



莱州湾 4 种大型甲壳类的空间与营养生态位

李 凡^{1*}, 丛旭日², 张孝民¹

(1. 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, 山东 烟台 264006;

2. 山东省淡水渔业研究院, 山东 济南 250117)

摘要: 根据 2010—2019 年夏季莱州湾底拖网调查数据, 研究了 4 种大型甲壳类(中国明对虾、三疣梭子蟹、日本蟳和口虾蛄)的优势度、种间联结、空间生态位特征, 并应用碳氮稳定同位素数据分析了 4 种大型甲壳类的营养级、营养生态位与摄食来源。结果显示, 口虾蛄、日本蟳是目前莱州湾夏季甲壳类最主要的优势种, 放流种类中国明对虾、三疣梭子蟹为群落的重要种; 4 种大型甲壳类的种间联结性不强, 显著正联结主要出现于中国明对虾与其他三者之间; 日本蟳空间生态位宽度最高(2.45), 口虾蛄(2.13)次之, 中国明对虾(1.92)和三疣梭子蟹(1.93)较低; 生态位重叠较高主要发生于中国明对虾与其他 3 种之间; 4 种大型甲壳类营养级相近(3.02~3.28), 中国明对虾生态位总面积最大, 三疣梭子蟹与日本蟳、口虾蛄的生态位总面积相近, 三疣梭子蟹和日本蟳的营养生态位重叠较高; 摄食来源分析表明, 中国明对虾摄食双壳类比例更高, 其他 3 种摄食来源同质化程度较高。目前莱州湾三疣梭子蟹和中国明对虾的优势度低于口虾蛄和日本蟳, 表明增殖放流虽然扩大了三疣梭子蟹和中国明对虾的种群规模, 但尚未较大程度改变甲壳类群落结构。综合 4 种甲壳类的群落地位、种间联结性、空间生态位宽度与重叠、营养级与营养生态位以及摄食来源的研究结果, 中国明对虾与其他三者竞争相对较小, 而三疣梭子蟹与日本蟳、口虾蛄竞争较大。为最大程度发挥增殖效益, 建议在确定放流地点和放流数量时, 应着重考虑相近生态位物种对放流物种的竞争和限制。

关键词: 中国明对虾; 三疣梭子蟹; 日本蟳; 口虾蛄; 甲壳类; 空间生态位; 营养生态位; 莱州湾

中图分类号: S 931

文献标志码: A

生态位(niche)理论常用来研究群落结构和功能、群落内物种间关系, 是解释群落中种间共存与竞争机制的基本理论之一^[1]。生态位宽度和生态位重叠值的计算对了解各种类在群落中的地位、作用以及种类间的相互关系等具有重要意义, 是进行资源可持续利用和生态修复的重要依据^[2-3]。

中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)、三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)、日本蟳(*Charybdis japonica*)和口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)均为十足目(Decapoda)动物, 是目前莱州湾主要的大型经济甲壳类, 中国明对虾和三疣梭子蟹也是目前山东省在莱州湾的主要放流种类^[4-5]。中国明对虾、三疣梭子蟹、日本蟳和口虾蛄四者食性

收稿日期: 2020-08-19 修回日期: 2020-09-21

资助项目: 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(2018SDKJ0501-1); 山东省重点研发计划(2018GHY115014); 农业农村部东海与远洋渔业资源开发利用重点实验室开放基金(2013K10)

通信作者: 李凡(照片), E-mail: lifan811230@126.com



相近, 存在一定程度的食物竞争^[6-7]。因此, 明确放流物种 (中国明对虾、三疣梭子蟹) 及其竞争者 (日本蟳、口虾蛄) 在甲壳类群落中的地位, 以及四者的空间生态位、营养生态位特征, 对科学指导中国明对虾、三疣梭子蟹增殖具有重要意义。

Wu^[8] 研究了 1958—2015 年渤海经济无脊椎动物群落优势种、营养级的年代际变化, 发现渤海经济无脊椎动物生物量持续下降, 但口虾蛄相对比例上升, 营养级在 1982—2004 年下降, 2015 年略有上升。吴强等^[9] 研究了黄渤海春季甲壳类的种类组成、优势种和多样性指数, 发现近 40 年黄渤海甲壳类种类组成较稳定, 渤海甲壳类生物量明显低于黄海; 丛旭日^[10] 研究了莱州湾三疣梭子蟹和日本蟳的时空生态位及营养生态位, 发现三疣梭子蟹的时间生态位、空间生态位和时空二维生态位均小于日本蟳, 但营养生态位大于日本蟳; 李凡等^[11] 研究了莱州湾主要鱼类的时空生态位与营养生态位, 发现生态位重叠导致的资源利用性竞争并不是导致莱州湾鱼类群落结构现状的决定性因素, 而更多可能是人为干扰形成的。目前, 针对莱州湾 4 种大型甲壳类的群落地位以及四者的生态位重叠未见报道。

夏季是目前莱州湾资源量最高、多样性最高的季节^[4-5]。本研究拟通过 2010—2019 年夏季莱州湾甲壳类调查数据、采集的 4 种大型甲壳类以及它们的潜在摄食对象的稳定碳氮同位素数据, 开展 4 种大型甲壳类的群落地位、空间生态位与营养生态位研究, 为莱州湾中国明对虾和三疣梭子蟹增殖放流数量评估以及捕捞限额管理提供基础资料。

