

文章编号: 1674-5566(2023)06-1255-14

DOI: 10.12024/jsou.20230204095

## 黄海大头鳕食性随体长及季节的变化

逢鑫, 田永军, 张弛, 刘纯琳, 武瑞

(中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛 266003)

**摘要:** 根据 2017—2021 年在黄海海域捕获的大头鳕(*Gadus macrocephalus*)样品, 进行体长、体质量等生物学测量和胃含物鉴定, 并用分类树方法对 489 个胃含物数据进行分析, 探究其食性随季节及体长的变化特性。结果显示: 从相对重要性指数百分比来看, 2017—2021 年大头鳕饵料中脊腹褐虾(*Crangon affinis*)及鳀(*Engraulis japonicus*)相对较高, 其次为方氏云鳕(*Enedrias fangi*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)、虾虎鱼等; 食性随季节变化较大, 夏秋季节主要捕食脊腹褐虾和鳀, 而春夏季食性相对广泛、香农-威纳指数比较高, 捕食饵料种类相对较多, 这可能与春夏季大多数渔业种类在黄海越冬场越冬有关; 大头鳕食性随体长增长发生变化, 幼鱼主要捕食甲壳类动物, 成鱼转变到摄食虾虎鱼、方氏云鳕等鱼类, 这主要与大头鳕随自身生长, 口裂不断变大, 游泳能力变强, 自身生长所需要的营养物质增多有关; 胃含物中发现了其他大头鳕个体, 表明其存在同类相食现象。此外与之前研究相比, 大头鳕饵料丰富度逐渐下降, 太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)在胃中几乎没有出现, 鳀的重要性也逐渐降低, 而虾虎鱼重要性升高。大头鳕作为黄海海域的机会主义摄食者, 其食性随季节、体长的变动情况可为未来研究黄海生态系统食物网结构变化提供重要科学依据。

**关键词:** 黄海; 大头鳕; 胃含物分析; 分类树; 食物组成; 食性分化

**中图分类号:** S 917.4      **文献标志码:** A

大头鳕(*Gadus macrocephalus*)又名太平洋鳕, 属鳕形目(Gadiformes)鳕科(Gadidae)鳕属(*Gadus*), 为冷温性底层鱼类, 主要分布于北太平洋, 在我国主要分布于黄、渤海, 栖息于水深 50~80 m 的泥沙或软泥底质海区, 其鱼群分布与黄海冷水团有关<sup>[1]</sup>, 黄海大头鳕产卵场主要在石岛以东及东南局部海域。大头鳕是我国乃至世界重要的经济鱼类, 1959 年年产量曾最高达到 2.8 万 t, 是黄海渔业的重要捕捞对象<sup>[2-3]</sup>, 由于过度捕捞, 其资源量从 20 世纪 70 年代开始衰退, 由专捕改为兼捕, 至 1973 年渔获量只有 73 t, 之后虽有提升但仍小于 0.5 万 t。而 21 世纪以来大头鳕资源量出现波动性增长, 2014 年渔获量可达 1.4 万 t, 大头鳕资源量的上升使其再次成为黄海海域的重点关注鱼种之一<sup>[1]</sup>。

食性研究是渔业管理的一个重要组成部分<sup>[4-5]</sup>。研究鱼类食性对掌握鱼类生长规律及特点、了解渔业资源变动情况有重要意义<sup>[6]</sup>。目前,

胃含物分析是研究鱼类食性最广泛使用的方法, 可以确定物种在食物链中的作用<sup>[7]</sup>。胃含物数据可以提供一个物种在特定时间和空间点上详细的食性信息, 这对理解海洋生态系统中不同生物的种间关系及营养相互作用至关重要<sup>[8-10]</sup>。物种的捕食模式会随着时间的、空间变化以及随个体发育而改变, 提供长期、详细的食性数据对于理解其食性分化模式也具有重要意义<sup>[11]</sup>。

