

doi: 10.7541/2022.2021.0149

山东近海三种底层鱼类的摄食生态与食物竞争

韩方成¹ 李凡² 冯媛¹ 刘利军¹ 钮春香¹ 许叶鹏¹ 任一平^{1,3,4} 薛莹^{1,4}

(1. 中国海洋大学水产学院, 青岛 266003; 2. 山东省海洋资源与环境研究院, 山东省海洋生态修复重点实验室, 烟台 264006;
3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 青岛 266237;
4. 海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 青岛 266003)

摘要: 研究根据2016—2017年在山东近海进行的四个季节的渔业资源底拖网调查和胃含物分析数据, 应用分类树和生态位重叠指数法等, 研究了该海域高眼鲷(*Cleisthenes herzensteini*)、黄鲛鲷(*Lophius litulon*)和小眼绿鳍鱼(*Chelidonichthys spinosus*) 3种主要底层鱼类的食物组成及其营养-空间二维生态位的重叠情况, 并分析环境因素对其摄食习性的影响, 旨在为该海域渔业资源的可持续利用和科学管理提供基础资料。研究发现, 这3种底层鱼类均主要以虾类和鱼类为食, 属于底栖动物食性。3种鱼类的摄食习性存在一定的差异, 可以通过构建分类树将其进行区分。通过CCA分析发现, 这3种鱼类的摄食习性受不同的环境因素影响, 其中高眼鲷的摄食习性主要与其体长有关, 随着体长的增加, 高眼鲷会摄食更多的鱼类和虾类; 小眼绿鳍鱼的摄食主要与季节有关, 不同季节小眼绿鳍鱼摄食鱼类和虾类的比例不同; 而黄鲛鲷的摄食主要受空间分布的影响, 高纬度的黄鲛鲷摄食更多的虾类, 而随着经度的增加, 黄鲛鲷会摄食更多的鱼类。黄鲛鲷的营养生态位和空间生态位宽度均最高, 而其余两种鱼的营养和空间生态位宽度相对较小。山东近海这3种鱼类的营养生态位重叠指数都较高, 但是空间生态位重叠指数较小, 在一定程度上可以缓和它们之间的种间竞争。

关键词: 生态位重叠; 分类树; CCA分析; 食物竞争; 山东近海

中图分类号: Q145⁺.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2022)07-0951-12



鱼类摄食生态研究是现代鱼类生态学的基础理论之一, 同时也是解析海洋生态系统结构和功能的基础。开展鱼类摄食生态与食物竞争的研究, 是深入理解鱼类捕食行为和饵料选择性的关键所在, 也是了解鱼类群落结构和生态系统功能的重要途径^[1]。

得益于独特的地理环境和水文因素, 山东半岛近岸海域是黄海多种渔业生物的产卵场、索饵场和传统渔场^[2]。近年来, 由于高强度的捕捞压力, 导致渔业资源严重衰退, 渔获物中传统经济种类比例也明显下降, 群落结构发生了较大的变化^[3]。根据本课题组2016—2017年在山东近海进行的季节性渔业资源底拖网调查, 小眼绿鳍鱼(*Chelidonichthys spinosus*)、黄鲛鲷(*Lophius litulon*)高眼鲷(*Cleisthenes herzensteini*)是山东近海重要的优势底层鱼类, 它们的生态位相近, 分布区域有所重叠, 因而有

可能存在激烈的种间竞争。国内学者对这3种鱼类的研究主要集中在资源密度、生长和摄食等方面^[4-7], 而有关其种间食物竞争的研究较少, 亟待开展相关研究。

为此, 本研究应用分类树和生态位重叠指数法等, 研究了山东近海3种主要底层鱼类的摄食生态及其营养-空间二维生态位的重叠情况, 通过典范对应分析研究环境因素对其摄食的影响, 旨在深入了解种间竞争对鱼类时空分布、种群数量变动以及海洋生态系统稳定性的影响^[5], 并为该海域渔业资源的可持续利用和科学管理提供基础资料^[6]。

1 材料与方法

1.1 样品采集

样品采自2016—2017年在山东近海进行的四个季节的底拖网调查(图1)。利用功率为220 kW的

收稿日期: 2021-07-21; **修订日期:** 2022-02-23

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900904); 山东省支持青岛海洋科学与技术试点国家实验室重大科技专项(2018SDKJ0501-2)资助 [Supported by the National Key R & D Program of China (2018YFD0900904); Marine S & T Fund of Shandong Province for Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao) (2018SDKJ0501-2)]

作者简介: 韩方成(2000—), 男, 本科; 主要从事渔业生物学研究。E-mail: hfc@stu.ouc.edu.cn

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

单拖网渔船以2 kn的拖速开展调查, 每站拖网时间不少于1h, 拖网时网口宽度约为25 m, 囊网网目尺寸为17 mm^[7]。严格按照《海洋调查规范》^[8]进行样品的采集与分析。本调查共采集3种鱼类样品1630尾, 其中440尾为空胃, 样品数、平均体长及摄食率如表1所示。

1.2 胃含物分析

鱼类样品经生物学测定后, 取出消化道并立即速冻保存^[9]。将胃含物样品解冻后, 用吸水纸吸去水分后, 再在双筒解剖镜下鉴定出饵料生物的最低分类单元, 并分别计数和称重, 称量所用天平精确到0.001 g^[10]。

1.3 数据分析

通过绘制累积饵料生物曲线(Cumulative prey curves)来确定胃含物样品数量是否充足^[11]。随着样品量的增加, 饵料生物种类数的变化会变小, 当累积饵料生物曲线接近一条渐近线时, 表明已分析足够数量的样品来反映其摄食状况^[7]。

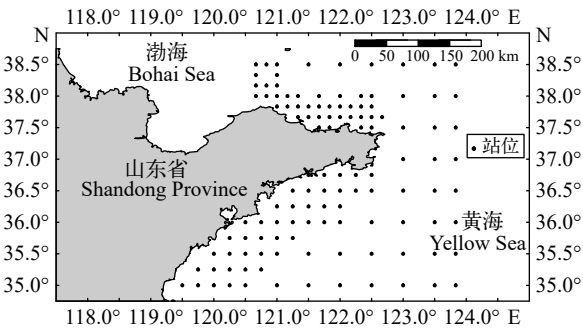


图1 山东近海调查站位图

Fig. 1 Sampling stations in the coastal waters of Shandong Province

表1 山东近海3种鱼类的胃含物样品数、摄食率和平均体长

Tab. 1 Sample number, feeding rate and mean size of three fish species in the coastal waters of Shandong Province (mm)

鱼种Species	2016年10月	2017年1月	2017年5月	2017年8月
高眼鲱	171	45	119	130
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	57%	89%	83%	83%
	147.02±38.03	138.36±33.58	120.53±54.13	126.44±56.62
小眼绿鳍鱼	147	173	—	142
<i>Chelidonichthys spinosus</i>	57%	75%	—	85%
	147.14±15.19	173.26±17.58	—	140.25±20.46
黄鲛鲷	241	237	102	185
<i>Lophius litulon</i>	66%	61%	78%	81%
	200.20±49.96	236.28±39.95	263.85±34.96	181.78±82.14

注: 摄食率是指非空胃数占样品总数的百分比

Note: Feeding rate is the percentage of stomachs with food in all samples

相对重要性指数(*IRI*)^[12]综合了质量百分比(*W%*)、个数百分比(*N%*)和出现频率(*F%*)3方面的信息, 是描述特定饵料种类重要性的综合性指标, 本研究采用相对重要性指数百分比(*IRI%*)评价各饵料生物的重要性。计算公式如下:

质量百分比 (*W%*) = $\frac{\text{某饵料生物质量}}{\text{饵料生物总质量}} \times 100$ (1)

个数百分比 (*N%*) = $\frac{\text{某饵料生物个数}}{\text{饵料生物总个数}} \times 100$ (2)

出现频率 (*F%*) = $\frac{\text{某饵料生物出现次数}}{\text{非空胃个数}} \times 100$ (3)