1 材料与方 法

1.1 数据来源及调查方法

用于群落以及空间生态位分析的数据来源于 2010—2019 年夏季对莱州湾 (119°05'~120°00'E、37°12'~37°40'N) 20 个站位 (图 1) 的调查, 其中 7324 号站仅在 2010 年被调查, 后因该站周边为养殖区, 影响拖网, 自 2011 年开始调整至 6334 号站调查, 但所有年份均保持 20 个调查站位。调查船只功率 260 kW, 调查网具为单船底拖网, 网口周长 30.6 m, 囊网网目 20 mm。每站拖曳 1 h, 拖速 3.0 kn。拖曳时, 网口宽度约 8 m。调查均在白天进行。采集样品冰鲜保存, 带回实验室进行分类和生物学测定。记录每一种类的数量和重量, 将其换算为单位时间的生物量

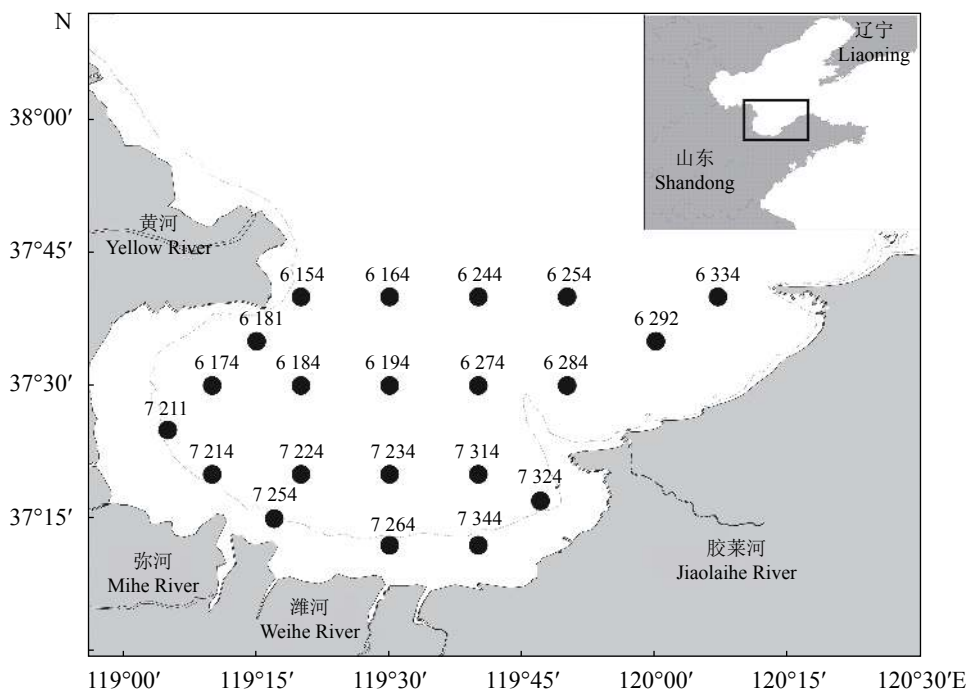


图 1 2010—2019 年夏季莱州湾调查站位

Fig. 1 Laizhou Bay sample stations in the summer of 2010-2019

(kg/h) 和丰度 (个/h)。样品采样及分析均按《海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查》^[12] 执行。

用于营养生态位分析的数据来源于 2010、2011、2018 和 2019 年稳定碳氮同位素测定数据。测定样品包括 4 种大型甲壳类 (中国明对虾、三疣梭子蟹、日本蟳、口虾蛄) 及其主要潜在摄食对象 [沉积相颗粒有机物 (SOM)、双壳类、小型甲壳类、鱼类和枪乌贼], 共计 518 个样品。除 SOM 外, 其他测定样品均来自于底拖网。SOM 使用抓斗式采泥器采集表层沉积物, 收集表层 0~5 cm 样品, 冷冻保存, 带回实验室备检。样品冷冻干燥后, 加入 1 mol/L HCl 浸泡 24 h 除去无机碳, 蒸馏水洗至中性, 再次冷冻干燥, 研磨后过 100 目筛。其他生物样品同位素测定后现场冷冻保存, 带回实验室解冻后用蒸馏水洗涤, 取适量背部白肌用于分析。所有样品于 -80 °C 冷冻后, 在冷冻干燥机 (亿倍 YB-FD-1) 中真空干燥, 用石英研钵充分研磨均匀并加入物质的量浓度为 1 mol/L 的 HCl 酸化处理后再烘干, 最后装入离心管中, 并放入干燥器中保存以备稳定同位素分析。稳定同位素比值由深圳精信同位素检测科技有限公司测定。碳氮同位素测定仪器为 DELTA V Advantage 同位素比率质谱仪, Thermo Fisher Scientific。碳同位素测定精度: $\pm <0.1\%$; 氮同位素测定精度: $\pm <0.2\%$ 。

1.2 分析方法

优势度 采用 Pinkas 等^[13] 的相对重要性指数 (IRI) 确定种类在群落中的优势度, 计算公式:

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

式中, N 为某一种类的渔获尾数占甲壳类总渔获尾数的百分比 (%); W 为某一种类的生物量占甲壳类总生物量的百分比 (%); F 为某一种类出现的站数占调查总站数的百分比 (%)。将 $IRI \geq 1000$ 的种类定义为群落优势种, 将 $1000 > IRI \geq 100$ 的种类定义为重要种。

种间联结性 种间联结性分析采用 χ^2 检验、Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数。

卡方统计量^[14]:

$$\chi^2 = \frac{n [|ad - bc| - 0.5n]^2}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \quad (2)$$