作为黄海海域的顶级捕食者之一, 大头鳕资源量的增长反映了黄海生物群落结构的改变进而反映了大头鳕食性的变化, 大头鳕作为机会主义捕食者, 其食性变化也能够反过来反映出黄海物种组成的变化。据研究<sup>[12-13]</sup>大头鳕表现出明显的随体长变化的食性差异, 体型较大的大头鳕更倾向于捕食大型鱼种, 同时鳕鱼存在同类相食现象, 探究随体长变化的食性信息可用于更全面地了解其食性情况。大头鳕胃含物组成的季节变

收稿日期: 2023-02-22      修回日期: 2023-04-25

基金项目: 国家自然科学基金(41930534)

作者简介: 逢鑫(1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向为大头鳕食性研究。E-mail: 21200511227@stu.ouc.edu.cn

通信作者: 田永军, E-mail: yjtian@ouc.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

化反映了黄海不同季节物种组成的变化,并反映黄海生态系统食物网结构的变化趋势<sup>[14-17]</sup>。这些信息反过来可以为未来的研究提供信息,说明这些动态如何响应与季节变化相关的物理过程的变化。

之前已经有学者对黄海大头鳕的食性进行了一些研究。高天翔等<sup>[18]</sup>在传统胃含物鉴定的基础上,通过计算个体组成、质量组成、出现频率等指标分析了2002年大头鳕冬季的食性特征;李忠炉等<sup>[19]</sup>研究对比了1999—2009年十年间的大头鳕冬季食性变化。然而,这些研究主要集中于20世纪初,当前由于黄、渤海的鱼类群落发生了很大的变化,以前的研究无法提供该鱼种目前资源量情况下食性的最新信息。此外,这些研究的样本量都较小、采样片面、代表性较低且仅研究冬季大头鳕的食性特征,无法体现季节间食性变化。同时,目前还没有研究探究大头鳕随体长增长的食性分化信息。本文利用2017—2021年共5年黄海大头鳕胃含物数据,探究了大头鳕食性随季节及体长的变化情况,以期为黄海大头鳕种群动态研究、资源养护和可持续利用,以及黄海食物网结构变化、物种组成提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品获取

本研究的采样地点在靠近我国一侧的黄海海域(36°N~38°N, 123°E~125°E),采样位置如图1虚线所示。调查船是功率为220 kW的单拖网渔船,白天作业,单次拖曳时间为1 h,拖速为3 kn。采样

时间为2017—2021年,由于5年间调查年份连续且调查位置接近,故将5年的样品合并进行分析。所有底拖网捕获大头鳕样品在船上均冷冻保存,带回实验室解冻后进行生物学测定,记录体长、体质量,同时保留胃含物并根据形态学特征及耳石残留对胃中的饵料进行镜下分析,所有物种确定至最低分类单元。样品信息如表1所示。

### 1.2 数据分析

胃内饵料的贡献程度以及相对重要性由4种传统的食性指标进行量化。出现频率( $F_{oi}$ )通过计算胃含物中单个饵料类型出现的胃数与该鱼类所有(非空)胃的百分比,对消耗的饵料类型和种群水平进行判断<sup>[7]</sup>。

$$F_{oi} = (S_i/S_{total}) \times 100\% \quad (1)$$

式中: $F_{oi}$ 为*i*饵料的出现频率,%; $S_i$ 为含有*i*饵料的胃数; $S_{total}$ 为非空胃的总胃数。

使用个数组成百分比( $P_{Ni}$ )确定每种饵料种类的个数重要性<sup>[7]</sup>。通过计算胃含物中发现的每个饵料的总数进行评估,并将其表示为该鱼类所有(非空)胃含物中计数的饵料总数的百分比。即胃含物中某一种(类)饵料成分的个体数占胃含物中食物组成总个体数的百分比。

