

黄海鱼类功能群及其对浮游动物捕食的季节变化

张波*, 金显仕

(中国水产科学研究院黄海水产研究所,农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室,
山东省渔业资源与生态环境重点实验室,山东 青岛 266071)

摘要:用2006年9月-2007年8月对黄海中南部进行的5次断面调查,通过胃含物分析、聚类分析、功能群划分以及估算摄食量等方法,研究了黄海鱼类群落功能群组成及其对浮游动物摄食的季节变化。结果表明,黄海鱼类群落包括7个功能群,除初春以外,黄海鱼类群落主要以浮游生物食性功能群为主。春夏季的功能群组成简单,秋冬季的功能群组成变得复杂。黄海鱼类群落摄食的浮游动物种类主要有11种,春季摄食的浮游动物量最大,夏秋季逐渐减少,直至冬季摄食的浮游动物量最少,初春摄食的浮游动物量有所回升。不同季节摄食的浮游动物种类,以及摄食量都有较大差异,仅太平洋磷虾在各个月份的食物中均有出现,其余浮游动物饵料种类均是季节性的。

关键词:鱼类;功能群;浮游动物;捕食;季节变化;黄海

中图分类号:S 917

文献标识码:A

我国从20世纪60年代开始进行鱼类食性的研究,至今在海洋鱼类摄食生态的研究方面开展了大量的研究^[1-4],但这些研究以鉴别和计算海区主要资源种的摄食种类及组成,分析营养级和食物关系为主^[5],而对摄食量的研究却较少^[6]。近年来,研究者开始关注鱼类与饵料生物之间定量关系的研究^[7-9],这些研究有助于更全面了解鱼类的摄食生态,评估捕食压力和饵料限制,探讨海洋生态系统生物生产的受控机理。

近年来,由于过度捕捞和环境变化,全球海洋生态系统普遍出现了渔获物的平均营养级下降,渔获物从长寿命、高营养级的底层食鱼种类逐步向短寿命、低营养级的中上层、无脊椎动物种类转变的现象^[10-12]。最新研究表明:我国各海域高营养层次的营养级呈下降趋势,如渤海从1959年的4.1下降到1998-1999年的3.4,黄海从1985-1986年的3.7下降到2000-2001年的3.4,高于全球的变化趋势^[4]。海洋生态系统高营养层次鱼类营养层次的下降,势必导致对低营养层次

尤其是对浮游动物摄食的增加,加大了高营养层次鱼类生产对浮游动物种群的依赖、食物竞争和捕食压力。因此,认识和评估高营养层次鱼类对浮游动物的捕食压力是探讨海洋生态系统生物生产受控机制的重要途径,但目前国内外尚缺乏将高营养层次生产与浮游动物种群相结合的系统研究。

在海洋生态系统中,由于受栖息环境和季节变化的影响,鱼类群落的优势种类组成有很大的差异,采用划分功能群的方法来研究生物群落结构,可以大大简化海洋生态系统的食物网及其营养动力学过程的研究。目前,已对长江口及邻近海域生物群落的功能群组成及其随季节的变化^[13],东海和黄海生物群落的功能群组成及其随不同生态区的变化^[14-15]进行了研究。本研究通过黄海高营养层次鱼类群落功能群组成的季节变动及其对浮游动物捕食压力的研究,为进一步开展浮游动物功能群的动态对高营养层次鱼类的数量变动影响的研究提供科学依据。

收稿日期:2009-10-15 修回日期:2009-11-27

资助项目:国家重点基础研究发展规划项目(2006CB400607);农业部黄渤海渔业资源环境重点野外科学观测试验站(SOEFRE);山东省泰山学者工程专项

通讯作者:张波,E-mail:zhangbo@ysfri.ac.cn

1 材料与方 法

1.1 样品的采集与分析

本研究的样品是 2006 年 9 月和 12 月,以及 2007 年 3 月、5 月和 8 月,黄海水产研究所“北斗”号海洋科学调查船(拖网时速为 3 nmile, 1 nmile = 1.852 km, 网口宽度平均为 0.021 7 km)在 120.50° ~ 124.53°E, 31.77° ~ 36.55°N 范围内执行的黄海断面调查任务时所采集的(图 1)。根据“简化食物网”的原则^[4-5],选取占总生物量 90% 左右的种类为研究对象,本研究共包括 19 种鱼类。其中 3 月包括 6 种鱼,占总生物量的 89.93%;5 月包括 2 种鱼,占总生物量的 90.16%;8 月包括 5 种鱼,占总生物量的 92.27%;9 月包括 13 种鱼,占总生物量的 91.34%;12 月包括 13 种鱼,占总生物量的 90.49%。取样鱼经生物学测定后,取出消化道立即速冻保存以备胃含物分析。

胃含物分析时,将其解冻用吸水纸吸去水分后,再在双筒解剖镜下鉴定饵料生物的种类并分

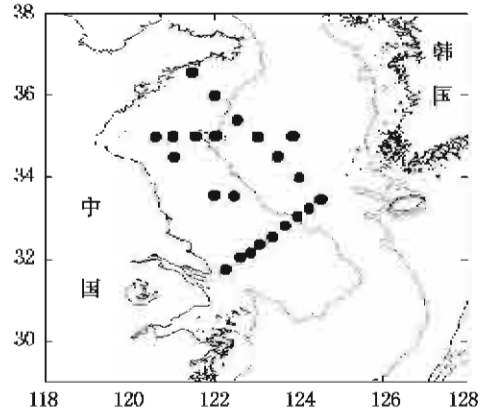


图 1 调查站
Fig.1 Survey stations

别计数和称重,食物重量精确到 0.001 g,并尽量鉴定到最低分类单元。由于银鲳(*Pampus argenteus*)消化系统的特殊性^[16],难以用传统的胃含物分析方法研究其摄食习性。因此,本研究除银鲳的食物组成引自韦晟等^[17]的研究结果以外,共进行了 18 种鱼类,3 442 个胃含物样品的分析(表 1)。

