近 20 年南海四带笛鲷(*Lutjanus kasmira*)种群特征变化*

张 俊[1, 2, 4] 陈作志[2, 3①] 董俊德[1①] 张 魁[2] 林昭进[2] 孙典荣[2]

(1. 中国科学院热带海洋生物资源与生态重点实验室 广东省应用海洋生物学重点实验室 中国科学院南海海洋研究所 广州 510301; 2. 中国水产科学研究院南海水产研究所 农业农村部外海渔业开发重点实验室 广州 510301; 3. 南方海洋科学与工程广东省实验室 广州 510301; 4. 中国科学院大学 北京 100049)

摘要 根据 1998—2018 年于我国南海珊瑚礁海域以手钓及流刺网采集的四带笛鲷(*Lutjanus kasmira*)的生物学数据, 对其群体结构、初次性成熟体长、摄食强度及肥满度等种群特征的年际变化进行了研究。结果表明: (1) 四带笛鲷的体长范围逐渐缩小, 平均体长及最大体长均呈减小趋势; 2013—2018 年四带笛鲷体长结构与 1998—1999 年差异极显著; 1998—1999 年全部群体的优势体长组为 165—180mm, 2013—2017 年各年份优势体长组趋向分散, 2017 年 5 月优势体长组包括 105—115mm 和 125—150mm, 2018 年 5 月优势体长组为 140—165mm, 优势体长组呈缩小趋势; (2) 异速生长因子 *b* 存在年际变化和季节波动, 但基本在 2.5—3.5 范围内; 体长范围及其集中程度的差异是导致 *b* 波动的主要因素; (3) 1998 年 4 月、1999 年 5 月、2016 年 4 月、2017 年 5 月和 2018 年 9 月雌雄比分别为 0.62、0.77、1.69、1.08 和 2.65, 雌鱼所占比例逐渐升高, 1998—1999 年雄鱼多于雌鱼, 2016—2018 年雌鱼多于雄鱼, 性成熟比例和初次性成熟体长总体呈降低趋势; (4) 低摄食等级个体占比不断升高, 而高摄食等级个体占比则明显下降, 平均摄食等级逐渐降低, 如雌性及全部群体的平均摄食等级 1999 年 5 月分别为 2.40 和 2.47, 2018 年 5 月分别下降至 1.45 和 1.50; 胃含物含有未消化的鸡骨和鸡肉残余, 这表明礁区人类活动已经直接影响到其物质流通环节; (5) 肥满度持续减小, 雌性、雄性和全部群体 2016−2018 年的肥满度极显著低于 1998—1999 年, 如 1998 年的 4 月和 1999 年的 5 月全部群体的肥满度分别是 110% 和 105%, 而 2017 年和 2018 年的 5 月只有 97%; 肥满度雌雄及季节间的差异不显著, 但与平均摄食等级呈显著正相关关系。四带笛鲷种群特征演变表明, 其生境恶化, 种群健康和食物供给受到威胁。为促进珊瑚礁鱼类种群恢复, 笔者建议及时采取措施保护其资源, 改善栖息地质量。

关键词 四带笛鲷; 珊瑚礁鱼类; 生物学特征; 肥满度; 南海
中图分类号 S931.1 doi: 10.11693/hyhz20190500081

珊瑚礁是海洋中生物多样性最高的生态系统, 其中生活着 4000 多种鱼类, 全球 10%的经济鱼类与珊瑚礁有关(Moberg *et al*, 1999; Souter *et al*, 2000)。作为珊瑚礁生态系统重要组分, 鱼类通过参与珊瑚礁各项生态过程而发挥重要的生态功能。由于气候变化和人类活动的影响, 全球珊瑚礁鱼类资源持续衰退, 严重危及到珊瑚礁鱼类的可持续发展及生态系统健康(Rummer *et al*, 2017)。近年来, 珊瑚礁鱼类的恢复和保育及其与珊瑚礁的相互作用的研究已引起国际社会的普遍重视(Allgeier *et al*, 2016)。

* 国家重点研发计划资助, 2018YFC1406502 号; 国家自然科学基金项目资助, 31902374 号; 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项资助, GML2019ZD0605 号; 农业农村部财政专项项目资助, NFZX2018 号; 中国科学院战略性先导科技专项 A 资助, XDA13020300 号。张 俊, 博士研究生, E-mail: zhangjun@scsfri.ac.cn

① 通信作者: 陈作志, 研究员, E-mail: zzchen2000@163.com; 董俊德, 研究员, 博士生导师, E-mail: dongjunde@vip.163.com

收稿日期: 2019-05-04, 收修改稿日期: 2019-10-02

珊瑚礁是我国南海最具特色的生态系统, 已记录依赖珊瑚礁生活的鱼类近千种(李永振等, 2011; 赵焕庭等, 2016)。我国在南海珊瑚礁鱼类资源结构、生物学、种群评估等方面开展了许多调查研究工作, 但主要关注群岛尺度上鱼类种群及群落现状的研究, 而关于鱼类种群特征的长期变化方面的研究极其缺乏(陈国宝等, 2007; 李永振等, 2007, 2011; 张俊等, 2015)。因此, 在全球珊瑚礁鱼类资源衰退的大背景下, 开展南海珊瑚礁鱼类种群特征长期变动研究对深入了解南海珊瑚礁鱼类种群特征演变及其对气候变化和人类活动的响应等有重要意义。

四带笛鲷(*Lutjanus kasmira*)隶属于鲈形目笛鲷科笛鲷属, 为典型礁栖鱼类, 分布于印度-太平洋区, 在我国分布于南海、台湾海域和东海南部(陈大刚等, 2015)。在南海珊瑚礁鱼类调查中四带笛鲷出现频率及优势度均较高, 作为南海珊瑚礁鱼类的代表鱼种之一, 适合用于开展珊瑚礁鱼类种群长期演变趋势方面的研究。国外学者在四带笛鲷的摄食习性、栖息特征、年龄和生长等方面已经开展过一些相关研究(Rangarajan, 1970; Morales-Nin *et al*, 1990; Vignon *et al*, 2008), 但关于种群特征长期变化方面的研究尚未见报道。本文根据 1998—2018 年南海典型珊瑚礁区四带笛鲷调查数据, 对其群体结构、性比和初次性成熟体长、摄食强度及肥满度等生物学特征的年代际变化进行研究。研究结果将丰富南海珊瑚礁鱼类种群生物学的研究, 提升对南海珊瑚礁鱼类种群特征演化过程及其对气候变化和人类活动的响应等科学问题的认识。

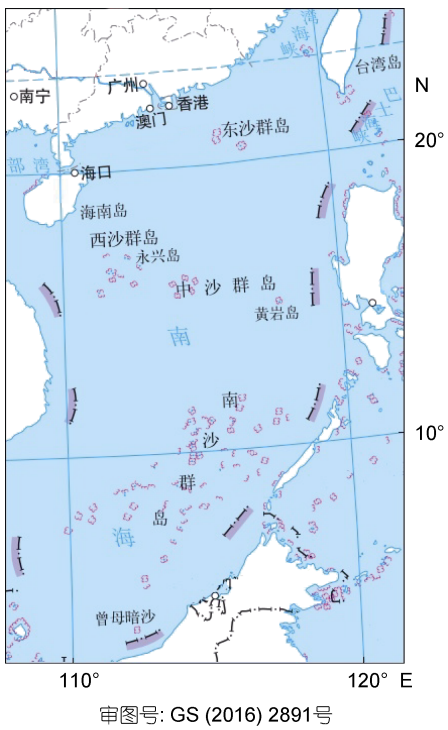
1　材料与方法

1.1　样品采集

四带笛鲷的生物学数据根据中国水产科学研究院南海水产研究所在南海南沙群岛和西沙群岛进行珊瑚礁鱼类调查时采集的样品测定(图 1), 其采样时间、区域、渔具及规格等见表 1。1998 年及 1999 年的调查时间分别为 4 月 5 日—5 月 7 日及 5 月 15 日—6 月 4 日, 为便于表述, 本文统称为 1998 年 4 月及 1999 年 5 月。