$$P_{Ni} = (N_i/N_{total}) \times 100\% \quad (2)$$

式中: $P_{Ni}$ 为*i*饵料的个数组成百分比,%; $N_i$ 为*i*种饵料出现的个数; $N_{total}$ 为饵料生物的总个数。

使用质量组成百分比( $P_w$ )测定胃含物中发现的单个饵料分类群<sup>[7]</sup>。通过质量组成百分比计算,可以量化物种对不同饵料的营养依赖性。

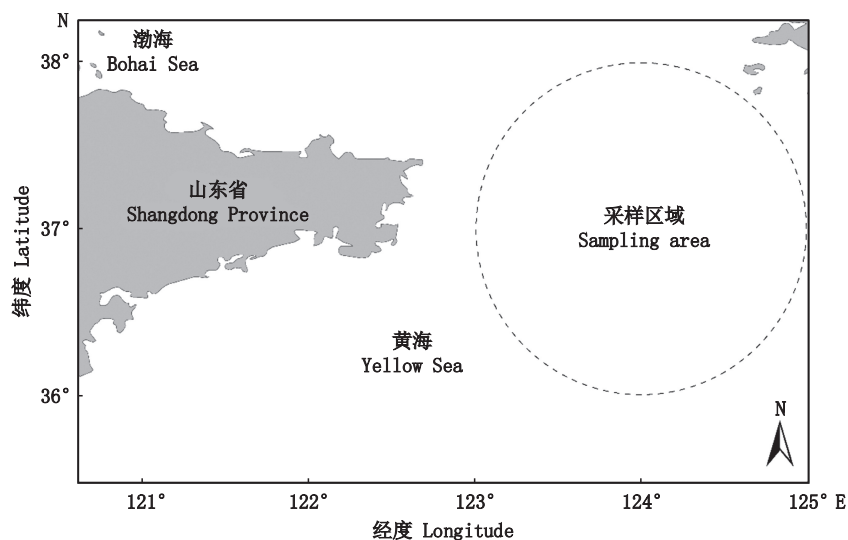


图1 2017—2021年大头鳕采样区域图

Fig. 1 Sampling area map of Pacific cod from 2017 to 2021

表 1 黄海大头鳕样品数量及体长范围  
Tab. 1 Sample size and body length range of Pacific cod in the Yellow Sea

时间 Time	季节 Season	样品量 Number of samples/尾	体长范围 Range of body length/mm
2017.05	春季	19	228~308
2017.08	夏季	16	237~385
2017.11	秋季	144	118~775
2017.12	冬季	3	730~780
2018.01	冬季	13	363~773
2018.09	秋季	8	326~379
2018.12	冬季	47	135~273
2019.03	春季	51	336~764
2020.01	冬季	54	210~697
2020.11	秋季	51	238~567
2021.01	冬季	49	261~613
2021.10	秋季	33	247~404
合计 Total		488	118~780

$$P_{Wi} = (W_i/W_{total}) \times 100\% \quad (3)$$

式中: $P_{Wi}$ 为*i*饵料的质量组成百分比,%; $W_i$ 为*i*种饵料成分湿质量,g; $W_{total}$ 为饵料生物的总湿质量,g。

使用以上 3 个指标,计算每个饵料物种的相对重要性指数(Index of relative importance, IRI)<sup>[20]</sup>。同时,我们把饵料种类分成 4 个大的类别(节肢动物、鱼类、软体动物、其他),并计算不同物种类别的相对重要性指数,计算如下:

$$I_{IRIi} = (P_{Ni} + P_{Wi}) \times F_{Oi} \quad (4)$$

式中: $I_{IRIi}$ 为*i*饵料的相对重要性指数。

使用 IRI 这一复合指数可以避免单个指数的个别偏差。同时计算相对重要性指数百分比( $P_{IRI}$ ),可以得到不同饵料物种从 0~100% 的总体排名,饵料种类的  $P_{IRI}$  越接近 100%, 表示其重要性程度越高。 $P_{IRI}$  计算如下:

$$I_{IRI-total} = \sum I_{IRIi} \quad (5)$$

$$P_{IRIi} = (I_{IRIi}/I_{IRI-total}) \times 100\% \quad (6)$$

式中: $P_{IRIi}$ 为*i*饵料的相对重要性指数百分比,%; $I_{IRI-total}$ 为饵料生物的相对重要性指数之和。

同时,我们计算了不同季节和体长黄海大头鳕食物组成的香农-威纳指数( $H'$ ), $H'$ 越大说明饵料物种的多样性越高<sup>[21]</sup>。

$$H' = -\sum(P_i \times \ln P_i) \quad (7)$$

式中: $P_i$ 为不同饵料的个体数占有所有饵料个体数的百分比。

### 1.3 分类树分析

为了研究大头鳕食性组成随季节、体长的变化,我们通过 R 的 diet 包<sup>[22]</sup>使用了分类和回归树分

析方法。参考 BREIMAN 等<sup>[23]</sup>的处理过程,在完整树上执行 10 倍交叉验证,然后将其修剪为交叉验证预测错误率最小化的大小。我们根据“1-SE”规则,在树的 1 个标准误差(SE)内选择复杂度最低、交叉验证错误率最小的剪枝树。我们去除了质量百分比小于 0.5% 的饵料种类。在确定了影响食性差异主要的节点之后,我们进一步探究了不同体长组和季节下的食性变化。与以往分析食性数据的方法不同,这种方法能够为识别预测变量和食物组成之间的复杂关系提供探索性和预测性框架。

## 2 结果

### 2.1 食物组成

采集 2017—2021 年黄海大头鳕样本,去除空胃共收集到 489 个可用胃,鉴定出 43 种饵料种类(表 2)。从出现频率看,脊腹褐虾(*Crangon affinis*)及鳀(*Engraulis japonicus*)相对较高,其次为方氏云鳎(*Enedrias fangi*)和虾虎鱼;个数组成结果与出现频率相似,脊腹褐虾和鳀相对较高,其次为日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)、鲜明鼓虾(*Alpheus distinguendus*)和方氏云鳎;鳀在胃含物中所占质量最多,其次为脊腹褐虾、方氏云鳎、矛尾虾虎鱼(*Chaemrichthys stigmatias*)。相对重要性指数百分比结果显示,节肢动物高于鱼类,其中节肢动物以脊腹褐虾最高( $P_{IRI}=40.0$ ),鱼类中鳀最高( $P_{IRI}=30.9$ ),其次方氏云鳎( $P_{IRI}=9.5$ )、日本鼓虾( $P_{IRI}=7.6$ )、鲜明鼓虾( $P_{IRI}=5.5$ )也表现出较高的重要性。