表 1 黄海不同月份的主要鱼种及其平均长度

Tab.1 The average length of major fish species of each month in the Yellow Sea

鱼种 fish species	3 月份 March		5 月份 May		8 月份 August		9 月份 September		12 月份 December	
	标准长度 (mm)	样品数	标准长度 (mm)	样品数	标准长度 (mm)	样品数	标准长度 (mm)	样品数	标准长度 (mm)	样品数
	standard body length	number	standard body length	number	standard body length	number	standard body length	number	standard body length	number
小黄鱼 <i>Pseudosciaena polyactis</i>	127.30 ± 15.29	61	—	—	—	—	112.93 ± 20.13	405	129.68 ± 41.74	63
细纹狮子鱼 <i>Liparis tawakae</i>	—	—	—	—	191.10 ± 54.15	48	233.90 ± 43.75	243	342.33 ± 38.08	23
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	102.80 ± 14.95	152	90.20 ± 30.21	75	110.87 ± 20.58	217	90.37 ± 22.98	108	99.24 ± 24.11	75
黄鲛鲈 <i>Lophius litulon</i>	248.71 ± 79.08	39	65.48 ± 12.48	25	153.63 ± 73.95	88	176.33 ± 50.20	176	292.27 ± 106.38	33
带鱼 <i>Trichiurus haumela</i>	—	—	—	—	—	—	197.14 ± 31.07	175	211.00 ± 7.45	23
赤鼻棱鲛 <i>Thyrssa kammaleensis</i>	—	—	—	—	—	—	101.97 ± 5.82	72	60.67 ± 8.42	58
白姑鱼 <i>Argyrosomus argentatus</i>	—	—	—	—	—	—	81.04 ± 39.44	68	—	—
黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	112.86 ± 26.71	161	—	—	—	—	138.16 ± 16.41	100	118.20 ± 31.01	95
鲛鱼 <i>Micichthys miiuy</i>	—	—	—	—	—	—	276.79 ± 74.46	53	—	—
海鲢 <i>Muraenesox cinereus</i>	—	—	—	—	—	—	194.43 ± 66.37	100	—	—
矛尾鰕虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	—	—	—	—	—	—	95.58 ± 29.44	84	—	—
龙头鱼 <i>Harpodon nehereus</i>	—	—	—	—	—	—	161.89 ± 46.92	100	108.49 ± 26.22	100
绿鲭鱼 <i>Chelidonichthys kumu</i>	—	—	—	—	113.13 ± 21.07	98	—	—	190.64 ± 32.75	36
小带鱼 <i>Trichiurus muticus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	94.20 ± 11.54	50
鲚 <i>Coilia ectenes</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	269.00 ± 25.46	22
凤鲚 <i>Coilia mystus</i>	95.07 ± 18.00	75	—	—	—	—	—	—	—	—
星康吉鲷 <i>Astroconger myriaster</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	120.50 ± 25.13	26
鲈 <i>Scomber japonicus</i>	212.18 ± 17.67	50	—	—	116.95 ± 10.95	75	—	—	—	—

1.2 数据分析

功能群划分 根据胃含物分析结果划分鱼类功能群。先将各种鱼的食物组成归为以下饵料类群:浮游植物、桡足类、磷虾类、毛虾类、糠虾类、箭虫、蛾类、底层虾类、蟹类、口足类、蛇尾类、腹足类、双壳类、多毛类、钩虾类、头足类、鱼类和其它类(包括不可辨认的饵料生物,以及在食物中相对重要性指数百分比未达到 1% 的饵料类群)后,采用各饵料组成所占的相对重要性指数百分比(% IRI)^[14,18-19]进行聚类分析。采用 PRIMER v5.0 进行聚类分析,用 Bray-Curtis 相似性系数为标准来划分功能群。本研究采用 60% 的相似性系数为标准来划分鱼类群落的功能群,同时根据食物资源相似程度划分各功能群中的同食物资源种团^[13-15]。

摄食浮游动物饵料量的计算 根据胃含物分析和功能群划分结果,用 Overholtz 等^[20]的方法估算黄海鱼类群落对占食物重量百分比超过 1% 的浮游动物饵料种类的摄食量,其计算公式为:

$$FC_{ij} = N_i \times C_i \times P_{ij} \times t$$

式中, FC_{ij} 为鱼种 i 摄食饵料 j 的摄食量; N_i 为鱼种 i 的资源量; C_i 为鱼种 i 的日摄食率; P_{ij} 为浮游动物饵料 j 在鱼种 i 食物中所占的重量百分比; t 为天数。

本研究采用扫海面积法估算各鱼种的资源量(N_i),其计算公式为:

$$N_i = \rho \times A; \rho = C / (aq)$$

式中, ρ 为资源密度, C 为平均每小时拖网渔获量, a 为网具每小时扫海面积, q 为网具的捕获率, A 为调查海区总面积。该公式计算所需参数均引自金显仕等^[21]。

用 Eggers 模式^[22]估算各鱼种的日摄食率(C_i):

$$C = 24 \times R \times S; R = ae^{bT}$$

式中, R 为排空率; S 为日平均饱满指数;24 为每天 24 h; T 为水温。 a 和 b 为常数,由于缺乏胃排空率实验,因此,根据 Durbin 等^[23],对于小型易消化的饵料种类,该常数分别定为 0.040 6 和 0.115。

2 结果与分析

2.1 3 月份黄海鱼类群落的功能群及其对浮游动物的摄食

聚类分析表明黄海 3 月份的 6 种鱼由 3 个功能群组成,包括浮游生物食性、广食性和鱼食性功能群(图 2-I)。浮游生物食性功能群包括 2 个同食物资源种团,摄食的浮游生物种类差异较大,食物的相似性水平很低(图 2-II)。鳀单独属一个同食物资源种团,摄食的相似性水平达 97.11%,摄食 97% 以上的磷虾类(图 2-II)。小黄鱼摄食 49.59% 的磷虾类、39.58% 的鱼类和 10.83% 的底层虾类(图 2-II),属广食性鱼类功能群。鲈和黄鲈属鱼食性功能群,摄食的相似性水平达 97.5%,摄食 97% 以上的鱼类(图 2-II)。

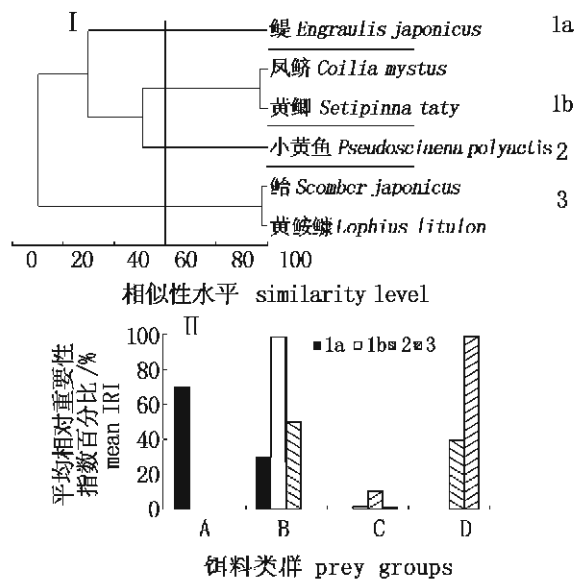


图 2 黄海 3 月份鱼类功能群的聚类分析图 (I) 及其食物组成 (II)

(1a,1b:浮游生物食性;2:广食性;3:鱼食性)

A:桡足类;B:磷虾类;C:底层虾类;D:鱼类。

Fig.2 Cluster analysis dendrogram (I) and diet composition (II) of different functional groups in fish assemblages of the Yellow Sea in March (1a,1b: planktivores; 2: generalist predators; 3: piscivores) A: copepoda; B: euphausiacea; C: demersal shrimp; D: fish.

