

海洋动物营养生态位研究方法及其应用

李云凯^{1,2,3,4}, 陈子昂¹, 贡艺^{1,2,3,4}, 陈新军^{1,2,3,4}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306;
3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
4. 农业部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306

摘要: 食物资源对海洋动物的生存和繁衍至关重要。海洋动物的营养生态位描述了其在海洋生态系统中的生态地位及功能, 对分析种间关系和资源分配模式、了解群落结构与功能具有重要的指示作用。本文在整理近 30 年来国内外相关研究的基础上, 系统归纳了当前海洋动物营养生态位研究的主要方法(胃含物分析、整体组织稳定同位素分析、脂肪酸组成分析和特定化合物稳定同位素分析)及其应用领域, 着重归纳总结了量化营养生态位宽度和重叠的生态模型, 并分析了各营养生态位评估方法的优势和局限性。同时在此基础上, 对今后研究方向提出了展望, 以期为我国海洋动物摄食生态学相关研究工作提供参考。

关键词: 海洋动物; 营养生态位; 胃含物分析; 稳定同位素; 脂肪酸组成; 氨基酸单体稳定同位素

中图分类号: P735.12 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2021)04-0143-14

A review on the methods used in trophic niche studies of marine animals and their applications

LI Yunkai^{1,2,3,4}, CHEN Ziang¹, GONG Yi^{1,2,3,4}, CHEN Xinjun^{1,2,3,4}

1. College of Marine Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. 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;
4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China

Abstract: Food resources are crucial for the survival and reproduction of marine animals. The trophic niche of marine organisms refers to the ecological roles and functions in marine ecosystem. It plays an important role in studying interspecific relationship, resource partitioning, community structure and function. In this study, by collecting the relevant research on trophic niche of marine animals, we review current research methods (stomach content analysis, bulk tissue stable isotope analysis, fatty acid profiles and compound-specific isotopic analysis) and their applications by focusing on their corresponding ecological models on quantitatively evaluating the breadth and overlap of the trophic niche. Moreover, potential development and directions for further studies are presented, with the aim of providing supports for future research on feeding ecology of

收稿日期: 2020-07-10; 修订日期: 2020-08-29。姚衍桃编辑

基金项目: 国家自然科学基金项目(31872573); 上海市自然科学基金项目(17ZR1413000); 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室开放课题(2017-1A03); 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室开放课题(2019-3)

作者简介: 李云凯(1981—), 男, 吉林省长春市人, 博士, 从事海洋生态学、稳定同位素生态学、濒危物种保护生物学研究。email: ykli@shou.edu.cn

通信作者: 李云凯。email: ykli@shou.edu.cn

Received date: 2020-07-10; Revised date: 2020-08-29. Editor: YAO Yantao

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (31872573); Natural Science Foundation of Shanghai (17ZR1413000); Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology (2017-1A03); Key Laboratory of Oceanic and Polar Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (2019-3)

Corresponding author: LI Yunkai. email: ykli@shou.edu.cn

marine animals.

Key words: marine animal; trophic niche; stomach content analysis; stable isotope; fatty acid profile; compound-specific isotopic analysis

Elton(1927)在其专著《Animal Ecology》中提出的生态位(niche)理论,系生物在生物群落中的机能作用和地位。该理论特别强调一种生物和其他生物的营养关系作用,被认为是最早的“营养生态位(trophic niche)”理论(钟章成, 1987)。在海洋生态系统中,食物资源对于海洋动物的生存、发育和繁殖尤为重要(Ross, 1986)。摄食是研究海洋动物营养生态位的重要内容,对理解物种在生态系统中的营养关系及功能作用至关重要(Willson et al, 2010),而海洋动物的营养生态位反映了其在生态系统中的生态地位及功能,对分析种间关系和资源分配模式,以及了解群落结构与功能均具有重要的指示作用(Fogarty et al, 1998)。

在海洋动物营养生态位研究中,常通过能够反映食物网营养结构的定量指标来刻画营养生态位(Santos-Carvalho et al, 2015)。一个物种对生态系统最重要的贡献之一是其在系统内对能量利用、储存和转移方面的作用,因而评估一个物种的功能作用在很大程度上取决于对其营养生态位宽度的量化。此外,物种间资源的分配及竞争程度通常根据生态位重叠的高低来推断(Willson et al, 2010)。生态位宽度和重叠作为描述种间关系最重要的两个指标(王凤等, 2006),分别反映了海洋动物摄食饵料生物的多样性和均匀度(Bearhop et al, 2004),及物种间对资源利用的相似程度(王桂明等, 1996)。

营养生态位是生态位理论中最方便测定的指标之一(Bearhop et al, 2004)。研究营养生态位最早和最直接的方法是直接观察法,即直接观察研究对象的摄食行为,记录摄食食物种类及数量等(原宝东等, 2016),但这一方法较难适用于海洋动物中。在海洋生态系统中,捕食者与猎物之间的相互作用很难被直接观察到(Brodeur et al, 2017),常采用“间接”观察法,即胃含物分析,它是了解海洋动物“吃了什么”的最直接和最便捷的方法,能够提供一个最直接的食性快照(Costa et al, 2019)。但由于其“分辨率”会受到消化程度影响,且仅能反映最近摄食信息的局限性,因而陆续出现了运用稳定同位素(stable isotope)、脂肪酸(fatty acid)及分子生物学对其进行补充(Dalsgaard et al, 2003; Varela et al, 2019)。

为了解海洋动物营养生态位相关研究的发展,在中国知网(CNKI)和 Web of Science 所有数据库中,对近 30 年的相关研究文献进行检索。中文文献的检索关键词为“营养生态位”和“生态位”,分别再以“胃含物”、“稳定同位素”、“脂肪酸”进行检索(排除会议性论文及非相关文章)。在 Web of Science 所有数据库中的检索关键词为“marine”和“niche”,分别再以“trophic”、“stomach contents”、“stable isotopes”及“fatty acid”选择相关领域及文献类型进行检索。检索结果发现,国内对营养生态位的研究相对较少,且起步较晚,文献数量年间波动幅度较大,研究生态位多以胃含物分析为主,其次是稳定同位素技术。国外对海洋动物营养生态位的研究则一直呈增长趋势,在早期使用最多的是胃含物分析法,其次是稳定同位素和脂肪酸组成分析。2007年后,利用稳定同位素研究营养生态位的相关文献开始大量出现,总体上呈持续增长趋势,而利用脂肪酸分析的相关研究则一直处于缓慢的增长趋势(图 1)。

本文在检索国内外有关海洋动物营养生态位研究的基础上,综述了目前海洋动物营养生态位研究中的常用方法及其应用领域,并探讨了氨基酸单体稳定同位素分析在营养生态位评估中的潜在应用价值,以期今后的摄食生态学相关研究工作提供参考。

1 海洋动物营养生态位的研究方法及应用

1.1 胃含物分析

食物的种类组成和分布是种群生存和繁殖的重要条件,摄食是能量传递最为重要的一环,因此动物食性的分析是研究其营养生态位的重要内容(Cassini, 1994)。胃含物分析法作为研究海洋动物食性的基础性方法(Hyslop, 1980),通过对胃肠道内消化物进行定性、定量分析,探讨其摄食习性 & 能量来源,评估海洋动物的生态功能与地位,根据食物多样性来计算营养生态位的宽度(Bearhop et al, 2004)。薛莹等(2003)把鱼类食性分析所用指数模型分为单一指数和综合性指数两类(表 1),并指出任何一种单一指数都不能够完整地描述鱼类的食物组成,应该同时使用多个指数进行描述。

