

doi: 10.7541/2024.2024.0172

CSTR: 32229.14.SSSWXB.2024.0172

长江口禁捕初期三种主要虾类的营养生态位及其空间差异

汪诗雨¹ 高春霞^{1, 2, 3, 4} 吴建辉^{4, 5, 6}

(1. 上海海洋大学海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学国家远洋渔业工程研究中心, 上海 201306;
3. 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, 上海 201306; 4. 长江口水生生物资源监测与
保护联合实验室, 上海 202162; 5. 上海市水生野生动植物保护研究中心, 上海 200092;
6. 农业农村部长江流域水生生物资源监测上海站, 上海 200092)

摘要: 为探究优势饵料虾类间营养相互作用, 研究对2022年11月在长江口南、北支水域采集到的3种优势虾类安氏白虾(*Exopalaemon annandalei*)、葛氏长臂虾(*Palaemon gravieri*)和脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)肌肉样本进行 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 测定, 计算营养生态位宽度和重叠, 从营养关系角度解析它们的种间竞争和共存机理及其空间分化特征。研究结果表明: (1) 3种虾类中葛氏长臂虾摄食偏底栖食性, $\delta^{13}\text{C}$ 值最富($-17.05\pm3.23\text{\textperthousand}$); 安氏白虾偏浮游食性, $\delta^{13}\text{C}$ 值最贫($-20.19\pm1.50\text{\textperthousand}$); 脊尾白虾个体偏大, $\delta^{15}\text{N}$ 值最高($10.28\pm0.55\text{\textperthousand}$); (2) 安氏白虾的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值在南、北支水域差异显著($P<0.05$), 显示出安氏白虾摄食具有空间差异性, 也间接表明其环境适应性较好; (3) 安氏白虾的CR值(5.62)、NR值(4.43)和SEAc值(3.07)均最大, 表明其具有更广泛的基础食源、更多元的营养水平及更高的资源利用能力; (4) 安氏白虾与另两种虾类的生态位重叠较小, 食物资源维度呈现一定的生态位分化, 而葛氏长臂虾和脊尾白虾的生态位重叠较大, 表明两者饵料来源相似, 食性竞争激烈, 但摄食差异保证了种间共存。当前禁捕初期, 长江口三种优势虾类中以安氏白虾占据资源的能力最强, 在河口的环境适应性最佳。

关键词: 长江口; 虾类; 营养生态位; 种间竞争和共存; 环境适应性

中图分类号: S932.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2025)02-022501-10



生态位是一个物种在生态系统中所处的角色或地位, 用于描述不同物种在生态系统中占据资源情况和相互关系, 物种生态位的大小和特征影响着生态系统的稳定性和多样性, 其中营养生态位是物种生态位的重要组成部分, 它反映物种在食物网中所占据的位置和功能, 表征物种对饵料的资源利用状况^[1], 了解物种营养生态位的重叠和分化, 有利于解释种间的竞争和共存关系, 揭示物种对环境的适应性。胃含物分析和稳定同位素技术是常用的营养生态位研究手段^[2], 相较于胃含物分析的瞬时性和偶然性, 稳定同位素方法能够真实反映生物体较长生活周期的营养状况, 结果更为准确和有效^[3, 4]。

收稿日期: 2024-04-23; **修订日期:** 2024-06-19

基金项目: 上海市农委科技兴农技术创新项目“长江口水生生物资源监测评估技术研究”(沪农科创字2022第2-1号)资助 [Supported by the Technology Innovation Project of the Shanghai Agricultural and Rural Committee (Shanghai Agricultural Science and Technology Innovation No. 2-1, 2022)]

作者简介: 汪诗雨(1999—), 女, 硕士研究生; 研究方向为渔业资源和渔业生态学。E-mail: wshiyu354@163.com

通信作者: 高春霞, 高级工程师; 研究方向为海洋生态学、渔业资源评估与管理。E-mail: cxgao@shou.edu.cn

长江口是我国最大的河口生态系统, 属典型的分汊型河口, 经崇明岛分为南、北两支, 因北支分流只有1%—3%, 其盐度显著高于南支^[5], 口内径流、潮汐、风浪共存, 生态环境复杂^[6], 水域温度和盐度变化较大且营养盐丰富, 形成复杂多变的生态系统。虾类是长江口的主要渔获物之一, 也是高营养级鱼类的关键饵料生物, 为鱼类的繁衍和可持续增长提供了可靠的食物保证^[7]。安氏白虾(*Exopalaemon annandalei*)、葛氏长臂虾(*Palaemon gravieri*)和脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)是长江口虾类资源中的优势种类^[8], 其中以安氏白虾资源量最丰富, 这3种虾类均为沿岸海区常见的河口性种类,

也是中华鲟幼鱼和肉食性鱼类的天然饵料生物^[9, 10]。2021年1月1日起, 长江实施十年禁捕, 禁捕初期高营养级种类资源量尚有限, 饵料性种类在捕捞压力消失后资源量可能会出现增加, 那么其彼此之间的食性竞争也会增加, 因此这些优势饵料种类间如何在激烈竞争中维持共存是值得探究的问题。

目前仅徐超等^[10]对禁捕前长江口的食物网营养结构进行研究, 而禁捕初期长江口食物网结构的研究未见报道, 有关河口的饵料虾类营养关系研究至今空白因此本文利用稳定同位素技术对长江口3种优势饵料虾类的营养相互作用进行研究, 比较长了江口南、北支水域3种优势饵料种类安氏白虾、葛氏长臂虾和脊尾白虾的碳、氮稳定同位素组成, 分析不同水域间3种虾类的生态位宽度和重叠状况, 以期探究出这3种虾类在捕捞压力消失后的种间竞争共存特性及环境异质性下的适应性, 为长江口水生生物多样性及资源养护提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 样品和数据来源

样本来源于2022年11月在长江口的水生生物科研调查(图1), 其中Z1和Z2为北支水域, Z3、Z4和Z5为南支水域。调查船为沪崇渔11225号, 采用单船桁杆拖网于落潮时作业, 网口长约6 m, 宽约1.8 m, 网身长约11 m, 网目尺寸为0.02 m, 以2 kn的航速拖曳30min进行拖网采样。同时, 利用多参数水质检测仪(WTW, Multi 3230)进行水温、盐度及溶氧等环境数据采集, 调查渔获样本经冷冻保存运回实验室, 开展种类鉴定、生物学测量和肌肉组织样本采集, 各站点每种随机选取15尾及以上样本, 不足15尾全部保留。