根据生物量组成(图3),3月份的鱼类群落主要由浮游生物食性功能群和鱼食性功能群组成,其中鱼食性功能群所占的比例最大,为61.38%;广食性功能群仅占了2.76%。胃含物分析和功能群划分结果表明:3月份黄海鱼类群落对浮游动物的捕食压力包括浮游生物食性功能群对浮游动物的摄食以及广食性功能群的小黄鱼对太平洋磷虾的捕食(图2-II)。3月份共摄食4 810 t浮游动物,主要有太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)、中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)、长尾类幼体和细长脚蛾(*Themisto gracilipes*),其中主要是太平洋磷虾和中华哲水蚤,分别占总量的57.18%和40.66%(图4)。

2.2 5月份黄海鱼类群落的功能群及其对浮游动物的摄食

黄海5月份的鱼类群落主要由鳀和黄鲛属组成,它们分属2个不同的功能群。鳀属浮游生物食性功能群,摄食25.77%的桡足类和73.99%的磷虾类。黄鲛属鱼食性功能群。根据生物量组成(图3),5月份的鱼类群落主要由浮游生物食性功能群组成,所占的比例达93.49%,鱼食性功能群仅占了6.51%。

胃含物分析和功能群划分结果表明:5月份黄海鱼类群落对浮游动物的捕食压力主要来源于浮游生物食性功能群,摄食的浮游动物主要有太平洋磷虾、中华哲水蚤和强壮箭虫(*Sagitta crassa*)。5月份共摄食218 735 t浮游动物,其中太平洋磷虾就占了93.55%(图4)。

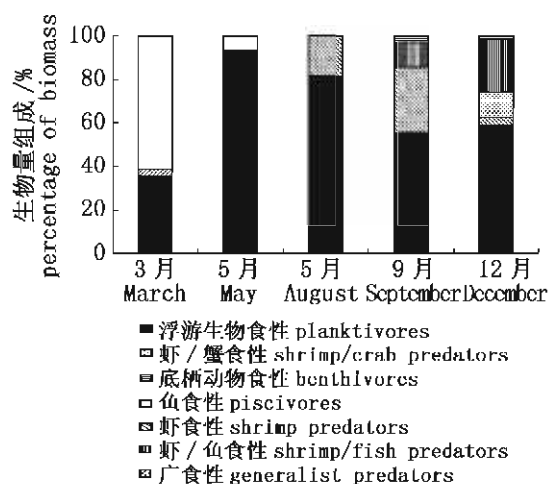


图3 黄海各月份鱼类群落功能群的生物量组成
Fig.3 Biomass composition of functional groups in fish assemblages of the Yellow Sea in each month

2.3 8月份黄海鱼类群落的功能群及其对浮游动物的摄食

聚类分析表明黄海8月份的5种鱼由2个功能群组成,包括浮游生物食性和虾食性功能群(图5-I)。浮游生物食性功能群的2种鱼分属不同的同食物资源种团,摄食的浮游生物种类差异较大,食物的相似性水平很低。鲈鱼主要摄食甲壳类幼体;鳀主要摄食桡足类,占食物组成的93.71%(图5-II)。绿鳍鱼、细纹狮子鱼和黄鲛属虾食性功能群,摄食的相似性水平为71.12%,摄食60%以上(范围为62.94%~92.63%)的底层虾类,还摄食一定比例的鱼类,其中黄鲛属摄食的鱼类饵料较多,占食物组成的35.73%(图5-II)。

根据生物量组成(图3),8月份的鱼类群落以浮游生物食性功能群为主,所占的比例为81.58%;虾食性功能群占18.42%。胃含物分析和功能群划分结果表明:8月份黄海鱼类群落对浮游动物的捕食压力主要来源于浮游生物食性功能群,摄食的浮游动物主要有6种,包括口虾姑阿里玛幼体、中华哲水蚤、太平洋磷虾、短尾类幼体、尖头蛾(*Oxycephalus* sp.)和长尾类幼体。8月份共摄食953 79 t浮游动物,其中主要是口虾姑阿里玛幼体和中华哲水蚤,分别占总量的49.59%和29.01%(图4)。

2.4 9月份黄海鱼类群落的功能群及其对浮游动物的摄食

聚类分析表明:黄海9月份的13种鱼由4个功能群组成,包括虾食性、底栖动物食性、虾/鱼食性和浮游生物食性功能群(图6-I)。海鳗、细纹狮子鱼、白姑鱼和鳀属虾食性功能群,主要摄食底层虾类和口足类,摄食的相似性水平为81.21%。矛尾鳃虎鱼属底栖动物食性功能群,主要摄食底层虾类和蛇尾类。龙头鱼和黄鲛属虾/鱼食性功能群,摄食的相似性水平为63.47%(图6-II)。浮游生物食性功能群的6种鱼分属3个同食物资源种团,摄食的浮游生物种类差异较大,食物的相似性水平很低。鳀、小黄鱼、带鱼和黄鲫属一个同食物资源种团,摄食的相似性水平为75.24%,主要摄食太平洋磷虾,还摄食一些中国毛虾和细长脚虫戎。银鲳和赤鼻棱鳀分属不同的同食物资源种团,银鲳主要摄食浮游植物和桡足类,赤鼻棱鳀主要摄食甲壳类幼体(图6-III)。

