

研究进展

南极冰鱼科鱼类摄食生态学研究进展

杨清源^{1,2} 朱国平^{1,2,3}

(¹上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

²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极地海洋生态系统研究室, 上海 201306;

³国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 210306)

提要 南极冰鱼科鱼类多为南大洋优势鱼种, 在南极海洋生态系统的物质循环与能量流动中起着重要的作用, 其中一些也是该海域主要的商业捕捞对象。目前, 对于其中具有较高商业价值的鱼种, 尤其是裘氏鳄头冰鱼(*Champsocephalus gunnari*)、威氏棘冰鱼(*Chaenodraco wilsoni*)以及南乔治亚拟冰鱼(*Pseudochaenichthys georgianus*)等已有较多的研究, 这些研究集中在年龄与生长、分布等方面, 关于南极冰鱼科鱼类营养动力学的研究较为零散, 且多集中在少数几种南极冰鱼种类上, 这限制了从整体上理解南极冰鱼科鱼类在南大洋生态系统功能中发挥的作用。为此, 本文总结了国内外对南极冰鱼食物组成、摄食机制、摄食差异性的研究工作, 并对今后开展南极冰鱼摄食生态学研究工作提出了展望。相关结果可为国内外学者开展相关研究提供基础信息, 并进一步为开展该科鱼类摄食生态学研究提供科学思路。

关键词 南极冰鱼科 冰鱼 南极 摄食 食性

doi: 10.13679/j.jdyj.20180040

0 引言

南极冰鱼科鱼类(以下简称“南极冰鱼”)隶属于硬骨鱼纲(Actinopterygii)、鲈形目(Perciformes)、南极鱼亚目(Notothenioidei)、鳄冰鱼科(或冰鱼科)(Channichthyidae), 是南极鱼亚目中最重要底栖性鱼类^[1], 其典型特征为缺少血红蛋白, 这是南极冰鱼与其他鱼类的本质区别^[2-3]。基于目前的分类, 南极冰鱼科含 11 属 25 种^[4-5]。它们大部分仅栖息于寒冷、严酷的南大洋陆架和陆坡水域^[6]。现已发现的南极冰鱼地理分布及栖息水深各具特点, 如威德尔海^[7-8]、罗斯海^[9]和南设得兰群岛^[10]附近等高纬度海域的南极冰鱼主要分布于 700—900 m 水深^[11], 而生活在斯科舍海南侧深海的雪冰鳕(*Chionobathyscus dewitti*)分布水深

则达 2 000 m 深^[12]。

南极冰鱼种类及数量虽少, 但在南大洋生态系统中具有重要的生态地位, 其商业价值也较高^[13]。自 1970 年以来, 南极冰鱼一直是商业捕捞的主要对象, 如南极低纬度海域(如南乔治亚岛)的裘氏鳄头冰鱼(*Champsocephalus gunnari*)、头带冰鱼(*Chaenocephalus aceratus*)、南乔治亚拟冰鱼(*Pseudochaenichthys georgianus*)和眼斑雪冰鱼(*Chionodraco rastrispinosus*), 以及高纬度海域的威氏棘冰鱼(*Chaenodraco wilsoni*)等^[14]。国内外对南极冰鱼的营养动力学研究极为有限, 这严重限制了对南极冰鱼生物学与生态学的整体把握。此外, 在罗斯海海洋保护区建立之后, 南大洋其他海区海洋保护区的构建提案不断推进。在此背景下, 为了养护南大洋生物资源, 尤其为相关海洋保护区提案的合理推进提供科学信息和证据, 需

[收稿日期] 2018 年 7 月收到来稿, 2018 年 10 月收到修改稿

[基金项目] 国家重点研发计划(2018YFC1406801)、国家自然科学基金(41776185)和上海市教委重点课程建设项目资助

[作者简介] 杨清源, 女, 1994 年生。硕士研究生, 主要从事极地生物学研究。E-mail: yuanzi_yang@yeah.net

[通信作者] 朱国平, E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

要针对重要鱼类开展基础性研究。为此, 本文总结并比较了国内外南极冰鱼摄食生态学研究, 含食物组成、摄食机制及食性差异等, 探讨了今后重点研究的方向, 以期为国内外学者开展南极冰鱼生态学研究提供有益的思路 and 基础信息。