1.2 稳定同位素分析

虾类取腹部肌肉, 经超纯水清洗后置于-55°C

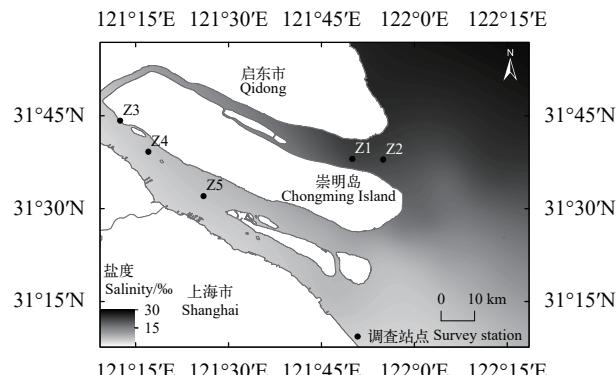


图1 调查站点

Fig. 1 Survey station

的冷冻干燥机(Christ 1-4a)中干燥24h, 使用混合型球磨仪(Retsch MM400)研磨成粉末, 研磨后的粉末样本称取1.0—1.5 mg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(Elementar vario CUBE-ISOPRIME 100, Isoprime Corporation, Cheadle, UK)测定样品的碳、氮稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)。碳氮稳定同位素比值计算公式:

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

式中, δX 为 $\delta^{13}\text{C}$ 或 $\delta^{15}\text{N}$, 表示样本中重轻同位素比值, 选用国际通用的美国拟箭石(PDB)作为 $\delta^{13}\text{C}$ 的参考标准, 大气中的氮气($\text{N}_2\text{-atm}$)作为 $\delta^{15}\text{N}$ 的参考标准, 每20个待测样品放入3个实验室II级蛋白质标准品($\delta^{13}\text{C} = -26.98\text{\textperthousand}$, $\delta^{15}\text{N} = 5.83\text{\textperthousand}$)进行样品校准, 仪器测定精度为 $\delta^{13}\text{C} < \pm 0.2\text{\textperthousand}$, $\delta^{15}\text{N} < \pm 0.2\text{\textperthousand}$ 。样本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摄食生态学分析测试中心进行。

1.3 营养级与营养生态位指标

营养级计算方法:

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

式中, TL表示生物的营养级; $\delta^{15}\text{N}_c$ 和 $\delta^{15}\text{N}_b$ 分别表示消费者与基线生物的氮稳定同位素比值。基线生物一般选择海域分布广而活动范围小, 且食性相对稳定的初级消费者, 本研究参照全为民等^[11]的研究, 选取初级消费者鲱拟沼螺(*Assiminea latericea*)作为基线生物, 对应氮稳定同位素比值为6.75‰。 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 表示相邻营养级间的富集度, 本研究取3.4‰^[12]。

构建 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 双位图并计算同位素生态位的量化指标^[13]: $\delta^{13}\text{C}$ 范围($\delta^{13}\text{C}$ range, CR)表示碳同位素最大值与最小值的差值, 表征物种的食源多样性; $\delta^{15}\text{N}$ 范围($\delta^{15}\text{N}$ range, NR)表示氮同位素最大值与最小值的差值, 表征物种的营养多元化程度; 生态位总面积(Total area, TA)表示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。由于TA值易受样本量大小和 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 极端值影响, Jackson等^[14]提出了校正标准椭圆面积(Corrected standard ellipse area, SEAc)指标, 该指标计算双位图中样点的标准差椭圆面积, 包含40%置信区间的数据, 反映了物种或群落占据多维空间的核心区域大小。

为分析3种虾之间的营养竞争, 各组校正标准椭圆面积(SEAc)的重叠比例($O\%$)计算公式:

$$O_{ij} = 2 \left(\frac{A_{ij}}{A_i + A_j} \right) \times 100$$

式中, O_{ij} 为*i*和*j*组校正核心生态位面积的重叠比例, A_i 和 A_j 为校正的标准椭圆面积, 包含了近95%的样本所代表的坐标点围成的椭圆面积, A_{ij} 为*i*和*j*组的校正标准椭圆面积的重叠, A_i 、 A_j 和 A_{ij} 的值可通过R语言中SIBER软件包计算得出。

1.4 数据处理

在开展统计分析前, 利用Kolmogorov-Smirnov检验对样本碳、氮稳定同位素数据进行正态分布检验, 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), 若不符合正态分布或方差齐性, 则采用置换多元方差分析(Permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)。根据统计结果, $P<0.05$ 表示两组数据间存在显著差异, $P<0.01$ 表示两组数据间存在极显著差异, 以上统计分析在SPSS 26软件中开展。

2 结果

2.1 碳氮稳定同位素比值

长江口水域3种虾类碳、氮稳定同位素比值范围较大(表1), 其中安氏白虾 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-23.47\text{\textperthousand}$ — $-17.85\text{\textperthousand}$ (跨度5.62‰), 平均值为 $-20.19\text{\textperthousand}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 $7.32\text{\textperthousand}$ — $11.75\text{\textperthousand}$ (跨度4.43‰), 平均值为 $9.43\text{\textperthousand}$; 葛氏长臂虾 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-19.55\text{\textperthousand}$ — $-16.21\text{\textperthousand}$ (跨

度3.34‰), 平均值为 $-17.05\text{\textperthousand}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 $8.83\text{\textperthousand}$ — $11.44\text{\textperthousand}$ (跨度2.61‰), 平均值为 $9.54\text{\textperthousand}$; 脊尾白虾 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-21.45\text{\textperthousand}$ — $-17.56\text{\textperthousand}$ (跨度3.89‰), 平均值为 $-19.08\text{\textperthousand}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 $9.06\text{\textperthousand}$ — $11.04\text{\textperthousand}$ (跨度1.98‰), 平均值为 $10.28\text{\textperthousand}$ 。这3种虾类以葛氏长臂虾的 $\delta^{13}\text{C}$ 均值最富, 安氏白虾最贫; 脊尾白虾的 $\delta^{15}\text{N}$ 均值最高, 安氏白虾最低; 经PERMANOVA检验, 这3种虾类的碳、氮稳定同位素比值间均存在显著性差异($P<0.05$)。

从空间异质性上看(图1和图2), 南支盐度范围(0.3—10.1, 均值4.65)明显低于北支水域(15.2—28.35, 均值23.59), 南支水域3种虾类的 $\delta^{13}\text{C}$ 均值均贫于北支, 但 $\delta^{15}\text{N}$ 均值均高于北支; 经PERMANOVA检验(表2), 安氏白虾的碳氮稳定同位素比值在南、北支水域间存在极显著差异($P<0.01$), 其余种类在空间上并无显著差异($P>0.05$)。

2.2 营养生态位

长江口3种虾类的营养多样性和营养生态位宽幅均有所不同(表3)。其中, 安氏白虾相比其他两种虾类具有更宽的CR、NR和SEAc值, 表明其食源、营养程度多样性及占据资源的能力更强, 空间上北支水域的NR、CR相对更大; 葛氏长臂虾在北支水域的SEAc要高于南支, 显示北支的适应性更

表1 长江口3种虾类的碳氮稳定同位素比值(均值±标准差)

Tab. 1 C:N ratios of three shrimp species in the Yangtze River estuary (mean±SD)

种类 Species	长江口水域 Yangtze River estuary		南支水域 South branch			北支水域 North branch				
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	样品数量 Sample size	BL (mm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	样品数量 Sample size	BL (mm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
安氏白虾 Exa	-20.19 ± 1.50	9.43 ± 1.35	15	37—52	-21.19 ± 1.37	10.40 ± 0.99	30	33—50	-19.72 ± 1.34	8.97 ± 1.26
葛氏长臂虾 Pag	-17.05 ± 3.23	9.54 ± 1.80	15	28—65	-17.66 ± 0.95	9.78 ± 0.49	18	28—64	-16.55 ± 4.27	9.35 ± 2.40
脊尾白虾 Exc	-19.08 ± 0.90	10.28 ± 0.55	16	66—87	-19.31 ± 0.99	10.41 ± 0.47	9	60—83	-18.62 ± 0.47	10.03 ± 0.63