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

$IRI\% = \frac{IRI}{\sum IRI}$ (5)

应用分类树和相似性分析(ANOSIM)比较摄食的种间差异。分类树是一种递归算法, 每次只评估一个解释变量。此过程在变量中设置阈值, 该阈值解释每个实例中方差的最大比例。重复这一过程, 直到所解释的方差没有进一步增加, 或者剩下的子组是同质的^[13]。我们将物种种类作为响应变量, 将饵料生物的百分比作为解释变量, 通过分析, 评估其食物组成是否存在差异。ANOSIM是一种多元统计分析方法^[14], 它通过评估距离矩阵中的组间差异是否大于组内差异, 来评估组间(即物种之间)的差异^[15]。

典范对应分析(CCA)是一种非线性多元直接梯度分析方法, 可以结合多个环境因子一起分析, 信息量大且结果直观明显^[16], 可以更好地反映鱼类摄食与环境因子的关系。应用典范对应分析研究影响摄食的主要因素, 利用Bray-Curtis相似性指数作为矩阵计算的基础, 通过从相同的输入数据确定食物组成数据和响应变量之间的关联度。选取体长、体重、季节和地理位置(纬度、经度)作为解释变量。按个数百分比(*N%*)进行计算。通过排列(9999次模拟)确定了整个模型、每个坐标轴和每个相应变量的重要性, 并沿着前两个坐标轴构建了相应变量和饵料组成的双线图。

在生态学研究中, 用于描述生态位宽度的指数较多, 但Shannon-Wiener指数凭借其对稀有饵料生物比较敏感^[17]的特性, 而被广泛地应用于鱼类生态位宽度的研究。因此本研究采用Shannon-Wiener指数(*H'*)来计算3种鱼类的营养和空间生态位宽度, 应用Pianka生态位重叠指数(*O_{jk}*)来研究其生态位重叠^[7]。由于不同种类及同种类个体之间差异较

大, 使用质量百分比更能表示种类间能量的分布^[7]。

$$H' = - \sum P_{ij} \ln P_{ij} \quad (6)$$

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}} \quad (7)$$

式中, P_{ij} 在计算营养生态位时, 为在捕食者 j 食物组成中饵料生物 i 所占的质量百分比; 在计算空间生态位时, 捕食者 i 在第 j 个站位总生物量中所占的比例。 O_{jk} 的变化范围为 0—1, 值越大, 说明重叠程度越高, $O_{ij} > 0.3$ 视为有重叠, $O_{ij} > 0.6$ 视为重叠显著^[18]。各个站位的鱼类生物量以拖速 2 kn 和拖网时间 1h 为基准进行标准化处理。

由于营养和空间资源相互独立, 因此可以使用鱼类营养、空间生态位重叠指数的乘积来表示鱼类之间的营养-空间二维生态位重叠指数, 作为评价鱼类种间竞争程度的指标^[19]。

2 结果

2.1 食物组成

本研究发现, 山东近海 3 种鱼类的累积饵料生物曲线都达到或接近一条渐近线(图 2), 说明胃含物样品数量足以反映其摄食情况。

根据 $IRI\%$ 的值(表 2), 高眼鲈主要以虾类(91.41%)为食, 此外也摄食一定数量的端足类(1.52%)、棘皮动物(2.67%)和鱼类(3.06%), 而对蟹类、糠虾等摄食较少。脊腹褐虾(*Crangon affinis*; 60.95%)和中华安乐虾(*Eualus sinensis*; 23.69%)为

其主要的饵料生物(表 2)。

小眼绿鳍鱼主要以虾类(94.59%)为食, 同时也摄食一定量的端足类(1.61%)、鱼类(2.28%)和蟹类(1.03%)。在虾类中, 细螯虾(*L. gracilis*; 43.37%)、脊腹褐虾(18.55%)和戴氏赤虾(*M. dalei*; 20.11%)所占比例较大, 为优势饵料(表 2)。

黄鲈主要以鱼类(85.91%)和虾类(12.83%)为食, 其他饵料则摄食的比较少。脊腹褐虾(30.70%)和方氏云鲷(*Enedrias fangi*; 34.10%)为其优势饵料(表 2)。

分类树表明, 这 3 种鱼类的食物组成存在较大差异(图 3), 黄鲈摄食鱼类的比例最高, 小眼绿鳍鱼则摄食比较多的虾类, 而高眼鲈则主要以软体动物为食。ANOSIM 分析也表明, 这 3 种鱼类的摄食存在极显著差异($R=0.356$, $P<0.01$)。

2.2 影响摄食的因素

CCA 分析表明, 高眼鲈的摄食习性主要与体长有关。在模型中, CCA1(45.49%)和 CCA2(32.66%)解释了最大的摄食差异(图 4)。随着体长的增加, 高眼鲈会摄食更多的鱼类和虾类, 而摄食其他甲壳类的比例有所减少; 随着经度的增加, 高眼鲈摄食更多的软体动物和棘皮动物。

CCA 分析表明, 小眼绿鳍鱼的摄食习性主要与季节变化有关(图 5)。在模型中, CCA1(61.1%)和 CCA2(20.43%)中解释了最大的摄食变异性, 并且 CCA1 解释的程度要明显高于 CCA2。在 CCA2 中, 小眼绿鳍鱼摄食鱼类、虾类的比例与季节变化有关。

CCA 分析表示, 黄鲈的摄食主要受空间分布

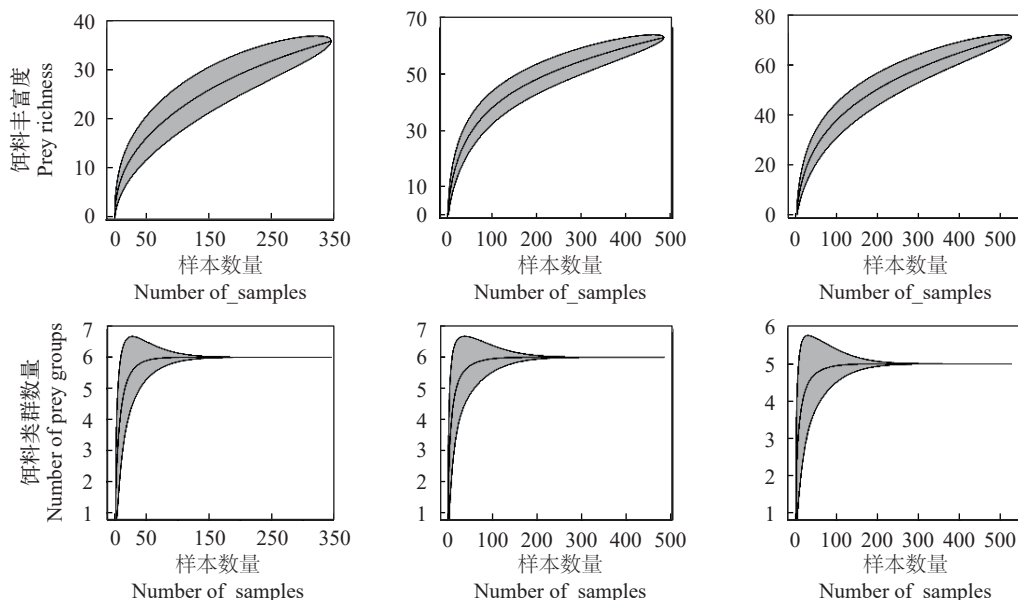


图 2 山东近海 3 种鱼类的累积饵料生物曲线

Fig. 2 Cumulative prey curves of three fish species in the coastal waters of Shandong Province

的影响(图 6)。在模型中, CCA1(63.23%)和CCA2 (29.76%)中解释了最大的摄食变异性。CCA1表示黄鲛鰧摄食虾类和鱼类的比例随着空间位置的变化而变化。模型显示, 高纬度的黄鲛鰧摄食更多的虾类, 而随着经度的增加, 黄鲛鰧会摄食更多的鱼类。

