

\*\*\*\*\*  
\* 综 述 \*  
\* \* \* \* \*

# 鱼类摄食生态研究的理论及方法<sup>\*</sup>

窦 硕 增

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**提要** 综合分析了鱼类摄食生态研究的理论、方法及其应用中的诸多问题: 胃含物分析法、营养生境及食物重叠、食物链与食物网、营养结构与营养级、摄食器官的形态特征与摄食行为的关系、食物选择以及生理生态因子对鱼类摄食的影响; 提出了食物排序的概念、优势度指数  $D$  及其判定公式, 并以此比较客观地建立了摄食生态相似的鱼类群落主次食物的划分标准; 以计分法原则为基础, 初步探讨了鱼类营养级的计算方法; 另外分析了相似度指数  $Q$ 、Simpson 指数  $S$ 、多样性指数  $H$ 、均匀度指数  $J$  以及食物选择指数  $I$  在鱼类摄食生态研究中的应用。

**关键词** 鱼类 摄食生态 理论及方法

鱼类食性研究是阐述海洋生态系统结构与功能的基础, 但传统的静态食物组成描述已不能圆满解决鱼类摄食生态研究中出现的一系列动态问题, 如摄食行为、食物选择方式、食物竞争机制、捕食者与环境中饵料生物的双向作用, 以及摄食—生长—代谢过程中的能量分配问题等。本文在论述鱼类摄食生态研究的基本理论方法的基础上, 解释了以上问题的涵义, 并对其中的一些难点如食物竞争、食物选择方式及营养级等问题提出了自己的观点及解决方法, 供商榷。

## 1 鱼类食性的研究内容及方法

个体水平上的鱼类食性研究内容包括鱼类食物组成、食性的类型、摄食节律、摄食的时空变化, 以及摄食行为同环境因子的关系等。它是现代鱼类生态学基础理论之一, 也是阐述海洋生态系统结构与功能的主要依据, 国内外已有很多研究报道(杨纪明等, 1962; 张其永等, 1981; 李军, 1990; 窦硕增等, 1992a,b; 窦硕增等, 1993; Brodeur et al., 1990; Dou et al., 1994; Dou, 1995a,b; Groot, 1971; Pinkas et al., 1971)。

传统的鱼类食性研究方法是胃含物分析法, 即对现场收集鱼类个体的胃含物进行室内种类鉴定及定量分析。完整的饵料个体可通过目测或借助于解剖镜鉴定至种或属或科。因消化而破碎的饵料生物则依靠其某些形态特征鉴定或推测, 并根据不易消化的器官如内外骨骼的生物学参数(如鱼体长, 贝壳及甲壳类的附肢大小及多毛类的体长等)返算饵料生物的更正重量, 以计算各种饵料生物在胃含物中所占比例。常用的指标有4种(Hyslop, 1980): 出现频率  $F$ 、个体数百分比  $N$ 、体积比  $V$  及重量百分比  $W$ 。但是, 以

博士学位论文。窦硕增, 男, 出生于1967年3月, 博士, 副研究员。  
收稿日期: 1994年8月27日, 接受日期: 1996年3月5日。

上各种指标均有其局限性。个体出现频率仅能反映鱼类对某种饵料生物的喜好程度,而不能准确表达该饵料生物在胃含物中所占的实际比例。个体数百分比能较好地表达食物个体规格相近的鱼类,如浮游动物食性或鱼食性鱼类的食物组成,却无法客观阐述杂食性鱼类的食物组成。一方面,个体数百分比往往夸大了被大量摄食的小型生物的重要性;另一方面,有些小型生物在达到胃囊之前已变成糊状而很难计算其个体数。体积比及重量百分比亦存在类似问题。所以 Pinkas等(1971)提出了相对重要性指数( $IRI$ ):  $IRI = F(W + N)$  或  $IRI = F(N + V)$ , 并以此把鱼类划分成不同的摄食生态类型。

以胃含物组成为基础,进一步研究鱼类摄食的地域性及季节性变化规律,探讨鱼类摄食行为同食物保障、生理节奏以及环境理化因子的关系,并依据不同体长鱼类的胃含物组成,解决鱼类食性转化问题。常用的摄食指标有摄食率、饱满度指数以及饵料生物更替率等(杨纪明等,1962; 窦硕增等,1992a,b; 窦硕增等,1993)。