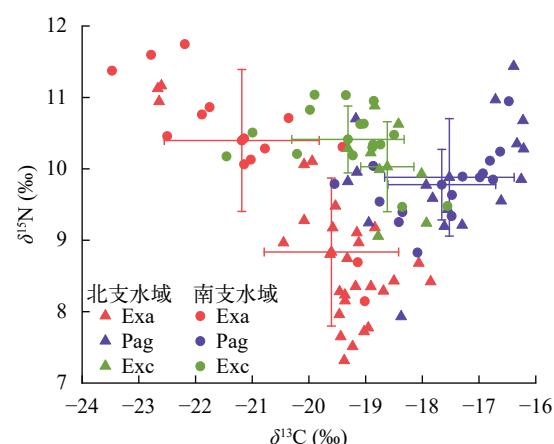
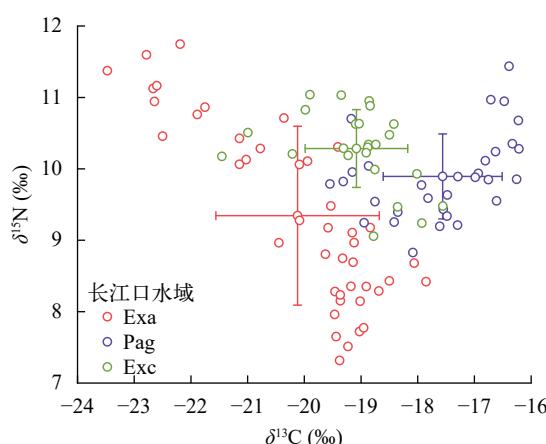


图2 长江口及其南、北支水域3种虾类的 $\delta^{13}\text{C}$ — $\delta^{15}\text{N}$ 双位图

Fig. 2 Stable isotope biplots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of three shrimp species in the Yangtze River estuary and its south and north branch

好; 脊尾白虾在南支水域的CR值和SEA_c要高于北支, 表现出南支的食源多样性和占据饵料资源更佳。

长江口水域3种虾类的营养生态位存在一定程度的重叠, 但并无完全重叠(图3和表4)。相比之下, 脊尾白虾和葛氏长臂虾在各栖息水域的重叠度均较大, 其中北支重叠达到49.79%, 南支为40.61%; 安氏白虾与另外两种虾的重叠度较低, 尤其北支水域的安氏白虾与其他两种虾的重叠度都低于30%。

2.3 营养级及与体长关系

经计算脊尾白虾营养级最大, 平均营养级为3.04, 变化范围为2.68—3.35; 其次为葛氏长臂虾, 平均营养级为2.82, 变化范围为2.35—3.38; 安氏白虾平均营养级为2.79, 变化范围为2.17—3.82(图4)。

运用皮尔逊相关分析检验长江口水域3种虾的营养级与体长间的相关性(图5和表5), 结果显示,

表2 三种虾碳、氮稳定同位素空间差异性的PERMANOVA分析

Tab. 2 PERMANOVA analysis of spatial variability of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in three shrimp species

分组 Group	P		F	
	$\delta^{13}\text{C}$ (%)	$\delta^{15}\text{N}$ (%)	$\delta^{13}\text{C}$ (%)	$\delta^{15}\text{N}$ (%)
安氏白虾Exa	0.00**	0.00**	15.23	22.02
脊尾白虾Pag	0.07	0.11	3.47	2.82
葛氏长臂虾Exc	0.63	0.30	0.24	1.10

注: *表示差异显著, **表示差异极显著; 下同

Note: * indicates significant difference, ** indicates highly significant difference; The same applies below

表3 不同水域中3种虾类营养生态位指标

Tab. 3 Indicators of trophic ecological niches of three shrimp species in different waters

种类 Species	长江口水域 Yangtze River estuary			南支水域 South branch			北支水域 North branch		
	SEA _c	NR	CR	SEA _c	NR	CR	SEA _c	NR	CR
安氏白虾 Exa	3.07	4.43	5.62	2.64	3.60	4.46	2.54	3.84	4.82
葛氏长臂虾 Pag	1.86	2.61	3.34	1.37	2.12	3.08	2.48	2.25	3.10
脊尾白虾 Exc	1.48	1.98	3.89	1.46	1.57	3.89	1.01	1.82	1.38

安氏白虾和脊尾白虾的营养级与体长间无显著相关性($P>0.05$); 葛氏长臂虾的营养级与体长间具有显著相关性($P<0.05$), 相关系数 r 为0.452, 呈正相关关系。对不同水域分析, 葛氏长臂虾的营养级与体长在南支并无显著相关($P>0.05$), 而北支具有显著相关性($P<0.05$)。

3 讨论

本研究中的安氏白虾、葛氏长臂虾和脊尾白虾是长江口最主要的3种优势虾类, 彼此间碳氮稳定同位素比值有显著差异, 它们的营养生态位存在重叠现象, 在长江口水域具有一定程度的饵料竞争。

3.1 碳氮稳定同位素比值特征

生物体内的碳同位素与其食源相近, 而氮同位素在生态系统能量流动过程中不断富集, 故生物组织的碳、氮同位素比值常分别用于揭示摄食来源和营养级位置。本研究中安氏白虾、葛氏长臂虾和脊尾白虾3种虾类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均有显著差异, 葛氏长臂虾的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值最富($-17.05\text{\textperthousand}$), 安氏白虾的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值最贫($-20.19\text{\textperthousand}$), 脊尾白虾平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值居中, 为 $-19.08\text{\textperthousand}$, 说明3种虾的食源存在一定的差异。有研究报道^[15]称安氏白虾为杂食性虾类, 主要摄食小型甲壳动物和藻类等^[16], 属于浮游生物食性; 葛氏长臂虾主要摄食腹足类、甲壳类和多毛类等, 主要以底栖食性为主; 而脊尾白虾为杂食性虾类^[17], 初期以浮游藻类为食, 同时也摄食一些小型的浮游动物如轮虫等, 逐步过渡到以底栖生物为食, 具有浮游和底栖混合食性特征^[18]。纵观3种虾类的食性特征, 浮游动物食物源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值要小于底栖食物源^[19], 因此浮游生物食性的安氏白虾 $\delta^{13}\text{C}$ 值相对于另外2种虾更贫, 葛氏长臂虾虽摄食一定的浮游甲壳类, 但主营底栖食性, 因此 $\delta^{13}\text{C}$ 值最富, 这也显示了稳定同位素分析能有效揭示物种的食性特征。不过, 也有研究者^[10]认为长江口这三种虾类均为浮游生物食性, 与本研究结果有一定出入, 这可能与其实验

