DOI: 10.5846/stxb202112073477

杨蕊,韩东燕,高春霞,魏秀锦,赵静,叶深.浙江南部近海前肛鳗营养生态位变化研究——基于稳定同位素技术.生态学报,2022,42(23): 9796-9807.

Yang R, Han D Y, Gao C X, Wei X J, Zhao J, Ye S.Change of trophic niche of *Dysomma anguillare* in the offshore waters of southern Zhejiang by stable isotope analysis. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(23):9796-9807.

浙江南部近海前肛鳗营养生态位变化研究

——基于稳定同位素技术

杨 蕊1,韩东燕1,2,高春霞1,2,3,4,*,魏秀锦1,赵 静1,叶 深5

1上海海洋大学海洋科学学院,上海 201306

2 国家远洋渔业工程技术研究中心,上海 201306

3 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室,上海 201306

4 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站,上海 201306

5 浙江省海洋水产养殖研究所,温州 325005

摘要:基于 2016 年和 2020 年浙江南部近海收集的 71 尾前肛鳗样品,通过测定碳氮稳定同位素比值计算其营养生态位指标,对 比分析前肛鳗不同发育过程、不同季节及不同年份营养生态位的差异,探究营养生态位的变动规律及对资源的利用情况。结果 表明:(1)2016 年和 2020 年前肛鳗平均 δ¹³C 值分别为(-15.19±0.31)%o、(-15.90±0.45)%e;平均 δ¹⁵N 值分别为(12.42± 0.45)%e、(12.92±0.25)%e;(2) 单因素方差分析表明,2016 年前肛鳗不同发育过程 δ¹³C 值差异不显著(P>0.05),δ¹⁵N 值差异显 著(P<0.05),不同季节间 δ¹³C 值和 δ¹⁵N 值均存在显著差异(P<0.05),而 2020 年前肛鳗不同发育过程 δ¹³C 值和 δ¹⁵N 值差异均 不显著(P>0.05),不同季节间 δ¹³C 值存在显著差异(P<0.05),δ¹⁵N 值差异不显著(P>0.05);(3) 从个体发育来看,2016 年前肛 鳗有向高营养级饵料生物摄食的趋势,而 2020 年前肛鳗摄食特化现象不明显,但均随个体发育过程生态位宽幅逐渐减小,表明 个体发育过程营养生态位会出现资源竞争共存分化现象;(4)种群营养多样性指标结果显示前肛鳗在秋、冬两季食物来源较 春、夏两季更广泛,春季营养多元化程度与秋季相似,夏季营养多元化程度与冬季相似,各季节间营养生态位重叠较小,存在明 显的时间分化现象;(5)2020 年前肛鳗种群营养结构多样性指标相比 2016 年均出现不同程度的降低,两年的 SEAc 未发生重叠 现象。由于种内种间的竞争压力,研究发现前肛鳗在个体发育过程及不同时间段都出现了营养生态位分化现象,从而达到维持 物种共存、保持食物网结构稳态的目的。

关键词:碳氮稳定同位素;浙江南部近海;前肛鳗;营养生态位

Change of trophic niche of *Dysomma anguillare* in the offshore waters of southern Zhejiang by stable isotope analysis

YANG Rui¹, HAN Dongyan^{1,2}, GAO Chunxia^{1,2,3,4,*}, WEI Xiujin¹, ZHAO Jing¹, YE Shen⁵

1 College of Marine Sciences of Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2 National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

3 The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

4 Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture, Shanghai 201306, China

5 Zhejiang Mariculture Research Institute, Wenzhou 325005, China

Abstract: Based on 71 Dysomma anguillare samples collected in the offshore waters of southern Zhejiang in 2016 and

基金项目:国家自然科学基金(31902372, 41906074);上海海洋大学青年教师科研启动基金(210021);温台渔业资源专项调查项目(158053) 收稿日期:2021-12-07; 网络出版日期:2022-07-27

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: cxgao@ shou.edu.cn

2020, the trophic niche indexes were calculated by carbon and nitrogen stable isotope ratio. The trophic niche in different development processes, seasons and years were compared to explore the variation pattern of trophic niche and the utilization of resources. The results showed that: (1) the average δ^{13} C values of D. anguillare in 2016 and 2020 were (-15.19± (0.31)% and (-15.90 ± 0.45) %, respectively; The average δ^{15} N values were (12.42 ± 0.45) % and (12.92 ± 0.25) %. respectively; The results of one-way ANOVA showed that there was no significant difference in δ^{13} C value (P>0.05) and δ^{15} N value (P<0.05) at different development processes of D. anguillare in 2016. There were significant differences in δ^{13} C value and δ^{15} N value between different seasons (P<0.05); In 2020, there was no significant difference in δ^{13} C value and δ^{15} N value at different development processes of D. anguillare (P>0.05), there was significant difference in δ^{13} C value between different seasons (P < 0.05), and there was no significant difference in δ^{15} N value (P > 0.05). (2) From the perspective of ontogeny, the D. anguillare had a tendency to feed on highly trophic level prey food in 2016, while the feeding specialization of *D. anguillare* was not obvious in 2020, but the niche width decreased gradually with ontogeny, indicating that there would be interspecific resource competition and differentiation in the ontogeny stage. (3) The results of population trophic diversity index showed that the food sources of D. anguillare in autumn and winter were more extensive than those in spring and summer. The degree of trophic diversity in spring was similar to that in autumn, and that in summer was similar to that in winter. The overlap of trophic niche among seasons was small, and there was an obvious phenomenon of time differentiation. (4) Compared with 2016, the diversity index of trophic structure of D. anguillare population in 2020 decreased to varying degrees, and there was no overlap in corrected standard ellipse area (SEAc) in the two years. Due to the pressure of intraspecific and interspecific competition, it was found that there was a phenomenon of nutritional niche differentiation in the process of ontogeny and different time periods, so as to maintain species coexistence and maintain the stability of food web structure. Exploring the adaptive ability of species to the utilization of bait resources and the ecological environment has scientific significance for investigating the structural pattern and stability mechanism of marine food web.