## 2 鱼类的食物链及营养级

食物链是生态系统中物质循环与能量流动的基本途径,营养级则是用来描述能量流动过程中不同消费者的营养水平。鱼类营养级越大,其营养水平越高。传统的营养级划分标准以自养者即能进行光合生产的浮游植物如海藻为第一级,纯浮游植物食性的消费者如浮游动物为第二级,浮游动物食性及更高级的肉食性动物为第三、四级或更高级。事实上,大多数鱼类属杂食性动物,如牙鲆,除了主要摄食鱼类外,还兼食一些底栖生物如多毛动物、软体动物及甲壳动物(窦硕增等,1993),所以很难用整数表达其营养级。Hynes(1950)在分析鱼类食性时提出计分法,根据饵料生物在胃含物中出现的个体数及重量或体积比例计分。该方法比较直观地反映了鱼类食物组成,却无法准确地表达鱼类在生态系统中的营养水平及地位。Odum等(1975)提出“某种生物的平均营养级等于各种食物成分的营养级的平均值与其出现频率乘积的和值加1”。该方法使营养级研究数值化,但出现频率难以单独表达各种食物成分的贡献,尤其在杂食性鱼类的食物组成中,相同出现频率的浮游生物与鱼类对捕食者的食物贡献可能相差很大,从而影响了鱼类营养级的估算。Yang(1982)提出“鱼类营养级的平均值等于主要食物成分的营养级与其在食物组成中计分百分比乘积的和值加1”,使鱼类营养级研究进一步发展。以上述几位学者的有关原则为基础,提出鱼类营养级数值化计算公式:

$$T = 1 + \sum(P_i T_i) / 100 \quad (1)$$

式中, $T$ 为捕食鱼类的营养级; $P_i$ 为食物成分 $i$ 在捕食鱼类的食物组成中的计分,各种饵料生物的总计分为100; $T_i$ 为食物成分的营养级。并可规定,浮游植物营养级为1,植物食性的浮游动物营养级为2,其余消费者的营养级由式(1)求得。食物计分则由食物组成而定。对以大小均匀的小型生物如浮游动物为主要食物的鱼类,一般按饵料生物的出现频率及个体数百分比计分比较客观。对以大型动物如鱼类为主要食物的鱼类,按照重量百分比计分较合理。对杂食性鱼类,则参照出现频率、个体数百分比、重量百分比及相对重要性指数等综合计分。尽管由于鱼类的许多基本食物如小型无脊椎动物食性的定量研究不足及缺乏统一的计分标准,本方法的计分尚有一定的主观性,但它克服了以往方法中存在的片面性等缺点,能较客观地反映出鱼类食性的全貌和营养水平。

关于单鱼种食性及特定水域内鱼类食物网的研究报道较多(张其永等,1981; 窦硕

增等, 1992a,b; Brodeur et al., 1990; Dou et al., 1994; Dou, 1995a,b; Groot, 1971), 但关于鱼类食物链结构研究却很少。李军(1990)研究了蓝点马鲛—黄鲫、青鳞等—强壮箭虫、中华哲水蚤等—硅藻四级营养关系, 为鱼类营养级的数值化研究提供了重要的参考。

### 3 鱼类的食物关系

处于同一群落的鱼类的食物关系有竞争、捕食及独立三种形式, 其表达方式有多种, 最常用的有食物重叠指数  $Q_{ij}$ (Dou et al., 1994; Dou, 1995a; Pianka, 1973)及百分比相似指数  $PSI$ (Wallace, 1981):

$$Q_{ij} = \frac{\sum(P_{ik} \cdot P_{jk})}{(\sum P_{ik}^2 \cdot \sum P_{jk}^2)^{1/2}} \quad (2)$$

$$PSI = [1 - 0.5(\sum |P_{ik} - P_{jk}|)] \times 100 \quad (3)$$

式中,  $Q_{ij}$  为二捕食者  $i$  及  $j$  的食物重叠指数;  $P_{ik}$  为饵料生物  $k$  在捕食者  $i$  食物组成中的重量百分比;  $P_{jk}$  为饵料生物  $k$  在捕食者  $j$  食物组成中的重量百分比;  $k$  为饵料生物的种类数。  $Q_{ij}$  的范围值为 0—1, 其值越大, 说明在有限的食物保障条件下, 二捕食者食物竞争越激烈。当食物组成完全一致时,  $Q_{ij}$  达到最大值 1; 当二捕食者相互独立摄食无共同饵料时,  $Q_{ij}$  达到最小值 0。一般情况下,  $Q_{ij}$  大于 0.5 时, 说明食物重叠显著。式 (3) 与式 (2) 中各项指标涵义一致。聚类分析捕食者的食物重叠指数, 可把鱼类划分成不同的摄食生态类群。