式中, n 为调查总站位数; a 为一对种共同出现的站位数; d 为一对种均未出现的站位数; b 、 c 分别一对种中 2 个种单独出现的站位数。若

$ad - bc > 0$, 则物种间呈正联结; 若 $ad - bc < 0$, 则呈负联结。若 $\chi^2 < 3.841$, 则种间联结性不显著; 若 $3.841 \leq \chi^2 \leq 6.635$, 则种间呈显著联结; 若 $\chi^2 > 6.635$, 则种间呈极显著联结^[1]。

Pearson 相关系数^[13]:

$$r_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)(x_{kj} - \bar{x}_k)}{\sqrt{\sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 \sum_{j=1}^N (x_{kj} - \bar{x}_k)^2}} \quad (3)$$

式中, N 为调查总站位数; x_{ij} 和 x_{kj} 分别为种 i 和种 k 在站位 j 中的尾数; \bar{x}_i 和 \bar{x}_k 分别为种 i 和种 k 在所有调查站位中总尾数的平均值。 $r_{ik} \in (-1, 1)$, 正值表示 2 个种呈正相关, 负值表示 2 个种呈负相关。

Spearman 秩相关系数^[1]:

$$r(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N d_j^2}{N^3 - N} \quad (4)$$

式中, $d_j = (x_{ij} - x_{kj})$, x_{ij} 和 x_{kj} 分别为物种 i 和物种 k 在站位 j 中的秩。 $r(i, k) \in (-1, 1)$ 。

空间生态位 空间生态位宽度指数用 Shannon-Wiener 公式计算^[15]:

$$B_{ij} = - \sum_{j=1}^r (P_{ij} \ln P_{ij}) \quad (5)$$

空间生态位重叠指数用 Pinaka 公式^[16] 计算:

$$Q_{ij} = \sum_{j=1}^r (P_{ij} \cdot P_{kj}) / \sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^r P_{kj}^2} \quad (6)$$

式中, $P_{ij} = n_{ij} / N_{ij}$, 它代表种 i 在第 j 个资源状态下的个体数占该种所有个体数的比例, 其中 j 表示某个调查站位。 Q_{ij} 为重叠指数, 其值为 0~1, 其值越大代表重叠越高, 当 $Q_{ij} > 0.75$ 时, 视为显著重叠^[17]。

营养级 利用稳定氮同位素评估营养级, 将初级生产者营养级定为 1, 则营养级的计算公式^[18]:

$$TL = 2 + (\delta^{15}N_{\text{consumer}} - \delta^{15}N_{\text{baseline}}) / \Delta \delta^{15}N \quad (7)$$

式中, TL 表示计算生物的营养级; $\delta^{15}N_{\text{consumer}}$ 指系统中消费者氮同位素比值; $\delta^{15}N_{\text{baseline}}$ 为该系系统基线生物的氮同位素比值, 通常选择初级消费者作为基线生物^[19], 本研究选用莱州湾常见双壳类类魁蚶 (*Scapharca broughtonii*) (样品取自 2011

年底拖网调查)作为基线生物, $\delta^{15}N_{baseline}$ 取其平均值 6.94; $\Delta\delta^{15}N$ 为 1 个营养级的氮同位素富集度, 本研究采用有关文献^[20] 中的氮同位素值 3.4‰^[18]。

营养生态位 稳定同位素值是该个体所有营养过程的累计, 因此, 测定稳定同位素是描述营养生态位的重要手段。使用 $\delta^{15}N$ 比值范围、 $\delta^{13}C$ 比值范围和生态位总面积度量营养生态位特征^[11,21]。

摄食来源 根据捕食者的碳、氮稳定同位素比值与其摄食饵料生物的同位素组成相一致原则, 利用基于 R 程序的 Bayesian 稳定同位素混合模型 (SIAR) 计算不同饵料生物^[22]。食物和 4 种大型甲壳类的 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 值输入 R 语言的 SIAR 程序包, 并经过营养富集因子校正, $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 值的营养富集因子分别为 $0.4‰\pm 1.3‰$ 和 $3.4‰\pm 1.0‰$, 拟合得出摄食来源。

2 结果

2.1 生物量

夏季, 莱州湾 4 种大型甲壳类中, 中国明对虾的平均生物量最低, 三疣梭子蟹的平均生物量也远低于日本蟳和口虾蛄 (图 2)。

2.2 优势度

在目前夏季莱州湾大型甲壳类动物群落中,

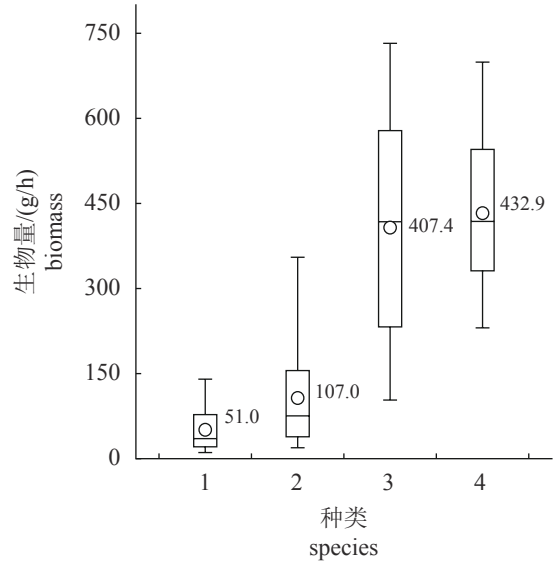


图 2 2010—2019 年夏季莱州湾 4 种大型甲壳类生物量

1. 中国明对虾; 2. 三疣梭子蟹; 3. 日本蟳; 4. 口虾蛄。○, 均值; □, 1~3 的四分位数

Fig. 2 Biomass of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay during summer in 2010-2019