1998 年调查船为“ 中国渔政 35 号 ”, 总吨位 300t, 主机功率 441.3kW。1999 年调查船包括“ 粤远渔 730 ”和“ 粤远渔 733 ”, 总吨位分别为 98t 和 89t, 主机功率分别为 253kW 和 285kW。2003 年调查船包括“ 粤阳东 19001 ”和“ 粤阳东 19008 ”, 总吨位均为 75t, 主机功率分别为 201kW 和 204kW。2013—2018 年调查船为“ 南锋号 ”, 总吨位 1537t, 主机功率 1920kW, 及其工作艇(总吨位 1t, 主机功率 14.7kW)。

手钓为底层作业, 利用群众渔船在礁缘或礁坪行钓, “ 南锋 ”号及其工作艇在泻湖内行钓, 时间一般为 07:00—11:00、12:00—17:00 和 18:00—22:00, 水深为 10—80m, 钓饵采用新鲜渔获物。流刺网作业地点主要在礁坪区、礁缘浅水区和泻湖内, 通常 18:00 放网, 次日 06:00 起网。



审图号: GS (2016) 2891号

图 1　南海四带笛鲷西沙群岛和南沙群岛采样区示意图
Fig.1　The area of sampling of *L. kasmira* in coral reefs in the Xisha Islands and NanSha Islands, South China Sea
注: 西沙群岛采样岛礁包括: 北礁(17.100°N, 111.500°E)、琛航岛(16.450°N, 111.733°E)、浪花礁(16.033°N, 112.517°E)、华光礁(16.233°N, 111.667°E)、东岛(16.667°N, 112.733°E)、金银岛(16.450°N, 111.500°E)、玉琢礁(16.333°N, 112.200°E)、七连屿(16.958°N, 112.275°E); 南沙群岛采样岛礁包括: 美济礁(9.908°N, 115.535°E)、东门礁(9.910°N, 114.497°E)、永暑礁(9.617°N, 112.967°E)、华阳礁(8.860°N, 112.830°E)、赤瓜礁(9.719°N, 114.283°E)、南薰礁(10.217°N, 114.200°E)、渚碧礁(10.913°N, 114.051°E)

1.2　生物学测定

四带笛鲷样品现场浸入海水急冻后带回实验室作生物学测量, 包括体质量、体长、性腺成熟度及摄食等级等。体长和体质量测定精度分别为 1mm 和 0.1g。

表 1 南海四带笛鲷生物样品采集信息
Tab.1 Information of biological sampling of *L. kasmira* specimens in the South China Sea

年份	岛礁和月份	渔具及规格
1998 年	南沙群岛(4 月): 美济礁, 东门礁, 永暑礁, 华阳礁, 赤瓜礁; 西沙群岛: 北礁(4 月), 琛航岛(5 月), 浪花礁(5 月)	手钓: 钓钩长 10—25mm, 宽 5—10mm, 10p 白色胶丝
1999 年	南沙群岛(5 月): 永暑礁, 南薰礁; 西沙群岛: 琛航岛(5 月), 浪花礁(5 月), 北礁(5 月), 华光礁(6 月)	手钓: 钓钩长 25mm, 宽 8mm, 10p 白色胶丝
2003 年	西沙群岛(5 月): 北礁, 东岛, 华光礁, 金银岛, 浪花礁, 玉琢礁	底层流刺网: 网衣尺寸 40m × 5.0m, 网目 6.2cm
2013 年	南沙群岛: 永暑礁和渚碧礁(8 月)	手钓: 钓钩长 25mm, 宽 10mm, 10p 白色胶丝
2016 年	南沙群岛: 永暑礁(4 月, 11 月), 渚碧礁(4 月), 美济礁(4 月)	手钓: 规格与 2013 年相同
2017 年	南沙群岛: 永暑礁(5 月), 美济礁(5 月, 12 月)	手钓: 规格与 2013 年相同
2018 年	南沙群岛: 永暑礁(5 月, 9 月), 美济礁(5 月, 9 月), 渚碧礁(5 月, 9 月); 西沙群岛: 琛航岛(5 月), 七连屿(5 月)	手钓: 规格与 2013 年相同

性腺成熟度以Ⅰ—Ⅵ期划分。摄食等级以 0—4 标准划分; 其中, 0 级表示胃中无食物; 1 级表示胃中有少量食物, 食物占胃体积小于二分之一; 2 级表示胃中有中等程度的食物, 食物占胃体积大于二分之一; 3 级表示胃中充满食物, 但胃壁不膨大; 4 级表示胃中充满食物, 且胃壁膨大(费鸿年等, 1990; 李波等, 2019)。四带笛鲷样品共 1522 尾, 其中 785 尾样品作详细生物学测定(1998—1999 年 113 尾, 2016—2018 年 672 尾), 余下样品仅测量体长和体质量。

1.3 体长与体质量关系

体长以 5mm 为组距分组, 各时期分别进行体长频次分析, 规定占样本总尾数 8%以上的体长组为优势组。应用 M-W 和 K-S 非参数检验比较各时期以及雌雄间体长构成差异, 并应用一维方差分析检验平均体长的年间差异。

四带笛鲷体长与体质量符合幂函数关系:

$$W = aL^b,$$

式中, W 为体质量(g), L 为体长(mm), a、b 分别为条件因子和异速生长因子。用自然对数转换的体质量和体长的线性回归方程和最小二乘法求解参数 a 和 b(Froese, 2006):

$$\ln W = \ln a + b\ln L,$$

式中, $\ln a$ 为截距($a = \exp(\ln a)$), b 为斜率。当点位于回归直线 95%置信度预测带之外即认为该点对应的体长-体质量关系异常。使用协方差分析检验参数 a 和 b 的年际差异。

1.4 性比与初次性成熟体长

分析各时期四带笛鲷雌、雄比及性腺成熟度情况。采用卡方检验分析各时期雌雄比例是否为 1。规定性腺成熟度Ⅳ期及以上个体达到性成熟。四带笛鲷最小性成熟体长为样本中性成熟个体的最小体长, 初次性成熟体长(L_{50})采用 LSM 拟合以下逻辑斯蒂模型得到(Vila *et al*, 2010):

$$P_i = \frac{1}{1+\exp\left[-r\left(L_i - L_{50}\right)\right]},$$

式中, P_i 为体长组 L_i 对应的成熟个体比例, r 为模型参数。

1.5 肥满度

肥满度用于描述鱼类生长条件状况, 其基本假设是在鱼类个体长度一定时, 体质量越大则其生活状况越好(黄真理等, 1999)。本文用相对体质量 W_{rm}(%)表示各调查时期四带笛鲷的肥满度(Froese, 2006; 李忠炉等, 2011):

$$W_{rm} = 100\frac{W}{a_m L^{b_m}},$$

式中, L 为体长, W 为实测体质量, a_m 为四带笛鲷各时期非异常 a 值的几何平均值, b_m 为各时期非异常 b 值的算术平均值。为减小体长结构差异对肥满度的影响, 各时期选取相同体长组的样本计算肥满度, 为兼顾各时期共存体长组及保持一定的样本量, 本研究分别以 13.0—18.0cm、11.0—16.0cm 及 13.0—18.0cm 体长组样本计算各时期雌性、雄性及全部群体的肥满度, 应用 T 检验比较肥满度的年际和雌雄差异, 利用相关性分析探讨影响肥满度的因子。