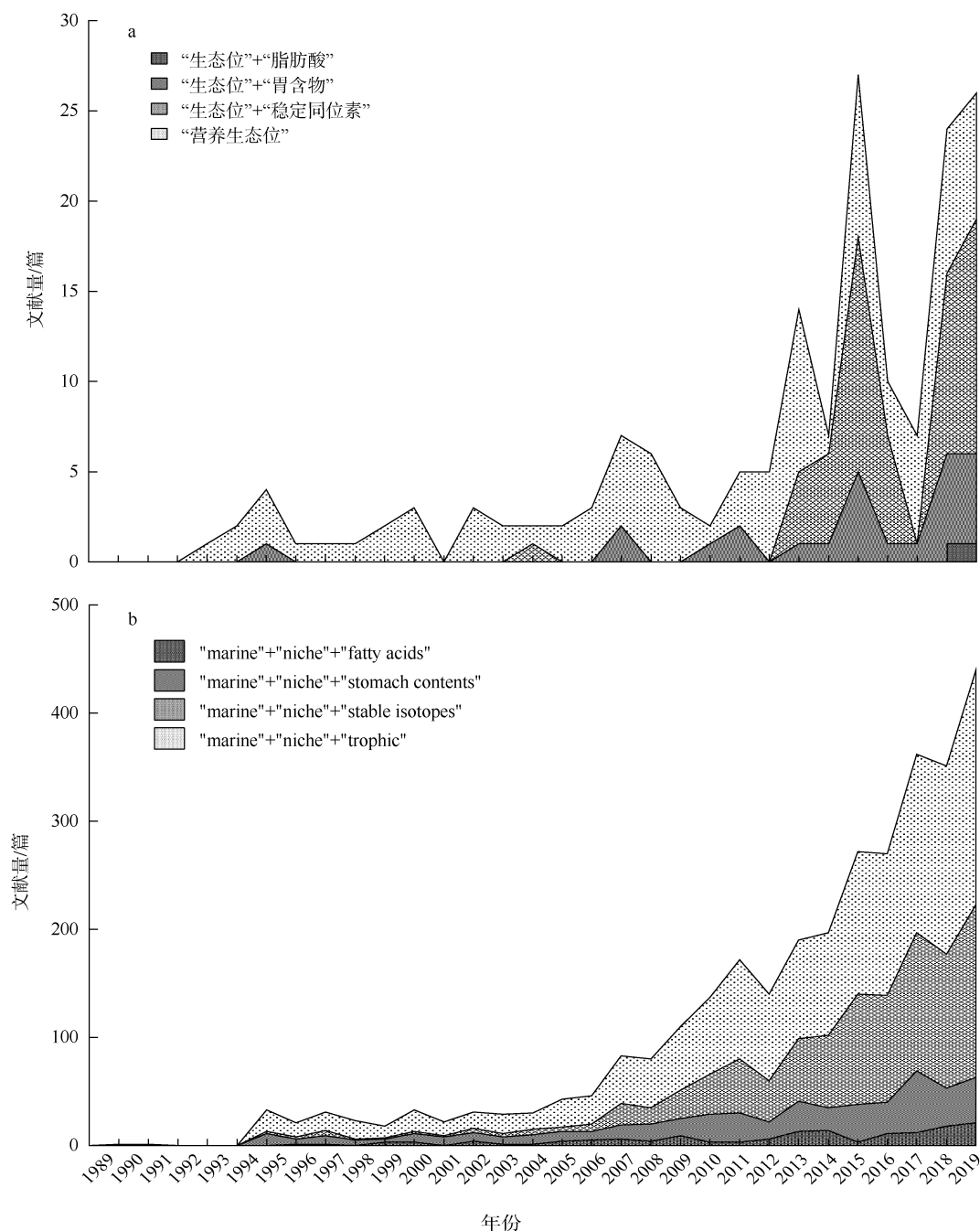


图1 1989—2019年海洋动物营养生态位相关文献动态

a. 国内相关文献发布动态; b. 国际相关文献发布动态。各图例表示以不同检索主题词检索所得的文献

Fig. 1 Development trends of related articles on trophic niche of marine animals in 1989-2019

国内已有多位学者对生态位宽度及生态位重叠的计算方法进行了归纳(杨效文等, 1992; 周丹等, 1999; 李翌等, 2003)。每种方法的适用条件不同, 且模型条件不同, 计算结果也存在一定差异(周丹等, 1999)。计算生态位宽度的模型有多种, 根据是否考虑资源可利用率将其划分为两种(刘屹等, 2015), 其中 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数(Levins, 1968)为不考虑资源可利用率的模型, 而 Urburt 测度式、Petraitis 测度、Feinsinger 测度和 Smith 测度

(MacArthur, 1968; Colwell et al, 1971; Feinsinger et al, 1981)为考虑资源可利用率的模型。由查阅的国内外相关文献可知, 营养生态位宽度的计算常采用根据各饵料生物类群的质量百分比、体积百分比及出现频率等参数计算的 Shannon-Wiener 指数模型和 Levins 指数模型。此外, 结合这两种指数模型对应的均匀度指数, 即标准化方程, 其值位于 0~1 之间, 适合进行种间比较(Marshall et al, 1997; 杨璐等, 2016)。

表 1 描述食物组成的单一指数和综合性指数

Tab. 1 Single index and comprehensive index in describing food composition

指数类型	指数	公式
单一指数	出现频率($F\%$)	$F = \frac{\text{某种饵料生物出现次数}}{\text{非空胃样品数}} \times 100$
	个数百分比($N\%$)	$N = \frac{\text{某种饵料生物个数}}{\text{饵料生物总个数}} \times 100$
	体积百分比($V\%$)	$V = \frac{\text{某种饵料生物体积}}{\text{饵料生物总体积}} \times 100$
	质量百分比($W\%$)	$W = \frac{\text{某种饵料生物质量}}{\text{饵料生物总质量}} \times 100$
综合性指数	相对重要性指数(IRI)	$IRI = F\% (N\% + V\%)$ 或 $IRI = F\% (N\% + W\%)$
	绝对重要性指数(AI)	$AI = F\% + N\% + W\%$
	优势指数(I_p)	$I_p = \frac{V_i F_i}{\sum (V_i F_i)}$
	几何重要性指数(GII_j)	$GII_j = \frac{(\sum V_i)_j}{\sqrt{n}}$

注: I_p 中 V_i 为食物 i 的体积所占的比例(或 $W\%$), F_i 为食物 i 的出现频率; GII_j 中 V_i 为第 i 个指标($V\%$ 、 $W\%$ 、 $N\%$), n 为所用指标对应的食物总个数

其中, Shannon-Wiener 指数 (Shannon et al, 1963) 计算公式为:

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \quad (1)$$

Pielou 均匀度(Pielou, 1966)计算公式为:

$$J' = H' / \ln S \quad (2)$$

Levins 指数(Krebs, 1989)计算公式为:

$$B = 1 / \sum P_i^2 \quad (3)$$

Hulbert 均匀度(Hulbert, 1978)计算公式为:

$$B_a = (B - 1) / (S - 1) \quad (4)$$

上述各式中: P_i 为第 i 种饵料生物占该种鱼类所有饵料生物的质量百分比(或体积百分比、出现频率); S 为饵料生物种类数。 H' 和 B 可表征营养生态位宽度, J' 与 B_a 为对应的标准化营养生态位宽度 (Marshall et al, 1997)。利用 B_a 值可对营养生态位进行划分, 0~0.39 为窄生态位, 0.4~0.6 为中等生态位, 0.61~1 为宽生态位 (Corrêa et al, 2011; 杨璐 等, 2016; Maitra et al, 2020)。

有研究认为 Levins 指数是一个更适合测量生态位宽度的模型 (Krebs, 1989), 因为它会对丰富的资源给予更多权重, Shannon-Wiener 指数则对稀有资源更敏感。Marshall 等 (1997) 研究了各种用于分析鱼类种间(内)摄食关系的模型的优缺点, 认为 Levins 指数和 Shannon-Wiener 指数这两种生态位宽测度的结果几乎没有差异。此外, Marshall 等 (1997) 在比较标准化生态位宽度时, 发现均匀度 J' 的取值范围大于均匀度 B_a 的取值范围, 而均匀度 B_a 的种间变化性更大。因此, 稀有物种的重要性变得更明显, 均匀度指数 J' 比 Levins 指数更能反映摄食的多样性, Levins

指数则与主要资源的数量有更强的关系 (Krebs, 1989)。因此, 在描述生态位宽度时, 使用标准化方程 (J' 或 B_a) 将比 Levins 指数或 Shannon-Wiener 指数更合适; Shannon-Wiener 指数对稀有物种敏感性更高, 因而能更恰当地反映生态位的整体宽度; 在进行种间比较时, Levins 指数可能最适合, 因为它降低了更稀有的猎物资源的权重, 而这些资源在摄食中占比很小。

对于生态位重叠, 常用的度量方法有 Schoener (1970)、Levins (1968) 和 Pianka (1973) 分别提出的生态位重叠模型。其中, 物种间最常见的生态位重叠分析方法是基于经典的 Pianka 指数 (Pianka, 1973), 该指数来源于不同物种的摄食组成, 公式如下:

$$O_{jk} = \sum_i P_{ij} P_{ik} / \sqrt{\sum_i P_{ij}^2 \sum_i P_{ik}^2} \quad (5)$$

在计算营养生态位时, 公式 (5) 中的 P_{ij} 可代表饵料生物 i 占捕食者 j 中所有饵料生物的质量百分比、体积百分比或出现频率, P_{ik} 同理; n 为饵料生物总数。 O_{jk} 表示 j 和 k 两物种间营养生态位重叠程度, 其取值范围为 0~1, 值越大, 说明重叠程度越高, $O_{jk}=0$ 视为无重叠, $O_{jk}>0.3$ 视为重叠有意义, $O_{jk}>0.6$ 视为显著重叠, $O_{jk}=1$ 视为完全重叠 (Grossman, 1986; Corrêa et al, 2011; Guo et al, 2014)。