1. *F. chinensis*; 2. *P. trituberculatus*; 3. *C. japonica*; 4. *O. oratoria*. ○, average; □, 1-3 quartile

口虾蛄和日本蟳通常为群落的第 1、第 2 优势种, 是甲壳类最主要的优势种; 放流种类中国明对虾和三疣梭子蟹通常为群落的重要种, 很少成为优势种, 但生态优势度排序均在前 10 位 (表 1)。

表 1 2010—2019 年莱州湾 4 种大型甲壳类相对重要性指数的年间变化

Tab. 1 Inter-annual changes in the index of relative importance (IRI) of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay from 2010 to 2019

年份 year	中国明对虾 <i>F. chinensis</i>		三疣梭子蟹 <i>P. trituberculatus</i>		日本蟳 <i>C. japonica</i>		口虾蛄 <i>O. oratoria</i>	
	IRI	排序 rank	IRI	排序 rank	IRI	排序 rank	IRI	排序 rank
2010	720	5	142	7	3542	2	3762	1
2011	444	7	2282	4	4454	1	3967	2
2012	189	8	619	4	1776	2	5674	1
2013	766	5	327	8	4930	1	4670	2
2014	172	4	1446	3	8820	1	5552	2
2015	272	4	678	3	6688	2	8518	1
2016	1103	3	354	6	2871	2	9971	1
2017	100	7	356	4	1771	2	6627	1
2018	291	9	526	4	3083	3	3205	2
2019	155	10	927	5	5368	2	7681	1

2.3 种间联结

4 种大型甲壳类的种间联结性不强, 极显著正联结主要发生在中国明对虾和口虾蛄 (3 次)、中国明对虾和三疣梭子蟹 (1 次)、中国明对虾和

日本蟳 (1 次)。未出现极显著负联结, 显著负联结仅出现 1 次, 发生在口虾蛄和三疣梭子蟹之间 (表 2)。

表 2 莱州湾 4 种大型甲壳类种间联结

Tab. 2 Interspecies association between four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay

方法 methods	正联结种对数及其百分比 number of pairs of positive association and its percentage			负联结种对数及其百分比 number of pairs of negative association and its percentage			无联结种对数及其百分比 number of pairs of no association and its percentage
	极显著	显著	不显著	极显著	显著	不显著	
	extremely significant	significant	not significant	extremely significant	significant	not significant	
χ^2	0(0%)	2(3.33%)	42(70%)	0(0%)	0(0%)	0(0%)	16(26.67%)
Pearson	7(11.67%)	9(15.00%)	9(15.00%)	0(0%)	0(0%)	4(6.67%)	31(51.67%)
Spearman	1(1.67%)	17(28.33%)	14(23.33%)	0(0%)	1(1.67%)	9(15.00%)	18(30.00%)

注: 括号内为种对数所占百分比

Notes: the numbers in brackets represent the percentage of number of pairs

2.4 空间生态位

中国明对虾、三疣梭子蟹的空间生态位宽度较低, 2010—2019 年空间生态位宽度平均分别为 1.92 和 1.93, 日本蟳空间生态位宽度最高, 平均为 2.45, 口虾蛄为 2.13 (图 3)。生态位重叠主要发生在中国明对虾和其他种类。生态位重叠超过 0.75 的有 2011 年中国明对虾和口虾蛄; 2014 年中国明对虾和口虾蛄、中国明对虾和日本蟳; 2017 年中国明对虾和三疣梭子蟹、中国明对虾和口虾蛄、三疣梭子蟹和口虾蛄; 2018 年中国明对虾和日本蟳、日本蟳和口虾蛄; 2019 年日本蟳和口虾蛄 (表 3)。

2.5 营养生态位

根据所测样品的稳定氮同位素值计算, 莱州湾 4 种大型甲壳类的营养级相近, 中国明对虾最低, 三疣梭子蟹最高, 但仅相差 0.27 个营养级 (表 4)。

中国明对虾生态位总面积最大, 三疣梭子蟹与日本蟳、口虾蛄生态位总面积相近。中国明对虾具有最大的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅, 摄食来源更广。三疣梭子蟹和日本蟳的营养生态位重叠较高 (表 5, 图 4)。