Key Words: carbon and nitrogen stable isotope; offshore waters of southern Zhejiang; Dysomma anguillare; trophic niche

营养生态位是水域生态学研究的重要内容,表示生物在资源利用过程中其自身营养特征及其所处水域生态系统中的功能和位置^[1],对其开展研究有利于深入解析生态系统中生物种间营养关系、物种对饵料的利用状况及食物网结构的稳定性机理等^[2]。稳定同位素技术是近年来被广泛应用于示踪水域生态系统物质循环和能量流动的一种现代技术,其中的 C、N 稳定同位素因具有相对稳定的分馏系数被广泛用于揭示生物摄食饵料信息^[3]、计算生物营养级位置^[4-5]和量化营养生态位^[6]。Newsome 等^[7]将生物组织碳氮稳定同位素比值所占据的"δ-空间"定义为同位素生态位(isotopic niche),用于描述个体、种群或群落营养生态位^[8]。Varela等^[9]基于同位素生态位评估了直布罗陀海峡大西洋蓝鳍金枪鱼(*Thunnus thynnus*)和条纹原海豚(*Stenella coeruleoalba*)的营养关系,发现两种捕食者营养重叠度较低,种间饵料资源竞争小,在生态系统中发挥不同的营养作用;银利强等^[10]将稳定同位素技术与多元统计分析结合,对南海中西部海域春季三种金枪鱼类的营养生态位进行了比较,表明当饵料资源有限时,种间竞争可能会影响种群数量,进而影响群落组成和生态系统功能。Layman等^[11]提出δ¹³C 值变幅(CR)、δ¹⁵N 值变幅(NR)、生态位总面积(TA)等营养生态位度量指标,在量化种群营养多样性中被广泛应用,石焱等^[12]根据营养生态位度量指标分析了闽江口凤鲚(*Coilia mystus*)等鱼类的营养生态位季节变动;黄佳兴等^[13]基于碳氮稳定同位素特征值比较了中型群、微型群鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)营养生态位的变化规律,表明不同种群的体型大小和捕食策略会对生态位宽幅产生影响。

浙江南部近海位于东海中南部,属暖温带海区^[14],受沿岸流和台湾暖流影响,海域内水文条件适宜,饵料 充足^[15],是众多经济鱼类、虾类、蟹类的繁殖、产卵等活动场所^[16]。前肛鳗(*Dysomma anguillare*)属暖水性中 小型鳗鱼,近海底层鱼类,主要分布于我国东海,是浙江南部近海的重要种^[17],在浙江南部近海食物网中属于 中高营养级生物^[18]。目前,中高营养级鱼类的摄食生态研究主要集中在食性、营养级和营养谱研究^[19-20],并 未见营养生态位方面的研究。鱼类作为食物网的重要组成部分,在食物网结构稳定性中承担着重要作用,研 究其在食物网中的营养生态位分化有助于研究者从营养结构角度解析海洋生态系统的稳态机理。因此,本研 究利用 2016 年和 2020 年前肛鳗肌肉样品,通过测定其碳氮稳定同位素比值,计算营养生态位度量指标,比较 不同发育过程、不同季节及不同年份前肛鳗营养生态位分化变动趋势,探究前肛鳗对饵料资源利用及对生态 环境的自适应能力,对调查海域食物网结构格局及稳定性机制研究具有重要的科学意义。

1 材料和方法

1.1 数据来源

本实验样品为 2016 年 2 月(冬季)、5 月(春季)、8 月(夏季)、11 月(秋季),2020 年 8 月(夏季)、11 月(秋季)和 2021 年 1 月(冬季)在浙江南部近海(27°00′N—29°00′N,120°30′E—123°00′E)利用单船底拖作业捕获 所得(图 1)。调查船为浙洞渔 10109 号,马力为 540、吨位为 305 t,调查方式为底拖网作业,网口宽 40 m,高 7.5 m,底纲和浮子纲为 80 m,拖速为 2—4 kn,每站拖网时间 1 h 左右。样品个体经冷冻保存带回实验室 分析。



1.2 样品处理

本研究选取 71 尾前肛鳗样品(表1),测量包括全长(吻端至尾部末端)、肛长(吻端至肛门)及体质量等 生物学性状,其中,全长及肛长测量结果精确至 0.1 cm,体质量测量结果精确至 0.1 g。此次调查前肛鳗的肛长 范围为 52—89 mm,为探究前肛鳗营养生态位随个体发育的变化,以 10 mm 为间隔将前肛鳗样品按肛长分组,分 别对应为 LG1、LG2、LG3、LG4(表 1)。采集每个肛长组样品的背部肌肉组织,肌肉样品经超纯水清洗后置于