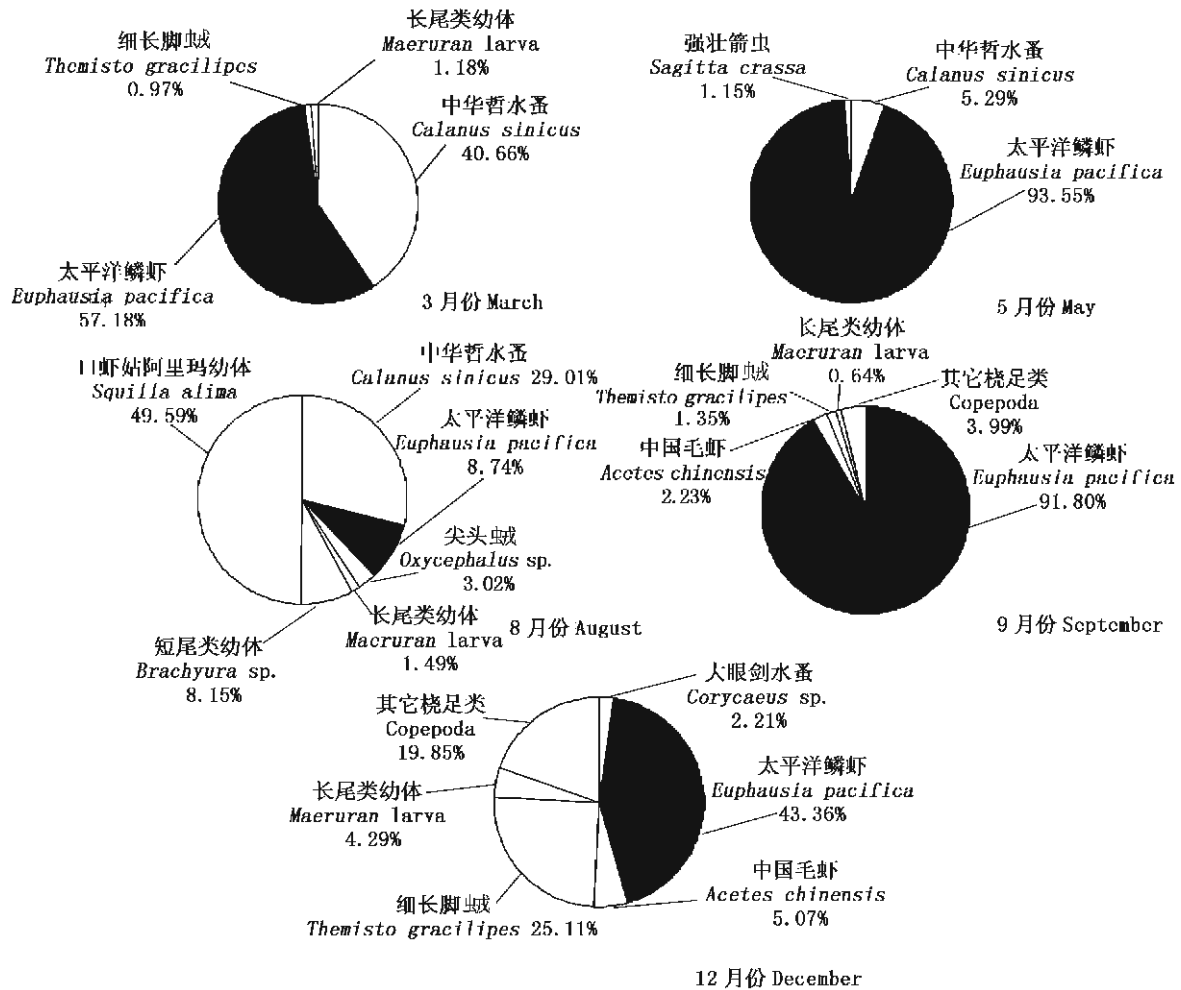


图 4 黄海各月份鱼类群落摄食的浮游动物饵料的组成

Fig. 4 Percentage composition of zooplankton prey of fish assemblages of the Yellow Sea in each month

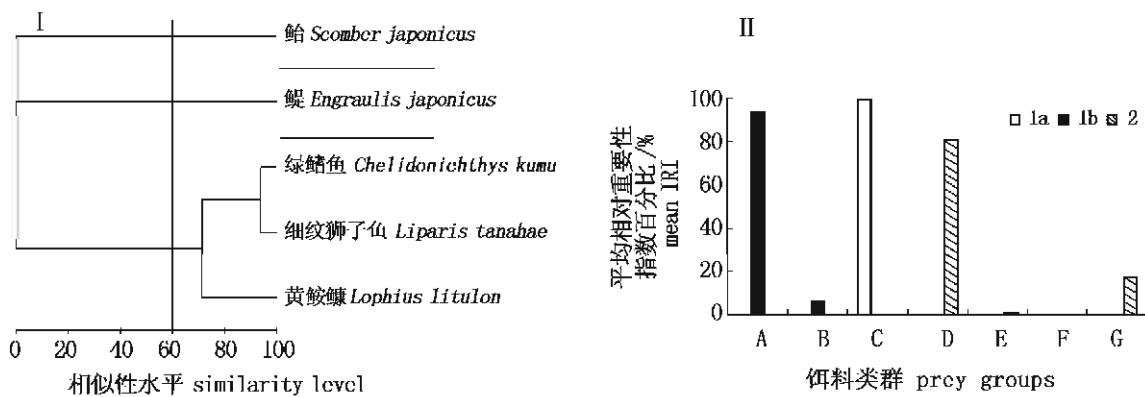


图 5 黄海 8 月份鱼类功能群的聚类分析图 (I) 及其食物组成 (II) (1a-1b:浮游生物食性;2:虾食性)

A: 桡足类; B: 磷虾类; C: 甲壳类幼体; D: 底层虾类; E: 蟹类; F: 头足类; G: 鱼类。

Fig. 5 Cluster analysis dendrogram (I) and diet composition (II) of different functional groups in fish assemblages of the Yellow Sea in August (1a-1b: planktivores; 2: shrimp predators)

A: copepoda; B: euphausiacea; C: crustacea larva; D: demersal shrimp; E: crab; F: cephalopoda; G: fish.