2.6 摄食来源

4 种大型甲壳类均以摄食双壳类和小型甲壳

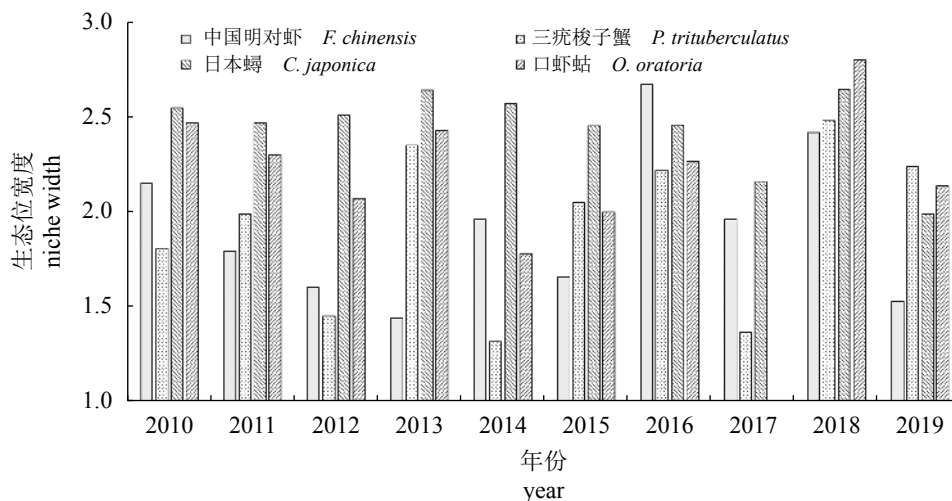


图 3 莱州湾 4 种大型甲壳类生态位宽度

Fig. 3 Niche width of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay

表 3 莱州湾 4 种大型甲壳类生态位重叠

Tab. 3 Niche overlap of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay

年份 year	生态位重叠 niche overlap			年份 year	生态位重叠 niche overlap				
	2	3	4		2	3	4		
2010				2015					
	1	0.08	0.73		0.50	1	0.70	0.45	0.60
	2		0.24		0.39	2		0.62	0.65
	3			0.52	3			0.45	
2011				2016					
	1	0.09	0.41		0.88	1	0.61	0.57	0.69
	2		0.24		0.20	2		0.64	0.41
	3			0.48	3			0.37	
2012				2017					
	1	0.03	0.51		0.44	1	0.88	0.28	0.89
	2		0.18		0.03	2		0.24	0.94
	3			0.37	3			0.19	
2013				2018					
	1	0.09	0.28		0.41	1	0.38	0.78	0.59
	2		0.67		0.37	2		0.44	0.55
	3			0.53	3			0.80	
2014				2019					
	1	0.02	0.80		0.82	1	0.20	0.24	0.54
	2		0.13		0.01	2		0.44	0.53
	3			0.65	3			0.78	

注: 1. 中国明对虾, 2. 三疣梭子蟹, 3. 日本蟳, 4. 口虾蛄

Notes: 1. *F. chinensis*, 2. *P. trituberculatus*, 3. *C. japonica*, 4. *O. oratoria*

表 4 莱州湾 4 种大型甲壳类稳定碳氮同位素比值

Tab. 4 Stable carbon and nitrogen isotope ratios of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay

种类 species	测量数/尾 number	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$		$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$		营养级 trophic level
		平均值±标准误 mean±SD	范围 range	平均值±标准误 mean±SD	范围 range	
中国明对虾 <i>F. chinensis</i>	34	-17.48±1.25	-21.13~-14.24	11.27±1.31	7.79~15.72	3.27
三疣梭子蟹 <i>P. trituberculatus</i>	104	-17.86±0.93	-20.11~-14.91	12.16±1.06	8.85~14.46	3.54
日本蟳 <i>C. japonica</i>	80	-18.27±1.05	-21.05~-15.91	11.98±1.13	9.54~14.15	3.48
口虾蛄 <i>O. oratoria</i>	74	-18.07±0.90	-20.50~-16.08	11.65±1.17	6.84~15.19	3.39

类为主, 头足类贡献较小。相对于其他 3 种, 中国明对虾摄食双壳类比例更高, 其余 3 种的摄食来源同质化程度较高(表 6)。

3 讨论

3.1 甲壳类群落结构

群落物种组成情况反映了动物对生境的适

应性, 资源状况是种内竞争和种间关系共同作用的结果, 同时受捕捞等人类活动的影响。根据相关研究, 1959 年甲壳类中最优势的种类是三疣梭子蟹和中国明对虾, 1982 年、1992 年最优势的种类是三疣梭子蟹和口虾蛄, 2000 年之后口虾蛄和日本蟳取代中国明对虾和三疣梭子蟹成为最优势的种类^[8, 23-24]。山东省每年在莱州湾增殖放流大量的中国明对虾和三疣梭子蟹,

表 5 莱州湾 4 种大型甲壳类营养生态位

Tab. 5 Trophic niche of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay

种类 species	$\delta^{13}\text{C}$ 值变幅 range of $\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$ 值变幅 range of $\delta^{15}\text{N}$	生态位 总面积 total niche area
中国明对虾 <i>F. chinensis</i>	6.89	7.93	27.57
三疣梭子蟹 <i>P. trituberculatus</i>	5.20	5.61	17.33
日本蟳 <i>C. japonica</i>	5.14	4.61	16.87
口虾蛄 <i>O. oratoria</i>	4.42	8.35	17.45

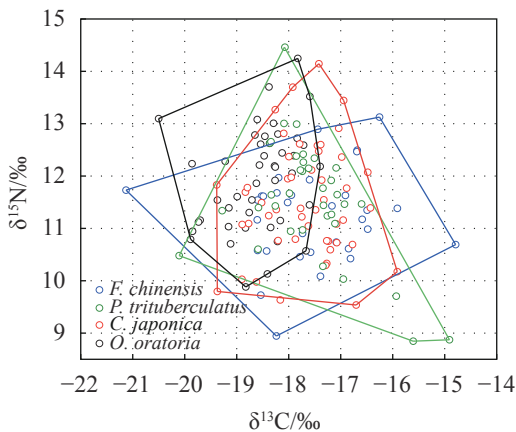


图 4 莱州湾 4 种大型甲壳类的营养生态位

Fig. 4 Trophic niche of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay

本研究表明，目前莱州湾三疣梭子蟹和中国明对虾的优势度仍低于非放流种类口虾蛄和日本蟳，表明增殖放流虽然扩大了三疣梭子蟹和中国明对虾的种群规模，但尚未较大程度改变甲壳类群落结构。