2.3 营养和空间生态位竞争

如表 3 所示, 高眼鲱的营养生态位宽度最低

(1.65), 黄鲛鰧的营养生态位宽度最高(3.10)。对于空间生态位, 小眼绿鳍鱼和黄鲛鰧的空间生态位都较大, 均大于3.5, 而高眼鲱的空间生态位都较低(2.95)。

对于营养生态位重叠指数(表 4), 高眼鲱与小眼绿鳍鱼(0.858)具有最高的营养生态位重叠(0.858), 而小眼绿鳍鱼与黄鲛鰧的营养生态位重叠

表 2 山东近海3种底层鱼类的食物组成

Tab. 2 Food composition of three demersal fish species in the coastal waters of Shandong Province

鱼类	饵料种类 Prey item	高眼鲱 <i>Cleisthenes herzensteini</i>				小眼绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>				黄鲛鰧 <i>Lophius litulon</i>			
		W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%
		W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%
鱼类	Fish	36.8	3.53	7.25	3.06	16.58	4.3	14.43	2.28	85.55	53.3	75.56	85.91
鳀	<i>Engraulis japonicus</i>	27.57	1.43	3.48	2.57	1.76	0.17	1.03	0.06	10.14	5.73	9.21	6.88
尖海龙	<i>Syngnathus acus</i>	0.58	0.11	0.29	0.01	0.4	0.17	0.82	0.01	0.04	0.13	0.38	+
褐菖鲉	<i>Sebastiscus marmoratus</i>									0.03	0.07	0.19	+
方氏云鲷	<i>Enedrias fangi</i>	0.24	0.11	0.29	+	2.48	0.21	1.03	0.08	15.8	14.93	24.06	34.10
蓑鲉	<i>Pterois volitans</i>									10.24	2	3.76	2.16
大头鳕	<i>Gadus macrocephalus</i>									11.03	3.2	7.14	4.78
皮氏叫姑鱼	<i>Johnius belangerii</i>					0.04	0.1	0.21	+	2.44	1.6	3.2	0.61
细条天竺鲷	<i>Apogon lineatus</i>					0.04	0.07	0.41	+	1.41	1.6	2.63	0.37
黄鲛鰧	<i>Lophius litulon</i>									1.08	0.13	0.38	0.02
油鲳	<i>Sphyraena pinguis</i>									0.54	0.07	0.19	0.01
大泷六线鱼	<i>Hexagrammos otakii</i>									1.09	0.2	0.56	0.03
星康吉鳗	<i>Conger myriaster</i>									0.75	0.2	0.56	0.03
白姑鱼	<i>Pennahia argentata</i>									0.2	0.07	0.19	+
赤鼻棱鳀	<i>Thryssa kammalensis</i>									0.07	0.13	0.19	+
斑头鱼	<i>Agrammus agrammus</i>									0.13	0.07	0.19	+
虾虎鱼科	Gobiidae									0.05	0.13	0.38	+
长丝虾虎鱼	<i>Cryptocentrus filifer</i>									0.15	0.27	0.56	0.01
矛尾虾虎鱼	<i>Chaemrichthys stigmatias</i>	1.5	0.33	0.58	0.03	2.04	0.59	1.65	0.13	3.12	3	6.95	2
红狼牙虾虎鱼	<i>Odontamblyopus rubicundus</i>									0.07	0.07	0.19	+
六丝钝尾虾虎鱼	<i>Chaeturichthys hexanema</i>					5.56	1.14	4.33	0.84	6.5	5.13	11.65	6.38
普氏栉虾虎鱼	<i>Ctenogobius pflaumi</i>					0.4	0.69	1.44	0.05	0.04	0.13	0.38	+
小头栉孔虾虎鱼	<i>Ctenotrypauchen microcephalus</i>									0.23	0.33	0.38	0.01
髯缟虾虎鱼	<i>Tridentiger barbatus</i>									0.35	0.33	0.94	0.03
日本海马	<i>Hippocampus mohnikei</i>					0.24	0.07	0.21	+				
蓝点马鲛	<i>Scomberomorus niphonius</i>									2.97	1.07	0.56	0.11
鲯科	Callionymidae					0.19	0.21	1.24	0.01	0.31	0.53	0.56	0.02
瓦氏鲯	<i>Callionymus valenciennei</i>									0.25	0.27	0.57	0.01
短鳍衔	<i>Callionymus kitaharae</i>					0.21	0.03	0.21	+				
鲾科	Pleuronectidae									0.67	0.2	0.38	0.02
高眼鲱	<i>Cleisthenes herzensteini</i>									0.94	0.13	0.19	0.01
鳗鲡目	Anguilliformes									0.2	0.13	0.19	+
鲈	<i>Scomber japonicus</i>									7.64	2.73	2.44	1.19
黄鲫	<i>Setipinna tenuifilis</i>	4.71	0.77	0.87	0.12								
玉筋鱼	<i>Ammodytes personatus</i>									1.54	2.93	1.88	0.4
汤氏平鲉	<i>Sebastes thompsoni</i>									0.14	0.13	0.38	+

续表 2

饵料种类 Prey item		高眼鲈 <i>Cleisthenes herzensteini</i>				小眼绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>				黄鲈 <i>Lophius litulon</i>			
		W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%
小黄鱼	<i>Larimichthys polyactis</i>									1.21	0.67	1.69	0.15
小眼绿鳍鱼	<i>Chelidonichthys spinosus</i>									0.93	0.07	0.19	0.01
四带笛鲷	<i>Lutjanus kasmira</i>									+	0.07	0.19	+
吉氏绵鲷	<i>Zoarces gilli</i>									0.26	0.07	0.19	+
不可辨认鱼类	Unidentified fish	2.21	0.77	2.03	0.15	3.2	0.86	4.33	0.51	2.46	4.8	10.9	3.72
虾类	Shrimps	53.02	66.59	73.04	91.41	70.65	77.82	84.33	94.59	8.66	30.65	39.85	12.83
脊腹褐虾	<i>Crangon affinis</i>	47.22	21.06	35.07	60.95	28.17	5.85	18.76	18.55	6.05	18.05	27.07	30.70
细螯虾	<i>Leptochela gracilis</i>	0.08	2.21	1.45	0.15	7.86	26.12	43.92	43.37	+	0.2	0.56	0.01
东方长眼虾	<i>Ogyrides orientalis</i>					0.12	0.72	1.03	0.03				
长足七腕虾	<i>Heptacarpus futilirostris</i>					0.19	0.31	0.21	+				
海蜇虾	<i>Latreutes anoplonyx</i>	0.22	0.11	0.29	+	0.23	0.55	1.44	0.03	+	0.07	0.19	+
疣背宽额虾	<i>Latreutes planirostris</i>	0.02	0.22	0.58	+	1.59	8.02	12.99	3.63	0.02	0.47	1.32	0.03
鹰爪虾	<i>Trachypenaeus curvirostris</i>					0.58	0.07	0.41	0.01	0.39	0.47	1.13	0.05
中华安乐虾	<i>Eualus sinensis</i>	4.08	24.59	32.46	23.69	1.94	3.03	2.47	0.36	0.04	1.07	1.32	0.07
戴氏赤虾	<i>Metapenaeopsis dalei</i>					19.42	11.08	22.68	20.11	1.27	5.13	4.51	1.36
细巧仿对虾	<i>Parapenaeopsis tenella</i>					1.88	0.89	2.27	0.18	0.16	0.73	1.32	0.06
鼓虾	<i>Alpheidae</i> sp.	0.11	0.11	0.29	+	0.47	0.28	1.44	0.03				
日本鼓虾	<i>Alpheus japonicus</i>	0.46	0.11	0.29	+	3.53	15.01	4.74	2.56	0.43	1.47	2.26	0.2
鲜明鼓虾	<i>Alpheus distinguendus</i>					2.08	0.55	2.68	0.21	0.09	0.13	0.38	+
刺螯鼓虾	<i>Alpheus hoplocheles</i>									+	0.07	0.19	+
蝼蛄虾	<i>Upogebiidae</i> sp.					0.04	0.07	0.41	+				
长臂虾	<i>Palaemoninae</i> sp.												
葛氏长臂虾	<i>Palaemon gravieri</i>	0.05	0.11	0.29	+	1.38	0.89	1.86	0.12	0.17	1.33	1.13	0.08
毛虾	<i>Acetes</i> sp.	0.63	13.56	1.16	0.42								
中国毛虾	<i>Acetes chinensis</i>									+	0.07	0.19	+
对虾科	Penacus	0.01	0.33	0.87	0.01	0.49	0.07	0.21	+				
未知虾	Unidentified Shrimps	0.15	4.19	10.72	1.18	0.68	4.28	8.45	1.22	0.04	1.4	3.57	0.24
糠虾类	Mysidacea	+	0.22	0.29	+								
不可辨认糠虾	Unidentified Mysidacea	+	0.22	0.29	+								
端足类	Amphipoda	0.1	9.04	15.94	1.52	0.62	8.61	23.09	1.61				
钩虾	<i>Gammarus</i> sp.	0.07	5.95	11.3	1.73	0.54	7.37	20.82	4.79				
独眼钩虾	<i>Monocloides</i> sp.	0.03	3.09	4.64	0.37	0.08	1.2	3.3	0.12				
双眼钩虾	<i>Amoelisca</i> sp.												
中华螺赢蜚	<i>Sinocorophium sinense</i>					+	0.03	0.21	+				
口足类	Stomatopoda					4.61	1.1	5.57	0.24	2.76	1.07	2.07	0.06
口虾蛄	<i>Oratosquilla oratoria</i>					4.61	1.1	5.57	0.92	2.76	1.07	2.07	0.17
蟹类	Crabs	0.01	0.44	1.16	0.01	5.27	3.96	14.85	1.03	0.05	0.13	0.38	+
矶蟹	<i>Pugettia</i> sp.	0.01	0.44	1.16	0.01								
四齿矶蟹	<i>Pugettia quadridens</i>					0.06	0.07	0.41	+				
双斑蟳	<i>Charybdis bimaculata</i>					2.89	2.55	7.63	1.21				
日本蟳	<i>Charybdis japonica</i>					1.16	0.34	1.44	0.06				
蓝氏三强蟹	<i>Tritodynamia rathbunae</i>					0.17	0.07	0.41	+				
霍氏三强蟹	<i>Tritodynamia horvathi</i>					0.03	0.03	0.21	+				
近方蟹属	<i>Hemigrapsus</i>					0.05	0.1	0.41	+				
中华近方蟹	<i>Hemigrapsus sinensis</i>					0.3	0.03	0.21	+				