Dou(1995a)用 Simpson(1960)指数  $S$  来计算捕食者之间的食物相似系数, 以判断捕食者对共同饵料生物的选择程度:

$$S = C / (A + B - C) \quad (4)$$

式(4)中,  $A$  和  $B$  分别为二捕食者的饵料生物种数;  $C$  为二捕食者的共同饵料生物种数;  $S$  值在 0—1 之间。

鱼类食物关系研究中的另一重要内容是食物多样性指数( $H$ )及食物组成均匀度指数( $J$ )。利用各捕食者的食物多样性指数及均匀度指数的差异, 可以分析同一群落内不同捕食者的营养生境的大小及重叠、食物利用方式及食物竞争机制。食物多样性指数是表达捕食者对饵料生物的利用范围, 即营养生境宽度。 $H$  越大, 鱼类食谱越宽, 其饵料选择范围越大。食物多样性指数一般用 Shannon-weaver 指数表示(Brodeur et al., 1990; Dou, 1995a):

$$H_i = -\sum P_{ij} \log_2 P_{ij} \quad (5)$$

式中,  $P_{ij}$  为饵料生物  $j$  在捕食者  $i$  的食物组成中的重量百分比(下同)。食物均匀度则表示捕食者对食物的平均利用程度(Dou, 1995a; Pielou, 1977):

$$J_i = H_i / \log_2 N \quad (6)$$

式中,  $N$  为食物种类数。 $J$  越大, 捕食者食物组成越均匀。

用鱼类食物组成百分比可划分单鱼种的主次食物, 但划分食性相近的鱼类群落的主次食物则很困难。为解决这一问题, Dou(1995a)提出了鱼类群落生物排序的概念及食物优势度指数  $D_j$ 。对于摄食生态相似的另一群落中各鱼种, 假设环境中饵料生物对每种捕食者的可获度是一致的:

$$D_j = (\sum P_{ij}) f_j / \max. \{(\sum P_{ij}) f_j\} \quad (7)$$

式中,  $D_j$  为饵料生物  $j$  在鱼类群落中的食物优势度指数;  $f_j$  为饵料食物  $j$  在鱼类群落中不同捕食者的食物组成中的出现频率, 即食物组成中出现过饵料生物  $j$  的捕食者种数。依食物优势度指数的大小将鱼类群落的饵料生物排序。一般地,  $D_j > 0.5$  时为主要食物;  $0.1 < D_j < 0.5$  时为次要食物;  $D_j < 0.1$  时为偶然食物。

#### 4 影响鱼类摄食的主要因素

鱼类的食性及其摄食行为受其摄食器官的形态特征、生理活动如产卵、越冬等以及环境生态因子如食物保障、水温等影响。

鱼类的摄食器官的形态特征与其摄食方式密切相关, 但此类研究很少, 尚未形成系统的理论与研究方法。Groot(1971) 比较分析了世界 132 种比目鱼的消化器官的主要形态特征及其与食性的关系, 并依此把鱼类划分成不同摄食方式的生态类群。陈大刚等(1981) 利用生物数学方法研究了鱼类的消化器官的形态特征与其食性的关系。其具体方法是: 选择鱼类消化器官中典型的定量指标如吻、头、口、肠、幽门垂等(平均值)及性状指标如牙齿、鳃耙、胃、肛门等(用数字之间的距离表示各种鱼类之间的差异), 由此得到鱼类形态学指标的资料矩阵  $x = \{x_{ij}\}$ 。  $i$  代表第  $i$  指标,  $j$  代表第  $j$  种鱼, 然后计算各鱼种之间的欧氏距离(标本点距离)  $d_{j_1 j_2}$ :

$$d_{j_1 j_2} = \{ \sum [(x_{ij_1} - x_{ij_2}) / s_i]^2 \}^{1/2} \quad (8)$$

式中,  $s_i$  是行标准差。按标本点距离聚类分析划分鱼类的摄食生态类型。三尾真一等(1984) 研究了鱼类与捕食相关的探索器官(嗅房、眼、视叶等)、接近器官(体形、鳍、小脑等)、捕食器官(口、齿、鳃耙等)以及消化器官(胃、肠、幽门垂等)的形态指标并进行主成分分析, 按鱼种间差异的显著性把鱼类划分成不同的摄食类型如嗅觉型与视觉型(探索)、侧扁型与扁平型(接近)、齿型与鳃耙型(捕食)、胃型与肠型(消化)等。