3.2 空间生态位与营养生态位

种间联结、空间生态位宽度反映的是不同物种在生境相互作用和相互影响下形成的各种

关系，生态位重叠指数反映物种间对资源利用的相似程度，同时也反映物种间潜在的竞争关系。本研究中 4 种甲壳类联结性不高，总体呈不显著的正联结或无联结，极显著正联结主要出现于中国明对虾与其他三者之间，与此同时中国明对虾和其他三者的生态位重叠也相对更高，其通过时间生态位、营养生态位的分化降低了竞争。

营养级既能反映其自身在食物网中所处的地位，也能够反映出它的主要饵料类群的丰度变化情况^[25]。莱州湾大型甲壳类主要有中国明对虾、鹰爪虾 (*Trachypenaeus curvirostris*)、脊尾白虾 (*Exopalaemon carinicauda*)、三疣梭子蟹、日本蟳、中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 以及养殖逃逸的凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*)，这些种类均主要以摄食底栖生物为主。杨纪明^[26]根据胃含物分析，得出渤海中国明对虾营养级为 3.5，三疣梭子蟹为 3.2，日本蟳为 3.9，口虾蛄为 3.7，四者相差 0.7 个营养级。林群等^[27]根据构建的 Ecopath 模型推算黄河口临近海域中国明对虾营养级为 3.15，三疣梭子蟹为 3.35，口虾蛄为 3.09，三者相差 0.26 个营养级。本研究基于稳定同位素得出，4 种大型甲壳类相差 0.27 个营养级。虽与胃含物分析结果略有差异，但均表明莱州湾 4 种甲壳类处于第三营养级，为群落的次级消费者，且四者之间的营养级差异较小，可能会存在较强的食物竞争。

营养生态位重叠指数反映的是物种间食物组成的相似程度。胃含物分析法研究表明，双壳类及小型甲壳类是 4 种大型甲壳类主要的食物来源，食物存在较大程度的重叠，其中三疣梭子蟹和日本蟳食物重叠指数为 0.39~0.53^[7]。在莱州湾目前的鱼类群落中，绯鲋 (*Callionymus beniteguri*)、矛尾虾虎鱼 (*Chaemrichthys stigmatias*)、短吻红舌鲷 (*Cynoglossus joyneri*)、鲷等鱼类尚有

表 6 基于稳定同位素法的莱州湾 4 种大型甲壳类的摄食来源

Tab. 6 Feeding sources of four large-bodied crustacean species in Laizhou Bay based on stable isotope method

种类 species	摄食来源 feeding sources				
	双壳类 bivalvia	小型甲壳类 small crustacean	沉积有机碳(SOM) sediment organic matter	鱼类 fish	枪乌贼 liquid
中国明对虾 <i>F. chinensis</i>	65.0	15.4	7.9	8.3	3.5
三疣梭子蟹 <i>P. trituberculatus</i>	42.7	34.5	9.6	10.5	2.8
日本蟳 <i>C. japonica</i>	42.8	25.8	14.7	12.2	4.5
口虾蛄 <i>O. oratoria</i>	47.4	26.3	14.7	8.7	2.8

一定种群规模,它们和4种大型甲壳类均摄食双壳类和小型甲壳类,存在一定程度的食物竞争^[11,26]。中国明对虾相对于其他3种甲壳类,生态位总面积更大、 $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅更大,表明其摄食来源更广,虽然和其他三者空间生态位重叠更高,但通过摄食来源的分化降低了竞争。同位素分析表明,三疣梭子蟹生态位总面积、 $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅、 $\delta^{15}\text{N}$ 值变幅均略高于日本蟳,但空间生态位宽度明显低于日本蟳,二者通过空间利用分化减少了竞争。姜卫民等^[7]利用胃含物分析法,结果表明日本蟳食物生态位宽度(6.03)明显高于三疣梭子蟹(3.97),认为日本蟳拥有更多元的食物来源。张波等^[28]根据胃含物法分析认为,三疣梭子蟹摄食生态位宽度低于日本蟳。同位素分析和胃含物分析并不一致,但胃含物分析只能反映摄食者短期内的摄食情况,同时由于蟹类的撕裂摄食的特点,胃含物分析的结果存在很大的不确定性。下一步研究可结合氨基酸同位素分析及DNA条形码、DNA宏条形码技术,进一步精确确定二者的摄食来源。

3.3 生态位与增殖放流

经典的生态学理论认为,物种占据的生态位受多种生态因子的限制,其中生物因子包括自身种群大小、摄食与被食以及食物竞争,种群规模的增加导致竞争加剧^[29]。生态地位相似的生物可以通过食性的分化或选择不同的栖息空间来减少对有限食物资源的竞争,占优势地位的种类会优先选择饵料生物丰富、环境条件适宜的小生境,而处于竞争劣势的种类则只能通过摄食不同种类的饵料生物,或者选择其他的栖息空间来减少种间食物竞争。在海洋生态系统中,同一海域栖息的海洋生物主要通过实现营养、空间和时间生态位的分化来减少种间竞争,其中营养和空间生态位的分化最为重要^[30]。从本研究来看,中国明对虾和其他三者空间生态位重叠较高,但营养生态位重叠低。三疣梭子蟹与日本蟳、口虾蛄营养生态位重叠高,但空间生态位重叠低。这些大型甲壳类通过时间生态位、空间生态位、营养生态位的分化,共同利用莱州湾资源。综合4种甲壳类的群落地位、种间联结性、空间生态位宽度与重叠、营养级与营养生态位以及摄食来源的研究结果,中国