续表 2

	饵料种类 Prey item	高眼鲈 <i>Cleisthenes herzensteini</i>				小眼绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>				黄鲛鰈 <i>Lophius litulon</i>			
		W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%
枯瘦突眼蟹	<i>Oregonia gracilis</i>									0.05	0.07	0.19	+
未知蟹	unidentified Crabs					0.6	0.76	4.33	0.17	+	0.07	0.19	+
等足类	Isopoda	0.01	0.44	0.87	+	0.06	0.07	0.41	+	0.01	0.07	0.19	+
日本浪漂水虱	<i>Cirolana japonensis</i>					0.06	0.07	0.41	+	0.01	0.07	0.19	+
平尾棒鞭水虱	<i>Cleantioides planicauda</i>	0.01	0.44	0.87	0.01								
枝角类	Cladocera	+	0.88	0.29	0.01								
水蚤	<i>Daphnia</i> sp.	+	0.88	0.29	0.01								
桡足类	Copepoda	+	0.99	0.58	0.01	+	0.03	0.21	+				
哲水蚤	<i>Calanidae</i> sp.	+	0.11	0.29	+								
中华哲水蚤	<i>Calanus sinicus</i>					+	0.03	0.21	+				
涟虫类	Cumacea	+	0.55	1.45	0.01								
不可辨认涟虫	Unidentified Cumacea	+	0.55	1.45	0.02								
不可辨认甲壳类	Unidentified Crustacea					+	0.03	0.21	+				
棘皮动物	Echinodermata	3.8	9.15	19.71	2.67	0.16	1.1	6.6	0.06	0.44	9.46	10.34	0.84
蛇尾类	Ophiuroidea	0.15	0.22	0.58	0.01	+	0.07	0.41	+				
萨氏真蛇尾	<i>Ophiura sarsii</i>	3.64	8.93	19.13	6.12	0.03	0.14	0.82	+	0.41	8.13	6.95	2.8
司氏盖蛇尾	<i>Stegophiura sladeni</i>					0.09	0.17	1.03	0.01	0.02	0.8	2.07	0.08
金氏真蛇尾	<i>Ophiura kinbergi</i>					+	0.1	0.62	+				
紫蛇尾	<i>Ophiopholis mirabilis</i>					0.03	0.62	3.71	0.07	+	0.53	1.32	0.03
头足类	Cephalopoda	0.49	0.22	0.58	+	0.7	0.65	3.09	0.03	1.82	4.13	7.14	0.35
十腕目	Decapodiformes												
双喙耳乌贼	<i>Sepioteuthis birostrata</i>	0.44	0.11	0.29	+	0.66	0.38	1.44	0.04	0.61	0.93	2.07	0.15
四盘耳乌贼	<i>Euprymna morsei</i>									0.06	0.27	0.38	0.01
枪乌贼	<i>Loligo</i> sp.									1.14	2.66	4.51	0.81
长蛸	<i>Octopus variabilis</i>												
短蛸	<i>Octopus ocellatus</i>												
未知头足类	Unidentified Cephalopoda	0.05	0.11	0.29	+	0.04	0.28	1.65	0.01	+	0.27	0.38	+
双壳类	Bivalvia	3.26	6.5	10.72	1.1	0.21	1.62	8.87	0.12	0.01	0.33	0.75	+
东方缝栖蛤	<i>Hiatella orientalis</i>	+	0.11	0.29	+								
樱蛤	<i>Tellinidae</i> sp.	+	0.22	0.58	+								
红明樱蛤	<i>Moerella rutila</i>					+	0.03	0.21	+				
江户明樱蛤	<i>Moerella jedoensis</i>									0.01	0.27	0.56	0.01
日本镜蛤	<i>Dosinia japonica</i>					+	0.03	0.21	+				
薄片镜蛤	<i>Dosinia laminata</i>					+	0.14	0.62	+				
密鳞牡蛎	<i>Ostrea denselamellosa</i>					0.02	0.03	0.21	+				
中国蛤蜊	<i>Macra chinensis</i>	3.21	5.62	8.7	1.95								
日本梯形蛤	<i>Portlandia japonica</i>	0.05	0.33	0.87	0.01								
酸浆贝	<i>Terebratella coreanica</i>									+	0.07	0.19	+
牡蛎科	Ostreidae												
扇贝科	Pectinidae												
未知双壳类	Unidentified Bivalvia	0.01	0.22	0.58	+	0.18	1.38	7.84	0.35				
腹足类	Gastropoda					0.08	0.21	1.24	+	0.32	0.67	1.13	0.01
海牛下目	Doridoidei												
经氏壳蛞蝓	<i>Philine kinglippii</i>					0.07	0.07	0.41	+	0.32	0.6	0.94	0.04
中国笔螺	<i>Pterygia sinensis</i>					+	0.03	0.21	+				

续表 2

饵料种类 Prey item	高眼鲈 <i>Cleisthenes herzensteini</i>				小眼绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>				黄鲛鲷 <i>Lophius litulon</i>			
	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%	W%	N%	F%	IRI%
布尔小笔螺 <i>Mitrella burchardi</i>					+	0.03	0.21	+				
中华拟蟹守螺 <i>Cerithidea sinensis</i>					+	0.03	0.21	+				
短滨螺 <i>Littorina brevicula</i>												
塔梯螺 <i>Temanella turrita</i>												
未知腹足类 Unidentified Gastropoda					0.01	0.03	0.21	+	+	0.07	0.19	+
多毛类 Polychaeta	2.5	2.21	4.35	0.21	1.07	0.48	2.68	0.03				
沙蚕 <i>Nereis succinea</i>	2.5	2.21	4.35	0.52	1.07	0.48	2.68	0.12				
异吻索沙蚕 <i>Lumbrineris heteropoda</i>												
海藻 Aglae	0.02	0.11	0.29	+					0.38	0.2	0.38	+
鱼卵 Fish eggs					+	0.03	0.21	+				