2 结果与分析

2.1 群体结构

1998—2018 年, 四带笛鲷雌性、雄性及全部群体的体长和体质量分布范围呈缩小趋势, 平均及最大体长减小, 表明群体中大个体减少(表 2, 图 2, 图 3, 图 4)。

表 2　四带笛鲷体长和体质量分布特征

Tab.2　Distribution characteristics of body length and weight of *L. kasmira*

时间(年.月)	性别	样本量	体长(cm)				体质量(g)		
			范围	均值	变异系数(%)	偏度	范围	均值	变异系数(%)
1998.04	♀	21	134-194	162	11.0	0.156nd	73.0-232.1	138.7	34.3
	♂	34	142-236	177	11.5	0.825^{rs}	85.2-400.0	175.6	38.2
	unsex	62	134-236	171	12.1	0.538nd	73.0-400.0	162.4	39.6
1999.05	♀	16	128-204	172	12.3	–0.025nd	57.2-278.1	158.8	36.0
	♂	26	110-234	179	16.0	–0.545nd	43.2-349.2	183.8	42.3
	unsex	53	95-234	172	18.8	–0.514nd	26.0-349.2	166.3	47.6
2003.05	unsex	291	102-242	193	10.0	–0.296nd	38.1-350.2	198.0	28.2
2013.08	unsex	73	102-204	150	27.4	–0.259nd	36.0-210.0	100.5	45.4
2016.04	♀	113	101-199	153	11.7	–0.043nd	32.5-2290.0	105.1	35.7
	♂	66	82-201	152	17.6	–0.720nd	17.3-229.0	105.5	47.8
	unsex	215	101-201	152	12.1	0.158nd	31.9-229.0	103.2	38.6
2016.11	♂	12	82-142	110	21.8	0.202^{rs}	17.3-86.8	41.5	56.6
	unsex	47	82-201	118	24.4	0.887nd	13.0-220.0	56.1	87.4
2017.05	♀	126	98-188	125	18.1	1.118^{rs}	19.6-181.9	58.8	59.1
	♂	117	97-204	129	18.7	0.743nd	26.1-225.8	66.7	58.6
	unsex	464	94-204	131	14.5	0.468nd	19.6-225.8	62.2	59.2
2017.12	unsex	113	95-188	151	9.6	–1.344^{ls}	27.0-136.0	91.0	26.0
2018.05	♀	24	117-168	151	7.6	–1.071^{ls}	40.7-149.1	96.7	26.0
	unsex	38	74-177	142	16.9	–1.150^{ls}	9.7-177.3	87.0	46.3
2018.09	♀	97	93-190	133	16.5	0.998nd	22.4-208.1	71.2	61.8
	♂	36	105-162	123	10.4	1.531^{rs}	31.2-101.4	50.4	30.1
	unsex	163	87-190	127	16.5	1.190^{rs}	16.7-208.1	60.2	63.0

注: “nd”表示正态分布, “rs”表示右偏分布, “ls”表示左偏分布

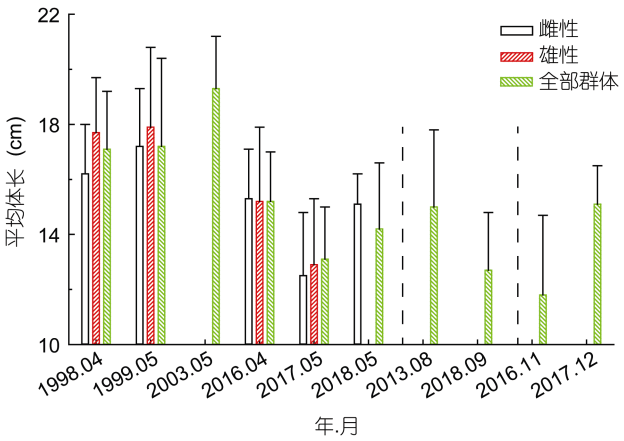


图 2　四带笛鲷平均体长的年际变化

Fig.2　Mean body length of *L. kasmira* and the interannual variation in the South China Sea

与 20 世纪 90 年代末相比, 2003 年全部群体体长分布及平均体长增大且极显著(P<0.01), 这主要因为 2003 年样品是由流刺网采集, 群体中大个体的比例更高所致; 2013—2018 年, 各年份同季节雌性、雄性及全部群体体长分布差异均极显著, 平均体长均变小且极显著(P<0.01)。与 2013 年 8 月相比, 2016 年 11 月、2017 年 5 月及 2018 年 9 月全部群体的平均体长均显著减小(P<0.05)。2016 年 11 月雌性个体最大体长明显小于 2017 年 12 月, 这可能与测量样本量较少有关系。

1998—1999 年及 2003 年全部群体的优势体长组分别为 165—180mm 及 180—205mm, 分别占 36.8%及 51.5% (图 4)。2013—2017 年各年份优势体长组趋向分散, 断续由多组构成。2017 年 5 月优势体长组包括 105—115mm 和 125—150mm, 分别占 19.9%和 51.9%。2018 年 5 月优势体长组为 140—165mm, 占 57.9%。从 1998 年到 2018 年, 优势体长组呈缩小趋势。

非参分析表明, 1998 年雌雄个体体长分布有显著差异(P<0.05), 有记录的其他年份的雌雄个体体长分布均无显著差异(P>0.05); 2016—2018 年全部群体的体长分布和平均体长季节差异极显著(P<0.01)。从 2016 年 11 月, 体长分布逐渐从正态分布为主转变为偏态分布为主, 这反映出群体体长分布的连续性受到影响。

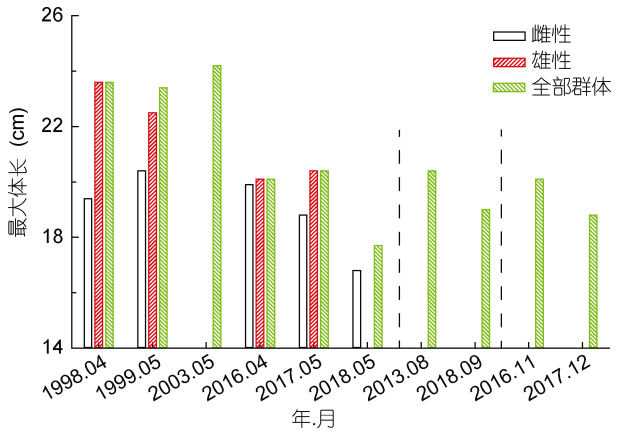


图 3 四带笛鲷最大体长的年际变化

Fig.3 Maximum body length of *L. kasmira* and the interannual variation in the South China Sea

2.2 体长与体质量关系参数

南海四带笛鲷雌性、雄性及全部群体的体长-体质量关系参数如表 3 所示。雌性群体除 2017 年 5 月呈负异速生长外(b<3)，其余各年份以正异速生长为主(b>3)；雄性群体在 1998 年、1999 年和 2016 年 4 月等速生长(b=3)，在 2016 年 11 月、2017 年和 2018 年则转变成负异速生长。

协方差分析表明，2018 年 5 月雌性 b 值显著大于其他年份(P<0.05)，2017 年 5 月显著小于其他月份；雄性 b 值年际间变化不显著(P>0.05)；1998—1999 年、2016 年及 2018 年全部群体 b 值显著大于 2003 年及 2017 年 12 月(P<0.05)。除 2017 年 5 月，其余年份雌性 b 值均大于雄性，但雌雄差异并不显著(P>0.05)。