根据生物量组成(图 3),9 月份的鱼类群落中浮游生物食性功能群所占的比例最大,为 55.53%;其次是虾食性功能群和虾/鱼食性功能群,分别占 29.97%和 11.37%;底栖动物食性功能群所占的比例最少,仅为 3.12%。胃含物分析和功能群划分结果表明:9 月份黄海鱼类群落对浮游动物的捕食压力主要来源于浮游生物食性功能群,摄食的浮游动物主要有 5 种,包括太平洋磷虾、中国毛虾(*Acetes chinensis*)、长尾类幼体、细长脚蚧和其它桡足类。9 月份共摄食 18 708 t 浮游动物,其中主要是太平洋磷虾,占总量的 92.65%(图 4)。

2.5 12 月份黄海鱼类群落的功能群及其对浮游动物的摄食

聚类分析表明:黄海 12 月份的 13 种鱼由 5 个功能群组成,包括虾/鱼食性、虾食性、虾/蟹食性、鱼食性和浮游生物食性功能群(图 7-I)。黄鲛鲷和小黄鱼摄食的相似性水平为 69.31%,属

虾/鱼食性功能群,小黄鱼同时还摄食较大比例的磷虾类,占食物组成的 30.69%(图 7-II);星康吉鳗和龙头鱼摄食的相似性水平为 69.83%,属虾食性功能群,龙头鱼摄食的毛虾类和磷虾类分别占食物组成的 26.14%和 4.03%(图 7-II);绿鳍鱼和细纹狮子鱼摄食的相似性水平为 86.31%,属虾/蟹食性功能群,主要摄食底层虾类、口足类和蟹类(图 7-II);带鱼属鱼食性功能群,主要摄食鱼类(图 7-II)。浮游生物食性功能群的 6 种鱼分属 5 个同食物资源种团,摄食的浮游生物种类差异较大,食物的相似性水平很低。鲚、赤鼻棱鲷、银鲳和鳀分属不同的同食物资源种团,鲚主要摄食毛虾类和甲壳类幼体,赤鼻棱鲷主要摄食桡足类,银鲳主要摄食浮游植物和桡足类,鳀摄食的浮游动物包括桡足类、磷虾类和蚧类。小带鱼和黄鲫属一个同食物资源种团,摄食的相似性水平达 99.46%,主要摄食磷虾类(图 7-III)。

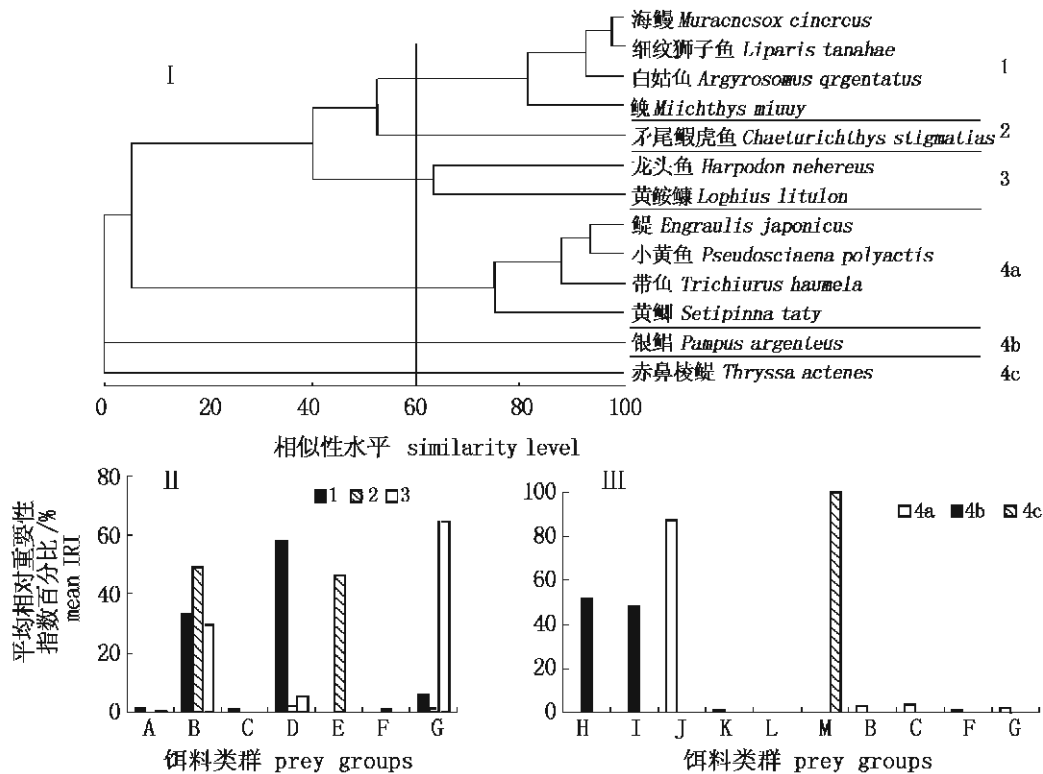


图 6 黄海 9 月份鱼类功能群的聚类分析图 (I) 及其食物组成 (II、III)

(1: 虾食性; 2: 底栖动物食性; 3: 虾/鱼食性; 4a-4c: 浮游生物食性)

A: 浮游动物; B: 底层虾类; C: 蟹类; D: 口足类; E: 蛇尾类; F: 多毛类; G: 鱼类; H: 浮游植物; I: 桡足类; J: 磷虾类; K: 毛虾类; L: 蚧类; M: 甲壳类幼体。

Fig. 6 Cluster analysis dendrogram (I) and diet composition (II,III) of different functional groups in fish assemblages of the Yellow Sea in September (1: shrimp predators; 2: benthivores; 3: shrimp/fish predators; 4a-4c: planktivores)

A: zooplankton; B: demersal shrimp; C: crab; D: stomatopoda; E: ophiuroidea; F: polychaeta; G: fish; H: phytoplankton; I: copepoda; J: euphausiacea; K: acetes; L: hyperiid amphipods; M: crustacea larva.

根据生物量组成(图3),12月份的鱼类群落中浮游生物食性功能群所占的比例最大,为58.82%;其次是虾/鱼食性功能群和虾/蟹食性功能群,分别占24.49%和11.49%;虾食性功能群和鱼食性功能群所占的比例较少,分别占3.74%和1.46%。胃含物分析和功能群划分结果表明12月份黄海鱼类群落对浮游动物的捕食压力包括浮游生物食性功能群对浮游动物的摄食,虾/鱼

食性功能群的小黄鱼对太平洋磷虾的捕食,以及虾食性功能群的龙头鱼对中国毛虾和太平洋磷虾的捕食(图7)。12月份共摄食2385t浮游动物,主要有海洋真刺水蚤(*Euchaeta marina*)、大眼剑水蚤(*Corycaeus* sp.)、中国毛虾、长尾类幼体、太平洋磷虾、细长脚蚧和其它桡足类,其中主要是太平洋磷虾和细长脚蚧,分别占总量的43.36%和25.11%(图4)。