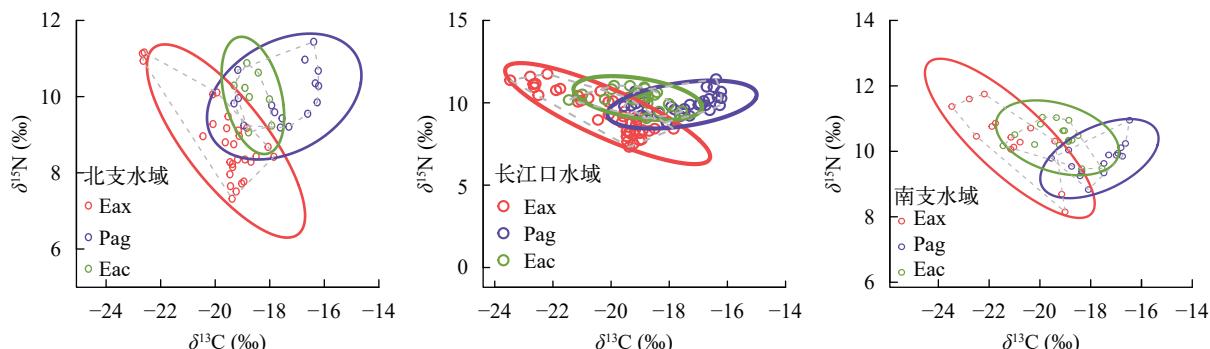


图3 长江口3种虾类不同水域的营养生态位

Fig. 3 Trophic ecological status of three shrimp species in different waters of the Yangtze River estuary

样本规格大小^[18]和数量^[20]有一定关系, 不同规格样本的摄食强度和种类存在差异性, 这在小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)^[21]、带鱼(*Trichiurus lepturus*)^[22]和鳓乌贼(*Symplectoteuthis oualaniensis*)^[23]等多种水生生物中都有所发现, 本研究在脊尾白虾中也发现了这种现象; 其次便是实验样本量的影响, 对于胃含物分析方法而言, 只有采集足够多的胃含物样本量方能降低传统胃含物法的分析误差。通过本研究可以确定的是, 3种虾类存在一定程度的饵料重叠, 但不同饵料所占比例不同, 安氏白虾偏向摄食浮游生物, 而葛氏长臂虾偏向摄食底栖生物, 脊尾白虾为底栖和浮游的混合食性, 3种优势虾类间的摄食差异性有效降低了对有限饵料资源的竞争。本研究中3种虾类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值也存在差异, 其中脊尾白虾的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高(10.28‰), 而葛氏长臂虾和安氏白虾的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值相似。脊尾白虾喜以动物性饵料为主^[24], 所摄食的饵料营养级更高, 有更高的 $\delta^{15}\text{N}$ 值。根据“最佳摄食理论”^[25], 生物食性会随个体大小的变化而变化, 捕食者总是倾向于捕食尽可能大的饵料生物以最大限度的获得能量。相较于葛氏长臂虾(28—65 mm)和安氏白虾(33—52 mm), 脊尾白虾的体型更大(60—87 mm), 其随着个体增大, 食性从浮游生物食性转变为底栖食性, 这种体

表4 不同水域中3种虾营养生态位重叠百分比

Tab. 4 Percentage of overlap of trophic ecological niches of the three shrimp species in waters of different salinities (%)

南支South branch	北支North branch		
	安氏白虾 Exa	葛氏长臂虾 Pag	脊尾白虾 Exc
安氏白虾Exa	—	25.84	20.24
葛氏长臂虾Pag	21.24	—	49.79
脊尾白虾Exc	36.11	40.61	—

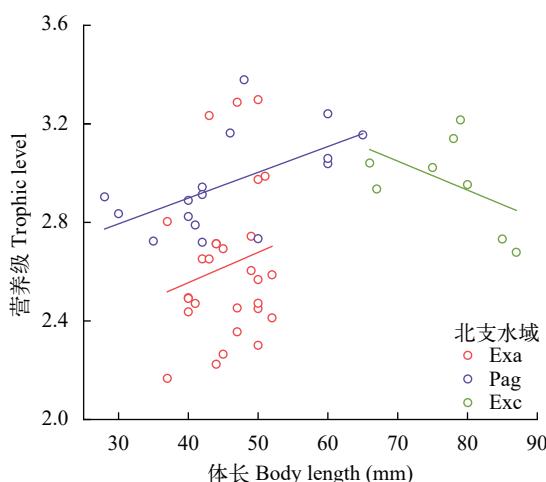


图5 长江口3种虾类营养级与体长的线性关系

Fig. 5 Relationship between trophic level and body length of three shrimp species in the Yangtze River estuary

型大小差异表明大个体的脊尾白虾会表现出更为广泛的捕食行为和更高的能量需求, 这也进一步证实了脊尾白虾的高水平 $\delta^{15}\text{N}$ 值。

长江口食源复杂, 除了陆源有机质的输入外, 海洋有机质也是长江口有机质的重要组成部分, 而水流和潮汐的相互作用对长江的物质输送起着非常重要的作用^[26]。南、北支的有机质主要来源于长江各支流汇入的陆源有机质, 其次咸潮入侵也带来了海源有机质^[27], 而北支盐水倒灌为主要的海水入侵源^[28], 由此可知, 两水域的基础碳源有所差异, 相较于南支低盐区, 北支高盐区有更多的海源有机质。碳稳定同位素能用于反映水生生物不同空间分布的差异, 研究中安氏白虾的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在南、北支有极显著差异, 表现为北支的 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于南支, 这种

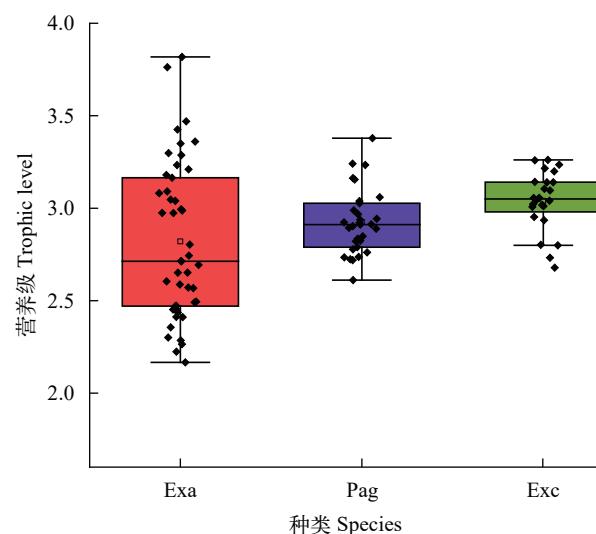


图4 长江口3种主要虾类的营养级

Fig. 4 Trophic levels of three major shrimp species in the Yangtze River estuary

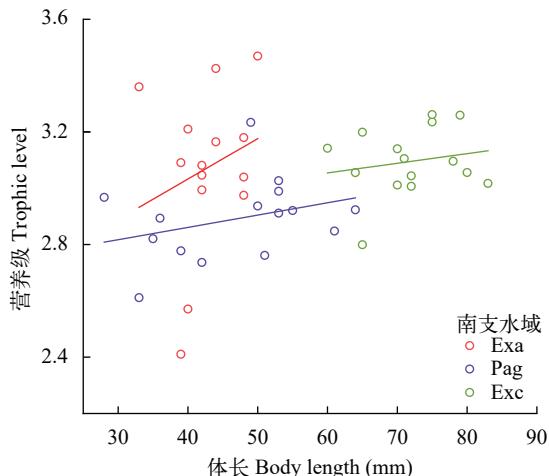


表5 三种虾类营养级与体长的皮尔逊相关分析

Tab. 5 Pearson correlation analysis between trophic level and body length in the three shrimps