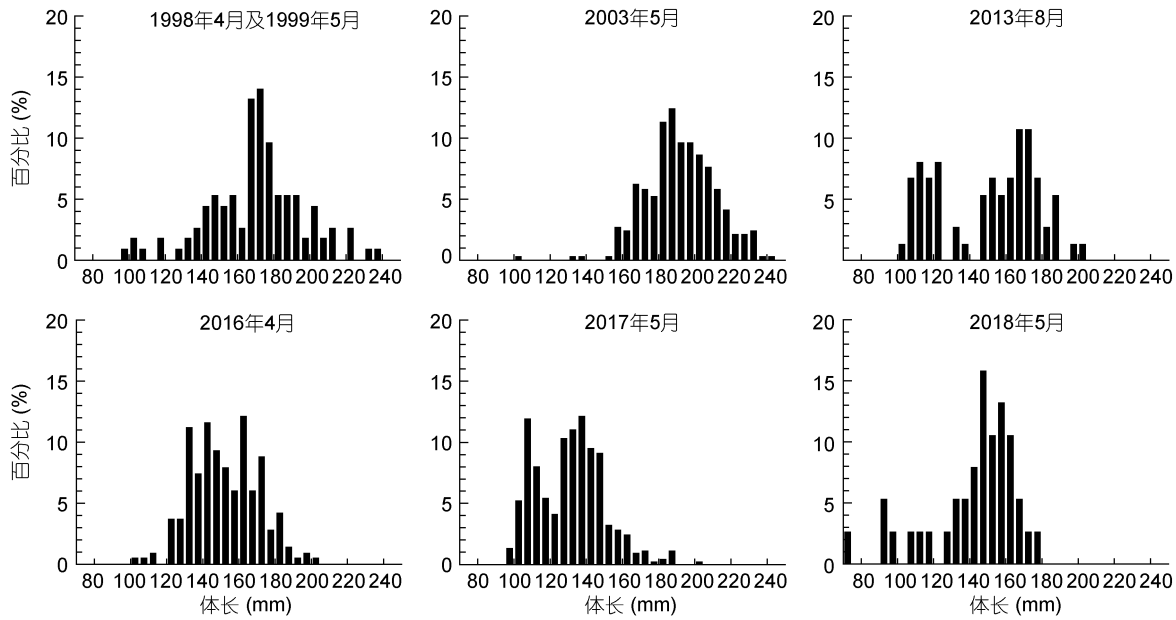


图 4 1998—2018 年各年-月四带笛鲷全部群体体长分布

Fig.4 Body length distribution of unsex *L. kasmira* in the South China Sea during 1998 to 2018

表 3 四带笛鲷体长-体质量关系参数

Tab.3 Estimated parameters of body length vs body weight of *L. kasmira*

时间(年.月)	♀			♂			unsex		
	a ($\times10^{-2}$)	b	R^2	a ($\times10^{-2}$)	b	R^2	a ($\times10^{-2}$)	b	R^2
1998.04	1.941	3.159	0.9337	3.682	2.934	0.9582	3.011	3.004	0.955
1999.05	2.500	3.065	0.9553	2.960	3.003	0.9829	4.083	2.891	0.982
2003.05	—	—	—	—	—	—	8.710	2.598	0.9653
2013.08	—	—	—	—	—	—	9.485	2.559	0.980
2016.04	2.518	3.037	0.9538	3.019	2.967	0.9669	3.305	2.963	0.9891
2016.11	—	—	—	4.339	2.826	0.9796	2.121	3.114	0.9683
2017.05	4.599	2.799	0.9504	3.507	2.910	0.9737	3.972	2.859	0.9631
2017.12	—	—	—	—	—	—	1.033	2.503	0.9755
2018.05	6.309	3.542	0.9385	—	—	—	2.621	3.034	0.9519
2018.09	1.765	3.165	0.9822	5.710	2.695	0.9304	2.099	3.097	0.9761

注: “—”表示无

2.3　性比和初次性成熟体长

1998 年、1999 年、2016 年 4 月、2017 年 5 月和 2018 年 9 月雌雄比分别为 0.62、0.77、1.69、1.08 和 2.65。卡方检验分析显示, 1998 年和 1999 年雌性均显著少于雄性(P<0.01), 2016 年 4 月、2017 年 5 月和 2018 年 9 月雌性均显著多于雄性(P<0.01)。

1999 年 5 月雌性性成熟比例最高(30.0%), 2017 年 5 月最低(6.3%), 2017—2018 年性成熟比例显著低于 1998—1999 年(P<0.01)。从 1998 年到 2018 年, 四带笛鲷 L_{50} 总体呈变小趋势, 如 1998—1999 年 L_{50} 为 19.1cm, 2016 年 4 月和 2017 年 5 月 L_{50} 仅 16.8cm; 2018 年 9 月 L_{50} 为 17.5cm, 与之前年月相比虽有所变大, 但两者月份不同, 不能说明 L_{50} 出现回升(图 5)。

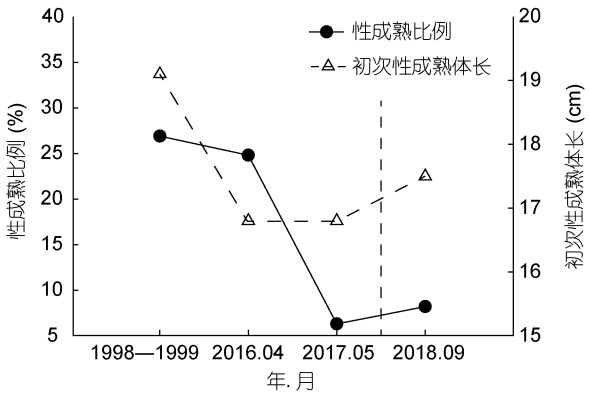


图 5　南海雌性四带笛鲷性成熟比例和初次性成熟体长的年际变化

Fig.5　Proportions of mature individuals and first maturity lengths, and the interannual variation of female *L. kasmira* in the South China Sea

2.4　摄食强度

从 1999 年到 2018 年, 雌性、雄性和全部群体摄食等级为 1 级的样本占总样本的百分比逐渐升高, 而摄食等级为 4 级的样本占总样本的百分比则明显下降, 如全部群体 2016 年 4 月、2017 年 5 月、2018 年 5 月和 2018 年 9 月摄食等级为 0 级及 1 级的样本所占百分比分别是 1999 年 5 月的 2.0 倍、2.4 倍、2.9 倍和 3.3 倍, 而摄食等级为 4 级的样本所占百分比仅分别是 1999 年 5 月的 25.1%、29.9%、21.1%和 4.8%(图 6)。

1999—2018 年雌性、雄性和全部群体的平均摄食等级明显下降(图 7), 如雌性及全部群体的平均摄食等级 1999 年 5 月分别为 2.40 和 2.47, 2018 年 5 月分别下降至 1.45 和 1.50, 仅是 1999 年的 60.4%和 60.7%。2018 年 9 月雌性、雄性和全部群体的平均摄食等级比 2018 年 5 月更低。四带笛鲷摄食强度持续降低表明其食物保障受到破坏, 生境中食物的数量、质量及可获得性下降。

从 2018 年 50 个四带笛鲷胃含物样本镜检分析结果看, 四带笛鲷以底栖动物(蟹类、虾类、腹足类、双壳类)和鱼类为主要摄食对象, 也摄食头足类、珊瑚和藻类。值得一提的是, 在四带笛鲷的胃含物中发现未消化的鸡骨和鸡肉残余, 这表明礁区人类活动已经直接影响到期其摄食过程。

2.5　肥满度

除 2018 年 9 月雄性群体的条件因子 a 和异速生长因子 b 属于异常值外, 其余各群体的 a 和 b 无异常值。排除异常值后各群体的 lg$a$ 与 b 的线性关系如图 8, 得到 a_m=0.0317, b_m=2.9630。本研究基于表 1 中各时期四带笛鲷的样本量、体长和体质量数据, 计算各体长组肥满度, 然后取算术平均值, 得到各群体的平均肥满度, 结果如图 9 所示。