-55℃的冷冻干燥机(Christ 1-4α)中干燥 24 h,使用混合型球磨仪(Retsch MM400)研磨成粉末,过 100 目筛。

	Table 1 Sample information of Dysomma anguillare in offshore waters of Southern Zhejiang							
			2010	6年	2020 年			
	分组 Groups		样品量 Sample size	肛长范围 Anal length range/mm	样品量 Sample size	肛长范围 Anal length range/mm		
个体组		LG1	8	52—60	4	56—60		
Individual group		LG2	11	62—70	17	61—70		
		LG3	16	71—80	7	74—80		
		LG4	5	81—89	3	81—82		
季节		春季	6	53—81	—	—		
Season		夏季	15	63—89	4	68—81		
		秋季	7	58—78	20	58—82		
		冬季	12	52—80	7	56—80		

表 1	浙江南部近海前肛鳗样品伯	言息
-----	--------------	----

LG 表示前肛鳗不同个体组

1.3 稳定同位素比值测定

研磨后的前肛鳗样品取 1.5 mg 粉末包埋于锡舟(型号 4 mm×4 mm×11 mm)中,利用元素分析-稳定同位素比质谱仪(ISOPRIME 100, Isoprime Corporation, Cheadle, UK)测定样品的碳、氮稳定同位素比值($\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$)。

测定结果以碳稳定同位素比值(δ¹³C)和氮稳定同位素比值(δ¹⁵N)表示,计算公式如下:

$$\delta X = \left[\left(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} \right) - 1 \right] \times 10^3$$

式中, X为¹³C或¹⁵N; R为¹³C/¹²C或者¹⁵N/¹⁴N的丰度比值。

样品稳定同位素测定在上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室分析测试中心进行。 为保证测量样品的准确性,将国际通用的美国拟箭石(PDB)和大气中的氮气(N_2 -atm)分别作为碳、氮稳定同 位素测定的标准物质,并采用 USCS 24 和 USCS 26 对同位素仪器进行校正,每10 个待测样品放入3 个实验室 II级蛋白质标准品(Protein: δ^{13} C=-26.98‰, δ^{15} N=5.94‰)进行校准,仪器测定精度为 δ^{13} C<±0.2‰, δ^{15} N<±0.3‰。

考虑到肌肉脂质含量对样品中碳稳定同位素及脱脂试剂对样品氮同位素的影响,本文基于杨蕊等^[21]提出的浙江南部近海前肛鳗脂质校正公式对本研究中的前肛鳗样品δ¹³C值进行校正。

1.4 营养生态位指标

Layman 等^[11]基于以碳氮稳定同位素为横纵坐标的双位图,提出 6 个量化种群营养生态位的指标,其中 4 个营养多样性指标: δ^{13} C 范围(δ^{13} C range, CR)表示碳同位素最大值与最小值的差值(δ^{13} C_{max}- δ^{13} C_{min}),表 征食源多样性; δ^{15} N 范围(δ^{15} N range, NR)表示氮同位素最大值与最小值的差值(δ^{15} N_{max}- δ^{15} N_{min}),表征物种 的营养多元化程度;生态位总面积(total area, TA)表示在碳氮稳定同位素双位图中,物种的所有个体代表的 坐标点组成的凸多边形面积,表征物种占据的营养生态位空间总量;平均离心距离(mean distance to centroid, CD)表示每一个物种所代表的坐标点到碳氮稳定同位素双位图重心的平均欧氏距离,重心代表群落中所有物 种的 δ^{13} C 和 δ^{15} N 的平均值,表征物种营养多样性;2 个营养冗余指标:平均最近相邻距离(mean nearest neighbor distance, MNND)表示在碳氮稳定同位素双位图中每个物种所代表的坐标点与其最近的相邻物种的 坐标点的平均欧氏距离,表征营养密度,是度量营养相似性的指标;最近相邻距离的标准差(standard deviation of nearest neighbor distance, SDNND)表示碳氮稳定同位素双位图中个体与其最近相邻坐标点欧氏距离标准偏 差,衡量种群营养均匀度。

指标中 TA 受样品大小和双位图中 δ^{13} C 轴或 δ^{15} N 轴极端值影响,因此本研究利用 Jackson 等^[22]提出的

42 卷

校正标准椭圆面积(corrected standard ellipse area, SEA_e)代替 TA 指标,SEA_e是对核心同位素生态位面积的校正,是衡量营养生态位的重要指标,常用此指标量化物种的营养生态位宽度,估算个体间营养生态位重叠面积,公式如下:

$$SEA_{c} = SEA(n-1) \times (n-2)$$

式中,SEA。为校正标准椭圆面积,SEA为标准椭圆面积,n为样品数。

本研究中将两个体间的核心同位素生态位重叠面积定义为 OA(overlap area), OA 则作为衡量两个体间 营养生态位变化和营养生态位重叠的度量指标^[23-24]。

1.5 数据处理与分析

开展统计分析前,利用 Kolmogorov-Smirnov 检验对样品碳、氮稳定同位素数据开展正态分布检验,若检验 数据符合正态分布和方差齐性,则采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验前肛鳗不同发育过程及不同 季节间 δ¹³C、δ¹⁵N 是否存在差异性,显著水平为 *P*<0.05;数据处理在 Excel 2019 和 SPSS 24 软件中开展。利 用 R4.0.5 中的 SIBER 软件包计算 5 项营养生态位度量指标和校正标准椭圆面积(SEA。)及重叠面积。

