

· 综述 ·

## 海洋鱼类摄食生态与食物网研究进展

颜云榕<sup>1,2,3</sup>, 卢伙胜<sup>1,2\*</sup>, 金显仕<sup>4</sup>

(1. 广东海洋大学水产学院, 广东 湛江 524088;

2. 广东海洋大学南海渔业资源监测与评估中心, 广东 湛江 524088;

3. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071;

4. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 首先总结归纳了海洋鱼类摄食生态与食物网研究中的实验方法, 主要包括胃含物分析法、碳氮稳定同位素法、特定化合物同位素法等实验方法的发展历史和应用现状; 随后介绍了海洋鱼类摄食生态与食物网最新研究进展和取得的成绩, 主要包括海洋鱼类摄食生态中食物组成、摄食方式、摄食量和食物用于机体各种生命活动分配方式, 以及海洋食物网研究中以传统胃含物分析法为基础、以简化食物网为核心, 碳氮稳定同位素技术和生态系统模型的应用发展; 最后, 着重分析了我国海洋鱼类摄食生态和食物网研究中有待解决的问题, 并对该领域今后的发展趋势进行了展望。

**关键词:** 海洋鱼类; 摄食生态; 海洋食物网; 稳定同位素

**中图分类号:** S 958; S 917

**文献标识码:** A

近年来, 海洋鱼类摄食生态与食物网研究成为全球广泛关注的海洋生态系统动力学研究热点。鱼类的摄食生态, 即研究鱼类吃什么、怎样吃、吃多少和吃下的食物用于机体各种生命活动的分配方式, 以及这四个方面与各种环境因子或鱼类自身形态结构、生理特征的相关性<sup>[1]</sup>。而食物链是生态系统中初级生产吸收的太阳能通过有序的食物关系而逐渐传递的线状组合, 由各种相互联系的海洋食物链构成了海洋食物网<sup>[2]</sup>。

海洋鱼类的摄食生态是海洋食物网的重要组成部分, 揭示了食物网的基本结构, 进而为研究海洋生态系统营养动力学奠定基础。基于生态系统水平的海洋食物网分析则引导着海洋鱼类的摄食习性、食物竞争和物质流动等研究方向, 反映鱼类资源变动对海洋生态系统营养动力学的影响以及海洋对捕捞等人类活动的响应。

国内外专家学者对鱼类摄食生态与食物网研究曾有过综述。在国外, 例如 HYSLOP<sup>[3]</sup> 专门论

述了鱼类胃含物分析法及其应用; CORTÉS<sup>[4]</sup> 则对基于胃含物分析法研究软骨鱼类食性进行了总结; Post<sup>[5]</sup> 概述了稳定同位素技术在评估鱼类营养位置应用中的模型、方法和假设; STEELE<sup>[6]</sup> 对食物网研究的线性方法进行了评价, 等等。在国内, 窦硕增<sup>[7-8]</sup> 对鱼类胃含物分析的方法及其应用、鱼类摄食生态研究的理论及方法有过介绍; 唐启升<sup>[9]</sup> 阐述了海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略; 薛莹等<sup>[10]</sup> 评述鱼类食性和食物网研究进展; 李忠义等<sup>[11]</sup> 分析了稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用; 于灏等<sup>[12]</sup> 介绍了特定化合物同位素分析技术在海洋食物网研究中的应用; 纪炜炜等<sup>[13]</sup> 预测了鱼类营养级在海洋生态系统中的应用。然而, 关于海洋方面的鱼类摄食生态和食物网研究专门评述文献尚未见发表, 因此, 本文比较分析了国内外海洋鱼类摄食生态与食物网研究的主要实验方法, 系统总结该领域的研究现状并介绍最新进展情况, 评述碳、氮稳定同

收稿日期: 2010-10-14 修回日期: 2010-11-11

资助项目: 国家自然科学基金项目(30771653); 广东省教育厅高校优秀青年创新人才培养项目(LYM09089); 广东海洋大学校选科  
研课题资助项目(2009-11)

通讯作者: 卢伙胜, E-mail: luhs@gdou.edu.cn

位素技术在海洋鱼类摄食生态与食物网研究中的应用新趋势,旨在为今后的相关工作提供有益参考。

## 1 海洋鱼类摄食生态与食物网研究方法

### 1.1 胃含物分析法

在鱼类生态学中,胃含物分析法(stomach content analysis)是研究鱼类食性的标准方法<sup>[3]</sup>,至今仍在广泛应用,该方法通过对鱼类个体肠、胃中的饵料生物进行种类鉴定、计数、称重等作食性的定量分析。国外的鱼类学家应用胃含物分析法做了大量的研究,HYSLOP<sup>[3]</sup>的综述中将其分成出现频率法、计数法、体积法、重量法及主观观测法等。在国内,胃含物分析法长期以来是海洋鱼类食性定量研究的唯一方法,例如20世纪50年代烟台附近渔场鲈鱼及其幼鱼<sup>[14]</sup>;20世纪60年代浙江重要经济鱼类中的带鱼(*Trichiurus lepturus*)<sup>[15]</sup>、大黄鱼(*Larimichthys crocea*)<sup>[16]</sup>;八十年代的黄海带鱼<sup>[17]</sup>、东海带鱼<sup>[18]</sup>和绿鳍马面鲀(*Navodon septentrionalis*)<sup>[19]</sup>、闽南-台湾浅滩渔场狗母鱼类<sup>[20]</sup>、浙江近海渔场蓝圆鲀(*Decapterus maruadsi*)幼、成鱼<sup>[21]</sup>和青石斑鱼(*Epinephelus awoara*)<sup>[22]</sup>;20世纪90年代的渤海南部半滑舌鲷(*Cynoglossus semilaevis*)<sup>[23]</sup>和花鲈(*Lateolabrax japonicus*)<sup>[24]</sup>、浙江象山港黑鲷(*Sparus macrocephalus*)<sup>[25]</sup>;2000年以来的东黄海带鱼<sup>[26-27]</sup>、黄海部分小黄鱼<sup>[28]</sup>、长江口白姑鱼(*Pennahia argentatus*)和小黄鱼(*Pseudosciaena polyactis*)<sup>[29]</sup>、黄海海州湾小黄鱼幼鱼<sup>[30]</sup>、北部湾带鱼<sup>[31]</sup>和多齿蛇鲻(*Saurida tumbil*)<sup>[32]</sup>、黄海南部黄鲛鲷(*Lophius litulon*)<sup>[33]</sup>等。