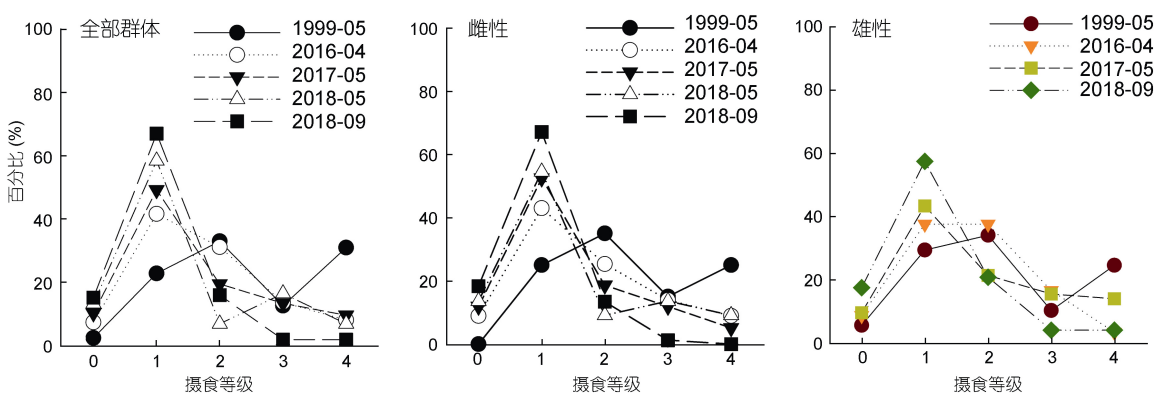


图 6　南海四带笛鲷全部群体、雌性和雄性各摄食等级数量百分比及其年际变化

Fig.6　Percentage of specimens at different feeding levels and the interannual variation for *L. kasmira* in the South China Sea

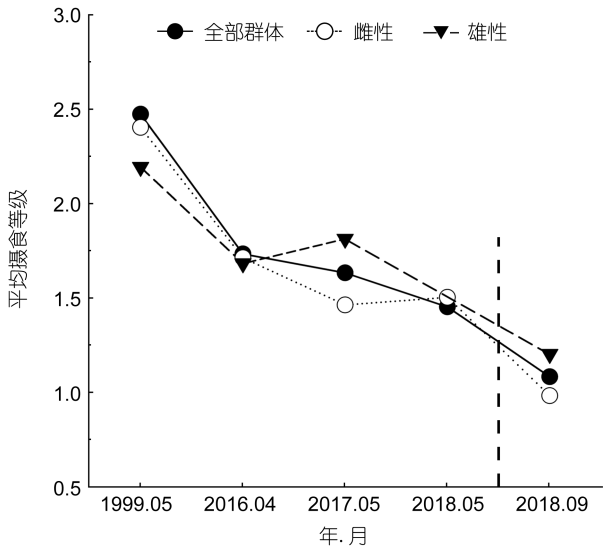


图 7 南海四带笛鲷全部群体、雌性和雄性的平均摄食等级及其年际变化

Fig.7 Mean feeding level and the interannual variation for *L. kasmira* in the South China Sea

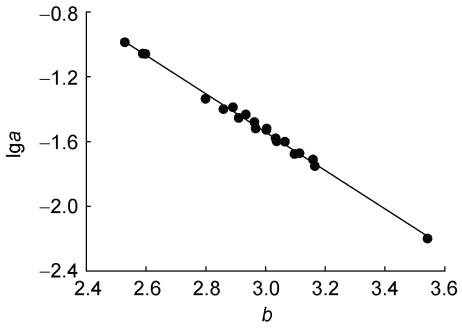


图 8 南海四带笛鲷 lg*a* 与 *b* 的线性关系

Fig.8 Linear relationship between lg*a* and *b* for *L. kasmira* in the South China Sea

注: *a* 和 *b* 分别表示四带笛鲷种群的条件因子和异速生长因子

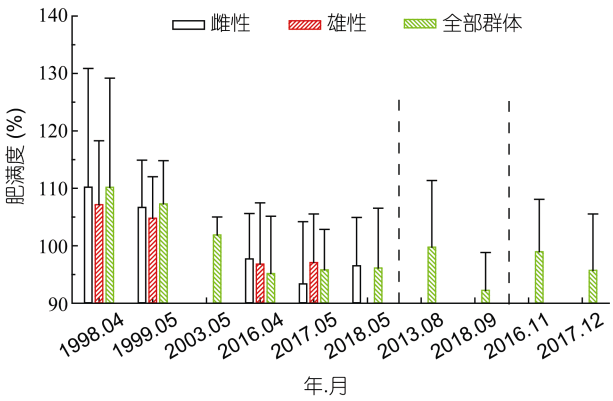


图 9 南海四带笛鲷肥满度的年际变化

Fig.9 Interannual variation in relative fitness of *L. kasmira* in the South China Sea

1998—2018 年, 雌性、雄性和全部群体的肥满度总体呈持续减小趋势。2017 年 5 月雌性的肥满度小于雄性, 其余年份雌性肥满度均大于雄性, 但雌雄间差异不显著(P>0.05)。雌性肥满度 2017 年 5 月最低(93%), 2018 年 5 月略有回升(97%)。2016 年 4 月和 2017 年 5 月雄性肥满度均是 97%, 2018 年 9 月最低(92%)。全部群体的肥满度在 2016 年 4 月达到低值后回升, 再持续下降, 2018 年 9 月仅 92%。2016—2018 年雌性、雄性和全部群体的肥满度低于 1998—1999 年且变化极显著(P<0.01), 而季节间差异不显著(P>0.05)。

四带笛鲷雌性、雄性及全部群体的肥满度与平均摄食等级的 Pearson 相关系数分别为 0.946、0.876 及 0.965, 这表明摄食强度的下降对肥满度下降有极重要的影响; 全部群体的肥满度与性成熟比例及雌雄比的 Pearson 相关系数分别为 0.346 及–0.669(表 4, 图 10, 图 11)。

表 4 四带笛鲷肥满度及其对应的平均摄食等级、性成熟比例、雌雄比

Tab.4 Relative fitness of *L. kasmira* and corresponding average feeding intensity, proportion of sexual maturity and ratios of female to male

时间(年.月)	肥满度			平均摄食等级			性成熟比例(%)	雌雄比
	全部	雌性	雄性	全部	雌性	雄性	全部	
1999.05	107	107	105	2.47	2.40	2.19	23.81	0.62
2016.04	95	98	97	1.73	1.71	1.68	30.00	0.77
2017.05	96	93	97	1.63	1.46	1.81	24.78	1.69
2018.05	96	97	—	1.45	1.50	—	6.35	1.08
2018.09	92	95	92	1.08	0.98	1.20	8.25	2.65

注: “—”表示无

3 讨论

3.1 南海四带笛鲷群体生物学特征的长期演变趋势

3.1.1 个体小型化及性早熟现象 自 1998 年以来, 南海四带笛鲷体长结构发生了很大变化, 表现为群体体长和体质量范围逐渐缩小, 平均体长、最大体长及优势体长组逐渐变小。如 2018 年 5 月全部群体的平均体长和体质量仅是 1998 年 4 月的 83.0%和 53.6%。四带笛鲷 L_{50} 同样呈逐渐减小趋势。如 2016 年 4 月和 2017 年 5 月的 L_{50} 仅是 1998—1999 年的