注: “+”表示小于0.01
Note: “+” indicates that the values are less than 0.01

最小(0.399)。相较于营养生态位重叠, 3种鱼类的空间生态位重叠并不明显(表 4), 高眼鲈与黄鲛鲷具有最高的空间生态位重叠(0.478), 而小眼绿鳍鱼与黄鲛鲷的空间生态位重叠则很小(0.115)。

而对于营养-空间二维生态位重叠(表 4), 虽然高眼鲈与小眼绿鳍鱼具有最高的营养生态重叠, 但由于其空间生态位重叠较小, 所以导致其营养-空间二维生态位重叠较小; 相反, 虽然高眼鲈和黄鲛鲷的营养生态位重叠不是很高, 但是其较大空间生

态位重叠导致其营养-空间二维生态位重叠最大(表 4)。

3 讨论

3.1 摄食习性

本研究发现, 山东近海高眼鲈属于底栖动物食性, 主要摄食虾类, 以脊腹褐虾和中华安乐虾为优势饵料。窦硕增等^[20]研究表明, 渤海的高眼鲈主要以鲜明鼓虾(*Alpheus distinguendus*)、口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)及

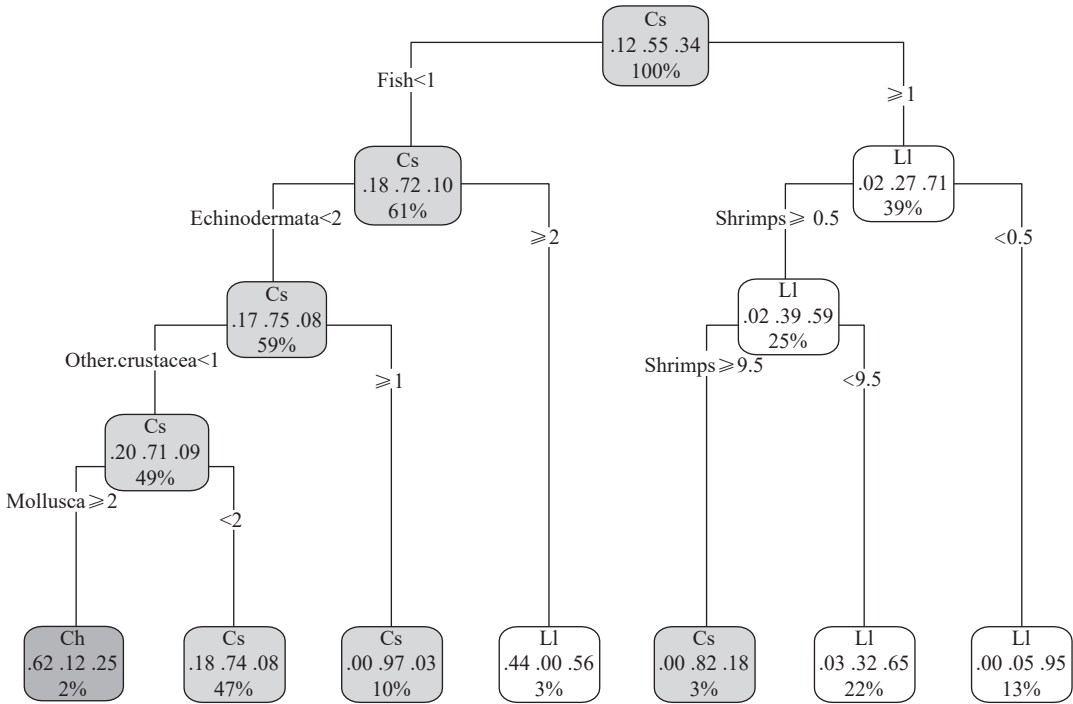


图 3 山东近海3种鱼类食物组成的分类树

Fig. 3 Classification tree of the diet composition of three fish species in the coastal waters of Shandong Province

Ch. 高眼鲈; Cs. 小眼绿鳍鱼; LI. 黄鲛鲷
Ch. *C. herzensteini*; Cs. *C. spinosus*; LI. *L. litulon*

火枪乌贼(*Loligo beka*)为食,说明不同海域高眼鲷的食物组成存在差异。山东近海小眼绿鳍鱼摄食的饵料生物达60余种,属于底栖动物食性。根据以往的研究,渤海小眼绿鳍鱼以脊腹褐虾、鹰爪虾(*Trachypenaeus curvirostris*)、口虾蛄、细螯虾及六

丝钝尾虾虎鱼(*Chaeturichthys hexanema*)为优势饵料^[21];海州湾的小眼绿鳍鱼主要摄食细螯虾、戴氏赤虾、疣背宽额虾(*Latreutes planirostris*)等^[22]。综合看来,小眼绿鳍鱼在不同海区都主要以虾类为食。山东近海黄鲈摄食的饵料生物达70余种,主

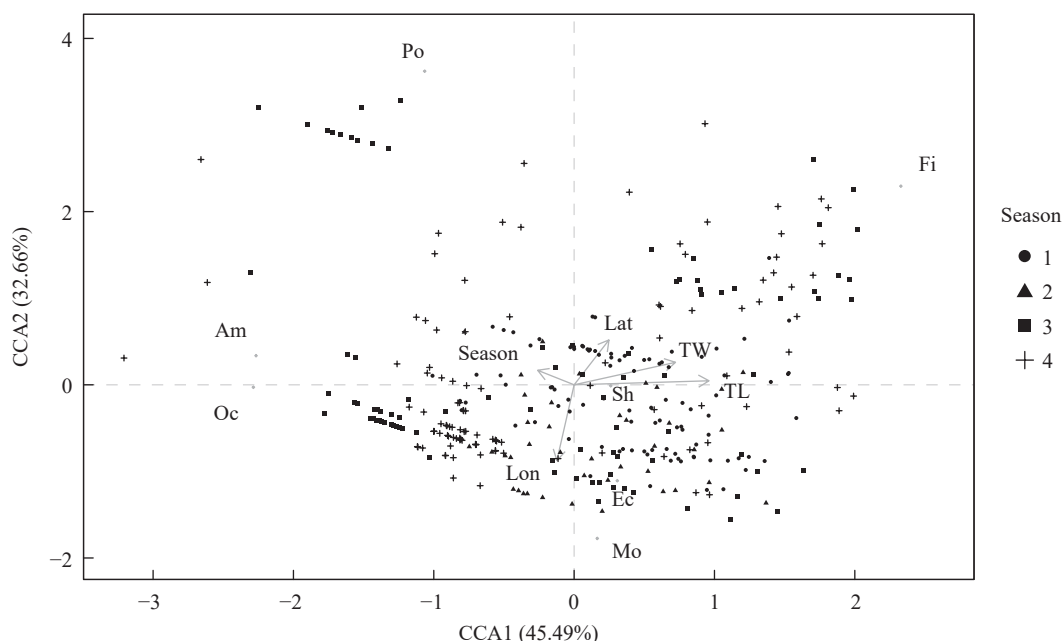


图4 高眼鲷摄食习性与影响因素之间关系的CCA分析图

Fig. 4 CCA biplot of the relationships between response variables and feeding habits

Fi. 鱼类; Sh. 虾类; Oc. 除虾类以外的甲壳类; Mo. 软体动物; Po. 多毛类; Ec. 棘皮动物; Am. 端足类; 季节1. 春季; 2. 夏季; 3. 秋季; 4. 冬季; TL. 体长; TW. 体重; T. 季节; Lat. 纬度; Lon. 经度; 下同

