, 35-36]。

综上所述, 本研究中的5种鳗在营养生态位上有重叠, 也有明显的分离。讨论分析得出, 这与物种不同的生态习性以及资源利用能力有关, 也是物种共存的结果。考虑到本研究仅利用碳氮稳定同位素技术分析了物种间营养生态位的分化特征, 全面阐述舟山群岛及其邻近海域的5种鳗的营养生态位及种间关系, 未来应结合胃含物分析和其他稳定同位素示踪剂, 如硫稳定同位素、脂肪酸组成分析等方法, 对不同季节和不同发育阶段的鱼体进行研究, 以深入探讨该类群的同域共存机制, 为构建和阐述舟山群岛海域的食物网及能量流动提供基础数据。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 沈国英, 施并章. 海洋生态学 [M]. 第2版. 北京: 科学出版社, 2002: 135-140.
- [2] Lear K O, Whitney N M, Morris J J, et al. Temporal niche partitioning as a novel mechanism promoting co-existence of sympatric predators in marine systems[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2021, 288(1954): 20210816.
- [3] Dillon K S, Fleming C R, Slife C, et al. Stable isotopic niche variability and overlap across four fish guilds in the north-central gulf of Mexico[J]. *Marine and Coastal Fisheries*, 2021, 13(3): 213-227.
- [4] Leibold M A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context[J]. *Ecology*, 1995, 76(5): 1371-1382.
- [5] 李由明, 黄翔鸽, 刘楚吾. 碳氮稳定同位素技术在动物食性分析中的应用[J]. *广东海洋大学学报*, 2007, 27(4): 99-103.
- [6] Li Y M, Huang X H, Liu C W. Application of carbon and nitrogen stable isotope technique in the analysis of animal feeding habits[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2007, 27(4): 99-103 (in Chinese).
- [7] 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.
- [8] 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 (in Chinese).
- [9] 李凡, 丛旭日, 张孝民. 莱州湾4种大型甲壳类的空间与营养生态位[J]. *水产学报*, 2021, 45(8): 1384-1394.
- [10] Li F, Cong X R, Zhang X M. Niches of four large crustacean species in Laizhou Bay[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2021, 45(8): 1384-1394 (in Chinese).
- [11] 何雄波, 李波, 王锦溪, 等. 不同时期北部湾日本带鱼营养生态位差异[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(2): 683-690.
- [12] He X B, Li B, Wang J X, et al. Changes in the trophic niche of *Trichiurus japonicus* in the Beibu Gulf in different periods[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(2): 683-690 (in Chinese).
- [13] Vesely L, Ruokonen T J, Weiperth A, et al. Trophic niches of three sympatric invasive crayfish of EU concern[J]. *Hydrobiologia*, 2021, 848(3): 727-737.
- [14] 王迎宾, 俞存根, 陈全震, 等. 春、夏季舟山渔场及其邻近海域鱼类群落格局[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(2): 545-551.