表 2 2017—2021 年黄海大头鳕食物组成  
Tab. 2 Pacific cod diet composition from 2017 to 2021

饵料种类 Prey Species	$F_0$	$P_N$	$P_W$	$P_{IRI}$
节肢动物 Arthropod	65.2	62.8	34.1	56.2
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	45.0	25.0	8.4	40.0
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	9.3	13.2	8.8	5.5
寄居蟹 <i>Paguridae</i>	3.5	0.9	1.9	0.3
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	3.3	0.8	3.0	0.3
双斑螳 <i>Charybdis bimaculata</i>	4.4	1.3	0.9	0.3
毛虾属 <i>Acetes</i> spp.	1.6	2.2	0.1	0.1
大螯蛄虾 <i>Upogebia major</i>	1.5	1.4	1.6	0.1
隆线强蟹 <i>Eucrate crenata</i>	2.8	1.0	0.8	0.1
枯瘦突眼蟹 <i>Oregonia gracilis</i>	3.3	1.1	0.4	0.1
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	1.8	0.4	0.1	-
小型毛刺蟹 <i>Pilumnus spinulus</i>	0.2	0.1	-	-
水虱 <i>Sphaeromadae</i>	0.5	0.4	-	-
日本海漂水虱 <i>Natatolana japonensis</i>	0.2	0.1	-	-
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	1.0	0.6	0.2	-
周氏新对虾 <i>Metapenaeus joyneri</i>	0.2	0.1	0.1	-
未知虾 Unidentified shrimp	0.5	0.1	-	-
鱼类 Fish	51.3	34.7	60.8	43.6
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	29.2	13.9	25.8	30.9
方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	18.8	10.3	8.6	9.5
矛尾虾虎鱼 <i>Chaemrichthys stigmatias</i>	11.3	4.2	8.1	3.7
狮子鱼 <i>Liparidae</i>	3.3	1.0	6.2	0.6
大头鳕 <i>Gadus macrocephalus</i>	3.1	1.0	3.0	0.3
日本鳀 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.5	0.5	5.4	0.1
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	2.3	0.6	1.4	0.1
赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	1.0	1.4	0.5	0.1
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	0.2	0.2	-	-
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>	1.5	0.3	0.8	-
棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	0.2	0.1	-	-
石鲈 <i>Platichthys bicoloratus</i>	0.8	0.2	0.4	-
少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.5	0.2	0.1	-
许氏平鲷 <i>Sebastes schlegelii</i>	0.2	0.1	0.1	-
舒氏冠海龙 <i>Corythoichthys schultzi</i>	0.5	0.1	0.1	-
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	0.2	0.1	-	-
瓦氏鲷 <i>Valenciennei</i>	0.2	0.1	0.1	-
未知鱼 Unidentified fish	1.8	0.4	0.2	-
软体动物 Mollusc	2.3	1.1	4.5	0.1
奇异指纹蛤 <i>Acila mirabilis</i>	0.5	0.2	-	-
短蛸 <i>Octopus ocellatus</i>	0.5	0.4	0.9	-
纵肋织纹螺 <i>Nassarius variciferus</i>	0.2	0.1	-	-
锥螺 <i>Turritella terebra</i>	0.2	0.1	-	-
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	0.5	0.1	2.2	-
太平洋褶柔鱼 <i>Todarodes pacificus</i>	0.2	0.1	1.3	-
甲虫螺 <i>Cantharus cecillei</i>	0.2	0.1	0.1	-
其他 Others	3.5	1.0	0.6	-
多毛类 Polychaeta	2.8	0.7	0.2	0.1
司氏盖蛇尾 <i>Stegophiura sladeni</i>	0.5	0.2	-	-
丽花海葵属 <i>Urticina</i> spp.	0.2	0.1	0.4	-

注：“-”表示无该种类或小于0.1%。

Notes: “-” indicates no such species or less than 0.1%.



### 2.2 季节和体长对食性的影响

Diet 包所内嵌的方法得到大头鳕食物组成剪枝树和协变量重要性排名。基于连续协变量体长和不同季度(交叉验证错误率=0.448 6)的最佳分类树分析显示,大头鳕的食性组成随季节和体长的变化显著。计算季节和体长对大头鳕食性影响的重要性指数结果显示,体长的重要性为 1.00,季节的重要性为 0.82(图 2),表明相比季节因素,体长对食性的影响相对较大。

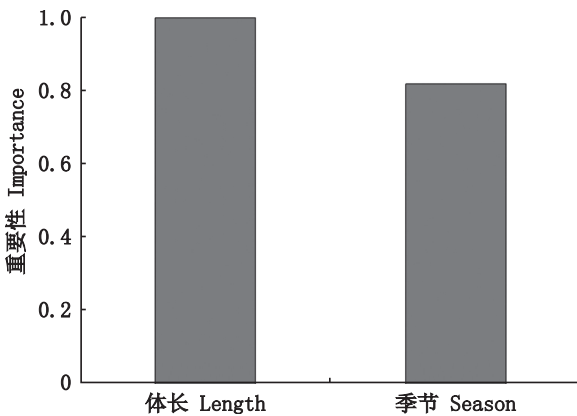


图2 体长和季节对黄海大头鳕食性影响的重要性指数  
Fig. 2 Importance index of body length and season on the diet of Pacific cod