明对虾与其他三者竞争相对较小,而三疣梭子蟹与日本蟳、口虾蛄三者之间竞争激烈。2011年至今,山东省每年在莱州湾放流的中国明对虾约10亿尾、三疣梭子蟹数量约1亿尾。目前放流数量确定主要基于财政资金的考虑,为最大程度发挥增殖效益,随着增殖放流事业精细化、科学化的要求不断增加,确定放流地点、放流数量时应着重考虑相近生态位物种对放流物种的竞争情况,更大程度地发挥增殖放流效益。

李凡和丛旭日为共同第一作者。

参考文献 (References):

- [1] 张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
Zhang J T. Quantitative ecology[M]. Beijing: Science Press, 2004 (in Chinese).
- [2] Wiley E O, McNyset K M, Peterson A T, *et al.* Niche modeling perspective on geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm[J]. *Oceanography*, 2003, 16(3): 120-127.
- [3] 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.
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(in Chinese).
- [4] 李凡, 张焕君, 吕振波, 等. 莱州湾游泳动物群落种类组成及多样性[J]. *生物多样性*, 2013, 21(5): 537-546.
Li F, Zhang H J, Lü Z B, *et al.* Species composition and community diversity of nekton in Laizhou Bay, China[J]. *Biodiversity Science*, 2013, 21(5): 537-546(in Chinese).
- [5] 吴强, 李忠义, 王俊, 等. 渤海夏季甲壳类群落结构的年际变化[J]. *渔业科学进展*, 2018, 39(2): 16-23.
Wu Q, Li Z Y, Wang J, *et al.* Inter-annual variation in the community structure of crustaceans in the Bohai Sea during summer[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(2): 16-23(in Chinese).
- [6] 张宝琳, 相建海, 吴耀泉. 长江口海区三疣梭子蟹和细点圆趾蟹食性生态学的研究[J]. *海洋科学*, 1991, 15(5): 60-64.
Zhang B L, Xiang J H, Wu Y Q. The feeding ecology of the two crabs (*Portunus trituberculatus* and *Ovalipes punctatus*) in the estuary and the adjacent sea waters of Changjiang River[J]. *Marine Sciences*, 1991, 15(5): 60-

- 64(in Chinese).
- [7] 姜卫民, 孟田湘, 陈瑞盛, 等. 渤海日本蟳和三疣梭子蟹食性的研究[J]. 海洋水产研究, 1998, 19(1): 53-59.
Jiang W M, Meng T X, Chen R S, *et al.* Diet of *Charybdis japonica* (A. Miline- Dewards) and *Portunus trituberculatus* (Miers) in the Bohai Sea[J]. Marine Fisheries Research, 1998, 19(1): 53-59(in Chinese).
- [8] Wu Q, Guan L S, Li Z Y, *et al.* Decadal variations in the community status of economically important invertebrates in the Bohai Sea[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2019, 38(10): 60-66.
- [9] 吴强, 王俊, 李忠义, 等. 黄渤海春季甲壳类群落结构的时空变化[J]. 水产学报, 2012, 36(11): 1685-1693.
Wu Q, Wang J, Li Z Y, *et al.* Spatial variation of crustacean community structure in Yellow Sea and Bohai Sea in spring[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(11): 1685-1693(in Chinese).
- [10] 丛旭日. 莱州湾蟹类群落结构以及三疣梭子蟹营养生态位的研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2015: 1-60.
Cong X R. Community structure of crab and trophic niche of *Portunus trituberculatus* in Laizhou Bay[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015: 1-60 (in Chinese).
- [11] 李凡, 徐炳庆, 吕振波, 等. 莱州湾鱼类群落优势种生态位[J]. 生态学报, 2018, 38(14): 5195-5205.
Li F, Xu B Q, Lü Z B, *et al.* Ecological niche of dominant species of fish assemblages in Laizhou Bay, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(14): 5195-5205(in Chinese).
- [12] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 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, 2007.
General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration. GB/T 12763.6-2007 Specifications for oceanographic survey—Part 6: Marine biological survey[S]. Beijing: Standards Press of China, 2007 (in Chinese).
- [13] Pinkas L, Oliphant M S, Iverson I L K. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters[J]. *Fish Bulletin*, 1971, 152: 1-105.
- [14] Dice L R. Measures of the amount of ecologic association between species[J]. *Ecology*, 1945, 26(3): 297-302.
- [15] Shannon C E, Weiner W. The mathematical theory of communication[M]. Urbana: University of Illinois Press, 1949.
- [16] Pianka E R. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 53-74.
- [17] Krebs C J. Ecological methodology[M]. 2nd ed. Menlo Park: Addison-Welsey, 1999.
- [18] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [19] 贡艺, 陈玲, 李云凯. 海洋生态系统稳定同位素基线的选取[J]. 应用生态学报, 2017, 28(7): 2399-2404.
Gong Y, Chen L, Li Y K. Selection of isotopic baselines in marine ecosystems[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(7): 2399-2404(in Chinese).
- [20] Minagawa M, Wada E. 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*, 1984, 48(5): 1135-1140.
- [21] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, *et al.* Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?[J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 42-48.
- [22] Parnell A C, Inger R, Bearhop S, *et al.* Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation[J]. *PLoS One*, 2010, 5(3): e9672.
- [23] 金显仕, 邓景耀. 莱州湾渔业资源群落结构和生物多样性的变化[J]. 生物多样性, 2000, 8(1): 65-72.
Jin X S, Deng J Y. Variations in community structure of fishery resources and biodiversity in the Laizhou Bay, Shandong[J]. *Biodiversity Science*, 2000, 8(1): 65-72(in Chinese).
- [24] 吴强, 金显仕, 栾青杉, 等. 基于饵料及敌害生物的莱州湾中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)与三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)增殖基础分析[J]. 渔业科学进展, 2016, 37(2): 1-9.
Wu Q, Jin X S, Luan Q S, *et al.* Analysis on the reproduction of *Fenneropenaeus chinensis* and *Portunus trituberculatus* based on their food sources and predators in the Laizhou Bay of China[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2016, 37(2): 1-9(in Chinese).