HYSLOP<sup>[3]</sup>系统总结了该方法所用的主要指标,包括出现频率(%*F*),物种个数百分比(%*N*)、饵料质量百分比(%*W*)或体积百分比(%*V*)、相对重要性指数(*IRI*)等指标以用来评价各饵料物种的重要性。

$$IRI = (\%N + \%W) \times \%F \quad (1)$$

由于*IRI*不是以百分比值进行表示,在不同食物类型中进行对比有困难,因此,CORTÉS<sup>[4]</sup>对*IRI*进行了修改,提出用相对重要性指数百分比(%*IRI*)进行表示。

$$\%IRI_i = 100 \frac{IRI_i}{\sum_{i=1}^n IRI_i} \quad (2)$$

在研究中,经常将胃含物分析法与鱼类生物

学测定相结合,应用食物质量 $W_f$ 与纯体重 $W_g$ (体质量扣除性腺及内脏后的质量)饱满指数(repletion index: *RI*)<sup>[1]</sup>和空胃率(vacuity coefficient: *VC*)<sup>[34]</sup>反映摄食强度。

$$RI = \frac{W_f}{W_g} \times 100\% \quad (3)$$

$$VC = \text{空胃数} / \text{总胃数} \times 100\% \quad (4)$$

### 1.2 碳、氮稳定同位素分析法

稳定同位素法是根据消费者稳定同位素比值与其食物相应同位素比值相近的原则来判断此生物的食物来源,进而确定食物贡献;而通过测定生态系统中不同生物的同位素比值还能比较准确地测定食物网结构和生物营养级<sup>[11]</sup>。MIYAKE等<sup>[35]</sup>首次发现 $\delta^{15}\text{N}$ 在食物链中逐层富集, DENIRO等<sup>[36]</sup>证明动物体内 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其食物 $\delta^{13}\text{C}$ 值十分接近,并预测稳定同位素方法在动物食性研究的应用前景。国内,蔡福龙等<sup>[37]</sup>研究了放射性核素在海洋食物链中的传递;王明亮等<sup>[38]</sup>分析了海洋生物样品中的氮稳定同位素;洪阿实等<sup>[39]</sup>应用 $^{15}\text{N}$ 稳定同位素示踪技术研究海洋养殖中营养物质在食物链中的传递规律,等等。

稳定同位素质谱仪分析生物样品中 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 和 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的比值, $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 按以下公式计算得出:

$$\delta^{15}\text{N} = \left( \frac{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{样品}}}{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{大气}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (5) \quad [40]$$

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{样品}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{箭石}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (6) \quad [36]$$

$$TL = 1 + \sum_{i=1}^s (T_i \times P_i) \quad (7) \quad [11]$$

$$TL = \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{样品}} - \delta^{15}\text{N}_0}{^{15}\text{N}_c} + TL_{\text{基线生物}} \quad (8) \quad [5]$$

式中, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{大气}}$ 为标准大气氮同位素比值; $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{箭石}}$ 为国际标准物质箭石(peedee belemnite limestone)的碳同位素比例;*TL*为某种鱼类的营养级;*T<sub>i</sub>*为饵料的营养级;*P<sub>i</sub>*为饵料在食物中所占的比例,*s*为饵料种类。 $\delta^{15}\text{N}_{\text{样品}}$ 为鱼类样品测量所得的 $\delta$ 值; $\delta^{15}\text{N}_0$ 营养等级的基线, $\delta^{15}\text{N}_c$ 为营养等级富集度。一般采用生态系统中常年存在、食性简单的浮游动物或底栖生物等消费者作为基线生物。

### 1.3 其它实验方法

海洋鱼类摄食生态与食物网研究的实验方法,除了上述胃含物分析及稳定同位素法外,还有生物标志化合物分析(脂肪酸)、特定化合物分子的稳定同位素分析(单分子脂肪酸的稳定同位素分析)和行为学方法等。