此外, 也有学者 (Vaudo et al, 2011; Knickle et al, 2014) 使用 Schoener 重叠指数模型 (Schoener, 1970), 其公式如下:

$$C = 1 - 0.5 (\sum |P_{ix} - P_{iy}|) \quad (6)$$

式中: P_{ix} 和 P_{iy} 分别为生物饵料 i 在物种 x 和 y 的食物组成中所占的质量百分比(或出现频率, 或相对重要性指数); C 为 x 和 y 两物种间营养生态位的重叠程度, 其变化范围为 0~1, 0 代表无重叠, 1 代表完全重叠, 通常 $C > 0.6$ 认为具有生物学意义(Wallace, 1981; Vaudo et al, 2011; Knickle et al, 2014)。

Carroll 等(2019)在对空间生态位相似性进行描述时指出 Schoener 指数存在一个潜在的缺陷, 即当两个物种在大范围内以低密度或低出现概率同时出现及它们之间的相互作用不太可能发生时, Schoener 指数会得到一个偏高的重叠值。同样, 如果在某些区域有许多捕食者, 而捕食者的数量与被捕食者的数量相关, 那么在捕食压力可能很高的情况下, Schoener 指数会得到一个偏低的重叠值。Pianka 生态位重叠指数受种群个体数量影响较小, 其值取决于食物资源在物种间所占的相对比例, 能客观反映物种间对资源利用的相似程度(杨效文 等, 1992; 周丹 等, 1999; 李黎 等, 2003)。

由于胃含物分析法是基于形态学观察基础上对胃肠道内容物进行的分类鉴定, 往往需对研究物种的胃肠道内容物进行致命取样、洗胃等, 且无法对已消化食物进行形态学分析, 使得胃含物分析法在濒危物种食性研究中不可取(Hancock et al, 2019), 或在以胶质浮游动物和其他软体动物为食的物种的食性研究中极其困难(Clarke et al, 2020)。近几年, 许多胃含物研究结合了分子生物手段, 如采用 DNA 条形码、高通量测序技术等, 能够开展更深入的生物学研究, 且在一定程度上弥补了由于消化导致分辨率降低的不足。DNA 条形码技术为物种水平的鉴定提供了一种有效的方法, 将更有利于生物分类学和生物多样性的研究(Hajibabaei et al, 2007)。例如, 席晓晴等(2017)选用线粒体细胞色素 C 氧化酶亚基 I (mitochondrial cytochrome oxidase subunit I, COI) 作为分子标记, 对皮氏叫姑鱼(*Johnius belangerii*)的胃内食糜进行了物种鉴定, 结果比传统胃含物观测法鉴定出了更多物种, 提供了皮氏叫姑鱼更加多样的摄食信息。Clarke 等(2020)运用高通量测序, 选用 PCR 扩增核糖体 DNA(18S ribosomal DNA)V9 区对印度洋南部中上层鱼类胃含物进行了食性分析, 研究对象包括 4 种灯笼鱼和南极深海鲑(*Bathylagus antarcticus*), 结果发现 4 种灯笼鱼以摄食端足类、磷虾类和桡足类为主, 放射虫类和管水母类在南极深海鲑摄食中占比较高, 同时还发现在以往的胃含物分析中这些类群的饵料贡献率被大大低估, 这证实

了高通量测序技术在中上层鱼类摄食评估中可能具有更大的发展空间或潜力。传统的胃含物分析加上 DNA 分子技术的补充, 可大幅提高胃含物分析的分辨率。

虽然胃含物分析存在一定的局限性, 即其“分辨率”会受到消化程度的直接影响, 但由于胃含物分析能够提供基础的分类学数据(高小迪 等, 2018), 目前在营养生态位的研究中仍被普遍运用。如韩东燕等(2013)在对胶州湾 5 种虾虎鱼类进行胃含物分析时发现这些鱼类均属底栖动物食性。通过 Shannon-Wiener 指数及 Pianka 生态位重叠指数对其营养生态位宽度及重叠程度进行评估, 结果表明六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*)在 5 种虾虎鱼中占据的营养生态位宽度最大, 且食物组成与钟馗虾虎鱼(*Tridentiger barbatus*)较为相似, 两者重叠指数最高, 较容易发生食物竞争(韩东燕 等, 2013)。SÁ-Oliveira 等(2014)对巴西马卡帕(Amapá)地区的鱼类群落同样进行了胃含物分析, 并利用 Levins 指数及 Pianka 指数分析比较了它们的生态位宽度及重叠, 发现该地区的鱼类群落物种中绝大多数是摄食特化物种, 且具有较窄的生态位宽度; 食鱼性(piscivores)鱼类和食碎屑(detritivores)鱼类有较高的生态位重叠, 且随季节及区域变化生态位重叠变化较小。Grainger 等(2020)利用胃含物分析法对澳大利亚新南威尔士(New South Wales, Australia)海域噬人鲨(*Carcharodon carcharias*)的食性进行了初步分析, 并应用多维营养生态位框架构建了其摄食生态位, 结果显示鳕澳鲈(*Arripis trutta*)是噬人鲨的主要捕食对象, 其次为鳐类、珊瑚礁鱼类等底栖食性鱼类; 此外, 噬人鲨的营养生态位宽度在性别之间无差异, 与南非地区的噬人鲨结果相似, 且随着鲨鱼个体体型的增大, 营养生态位宽度增加, 并认为这可能与其活动范围的扩大导致的摄食对象增加有关。

1.2 整体组织稳定同位素分析

直接食性分析如胃肠道内容物分析和粪便分析, 仅能对较难消化的硬组织形态进行鉴定, 而对易消化食物则难以判别, 或对于某些食物饵料在生物消化道内的相对丰度无法准确测量, 此时常引入稳定同位素示踪法来辅助判断食物来源(Willson et al, 2010; 沙永翠 等, 2015)。其原理是生物圈中重、轻同位素在生物新陈代谢过程中的同位素分馏(Post, 2002)。碳稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)在营养级间变化很小, 约为 0.1‰~0.4‰, 可用来示踪消费者的能量来

源; 氮稳定同位素比值($\delta^{15}\text{N}$)在营养级间相差约 $3.4\text{‰} \pm 1\text{‰}$, 可用来评估消费者的营养级(Trophic Position, TP)(Minagawa et al, 1984; Li et al, 2014), 其公式如下:

$$\text{TP} = \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}}{\text{TEF}} + \lambda \quad (7)$$

式中: $\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}}$ 为消费者氮稳定同位素比值; $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 为基线生物的氮稳定同位素比值; TEF 为营养级间富集度(Trophic Enrichment Factor); λ 为基线生物的营养级; TP 表示消费者营养级(姜亚洲 等, 2015; Ji et al, 2019)。此外, 消费者组织的稳定同位素比值反映了组织合成期间的摄食, 因此具有不同周转率的组织, 其整合的摄食信息代表了不同的时间段。例如, 肝脏等代谢速率高的组织可反映短期食性, 而骨骼则表达的是更长时间内的摄食信息(Bearhop et al, 2004)。

消费者组织稳定同位素组成能反映其食物来源, 在生态系统中的生物均有其特异性的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 水平(石焱, 2018)。稳定同位素值是生物体组织长时间营养过程的累计, 为量化营养生态位提供了一种有效手段(李凡 等, 2018)。Layman 等(2007)提出了 6 种基于碳、氮稳定同位素的定量指标来从不同角度度量生态位(表 2), 被称为 Layman 矩阵(Layman matrix), Layman 矩阵可表征食物网营养结构的多样性和冗余度。Knickle 等(2014)运用 Layman 矩阵研究了纽芬兰沿海同域鳕的摄食生态位分化, 发现大西洋鳕(*Gadus morhua*)和格陵兰鳕(*G. ogac*)基本处于同一营养水平, 营养生态位无明显重叠, 两物种摄食竞争程度较低, 表明摄食竞争不太可能是该地区大西洋鳕缓慢恢复重建的原因。黄佳兴等(2019)通过 Layman 矩阵分析了南海中西部海域鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)中型群和微型群的营养级变化及营养生态位差异, 发现不同胴长组鸢乌贼的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围有所差异, 其中 $\delta^{15}\text{N}$ 值随胴长增加有增大的趋势。营养生态位宽幅和营养级的多样性表现为中型群大于微型群, 可能是由于鸢乌贼在生长发育过程中会发生摄食行为的转变, 中大型鸢乌贼主要摄食头足类和鱼类, 而小型鸢乌贼则主要摄食低营养级的小型鱼类和浮游动物。值得注意的是, 当应用 Layman 矩阵中的凸包面积(total area of the convex hull, TA)来描述群落种群的同位素生态位宽度时, 应谨慎考虑样本量大小。在样本量较大的情况下, 对不同种群个体间(包括不同大小的个体)的营养生态位宽度作比较时, $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 值

易出现离群值, 使 TA 产生偏差, 其结果可能在统计学上无意义(Podani, 2009; Jackson et al, 2011)。Jackson 等(2011)对此进行了校正, 考虑到采样过程中的随机误差和采样数据的不确定性, 提出了在 R 统计计算包中进行分析的标准椭圆面积(standard ellipse area, SEA), 用基于双变量数据的标准椭圆来表示其核心生态位, 其变量 x 和 y 是由相关的协方