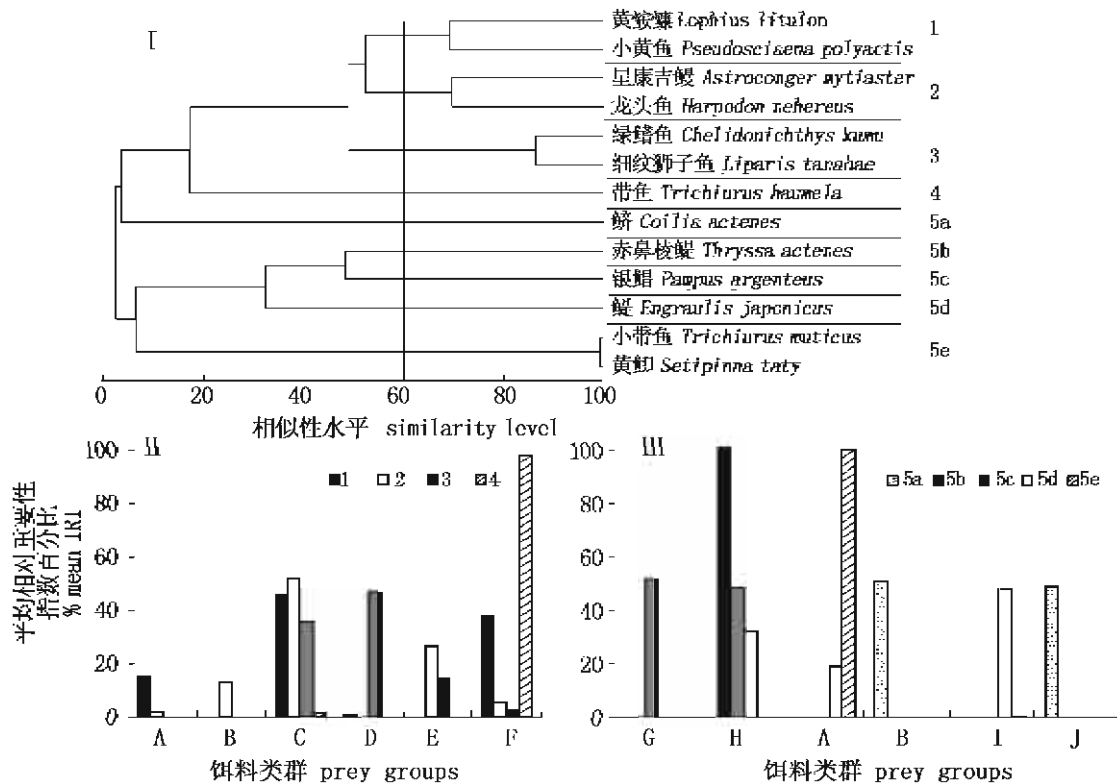


图7 黄海12月份鱼类功能群的聚类分析图(I)及其食物组成(II、III)

(1: 虾/鱼食性; 2: 虾食性; 3: 虾/蟹食性; 4: 鱼食性; 5a-5e: 浮游生物食性)

A: 磷虾类; B: 毛虾类; C: 底层虾类; D: 蟹类; E: 口足类; F: 鱼类; G: 浮游植物; H: 桡足类; I: 蚧类; J: 甲壳类幼体。

Fig.7 Cluster analysis dendrogram (I) and diet composition (II、III) of different functional groups in fish assemblages of the Yellow Sea in December (1: shrimp/fish predators; 2:shrimp predators; 3: shrimp/crab predators; 4: piscivores; 5a-4e: planktivores;)

A: euphausiacea; B: acetes; C: demersal shrimp; D: crab; E: stomatopoda; F: fish; G: phytoplankton; H: copepoda; I: hyperiid amphipods; J: crustacea larva.

3 讨论

3.1 黄海鱼类群落功能群的季节变化

本研究结果表明,黄海鱼类群落可分为7个功能群:浮游生物食性功能群、虾食性功能群、虾/蟹食性功能群、虾/鱼食性功能群、底栖动物食性功能群、鱼食性功能群和广食性功能群,与张波等^[15]对2000-2001年黄海生物群落功能群的研究

结果基本一致,这表明近年来,黄海生态系统的结构组成和食物资源的利用方式是相对稳定的。从各月份鱼类群落功能群的组成上看,除3月份以外,黄海鱼类群落主要以浮游生物食性功能群为主,3、5和8月份的功能群组成简单,9月和12月份的功能群组成变得复杂。3月份是初春,黄海鱼类群落主要由鱼食性和浮游生物食性功能群组成,其中以鱼食性功能群鱼类居多;5月份是春

末,鱼食性功能群所占比例大大减少,鱼类群落以浮游生物食性功能群为主;8月份是夏季,浮游动物食性功能群所占的比例减少,但仍是该月份鱼类群落的主要功能群;9月份是秋季,浮游动物食性功能群所占的比例进一步减少,虾食性和虾/鱼食性功能群所占的比例增加;12月份是冬季,与9月份相比,虾/鱼食性功能群所占的比例进一步增加,出现鱼食性功能群。

黄海鱼类群落功能群组成的季节变化规律与鱼类的生长繁殖周期是一致的,调查资料表明1年中黄海鱼类的产卵期集中于5-8月^[24],因此春夏季幼鱼较多,鱼类群落以浮游生物食性功能群占主导地位;随着秋季饵料丰富,鱼类摄食强度增加,生长加快,随着鱼类个体的加大,其摄食习性也逐渐转变为成鱼的摄食习性,因此秋冬季的浮游动物食性功能群所占的比例减少,其它食性功能群增加。直到产卵前期(初春),浮游动物食性功能群所占的比例降至最低,鱼食性功能群成为黄海鱼类群落的主导功能群。

3.2 黄海鱼类群落捕食浮游动物的季节变化

Edgar等^[25]研究了维多利亚西港鱼类和底栖动物之间的定量关系,发现高质量甲壳类饵料的可获得率是鱼类生产的限制性因素。Overholtz等^[20]发现1977-1997年间,美国东北部陆架生态系统的12种鱼食性鱼类对小型中上层鱼类的摄食量经常接近或超过小型中上层鱼类的最大持续产量,这表明捕食者的丰度变化对小型中上层鱼类的产量有重要的影响。Daly等^[26]通过研究英格兰和苏格兰海峡底层鱼对头足类的摄食量,探讨鱼类捕食对头足类资源的影响;结果发现大多数经济鱼类对重要的头足类群体的补充期有显著影响,但对补充期后的群体的直接影响较小。这些研究表明摄食量的研究有助于区分海洋生态系统中的上行和下行控制作用,对深入探讨生物生产的受控机理具有重要的意义。本研究结果表明除初春以外,黄海鱼类群落中的浮游动物食性功能群占据优势地位。浮游动物作为黄海高营养层次鱼类重要的饵料来源,其种群动态变化不仅影响和控制海洋初级生产力,同时也影响许多鱼类和其它动物资源群体的生物量。李建生等^[27]研究了黄海南部、东海北部夏秋季小黄鱼数量分布及与浮游动物的关系,发现小黄鱼的主要分布区与浮游动物的高密度分布区存在着良好的对应