脂肪酸、氨基酸、单糖等一类特殊的化合物,在生物的摄食活动过程中相对稳定不易变化,能用于辨别生物饵料的来源,被称为生物标志物;其中脂肪酸是所有生物体的重要组分,主要以三羧酸甘油酯和磷脂的形式存在,通过对比不同生物脂肪酸组成的差异,可以追踪物质在食物网中的传递路径,指示食物网的有机质来源,进而确定生物之间的营养关系<sup>[41]</sup>。脂肪酸二元混合模型经常用于计算捕食者的食物贡献比例<sup>[42]</sup>:

$$\%FA_a = \frac{\%FA_0 - \%FA_b}{\%FA_a - \%FA_b} \times 100 \quad (9)$$

$$\%FA_b = 100 - \%FA_a \quad (10)$$

式中, $\%FA_0$ 、 $\%FA_a$ 、 $\%FA_b$ 分别代表研究对象及其饵料生物种类  $a$  和  $b$  的脂肪酸比例。

特定化合物分子的稳定同位素测定被称为单分子稳定同位素技术,或特定化合物同位素分析技术(compound-specific isotope analysis, CSIA),测定被分析物纯化的分子直接燃烧而成气体相对于标准或参比气体的同位素比值的同位素丰度信息;单分子体脂肪酸碳同位素能够指示食物网中新陈代谢的过程和路径,消除生物标志物的某些不确定性<sup>[41]</sup>。

CSIA 技术通过分子水平上的稳定同位素信息,如脂肪酸的  $\delta^{13}C$ 、氨基酸  $\delta^{15}N$  揭示食物网中更本质地引起生物组织中同位素分馏的物质和能量传递过程的规律,该技术在 1990 年第一台商业生产测定特定化合物同位素的 GC/C-IRMS 仪器问世后得以推广<sup>[12]</sup>。

行为学是研究动物行为的生物学,主要是研究行为功能和行为进化问题<sup>[43]</sup>,可以通过实验观察研究鱼类的摄食行为。STRIECK<sup>[44]</sup>最早于 1924 年即开展了 *Phoxinus laevis* 摄食行为化学感觉的实验,而在国内,周洪琪<sup>[45]</sup>对鱼类摄食行为的化学感觉调节进行了研究,李大勇等<sup>[46]</sup>分析了光照对真鲷(*Pagrus major*)仔、稚、幼鱼摄食的影响,单保党等<sup>[47-48]</sup>研究了黑鲷化学感觉发育、视觉发育与摄食的关系,邱丽华等<sup>[49]</sup>测定了不同照

度下大泷六线鱼(*Hexagrammos octakii*)仔鱼的摄食量。

## 2 海洋鱼类摄食生态与食物网研究进展

### 2.1 海洋鱼类摄食生态研究进展

海洋鱼类摄食生态中首先开展的是“吃什么”即食物组成的研究。食物组成主要是研究鱼类食物的种类组成并判断各种饵料的重要程度,区分出主要饵料和次要饵料,其数据分析方法有表格法和图示法两大类<sup>[10]</sup>。目前,国内外的研究对象主要是海洋较高营养层次、底层或近底层鱼类,较多地采用胃含物分析法结合碳氮稳定同位素技术,对黄带拟羊鱼(*Mulloidichthys flavolineatus*)<sup>[50]</sup>等开展研究,在国内,则主要是依靠胃含物分析法对带鱼<sup>[26,31,51]</sup>、多齿蛇鲻<sup>[32]</sup>、小黄鱼<sup>[28-30]</sup>和黄鲛鳓<sup>[33]</sup>等进行分析,也有鳀(*Engraulis japonicus*)食性稳定同位素研究报告<sup>[52]</sup>。

在海洋鱼类“怎样吃”的问题上,主要是摄食行为及其影响因素、摄食选择和食物竞争等方面的研究。除“1.3”中所介绍行为学方法对海洋鱼类摄食的化学感觉、视觉发育和光照等环境因素影响进行观察外,王新安<sup>[53]</sup>研究发现半滑舌鳎主要依靠侧线摄食,嗅觉起辅助作用,视觉在摄食中的作用不大,味觉在食物吞咽过程中起重要作用;许多研究均发现鱼类体形、口部结构和消化道等形态特征对摄食生态具有适应性,主要表现在摄食习性随生长发育的转换现象<sup>[26,30-33,54]</sup>;国内的摄食选择研究主要集中于少数海水养殖种类的仔、稚、幼鱼等早期生活史阶段的食物选择<sup>[55-56]</sup>;食物竞争研究相对较少,主要有东海和黄海主要鱼类<sup>[57]</sup>、许氏平鲈(*Sebastes schlegelii*)和大泷六线鱼<sup>[58]</sup>、长江口白姑鱼和小黄鱼<sup>[29]</sup>等。

研究海洋鱼类“吃多少”即是摄食量和消化率的问题,也反映摄食强度。鱼类摄食量主要是研究特定海区内某个鱼类种群或整个鱼类群落对某种饵料的消耗量<sup>[10]</sup>。鱼类个体摄食量的评估主要有室内直接测定法、基于消化道内含物的方法、生物能量学方法、化学污染物质量平衡法以及根据耗氧量间接计算法等 5 类方法,而对种群摄食量的评估则包括生物能量学方法和多元回归模型等 2 种方法<sup>[59]</sup>。国外的研究中,GARRISON 等<sup>[60]</sup>通过加强捕食者-被捕食者相互作用研究改进了多鱼种实际种群分析法(MSVPA),提出 MSVPA-X 法并对

西大西洋鱼类摄食进行定量分析;STURDEVANT等<sup>[61]</sup>结合海上观察与室内实验研究阿拉斯加海域裸盖鱼(*Anoplopoma fimbria*)胃排空率,进而分析其对太平洋鲑的摄食影响。国内,邱丽华等<sup>[49]</sup>研究了光照对大泷六线鱼仔鱼摄食量的影响;孙耀等<sup>[62]</sup>则研究了斑鲹(*Clupanodon punctatus*)仔鱼的摄食节律及日摄食量。