差矩阵支撑, 即 $\Sigma = \begin{bmatrix} \sigma_x^2 & \text{cov}(x, y) \\ \text{cov}(y, x) & \sigma_y^2 \end{bmatrix}$ 。协方差矩

阵规定了椭圆的形状和大小, 以及 x 和 y 的均值。 Σ 的特征值(λ)和特征向量(v)给出了长半轴 $a=\lambda_1^{-1}$ 和短半轴 $b=\lambda_2^{-1}$ 的长度, 以及 a 与 x 轴的夹角 $\theta=\sin^{-1}(v_{12})$, 依据这些变量和参数即可进行绘图并计算椭圆面积 $\text{SEA}=\pi ab$ (Jackson et al, 2011)。

目前, 稳定同位素技术已经相当成熟, 并已成为海洋动物营养生态位研究领域的重要手段, Layman 矩阵和标准椭圆则是应用稳定同位素技术研究海洋动物营养生态位的重要工具。Chiu-Werner 等(2019)通过测定洪堡企鹅(*Spheniscus humboldti*)羽毛的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 建立了凸多边形和标准椭圆区域, 分析了野生洪堡企鹅在厄尔尼诺(El Niño)影响下的营养生态位分离情况。结果发现在不同厄尔尼诺强度下, 洪堡企鹅的营养生态位有明显的分离, 各年份间的生态位宽度也存在显著差异。Murillo-Cisneros 等(2019)研究了南加利福尼亚太平洋沿岸 3 种鲭类的同位素生态位划分, 通过贝叶斯标准椭圆绘制同位素生态位, 发现突吻犁头鲷(*Pseudobatos productus*)相比洁背强鳍鲷(*Zapteryx exasperata*)和加州鲭(*Myliobatis californica*)占据着最宽的同位素生态位, 突吻犁头鲷与洁背强鳍鲷之间的同位素生态位重叠值高于突吻犁头鲷与加州鲭间的重叠值。这表明突吻犁头鲷与洁背强鳍鲷可能存在共享的食物资源和栖息地, 而与加州鲭则存在一定的资源隔离。国内也有许多学者使用 Layman 矩阵和标准椭圆相结合的方法进行营养生态位分析。如盖珊珊等(2019)对小黑山岛人工鱼礁区的许氏平鲉(*Sebastes schlegelii*)和大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)进行了营养生态位分析, 通过测定其 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 值计算了凸多边形面积、标准椭圆面积及营养生态位重叠面积, 结果发现两种鱼仅在秋季出现营养生态位重叠, 许氏平鲉春、秋两季的营养生态位宽幅均大于大泷六线鱼, 说明许氏平鲉对食物资源的利用和竞争能力较大泷六线鱼更强。

表 2 基于碳、氮稳定同位素度量营养生态位的定量指标
Tab. 2 Quantitative indicators of trophic niche based on carbon and nitrogen stable isotopes

定量指标	含义	作用	参考文献
$\delta^{13}\text{C}$ 范围	$\delta^{13}\text{C}$ 最大值与最小值之间的差值	可表示基础食物来源的多样性	
$\delta^{15}\text{N}$ 范围	$\delta^{15}\text{N}$ 最大值与最小值之间的差值	可表示食物网中的营养长度，取值范围越大表明营养级越宽泛	
质心的平均距离	$\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 二维坐标系中，所有个体到质心的平均距离，所有个体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 的均值即为质心坐标	代表物种内营养多样性的平均程度	
最短均值	$\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 二维坐标系中，相邻两点最短距离的平均值	可代表物种在 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 二维坐标系中的整体密度	Layman et al, 2007; Vaudo et al, 2011; Zhang et al, 2018; 李凡 等, 2018;
最短均值标准差	$\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 二维坐标系中，相邻两点间最短距离的标准差	可代表物种在 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 二维坐标系中的均匀度，其值越低表明营养生态位分布更加均匀。相比最短均值，受样本量大小的影响较小	Costa et al, 2019; 黄佳兴 等, 2019
凸包面积	$\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 二维坐标系中，所有点围成的凸多边形面积	可指示食物网中营养多样性的总程度	
标准椭圆面积	$\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 二维坐标系中，经协方差矩阵数据处理绘制的椭圆面积	量化营养结构和生态位划分，相比凸包面积，受样本量影响较小	

1.3 脂肪酸分析

脂肪酸(fatty acid)是水生生物的重要组成部分，一般占到干重的 2%~15%(王娜, 2008)，主要以三羧酸甘油酯和磷脂的形式存在。由于生物体内三羧酸甘油酯中的脂肪酸主要来自于所摄入的食物，同时脂肪酸在生物体内的代谢过程中比较稳定，经生物消化吸收后基本结构不变，因此它连接的脂肪酸是指示其食物来源的重要标志(黄亮 等, 2009)。Bourdier 等(1989)通过喂养试验，发现浮游动物桡足类指镖水蚤(*Acanthodiptomus denticornis*)的脂肪恢复速率取决于其所摄食的藻类，经过 20d 喂养后，其体内脂肪组织的部分脂肪酸(如 16:1n7 和 18:1n7)显示出与食物来源相同的特征。对于水生生物来说，n-3 和 n-6 系列多不饱和脂肪酸只能从饵料中获取，不能自身合成，被称为必需脂肪酸(王娜, 2008)。而且到目前为止，已被研究的鱼类均需要至少一种高度不饱和脂肪酸(Sargent et al, 1995)。这些高度不饱和脂肪酸从生态系统的低营养级传递到高营养级的过程中，其结构基本保持不变，可用于区分种间资源利用模式差异(摄食对象种类或栖息地)、确定生态位分化模式及食性的特异化程度、探究食性在空间及时间上的变化、定性和定量分析食性(高小迪等, 2018)。

脂肪酸作为一种良好的营养示踪物，利用脂肪酸分析探究营养生态位的研究已有开展。脂肪酸组成(fatty acid profiles)可以用来研究捕食者和猎物之

间的动态关系、食物网结构和能量流(Sardenne et al, 2016)。由于脂肪酸组成分析所测得的脂肪酸种类较多，通常都需要对数据作降维处理。Pethybridge 等(2014)对来自西北地中海的沙丁鱼(*Sardina pilchardus*)、欧洲鳀(*Engraulis encrasicolus*)和黍鲱(*Sprattus sprattus*)进行了脂肪酸组成研究，结果显示沙丁鱼和欧洲鳀在 3 月份有较大的摄食重叠；通过主成分分析(principal component analysis, PCA)及多维标度排序(multidimensional scaling ordinations, MDS)分析比较了 3 种鱼在不同月份的脂肪酸生态位，结果表明沙丁鱼比欧洲鳀的摄食策略更多样化，且冬季摄食重叠高于夏季，而黍鲱相比沙丁鱼和欧洲鳀在冬季更具有独特的生态位。Antonio 等(2014)利用脂肪酸组成分析并结合稳定同位素技术($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值)分别绘制了标准椭圆和多维尺度多边形，研究了温带河口地区 3 种甲壳类动物的生态位分化，发现佩氏长臂虾(*Palaemon peringueyi*)表现出与其他两种虾类有不同的摄食偏好，导致其与另外两种虾类的同位素生态位发生分离，反映了其摄食组来源不同；但脂肪酸生态位发生重叠，说明佩氏长臂虾可利用食物的脂肪酸组成较其余虾类有更多的相似性。例如，佩氏长臂虾更多同化的是底栖微藻，另外两种虾类则主要摄食颗粒有机物。3 种虾类的食物源受时间的推移反映在同位素值上有所不同，但脂肪酸组成(至少在一年内)较为相似，因此通过比较碳、氮稳定同位素和脂肪酸各自组成的生态位，

能够提供更多尺度信息。Sardenne 等(2016)采用 NMDS(non-metric multidimensional scaling)研究了印度洋西部同域分布的热带金枪鱼营养生态位,证实了个体发生生态位分化是热带金枪鱼共存的主要因素。此外, Bierwagen 等(2019)基于几种中级捕食者肌肉和血浆的脂肪酸组成,利用物种关联性分析(species association analysis)和 EcoSimR 模拟,结合 Pianka 指数及 Shannon 指数,研究了大堡礁生态系统中中级捕食者的生态位宽度及种间生态位重叠程度;同时还通过冗余分析(redundancy analysis, RDA)确定了物种基础食源差异,并利用 Layman 矩阵比较了研究物种的脂肪酸生态位宽度。结果发现灰三齿鲨(*Triaenodon obesus*)与钝吻真鲨(*Carcharhinus amblyrhynchos*)有明显的摄食重叠,但灰三齿鲨占据的生态位面积比钝吻真鲨小;同时还发现鲨鱼与硬骨鱼之间有明显的生态位分离。该结果与 Espinoza 等(2019)在汤斯维尔(Townsville)地区利用稳定同位素分析技术获得的摄食重叠结果相似。