关系,夏季小黄鱼和其他浮游食性鱼类的强烈摄食可能造成秋季浮游动物丰度的急剧下降,小黄鱼主要分布区内饵料浮游动物优势种的季节变化可能对其食物选择的变化有重要的影响。但要深入探讨海洋生态系统中鱼类群落与浮游动物两大群体间的相互关系还需要弄清它们之间的食物关系以及量的关系。

从摄食的浮游动物种类来看,本研究结果表明被黄海鱼类群落所摄食的浮游动物种类主要包括11种:海洋真刺水蚤、大眼剑水蚤、中华哲水蚤、太平洋磷虾、细长脚虫戎、尖头蛾、强壮箭虫、长尾类幼体、短尾类幼体、口虾姑阿里玛幼体和 中国毛虾。由于受调查工具的影响,采集到的幼鱼样品较少,这就会造成对鱼类群落摄食浮游动物种类和数量的低估。另一方面,一些难以用传统的胃含物分析方法分析的种类,如银鲱,其食物组成中的其它桡足类在12月份所占的比例高达19.85%,详尽的摄食资料的缺失势必会影响对摄食浮游动物种类和数量的估算。

鱼类群落对浮游动物的捕食压力主要来源于浮游生物食性功能群对浮游动物的摄食,本研究中的浮游生物食性功能群鱼类有10种:鳀、鲚、凤鲚、黄鲫、鲈、小黄鱼、带鱼、赤鼻棱鳀、小带鱼和银鲱,但有的种类是季节性的浮游生物食性功能群鱼类,如鲈鱼、小黄鱼和带鱼。浮游生物食性功能群包含多个同食物资源种团是黄海高营养层次生物群落功能群的一个特点^[15],从各月份浮游生物食性功能群中的同食物资源种团组成上看,与各月份的功能群组成有相似的特点,3、5和8月份的同食物资源种团组成简单,9月和12月份的同食物资源种团组成变得复杂。另外,有的浮游生物食性功能群鱼类在不同季节摄食的浮游动物种类不变,如黄鲫;有的则有较大的变化,尤其是鳀,在不同月份摄食的浮游动物种类都有较大差异。鳀在3月份和5月份均主要摄食桡足类和磷虾,但3月份以桡足类为主,5月份以磷虾类为主;8月份主要摄食桡足类;9月份主要摄食磷虾类;12月份主要摄食桡足类、磷虾类和蛾。鱼类群落捕食浮游动物的这些特点可能与浮游动物丰度变化有一定关系。由于鱼类群落摄食的浮游动物种类的差异较大,各同食物资源种团间的食物竞争并不大,食物竞争主要集中在对磷虾类的摄食上,因此黄海磷虾类的资源状况直接影响浮游生物食性

功能群的食物竞争程度。

尽管对浮游动物的捕食压力主要来源于浮游生物食性功能群对浮游动物的摄食,但在估算鱼类群落对浮游动物的摄食量时,也要考虑其它食性功能群对浮游动物的摄食,如3月份属广食性功能群的小黄鱼对太平洋磷虾的捕食,以及12月份虾/鱼食性功能群的小黄鱼对太平洋磷虾的捕食以及虾食性功能群的龙头鱼对中国毛虾和太平洋磷虾的捕食。从摄食的浮游动物总量来看,春季摄食的浮游动物量最大,夏秋季逐渐减少,直至冬季摄食的浮游动物量最少,初春摄食的浮游动物量有所回升。将鱼类生产对浮游动物的需求量与浮游动物的生物量相结合进行研究,探讨它们之间的相互作用的机制将是下一步研究的重点。

从摄食的不同浮游动物种类来看,不同月份摄食的浮游动物种类和摄食量都较大差异(图3)。薛莹等^[9]认为太平洋磷虾、中华哲水蚤和细长脚蚧作为黄海的优势浮游动物,在黄海生态系统中起着不可忽视的关键作用,尤其是太平洋磷虾,它是黄海生态系统中的关键饵料生物。本研究结果发现细长脚蚧仅在冬季的食物组成中占较大的比例,中华哲水蚤仅在春季和夏季出现,太平洋磷虾在各个月份的食物中均有出现,且在春秋两季占摄食浮游动物的90%以上(图4)。可见,太平洋磷虾是黄海生态系统中占据极其重要地位的一种浮游动物,同时Hanson等^[28]由于磷虾具有高能值,易消化吸收的特点,对于广食性种类来说,当栖息地的磷虾稀少或不存在时,尽管它可以摄食栖息地其它饵料,但磷虾丰度的变化将影响以此为食的鱼类的分布、补充和生长。因此,研究黄海太平洋磷虾的种群动态及其对鱼类生产,乃至生态系统动态的影响都具有非常重要的意义。

参考文献:

- [1] 林景祺. 小黄鱼幼鱼和成鱼的摄食习性及其摄食条件的研究[C]. 海洋渔业资源论文选集, 1962: 34-43.
- [2] 薛莹, 金显仕, 张波, 等. 黄海中部小黄鱼的食物组成和摄食习性的季节变化[J]. 中国水产科学, 2004, 11(2): 237-242.
- [3] 薛莹, 金显仕, 张波, 等. 黄海中部小黄鱼摄食习性的体长变化与昼夜变化[J]. 中国水产科学, 2004, 11(3): 420-425.
- [4] 张波, 唐启升. 渤、黄、东海高营养层次重要生物资

源种类的营养级研究[J]. 海洋科学进展, 2004, 22(3): 393-404.