研究海洋鱼类“吃下的食物在机体各种生命活动的分配”即能量流动、营养物质循环和生态转换效率的问题。BRETT等<sup>[63]</sup>早于1970年改进Winberg公式,提出了能量流动公式;国内,郭旭鹏等<sup>[52]</sup>采用碳氮稳定同位素技术研究了黄海中南部鳀鱼食物能量来源;陈绍勇等<sup>[64]</sup>发现南沙海域永署礁中鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 沿着食物链有明显的增加趋势,渚碧礁则不明显;孙耀等<sup>[62]</sup>应用现场胃含物法研究了斑鲹、赤鼻棱鳀(*Thryssa kammalensis*)<sup>[65]</sup>和鲈(*Scomber japonicus*)<sup>[66]</sup>的摄食与生态转换效率。

## 2.2 海洋食物网研究进展

STEELE<sup>[67]</sup>提出了“简化食物网”的方法,以此为核心,国内研究人员以传统胃含物分析法为主开展海洋鱼类食物网研究,张其永等<sup>[68]</sup>首先在闽南-台湾浅滩渔场分析了66种鱼类的海洋鱼类食物网研究,随后,韦晟等<sup>[69]</sup>研究了黄海鱼类的食物网,张雅芝等<sup>[70]</sup>对福建东山湾85种经济鱼类的食物关系、食性类型进行分析,邓景耀等<sup>[71]</sup>对比渤海鱼类食物网十年间变化,而张月平<sup>[72]</sup>则对南海北部湾49种经济鱼类的营养级与食性类型进行了研究。

碳氮稳定同位素技术在国外海洋食物网研究中的应用中正逐步完善<sup>[6,73-76]</sup>,国内的研究起步于20世纪90年代,蔡德陵等<sup>[77-78]</sup>应用碳氮稳定同位素方法先后研究了崂山湾海洋生态系统食物网,并建立了黄东海生态系统食物网的连续营养谱<sup>[79]</sup>;陈绍勇等<sup>[64]</sup>研究了 $^{13}\text{C}$ 在永署礁和渚碧礁海洋生态系统中不同营养级生物中的传递规律;万祎等<sup>[80]</sup>利用氮和碳同位素分析了渤海湾食物网主要生物种的营养层次,李忠义等<sup>[81]</sup>运用稳定同位素技术研究长江口及南黄海水域春季拖网主要渔获物的营养级。

海洋食物网研究的一个重要进展是生态系统营养模型的应用和发展,Polovina于1984年构建了生态通道模型(ECOPATH),唐启升等<sup>[9]</sup>将其

发展成ECOPATH II。ECOPATH在国外海洋食物网研究中得到应用<sup>[82-84]</sup>。国内,全龄等<sup>[85]</sup>首先应用Ecopath对渤海海洋食物网进行了数学建模,陈作志等<sup>[86-87]</sup>应用Ecopath with Ecosim(EwE)构建北部湾生态系统的营养通道模型,刘玉等<sup>[88]</sup>利用Ecopath模型对南海北部海洋生态系统的营养通道进行了分析,林群等<sup>[89]</sup>研究了基于Ecopath模型的长江口及毗邻水域生态系统结构和能量流动,CHENG等<sup>[90]</sup>构建了东海大陆架海洋食物网质量平衡模型,LI等<sup>[91]</sup>应用Ecopath评估了东海大陆架海洋食物网结构及功能。

## 3 海洋鱼类摄食生态与食物网研究发展趋势

### 3.1 多种方法相结合,特别是碳、氮稳定同位素技术将得到广泛应用

胃含物分析法具有简单、直观、成本低等特点,是摄食生态与食物网研究的基础方法,而碳氮稳定同位素技术能反映鱼类长时期摄食状况、定量计算营养级、不需要进行饵料种类鉴定和计数,脂肪酸等特定化合物稳定同位素技术可辨别有机质来源、指示物质在食物网中的传递路径和食物来源的贡献程度,行为学观察具有研究鱼类在自然状态下的摄食生态、不需捕杀生物(对濒危鱼类有保护作用)等优点,因此,多种方法相互结合开展研究将是今后的发展趋势。

然而,胃含物分析法偶然性较大,不能反映已消化或以前生长阶段的食物组成,消化程度高的饵料难以辨认,且浮游生物食性、嗜食性及腐食性等鱼类的饵料生物种类鉴定及个数计数难度大;脂肪酸等特定化合物稳定同位素技术对实验设备要求很高,测试成本巨大;行为学方法也具有定量研究难度大、多数海水鱼类难以人工养殖、而自然状态下观察成本又高、耗费大、小型及岩礁鱼类难以观察等不足。由于消费者的碳同位素接近其食物,因此碳同位素可用于确定消费者的食物来源<sup>[36]</sup>;且氮稳定同位素数据可应用于种间和种内营养层次变动、捕食者-被捕食者个体大小比例、生态转换效率、食物链长度、捕食者-被捕食者种类多样性关系、能量利用变动等研究<sup>[92]</sup>。相比而言,碳、氮稳定同位素法结果准确,测试成本适中,具有广泛应用前景,将在鱼类摄食生态和食物网研究