2 结果与分析

2.1 碳、氮稳定同位素比值

2016 年浙江南部近海前肛鳗 δ¹³C 值范围为-16.17%—-14.73‰,平均值为(-15.19±0.31)‰,最大差值 为 1.44‰;δ¹⁵N 值范围为 11.56‰—13.40‰,平均值为(12.42±0.45)‰,最大差值为 1.84‰(图 2)。利用单因 素方差分析发现前肛鳗不同发育过程 δ¹³C 值差异不显著(P>0.05),δ¹⁵N 值差异显著(P<0.05);不同季节间 δ¹³C 值存在极显著差异(P<0.01),δ¹⁵N 值差异显著(P<0.05)。

2020 年浙江南部近海前肛鳗 δ¹³C 值范围为-16.76‰—-14.82‰,平均值为(-15.90±0.45)‰,最大差值 为 1.94‰;δ¹⁵N 值范围为 12.29‰—13.36‰,平均值为(12.92±0.25)‰,最大差值为 1.07‰(图 3)。利用单因 素方差分析发现前肛鳗不同发育过程 δ¹³C 值差异不显著(P>0.05),δ¹⁵N 值差异不显著(P>0.05);不同季节 间 δ¹³C 值存在显著差异(P<0.05),δ¹⁵N 值差异不显著(P>0.05)。

2.2 营养生态位特征的个体发育变化

分析 2016 年 4 个肛长组的营养生态位量化指标(表 2),其中 CR 指标结果显示 LG4 大肛长组的食源多样性低于其他组;NR 指标结果表征大个体组的营养多元化程度整体要略高于小个体组;CD 指标在体长组间并无明显差异,LG1 和 LG2 个体组略高于另外两组;SEAc 指标表示营养生态位宽幅,其值随个体发育呈降低趋势;营养冗余指标 MNND 和 SDNND 在各肛长组间变动趋势不明显,仅见 LG4 大个体组的 SDNND 略小于其他组。

Table 2	Trophic niche ind	lexes of the	different developme	ental process of	Dysomma angui	<i>llare</i> from the off	shore waters of S	Southern Zhejiang
不同 Trophic]发育过程营养生态 c niche indexes of th developmental proc	5位指标 ne different ess	CR	NR	CD	SEA _C	MNND	SDNND
	2016	LG1	0.91	1.30	0.44	0.43	0.25	0.16
		LG2	1.28	1.09	0.44	0.38	0.23	0.22
		LG3	0.96	1.82	0.42	0.37	0.19	0.16
		LG4	0.31	1.23	0.42	0.25	0.26	0.09
	2020	LG1	1.49	0.61	0.49	0.48	0.54	0.18
		LG2	1.28	1.07	0.46	0.41	0.17	0.08
		LG3	0.94	0.74	0.31	0.25	0.24	0.16
		LG4	0.86	0.15	0.37	0.19	0.37	0.34

表 2 浙江南部近海前肛鳗不同发育过程营养生态位指标

CR 为δ¹³C 范围δ¹³C range;NR 为δ¹⁵N 范围δ¹⁵N range;TA 为生态位总面积 total area;CD 为平均离心距离 mean distance to centroid; MNND 为平均最近相邻距离 mean nearest neighbor distance;SDNND 为最近相邻距离的标准差 standard deviation of nearest neighbor distance



图 2 浙江南部近海不同发育过程前肛鳗的 δ^{13} C 和 δ^{15} N 值双位图

Fig.2 The biplots of δ^{13} C and δ^{15} N values of the different developmental stages of *Dysomma anguillare* from the offshore waters of Southern Zhejiang



图 3 浙江南部近海不同季节前肛鳗的 δ^{13} C 和 δ^{15} N 值双位图

Fig.3 The biplots of δ^{13} C and δ^{15} N values in different seasons of *Dysomma anguillare* from the offshore waters of Southern Zhejiang

分析 2020 年 4 个肛长组的营养生态位量化指标,其中 CR 指标结果显示随着个体发育食源多样性呈下 降趋势,大个体组的食源多样性要更低;NR 指标结果表征大个体组的营养多元化程度整体要略低于小个体 组;CD 指标在 LG1 和 LG2 个体组中略高于另外两组;SEAc 指标结果随个体发育呈下降趋势;营养冗余指标 MNND 和 SDNND 在各体长组间变动趋势不明显,仅见 LG1 和 LG2 中小个体组的 SDNND 要低于大个体组。 对比 2016 年和 2020 年营养生态位随个体发育的变化,从食源多样性来看,两年的 CR 值相似,且变动趋

势也基本相似,大个体组的食源多样性要小于小个体组;从营养多元化程度来看,2020年前肛鳗的营养多元 化程度要小于 2016年,随个体发育的变动趋势相反;从生态位宽幅来看,两年的 SEAc 值相似,且均随个体发 育呈降低趋势;从营养冗余来看,两年的冗余指标值无差异,且无明显随个体发育的变动趋势,单因素方差分 析结果表明两年份除 NR 指标为显著性外(P<0.05),其余指标均无显著性差异(P>0.05)。