- [25] 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.
Xue Y, Jin X S. Review of the study on feeding habits of fishes and food webs[J]. Marine Fisheries Research, 2003, 24(2): 76-87(in Chinese).
- [26] 杨纪明. 渤海无脊椎动物的食性和营养级研究[J]. 现代渔业信息, 2001, 16(9): 8-16.
Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea invertebrates[J]. Modern Fisheries Information, 2001, 16(9): 8-16(in Chinese).
- [27] 林群, 李显森, 李忠义, 等. 基于 Ecopath 模型的莱州湾中国对虾增殖生态容量[J]. 应用生态学报, 2013, 24(4): 1131-1140.
Lin Q, Li X S, Li Z Y, *et al.* Ecological carrying capacity of Chinese shrimp enhancement by Ecopath model in Laizhou Bay[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(4): 1131-1140(in Chinese).
- [28] 张波, 金显仕, 吴强, 等. 莱州湾中国明对虾增殖放流策略研究[J]. 中国水产科学, 2015, 22(3): 361-370.
Zhang B, Jin X S, Wu Q, *et al.* Enhancement and release of Chinese shrimp in Laizhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(3): 361-370(in Chinese).
- [29] Svanbäck R, Bolnick D I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1611): 839-844.
- [30] Ross S T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies[J]. *Copeia*, 1986, 2: 352-388.

Niches of four large crustacean species in Laizhou Bay

LI Fan^{1*}, CONG Xuri², ZHANG Xiaomin¹

(1. Shandong Provincial Key Laboratory of Restoration for Marine Ecology,
Shandong Marine Resource and Environment Research Institute, Yantai 264006, China;

2. Shandong Freshwater Fisheries Research Institute, Jinan 250117, China)

Abstract: Niche theory explains mechanisms of interspecific coexistence and competition in communities. Chinese shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*), swimming crab (*Portunus trituberculatus*), Japanese stone crab (*Charybdis japonica*), and Japanese mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*) are all large-bodied commercially exploited crustacean species in Laizhou Bay, China, with similar food habits. Populations of two of these species, *F. chinensis* and *P. trituberculatus*, are also regionally enhanced. Study of the community status, interspecific associations, and spatial niche characteristics of these four crustacean species is warranted to guide stock enhancement and fishing quota management. Data for analysis of community status and spatial niche were collected by bottom-trawl surveys at 20 stations in summer from 2010 to 2019. Representative samples of these four crustacean species, and their potential food sources were collected in 2010, 2011, 2018 and 2019. Using stable carbon and nitrogen isotopes we analyze trophic levels, nutritional niches, and diets of these crustaceans. Average *F. chinensis* biomass (51.0 g/h) was lowest, followed by *P. trituberculatus* (107.0 g/h). In most years, *O. oratoria* and *C. japonica* were most dominant, and *F. chinensis* and *P. trituberculatus* were typically important species in the community. Associations between these four species are not strong, with a significant positive association occurring mainly between *F. chinensis* and the other three species. The niche width of *C. japonica* is greatest (2.45), followed by *O. oratoria* (2.13), *F. chinensis* (1.92), and *P. trituberculatus* (1.93). A high niche overlap is apparent between *F. chinensis* and the other three species; trophic levels of each are similar, ranging 3.02-3.28. The total niche area of *F. chinensis* is the greatest, while that of *P. trituberculatus* is similar to those of *C. japonica* and *O. oratoria*. Nutritional niche overlaps between *P. trituberculatus* and *C. japonica* are relatively high. Proportionally more bivalves are ingested by *F. chinensis* than any of the other species, for which diets are more homogeneous. Although populations of *P. trituberculatus* and *F. chinensis* have expanded through enhancement, the crustacean community structure in Laizhou Bay has not changed greatly. On the basis of community status, inter-species connectivity, spatial niche width and overlap, trophic level and nutritional niche, and the diets of these four crustaceans, *F. chinensis* is least competitive with other taxa, and *P. trituberculatus* is more competitive with *C. japonica* and *O. oratoria*. To maximize benefits of regional crustacean enhancement, we suggest consideration be given to competition between species, and niche similarities, to determine appropriate release sites and quantities.

Key words: *Fenneropenaeus chinensis*; *Portunus trituberculatus*; *Charybdis japonica*; *Oratosquilla oratoria*; crustacean; spatial niche; nutritional niche; Laizhou Bay

Corresponding author: LI Fan. E-mail: lifan811230@126.com

Funding projects: Marine S & T Fund of Shandong Province for Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao)(2018SDKJ0501-1); Key R & D Project of Shandong Province (2018GHY115014); Key Laboratory of East China Sea & Oceanic Fishery Resources Exploitation and Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs(2013K10)