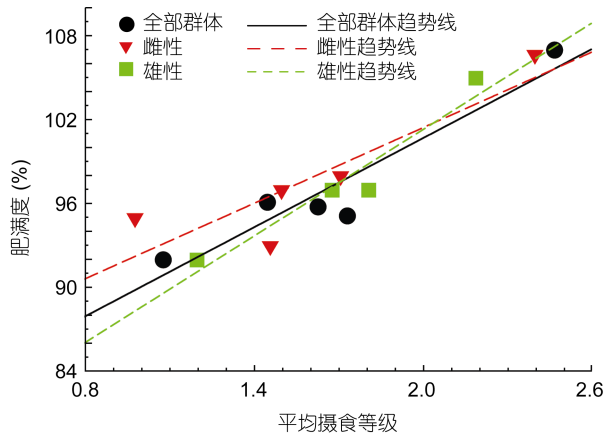


图 10　南海四带笛鲷肥满度与平均摄食等级的关系

Fig.10　Relationship between relative fitness and mean feeding level

注: 全部群体、雌性及雄性的肥满度与平均摄食等级的 Pearson 相关系数分别为 0.965、0.946、0.876。基于表 4 数据作图

88.0%, 比后者小 2.3 cm。因此, 南海四带笛鲷群体可能已经出现小型化及性早熟现象。这种现象在中国近海经济鱼类中均已发生, 如南海二长棘犁齿鲷、黄海小黄鱼、东海带鱼等(周永东等, 2002; 单秀娟等, 2011; 张魁等, 2016b), 但在南海礁栖鱼类中还是首次被发现。

在本研究中, 从 1998 年到 2018 年四带笛鲷雌鱼占比逐年上升, 1998—1999 年雄鱼多于雌鱼, 但从 2016 年雌鱼开始多于雄鱼。与此同时, 性成熟比例和初次性成熟体长逐渐降低。单秀娟等(2011)研究表明黄海中南部小黄鱼也存在雌鱼比例上升并从低于雄鱼到高于雄鱼的现象。南海北部湾二长棘犁齿鲷和短尾大眼鲷种群同样存在雌鱼比例升高现象(张魁等, 2016a, b)。雌雄比不断升高可能有助于饵料资源流向雌性及种群补充。四带笛鲷性成熟比例和 L_{50} 降低过程中, 其摄食强度持续下降, 这表明并非是充足的饵料引起性成熟提前。因此, 气候因子和捕捞驱动可能是影响其小型化及性早熟的重要原因(Law, 2000; Domínguez-Petit *et al*, 2008; 李忠炉等, 2012; Fidler *et al*, 2018), 而雌鱼比例不断升高可能是其对不断增强的气候变化和人类活动压力的一种适应性选择, 但其中的具体机制则需要更多的深入研究。

3.1.2　异速生长因子 *b* 的年际变化　　四带笛鲷异速生长因子 *b* 存在年际变化和季节波动, 但基本在 2.5—3.5 范围内, 除 2018 年 5 月雌性群体 *b* 大于 3.5。许多因素会引起 *b* 值变化, 如体长结构、雌雄比例、繁殖状态等, 而 Froese(2006)研究表明样本体长范围是影响体长-体质量关系参数的主要因子。四带笛鲷全部群体 *b* 值与平均体长、体长偏斜度、峰度、雌雄比例及性成熟比例的 Pearson 相关系数分别为–0.480、0.594、–0.288、0.684 及–0.180。2018 年 5 月, 四带笛鲷雌性群体样本体长范围较窄(11.7—16.8cm)且集中分布于 14.0—16.5cm, 这可能是导致 *b* 值偏高的主要因素。2003 年样品由流刺网采集, 体长明显偏大且集中分布于 15.5—22.0cm, 由于流刺网倾向于在较长的鱼中选择形状较薄的鱼, 从而在 *b* 中引入误差(Kipling, 1962)。

南海四带笛鲷体长-体质量关系参数 *a* 的对数与 *b* 呈显著负线性相关关系。与 Fishbase 数据库中报道的关岛、新喀里多尼亚、北马里亚纳群岛等海域四带笛鲷 lg*a* 与 *b* 的负线性关系相比, 南海四带笛鲷 lg*a* 与 *b* 的线性关系的斜率比前者低 7.92%, 截距比前者高 34.3% (Froese *et al*, 2019)。因此, 不同海域四带笛鲷的 lg*a* 与 *b* 线性关系有所差异。这种差异是否是由于不同地理种群的差异造成的, 还有待进一步研究加以确定。

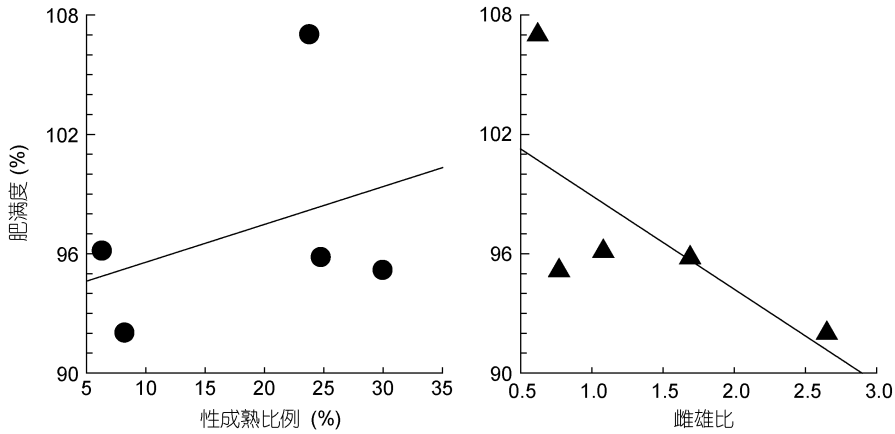


图 11　南海四带笛鲷肥满度与性成熟比例及雌雄比的关系

Fig.11　Relationship between relative fitness and proportion of sexual maturity and ratios of female to male of unsex population

注: 全部群体的肥满度与性成熟比例及雌雄比的 Pearson 相关系数分别为 0.346 及–0.669。基于表 4 数据作图

3.1.3 摄食强度及肥满度下降 鱼类的摄食活动是维持种群生存的基础。在本研究中，四带笛鲷的空胃率升高，平均摄食强度逐渐下降，这可能表明其食物供应不畅(李波等，2019)。2018 年 5 月四带笛鲷摄食强度高于 9 月，这可能与其摄食习性的季节差异也有关系(Rangarajan，1970)。相关分析显示，其平均摄食等级与性成熟比例的 Pearson 相关系数为 0.618，这表明摄食强度的下降对性成熟比例的下降有重要贡献。值得一提的是，四带笛鲷的胃中出现鸡骨和鸡肉残余，这是四带笛鲷“饥不择食”地摄取，还是偶然的“误食”，或者四带笛鲷本身就属于机会主义摄食者，尚待研究。但无论如何，这无疑是人类活动影响珊瑚礁鱼类的直接证据，应当引起警惕。为减小人类活动对珊瑚礁鱼类及生态系统的破坏，礁区活动应具有严格的标准规范。

肥满度是重要的渔业生态学指数，反映了鱼类的生理和营养状况，常用于比较不同种群鱼类的饵料保障的丰欠和利用程度，一般而言，鱼类营养条件越好，其肥满度越高(黄真理等，1999；Froese，2006；李忠炉等，2011)。自 1998 年以来，南海四带笛鲷的肥满度呈持续下降趋势，且与平均摄食等级的下降趋势一致并高度相关，这表明其生长状况不断恶化，饵料供应不足可能是主要原因。四带笛鲷肥满度与性成熟比例呈正相关，与雌雄比呈负相关，这可能反映了食物保障和生长状况变差(表现为肥满度下降)，不利于性腺发育，导致性成熟比例下降；在此情况下，四带笛鲷通过提高雌雄比有助于雌性获得更多资源，繁殖更多后代，有利于维持种群规模。