1.4 氨基酸单体稳定同位素分析

尽管整体组织稳定同位素分析(bulk tissue stable isotope analysis, SIA_{bulk})在评估摄食和营养关系方面作用明显,但也存在局限性(Laiz-Carrión et al, 2019)。例如,随着营养级的增加,¹⁵N 的富集是随

消费者种类、生理及食性变化而变化的(del Rio et al, 2009);在复杂的生态系统中,基线较难确定(Popp et al, 2007)。而特定化合物同位素分析技术在一定程度上可以解决这些问题。特定化合物(氨基酸)同位素分析(compound-specific isotopic analysis of amino acids, CSIA-AA)在摄食生态学领域主要用以研究捕食者碳源和氮源的追溯及其循环过程(Cherel et al, 2019),包括生态系统同位素基线的确定(贡艺等, 2017)、有机质碎屑溯源和转化(Tremblay et al, 2009)、营养级计算(Stewart et al, 2017)、种内(间)关系分析(Zanden et al, 2013)及迁徙洄游(Cherel et al, 2019)等。其原理是消费者的摄食组成和代谢过程能够反映在特定氨基酸的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{AA}}$ 和 $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$ 值上(Boecklen et al, 2011)。McClelland 等(2002)对海洋中绿藻及浮游动物 $\delta^{15}\text{N}$ 值的研究表明,随着营养水平的升高,生物体 $\delta^{15}\text{N}$ 值的升高是其体内氨基酸 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化的平均结果。某些氨基酸,如谷氨酸,其 $\delta^{15}\text{N}$ 值在营养级间的富集可达近 7‰,被认为是“营养”氨基酸;而苯丙氨酸等氨基酸的 $\delta^{15}\text{N}$ 值几乎不变,被认为是“源”氨基酸(Ruiz-Cooley et al, 2017)。Chikaraishi 等(2007)在沿海自然环境中观察到底栖藻类与腹足类动物存在同样的关系,并提出了一种可能影响其营养关系的机制(图 2)。某些氨基酸(如

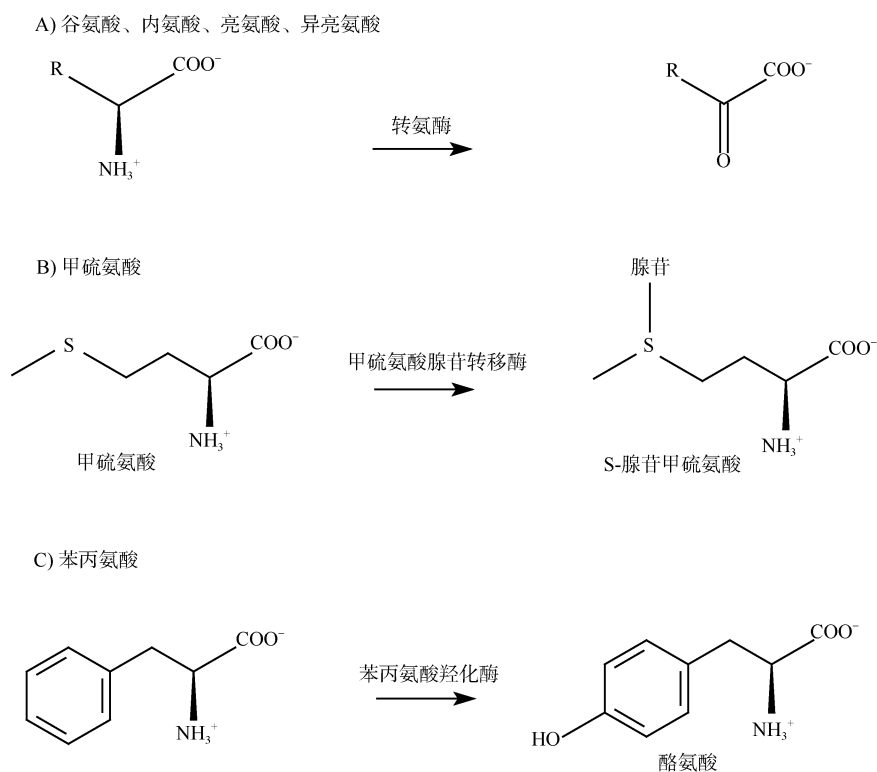


图 2 氨基酸代谢过程中的氮同位素分馏[引自 Chikaraishi 等(2009)]

Fig. 2 Nitrogen isotopic fractionation during amino acid metabolism. After Chikaraishi et al (2009)

丙氨酸、缬氨酸、异亮氨酸和谷氨酸)由于代谢转氨过程中发生碳氮键裂解而产生 N 的分馏,导致 ^{15}N 的富集,最高可达 10‰;而其他氨基酸(如蛋氨酸和苯丙氨酸),由于其主要代谢过程中既不形成也不裂解与 N 原子有关的键,因此 $\delta^{15}\text{N}$ 值相对保守。对于 $\delta^{13}\text{C}_{\text{AA}}$ 也存在类似的情况,即非必需氨基酸的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在食物-消费者间发生显著的变化,而必需氨基酸的 $\delta^{13}\text{C}$ 值则变化很小,可作为食物网基础碳源的理想示踪剂(McMahon et al, 2010)。CSIA-AA 方法的优点在于可根据生物个体自身的两类氨基酸来计算营养级,避免了食物网基线的干扰(McClelland et al, 2002; Chikaraishi et al, 2014)。Ruiz-Cooley 等(2017)应用 CSIA-AA,以顶级捕食者短吻真海豚(*Delphinus delphis*)为研究对象,测定了加利福尼亚湾食物链的长度,并联系环境对食物链长度的年际变化进行了探讨。对于生态位研究,大多学者基于整体组织稳定同位素分析构建标准椭圆(Jackson et al, 2011)或 Layman 矩阵(Layman et al, 2007)进行生态位分析,同时再结合 CSIA-AA 的 $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$ 对营养级作出准确估算。如 Lorrain 等(2009)利用 CSIA-AA 方法结合整体组织稳定同位素技术,揭示了印度洋亚热带区至南极洲的凤头黄眉企鹅(*Eudyptes chrysocome*)、王企鹅(*Aptenodytes patagonicus*)及阿德利企鹅(*Pygoscelis adeliae*)的摄食生态信息,发现凤头黄眉企鹅在南、北部存在 $\delta^{15}\text{N}$ 值差异;王企鹅和阿德利企鹅的苯丙氨酸 $\delta^{15}\text{N}$ 值均比凤头黄眉企鹅高,是由于其觅食位置、摄食行为及摄食水域生产力不同;王企鹅的谷氨酸与苯丙氨酸 $\delta^{15}\text{N}$ 值差值

($\Delta\delta^{15}\text{N}_{\text{glu-phe}}$)最高,反映了其营养级最高。Peavey 等(2017)利用 SIA_{bulk} 构建标准椭圆和多边形,同时考虑食物网中 $\delta^{15}\text{N}$ 基线的变化,结合 CSIA-AA 方法测定的营养级,分析了东太平洋丽龟(*Lepidochelys olivacea*)的营养生态位分化,发现其整体组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 值在体长和性别间无明显差异,其氨基酸 $\delta^{15}\text{N}$ 值也显示营养级无明显变化;相比低纬度地区,栖息于高纬度区域的东太平洋丽龟的营养生态位宽度更大。Hetherington 等(2019)以相同的方法对加利福尼亚洋流系统中棱皮龟(*Dermochelys coriacea*)的营养生态位进行了研究,结果显示采样期间的棱皮龟在性别上无同位素值差异,且营养级无显著变化,较大的营养生态位宽度与其消费多种食物及高度迁徙行为有关。目前,同时利用 SIA_{bulk} 和 CSIA-AA 两种方法进行营养生态位构建和比较的研究仍相对较少,其中 Cherel 等(2019)对头足类的肌肉和角质颚进行了 $\delta^{13}\text{C}_{\text{AA}}$ 和 $\delta^{15}\text{N}_{\text{AA}}$ 的测定,以此建立了直角坐标系来表征相对营养生态位,并与 SIA_{bulk} 方法所得生态位作比较,验证了 CSIA-AA 在营养生态位分析中的有效性。

2 展望

近 30 年来,有关营养生态位的研究理论被广泛关注,相关研究也一直处于增长趋势。营养生态位评估方法的多元化发展为海洋动物营养地位、生态功能、种间关系、群落结构等生态学问题的量化研究提供了理论基础。但因这些评估方法各具优势和局限性(表 3),在应用过程中仍存在不足,今后应进一步开展以下几方面的研究工作:

表 3 胃含物分析、整体组织稳定同位素分析、脂肪酸组成分析及氨基酸单体稳定同位素分析在海洋动物摄食生态学中的比较与应用

Tab. 3 Comparison and applications of stomach content analysis, bulk tissue stable isotope analysis, fatty acid profile and compound-specific isotopic analysis of amino acids in trophic ecology study of marine animals