Fi. Fish; Sh. Shrimp; Oc. Crustaceans except shrimp; Mo. Molluscs; Po. Polychaeta; Ec. Echinoderms; Am. Amphipoda; Season 1. Spring; 2. Summer; 3. Autumn; 4. Winter; TL. Total length; TW. Weight; T. time; Lat. Latitude; Lon. Longitude. The same applies below

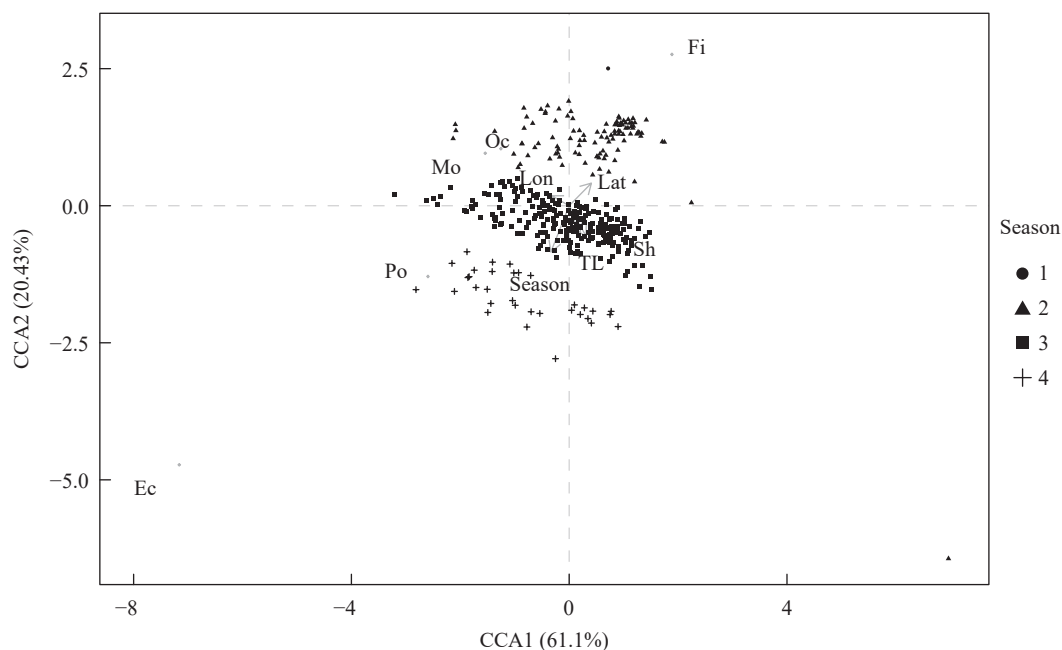


图5 小眼绿鳍鱼摄食习性与影响因素之间关系的CCA分析图

Fig. 5 CCA biplot of the relationships between response variables and feeding habits

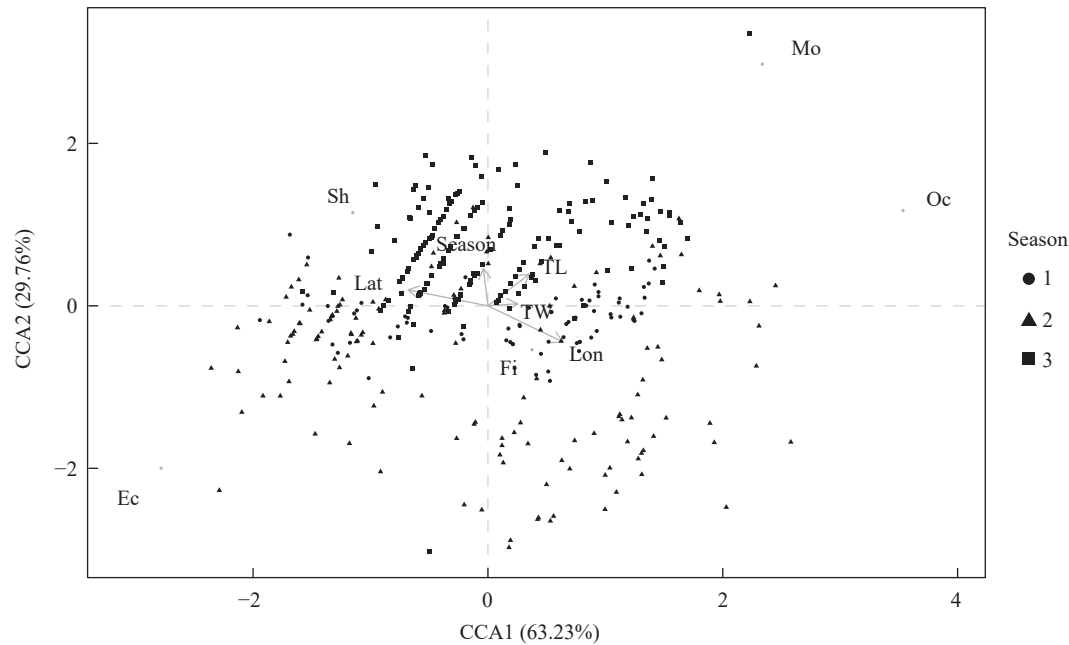


图 6 黄鲛鰈摄食习性与影响因素之间关系的CCA分析图

Fig. 6 CCA biplot of the relationships between response variables and feeding habits

表 3 山东近海3种鱼类的营养和空间生态位宽度

Tab. 3 Trophic and spatial niche breadth of three fish species in the coastal waters of Shandong Province

鱼种 Species	营养生态位宽度 Trophic niche breadth	空间生态位宽度 Spatial niche breadth
高眼鲈 <i>C. herzensteini</i>	1.65	2.95
小眼绿鳍鱼 <i>C. spinosus</i>	2.63	3.62
黄鲛鰈 <i>L. litulon</i>	3.10	3.73

表 4 山东近海3种鱼类的营养和空间生态位重叠

Tab. 4 Trophic and spatial niche overlap index of three fish species in the coastal waters of Shandong Province

鱼种 Species	营养生态位重叠 Trophic niche overlap	空间生态位重叠 Spatial niche overlap	营养-空间二维生态位重叠 Trophic and spatial niche overlap
高眼鲈 vs. 小眼绿鳍鱼 <i>C. herzensteini</i> vs. <i>C. spinosus</i>	0.858	0.115	0.098
高眼鲈 vs. 黄鲛鰈 <i>C. herzensteini</i> vs. <i>L. litulon</i>	0.531	0.478	0.254
小眼绿鳍鱼 vs. 黄鲛鰈 <i>C. spinosus</i> vs. <i>L. litulon</i>	0.399	0.207	0.083

要以鱼类为主,但不同季节的优势饵料却有差异。薛莹等^[23]的研究表明,北黄海秋季黄鲛鰈的优势饵料生物是矛尾虾虎鱼(*Chaemrichthys stigmatias*)和脊腹褐虾,与本研究的优势饵料(方氏云鲷和脊腹

褐虾)存在差异,这表明鱼类摄食的优势饵料生物会随自然海域中饵料生物组成或者数量的变化而发生变化^[24]。本研究发现,山东近海这3种鱼类虽然都属于底栖动物食性,但是其优势饵料的种类和所占比例不同,在一定程度上减缓了对饵料生物的竞争,有利于种间共存。

3.2 影响摄食的因素

本研究表明,高眼鲈的摄食与体长有显著的关系,随着体长的增加,高眼鲈会摄食更多的鱼类和虾类,而摄食其他甲壳类的比例有所减少。张波等^[25]发现,不同体长组高眼鲈摄食的食物种类有一定差异,体长<119 mm的主要以磷虾类和底层虾类为食;当体长增大时,主要摄食底层虾类和鱼类,虾类所占比例减小,与本研究的结论相吻合。鱼类的生长发育往往伴随着口裂大小的增加,游泳速度的加快,从而导致其捕食大型饵料生物的能力也在不断地增加,因此个体较大的鱼类捕食饵料鱼类的比例也较高^[26]。本研究还发现,山东近海高眼鲈摄食的饵料生物达30余种,但是每个季节摄食的饵料生物种类只有10余种,说明高眼鲈的摄食习性会随着季节变化而发生较大的变化,这可能与山东近海饵料生物的季节变化有关^[27-28]。此外,高眼鲈的体长组成存在显著的季节差异($P<0.05$),这也是导致其摄食习性存在季节变化的原因之一。