食物保障即环境中饵料生物的可获度, 包括饵料生物量的供应及消费者的捕获利用能力, 它是影响鱼类摄食的主要生态因子之一。鱼类及其饵料生物生活在不断变动的环境中, 所以只能对消费者及饵料生物同步取样, 比较消费者的胃含物组成及其环境中饵料生物组成, 才能较客观地评价鱼类对饵料生物的自然选择。但此类研究所需要的很多测试手段尚不完备或方法不成熟, 加之取样中存在的一些困难, 不易获得充分的精确的定量资料, 所以人们往往借助于实验生态学中的食物选择指数—— Ivlev 指数 (Ivlev, 1961) 研究鱼类对饵料生物的选择:

$$I_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i) \quad (9)$$

式中,  $I_i$  是鱼类对饵料生物  $i$  的选择指数;  $r_i$  是饵料生物在鱼类胃含物中的比例;  $p_i$  是同等饵料生物在环境饵料生物中的比例。  $I_i$  值范围为  $-1 < I_i < 1$ 。  $I_i > 0$  时, 鱼类主动选择饵料生物  $i$ ;  $I_i < 0$  时, 鱼类回避饵料生物  $i$ 。但是由于实验条件下所用饵料种类有限, 即使其它因子可控制至自然状态水平, 实验结果仅说明特定环境条件下, 鱼类对某些饵料生物的喜好程度, 仍难以用来阐述鱼类在自然状态下对饵料生物的选择情况。理论上, Ivlev 指数也可用于自然条件下捕食者对饵料生物选择的研究, 但由于环境饵料生物组成研究缺乏统一标准及其充足的资料, 加之其它因素如鱼类的饥饿程度、游泳能力等对鱼类摄食的影响, 所以鱼类对食物的自然选择问题仍然为鱼类摄食生态研究的难点之一。

理化因子如光、温度及鱼类的生理活动如生长、呼吸代谢、产卵等对鱼类摄食的影

响,属生理生态学即能量生物学的研究范畴。鱼类能量生物学的研究内容是在标准状态或一系列生态因子的影响下,研究鱼类的代谢过程及能量消耗,摄食水平与生长关系以及生态因子对摄食生长的影响,解析能量在不同代谢活动中的分配问题。它是在50年代由Winberg(1956)将生理学中的能量代谢理论与生态学中的能量流动过程的基本思想协调起来而逐步发展起来的。七八十年代,国外已经积累了丰富的能量生物学研究资料,能量生物学理论趋于完善。一些学者把鱼类的摄食—生长—代谢三者结合起来,建立了鱼类能量收支平衡理论(Jobling, 1983)。迄今为止,我国仅有Cui Yibo(1987)<sup>1)</sup>对*Phoxinus phoxinus* (L.)的能量生物学的系列报道及谢小军(1989)<sup>2)</sup>关于南方鲇*Silurus meridionalis* (Chen)能量收支的系统研究。此外还有零星的有关鱼类摄食、生长及呼吸代谢的研究。整体水平上,我国的鱼类能量生物学研究尚处于起步状态,与国外,尤其是距一些欧洲国家的同类研究有较大差距。

鱼类摄食生态研究内容广泛,其研究范围已从个体水平上的静态描述转向动态分析如竞争关系、捕食关系、摄食—生长—代谢规律等。所以,只有把自然生态研究手段和实验生态研究手段有机结合起来,才可能较好而客观地阐述鱼类的摄食行为和机制,确定鱼类能量收支平衡关系,最终为保护和利用渔业资源,发展海洋牧场及人工增殖渔业提供科学依据。