方法	优势	劣势	应用	实例
胃含物分析(SCA)	操作简单,能够快速获取真实、具体的摄食信息	所需样本量较大,空胃率较高;食物消化率直接影响生物摄食分析,且仅能反映生物被捕捞前一段时间内的摄食情况,存在一定的偶然性	食性分析、食物资源时空变化及与生物摄食行为的关系、营养级计算、营养(空间)生态位分析、食物竞争与生物空间分布的关系等	Hyslop, 1980; Marshall et al, 1997; 韩东燕 等, 2013; Sá-Oliveira et al, 2014
稳定同位素技术(SIA)	可对胃含物食性分析进行补充,对样本量要求不高,能够反映生物较长或较短时间内的摄食信息	分馏系数和生物基线值易受生物生理、时间、环境变化的影响;营养级计算不够精确	食性分析、食物资源分配及利用、营养级计算、营养生态位分析、物种迁徙洄游及栖息地分析、种间(内)关系分析等	Post, 2002; Li et al, 2014; Chiu-Werner et al, 2019; Murillo-Cisneros et al, 2019; 盖珊珊 等, 2019; 黄佳兴 等, 2019
脂肪酸组成分析(FA)	能够反映生物一段时间内的摄食信息,对样本量要求不高,食性分析较为准确	无法计算营养级;往往使用较多复杂的统计学方法	食性分析、食物资源分配及利用、营养生态位分析、种间(内)关系分析等	Pethybridge et al, 2014; Bierwagen et al, 2019

续表

方法	优势	劣势	应用	实例
氨基酸单体稳定同位素分析(CSIA-AA)	样本量要求不高, 能够反映生物一段时间内的摄食信息; 营养级计算更为准确	前处理较为繁琐; 对氨基酸碳稳定同位素测定较少; 往往作为整体稳定同位素分析的补充手段, 对营养生态位研究尚处于摸索阶段, 没有达成统一标准	生物基线确定、营养级计算、营养生态位分析等	贡艺 等, 2017; McMahon et al, 2019
胃含物分析+稳定同位素技术(SCA+SIA)	弥补了胃含物“分辨率”受限及仅能反映近期摄食信息的缺点, 食性分析更加准确; 更能揭示食物资源的划分及利用		食性分析、食物资源分配及利用、营养级评估、营养生态位分析、种间(内)关系分析等	Knickle et al, 2014; Garcia et al, 2018; 李凡 等, 2018
稳定同位素技术+脂肪酸分析(SIA+FA)	弥补了脂肪酸分析无法计算营养级的缺陷; 食性分析结果更准确; 能从不同角度解释营养生态位差异, 从多角度提供更多摄食信息, 研究潜在生态位重叠		食性分析、食物资源分配及利用、营养生态位分析、种间(内)关系分析等	Antonio et al, 2014; Sardenne et al, 2016
稳定同位素技术+氨基酸单体稳定同位素分析(SIA+CSIA-AA)	解决了生物基线值变化的问题, 计算营养级更为准确; 更能细化营养生态位差异		食性分析、食物资源分配及利用、生物基线确定、营养级计算及其时间变化、营养生态位分析、物种迁徙洄游和栖息地分析、种间(内)关系分析等	Lorrain et al, 2009; Zanden et al, 2013; Ruiz-Cooley et al, 2017; Cherel et al, 2019; Hetherington et al, 2019

1) 对营养生态位评估方法的选择。海洋动物营养生态位分析结果的准确解释和应用取决于相对统一的评估方法, 这也将提高各项研究数据的可比性。因此, 针对不同种类海洋动物, 建议开展多种方法相结合的比较研究, 根据实际情况并考虑各评估方法的利弊, 建立合适的营养生态位评价标准或体系。

2) 目前的海洋动物营养生态位研究局限于个体和组织水平, 氨基酸和脂肪酸等特定化合物的稳定同位素分析与肠道微生物群落分析等新技术提升了营养生态位评价的精细程度, 但这些技术的广泛

应用需要合适的计算方式或模型, 这些问题的解决将使新技术在海洋动物摄食生态学研究发挥更大的作用。

3) 从已有的研究来看, 海洋动物营养生态位的研究多集中在短时间尺度, 对于中、长时间尺度如气候变化和生物进化过程中的营养生态位变动规律目前尚缺少研究。今后可以与古生物和古气候等学科融合, 结合大数据和人工智能等新技术, 充分利用各评估方法反映营养生态位时间尺度的长短差异, 探究不同时间尺度海洋动物营养生态位的动态变化。

参考文献 References

- 盖珊珊, 赵文溪, 宋静静, 等, 2019. 小黑山岛人工鱼礁区许氏平鲷和大泷六线鱼的营养生态位研究[J]. 生态学报, 39(18): 6923–6931. GAI SHANSHAN, ZHAO WENXI, SONG JINGJING, et al, 2019. Study on Trophic Niches of *Sebastes schlegelii* and *Hexagrammos otakii* in the artificial reef area of Xiaoheshan island[J]. Acta Ecologica Sinica, 39(18): 6923–6931 (in Chinese with English abstract).
- 高小迪, 陈新军, 李云凯, 2018. 水生食物网研究方法的发展和应用[J]. 中国水产科学, 25(6): 1347–1360. GAO XIAODI, CHEN XINJUN, LI YUNKAI, 2018. A review on the methods used in aquatic food web research: development and applications[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 25(6): 1347–1360 (in Chinese with English abstract).
- 贡艺, 陈玲, 李云凯, 2017. 海洋生态系统稳定同位素基线的选取[J]. 应用生态学报, 28(7): 2399–2404. GONG YI, CHEN LING, LI YUNKAI, et al, 2017. Selection of isotopic baselines in marine ecosystems[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 28(7): 2399–2404 (in Chinese with English abstract).
- 韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 等, 2013. 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, 20(1): 148–156. HAN DONGYAN, XUE YING, JI YUPENG, et al, 2013. Trophic and spatial niche of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 20(1): 148–156 (in Chinese with English abstract).
- 黄佳兴, 龚玉艳, 徐姗姗, 等, 2019. 南海中西部海域鸕鹚中大型群和微型群的营养生态位[J]. 应用生态学报, 30(8): 2822–2828. HUANG JIAXING, GONG YUYAN, XU SHANNAN, et al, 2019. Trophic niche of medium-form and