3.2 南海四带笛鲷种群特征变化的影响因素

引起鱼类种群特征变化的因素很多，主要包括气候变化和人类活动两个方面。珊瑚礁鱼类遭受的气候变化来自全球变暖、海洋酸化和台风等现象，其中海洋温度升高是当前最受关注的气候变化之一(Munday *et al*，2008)。高温会导致珊瑚大规模白化及死亡，引起鱼类栖息地退化甚至丧失，最终造成鱼类种群迅速减少或长期持续下降。Hempson 等(2018)对塞舌尔群岛珊瑚礁鱼类的研究表明，1998 年高温导致的珊瑚白化造成生态系统发生以珊瑚为主到以藻类为主的生态相变，直接影响小型鱼类种群；白化事件发生 16 年后，生态相变的珊瑚礁中的高营养级鱼类的丰度和生物量均显著低于那些未发生生态相变并处于恢复中的珊瑚礁。生态相变缩短珊瑚礁食物链，引起鱼类种群增长率、繁殖力及存活率下降，对高级鱼类构成延迟致死效应。海洋温度升高还会影响珊瑚礁鱼类的生理表现和行为，特别是在早期生命阶段(Munday *et al*，2008)。

本研究通过分析 16 年来 5 月份南海的海表温度(sea surface temperature，SST)，发现南沙群岛和西沙群岛 SST 均呈不断上升趋势(图 12)，这与四带笛鲷的群体结构、摄食强度及肥满度的持续下降正相反。贾丹丹等(2018)研究表明南沙和西沙礁区 SST 的升温趋势分别为 0.096°C/(10a)和 0.180°C/(10a)。如 1998 年及 2015 年 EI Niño 事件期间南海大部分海区的温度比正常年份最高温度上升 2—6°C，南海出现大范围珊瑚白化及死亡现象(赵焕庭等，2016；DeCarlo *et al*，2017)。不断上升的海水温度通过影响珊瑚的正常生长而破坏礁栖鱼类的栖息地，威胁礁鱼的食物链健康，而且还与过度捕捞及环境污染相互作用，对礁栖鱼类群落造成重大而持久的影响。

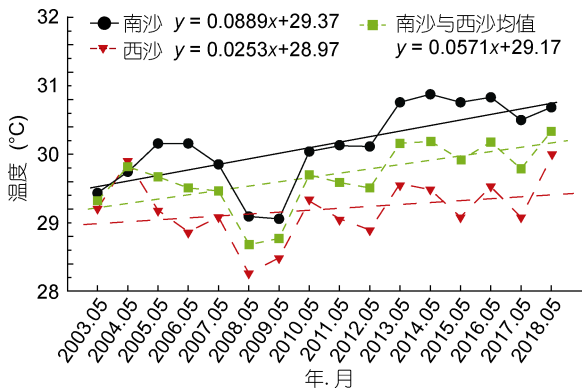


图 12 南海南沙群岛和西沙群岛 2003—2018 各年份 5 月海表温度变化

Fig.12 Interannual variation of sea surface temperatures in May of each year from 2003 to 2018 in Nansha Islands and Xisha Islands in the South China Sea

注：温度数据来自美国国家海洋和大气管理局的海洋气候遥感产品

过度捕捞是导致珊瑚礁大型鱼类个体数量下降或消失的主要人类活动之一(Allgeier，2016；Robinson *et al*，2017)。Graham 等(2005)研究表明，随着捕捞强度增加，珊瑚礁鱼类粒径谱坡度增大而高度减小，其原因是大型鱼类相对丰度的减少。捕捞除了造成珊瑚礁鱼类体长结构变小，还导致鱼类种群规模及营养级降低。因此，南海四带笛鲷体长结构逐渐缩小可能与捕捞有关。如本研究中 2017 年 5 月雌性优势体长(13—15mm)和 *b* 值(2.799)，均低于其他各年份，其原因可能是采样时样品本身的生物学发育阶段，以及过度捕捞等原因。一般而言，过度捕捞会导致鱼类的

体长结构和 *b* 值会变小, 因为捕捞会造成幼鱼比例升高。但由于缺少南海珊瑚礁渔业生产的详细的统计资料, 还无法直接分析捕捞对其种群结构的影响。

破坏性捕捞是影响珊瑚礁鱼类种群变化的重要人为压力。南海 50%—60%的珊瑚礁受到过炸鱼、毒鱼等不当捕捞方式的威胁(赵焕庭等, 2016)。破坏性捕捞对珊瑚礁鱼类的影响是毁灭性的和长期性的, 不但直接造成鱼类和珊瑚大量死亡, 破坏鱼类赖以存在的栖息地基础, 还会对珊瑚礁生态系统的结构和功能产生整体的影响, 导致生态失去平衡和生产力下降, 破坏鱼类的食物供给, 持续影响鱼类的生长。四带笛鲷群体结构变小、摄食强度及肥满度下降可能与生境破坏及其导致的食物供给不足有关。虽然我国早已禁止破坏性捕捞行为, 但南海周边一些国家至今还存在炸鱼、毒鱼及拖网捕捞珊瑚礁鱼类的行为(Arai, 2015)。其他的人为活动, 如踩挖活动、污染物排放、沉积物威胁等也是影响珊瑚礁鱼类生长的重要因素。

4　结论

近 20 年来, 南海四带笛鲷体长结构逐渐缩小; 其异速生长因子存在年际变化和季节波动, 但基本在 2.5—3.5 范围内, 体长范围及集中程度的差异是导致 *b* 值波动的主要因素; 其雌雄比逐年升高, 性成熟比例及初次性成熟体长总体不断降低, 这可能是其对不断增强的气候变化和人类活动压力的一种适应性选择; 其平均摄食强度和肥满度逐渐降低, 表明其食物供给不足, 生存环境恶化。本研究结果对理解南海珊瑚礁鱼类种群特征演化及对气候变化和人类活动的响应有重要意义。

致谢　中国水产科学研究院南海水产研究所江艳娥、蔡研聪、杨玉滔及龚玉艳帮助进行生物学测定, “南锋”号科考船全体船员协助样品采集, 谨致谢忱。

参　考　文　献

李　波, 阳秀芬, 王锦溪等, 2019. 南海大眼金枪鱼(*Thunnus obesus*)摄食生态研究. 海洋与湖沼, 50(2): 336—346

李永振, 史赟荣, 艾　红等, 2011. 南海珊瑚礁海域鱼类分类多样性大尺度分布格局. 中国水产科学, 18(3): 619—628

李永振, 贾晓平, 陈国宝等, 2007. 南海珊瑚礁鱼类资源. 北京: 海洋出版社

李忠炉, 金显仕, 张　波等, 2012. 黄海大头鳕(*Gadus macrocephalus*)种群特征的年际变化. 海洋与湖沼, 43(5): 924—931

李忠炉, 金显仕, 单秀娟等, 2011. 小黄鱼体长-体质量关系和肥满度的年际变化. 中国水产科学, 18(3): 602—610

张　俊, 陈作志, 陈国宝, 2015. 南沙海域永暑礁金带齿颌鲷生物学特征初步研究. 南方水产科学, 11(5): 108—116

张　魁, 陈作志, 王跃中等, 2016a. 北部湾短尾大眼鲷群体结构及生长、死亡和性成熟参数估计. 热带海洋学报, 35(5): 20—28

张　魁, 陈作志, 邱永松, 2016b. 北部湾二长棘犁齿鲷生长、死亡和性成熟参数的年际变化. 南方水产科学, 12(6): 9—16

陈大刚, 张美昭, 2015. 中国海洋鱼类. 青岛: 中国海洋大学出版社

陈国宝, 李永振, 陈新军, 2007. 南海主要珊瑚礁水域的鱼类物种多样性研究. 生物多样性, 15(4): 373—381

周永东, 徐汉祥, 刘子藩等, 2002. 东海带鱼群体结构变动的研究. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 21(4): 314—320