表 3、图 4 为 2016 年和 2020 年前肛鳗不同发育过程的营养生态位重叠情况,2016 年前肛鳗 LG1 和 LG4 个体组营养生态位重叠面积最小,仅 0.04;其次为 LG2 和 LG4 个体组营养生态位重叠面积为 0.09;LG2 和 LG3 个体组营养生态位重叠面积最大,达到 0.27。2020 年前肛鳗 LG3 和 LG4 个体组营养生态位重叠面积最小,为 0.04,其次为 LG2 和 LG4 个体组,营养生态位重叠面积为 0.07;其次为 LG2 和 LG3 个体组营养生态位重叠面积最 重叠面积为 0.23;LG1 和 LG2 个体组营养生态位重叠面积最大,为 0.31。

Table 3 Overlap area (OA) of trophic niche the different developmental process of Dysomma anguillare from the offshore waters of Southern Zhejiang

个体组 Groups	LG1	LG2	LG3	LG4
LG1		0.31	0.18	0.10
LG2	0.13		0.23	0.07
LG3	0.15	0.27		0.04
LG4	0.04	0.09	0.12	

对角线以下表征年份为为 2016年,对角线以上表征年份为 2020年



图 4 2016 年和 2020 年浙江南部近海前肛鳗不同发育过程的营养生态位变动

Fig.4 Trophic niche changes of the different developmental process of *Dysomma anguillare* from the offshore waters of Southern Zhejiang in 2016 and 2020

2.3 营养生态位宽幅的时间变化

2.3.1 营养生态位宽幅的季节变化

分析 2016 年 4 个季节的营养生态位量化指标(表 4),其中 CR 指标结果显示秋季的食源多样性要高于其他季节;NR 指标结果表征夏季和冬季营养多元化程度相近,春季和秋季营养多元化程度相近,且夏、冬季营养多元化程度高于春、秋季;SEAc 指标显示前肛鳗营养生态位宽幅随季节变化有升高趋势,其中冬季所占据的营养生态位空间最大,其次为秋季,春季最小;营养冗余指标 MNND 和 SDNND 在各季节组间并无明显差异。

分析 2020 年 3 个季节的营养生态位量化指标,其中 CR 指标结果显示秋季的食源多样性要高于其他季节;NR 指标结果表征夏季和冬季营养多元化程度相近,但其营养多元化程度远低于秋季;SEAc 指标显示 2 个季节中秋季营养生态位宽幅最大,夏季最小;营养冗余指标 MNND 和 SDNND 在各季节间无明显差异。

表 3 浙江南部近海前肛鳗不同发育过程营养生态位重叠面积(OA)

对比 2016 年和 2020 年前肛鳗营养生态位随季节的变化趋势,从食源多样性来看,秋季 CR 值普遍高于 其他季节,两年的季节变动趋势基本相似;从营养多元化程度来看,2020 年前肛鳗在各季节的营养多元化程 度较 2016 年普遍下降;从营养生态位宽幅来看,2016 年前肛鳗在秋、冬季拥有更高的生态空间利用率,2020 年前肛鳗在秋季具有较高的 SEAc,整体上 2020 年前肛鳗的各季节营养生态位宽幅较 2016 年要更小;从营养 冗余程度来看,这两年前肛鳗的营养冗余随季节变化无明显变动趋势,单因素方差分析结果表明各指标均无 显著性差异(P>0.05)。

不同季节营养4	上态位指标	i die different s	cusons of Dysoni	in any and the fit		succes of bounder	i znojiang
Trophic niche i the different	indexes of seasons	CR	NR	CD	SEA_{C}	MNND	SDNND
2016	春季	0.46	0.78	0.26	0.16	0.24	0.10
	夏季	0.72	1.23	0.31	0.19	0.14	0.08
	秋季	1.28	0.56	0.42	0.28	0.21	0.15
	冬季	0.61	1.83	0.57	0.42	0.22	0.11
	全年	1.44	1.84	0.47	0.41	0.12	0.09
2020	夏季	0.86	0.15	0.27	0.04	0.27	0.14
	秋季	1.49	1.07	0.45	0.40	0.18	0.12
	冬季	1.10	0.31	0.27	0.10	0.22	0.13
	全年	1.94	1.07	0.44	0.36	0.13	0.10

表 4 浙江南部近海前肛鳗不同季节营养生态位指标

表 5 和图 5 为 2016 年和 2020 年前肛鳗不同季节的营养生态位重叠情况,2016 年前肛鳗春-夏季不存在 营养生态位重叠现象(OA=0),而夏-冬季营养生态位重叠面积最大,为 0.16;春-冬季、夏-秋季营养生态位重 叠面积均小于 0.01。2020 年夏-冬季营养生态位重叠面积最小,其重叠面积为 0.003;秋-冬季营养生态位重叠 面积最大,为 0.08。

Table 5 Overlap area (OA) of trophic niche the diffe	erent seasons of Dysomma d	<i>anguillare</i> from the offshore w	vaters of Southern Zhejiang
分组 Groups	冬季 Winter	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
冬季 Winter		—	0.003	0.08
春季 Spring	< 0.01		—	—
夏季 Summer	0.16	0.00		0.004
秋季 Autumn	0.09	0.06	<0.01	

表 5 浙江南部近海前肛鳗不同季节营养生态位重叠面积(OA)

对角线以下表征年份为为 2016 年,对角线以上表征年份为 2020 年,/ 表示无数据

2.3.2 营养生态位宽幅的年际变化

对比分析 2016 年和 2020 年整体营养生态位的变化情况(表4、图6),发现4个营养多样性指标中,除CR 指标有所升高外,其余3个指标均有不同程度的降低;2个营养冗余指标显示 2020 年 MNND 和 SDNND 指标 均略低于 2016 年。从营养生态位变化图可以看出,2020 年前肛鳗在食物网中占据的营养位置要略高于 2016 年,两年的 SEAc 未出现重叠现象(OA=0)。