分组Group	<i>r</i>		<i>P</i>	
	北支 North branch	南支 South branch	北支 North branch	南支 South branch
安氏白虾Exa	-0.06	0.23	0.76	0.44
脊尾白虾Pag	-0.48	0.19	0.22	0.49
葛氏长臂虾Exc	0.58	0.32	0.02*	0.24

表6 长江口禁捕前后3种优势虾类营养级变动

Tab. 6 Trophic level changes of three dominant shrimp species in the Yangtze River estuary before and after the fishing prohibition

种类	禁捕前 ^[34]			禁捕后(本研究)		
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	营养级*	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	营养级
安氏白虾Exa	-18.99	9.16	2.71	-20.19	9.43	2.79
葛氏长臂虾 Pag	-18.49	9.46	2.80	-17.05	9.54	2.82
脊尾白虾Exc	-18.06	11.37	3.36	-19.08	10.28	3.04

注: *表示营养级经过修正, 同本研究基线和富集值一致

Note: * indicates that the trophic level has been modified, and the baseline as well as the enrichment are in accordance with the findings in this study

$\delta^{13}\text{C}$ 值的空间异质性印证了刘敏等^[29]分析长江口陆源有机质碳稳定同位素低于海源有机质的结论。然而, 研究中另外两种虾类并无此差异, 究其原因, 安氏白虾主营浮游食性, 浮游生物受水温、盐度^[30]、径流和人类活动^[31]等多重因素的影响, 同位素时空变化较大, 而葛氏长臂虾和脊尾白虾主营底栖食性, 底栖类寿命长、同位素周转率慢, 同位素相对稳定性更好^[32], 因此碳稳定同位素相对更为稳定。

3.2 营养级

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^[33]。本研究长江口3种虾类的营养层次范围为2—3层, 其中脊尾白虾的平均营养级最高(3.04), 与全为民等^[11]计算的长江口脊尾白虾平均营养级基本一致, 而闫光松等^[34]计算的平均营养级为3.16, 但其使用的氮同位素富集值为2.95‰, 因此基本差异不大; 长江口葛氏长臂虾的平均营养级为2.82, 相较于大连近岸海域(2.86)^[35]、胶州湾(3.08)^[36]和海州湾(3.10)^[37]来说, 葛氏长臂虾在河口营养级要小于海洋, 但相差不大。实际上不同水域葛氏长臂虾的个体发育、摄食等均会有所差异, 从而引起营养级不同^[38], 研究发现北支水域的营养级会随个体发育呈现增高趋势, 而南支水域却并未见此现象; 另一方面基于全样本稳定同位素分析(Bulk stable isotope analy-

sis)的营养级计算, 受制于基线生物、富集值的影响, 不同海域间开展同一物种营养级的比较尚存在不确定性, 后续将考虑采用特定化合物稳定同位素分析法(Compound-specific stable isotope analysis)开展计算, 将有效避免富集度的影响, 提高营养级计算的准确性。

长江口长期以来承受的过度捕捞严重影响了水生生物群落多样性和稳定性, 造成水生生物种类数减少, 食物网营养级下降^[10], 而自2021年开始禁捕后目前水生生物种类数、关键洄游种类的规格和资源量均有所恢复, 如有学者^[39]对禁捕初期长江口刀鲚(*Coilia ectenoides*)开展研究, 发现刀鲚生物学规格和资源密度均出现一定的回升。本研究通过与闫光松等^[34]研究相比(表6), 发现禁捕前与禁捕初期3种虾类的营养层次相同, 其中长江口的安氏白虾和葛氏长臂虾的平均营养级基本保持一致, 而禁捕后的脊尾白虾营养级略低于禁捕前, 考虑到取样样品的同位素比值的波动性, 小幅度的营养级降低不具有参考价值。不过, 这3种虾类禁捕后的 $\delta^{13}\text{C}$ 比值相比禁捕前存在明显的差异性, 这极可能是禁捕后长江口饵料来源趋于丰富, 大大提高了水生生物摄食的特化性。

3.3 营养生态位

CR和NR是表征营养多样性的量化指标, CR值越大, 表明该食物网的初级碳源来源越广泛, 反之越单一; NR值越大, 则表明该食物网营养层次越丰富^[13]; SEAc值表征物种占据的营养生态位空间量, SEAc值越大, 表明物种的资源占有情况越好。本研究中安氏白虾具有最大的CR值(5.62)、NR值(4.43)和SEAc值(3.07), 相比另外两种虾类, 拥有更广泛的基础食源、更多元的营养水平及更高的资源利用能力, 体现出安氏白虾在食物网中的优势地位, 这种占据资源的优势能力有力的保障了其在资源量上的优势性, 如陈亚瞿等^[40]和张会其等^[41]通过研究发现安氏白虾在长江口水域数量占比、重量占比和出现频率均具绝对优势性。

营养生态位宽度和重叠是描述种间营养竞争关系和资源利用能力的重要指标, 营养生态位宽度小的物种对资源的利用能力较低, 但与其他物种竞争的概率会较小^[42], 反之营养生态位宽度大的占有资源能力更强, 也易和其他物种发生竞争。研究中的3种虾类彼此间有一定程度的营养生态位重叠, 说明它们之间存在一定的食性竞争关系。营养生态位重叠越大, 意味着它们在生态系统中的生存和竞争关系更密切, 葛氏长臂虾和脊尾白虾的重叠度最大, 两者对于饵料生物的竞争激烈, 但脊尾白虾

摄食上偏向浮游生物($\delta^{13}\text{C}$ 比值更贫), 而葛氏长臂虾摄食偏底栖生物($\delta^{13}\text{C}$ 比值更富), 通过摄食差异的方式实现了种间共存; 安氏白虾同样由于摄食饵料的差异, 导致其虽占据宽生态位, 但与这两种虾的重叠度不高。河口水域陆源和海源饵料丰富, 营养生态位重叠度大并不意味着竞争激励, 如果水域基础饵料资源丰富, 无论重叠程度如何, 竞争都不存在^[43]。