1 食物组成

迄今, 对于南极冰鱼食物组成的研究仅涉及 12 个鱼种, 其中头带冰鱼 (*Chaenocephalus aceratus*) 的食物组成研究居多。Reid 等^[15]发现, 南乔治亚群岛附近海域的头带冰鱼主要摄食南极鱼科鱼类、南极冰鱼及部分甲壳动物(如南极磷虾 *Euphausia superba*、南极背褐虾 *Notocrangon antarcticus* 和糠虾类 *Antarctomysis* spp.), 表现出了典型的底栖摄食特征。与之相似的还有罗斯海水域的雪冰鳕, 其主要摄食鱼类(如考氏背鳞鱼 *Notolepis coatsi*)、少量甲壳类生物(糠虾等)和头足类等^[12]。相比之下, 裘氏鳄头冰鱼的食物组成更为多样化, 其以南极磷虾为最主要的摄食对象, 此外还会摄食一些糠虾类、端足类及其他鱼类^[16]。Clarke 等^[17]的研究发现, 整体上来讲, 除摄食一定量的南极磷虾外, 南乔治亚拟冰鱼还会摄食一些糠虾、桡足类和端足类生物, 而成体也会捕食其他南极鱼科鱼类和南极冰鱼科鱼类。后两种鱼类表现出了明显的半浮游-半底栖摄食特征。还有些南极冰鱼表现出明显的浮游摄食特征, 如威氏棘冰鱼。Kock 等^[18]的研究发现, 象岛和南设得兰群岛附近威氏棘冰鱼主要摄食南极磷虾及糠虾类。有研究发现, 南极半岛附近海域的威氏棘冰鱼胃含物全部由南极磷虾组成^[19-20]。

南极冰鱼之间也存在着种间和(或)种内捕食关系, 如头带冰鱼成体会捕食裘氏鳄头冰鱼^[15], 独角雪冰鱼成体还存在同类相食现象。此外, 南极鱼科鱼类也是南极冰鱼的主要食物来源。头带冰鱼, 棘冰鱼属, 雪冰鱼属及拟冰鱼属等多个鱼种均会捕食一定的南极鱼科鱼类, 含侧纹南极鱼 (*Pleuragramma antarctica*)、吻鳞肩孔南极鱼 (*Trematomus lepidorhinus*) 等。小带腭鱼属鱼种也会捕食少量的裸灯鱼和灯笼鱼科鱼类等。

上述研究均基于胃含物分析, 该方法虽然简单、直观, 但也存在着一些缺点, 只能反映样品被

捕获时的摄食情况, 对空胃(肠)样本难以分析其食物组成, 且对于生态位也不能较好地体现。为了更好地反映南极冰鱼的营养动力学, Würzberg 等^[21]综合胃含物分析法及脂肪酸标记法描述了头带冰鱼和龙嘴雪冰鱼 (*Chionodraco myersi*) 的食性, 结果显示, 这两种南极冰鱼体内 C18:1n9 含量以及 C18:1n9/C18:1n7 的比值较其他几种南极冰鱼高, 理论上指征其摄食鱼类, 但胃含物中并未发现有鱼类存在, 由此进一步推测它们能够从食物中获取并存储大量能量以供饥时身体发育所需。Stowasser 等^[22]利用脂肪酸标记法对于裘氏鳄头冰鱼及头带冰鱼的摄食进行分析后发现, 两种鱼类脂肪酸谱存在大量重叠, 但短链饱和脂肪酸和多不饱和脂肪酸的总量存在着差异, 由此判断两者均以南极磷虾和(或)它们的捕食者为食, 而裘氏鳄头冰鱼则更多地以浮游生物为食。Lea 等^[23]的研究得出裘氏鳄头冰鱼的脂肪酸组成出现了明显的年际变化, 据此推测其食物组成存在着显著的年际变化: 某些年份端足类的含量较高, 而其他年份甲壳动物占的比重较高, 此外还发现了指示硅藻的特征脂肪酸——C16:1n7 的存在。

2 摄食机制

南极冰鱼早期生活史阶段多数营浮游性生活, 有些种类浮游期甚至长达一年^[24]。在此时期, 大多数幼鱼均具有细长的腹鳍, 尤其是南极小带鳄冰鱼 (*Cryodraco antarcticus*), 其腹鳍长甚至接近标准体长的 60%^[25]。这种结构在鱼类早期阶段便发育完善, 也表明了其在幼体阶段中的重要性, 即当幼体将腹鳍打开, 大大增加其与海水接触的表面积, 这不仅可以阻止身体下沉, 还可以增强对于水流的分散, 使其处于一个稳定的漂流状态^[11]。这种特殊的生活方式导致部分南极冰鱼在早期生活史阶段主要捕食海洋上层的南极磷虾及其他南极鱼类幼鱼^[24, 26-28]。