整个剪枝树(图3)的初始分割根据季节分为夏秋和春冬两个部分(节点1),在夏秋季节,大头鳕的食性又根据体长不同而不同(节点2),体长小于 240 mm 的大头鳕主要以脊腹褐虾为食,而体长大于 240 mm 的大头鳕主要以鳀为食。根据

体长对春冬两个季节大头鳕的食性的进一步分析显示,体长小于 354 mm 的大头鳕在春季主要以脊腹褐虾为食(节点 12),在冬季主要以鳀为食(节点 13);体长大于 354 mm 小于 411 mm 的大头鳕主要以日本鼓虾为食(节点 25),体长大于 411 mm 小于 562 mm 的大头鳕主要以方氏云鳚为食(节点 29);体长大于 562 mm 的大头鳕主要以虾虎鱼为食(节点 16)。

### 2.3 食性随体长增长的变化

用作胃含物分析的样品体长组成情况如图 4 所示,大头鳕体长主要集中在 200~500 mm, 700~800 mm 较大体长组相对较少。根据分类树结果,将大头鳕分成 4 个不同的体长组分析其胃含物组成的差异(表 3)。体长小于 240 mm 的幼鱼胃含物鉴定出 19 种饵料,其中节肢动物的相对重要性指数百分比为 71.1,大于鱼类的相对重要性指数百分比( $P_{\text{IRI}}=28.6$ ),香农-威纳指数( $H'$ )为 1.640。节肢动物中,相对重要性指数百分比最高的为脊腹褐虾( $P_{\text{IRI}}=74.7$ );鱼类相对重要性指数百分比最高的为鳀( $P_{\text{IRI}}=24.2$ )。从[240,354) mm 的大头鳕胃含物中鉴定出 17 种饵料,其中鱼类的相对重要性指数百分比( $P_{\text{IRI}}=59.1$ )大于节肢动物( $P_{\text{IRI}}=40.9$ ),香农-威纳指数( $H'$ )为 1.821。节肢动物中相对重要性指数百分比最高的为脊腹褐虾( $P_{\text{IRI}}=31.5$ ),鱼类相对重要性指数百分比最高的为鳀( $P_{\text{IRI}}=64.5$ );在[354,562) mm 的大头鳕胃含物中鉴定出 31 种物种,其中,鱼类的相对重要性指数百分比( $P_{\text{IRI}}=52.2$ )大于节肢动物( $P_{\text{IRI}}=47.8$ ),香农-威纳指数( $H'$ )为 4.420。节肢动物中相对重要性指数百分