中发挥重要作用。

### 3.2 营养级的研究将成为海洋食物网研究线索和热点

ELTON<sup>[93]</sup>定义了营养金字塔(the Eltonian Pyramid)并提出营养级的概念,反映动物在食物循环中的位置,LINDEMAN<sup>[94]</sup>发展了Hutchinson关于营养级的定量计算,ODUM等<sup>[95]</sup>提出用小数形式更能确切表达摄食关系,并确定初级生产者的营养级为1,PAULY等<sup>[96]</sup>根据全球渔获物平均营养级的分析,提出捕捞导致海洋食物网平均营养级下降(fishing down marine food web)。以营养级为线索研究海洋食物网,将有助于厘清各种纷繁复杂的海洋动物在食物循环中的营养关系及所处位置,而以渔获物平均营养级所代表的群落营养级可用于评估海洋食物网的健康状态,进而分析海洋生态系统对人类活动及全球变化的响应。目前,以氮稳定同位素技术应用于海洋鱼类营养级及渔获物平均营养级方面的研究已经起步,并逐渐得到推广应用。可以预测,基于<sup>15</sup>N稳定同位素对营养级的分析将成为今后海洋食物网研究的热点和解决营养关系问题的关键。

### 3.3 生态系统营养模型的应用将继续成为构建海洋食物网的重要工具

海洋鱼类摄食生态和食物网研究的最终目的是为海洋渔业资源可持续发展提供科学依据,实现基于生态系统的渔业管理(ecosystem based fisheries management)。以EwE模型为代表的生态系统营养模型在摄食生态、海洋食物网和渔业资源评估等渔业基础生物学研究与渔业管理、政府渔业行政决策等应用需求之间构建桥梁,实现微观研究与宏观管理的结合。

国内外普遍应用的生态系统营养模型以EwE模型为主。另外,美国威斯康辛大学(The University of Wisconsin)开发的Fish Bioenergetics软件可评估鱼类生长及食物消耗、种群生物量与被食资源量<sup>[97]</sup>,美国国家生态分析与综合中心开发的AD Model Builder(ADMB)开放式软件,具有强大的非线性模型构建功能<sup>[98]</sup>,也可为渔业资源评估和海洋食物网研究相结合提供有力帮助。相信以生物学研究为基础、辅以计算机编程所建立的生态系统营养模型将会成为全球海洋食物网研究的新发展方向。

## 4 我国海洋鱼类摄食生态和食物网研究中有待解决的问题

半个世纪以来,我国海洋鱼类摄食生态和食物网研究取得了长足的进展,但在研究内容上还需要实现以下几个转变:由集中于高营养层次鱼类逐渐向中低营养层次鱼类转变,由着眼于底层鱼类向中上层鱼类转变,由近海鱼类向深海和大洋鱼类转变,由单一海洋鱼类食物网向海洋鱼类、头足类、甲壳类和浮游生物类等全方位食物网转变,由孤立鱼类摄食习性研究向海洋遥感、环境实测数据相结合摄食生态研究转变。

同时,需要加强碳氮稳定同位素技术对营养级的研究,深入分析各海区碳氮稳定同位素基线生物种类及其同位素特征值的变化规律,进一步确定各海区或局部海域的关键种、优势种和重要种类,并以“简化食物链”方法对其进行研究。需要加强计算机辅助编程技术的应用,例如应用C语言编程判断研究阶段各期胃含物样品是否足够用以分析营养多样性等<sup>[32]</sup>。数理统计分析方法在摄食生态和食物网定量研究中的应用也应加强,EXCEL、SPSS和PRIMER等软件在数学统计、聚类分析或图形处理中均有较好效果。

尽管我国渤海、东海和南海均有海洋生态系统Ecopath模型的构建,并有基于模型对海洋食物网结构、能量流动和系统特征的分析,但与国外成熟稳定的Ecopath模型相比,我们在积累研究海域的海洋渔业资源渔获量、胃含物现场分析、营养级、能量转换生态效率等前期数据,开展底层拖网、底层刺网、中上层围网、表层刺网和钓具等多种形式全方位综合调查,并进行数据标准化,再结合渔业遥感数据或现场实测海洋环境因素,准确衡量海洋食物网结构及其变动规律。

### 参考文献:

- [1] 殷名称. 鱼类生态学[M]. 北京:农业出版社,1995.
- [2] 沈国英,施并章. 海洋生态学[M]. 北京:科学出版社,2002.
- [3] HYSLOP E J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application[J]. Journal of Fish Biology,1980,17(4):411–429.
- [4] CORTÉS E. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes [J]. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science,1997,54(3):