单秀娟, 李忠炉, 戴芳群等, 2011. 黄海中南部小黄鱼种群生物学特征的季节变化和年际变化. 渔业科学进展, 32(6): 7—16

赵焕庭, 王丽荣, 袁家义, 2016. 南海诸岛珊瑚礁可持续发展. 热带地理, 36(1): 55—65

费鸿年, 张诗全, 1990. 水产资源学. 北京: 中国科学技术出版社

贾丹丹, 陈正华, 张　威等, 2018. 南海珊瑚礁区 34 年卫星遥感海表温度变化的时空特征分析. 海洋学报, 40(3): 112—120

黄真理, 常剑波, 1999. 鱼类体长与体重关系中的分形特征. 水生生物学报, 23(4): 330—336

Allgeier J E, Valdivia A, Cox C *et al*, 2016. Fishing down nutrients on coral reefs. Nature Communications, 7(1): 12461

Arai T, 2015. Diversity and conservation of coral reef fishes in the Malaysian South China Sea. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 25(1): 85—101

DeCarlo T M, Cohen A L, Wong G T F *et al*, 2017. Mass coral mortality under local amplification of 2°C ocean warming. Scientific Reports, 7(1): 44586, doi: 10.1038/srep44586

Domínguez-Petit R, Korta M, Saborido-Rey F *et al*, 2008. Changes in size at maturity of European hake Atlantic populations in relation with stock structure and environmental regimes. Journal of Marine Systems, 71(3—4): 260—278

Fidler R Y, Carroll J, Rynerson K W *et al*, 2018. Coral reef fishes exhibit beneficial phenotypes inside marine protected areas. PLoS One, 13(2): e0193426, doi: 10.1371/journal.pone.0193426

Froese R, 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. Journal of Applied Ichthyology, 22(4): 241—253

Froese R, Pauly D, 2019. FishBase: *Lutjanus kasmira*. www.fishbase.org

Graham N A J, Dulvy N K, Jennings S *et al*, 2005. Size-spectra as indicators of the effects of fishing on coral reef fish assemblages. Coral Reefs, 24(1): 118—124

Hempson T N, Graham N A J, MacNeil M A *et al*, 2018. Regime shifts shorten food chains for mesopredators with potential sublethal effects. Functional Ecology, 32(3): 820—830

Kipling C, 1962. The use of the scales of the brown trout (*Salmo trutta* L.) for the back-calculation of growth. ICES Journal of Marine Science, 27(3): 304—315

Law R, 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. ICES Journal of Marine Science, 57(3): 659—668

Moberg F, Folke C, 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. Ecological Economics, 29(2): 215—233

Morales-Nin B, Ralston S, 1990. Age and growth of *Lutjanus kasmira* (Forskål) in Hawaiian waters. Journal of Fish Biology, 36(2): 191—203

Munday P L, Jones G P, Pratchett M S *et al*, 2008. Climate change and the future for coral reef fishes. Fish and Fisheries, 9(3): 261—285

Rangarajan K, 1970. Food and feeding habits of the snapper, *Lutjanus kasmira* (Forskal), from the Andaman Sea. Indian Journal of Fisheries, 17(1—2): 43—52

Robinson J P W, Williams I D, Edwards A M *et al*, 2017. Fishing degrades size structure of coral reef fish communities. Global Change Biology, 23(3): 1009—1022

Rummer J L, Munday P L, 2017. Climate change and the evolution of reef fishes: past and future. Fish and Fisheries, 18(1): 22—39

Souter D W, Lindén O, 2000. The health and future of coral reef systems. Ocean & Coastal Management, 43(8—9): 657—688

Vignon M, Morat F, Galzin R *et al*, 2008. Evidence for spatial limitation of the bluestripe snapper *Lutjanus kasmira* in French Polynesia from parasite and otolith shape analysis. Journal of Fish Biology, 73(10): 2305—2320

Vila Y, Silva L, Torres M A *et al*, 2010. Fishery, distribution pattern and biological aspects of the common European squid *Loligo vulgaris* in the Gulf of Cadiz. Fisheries Research, 106(2): 222—228

VARIATION IN THE POPULATION CHARACTERISTICS OF BLUE-STRIPED SNAPPER *LUTJANUS KASMIRA* IN THE SOUTH CHINA SEA IN RECENT 20 YEARS

ZHANG Jun[1, 2, 4], CHEN Zuo-Zhi[2, 3], DONG Jun-De[1], ZHANG Kui[2], LIN Zhao-Jin[2], SUN Dian-Rong[2]

(1. *CAS Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology* (*LMB*), *Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Marine Biology* (*LAMB*), *South China Sea Institute of Oceanology*, *Chinese Academy of Sciences*, *Guangzhou* 510301, *China*; 2. *South China Sea Fisheries Research Institute Chinese Academy of Fishery Sciences*, *Key Laboratory of Open-Sea Fishery Development*, *Ministry of Agriculture and Rural Affairs*, *Guangzhou* 510301, *China*; 3. *Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory, Guangzhou* 510301, *China*; 4. *University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *China*)

Abstract Based on the biological data of *Lutjanus kasmira* collected by hand fishing and gill nets in the coral reefs of the South China Sea from 1998 to 2018, the inter-annual variation in population characteristics including population structure, first maturity lengths, feeding intensity, and fitness were studied. The results show that the following. (1) The body length ranges, average body, and maximum body length of *L. kasmira* reduced gradually. The difference of body length between 2013—2018 and 1998—1999 was extremely significant. During 1998—1999, the dominant body length groups of the unsex population were 165—180mm. However, during 2013—2017 the corresponding dominant body length groups tended to disperse. In May 2017 and May 2018, the dominant body length groups included 105—115mm and 125—150mm, and 140—165mm. Consequently, the dominant body length groups were smaller. (2) The allometric growth factor *b* was generally in the range of 2.5—3.5, but it has inter-annual and seasonal fluctuations. The differences in the range and concentration of body length were the main factors affecting *b*. (3) In April 1998, May 1999, April 2016, May 2017, and September 2018, the ratios of female to male were 0.62, 0.77, 1.69, 1.08 and 2.65, respectively. From 1998 to 2018, the proportion of females increased gradually. During 1998 to 1999, the males were more than females, but females began to have more males than males from 2016. The proportion of sexual maturity and first maturity lengths reduced generally. (4) The proportion of individuals in low feeding intensity increased continuously, the proportion of individuals in high feeding intensity decreased significantly, and the average feeding intensity gradually decreased. For example, in May 1999, the average feeding intensities of female and unsex populations were respectively 2.40 and 2.47; however in May 2018, the corresponding intensities were only 1.45 and 1.50. In the stomach, some undigested chicken bone and chicken residue were found, indicating that the human activities in the reef area have directly affected the material circulation of the population. (5) The fitness continued to decrease from 1998 to 2018, and the fitness of the female, male, and unsex populations during 2016 to 2018 was significantly lower than that during 1998 to 1999. For example, in April 1998 and May 1999, the relative fitnesses of unsex populations were 110% and 105% respectively, while in May 2017 and May 2018, the corresponding relative fitnesses were only 97% for both. The fitness was not significantly different between male and female and seasons, but it significantly and positively correlated with the average feeding intensity. The long-term changes of the population characteristics of *L. kasmira* indicated that the population may be in poor health, and its habitats and supply of prey have been deteriorated. To promote the recovery of reef fish stocks, it is recommended to take timely measures to protect the resources and improve habitat quality.

Key words blue-striped snapper *Lutjanus kasmira*; coral reef fish; biological characteristics; relative fitness; South China Sea