- Wang Y B, Yu C G, Chen Q Z, et al. Community structure of fish in Zhoushan Fishing Ground and its adjacent waters in spring and summer[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(2): 545-551 (in Chinese).
- [11] 林楠, 苗振清, 卢占晖. 东海中部夏季鱼类群落结构及其多样性分析[J]. 广东海洋大学学报, 2009, 29(3): 42-47.
- Lin N, Miao Z Q, Lu Z H. Structure and diversity of fish communities in summer in the middle of the East China Sea[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2009, 29(3): 42-47 (in Chinese).
- [12] Shoemaker L G, Barner A K, Bittleston L S, et al. Quantifying the relative importance of variation in predation and the environment for species coexistence[J]. Ecology Letters, 2020, 23(6): 939-950.
- [13] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.6-2007 海洋调查规范 第6部分: 海洋生物调查 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.
- General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T 12763.6-2007 Specifications for oceanographic survey-part 6: Marine biological survey[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008 (in Chinese).
- [14] 赵盛龙, 徐汉祥, 钟俊生, 等. 浙江海洋鱼类志 [M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2016.
- Zhao S L, Xu H X, Zhong J S, et al. Zhejiang marine ichthyology[M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 2016 (in Chinese).
- [15] 宋海棠, 俞存根, 薛利建, 等. 东海经济虾蟹类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2006.
- Song H T, Yu C G, Xue L J, et al. East China Sea economic shrimp crabs[M]. Beijing: China Ocean Press, 2006 (in Chinese).
- [16] 宋海棠, 丁天明, 徐开达. 东海经济头足类资源 [M]. 北京: 海洋出版社, 2009.
- Song H T, Ding T M, Xu K D. Economic Cephalopods Resources in the East China Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 2009 (in Chinese).
- [17] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions[J]. Ecology, 2002, 83(3): 703-718.
- [18] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, et al. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?[J]. Ecology, 2007, 88(1): 42-48.
- Jackson A L, Inger R, Parnell A C, et al. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-stable isotope Bayesian ellipses in R[J]. Journal of Animal Ecology, 2011, 80(3): 595-602.
- Layman C A, Araujo M S, Boucek R, et al. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools[J]. Biological Reviews, 2012, 87(3): 545-562.
- Fry B. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions[J]. Limnology and Oceanography, 1988, 33(5): 1182-1190.
- Middelburg J J. Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom[J]. Biogeosciences, 2014, 11(8): 2357-2371.
- 田方. 山东近海星康吉鳗 (*Conger myriaster*) 延绳钓渔具性能研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
- Tian F. Fishing efficiency of white-spotted conger longline fishing gear in Shandong Coastal Sea[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013 (in Chinese).
- 张波, 唐启升. 东、黄海六种鳗的食性[J]. 水产学报, 2003, 27(4): 307-314.
- Zhang B, Tang Q S. Feeding habits of six species of eels in East China Sea and Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2003, 27(4): 307-314 (in Chinese).
- 张欢, 谢平, 吴功果, 等. 日本沼虾与秀丽白虾的营养生态位[J]. 环境科学研究, 2013, 26(1): 22-26.
- Zhang H, Xie P, Wu G G, et al. Studies on Trophic Niches of *Macrobrachium nipponensis* and *Exopalaeomon modestus*[J]. Research of Environmental Sciences, 2013, 26(1): 22-26 (in Chinese).
- 纪炜炜. 东海中北部主要游泳动物食物网结构和营养关系初步研究——基于稳定同位素技术 [D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2011.
- Ji W W. Ecological studies on the food web structures and trophic relationships of Northern and Central East China Sea using stable carbon and nitrogen isotopes[D]. Qingdao: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology), 2011 (in Chinese).
- 高春霞, 戴小杰, 田思泉, 等. 基于稳定同位素技术的浙江南部近海主要渔业生物营养级[J]. 中国水产科学, 2020, 27(4): 438-453.
- Gao C X, Dai X J, Tian S Q, et al. Trophic structure of major fishery organisms in the offshore waters of southern Zhejiang: insights from stable isotope analysis[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(4): 438-453.

- 453 (in Chinese).
- [28] 刘西方, 刘贺, 薛莹, 等. 海州湾星康吉鳗的摄食生态特征[J]. 中国水产科学, 2015, 22(3): 517-527.
Liu X F, Liu H, Xue Y, et al. Feeding ecology of conger myriaster in Haizhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(3): 517-527 (in Chinese).
- [29] 李云凯, 汪惠琼, 陈新军, 等. 柔鱼科近缘种茎柔鱼与鸢鸟贼营养生态位及相互关系[J]. 生态学报, 2020, 40(15): 5418-5423.
Li Y K, Wang H Q, Chen X J, et al. Trophic niches and interspecific relationships between closely related Ommastrephidae species, *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5418-5423 (in Chinese).
- [30] Flaherty E A, Ben-David M. Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches[J]. *Oikos*, 2010, 119(9): 1409-1416.
- [31] 唐逸民, 吴常文. 浙江近海海鳗食性的分析研究[J]. 浙江水产学院学报, 1992, 11(2): 98-101.
Tang Y M, Wu C W. Feeding habit of conger pike *Muraenesox cinereus* in Zhejiang coastal waters[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1992, 11(2): 98-101 (in Chinese).
- [32] 张秋华, 程家骅, 徐汉祥, 等. 东海区渔业资源及其可持续利用 [M]. 上海: 复旦大学出版社, 2007.
Zhang Q H, Cheng J Y, Xu H X, et al. The fishery resources and its sustainable utilization in the East China Sea region[M]. Shanghai: Fudan University Press, 2007 (in Chinese).
- [33] 岳闯, 郭乾伟, 张卓然, 等. 内蒙古典型草原布氏田鼠营养生态位及其种间关系[J]. 兽类学报, 2020, 40(5): 424-434.
Yue C, Guo Q W, Zhang Z R, et al. Trophic niche of Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) and their interspecific relationships with other common rodents in a typical steppe, Inner Mongolia[J]. Acta Theriologica Sinica, 2020, 40(5): 424-434 (in Chinese).
- [34] 张亚洲, 朱文斌, 李鹏飞. 东海海鳗摄食习性的季节变化及随生长的变化[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2010, 29(3): 237-245.
Zhang Y Z, Zhu W B, Li P F. Seasonal and growth variation of feeding habit of conger eel (*Muraenesox cinereus*) in East China Sea[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2010, 29(3): 237-245 (in Chinese).
- [35] 李天韵, 刘依明, 王德利, 等. 动物个性研究进展 [J]. 生态学报, 2022, 42(1): 37-44.
Li T Y, Liu Y M, Wang D L, et al. Concepts, research progresses and prospects of animal personality[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(1): 37-44 (in Chinese).
- [36] Pyke G H. Optimal foraging theory: a critical review[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1984, 15: 523-575.