整体上来看, 南极冰鱼成鱼体呈长梭形, 头部较大, 具有凹陷且细长的吻, 体长多为 25—75 cm^[29]。鼻子宽且呈匙形, 由于下颌骨的缺失, 使得口部无法有效地开合, 只能靠吸允, 甚至仅靠海水的自然流动将食物送入嘴中。但其牙齿较小, 可以摄食不易发现的细小食物, 加之上颌不可伸出,

这也促使南极冰鱼形成了一种独特的摄食方式,即可捕食水体中悬浮的生物^[29]。如裘氏鳄头冰鱼、南乔治亚拟冰鱼和南极新拟冰鳕(*Neopage-topsis ionah*)等浮游性鱼种形体更接近梭形,腹鳍末端为圆形,未广泛增厚^[14],骨骼重量相对较轻^[30]。但对于底栖性南极冰鱼,如较大型的头带冰鱼、南极小带腭冰鱼、雪冰鳕和独角雪冰鱼(*Chiono-draco hamatus*)等,其体型为非流线型,腹鳍末端皮肤广泛增厚,以便于捕食期间在岩石上休憩^[11],其骨骼也较重^[30]。

南极冰鱼可依据其栖息环境中食物的种类组成调整其摄食策略以更好地适应环境,摄食南极磷虾及其他浮游动植物时采取滤食策略,摄食鱼类或其他运动能力较强的饵料生物时则采用伏击摄食策略^[11]。采取滤食性策略时,冰鱼会在泥质海底游过,吸允和筛选大量的泥浆,并捕食其中所有的生物^[31],此时泥浆和小块岩石也会被其吞噬并穿过其肠道。该方法通常用来摄食不易活动或移动缓慢的无脊椎动物,但较少用来摄食水生植物。存在于泥浆中的细菌也可能是其摄食对象中重要的一部分^[32]。当其采取伏击摄食策略时,它们会选择栖息在岩石中或部分埋在软泥中,等待猎物靠近,随后伺机将其捕食。如何处理捕获后的对象将取决于后者的相对大小和形态。如对象具有硬质外壳,南极冰鱼会选择将对象进行多次吞咽;如对象体积太大,不能全部吞食,则会被部分摄食^[11]。

3 食性差异

根据习性及其食物组成,可将南极冰鱼食性分为以下三类。

第一类,底栖摄食特性,主要摄食鱼类、甲壳动物、头足类、十足目及表层底栖生物(如糠虾类)等;代表种类有头带冰鱼、鳄头冰鱼(*Champscephalus esox*)和独角雪冰鱼等。

第二类,半浮游-半底栖摄食特性,主要摄食浮游生物、底栖生物及鱼类,如磷虾类、纽海樽、端足目桡足类、翼足目等;代表种类有裘氏鳄头冰鱼、眼斑雪冰鱼和南乔治亚拟冰鱼等。

第三类,浮游摄食特性,主要摄食磷虾类、桡足类、翼足类及端足类等;代表种类有威氏棘冰

鱼和南极新拟冰鳕等。

鱼类食性及摄食行为直接反映了它们自身变化以及对环境的适应能力,其过程并非是一个连续的,单一的过程,摄食者自身的生理状态及发育阶段,摄食区域,季节转换甚至昼夜垂直移动以及环境因子变化均会影响其摄食行为与效率。

3.1 生活史差异

南极冰鱼幼体及仔稚鱼主要栖息在海洋表层或表层以下 100 m 以浅的水体中^[33-35],以南极磷虾或其他浮游性动、植物为食,这就导致它们经常会出现浮游生物网以及南极磷虾拖网中^[36]。当南极冰鱼生长至 2—3 龄时,头带冰鱼和南极小带腭鱼等往往会变得不爱活动,它们大部分时间均停留在海底或利用腹鳍靠近海底以等待摄食对象。而另一些鱼种,如裘氏鳄头冰鱼,南乔治亚拟冰鱼或南极新拟冰鳕则更加活跃;它们会定期进行垂直移动,以便在夜间对水体内的生物进行捕食^[14]。