- 726-738.
- [5] POST D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions [J]. *Ecology*, 2002, 83(3):703-718.
- [6] STEELE J H. Assessment of some linear food web methods [J]. *Journal of Marine Systems Skill Assessment for Coupled Biological/physical Models of Marine Systems*, 2009, 76(1-2):186-194.
- [7] 窦硕增. 鱼类胃含物分析的方法及其应用[J]. *海洋通报*, 1992, 11(2):28-31.
- [8] 窦硕增. 鱼类摄食生态研究的理论及方法[J]. *海洋与湖沼*, 1996, 27(5):556-561.
- [9] 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):1-6.
- [10] 薛莹, 金显仕. 鱼类食性和食物网研究评述[J]. *海洋水产研究*, 2003, 24(2):76-87.
- [11] 李忠义, 金显仕, 庄志猛, 等. 稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用[J]. *生态学报*, 2005, 25(11):3052-3060.
- [12] 于灏, 吴莹, 张经. 特定化合物同位素分析技术在海洋食物网研究中的应用[J]. *质谱学报*, 2006, 27(2):122-128.
- [13] 纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠. 鱼类营养级在海洋生态系统研究中的应用[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(4):878-887.
- [14] 林景祺, 杨纪明. 烟台、威海和青岛沿岸当年生鲈鱼幼鱼的摄食习性[J]. *海洋水产研究*, 1980, 1(1):1-15.
- [15] 王复振. 带鱼产卵期的食性[M]//中国动物学会三十周年学术讨论会论文摘要汇编. 北京:科学出版社, 1965.
- [16] 王复振, 陈永寿. 大黄鱼产卵期的食性[J]. *海洋渔业*, 1984, 6(3):109-111.
- [17] 韦晟. 黄海带鱼(*Trichiurus haumela* Forskal)的摄食习性[J]. *海洋水产研究*, 1980, 1(1):49-57.
- [18] 陈亚瞿, 朱启琴. 东海带鱼摄食习性、饵料基础及与渔场的关系[J]. *水产学报*, 1984, 8(2):135-145.
- [19] 秦忆芹. 东海外海绿鳍马面鲀摄食习性的研究[J]. *水产学报*, 1981, 5(3):245-251.
- [20] 张其永, 杨甘霖. 闽南-台湾浅滩渔场狗母鱼类食性的研究[J]. *水产学报*, 1986, 10(2):213-222.
- [21] 周婉霞, 薄治礼. 浙江近海蓝圆鲹食性的研究[J]. *东海海洋*, 1986, 4(2):65-74.
- [22] 周婉霞, 胡杰, 漉彦, 等. 浙江北部海区青石斑鱼摄食习性的研究[J]. *水产科技情报*, 1983, 10(1):19-21.
- [23] 窦硕增, 杨纪明. 渤海南部半滑舌鳎的食性及摄食的季节性变化[J]. *生态学报*, 1992, 12(4):368-376.
- [24] 李军. 渤海鲈鱼食物组成与摄食习性的研究[J]. *海洋科学*, 1994, 18(3):39-44.
- [25] 柏怀萍. 象山港黑鲷的摄食习性[J]. *宁波大学学报:理工版*, 1999, 12(4):42-47.
- [26] 张波. 东、黄海带鱼的摄食习性及其随发育的变化[J]. *海洋水产研究*, 2004, 25(2):6-12.
- [27] 林龙山, 张寒野, 李惠玉, 等. 东海带鱼食性的季节变化[J]. *中国海洋大学学报*, 2006, 36(6):932-936.
- [28] 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(5):420-425.
- [29] 张波, 金显仕, 戴芳群. 长江口两种重要石首鱼类的摄食习性[J]. *动物学报*, 2008, 54(2):209-217.
- [30] 郭斌, 张波, 金显仕. 黄海海州湾小黄鱼幼鱼的食性及其随体长的变化[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(2):289-297.
- [31] 颜云榕, 陈骏岚, 侯刚, 等. 北部湾带鱼的摄食习性[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(3):749-755.
- [32] 颜云榕, 王田田, 侯刚, 等. 北部湾多齿蛇鲷摄食习性及其随生长发育的变化[J]. *水产学报*, 2010, 34(7):1089-1098.
- [33] 张学健, 程家骅, 沈伟, 等. 黄海南部黄鲛鲷摄食生态[J]. *生态学报*, 2010, 30(12):3117-3125.
- [34] FIGUEIREDO M, MORATO T, BARREIROS J P, et al. Feeding ecology of the white seabream, *Diplodus sargus*, and the ballan wrasse, *Labrus bergylta*, in the Azores[J]. *Fisheries Research*, 2005, 75(1-3):107-119.
- [35] MIYAKE Y, WADE E. The abundance ratio of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  in marine environments [J]. *Records of Oceanographic Works in Japan*, 1967, 9:32-59.
- [36] DENIRO M J, EPSTEIN S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1978, 42(5):495-506.
- [37] 蔡福龙, 陈英, 许丕安, 等. 海水和海洋食物链网传递 $^{137}\text{Cs}$ 、 $^{60}\text{Co}$ 规律的研究[J]. *海洋学报*, 1984, 6(1):72-80.
- [38] 王明亮, 洪阿实. 海洋生物样品中的氮同位素分析[J]. *海洋环境科学*, 1992, 11(1):74-79.
- [39] 洪阿实, 李文权.  $^{15}\text{N}$ 稳定同位素示踪技术在海水养殖研究中的应用[J]. *海洋学报*, 1994, 16(4):73-81.
- [40] MINAGAWA M, WADA E. Stepwise enrichment of