### 主要参考文献

- 李军, 1990, 海洋科学集刊, 31: 93—107.
- 陈大刚等, 1981, 山东海洋学院学报, 11(1): 87—106.
- 张其永等, 1981, 海洋学报, 3(2): 275—290.
- 杨纪明等, 1962, 海洋科学集刊, 2: 14—28.
- 窦硕增等, 1992a, 生态学报, 12(4): 368—376.
- 窦硕增等, 1992b, 海洋学报, 14(6): 104—113.
- 窦硕增等, 1993, 应用生态学报, 4(1): 74—77.
- 三尾真一等, 1984, 西水研究报, 61: 1—221.
- Brodeur, R. D. et al., 1990, *Fish. Bull.*, 88: 617—636.
- Dou Shuozen et al., 1994, *J. Fish Biol.*, 45(5): 737—748.
- Dou Shuozen, 1995a, *Nether. J. Sea Res.*, 34(1/3): 183—193.
- Dou Shuozen, 1995b, *Nether. J. Sea Res.*, 34(1/3): 195—210.
- Groot, S. J. De, 1971, *Nether. J. Sea Res.*, 5(2): 121—196.
- Hynes, H. B. N., 1950, *J. Anim. Ecol.*, 19: 36—58.
- Hyslop, E. J., 1980, *J. Fish Biol.*, 17: 411—429.
- Ivlev, I., 1961, *Experimental Ecology of the Feeding of Fish*. Yale Univ. Press (New Haven), p. 302.
- Jobling, M., 1983, *J. Fish Biol.*, 23: 685—703.

1) Cui Yibo, 1987, Biocenergetics and growth of a teleost, *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cyprinidae), Ph. D. thesis, University of Wales (Aberystwyth).

2) 谢小军, 1989, 南方鲇的能量收支的研究, 北京师范大学博士学位论文。

- Odum, W. E. et al., 1975, *Estuarine Res.*, 1: 265—286.  
 Pianka, E. R., 1973, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 53—74.  
 Pielou, E. C., 1977, *Mathematical Ecology*, John Wiley (New York), pp. 385.  
 Pinkas et al., 1971, *Calif. Dept. Fish Game, Fish. Bull.*, 152: 105.  
 Simpson G. G., 1960, *Amer. J. Sci.* 258A: 300—311.  
 Wallace, R. K., 1981, *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 72—76.  
 Winberg, G. G., 1956, *Fish Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, 194: 1—960.  
 Yang Jiming, 1982, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 247—252.

## FEEDING ECOLOGY OF FISH—A CRITICAL REVIEW ON THEORIES, METHODS AND THEIR APPLICATION

Dou Shuozeng

(*Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071*)

**Abstract** This paper reviews the theories, methods and application of feeding ecology of fish, and discusses the following aspects: (1) stomach contents analysis, (2) trophic niche and diet overlap, (3) food chains and food webs, (4) trophic levels, (5) criteria for principal and secondary prey taxa of fish community (6) relationships between feeding behavior and the morphological characteristics of the digestive organs (7) effects of ecological and physiological factors on the feeding selectivity of fish.

A new measure, diet dominance index ( $D_j$ ), is put forward to determine the contribution of a prey to the diets of a fish community of similar feeding behavior:

$$D_j = (\sum P_{ij}) f_j / \max\{(\sum P_{ij}) f_j\}$$

where  $P_{ij}$  is the percent weight of prey  $j$  in the diet of predator  $i$ ;  $f_j$  is the frequency occurrence of prey  $j$ , expressed as the number of predators in whose diets prey  $j$  appears. The diet dominance index for each prey was calculated and used to classify the prey into principal prey ( $D_j > 0.5$ ), secondary prey ( $0.5 > D_j > 0.1$ ) and rare prey ( $D_j < 0.1$ ).

Based on the point methods by former authors, a formula for trophic level of fish is suggested for discussion:

$$T = 1 + \sum(T_i P_i) / 100$$

where  $T$  is the trophic level of the predator;  $T_i$  is the trophic level of prey  $i$ . Trophic levels of photoplankton and herbivorous zooplankton are 1.0 and 2.0, respectively. Trophic levels of other carnivorous predators are estimated by the new method.  $P_i$  is the points of prey  $i$ , estimated from its contribution to the stomach contents of the predator.

Other indices such as overlap index  $Q$ , percent similarity index  $PSI$ , diversity index  $H$ , evenness index  $J$ , Simpson index  $S$  and Ivlev index  $I$  are also applied to the study on the feeding ecology of fish, which is fully discussed in this paper.

**Key words** Fish feeding ecology Theories and methods Applications