目前,关于眼斑雪冰鱼的食物组成研究比较成熟。相关研究显示,眼斑雪冰鱼的幼鱼和非产卵季的成鱼主要捕食南极磷虾和极少量的鱼类,而产卵期个体则多为空胃,摄食强度较低^[18,20,37-38]。但头带冰鱼摄食具显著的生活史差异,即体长 250 mm 以下的头带冰鱼主要捕食南极磷虾,而当体长达到 250 mm 后,其会增加对其他底栖生物和鱼类的捕食;体长超过 350 mm 之后,食物组成中 60% 均为鱼类和底栖生物;体长在 450—650 mm,其会捕食其他冰鱼科鱼类;体长超过 650 mm 之后,头带冰鱼则会更多地捕食其他南极鱼类^[15,18,39]。这种食物组成随生活史过程变化的现象也存在于南极小带腭鱼和南乔治亚拟冰鱼中。斯科舍海附近的南极小带腭鱼幼体主要摄食南极磷虾、糠虾类以及少量鱼类;成体则主要摄食鱼类,包括眼斑雪冰鱼、裸灯鱼、灯笼鱼等,其次为南极磷虾,糠虾类在食物组成中的比例较低^[18,37,40]。

总体而言,南极磷虾在南极冰鱼食物组成中起到了极为重要的作用,但也存在一些对南极磷虾依赖性较小的南极冰鱼种类。Sutton 等^[12]的研究发现,罗斯海雪冰鳕的胃含物中 58.4% 为考氏背鳞鱼,仅 14.0% 为南极磷虾等甲壳类生物,这可能与该海域南极磷虾资源丰度较低有关。La Mesa 等^[41]发现,罗斯海海域独角雪冰鱼(*Chiono-*

draco hamatus)也存在相似的现象,其主要摄食鱼类,包括侧纹南极鱼、吻鳞肩孔南极鱼、斯氏拟肩孔南极鱼(*Trematomus scotti*)和独角雪冰鱼等,对于南极磷虾等的摄食非常有限,这可能与该海区南极磷虾生物量较低有关。螯冰鱼(*Dacodraco hunter*)以及大鳍拟冰鳕(*Pagetopsis macropterus*)的胃含物中大部分为南极鱼科鱼类,包括浮游性的侧纹南极鱼以及底栖性的裸身雅南极鱼(*Lindberghichthys nudifrons*)等^[42-45]。

由此,从生活史角度来看,南极冰鱼食性大体分成三类:第一类由裘氏鳄头冰鱼、威氏棘冰鱼、眼斑雪冰鱼和南极新拟冰鳕等组成;它们一生中均以南极磷虾或其他磷虾类为主要摄食对象,但也会摄食少量鱼类,个体之间并不存在食性差异。第二类也是数量最多的一类,由头带冰鱼、南极小带腭鱼和南乔治亚拟冰鱼等组成;它们在幼鱼时期主要捕食南极磷虾等小型生物,随着个体生长,其会更多捕食浮游性及底栖性鱼类;食物组成中主要成分占比随时间和空间变化也呈现较大的变化,个体之间存在着明显的食性差异。第三类由雪冰鳕和独角雪冰鱼等组成,它们一生中主要捕食各种南极鱼科鱼类以及少量中上层鱼类,个体之间不存在食性差异。

3.2 区域差异

由于海洋生态系统结构的区域差异性,由此导致鱼类在不同区域(水平或垂直)的食物组成也会发生一定的变化。近海近岸系统(深度不足30 m)的特点是充满泥沙,且沙砾之间存在一些密集的大型藻床,栖息于此的南极冰鱼主要摄食包括磷虾类(南极磷虾、冰磷虾 *Euphausia crystallophias* 等)、桡足类、等足类、软体动物和浮游性鱼类等^[32]。近海深水系统包括较深的部分(深度超过30 m)的峡湾和海湾,随着深度的增加,丝状藻类和硅藻等会让位于裸露的泥浆,此处的南极冰鱼主要摄食腹足类、蛇尾类和端足类等^[46]。近海系统包括整个岛屿及陆架,栖息于海底的南极冰鱼则主要摄食甲壳生物、软体动物和鱼类等^[47]。Barrera-Oro^[48]以斯科舍海弧南侧(南奥克尼群岛和南设得兰群岛)和南极半岛西侧沿海海洋生物群落为例,对近海近岸及深水水体中头带冰鱼、裘氏鳄头冰鱼以及眼斑雪冰鱼的摄食进行了总结,结果显示,近岸南极冰鱼的生态作用比磷虾类更

重要,它们是底栖生物的主要消费者,也会摄食一部分浮游动物(夏季主要为磷虾类),同时也被其他鱼类、鸟类和海豹等所捕食,在食物链上起着承上启下的作用。这点在南极鱼科鱼类幼体体现的较为明显^[49]。而在近海水体中,南极冰鱼对于底栖生物的依赖性降低,对南极磷虾和其他浮游生物的捕食率则大大增加^[34]。