- 15N along food chains; Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1984, 48 (5): 1135 - 1140.
- [41] 王娜. 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,2008.
- [42] VANDER ZANDEN J M, JOSEPH B R. Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation; implications for aquatic food web studies [J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(8): 2061 - 2066.
- [43] 尚玉昌. 动物行为学[M]. 北京:北京大学出版社,2009.
- [44] STRIECK F. Untersuchungen über den geruchs- und geschmackssinn der elritze (*Phoxinus laevis*) [J]. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 1924, 2: 122 - 154.
- [45] 周洪琪. 鱼类摄食行为的化学感觉调节[J]. *海洋渔业*, 1988, 10(6): 263 - 265.
- [46] 李大勇,何大仁. 光照对真鲷仔,稚,幼鱼摄食的影响[J]. *台湾海峡*, 1994, 13(1): 26 - 31.
- [47] 单保党,何大仁. 黑鲷化学感觉发育和摄食关系[J]. *厦门大学学报:自然科学版*, 1995, 34(5): 835 - 839.
- [48] 单保党,何大仁. 黑鲷视觉发育与摄食的关系[J]. *台湾海峡*, 1995, 14(2): 169 - 173.
- [49] 邱丽华,秦克静. 光照对大泷六线鱼仔鱼摄食量的影响[J]. *动物学杂志*, 1999, 34(5): 4 - 8.
- [50] KOLASINSKI J, FROUIN P, SALLON A, *et al.* Feeding ecology and ontogenetic dietary shift of yellowstripe goatfish *Mulloidichthys flavolineatus* (Mullidae) at Reunion Island, SW Indian Ocean [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 386: 181 - 195.
- [51] 林龙山,严利平,凌建忠,等. 东海带鱼摄食习性的研究[J]. *海洋渔业*, 2005, 27(3): 187 - 192.
- [52] 郭旭鹏,李忠义,金显仕,等. 采用碳氮稳定同位素技术对黄海中南部鳀鱼食性的研究[J]. *海洋学报*, 2007, 29(2): 98 - 104.
- [53] 王新安. 半滑舌鳎摄食机理的研究[D]. 青岛:中国海洋大学,2007.
- [54] 张波. 黄海中部高眼鲱的摄食及随体长的变化[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1849 - 1854.
- [55] 施兆鸿,马凌波,高露姣,等. 人工育苗条件下银鲳仔稚鱼摄食与生长特性[J]. *海洋水产研究*, 2007, 28(4): 38 - 46.
- [56] 孙光. 真鲷仔稚鱼对饵料生物的选择性[J]. *水产学报*, 1992, 16(1): 67 - 70.
- [57] 张波,唐启升,金显仕,等. 东海和黄海主要鱼类的食物竞争[J]. *动物学报*, 2005, 51(4): 616 - 623.
- [58] 童玉和,郭学武. 两种岩礁鱼类的食物竞争实验[J]. *中国水产科学*, 2009, 16(4): 541 - 549.
- [59] 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.
- [60] GARRISON L P, JASON S, LINK D P K, *et al.* An expansion of the MSVPA approach for quantifying predator-prey interactions in exploited fish communities [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2010, 67(5): 856 - 870.
- [61] STURDEVANT M V, SIGLER M F, ORSI J A. Sablefish predation on juvenile pacific salmon in the coastal marine waters of southeast Alaska in 1999 [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2009, 138(3): 675 - 691.
- [62] 孙耀,张波. 斑鲈的摄食,生长与生转换效率:现场胃含物法在室内的应用[J]. *海洋水产研究*, 1999, 20(2): 12 - 16.
- [63] BRETT J R, HIGGS D A. Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* [J]. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1970, 26: 1769 - 1779.
- [64] 陈绍勇,周伟华,吴云华,等. 南沙珊瑚礁生态系生物体中  $\delta^{13}\text{C}$  的分布[J]. *海洋科学*, 2001, 25(6): 4 - 7.
- [65] 孙耀,刘勇,张波,等. Eggers 胃含物法测定赤鼻棱鳀的摄食与生态转换效率[J]. *生态学报*, 2003, 23(6): 1216 - 1221.
- [66] 孙耀,于森,刘勇,等. 现场胃含物法测定鲈的摄食与生态转换效率[J]. *水产学报*, 2003, 27(3): 245 - 250.
- [67] STEELE J H. *The Structure of Marine Ecosystems* [M]. Oxford London: Blackwell Scientific Publication, 1974.
- [68] 张其永,林秋眠,林允通,等. 闽南-台湾浅滩渔场鱼类食物网研究[J]. *海洋学报*, 1981, 3(2): 275 - 290.
- [69] 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.
- [70] 张雅芝,陈锦坤. 东山湾鱼类食物网研究[J]. *台湾海峡*, 1994, 13(1): 52 - 61.
- [71] 邓景耀,杨纪明. 渤海主要生物种间关系及食物网的研究[J]. *中国水产科学*, 1997, 4(4): 1 - 7.
- [72] 张月平. 南海北部湾主要鱼类食物网[J]. *中国水产科学*, 2005, 12(5): 621 - 631.
- [73] SHERWOOD G D, ROSE A G. Stable isotope