3 讨论

3.1 营养生态位个体发育差异分析

鱼类在生长过程中因口器等摄食器官的发育,摄食饵料生物的种类和强度也会随之改变^[25],这种食源变 化则可能导致生物在其不同发育过程碳氮稳定同位素特征存在差异^[26]。本研究利用碳氮稳定同位素技术分 析前肛鳗不同发育过程δ¹³C、δ¹⁵N值,发现 2016年和 2020年前肛鳗δ¹³C 值在个体发育间均无显著差异(P>



图 5 2016 年和 2020 年浙江南部近海前肛鳗不同季节的营养生态位

Fig. 5 Trophic niche changes of the different seasons of *Dysomma anguillare* from the offshore waters of Southern Zhejiang in 2016 and 2020

0.05),表明前肛鳗在 2016 年和 2020 年的个体发育过 程中均未伴随明显的食源转变现象。然而,研究发现 2016 年的前肛鳗不同体长组平均δ¹⁵N 值随个体发育呈 现增高趋势,单因素方差分析结果显示前肛鳗不同发育 过程δ¹⁵N 值存在显著差异(P<0.05),这表征前肛鳗有 向高营养级饵料生物摄食的趋势。前肛鳗是底栖肉食 性种类,出现这种现象与薛莹等^[27]在南黄海皮氏叫姑 鱼(Johnius belengerii)中的研究发现一致,即随着个体 发育,鱼类的营养来源未发生明显变化,但其小个体时 食源以多种低营养级的底栖生物为主,随着体长的增 加,成体摄食的优势饵料生物逐渐转变为大型底栖甲壳 类,从而出现这种食源保持底栖不变但摄食种类占比出 现变化的现象。这种摄食特性在 2020 年的前肛鳗中却





并无明显表现,研究发现 2020 年前肛鳗 LG1—LG3 个体组平均 δ¹⁵N 值随个体呈现逐渐增高趋势,但是比值 差异较小,不同发育过程前肛鳗的 δ¹⁵N 值差异不显著(*P*>0.05),造成这种结果差异的原因可能与 2020 年前 肛鳗的食源多样性(CR=1.94)较高有关,在饵料充足的情况下,不同发育过程的捕食者都会偏向捕食利盈较 大的种类,以通过提高自身营养级水平,避免与其他中、底营养级鱼类产生生态位竞争。

生态位宽幅是生物所能利用的各种资源的总和,是表征物种或种群适应环境和利用资源的实际幅度或潜 在能力指标^[28]。Layman 等^[11]提出的六项量化稳定同位素的指标,从不同角度度量种群营养生态位的大小, 其中 TA 受样品量大小影响,常采用 Jackson 等^[22]提出的小样品量校正后的标准椭圆面积(SEA_c)代替 TA 指 标表征物种营养生态位的总宽幅,SEA_c对样品量大小的敏感度降低,代表物种占据的核心同位素生态位空 间。目前有关物种营养生态位的较多研究多关注于评估物种种间差异^[13, 29]、营养生态位的季节变化和营养 群落营养结构^[12, 30],较少考虑营养生态位随个体发育的变化情况。Heuvel 等人^[31]基于 3 种稳定同位素对伊 利湖大眼狮鲈(Sander vitreus)等 3 种鱼类的摄食生态研究中发现鱼类营养生态位面积随个体大小的增加而 显著减小。本研究同样发现前肛鳗随肛长增大其校正标准椭圆面积逐渐减小,小个体前肛鳗营养位置较低, 营养生态位宽幅较大,且大个体组前肛鳗与其他肛长组的营养生态位重叠面积均小于小个体组,究其原因可 能由于在鱼类生长发育过程常伴随饵料资源竞争,生物个体发育过程中为满足自身生长发育所需能量,趋于 源环境条件下提高自身对饵料资源的利用能力,增大生态位宽幅以保证自身存活。