- [5] 唐启升. 海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略[J]. 海洋水产研究, 1999, 20(2): 1-11.
- [6] 姜卫民. 细纹狮子鱼的食性及其食物消耗量初探[J]. 中国水产科学, 1996, 3(1): 8-15.
- [7] 郭学武, 张晓凌, 万瑞景, 等. 根据野外调查资料评估鱼类的日摄食量[J]. 动物学报, 2004, 50(1): 111-119.
- [8] 郭学武, 唐启升. 鱼类摄食量的研究方法[J]. 海洋水产研究, 2004, 25(1): 68-78.
- [9] 薛莹, 金显仕, 赵宪勇, 等. 秋季黄海中部鱼类群落对饵料生物的摄食量[J]. 中国海洋大学学报, 2007, 37(1): 75-82.
- [10] Pauly D, Christense V, Dalsgaard J, *et al.* Fishing down marine food web[J]. Science, 1998, 279: 860-863.
- [11] Pauly D, Palomares M L, Froese R, *et al.* Fishing down Canadian aquatic food web[J]. Can J Fish Aquat Sci, 2001, 58: 51-62.
- [12] Tang Q, Jin X, Wang J, *et al.* Decadal-scale variation of ecosystem productivity and control mechanisms in the Bohai Sea[J]. Fish Oceanogr, 2003, 12(4/5): 223-233.
- [13] 张波, 金显仕, 唐启升. 长江口及邻近海域高营养层次生物群落功能群及其变化[J]. 应用生态学报, 2009, 20(2): 344-351.
- [14] 张波, 唐启升, 金显仕. 东海高营养层次鱼类功能群及其主要种类[J]. 中国水产科学, 2007, 14(6): 939-949.
- [15] 张波, 唐启升, 金显仕. 黄海生态系统高营养层次生物群落功能群及其主要种类[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1099-1111.
- [16] 孟庆闻, 缪学祖, 俞泰济, 等. 鱼类学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1989: 80-85.
- [17] 韦 晟, 姜卫民. 黄海鱼类食物网的研究[J]. 海洋与湖沼, 1992, 23(2): 182-192.
- [18] Munoz A A, Ojeda F P. Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implications of ontogenetic dietary shifts [J]. Oecologia, 1998, 114: 563-573.
- [19] Garrison P G. Spatial and dietary overlap in the Georges bank groundfish community[J]. Can J Fish Aquat Sci, 2000, 57: 1679-1691.
- [20] Overholtz W J, Link J S, Suslowicz L E. Consumption of important pelagic fish and squid by predatory fish in the northeastern USA shelf ecosystem with some fishery comparisons [J]. ICES J Mar Sci, 2000,

- 57: 1147 - 1159.
- [21] 金显仕(著). 黄、渤海生物资源与栖息环境[M]. 北京:科学出版社,2005:235.
- [22] Eggers D M. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs [J]. J. Fish Res Board Can, 1977, 34: 290 - 294.
- [23] Durbin E G, Durbin A G, Langton R W, *et al.* Stomach contents of silver hake, *Merluccius bilinearis*, and Atlantic cod, *Gadus morhua*, and estimation of their daily rations [J]. Fish Bull, 1983, 3: 437 - 450.
- [24] 万瑞景,姜言伟. 渤、黄海硬骨鱼类鱼卵与仔稚鱼种类组成及其生物学特征[J]. 上海水产大学学报,2000,9(4):290 - 297.
- [25] Edgar G J, Shaw C. The production and trophic ecology of shall-water fish assemblages in southern Australia II. Diets of fishes and trophic relationships between fishes and benthos at Western Port, Victoria [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1995, 194: 83 - 106.
- [26] Daly H I, Pierce G J, Santos M B, *et al.* Cephalopod consumption by trawl caught fish in Scottish and English Channel waters [J]. Fisheries Research, 2001, 52: 51 - 64.
- [27] 李建生,严利平,李惠玉,等. 黄海南部、东海北部夏秋季小黄鱼数量分布及与浮游动物的关系[J]. 海洋渔业,2007,29(1):31 - 37.
- [28] Hanson J M, Chouinard G A. Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence as an index of ecosystem change, 1959 - 2000 [J]. J Fish Biol, 2002, 60: 902 - 922.

Seasonal variations of the functional groups of fish community and their consumption of zooplankton in the Yellow Sea

ZHANG Bo*, JIN Xian-shi

(Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fishery Resources, Ministry of Agriculture;
Key Laboratory for Fishery Resources and Eco-environment, Shandong Province (FRES); Yellow Sea Fisheries Research
Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract: In the Yellow Sea, larger, higher trophic level, commercially important demersal species were gradually replaced by small, lower trophic level, pelagic, less-valuable species. Such transition inevitably leads to increase prey on low trophic level species, especially zooplankton. Therefore, it is an important means to discuss control mechanism of biological production in the marine ecosystem and to assess predation pressure on zooplankton. At present, there is still lack of systematic research on combination production of fish community with zooplankton at domestic and overseas. This paper aims to study seasonal variations of the functional groups of fish community and their consumption of zooplankton in the Yellow Sea. The fish samples, which accounted for 90% of total biomass, were collected during five bottom trawl surveys in the Yellow Sea in September, December 2006 and March, May and August 2007 which covered the range of 120.50°–124.53°E, 31.77°–36.55°N. Except silver pomfret *Pampus argenteus*, the other 18 kinds of fish, 344 2 stomach content samples were analyzed. The prey items were weighed to the nearest 0.001 g after removing the surface water, and identified to the lowest possible taxonomic level. According to stomach content analysis results, cluster analysis and 60% of Bray-Curtis similarity level were used as criterion to divide functional groups of fish community. The results suggest that fish community in the Yellow Sea is divided into seven functional groups, *i. e.*, planktivores, shrimp predators, shrimp/crab predators, shrimp/fish predators, benthivores, piscivores and generalist predators. Except early spring, the dominant functional group of fish community in other seasons is planktivores. The composition of functional groups in spring and summer is simple, but the composition in autumn and winter becomes complicated. By estimating food consumption of zooplankton in each month, fish community in the Yellow Sea feeds mainly on 11 kinds of zooplankton, including *Euchaeta marina*, *Corycaeus* sp., *Calanus sinicus*, *Euphausia pacifica*, *Themisto gracilipes*, *Oxycephalus* sp., *Sagitta crassa*, *Acetes chinensis*, *Maeruran larva*, *Brachyura* sp., and *Squilla alima*. The consumption of zooplankton prey is 218 735 tons in spring, and is the largest consumption is all seasons, and then gradually reduces in summer and autumn. Zooplankton consumption come to the least amount in winter, and the consumption of zooplankton prey picks up in early spring. The kinds and consumption of zooplankton prey of fish community in different seasons have remarkable difference. Only *Euphausia pacifica* appeared in the food of fish in each month and the other kinds of zooplankton prey are seasonal. It is obvious that krill is most important zooplankton and occupies a very important position in the Yellow Sea ecosystem. So, the resource situation of krill in the Yellow Sea directly affects competition degree among planktivores. This study provides basic information for going deep into study on effect of zooplankton on dynamics of fish community at high trophic level. It emphasizes combination study between demand of fish production for zooplankton with biomass of zooplankton, and discussing the interaction mechanism between them.

Key words: fish; functional group; zooplankton; consumption; seasonal variation; Yellow Sea

Corresponding author: ZHANG Bo. E-mail: zhangbo@ysfri.ac.cn