- analysis of some representative fish and invertebrates of the Newfoundland and Labrador continental shelf food web [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, 63(4): 537–549.
- [74] POTIER M, MARSAC F, CHEREL Y, *et al.* Forage fauna in the diet of three large pelagic fishes (lancetfish, swordfish and yellowfin tuna) in the western equatorial Indian Ocean [J]. *Fisheries Research*, 2007, 83(1): 60–72.
- [75] MATEO M A, SERRANO O, SERRANO L, *et al.* Effects of sample preparation on stable isotope ratios of carbon and nitrogen in marine invertebrates: implications for food web studies using stable isotopes [J]. *Oecologia*, 2008, 157(1): 105–115.
- [76] BUDGE S M, WOOLLER M J, SPRINGER A M, *et al.* Tracing carbon flow in an arctic marine food web using fatty acid-stable isotope analysis [J]. *Oecologia*, 2008, 157(1): 117–129.
- [77] 蔡德陵, 孟凡.  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  比值作为海洋生态系统食物网示踪剂的研究: 崂山湾水体生物食物网的营养关系 [J]. *海洋与湖沼*, 1999, 30(6): 671–678.
- [78] 蔡德陵, 洪旭光, 毛兴华, 等. 崂山湾潮间带食物网结构的碳稳定同位素初步研究 [J]. *海洋学报*, 2001, 23(4): 41–47.
- [79] 蔡德陵, 李红燕, 唐启升, 等. 黄东海生态系统食物网连续营养谱的建立: 来自碳氮稳定同位素方法的结果 [J]. *中国科学: C 辑*, 2005, 35(2): 123–130.
- [80] 万祎, 胡建英, 安立会, 等. 利用稳定氮和碳同位素分析渤海湾食物网主要生物种的营养层次 [J]. *科学通报*, 2005, 50(7): 708–712.
- [81] 李忠义, 左涛, 戴芳群, 等. 运用稳定同位素技术研究长江口及南黄海水域春季拖网渔获物的营养级 [J]. *中国水产科学*, 2010, 17(1): 103–109.
- [82] NEIRA S, MOLONEY C L, CURY P, *et al.* Mechanisms affecting recovery in an upwelling food web: The case of the southern Humboldt [J]. *Progress in Oceanography*, 2009, 83(1–4 Sp. Iss. SI): 404–416.
- [83] SAMHOURI J F, LEVIN P S, HARVEY C J. Quantitative evaluation of marine ecosystem indicator performance using food web models [J]. *Ecosystems*, 2009, 12(8): 1283–1298.
- [84] HAPUTHANTRI S S K, VILLANUEVA M C S, MOREAU J. Trophic interactions in the coastal ecosystem of Sri Lanka: An ECOPATH preliminary approach [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 76(2): 304–318.
- [85] 全龄, PAULY D. 渤海生态通道模型初探 [J]. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 435–440.
- [86] 陈作志, 邱永松, 贾晓平. 北部湾生态通道模型的构建 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(6): 1107–1111.
- [87] 陈作志, 邱永松, 贾晓平, 等. 基于 Ecopath 模型的北部湾生态系统结构和功能 [J]. *中国水产科学*, 2008, 15(3): 460–468.
- [88] 刘玉, 姜涛, 王晓红, 等. 南海北部大陆架海洋生态系统 Ecopath 模型的应用与分析 [J]. *中山大学学报: 自然科学版*, 2007, 46(1): 123–127.
- [89] 林群, 金显仕, 郭学武, 等. 基于 Ecopath 模型的长江口及毗邻水域生态系统结构和能量流动研究 [J]. *水生态学杂志*, 2009, 2(2): 28–36.
- [90] CHENG J H, CHEUNG W, PITCHER T J. Mass-balance ecosystem model of the East China Sea [J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(10): 1271–1280.
- [91] LI Y K, CHEN Y, OLSON D, *et al.* Evaluating ecosystem structure and functioning of the East China Sea Shelf ecosystem, China [J]. *Hydrobiologia*, 2009, 636(1): 331–351.
- [92] JENNINGS S, BARNES C, SWEETING C J, *et al.* Application of nitrogen stable isotope analysis in size-based marine food web and macroecological research [J]. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2008, 22(11): 1673–1680.
- [93] ELTON C. *Animal Ecology* [M]. New York: Macmillan, 1927.
- [94] LINDEMAN R L. The trophic-dynamic aspect of ecology [J]. *Ecology*, 1942, 23(4): 399–417.
- [95] ODUM W E, HEALD E J. The Detritus-based Food Web of An Estuarine Mangrove Community [M] // *Estuarine Research*. New York: Academic Press, 1975: 265–286.
- [96] PAULY D, CHRISTENSEN V, DALSGAARD J, *et al.* Fishing down marine food webs [J]. *Science*, 1998, 279(5352): 860–863.
- [97] The University of Wisconsin Sea Grant Institute and the Center. About Fish Bioenergetics 3.0 [Z]. <http://limnology.wisc.edu/research/bioenergetics/bioenergetics.html>, 2010.
- [98] SIBERT J. AD Model Builder introduction [Z]. <http://admb-project.org/>, 2010.



## Marine fish feeding ecology and food web: progress and perspectives

YAN Yun-rong<sup>1,2,3</sup>, LU Huo-sheng<sup>1,2\*</sup>, JIN Xian-shi<sup>4</sup>

(1. College of Fisheries, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China;

2. Center of South China Sea Fisheries Resources Monitoring and Assessment,  
Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China;

3. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China;

4. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

**Abstract:** This paper firstly summarized the experimental methods on marine fish feeding ecology and food web, mainly including stomach contents analysis, stable isotope analysis, compound-specific stable isotope analysis and behavior methods, their development and current applications. Secondly, the progress and achievement of fish diet composition, foraging types, food consumption and distribution in body were introduced. The strategies of marine food web research based on traditional stomach contents analysis, focusing on simplified food web, developing in stable isotope analysis techniques and ecosystem modeling were also presented. Finally, the trends of marine fish feeding ecology and food web research were predicted; furthermore, the problems and deficiency of the development and research in this field in China were discussed.

**Key words:** marine fish; feeding ecology; marine food web; stable isotope analysis

**Corresponding author:** LU Huo-sheng. E-mail: luhs@gdou.edu.cn