3.4 空间分布

河口区是长江淡水入海的前锋地带, 长江径流主要通过南支入海, 在北支分流仅占1%—3%, 长江口盐度全年的空间分布表现为北高南低, 一般盐度在30以下^[44]。长江口水域的虾类在咸淡水交汇的特殊生态环境中形成了不同的生态类型, 即半咸水类型、低盐水类型、外侧次高盐水类型^[44]。葛氏长臂虾具有较高耐盐性, 一般分布于盐度16.5—30.0的水域, 对应了本文中北支葛氏长臂虾的营养生态位宽度SEAc值几乎是南支的两倍(2.48>1.37), 赵蓬蓬等^[45]研究也发现其是北支水域虾类中优势度最高的物种。安氏白虾和脊尾白虾均为河口半咸水种, 典型的河口种类, 一般生活于浅海、近岸或河口附近的咸淡水中, 盐度适应范围宽泛, 本研究中安氏白虾在低盐的南支水域、高盐的北支水域均具有较宽的生态位宽度, 这从侧面说明安氏白虾对环境适应性强, 能忍受较大的盐度变化。

有学者认为盐度是影响河口鱼类和甲壳类数量和个体分布的主要因素, 长江口南、北支水生生物群落分布具有显著差异性^[46, 47]。邵海燕等^[48]研究发现长江口北支的浮游植物资源丰度小于南支, 秋季此趋势更为明显, 盐度是显著影响浮游植物分布的主要环境因子; 马金等^[46]运用广义加性模型得到长江口渔业资源密度呈现北支高、南支低的分布趋势; 吴建辉等^[49]根据GAM模型和BRT模型对长江口鱼类群落多样性指数进行预测, 发现北支水域的多样性指数和丰富度指数均要高于南支。本研究安氏白虾和葛氏长臂虾均在北支有较宽的生态位宽度, 占据资源的能力更强, 结合其食性特征, 这可能与北支浮游植物相对贫乏有一定的相关性, 可供摄食的饵料少, 受种间竞争及捕食影响, 虾类为适应这种环境而扩大了对食物的选择。有研究发现脊尾白虾能在盐度4—35的水域中生活, 逐级淡化后也可在纯淡水中生活^[18], 文中脊尾白虾在南支的CR值显著大于北支, 表明其在南支具有广泛的饵料源, 虽然脊尾白虾主要栖息于北支水域^[50], 但本研究发现其在南支的栖息适应性也较好, 表现在营养生态位宽度上大于北支, 这可能是

禁捕效应的体现, 后续将进一步开展研究论证。

4 展望

安氏白虾、葛氏长臂虾和脊尾白虾均为长江口最主要的优势种类和饵料生物, 三者在此间均存在一定程度的摄食重叠, 但也通过一定的摄食差异降低了对饵料的竞争程度。当前为长江口水域禁捕初期, 底栖甲壳类生命周期短、繁殖率快、资源量会增大, 彼此间对饵料资源的竞争会增大, 而随着禁捕效果的增强, 高营养级生物会逐步增加, 捕食关系和饵料竞争会加剧变化。本研究将会持续追踪禁捕后长江口食物网水生生物的稳定同位素比值变动, 并且会增加研究种类和研究深度, 阐明禁捕因素下长江口水生食物网及关键种类营养关系的变动趋势, 从营养生态学角度为长江大保护政策施行提供参考价值。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher [J]. *The Auk*, 1917, **34**(4): 427-433.
- [2] Gao C X, Wang Y, Yang R. A review of stability of marine food web structures and response to disturbance [J]. *Shanghai Ocean University*, 2024, **33**(2): 493-508. [高春霞, 王寅, 杨蕊. 海洋食物网结构稳定性及干扰响应研究综述 [J]. 上海海洋大学学报, 2024, **33**(2): 493-508.]
- [3] Fry B. Stable Isotope Ecology [M]. New York: Springer New York, 2006: 40-75.
- [4] Liu S Q, Shen M H, Liu X Q. Trophic niche analysis of fish in Taihu Lake using stable isotopes of carbon and nitrogen [J]. *Journal of Hydroecology*, 2023, **44**(5): 76-83. [刘素群, 申明华, 刘学勤. 基于碳氮稳定同位素的太湖鱼类营养生态位研究 [J]. 水生态学杂志, 2023, **44**(5): 76-83.]
- [5] Kong Y Z, He S L, Ding P X, et al. Characteristics of temporal and spatial variation of salinity and their indicating significance in the Changjiang estuary [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2004, **26**(4): 9-18. [孔亚珍, 贺松林, 丁平兴, 等. 长江口盐度的时空变化特征及其指示意义 [J]. 海洋学报, 2004, **26**(4): 9-18.]
- [6] Yang Y, Liu P X, Zhou H H, et al. Evaluation of the biodiversity variation and ecosystem health assessment in Changjiang estuary during the past 15 years [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(24): 8892-8904. [杨颖, 刘鹏霞, 周红宏, 等. 近15年长江口海域海洋生物变化趋势及健康状况评价 [J]. 生态学报, 2020, **40**(24): 8892-8904.]
- [7] Jiang T, Liu H B, Li M M, et al. Investigation on shrimp feeding of *Coilia nasus* during its anadromous migration