- dwarf-form of purple flying squid *Stheno euthis oualaniensis* in the central and western South China Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 30(8): 2822–2828 (in Chinese with English abstract).
- 黄亮, 吴莹, 张经, 2009. 脂肪酸标志水生生态系统营养关系的研究[J]. 海洋科学, 33(3): 93–96. HUANG LIANG, WU YING, ZHANG JING, 2009. Studies on nutrient relation of aquatic ecosystem using fatty acids[J]. Marine Sciences, 33(3): 93–96 (in Chinese with English abstract).
- 姜亚洲, 林楠, 袁兴伟, 等, 2015. 基于碳、氮稳定同位素技术研究象山港虾虎鱼类营养生态位[J]. 生态学杂志, 34(6): 1579–1585. JIANG YAZHOU, LIN NAN, YUAN XINGWEI, et al, 2015. Trophic niches of nine gobiid fishes in Xiangshan Bay determined by carbon and nitrogen stable isotope analysis[J]. Chinese Journal of Ecology, 34(6): 1579–1585 (in Chinese with English abstract).
- 李凡, 徐炳庆, 吕振波, 等, 2018. 莱州湾鱼类群落优势种生态位[J]. 生态学报, 38(14): 5195–5205. LI FAN, XU BINGQING, LÜ ZHENBO, et al, 2018. Ecological niche of dominant species of fish assemblages in Laizhou Bay, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 38(14): 5195–5205 (in Chinese with English abstract).
- 李翌, 朱金兆, 朱清科, 2003. 生态位理论及其测度研究进展[J]. 北京林业大学学报, 25(1): 100–107. LI JIE, ZHU JINZHAO, ZHU QINGKE, et al, 2003. A review on niche theory and niche metrics[J]. Journal of Beijing Forestry University, 25(1): 100–107 (in Chinese with English abstract).
- 刘屹, 邓峻尹, 谢天资, 等, 2015. 生态位研究进展及干旱河谷生态位研究重点[J]. 四川林业科技, 36(5): 16–20. LIU YI, DENG JUNYIN, XIE TIANZI, et al, 2015. Advances in niche research and niche research priorities in dry valley areas[J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 36(5): 16–20 (in Chinese with English abstract).
- 沙永翠, 张培育, 张欢, 等, 2015. 栖息地环境对种群营养生态位的影响——以黄颡鱼为例[J]. 生态学报, 35(5): 1321–1328. SHA YONGCUI, ZHANG PEIYU, ZHANG HUAN, et al, 2015. Impacts of habitat environment on trophic niches of a local population: a case study of yellow catfish[J]. Acta Ecologica Sinica, 35(5): 1321–1328 (in Chinese with English abstract).
- 石焱, 2018. 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. SHI YAN, 2018. Seasonal variation in trophic niche of common fish in the Min Estuary based on stable isotope[D]. Xiamen: Jimei University (in Chinese with English abstract).
- 王凤, 鞠瑞亭, 李跃忠, 等, 2006. 生态位概念及其在昆虫生态学中的应用[J]. 生态学杂志, 25(10): 1280–1284. WANG FENG, JU RUITING, LI YUEZHONG, et al, 2006. Niche concept and its application in insect ecology[J]. Chinese Journal of Ecology, 25(10): 1280–1284 (in Chinese with English abstract).
- 王桂明, 周庆强, 钟文勤, 1996. 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, 16(1): 71–76. WANG GUIMING, ZHOU QINGQIANG, ZHONG WENQIN, 1996. Trophic niches of four species of common small mammals in inner Mongolia grassland and their relationships[J]. Acta Ecologica Sinica, 16(1): 71–76 (in Chinese with English abstract).
- 王娜, 2008. 脂肪酸等生物标志物在海洋食物网研究中的应用——以长江口毗邻海域为例[D]. 上海: 华东师范大学. WANG NA, 2008. Application of fatty acids biomarker in marine food web research: a case in the Yangtse river estuary sea area[D]. Shanghai: East China Normal University (in Chinese with English abstract).
- 席晓晴, 鲍宝龙, 章守宇, 2017. DNA 条形码在马鞍列岛海域皮氏叫姑鱼胃含物鉴定中的应用[J]. 水产学报, 41(10): 1533–1541. XI XIAOQING, BAO BAOLONG, ZHANG SHOUYU, 2017. Application of DNA barcoding in analyzing food composition of Belanger's croaker (*Johnius belangerii*) in Ma'an Archipelago[J]. Journal of Fisheries of China, 41(10): 1533–1541 (in Chinese with English abstract).
- 薛莹, 金显仕, 2003. 鱼类食性和食物网研究评述[J]. 海洋水产研究, 24(2): 76–87. XUE YING, JIN XIANSHI, 2003. Review of the study on feeding habits of fishes and food webs[J]. Marine Fisheries Research, 24(2): 76–87 (in Chinese with English abstract).
- 杨璐, 曹文清, 林元烧, 等, 2016. 夏季北部湾九种经济鱼类的食性类型及营养生态位初步研究[J]. 热带海洋学报, 35(2): 66–75. YANG LU, CAO WENQING, LIN YUANSHAO, et al, 2016. Preliminary study on feeding habits and trophic niche of nine economic fish species in Beibu Gulf in summer[J]. Journal of Tropical Oceanography, 35(2): 66–75 (in Chinese with English abstract).
- 杨效文, 马继盛, 1992. 生态位有关术语的定义及计算公式评述[J]. 生态学杂志, 11(2): 44–49, 35. YANG XIAOWEN, MA JISHENG, 1992. A review on some terms related to niche and their measurements[J]. Chinese Journal of Ecology, 11(2): 44–49, 35 (in Chinese with English abstract).
- 原宝东, 闫永峰, 2016. 鹊鸂冬季和春季取食生态位初步研究[J]. 四川动物, 35(3): 426–430. YUAN BAODONG, YAN YONGFENG, 2016. Feeding niche of *Copsychus saularis* between spring and winter[J]. Sichuan Journal of Zoology, 35(3): 426–430 (in Chinese with English abstract).
- 钟章成, 1987. 生态位及其在生态学研究中的应用[J]. 资源开发与保护, 3(3): 7–12 (in Chinese).
- 周丹, 丛沛桐, 于涛, 等, 1999. 羊草种群生态位的计算方法[J]. 东北林业大学学报, 27(3): 48–50. ZHOU DAN, CONG PEITON, YU TAO, et al, 1999. Research of calculated method on population ecological niche of leymus[J]. Journal of Northeast Forestry University, 27(3): 48–50 (in Chinese with English abstract).
- ANTONIO E S, RICHOUX N B, 2014. Trophodynamics of three decapod crustaceans in a temperate estuary using stable isotope and fatty acid analyses[J]. Marine Ecology Progress Series, 504: 193–205.
- BEARHOP S, ADAMS C E, WALDRON S, et al, 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis[J]. Journal of Animal Ecology, 73(5): 1000–1010.

- 1007–1012.
- BIERWAGEN S L, PETHYBRIDGE H, HEUPEL M R, et al, 2019. Trophic niches determined from fatty acid profiles of sympatric coral reef mesopredators[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 632: 159–174.
- BOECKLEN W J, YARNES C T, COOK B A, et al, 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42: 411–440.
- BOURDIER G G, AMBLARD C A, 1989. Lipids in *Acanthodiptomus denticomis* during starvation and fed on three different algae[J]. *Journal of Plankton Research*, 11(6): 1201–1212.
- BRODEUR R D, SMITH B E, MCBRIDE R S, et al, 2017. New perspectives on the feeding ecology and trophic dynamics of fishes[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 100(4): 293–297.
- CARROLL G, HOLSMAN K K, BRODIE S, et al, 2019. A review of methods for quantifying spatial predator–prey overlap[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 28(11): 1561–1577.
- CASSINI M H, 1994. Behavioral mechanisms of selection of diet components and their ecological implications in herbivorous mammals[J]. *Journal of Mammalogy*, 75(3): 733–740.
- CHEREL Y, BUSTAMANTE P, RICHARD P, 2019. Amino acid $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ from sclerotized beaks: a new tool to investigate the foraging ecology of cephalopods, including giant and colossal squids[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 624: 89–102.
- CHIKARAISHI Y, KASHIYAMA Y, OGAWA N O, et al, 2007. Metabolic control of nitrogen isotope composition of amino acids in macroalgae and gastropods: implications for aquatic food web studies[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 342: 85–90.
- CHIKARAISHI Y, OGAWA N O, KASHIYAMA Y, et al, 2009. Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 7(11): 740–750.
- CHIKARAISHI Y, STEFFAN S A, OGAWA N O, et al, 2014. High-resolution food webs based on nitrogen isotopic composition of amino acids[J]. *Ecology and Evolution*, 4(12): 2423–2449.
- CHIU-WERNER A, CEIA F R, CÁRDENAS-ALAYZA S, et al, 2019. Inter-annual isotopic niche segregation of wild humpback penguins through years of different El Niño intensities[J]. *Marine Environmental Research*, 150: 104755.
- CLARKE L J, TREBILCO R, WALTERS A, et al, 2020. DNA-based diet analysis of mesopelagic fish from the southern Kerguelen Axis[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 174, doi: 10.1016/j.dsr2.2018.09.001
- COLWELL R K, FUTUYMA D J, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap[J]. *Ecology*, 52(4): 567–576.
- CORRÊA C E, ALBRECHT M P, HAHN N S, 2011. Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin[J]. *Neotropical Ichthyology*, 9(3): 637–646.
- COSTA P A S, BRAGA A C, MALAVOLTI G S, et al, 2019. Feeding habits and trophic status of *Merluccius hubbsi* along the northernmost limit of its distribution in the South-western Atlantic[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(6): 1399–1408.
- DALSGAARD J, JOHN M S, KATTNER G, et al, 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment[J]. *Advances in Marine Biology*, 46: 225–340.
- DEL RIO C M, WOLF N, CARLETON S A, et al, 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments[J]. *Biological Reviews*, 84(1): 91–111.
- Elton C S, 1927. *Animal Ecology*[M]. London: Sidgwick and Jackson, 63–68.
- ESPINOZA M, MATLEY J, HEUPEL M R, et al, 2019. Multi-tissue stable isotope analysis reveals resource partitioning and trophic relationships of large reef-associated predators[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 615: 159–176.
- FEINSINGER P, SPEARS E E, POOLE R W, 1981. A simple measure of niche breadth[J]. *Ecology*, 62(1): 27–32.
- FOGARTY M J, MURAWSKI S A, 1998. Large-scale disturbance and the structure of marine systems: fishery impacts on Georges Bank[J]. *Ecological Applications*, 8(sp1): S6–S22.
- GARCIA A F S, GARCIA A M, VOLLRAH S R, et al, 2018. Spatial diet overlap and food resource in two congeneric mullet species revealed by stable isotopes and stomach content analyses[J]. *Community Ecology*, 19(2): 116–124.
- GRAINGER R, PEDDEMORS V M, RAUBENHEIMER D, et al, 2020. Diet composition and nutritional niche breadth variability in juvenile white sharks (*Carcharodon carcharias*)[J]. *Frontiers in Marine Science*, 7: 422.
- GROSSMAN G D, 1986. Food resource partitioning in a rocky intertidal fish assemblage[J]. *Journal of Zoology*, 1(2): 317–355.
- GUO ZHIQIANG, LIU JIASHOU, LEK S, et al, 2014. Trophic niche differences between two congeneric goby species: evidence for ontogenetic diet shift and habitat use[J]. *Aquatic Biology*, 20(1): 23–33.
- HAJIBABAEI M, SINGER G A C, HEBERT P D N, et al, 2007. DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics[J]. *Trends in Genetics*, 23(4): 167–172.
- HANCOCK T L, POULAKIS G R, SCHARER R M, et al, 2019. High-resolution molecular identification of smalltooth sawfish prey[J]. *Scientific Reports*, 9(1): 18307.
- HETHERINGTON E D, KURLE C M, BENSON S R, et al, 2019. Re-examining trophic dead ends: stable isotope values link gelatinous zooplankton to leatherback turtles in the California Current[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 632: 205–219.
- HURLBERT S H, 1978. The measurement of niche overlap and some relatives[J]. *Ecology*, 59(1): 67–77.
- HYSLOP E J, 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application[J]. *Journal of Fish Biology*, 17(4): 411–429.