Barrera-Oro 等^[16]曾对南乔治亚岛和沙格岩岛海域附近的裘氏鳄头冰鱼摄食生态学进行研究,发现两个海区域的裘氏鳄头冰鱼食物组成存在显著差异,即南乔治亚群岛附近裘氏鳄头冰鱼摄食大量的南极磷虾及部分鱼类,而沙格岩岛附近裘氏鳄头冰鱼对于南极磷虾的摄食会减少,但增加对鱼类的捕食量,同时还会捕食少量端足类生物。该研究还发现南乔治亚群岛海域裘氏鳄头冰鱼会摄食部分磷虾类(如 *Thysanoessa spinifera*)和糠虾类,而沙格岩岛附近海域裘氏鳄头冰鱼胃含物中并未发现前者,更多的是鱼类,这也体现出了食性明显的地域性差异。

3.3 昼夜及季节差异

以南极磷虾为代表的南大洋浮游动物多存在着昼夜垂直移动现象,这也进一步引起摄食浮游动物的鱼类产生相应的移动^[50]。Kock^[10]曾表示,裘氏鳄头冰鱼成体、南乔治亚拟冰鱼及南极新拟冰鳕会出现昼夜垂直移动现象,白天栖息在海底并对鱼类进行捕食,夜间则上浮到距海表不足100 m 的深度,以捕食南极磷虾,导致其食物组成产生显著的昼夜差异。

此外,南极冰鱼为变温动物,体温随周围环境变化而变化,缺乏维持体温的结构,生热缓慢^[51]。季节变化会引起水温的相应变化,从而进一步影响到鱼类的新陈代谢,导致摄食发生变化。在不同水温条件下,鱼类的游泳速度和摄食效率明显不同^[11]。Flores 等^[52]的研究显示,头带冰鱼的食性出现了相应的季节差异;相对夏季而言,秋季头带冰鱼的摄食强度较高,此时大量捕食南极磷虾及部分鱼类,而在夏季对于南极磷虾的捕食量下降,鱼类捕食量上升。对于许多浮游性南极冰鱼来说,如裘氏鳄头冰鱼的幼体^[53],由于秋冬季浮游动植物数量均较低,它们更多地依赖于对磷虾的捕食^[25];夏季,由于垂直移动和生殖、生长周期的影响,表层水体中浮游动物的丰度开始增

加^[54]；此时，许多近海鱼类，特别是处于仔稚体阶段的鱼类，主要以浮游动物为食。此外，南极冰鱼食性的季节性差异也可能因环南极流动的南极绕极流影响所致。例如，Kock 等^[55]对南乔治亚岛海域裘氏鳄头冰鱼摄食进行分析后发现，夏季裘氏鳄头冰鱼成体鱼更多地捕食南极磷虾以及糠虾类，至秋季时，南极磷虾在食物中所占比例下降，端足类 *Themisto gaudichaudii* 所占比例大幅增加。南极绕极流与南乔治亚陆架之间的水团交换速度季节性变化也可能是食性差异的原因之一^[56]。

4 总结与展望

南极冰鱼作为南大洋生态系统中重要物种，有着关键的生态作用和商业价值。但目前针对南极冰鱼摄食生态学的研究在分析手段、研究区域以及摄食机制研究等方面仍需要较大的完善。第一，分析手段上，目前针对南极冰鱼的摄食研究多采用胃含物分析法，此法虽简单、直观、成本低，但仍存在限制。为此，一些新兴方法的引入对于提升该领域研究水平非常迫切和重要，如利用 PCR 法基于研究物种肠道或粪便中摄食对象 DNA 而对其摄食对象进行鉴种，利用脂肪酸标记法辨别有机物质来源，通过碳、氮稳定同位素技

术描述营养级及渔获物平均营养级等。采用新兴方法或将多种方法相结合能够更加准确、全面地对冰鱼摄食生态学进行研究。第二，需加强区域性与季节性差异研究。目前针对南极冰鱼摄食生态学的研究主要集中在夏、秋季，这限制了对其食性的全面了解，未来研究可关注冬、春季，尤其是冬季食物短缺时期南极冰鱼如何越冬。第三，现有关于南极冰鱼食性的研究多限制在斯科舍海，其他海域，尤其是东南极海区的研究相对较少。值得注意的是，随着罗斯海海洋保护区的建立，开展该海区南极冰鱼摄食的研究，可显著提升对罗斯海海洋生态系统结构与功能的理解。第四，南极冰鱼与南大洋关键物种——南极磷虾之间存在着非常密切且复杂的营养关系。考虑到南极磷虾存在着较为显著的时空变动，这也进一步影响到南极冰鱼的资源波动。由此，较为精确地量化南极冰鱼科鱼类与南极磷虾之间的营养关系，这将有助于准确地构建南大洋海洋生态系统结构。最后，迄今为止，我国鲜有针对南极冰鱼开展摄食生态学研究，这不利于我国争取南极话语权以及为渔业资源管理提供科学证据。为此，在南大洋海洋保护区构建推进工作日趋明显的背景下，加强南极冰鱼等极地生物学基础研究工作也迫在眉睫。