- along the Yangtze River [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2018, **30**(2): 458-463. [姜涛, 刘洪波, 李孟孟, 等. 潮河洄游长江刀鲚(*Coilia nasus*)摄食虾类的调查 [J]. 湖泊科学, 2018, **30**(2): 458-463.]
- [8] Wu J H, Ding L, Zhao X J. Aquatic community structure of the Yangtze finless porpoise habitat in the south branch of Yangtze River Estuary [J]. *Fisheries Science & Technology Information*, 2024, **51**(3): 187-193. [吴建辉, 丁玲, 赵修江. 长江口南支长江江豚栖息地水生生物群落结构 [J]. 水产科技情报, 2024, **51**(3): 187-193.]
- [9] Luo G, Zhuang P, Zhang L Z, et al. Diet composition and feeding habits of juvenile *Acipenser sinensis* in Yangtze River Estuary [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(1): 144-150. [罗刚, 庄平, 章龙珍, 等. 长江口中华鲟幼鱼的食物组成及摄食习性 [J]. 应用生态学报, 2008, **19**(1): 144-150.]
- [10] Xu C, Wang S K, Zhao F, et al. Trophic structure of food web and its variation on aquatic animals in the Yangtze Estuary [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2019, **43**(1): 155-164. [徐超, 王思凯, 赵峰, 等. 长江口水生动物食物网营养结构及其变化 [J]. 水生生物学报, 2019, **43**(1): 155-164.]
- [11] Quan W M. Food web analysis of salt marshes of the Yangtze River Estuary by using stable isotopes [D]. Shanghai: Fudan University, 2007. [全为民. 长江口盐沼湿地食物网的初步研究: 稳定同位素分析 [D]. 上海: 复旦大学, 2007.]
- [12] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions [J]. *Ecology*, 2002, **83**(3): 703-718.
- [13] 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.
- [14] 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]. *The Journal of Animal Ecology*, 2011, **80**(3): 595-602.
- [15] Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea invertebrates [J]. *Modern Fisheries Information*, 2001, **16**(9): 8-16. [杨纪明. 渤海无脊椎动物的食性和营养级研究 [J]. 现代渔业信息, 2001, **16**(9): 8-16.]
- [16] Yao G D. Shrimp resources and fishery status in the Yangtze Estuary [J]. *Fisheries Science & Technology Information*, 1989, **16**(6): 171-173. [姚根娣. 长江口的虾类资源和渔业现状 [J]. 水产科技情报, 1989, **16**(6): 171-173.]
- [17] Li L, Zhang S, Wu L Z. Fatty acid composition and feeding habits of ridgetail white prawn *Exopalaemon carinicauda* with different body length [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2019, **34**(4): 552-557. [李莉, 张硕, 吴立珍. 脊尾白虾脂肪酸组成特点及其食性分析 [J]. 大连海洋大学学报, 2019, **34**(4): 552-557.]
- [18] Wang X Q, Yan B L, Ma S, et al. Study on the biology and cultural ecology of *Exopalaemon carinicauda* [J]. *Shandong Fisheries*, 2005, **22**(8): 21-23, 7. [王兴强, 阎斌伦, 马甡, 等. 脊尾白虾生物学及养殖生态学研究进展 [J]. 齐鲁渔业, 2005, **22**(8): 21-23, 7.]
- [19] Xu J, Zhang M, Xie P. Stable isotope changes in freshwater shrimps (*Exopalaemon modestus* and *Macrobrachium nipponensis*): trophic pattern implications [J]. *Hydrobiologia*, 2008, **605**(1): 45-54.
- [20] Vinson M R, Budy P. Sources of variability and comparability between salmonid stomach contents and isotopic analyses: study design lessons and recommendations [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2011, **68**(1): 137-151.
- [21] Gao S K, Huang J L, Yu w w, et al. Trophic ecology based on stable isotope for two species of fish *Larimichthys polyactis* and *Collichthys lucidus* (Perciformes, Sciaenidae) from Lüsi fishing ground [J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2021, **40**(3): 413-420. [高世科, 黄金玲, 于雯雯, 等. 吕泗渔场两种石首鱼科鱼类营养生态学特征: 来自稳定同位素的证据 [J]. 应用海洋学报, 2021, **40**(3): 413-420.]
- [22] Zhang B. Feeding habits and ontogenetic diet shift of hairtail fish (*Trichiurus lepturus*) in East China Sea and Yellow Sea [J]. *Marine Fisheries Research*, 2004, **25**(2): 6-12. [张波. 东、黄海带鱼的摄食习性及随发育的变化 [J]. 海洋水产研究, 2004, **25**(2): 6-12.]
- [23] Chen J, Lu H J, Wang R, et al. Feeding ecology of *Sthenoteuthis oualaniensis* based on carbon and nitrogen stable isotope analysis in the northwest Indian Ocean [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2022, **53**(5): 1250-1257. [陈静, 陆化杰, 王芮, 等. 基于碳氮稳定同位素的西北印度洋乌贼摄食习性研究 [J]. 海洋与湖沼, 2022, **53**(5): 1250-1257.]
- [24] Yu J, Liu M, Hou L J, et al. Food sources of macrofaunal in East Chongming Salt Marsh as traced by stable isotopes [J]. *Journal of Natural Resources*, 2008, **23**(2): 319-326. [余婕, 刘敏, 侯立军, 等. 崇明东滩大型底栖动物食源的稳定同位素示踪 [J]. 自然资源学报, 2008, **23**(2): 319-326.]
- [25] Gerking S D. Feeding Ecology of Fish [M]. San Diego: Academic Press, 1994: 415-416.
- [26] Ge T T, Wang X Y, Tan L J, et al. Effects of stratification and tides on the transport of particulate nitrogen and phosphorus near the Changjiang River Estuary in summer [J]. *Marine Sciences*, 2021, **45**(8): 1-9. [葛田田, 王新洋, 谭丽菊, 等. 夏季长江口水体层化和潮汐作用对颗粒氮、磷运移的影响 [J]. 海洋科学, 2021, **45**(8): 1-9.]
- [27] Guo L X. Temporal and spatial distribution characteristics of dissolved organic matter in the north and south branches of the Yangtze River Estuary [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2022. [郭丽霞. 长江口南北支溶解有机质的时空分布特征 [D]. 上海: 上海海洋大

- 学, 2022.]
- [28] Qiao H J, Liu D W, Wen W D, et al. Diffusion characteristics of saltwater intrusion in north branch of Yangtze River Estuary in 2022 [J]. *Yangtze River*, 2023, 54(2): 63-69. [乔红杰, 刘大伟, 聂卫东, 等. 2022年长江口北支咸水倒灌传播特征分析 [J]. 人民长江, 2023, 54(2): 63-69.]
- [29] Liu M, Hou L J, Xu S Y, et al. Carbon and nitrogen stable isotopes as tracers to source organic matter in the Yangtze Estuary [J]. *Acta Geographica Sinica*, 2004, 59(6): 918-926. [刘敏, 侯立军, 许世远, 等. 长江口潮滩有机质来源的C、N稳定同位素示踪 [J]. 地理学报, 2004, 59(6): 918-926.]
- [30] Li L Q, Wang Y, Wang B, et al. Spatiotemporal distribution of plankton community structure in the Yangtze River Estuary in the summer of 2009-2021 and its influencing factors [J]. *Research of Environmental Sciences*, 2024, 37(2): 233-245. [李立群, 王艳, 王彪, 等. 2009-2021年夏季长江口海域浮游生物群落结构时空分布特征及其影响因素研究 [J]. 环境科学研究, 2024, 37(2): 233-245.]
- [31] Li C L, Yang D Z, Zhai W D. Effects of warming, eutrophication and climate variability on acidification of the seasonally stratified North Yellow Sea over the past 40 years [J]. *Science of the Total Environment*, 2022(815): 152935.
- [32] Levinton J. Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities [J]. *The American Naturalist*, 1972, 106(950): 472-486.
- [33] Ji W W, Li S F, Chen X Z. Application of fish trophic level in marine ecosystem [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(4): 878-887. [纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠. 鱼类营养级在海洋生态系统研究中的应用 [J]. 中国水产科学, 2010, 17(4): 878-887.]
- [34] Yan G S, Zhang T, Zhao F, et al. A study on trophic level of the major fishery species from the Yangtze Estuary based on stable isotope technology [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(11): 3131-3136. [闫光松, 张涛, 赵峰, 等. 基于稳定同位素技术对长江口主要渔业生物营养级的研究 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(11): 3131-3136.]
- [35] Wang L, Du S C, Yang T Y, et al. Using stable isotopes to evaluate food web structure in Dalian coastal water [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(5): 1452-1457. [王萃, 杜双成, 杨婷越, 等. 应用稳定同位素技术评价大连近岸海域食物网营养结构 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1452-1457.]
- [36] Ma Q Y, Han D Y, Liu H, et al. Construction of a continuous trophic spectrum for the food web in Jiaozhou Bay using stable isotope analyses [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(21): 7207-7218. [麻秋云, 韩东燕, 刘贺, 等. 应用稳定同位素技术构建胶州湾食物网的连续营养谱 [J]. 生态学报, 2015, 35(21): 7207-7218.]
- [37] Zhang S, Xie B, Fu X M, et al. Trophic level estimation of organisms in landings from Haizhou Bay using stable carbon and nitrogen isotope analysis [J]. *Marine Environmental Science*, 2016, 35(4): 507-511. [张硕, 谢斌, 符小明, 等. 应用稳定同位素技术对海州湾拖网渔获物营养级的研究 [J]. 海洋环境科学, 2016, 35(4): 507-511.]
- [38] Wei X J, Zhang B, Shan X J, et al. Trophic levels and feeding habits of silver pomfret *Pampus argenteus* in the Bohai Sea [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(5): 904-913. [魏秀锦, 张波, 单秀娟, 等. 渤海银鲳的营养级及摄食习性 [J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 904-913.]
- [39] Ma F J, Yang Y P, Fang D A, et al. Characteristics of *Coilia Nasus* resources after fishing ban in the Yangtze River [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, 46(10): 1580-1590. [马凤娇, 杨彦平, 方弟安, 等. 长江禁捕后长江口刀鲚资源特征 [J]. 水生生物学报, 2022, 46(10): 1580-1590.]
- [40] Chen Y Q, Zheng G X, Zhu Q Q. A preliminary study of the zooplankton in the Changjiang Estuary area [J]. *Donghai Marine Science*, 1985, 3(3): 53-61. [陈亚瞿, 郑国兴, 朱启琴. 长江口区浮游动物初步研究 [J]. 东海海洋, 1985, 3(3): 53-61.]
- [41] Zhang H Q, Chen J H, Gao C X, et al. Study on community composition and size structure of crustaceans in the Yangtze River Estuary [J]. *Marine Fisheries*, 2023, 45(6): 641-653. [张会其, 陈锦辉, 高春霞, 等. 长江口甲壳动物群落组成及其粒径结构研究 [J]. 海洋渔业, 2023, 45(6): 641-653.]
- [42] Svanbäck R, Persson L. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(5): 973-982.
- [43] Abrams P. Some comments on measuring niche overlap [J]. *Ecology*, 1980, 61(1): 44-49.
- [44] Wu Y Q, Xiang J H, Zhang B L. An investigation on the ecology of economic important shrimp in the Changjiang River Estuary and its adjacent sea [J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 1991(2): 49-56. [吴耀泉, 相建海, 张宝琳. 长江口及其邻近海区主要经济虾类的生态研究 [J]. 海洋湖沼通报, 1991(2): 49-56.]
- [45] Zhao P P, Tian S Q, Gao C X, et al. The Annual Variation and Composition of Shrimps and Crabs in Waters of the North Branch of the Yangtze River Estuary [C]. Proceedings of Abstracts of the 2018 Annual Academic Meeting of the Chinese Fisheries Society. Xi'an, China, 2018: 385. [赵蓬蓬, 田思泉, 高春霞, 等. 长江口北支虾蟹类组成及其年际变化 [C]. 2018年中国水产学会学术年会论文摘要集. 西安, 2018: 385.]
- [46] Ma J, Huang J L, Chen J H, et al. Analysis of spatiotemporal fish density distribution and its influential factors based on generalized additive model (GAM) in the Yangtze River Estuary [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(6): 936-946. [马金, 黄玲, 陈锦辉, 等. 基于GAM的长江口鱼类资源时空分布及影响因素 [J]. 水产