Trophic niche and interspecific relationship of five eels in the waters of the Zhoushan Islands

XIAO Yi^{1,2,3}, JIANG Rijin^{2*}, YIN Rui², WANG Jing^{1,2,3},
YANG Fan^{1,2,3}, WANG Haoxue², LI Zhe²

(1. Marine and Fisheries Research Institute of Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316021, China;

2. Zhejiang Marine Fisheries Research Institute, Scientific Observation and Experimental Station of

Fishery Resources of Key Fishing Grounds, Ministry of Agriculture and Rural Affairs,

Key Laboratory of Sustainable Utilization of Technology Research for

Fishery Resources of Zhejiang Province, Zhoushan 316021, China;

3. School of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China)

Abstract: The *Muraenesox cinereus* and other eels of Anguilliformes are common near-bottom ferocious carnivorous fish in the waters of the Zhoushan Islands. Studying the trophic niches of eels can provide an understanding of the trophic levels they occupy in the marine ecosystem of Zhoushan Islands. The *Muraenesox cinereus*, *Dysomma anguillare*, *Conger myriaster*, *Pisodonophis cancrivorus* and *Rhynchoconger brevirostris* caught from the waters of the Zhoushan Islands were selected as the research objects in this study. The carbon and nitrogen stable isotope technology was used to analyze the trophic niche and interspecies diet relationship of five eels. A total of 143 samples of 5 kinds of eels' carbon and nitrogen stable isotopes were determined in this study. We found that the total anal length of the five eels varies from 43.00 to 383.00 mm, with an average of 157.14 mm. And the weight varies from 15.60 to 1184.50 g, with an average of 150.07 g. The $\delta^{13}\text{C}$ range of the overall sample is $-21.91\text{\textperthousand}$ to $-14.97\text{\textperthousand}$, with an average value of $-17.03\text{\textperthousand} \pm 1.14\text{\textperthousand}$, while the $\delta^{15}\text{N}$ range is $9.56\text{\textperthousand}$ to $15.13\text{\textperthousand}$, with an average value of $11.50\text{\textperthousand} \pm 1.36\text{\textperthousand}$. The results of Non-Parametric test showed that there were extremely significant differences in the stable isotope ratios of carbon and nitrogen among different species. Pearson correlation analysis showed that, the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of the 5 species of eels were not significantly correlated with anal length. Except for the *D. anguillare*, the $\delta^{13}\text{C}$ value of the remaining four types of eels were not significantly correlated with the anal length, and the $\delta^{15}\text{N}$ value were extremely significantly positively correlated with the anal length. The overall trophic levels of the five eels range from 3.16 to 4.79, with an average value of 3.73. The SIAR showed that *M. cinereus* mainly feed on fishes, shrimps and stomatopoda, while *D. anguillare* mainly feed on shrimps and stomatopoda. Fishes were the main food of *C. myriaster*, and cephalopods were secondary. *P. cancrivorus* mainly fed on fishes, shrimps and Cephalopods, while *R. brevirostris* fed on fishes, shrimps and stomatopoda on average. The nutritional niche of *M. cinereus* overlaped with the other 4 species of eels. It indicated that the diet sources of *M. cinereus* and other species have a certain degree of homogeneity, and there was food competition. The corrected version of the Standard Ellipse Area (SEAc) of *P. cancrivorus* and *R. brevirostris* were the two largest values, indicating that the eating habits of the two are generalized, and the feeding groups mainly depend on the availability of food organisms. There was no niche overlap between the *D. anguillare*, *C. myriaster*, and *R. brevirostris*. It showed that there are differences in their feeding source, which reflected the differences in the feeding habits of related species in sympatric distribution. This study described the interspecies diet relationship and evolutionary coexistence mechanism of the five species of eels in the waters of the Zhoushan Islands, which can provide a basic reference for the research on the characteristics of the food web structure and the resource effects in the waters of the Zhoushan Islands.

Key words: Anguilliformes; trophic niche; interspecific relationship; stable isotope; the waters of the Zhoushan Islands

Corresponding author: JIANG Rijin. E-mail: jiangridge@163.com

Funding projects: National Key Research and Development Program (2018YFD0900904, 2019YFD0901204, 2020YFD0900804); Zhejiang Province Key Research and Development Program Project (2019C02056)