参考文献

- 1 DETTAI A, LECOINTRE G. In search of notothenioid (Teleostei) relatives [J]. *Antarctic Science*, 2004, 16(1): 71—85.
- 2 RUUD J T. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment [J]. *Nature*, 1954, 173(4410): 848—850.
- 3 EASTMAN J T. The nature of the diversity of Antarctic fishes [J]. *Polar Biology*, 2005, 28(2): 93—107.
- 4 NEAR T J, PESAVENTO J J, CHENG C H. Mitochondrial DNA, morphology, and the phylogenetic relationships of Antarctic icefishes (Notothenioidei: Channichthyidae) [J]. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 2003, 28(1): 87—98.
- 5 刘子俊, 朱国平. 南极冰鱼年龄与生长的研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2015, 34(6): 1755—1761.
- 6 GON O. Fishes of the Southern Ocean[M] //MAZAR E, MAZAR B. Excavations in the south of the Temple Mount. Jerusalem: Institute of Archaeology, Hebrew University of Jerusalem, 1989, 29.
- 7 SCHWARZBACH W. Die Fischfauna des östlichen und südlichen Weddellmeeres: geographische Verbreitung, Nahrung und trophische Stellung der Fischarten [J]. *Berichte zur Polarforschung (Reports on Polar Research)*, 1988, 54: 1—94.
- 8 EKAU W. Demersal fish fauna of the Weddell Sea, Antarctica [J]. *Antarctic Science*, 2004, 2(2): 129—137.
- 9 EASTMAN J T, HUBOLD G. The fish fauna of the Ross Sea, Antarctica [J]. *Antarctic Science*, 1999, 11(3): 293—304.
- 10 KOCK K H. Antarctic icefishes (Channichthyidae): a unique family of fishes. A review, Part II [J]. *Polar Biology*, 2005, 28(12): 897—909.
- 11 EASTMAN J T. Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment[M]. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science, 1993.
- 12 SUTTON C P, MANNING M J, STEVENS D W, et al. Biological parameters for icefish (*Chionobathyscus dewitti*) in the Ross Sea,