- 学报, 2020, **44**(6): 936-946.]
- [47] Wang J H. Phytoplankton communities in three distinct ecotypes of the Changjiang Estuary [J]. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 2002, **32**(3): 422-428. [王金辉. 长江口3个不同生态系的浮游植物群落 [J]. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 2002, **32**(3): 422-428.]
- [48] Shao H Y, Wang Q, Gao C X, et al. Analysis of phytoplankton community characteristics and influencing factors in the Yangtze River Estuary [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2024, **39**(1): 124-133. [邵海燕, 王卿, 高春霞, 等. 长江口浮游植物群落特征及影响因素分析 [J]. 大连海洋大学学报, 2024, **39**(1): 124-133.]
- [49] Wu J H, Dai L B, Dai X J, et al. Comparison of generalized additive model and boosted regression tree in predicting fish community diversity in the Yangtze River Estuary, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(2): 644-652. [吴建辉, 戴黎斌, 戴小杰, 等. GAM 模型和BRT模型在长江口鱼类群落多样性预测中的比较 [J]. 应用生态学报, 2019, **30**(2): 644-652.]
- [50] Pei Q Q. Reproductive biology and resource assessment of *Exopalaemon carinicauda* in the Yangtze River estuary [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017. [裴倩倩. 长江口脊尾白虾繁殖生物学及资源评估 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.]

TROPHIC NICHE AND SPATIAL VARIATION OF THREE DOMINANT SHRIMP SPECIES DURING THE EARLY PERIOD OF FISHING BAN IN THE YANGTZE RIVER ESTUARY

WANG Shi-Yu¹, GAO Chun-Xia^{1, 2, 3, 4} and WU Jian-Hui^{4, 5, 6}

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, 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. Joint Laboratory for Monitoring and Conservation of Aquatic Living Resources in the Yangtze Estuary, Shanghai 202162, China; 5. Shanghai Aquatic Wildlife Conservation and Research Center, Shanghai 200092, China; 6. Shanghai Station of Aquatic Organisms Monitoring in the Yangtze River of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 200092, China)

Abstract: Shrimp play a crucial role as significant food sources in the Yangtze River estuary. This study focused on three dominant shrimp species: *Exopalaemon annandalei*, *Palaemon gravieri*, and *Exopalaemon carinicauda*, which were collected from the southern and northern branches of the Yangtze River estuary in November 2022. Muscle samples were analyzed for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ to calculate their trophic niche widths and overlaps, elucidating interspecies competition mechanisms and coexistence patterns, as well as their spatial differentiation characteristics from a nutritional ecology perspective. The research findings demonstrated that: (1) Among the three species, *P. gravieri* exhibited a benthic feeding preference with the highest $\delta^{13}\text{C}$ value ($-17.05\pm3.23\text{\%}$), while *E. annandalei* leaned towards planktonic feeding with the lowest $\delta^{13}\text{C}$ value ($-20.19\pm1.50\text{\%}$). *E. carinicauda*, with larger individuals, had the highest $\delta^{15}\text{N}$ value ($10.28\pm0.55\text{\%}$). (2) There was a statistically significant difference ($P<0.05$) in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between the southern and northern branches for *E. annandalei*, indicating spatial differences in its feeding habits and indirectly suggesting a relatively high environmental adaptability. (3) *E. annandalei* had the largest CR value (5.62), NR value (4.43), and SEAc value (3.07), implying it had the broadest basal food resources, more diverse nutritional levels, and higher resource utilization capacity compared to the other two species. (4) The ecological niche overlap between *E. annandalei* and the other two shrimp species was relatively small, showing a certain degree of ecological niche differentiation in terms of food resources. Conversely, *P. gravieri* and *E. carinicauda* had a larger ecological niche overlap, suggesting they share similar food sources and experience intense dietary competition. However, feeding differences ensure interspecific coexistence. At the beginning of the current closure period, among the three dominant shrimp species in the Yangtze River estuary, *E. annandalei* is the most capable of occupying resources and has the best environmental adaptation in the estuary.

Key words: Yangtze River estuary; Shrimp; Trophic niche; Interspecific competition and coexistence; Environmental adaptation