3.2 营养生态位的季节差异分析

碳氮稳定同位素特征可指示生物体与其饵料之间的捕食关系及营养富集趋势,δ¹³C范围(CR)用于表征 食源的多样性,δ¹⁵N范围(NR)用于表征营养多元化程度。盖珊珊等^[32]以小黑山岛人工鱼礁区许氏平鮋 (Sebastes schlegelii)和大泷六线鱼(Hexagrammos otakii)为研究对象,利用碳、氮稳定同位素技术分析了上述两 种鱼类的营养生态位宽幅变化及重叠情况,表明物种营养生态位存在季节变化。本研究通过 ANOVA 检验发 现 2016 年和 2020 年不同季节前肛鳗 δ¹³C 值均存在显著差异(P<0.05),表明不同季节前肛鳗食源可能不同, 食源分布受季节因素影响较大,王跃中等[33]对东海带鱼资源变动影响因子研究中表明水温对鱼类的天然饵 料影响较大,水温的变化通过影响鱼类代谢强度、体温等进而直接影响鱼类摄食和生长;沙永翠等[34]对太湖 贡湖湾高营养鱼类黄颡鱼(Pelteobagrus fulvidraco)营养生态位的研究中认为营养生态位主要受食物资源丰富 度、可利用性及生物间相互作用的影响。本研究中不同季节的食源差异同样引起前肛鳗营养生态位的变动, 计算营养生态位 CR 指标发现 2016 年和 2020 年春、夏两季 δ¹³C 范围普遍小于秋、冬两季,表明前肛鳗秋、冬 两季食物来源较春、夏两季广泛,结合本研究 SEAc指标结果来看,浙江南部近海前肛鳗春、夏两季 SEAc指标 结果小于秋、冬两季。究其原因,浙江南部近海春、夏季水温逐渐升高,可供捕食者摄食的饵料生物种类和数 量增多,供给充足,捕食者将优先选择偏爱的饵料生物或处于相对高营养位置的饵料生物进行摄食活动,进而 导致前肛鳗春、夏两季食源多样性下降,营养生态位总宽幅较小;而秋、冬两季近岸水域水温降低,饵料生物种 类和数量下降,食源营养层次减少,鱼类通过扩大摄食范围以减少种内竞争,因此秋、冬两季δ³C值范围宽, 食源多样性增加,营养生态位总宽幅较春、夏两季更高。此外,本研究中前肛鳗在各季节间营养生态位重叠面 积较小,如2016年春季与其他季节仅存在极小重叠(OA < 0.06),营养生态位存在明显的时间分化,而个别季 节间存在一定的生态位重叠现象,如2016年夏季与冬季的存在较高的营养生态位重叠,但至2020年发现夏 季与冬季营养生态位重叠面积反而最小,这其实证明了前肛鳗的营养生态位随时间呈现动态变化,这也是物 种通过自身调节方式降低与其他物种的种间竞争,维持种间稳定共存的一种机动性策略。

3.3 营养生态位的年际差异分析

种群营养结构的指标 CR、NR、SEAc、CD 常用来表征种群营养结构的多样性,MNND、SDNND 常用来量化 种群冗余程度,种群中具有相似营养特征的个体占大多数时,MNND 值越小,种群的营养冗余程度越高。本研 究中,2020 年与 2016 年相比较,除 CR 指标外,其余指标均出现不等程度的下降,从年际间营养生态位变化图 (图 6)可以看出,2020 年浙江南部近海前肛鳗营养生态位总宽幅明显小于 2016 年,且未出现营养生态位重叠 现象(OA=0),说明浙江南部近海前肛鳗营养生态位发生明显变化,种群营养结构多样性降低,对海域内环境 的适应能力及对饵料资源的利用能力均有所减弱。结合冗余指标,2020 年前肛鳗的种群结构冗余程度略低 于 2016 年,种群内相似营养生态位个体及种群结构稳定性略低于 2016 年,出现此结果可能与浙江南部近海 渔业资源的捕捞强度变动有关,根据《农业部部关于加快推进渔业转方式调结构的指导意见》(农渔发[2016] 1号)文件^[38],近海捕捞渔船数量已经迅速减少^[39],海域内捕捞压力的变化会通过自上而下的级联效应对饵 料生物营养群落结构产生影响。此外,王跃中等^[33]表示气候变化不仅直接影响鱼类的生存环境,还可通过食 物链的关系影响到鱼类的饵料生物量,本研究本底环境调查结果表明 2016 年浙江南部近海年平均水温为 20. 59℃,2020 年浙江南部近海年平均水温较 2016 年升高 1.30℃,樊伟等^[40]对全球环境变化对渔业资源的影响 研究中表明水温升高会使生物活动增强,鱼类生长所需要的饵料有机物增多,因此推断气候变动导致的海域 内可供摄食的饵料生物变化也可能是造成前肛鳗营养生态位发生偏移的原因。

参考文献(References):