- Antarctica [J]. CCAMLR Science, 2008, 15: 139—165.
- 13 ARANA P, VEGA R. Exploratory fishing for *Dissostichus* spp. in the Antarctic region (Subareas 48.1, 48.2 and 88.3) [J]. CCAMLR Science, 1999, 6: 1—17.
- 14 KOCK K H. Antarctic icefishes (Channichthyidae): a unique family of fishes. A review, Part I [J]. Polar Biology, 2005, 28(12): 862—895.
- 15 REID W D K, CLARKE S, COLLINS M A, et al. Distribution and ecology of *Chaenocephalus aceratus*, (Channichthyidae) around South Georgia and Shag Rocks (Southern Ocean) [J]. Polar Biology, 2007, 30(12): 1523—1533.
- 16 BARRERA-ORO E R, CASAUX R, MARSCHOFF E. Analysis of the diet of *Champscephalus gunnari* at South Georgia in late summer from 1994 to 1997, Dr. Eduardo L. Holmberg surveys [J]. CCAMLR Science, 1998, 5(1): 103—123.
- 17 CLARKE S, REID W D K, COLLINS M A, et al. Biology and distribution of South Georgia icefish (*Pseudochaenichthys georgianus*) around South Georgia and Shag Rocks [J]. Antarctic Science, 2008, 20(4): 343—353.
- 18 KOCK K H, GRÖGER J, JONES C D. Interannual variability in the feeding of ice fish (Notothenioidei, Channichthyidae) in the southern Scotia Arc and the Antarctic Peninsula region (CCAMLR Subareas 48.1 and 48.2) [J]. Polar Biology, 2013, 36(10): 1451—1462.
- 19 KOCK K H, PSHENICHNOV L, JONES C D, et al. The biology of the spiny icefish *Chaenodraco wilsoni*, Regan, 1914 [J]. Polar Biology, 2008, 31(3): 381—393.
- 20 KOCK K H, PSHENICHNOV L, JONES C D, et al. Joinville-D'Urville Islands (Subarea 48.1) - A former fishing ground for the spiny icefish (*Chaenodraco wilsoni*), at the tip of the Antarctic Peninsula: Revisited [J]. CCAMLR Science, 2004, 11: 1—20.
- 21 WÜRZBERG L, PETERS J, FLORES H, et al. Demersal fishes from the Antarctic shelf and deep sea: A diet study based on fatty acid patterns and gut content analyses [J]. Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography, 2011, 58(19): 2036—2042.
- 22 STOWASSER G, POND D W, COLLINS M A. Fatty acid trophic markers elucidate resource partitioning within the demersal fish community of South Georgia and Shag Rocks (Southern Ocean) [J]. Marine Biology, 2012, 159(10): 2299—2310.
- 23 LEA M A, NICHOLS P D, WILSON G. Fatty acid composition of lipid-rich myctophids and mackerel icefish (*Champscephalus gunnari*) - Southern Ocean food-web implications [J]. Polar Biology, 2002, 25(11): 843—854.
- 24 KELLERMANN A. The larval fish community in the zone of seasonal ice cover and its seasonal and interannual variability [J]. Astrophysical Journal, 1989, 745(1): 127—146.
- 25 EFREMENKO V N. Atlas of the fish larvae of the Southern Ocean [J]. Cybium, 1983, 7: 1—74.
- 26 HUBOLD G. The Early Life-History of the High-Antarctic Silverfish, *Pleuragramma antarcticum* [C]//HUBOLD G. Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Berlin, Heidelberg: Springer, 1985: 445—451.
- 27 REMBISZEWSKI J M, KRZEPTOWSKI M, LINKOWSKI T B. Fishes (Pisces) as by-catch in fisheries of krill *Euphausia superba* Dana (Euphausiacea, Crustacea) [J]. Polish Arch Hydrobiologie, 1978, 25: 677—695.
- 28 KOMPOWSKI A. Studies on juvenile *Chaenocephalus aceratus* (Lonnberg, 1906) (Pisces, Chaenichthyidae) from off South Georgia [J]. Acta Ichthyologica Et Piscatoria, 1980: 45—53.
- 29 IWAMI T. Osteology and Relationships of the Family Channichthyidae [J]. Memoirs of National Institute of Polar Research, 1985, 36: 1—69.
- 30 EASTMAN J T, LANNON M J. Brain and sense organ anatomy and histology in hemoglobinless Antarctic icefishes (Perciformes: Notothenioidei: Channichthyidae) [J]. Journal of Morphology, 2004, 260(1): 117—140.
- 31 DANIELS R A, LIPPS J H. Predation on foraminifera by Antarctic fish [J]. Journal of Foraminiferal Research, 1978, 8(2): 110—113.
- 32 KNOX G A. Biology of the Southern Ocean [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- 33 LOEB V J, KELLERMANN A K, KOUBBI P, et al. Antarctic larval fish assemblages: a review [J]. Bulletin of Marine Science, 1993, 53(2): 416—449.
- 34 ROSS R M, HOFMANN E E, QUETIN L B. Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula [M]. Washington, DC: American Geophysical Union, 1996.
- 35 KELLERMANN A. Catalogue of early life stages of Antarctic notothenioid fish [J]. Ber Polarforsch Meeresforsch, 1990, 67: 45—136.
- 36 PERMITIN Y Y, TARVERDIYEVA M I. The food of some Antarctic fish in the South Georgia area [J]. Journal of Ichthyology, 1972, 12:

- 104—114.
- 37 TAKAHASHI M. Trophic ecology of demersal fish community north of the South Shetland Islands, with notes on the ecological role of the krill [J]. Memoirs of National Institute of Polar Research Special Issue, 1983, 27: 183—192.
- 38 LA MESA M, ASHFORD J. Age and growth of ocellated icefish, *Chionodraco rastrospinosus*, DeWitt and Hureau, 1979, from the South Shetland Islands [J]. Polar Biology, 2008, 31(11): 1333—1342.
- 39 LA MESA M, ASHFORD J, LARSON E, et al. Age and growth of Scotia Sea icefish, *Chaenocephalus aceratus*, from the South Shetland Islands [J]. Antarctic Science, 2004, 16(3): 253—262.
- 40 KOCK K H, JONES C D. The biology of the icefish *Cryodraco antarcticus*, Dollo 1900 (Pisces, Channichthyidae) in the southern Scotia Arc (Antarctica) [J]. Polar Biology, 2002, 25(6): 416—424.
- 41 LA MESA M, GRECO S. Larval feeding of *Chionodraco hamatus* (Pisces, Channichthyidae) in the Ross Sea and its relation to environmental conditions [J]. Polar Biology, 2011, 34(1): 127—137.
- 42 DANIELS R A. Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula[J]. Fishery Bulletin, 1982, 80(3): 575—588.
- 43 LA MESA M, CATALANO B, GRECO S. Some biological characteristics of early larvae *Dacodraco hunteri* (Notothenioidei: Channichthyidae) in the western Ross Sea [J]. Polar Biology, 2012, 35(5): 655—660.
- 44 EASTMAN J T. Aspects of the biology of the icefish *Dacodraco hunteri* (Notothenioidei, Channichthyidae) in the Ross Sea, Antarctica [J]. Polar Biology, 1999, 21(3): 194—196.
- 45 ABE T, SUZUKI M. Note on some fishes associated with the Antarctic Krill I. *Neopagetopsis ionah* Nbelin [J]. Antarctic Record, 1978, 62: 23—28.
- 46 BURCHETT M S, SAYERS P J, NORTH A W, et al. Some biological aspects of the nearshore fish populations at South Georgia [J]. British Antarctic Survey Bulletin, 1983, 59: 63—74.
- 47 DUHAMEL G. Reproduction des Nototheniidae et Channichthyidae des îles Kerguelen. Colloque sur l'écologie marine des îles subantarctiques et antarctiques (Paris 25 juin 1985) [R]. Comité National des Recherches Antarctiques, 1987, 57: 91—107.
- 48 BARRERA-ORO E. Review: the role of fish in the Antarctic marine food web: differences between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic Peninsula. Antarctic Science [J], 2002, 14(4): 293—309.
- 49 KOCK K H, JONES C D. Fish stocks in the Southern Scotia Arc Region - A review and prospects for future research [J]. Reviews in Fisheries Science, 2005, 13(2): 75—108.
- 50 郑重, 李少菁, 郭东晖. 海洋磷虾类生物学 [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2011.
- 51 EASTMAN J T, GOURLEY J. Southernmost fauna. (Book reviews: Antarctic Fish Biology. Evolution in a Unique Environment. Antarctic Fish and Fisheries)[J]. Science, 1994, 264: 1002—1004.
- 52 FLORES H, KOCK K H, WILHELMS S, et al. Diet of two icefish species from the South Shetland Islands and Elephant Island, *Champscephalus gunnari*, and, *Chaenocephalus aceratus* [J]. Polar Biology, 2004, 27(2): 119—129.
- 53 KOMPOWSKI A. On feeding of *Champscephalus gunnari* Lonnberg, 1905 (Pisces, Chaenichthyidae) off South Georgia and Kerguelen Islands [J]. Acta Ichthyologica Et Piscatoria, 1980, 10(1): 25—43.
- 54 FOXTON P. The distribution of the standing crop of zooplankton in the Southern Ocean [J]. Discovery Reports, 1956, 28: 191—236.
- 55 KOCK K H, WILHELMS S, EVERSON I, et al. Variations in the diet composition and feeding intensity of mackerel icefish *Champscephalus gunnari* at South Georgia (Antarctic) [J]. Marine Ecology Progress Series, 1994, 108(1-2): 43—57.
- 56 ATKINSON A, PECK J M. The Distribution of Zooplankton in Relation to the South Georgia Shelf in Summer and Winter[M]// KERRY K R, HEMPEL G. Antarctic Ecosystems, Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1990: 159—165.

FEEDING ECOLOGY OF ANTARCTIC ICEFISHES (FAMILY CHANNICHTHYIDAE): A REVIEW

Yang Qingyuan^{1, 2}, Zhu Guoping^{1, 2, 3}

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

² Polar Marine Ecosystem Group, the Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;

³ National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China)

Abstract

The Antarctic icefishes (family Channichthyidae) are among the dominant species in the Southern Ocean. This group plays a significant role in material circulation and energy flow in the marine ecosystems of the Southern Ocean, and some species are main targets of commercial fishing in the area. Currently, channichthyids have a high commercial value, especially the mackerel icefish *Champsocephalus gunnari*, spiny icefish *Chaenodraco wilsoni*, and South Georgia icefish *Pseudochaenichthys georgianus*, and some have been studied widely. Most studies of channichthyids have focused on age, growth and distribution, and scarce information has been collected on their trophodynamics; furthermore, most research has concerned only commercial species, which hampers our comprehensive understanding of the role of icefishes in the Southern Ocean ecosystem. The present work reviews the available literature on the feeding mechanisms, food composition, and feeding habits of channichthyids, and the prospects for future research. The findings of this review provide basic information useful for regional and international researchers to carry out related research, hopefully motivating further studies on the feeding ecology of channichthyids.

Key words Channichthyidae, icefish, Antarctic, feeding, diet