- JACKSON A L, INGER R, PARNELL A C, et al, 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – stable isotope Bayesian ellipses in R[J]. *Journal of Animal Ecology*, 80(3): 595–602.
- JI WEIWEI, YOKOYAMA H, REID W D K, et al, 2019. Trophic ecology of *Penaeus chinensis* (Decapoda: Dendrobranchiata: Penaeidae) and potential competitive interactions with other species in the Haizhou Bay determined by carbon and nitrogen stable isotope analysis[J]. *Regional Studies in Marine Science*, 32: 100842.
- KNICKLE D C, ROSE G A, 2014. Dietary niche partitioning in sympatric gadid species in coastal Newfoundland: evidence from stomachs and C-N isotopes[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 97(4): 343–355.
- KREBS C J, 1989. *Ecological methodology*[M]. New York: Harper & Row Publisher.
- LAIZ-CARRIÓN R, GERARD T, SUCA J J, et al, 2019. Stable isotope analysis indicates resource partitioning and trophic niche overlap in larvae of four tuna species in the Gulf of Mexico[J]. *Marine Ecology Progress*, 619: 53–68.
- LAYMAN C A, ARRINGTON D A, MONTAÑA C G, et al, 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?[J]. *Ecology*, 88(1): 42–48.
- LEVINS R, 1968. Toward an evolutionary theory of the niche[M]//DRAKE E T. *Evolution and environment*. New Haven and London: Yale University Press: 325–340.
- LI YUNKAI, GONG YI, CHEN XINJUN, et al, 2014. Trophic ecology of sharks in the mid-east Pacific ocean inferred from stable isotopes[J]. *Journal of Ocean University of China*, 13(2): 278–282.
- LORRAIN A, GRAHAM B, MÉNARD F, et al, 2009. Nitrogen and carbon isotope values of individual amino acids: a tool to study foraging ecology of penguins in the Southern Ocean[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 391: 293–306.
- MACARTHUR R H, 1968. The theory of the niche[M]//LEWONTIN R C. *Population biology and evolution*. Syracuse, NY: Syracuse University Press: 159–176.
- MAITRA S, HARIKRISHNAN M, NIDHIN B, 2020. Feeding strategy, dietary overlap and resource partitioning among four mesopredatory catfishes of a tropical estuary[J]. *Journal of Fish Biology*, 96(1): 130–139.
- MARSHALL S, ELLIOTT M, 1997. 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*, 51(3): 526–545.
- MCCLELLAND J W, MONTOYA J P, 2002. Trophic relationships and the nitrogen isotopic composition of amino acids in plankton[J]. *Ecology*, 83(8): 2173–2180.
- MCMAHON K W, FOGEL M L, ELSDON T S, et al, 2010. Carbon isotope fractionation of amino acids in fish muscle reflects biosynthesis and isotopic routing from dietary protein[J]. *Journal of Animal Ecology*, 79(5): 1132–1141.
- MCMAHON K W, MICHELSON C I, HART T, et al, 2019. Divergent trophic responses of sympatric penguin species to historic anthropogenic exploitation and recent climate change[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(51): 25721–25727.
- MINAGAWA M, WADA E, 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5): 1135–1140.
- MURILLO-CISNEROS D A, O'HARA T M, ELORRIAGA-VERPLANCKEN F R, et al, 2019. Trophic assessment and isotopic niche of three sympatric ray species of western Baja California Sur, Mexico[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 102(12): 1519–1531.
- PEAVEY L E, POPP B N, PITMAN R L, et al, 2017. Opportunism on the high seas: foraging ecology of olive Ridley turtles in the eastern Pacific Ocean[J]. *Frontiers in Marine Science*, 4: 348.
- PETHYBRIDGE H, BODIN N, ARSENAULT-PERNET E J, et al, 2014. Temporal and inter-specific variations in forage fish feeding conditions in the NW Mediterranean: lipid content and fatty acid compositional changes[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 512(9): 39–54.
- PIANKA E R, 1973. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53–74.
- PIELOU E C, 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse[J]. *The American Naturalist*, 100(914): 463–465.
- PODANI J, 2009. Convex hulls, habitat filtering, and functional diversity: mathematical elegance versus ecological interpretability[J]. *Community Ecology*, 10(2): 244–250.
- POPP B N, GRAHAM B S, OLSON R J, et al, 2007. Insight into the trophic ecology of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from compound-specific nitrogen isotope analysis of proteinaceous amino acids[J]. *Terrestrial Ecology*, 1: 173–190.
- POST D M, 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 83(3): 703–718.
- ROSS S T, 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies[J]. *Copeia*, 1986(2): 352–388.
- RUIZ-COOLEY R I, GERRODETTE T, FIEDLER P C, et al, 2017. Temporal variation in pelagic food chain length in response to environmental change[J]. *Science Advances*, 3(10): e1701140.
- SANTOS-CARVALLO M, PÉREZ-ALVAREZ M J, MUNIAIN V, et al, 2015. Trophic niche overlap between sympatric resident and transient populations of bottlenose dolphins in the Humboldt Current System off north-central Chile[J]. *Marine Mammal Science*, 31(2): 790–799.
- SÁ-OLIVEIRA J C, ANGELINI R, ISAAC-NAHUM V J, 2014. Diet and niche breadth and overlap in fish communities within the area affected by an Amazonian reservoir (Amapá, Brazil)[J]. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86(1): 383–406.
- SARDENNE F, BODIN N, CHASSOT E, et al, 2016. Trophic niches of sympatric tropical tuna in the Western Indian Ocean inferred by stable isotopes and neutral fatty acids[J]. *Progress*

- in Oceanography, 146: 75–88.
- SARGENT J R, BELL J G, BELL M V, et al, 1995. Requirement criteria for essential fatty acids[J]. Journal of Applied Ichthyology, 11(3–4): 183–198.
- SCHOENER T W, 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats[J]. Ecology, 51(3): 408–418.
- SHANNON C E, WEAVER W, 1963. The mathematical theory of communication[M]. Urbana, Ill.: University of Illinois Press: 125.
- STEWART S D, HAMILTON D P, BAISDEN W T, et al, 2017. Variable littoral-pelagic coupling as a food-web response to seasonal changes in pelagic primary[J]. Freshwater Biology, 62(12): 2008–2025.
- TREMBLAY L, BENNER R, 2009. Organic matter diagenesis and bacterial contributions to detrital carbon and nitrogen in the Amazon River system[J]. Limnology and Oceanography, 54(3): 681–691.
- VARELA J L, CAÑAVATE J P, MEDINA A, et al, 2019. Inter-regional variation in feeding patterns of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) inferred from stomach content, stable isotope and fatty acid analyses[J]. Marine Environmental Research, 152: 104821.
- VAUDO J J, HEITHAUS M R, 2011. Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community[J]. Marine Ecology Progress Series, 425: 247–260.
- WALLACE R K JR, 1981. An assessment of diet-overlap indexes[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 110(1): 72–76.
- WILLSON J D, WINNE C T, PILGRIM M A, et al, 2010. Seasonal variation in terrestrial resource subsidies influences trophic niche width and overlap in two aquatic snake species: a stable isotope approach[J]. Oikos, 119(7): 1161–1171.
- ZANDEN H B V, ARTHUR K E, BOLTEN A B, et al, 2013. Trophic ecology of a green turtle breeding population[J]. Marine Ecology Progress Series, 476: 237–249.
- ZHANG YINGQIU, XU QIANG, XU QINZENG, et al, 2018. Dietary composition and trophic niche partitioning of spotty bellied greenlings *Hexagrammos agrammus*, fat greenlings *H. otakii*, Korean rockfish *Sebastes schlegelii*, and Japanese seaperch *Lateolabrax japonicus* in the Yellow sea revealed by stomach content analysis and stable isotope analysis[J]. Marine and Coastal Fisheries, 10(2): 255–268.