本研究还发现,黄鲛鰈的摄食与其空间分布有着密切的联系。以往的研究表明^[23],体长、性别和性腺成熟度对北黄海黄鲛鰈的食物组成没有显著

影响,水深、经度和纬度是影响北黄海黄鲛鲷食物组成的关键因素,与本研究的结论相吻合。饵料生物受到栖息环境和生活习性等因素的影响,其分布存在较大的空间异质性。鱼类总是倾向于摄食该海域可获得性较高的饵料生物,因此就导致了同种鱼类摄食的空间差异^[29]。

3.3 营养和空间生态位重叠

生物对环境的适应能力和耐受程度主要通过生态位宽度来衡量^[30]。在本研究的3种鱼中,高眼鲷的营养生态位宽度最低,说明高眼鲷所摄食的饵料种类数最少,对饵料的利用范围最小,其对饵料资源的利用能力相对较弱。空间生态位宽度是对物种空间分布范围的反映^[31]。本研究发现,黄鲛鲷的空间生态位宽度最高,说明其适应环境的能力相对较高,这也与其在山东近海的分布范围较广相吻合。而其余两种鱼出现的站位相对较少,因此它们的空间生态位宽度也较小。

生态位重叠指数通过反映物种间对资源利用的相似程度,来反映物种间潜在的竞争关系^[32]。其中,营养生态位重叠指数反映了物种间食物组成的相似程度^[7]。在本研究中,高眼鲷和小眼绿鳍鱼的营养生态位重叠最高,说明二者的食物组成较为相似。空间生态位重叠指数反映的是不同物种在空间分布上的重叠程度^[9]。本研究发现,山东近海这3种鱼类的空间生态位重叠较低,在一定程度上能够缓和因营养生态位重叠过高而导致的种间竞争。

营养-空间二维生态位重叠指数结合了营养生态位和空间生态位重叠指数的特征,反映了物种之间对食物和空间资源利用的相似程度。物种之间,高的营养-空间二维生态位重叠指数一般对应着高的空间生态位重叠指数和高的营养生态位重叠指数,任一维度的重叠指数偏低都会导致营养-空间二维生态位重叠指数降低^[7]。在资源有限的环境中,鱼类需要通过对营养和空间等生态位利用的平衡来实现共存^[33]。本研究表明,山东近海这3种鱼类都没有较为明显的营养-空间二维生态位重叠,虽然3种鱼类的营养生态位重叠都较为显著,但是空间生态位重叠较小,导致它们的营养-空间二维生态位重叠也较小。这说明3种鱼类通过不同程度的空间生态位分化,在一定程度上缓解了因选择相似的饵料生物而产生的种间竞争。

参考文献:

[1] Li B, Yang X F, Wang J X, *et al.* Feeding ecology of Bigeye Tuna (*Thunnus obesus*) in the south China Sea [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2019, **50**(2): 336-346. [李波, 阳秀芬, 王锦溪, 等. 南海大眼金枪鱼(*Thunnus*

obesus)摄食生态研究 [J]. *海洋与湖沼*, 2019, **50**(2): 336-346.]

- [2] Li Y D, Zhang C L, Ji Y P, *et al.* Spatio-temporal distribution of *Larimichthys polyactis* in southern waters off the Shandong Peninsula and its relationship with environmental factors [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, **28**(4): 442-450. [李迎冬, 张崇良, 纪毓鹏, 等. 山东半岛南部海域小黄鱼时空分布及其与环境因子的关系 [J]. *中国水产科学*, 2021, **28**(4): 442-450.]
- [3] Xu B Q, Lü Z B, Li F, *et al.* On nekton composition in southern coastal waters off Shandong Peninsula in summer [J]. *Marine Fisheries*, 2011, **33**(1): 59-65. [徐炳庆, 吕振波, 李凡, 等. 山东半岛南部近岸海域夏季游泳动物的组成特征 [J]. *海洋渔业*, 2011, **33**(1): 59-65.]
- [4] Yuan S J, Wang J, Liu S D, *et al.* Population structure and spatial distribution of *Cleisthenes herzensteini* in Shandong coastal waters [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2020, **42**(4): 29-39. [袁思剑, 王晶, 刘淑德, 等. 山东近海高眼鲷种群结构及资源分布 [J]. *海洋学报*, 2020, **42**(4): 29-39.]
- [5] Han D Y, Xue Y, Ji Y P, *et al.* Trophic and spatial niche of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2013, **20**(1): 148-156. [韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 等. 胶州湾5种虾虎鱼类的营养和空间生态位 [J]. *中国水产科学*, 2013, **20**(1): 148-156.]
- [6] Li T, Zhang X M, Zhang P D, *et al.* Seasonal variation on community structure of fishery resources in the coastal waters of southern Shandong Peninsular [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2011, **41**(Z1): 41-50. [李涛, 张秀梅, 张沛东, 等. 山东半岛南部近岸海域渔业资源群落结构的季节变化 [J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2011, **41**(Z1): 41-50.]
- [7] Song Y H, Xue Y, Xu B D, *et al.* Composition of food and niche overlap of three Sciaenidae species in Haizhou Bay [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, **44**(12): 2017-2027. [宋业晖, 薛莹, 徐宾铎, 等. 海州湾3种石首鱼的食物组成和生态位重叠 [J]. *水产学报*, 2020, **44**(12): 2017-2027.]
- [8] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of China. GB/T 12763.6-2007 Specifications for Oceanographic Survey-Part 6: Marine Biological Survey [S]. Beijing: China Standards Press, 2008: 6-17. [中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国标准化化管理委员会. 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: 6-17.]
- [9] 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, **4**(4): 307-314. [张波, 唐启升. 东、黄海六种鳗的食性 [J]. *水产学报*, 2003, **4**(4): 307-314.]
- [10] Gao Y X, Sui H Z, Ren X M, *et al.* Feeding habits of *Saurida elongata* in Haizhou Bay, Shandong, China, based on stomach contents and stable isotope [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(12): 4277-4283. [高元新, 隋昊志, 任晓明, 等. 基于胃含物和稳定同位素