- [1] 李朝文, 王凯, 程晓鹏, 章守宇, 张云岭. 马鞍列岛海洋牧场褐菖鲉和小黄鱼营养生态位差异. 应用生态学报, 2018, 29(5): 1489-1493.
- [2] 李契,朱金兆,朱清科.生态位理论及其测度研究进展.北京林业大学学报,2003,25(1):100-107.
- [3] Sweeting C J, Polunin N V C, Jennings S. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. Rapid Communications in Mass Spectrometry: RCM, 2006, 20(4): 595-601.
- [4] Peterson B J, Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual Review of Ecology and Systematics, 1987, 18: 293-320.
- [5] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology, 2002, 83(3): 703-718.
- [6] Phillips D L, Newsome S D, Gregg J W. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. Oecologia, 2005, 144(4): 520-527.
- [7] Newsome S D, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips D L. A niche for isotopic ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 2007, 5(8): 429.
- [8] Pethybridge H R, Choy C A, Polovina J J, Fulton E A. Improving marine ecosystem models with biochemical tracers. Annual Review of Marine Science, 2018, 10: 199-228.
- [9] Varela J L, Rojo-Nieto E, Sorell J M, Medina A. Using stable isotope analysis to assess trophic relationships between Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) in the Strait of Gibraltar. Marine Environmental Research, 2018, 139: 57-63.
- [10] 银利强,孔业富,吴忠鑫,颜云榕,田涛,高东奎,杨军,吴英超.南海中西部海域春季三种金枪鱼类的营养生态位比较.生态学杂志, 2020, 39(12):4121-4130.
- [11] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, Post D M. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Ecology, 2007, 88(1): 42-48.
- [12] 石焱. 基于碳氮稳定同位素的闽江口常见鱼类营养生态位季节性变化[D]. 厦门: 集美大学, 2018.
- [13] 黄佳兴,龚玉艳,徐姗楠,陈作志,张俊,于文明.南海中西部海域鸢乌贼中型群和微型群的营养生态位.应用生态学报,2019,30(8): 2822-2828.
- [14] 张洪亮, 宋之琦, 潘国良, 陈峰, 周永东. 浙江南部近海春季鱼类多样性分析. 海洋与湖沼, 2013, 44(1): 126-134.
- [15] 陈亚瞿,朱启琴.东海带鱼摄食习性、饵料基础及与渔场的关系.水产学报,1984,8(2):135-145.
- [16] 谭书杰,宫相忠,孙军,倪晓波,宋书群,何青.春季东海产卵场及其邻近海域的浮游植物群落.海洋科学,2009,33(8):5-10.
- [17] 杜晓雪,田思泉,王家启,汪振华,高春霞.浙江南部近海鱼类群落结构的时空特征.大连海洋大学学报,2018,33(4):522-531.
- [18] 高春霞,戴小杰,田思泉,王家启,韩东燕,麻秋云,汤艾佳.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.中国水产科学,2020,27(4):438-453.
- [19] 麻秋云, 韩东燕, 刘贺, 薛莹, 纪毓鹏, 任一平. 应用稳定同位素技术构建胶州湾食物网的连续营养谱. 生态学报, 2015, 35(21): 7207-7218.
- [20] 陈皖,任晓明,徐宾铎,张崇良,任一平,薛莹.基于稳定同位素研究海州湾短吻红舌鳎的摄食生态.应用生态学报,2021,32(3): 1080-1086.
- [21] 杨蕊,田思泉,高春霞,戴黎斌,王士聪.浙江南部近海前肛鳗肌肉脂质去除对其稳定同位素测定结果的影响.中国水产科学,2020,27 (9):1085-1094.
- [22] Jackson A L, Inger R, Parnell A C, Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-stable isotope Bayesian ellipses in R. The Journal of Animal Ecology, 2011, 80(3): 595-602.
- [23] DeNiro M J, Epstein S. Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica. Acta, 1981, 45(3): 341-351.
- [24] Bearhop S, Adams C E, Waldron S, Fuller R A, MacLeod H. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis.

Journal of Animal Ecology, 2004, 73(5): 1007-1012.

- [25] Xue Y, Jin X, Zhang B, Liang Z. Seasonal, diel and ontogenetic variation in feeding patterns of small yellow croaker in the central Yellow Sea. Journal of Fish Biology, 2005, 67(1): 33-50.
- [26] Yang Y Q, Li S C, Yi X F. Intra-lake stable isotope ratio variation in naked carp *Gymnocypris przewalskii* with different body size in Qinghai Lake, China. European Journal of Experimental Biology, 2014, 4(1):391-398.
- [27] 薛莹, 金显仕, 张波, 梁振林. 南黄海三种石首鱼类的食性. 水产学报, 2005, 29(2): 178-187.
- [28] 李德志,石强,臧润国,王绪平,盛丽娟,朱志玲,王长爱.物种或种群生态位宽度与生态位重叠的计测模型.林业科学,2006,42(7): 95-103.
- [29] Polačik M, Harrod C, Blažek R, Reichard M. Trophic niche partitioning in communities of African annual fish: evidence from stable isotopes. Hydrobiologia, 2014, 721(1): 99-106.
- [30] 高春霞. 基于稳定同位素技术的浙江中南部近海渔业生物群落营养结构研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.
- [31] Heuvel C E, Haffner G D, Zhao Y M, Colborne S F, Despenic A, Fisk A T. The influence of body size and season on the feeding ecology of three freshwater fishes with different diets in Lake Erie. Journal of Great Lakes Research, 2019, 45(4): 795-804.
- [32] 盖珊珊,赵文溪,宋静静,于道德,刘莹,王其翔,周健.小黑山岛人工鱼礁区许氏平鲉和大泷六线鱼的营养生态位研究.生态学报, 2019, 39(18): 6923-6931.
- [33] 王跃中, 邱永松. 东海带鱼渔获量变动原因分析. 南方水产, 2006, 2(3): 16-24.
- [34] 沙永翠,张培育,张欢,苏国欢,徐军.栖息地环境对种群营养生态位的影响——以黄颡鱼为例.生态学报,2015,35(5):1321-1328.
- [35] Balzani P, Gozlan R E, Haubrock P J. Overlapping niches between two co-occurring invasive fish: the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* and the common bleak *Alburnus alburnus*. Journal of Fish Biology, 2020, 97(5): 1385-1392.
- [36] 张波, 唐启升. 东、黄海六种鳗的食性. 水产学报, 2003, 27(4): 307-314.
- [37] 李忠义, 左涛, 戴芳群, 金显仕, 庄志猛. 长江口及南黄海水域春季生物摄食生态的稳定同位素研究. 水产学报, 2009, 33(5): 784-789.
- [38] 中华人民共和国农业农村部.农业部关于加快推进渔业转方式调结构的指导意见[EB/OL].http://www.moa.gov.cn/gk/zcfg/qnhnzc/ 201605/t20160506_5120615.htm.
- [39] 李红艳,姜晓东,王颖,李晓,纪蕾,柳杰,郑永允.基于灰色预测模型的我国海洋渔业发展趋势分析.渔业信息与战略,2021,36(2): 88-95.
- [40] 樊伟,程炎宏,沈新强.全球环境变化与人类活动对渔业资源的影响.中国水产科学,2001,8(4):91-94.