- 研究海州湾长蛇鲻的摄食习性 [J]. 应用生态学报, 2020, **31**(12): 4277-4283.]
- [11] Cailliet L. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly [J]. *Gutshop*, 1996(96): 71-80.
- [12] Hyslop E J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application [J]. *Journal of Fish Biology*, 1980, **17**(4): 411-429.
- [13] Venables W N, Ripley B D. Modern Applied Statistics with S-PLUS [M]. Springer Science & Business Media, 2013: 67-85.
- [14] Marshall A D, Kyne P M, Bennett M B. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning [J]. *Journal of Fish Biology*, 2008, **72**(4): 883-898.
- [15] Ruocco N L, Lucifora L O. Ecological singularity of temperate mesopredatory myliobatoid rays (Chondrichthyes: Myliobatiformes) [J]. *Marine and Freshwater Research*, 2017, **68**(6): 1098-1111.
- [16] Chen W F, Ye S, Yu Y, *et al.* Analysis on species composition and ecological niche of cephalopod in the coastal area of south Zhejiang [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(2): 428-435. [陈伟峰, 叶深, 余玥, 等. 浙南近海头足类种类组成及生态位分析 [J]. 水生生物学报, 2021, **45**(2): 428-435.]
- [17] Marshall S, Elliott M A. Comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter and intraspecific feeding relationships in estuarine fish [J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, **51**(3): 525-546.
- [18] Han D Y. Study on feeding ecology of dominate gobiid fishes in Jiaozhou Bay [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013, 10-11. [韩东燕. 胶州湾主要虾虎鱼类摄食生态的研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013, 10-11.]
- [19] May R M. Some notes on estimating the competition matrix [J]. *Ecology*, 1975, **56**(3): 737-741.
- [20] Dou Z S, Yang J M, Chen D G. Food habits of stone flounder, spotted flounder, high-eyed flounder and red tongue sole in the Bohai Sea [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1992, **16**(2): 162-166. [窦硕增, 杨纪明, 陈大刚. 渤海石鲈、星鲈、高眼鲈及焦氏舌鲈的食性 [J]. 水产学报, 1992, **16**(2): 162-166.]
- [21] Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea fish [J]. *Modern Fisheries Information*, 2001, **16**(10): 10-19. [杨纪明. 渤海鱼类的食性和营养级研究 [J]. 现代渔业信息, 2001, **16**(10): 10-19.]
- [22] Wang R F, Zhang C L, Xu B D, *et al.* Feeding strategy and prey selectivity of *Chelidonichthys spinosus* during autumn in Haizhou Bay [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, **25**(5): 1059-1070. [王荣夫, 张崇良, 徐宾铎, 等. 海州湾秋季小眼绿鳍鱼的摄食策略及食物选择性 [J]. 中国水产科学, 2018, **25**(5): 1059-1070.]
- [23] Xue Y, Xu B D, Gao T X, *et al.* Preliminary study on the feeding habit of *Lophius litulon* during autumn in the North Yellow Sea [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2010, **40**(9): 39-44. [薛莹, 徐宾铎, 高天翔, 等. 北黄海秋季黄鲈摄食习性的初步研究 [J]. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2010, **40**(9): 39-44.]
- [24] Yan L P, Li J S, Shen D G, *et al.* Variations in diet composition and feeding intensity of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* Bleeker in the southern Yellow Sea and northern East China Sea [J]. *Marine Fisheries*, 2006, **28**(2): 117-123. [严利平, 李建生, 沈德刚, 等. 黄海南部、东海北部小黄鱼饵料组成和摄食强度的变化 [J]. 海洋渔业, 2006, **28**(2): 117-123.]
- [25] Diet composition and ontogenetic variation in feeding habits of *Cleithenes herzensteini* in central Yellow Sea [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, **4**(8): 1849-1854. [张波. 黄海中部高眼鲈的摄食及随体长的变化 [J]. 应用生态学报, 2007, **4**(8): 1 849-1854.]
- [26] Xue Y. Studies on the feeding ecology of dominant fishes and food web of fishes in the central and southern Yellow Sea [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2005: 64-77. [薛莹. 黄海中南部主要鱼种摄食生态和鱼类食物网研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005: 64-77.]
- [27] Li Z H, Xu K D, Jiang R J, *et al.* Seasonal variation of food habits of *Chelidonichthys spinosus* in the middle-northern East China Sea [J]. *Marine Fisheries*, 2010, **32**(2): 192-198. [李振华, 徐开达, 蒋日进, 等. 东海中北部小眼绿鳍鱼食性的季节变化 [J]. 海洋渔业, 2010, **32**(2): 192-198.]
- [28] Letourneur Y, Galzin R, Harmelin-Vivien M. Temporal variations in the diet of the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepede) on a Reunion fringing reef [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, **217**(1): 1-18.
- [29] Wootton R J. Ecology of Teleost Fishes [M]. Springer Science & Business Media, 2012: 69-72.
- [30] Crozier W W. Observations on the food and feeding of the angler-fish, *Lophim piscatorius* L., in the northern Irish Sea [J]. *Journal of Fish Biology*, 1985, **27**(5): 655-665.
- [31] Yu Z H, Jin X S, Li X S. Analysis of Main species of ecological niche in the central and southern Yellow Sea [J]. *Marine Fisheries Research*, 2010, **31**(6): 1-8. [于振海, 金显仕, 李显森. 黄海中南部主要鱼种的生态位分析 [J]. 渔业科学进展, 2010, **31**(6): 1-8.]
- [32] Wang G M, Zhou Q Q, Zhong W Q. Trophic niches of four species of common small mammals in inner Mongolia grassland and their relationships [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(1): 71-76. [王桂明, 周庆强, 钟文勤. 内蒙古典型草原4种常见小哺乳动物的营养生态位及相互关系 [J]. 生态学报, 1996, **16**(1): 71-76.]
- [33] 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. [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.]

FEEDING ECOLOGY AND FOOD COMPETITION OF THREE DEMERSAL FISH SPECIES IN THE COASTAL WATERS OF SHANDONG PROVINCE

HAN Fang-Cheng¹, LI Fan², FENG Yuan¹, LIU Li-Jun¹, NIU Chun-Xiang¹, XU Ye-Peng¹,
REN Yi-Ping^{1,3,4} and XUE Ying^{1,4}

(1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2. Shandong Provincial Key Laboratory of Restoration for Marine Ecology, Shandong Marine Resource and Environment Research Institute, Yantai 264006, China; 3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China; 4. Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China)

Abstract: The coastal water of Shandong Province is a typical continental marginal sea, which is an important fishing because of its unique geographical environment and hydrological factors. It is also a major spawning ground and feeding ground for many fishery organisms in the Yellow Sea. In recent years, due to the high fishing intensity, fishery resources had declined seriously. The proportion of traditional economic species in the catch has decreased significantly, and the fish community structure has changed greatly. By studying the feeding ecology and food competition between fish species in Shandong offshore waters, this study aims to understand the effects of interspecific competition on the spatial distribution, population change and stability of fish community. It will also provide basic information for the management and sustainable utilization of fishery resources in this area. Based on the data of seasonal bottom trawl surveys and stomach content analysis from 2016 to 2017, the food composition and differences in trophic and spatial niche of *Cleisthenes herzensteini*, *Lophius litulon* and *Chelidonichthys spinosus* were analyzed by assessing niche overlap coefficient and classification tree. A total of 1630 samples were collected, of which 440 were empty stomachs. The adequacy of stomach sample size was determined by cumulative prey curves. Through the cumulative prey curves, it was found that the curves of three demersal fish species were all close to an asymptotic line, indicating that the number of stomachs was sufficient to reflect their feeding ecology. The results showed that the three demersal species were benthic predators, mainly feeding on shrimp and fish. Among them, *C. herzensteini* mainly fed on shrimp (61%) and echinoderms (12%), *C. spinosus* mainly fed on shrimp (68%), while *L. litulon* mainly fed on fish (66%) and shrimp (26%). There were some differences in the feeding ecology of them, which could be distinguished by building a decision tree. ANOSIM analysis also showed that the interspecific differences in feeding ecology of the three fish species were greater than the intraspecific differences. Canonical correspondence analysis (CCA) was conducted to study the main factors affecting feeding ecology. Bray-Curtis similarity index was used as the basis of matrix calculation. Length, weight, season and geographical location (latitude, longitude) were selected as explanatory variables. A biplot of response variables and prey groups along the first two canonical axes was constructed for interpretation. The result of canonical correspondence analysis (CCA) showed that the feeding ecology of *C. herzensteini* was mainly related to its length. As length increases, *C. herzensteini* feed on more fish and shrimp. The feeding ecology of *C. spinosus* was mainly related to the season, while the feeding ecology of *L. litulon* was mainly affected by the spatial distribution. *L. litulon* eat more shrimp at the high latitude areas, and they feed on more fish with the increase of longitude. By calculating the spatial and trophic niche breadth of three fishes, it was found that *C. herzensteini* had the lowest trophic niche breadth, indicating that the prey diversity of *C. herzensteini* was low. The spatial niche breadth of *L. litulon* was the highest, indicating that its ability to adapt to the environment is relatively high, which is also consistent with its wide distribution in Shandong offshore waters. The trophic-spatial two-dimensional niche overlap index reflected the similarity in the utilization of food and spatial resources among species. If the overlap index of any dimension decreases, it would lead to the decrease of trophic-spatial two-dimensional niche overlap index. The trophic niche overlap coefficient of three fish species was high, but the spatial niche overlap coefficient was low, which reduced the interspecific competition to a certain extent.

Key words: Niche overlap; Classification tree; CCA; Food competition; Shandong offshore waters