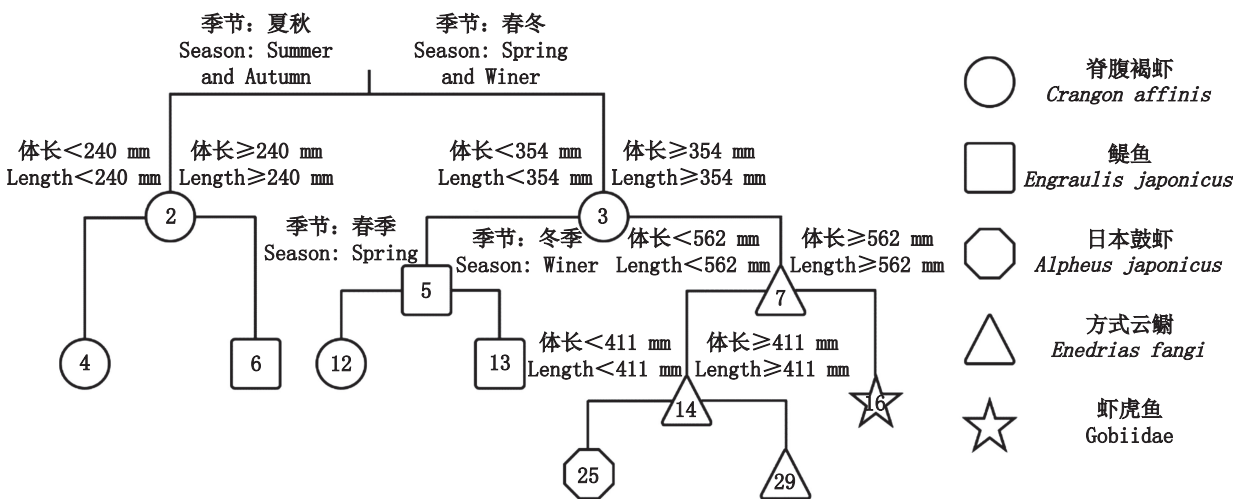


图3 2017—2021年黄海大头鳕食物组成剪枝树  
Fig. 3 Decision tree for Pacific cod diet composition from 2017 to 2021

比最高的为鲜明鼓虾( $P_{\text{IRI}}=12.1$ ),鱼类相对重要性比较高的为鳀( $P_{\text{IRI}}=23.8$ )和方氏云鳎( $P_{\text{IRI}}=24.6$ );体长 $\geq 562$  mm的大型大头鳕从胃含物中鉴定出29种饵料,鱼类的相对重要性指数百分比( $P_{\text{IRI}}=51.0$ )大于节肢动物( $P_{\text{IRI}}=47.7$ ),香农-威纳指数( $H'$ )为3.847。节肢动物中相对重要性指数百分比比较高为鲜明鼓虾( $P_{\text{IRI}}=21.8$ )和日本鼓虾( $P_{\text{IRI}}=30.4$ ),鱼类中相对重要性指数百分比最高的为虾虎鱼( $P_{\text{IRI}}=22.1$ ),其余物种出现频率均比较低。

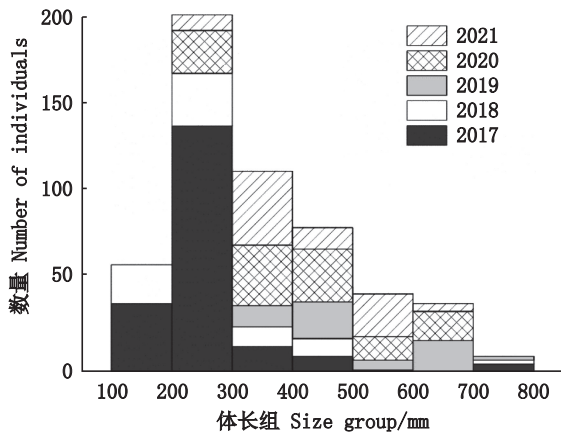


图4 2017—2021年黄海大头鳕样品体长组成  
Fig. 4 Body length composition of Pacific cod samples from 2017 to 2021

#### 2.4 食性的季节性变化

不同季节样品组成情况如图5所示,春季共采集大头鳕80尾,体长主要集中在200~500 mm;夏季共采集16尾,体长主要为200~300 mm;秋季共采集186尾,体长相对集中,主要为200~300 mm;冬季共采集222尾,体长主要为200~600 mm。

根据分类树结果,进一步探究大头鳕在夏秋、春冬两个时间段的食物组成。分别在夏秋、春冬获得大头鳕胃含物样品201和287个。夏秋阶段鉴定的饵料生物12种,均属于节肢动物、鱼类和软体动物。其中主要的节肢动物饵料为脊腹褐虾( $P_{\text{IRI}}=52.2$ ),其他节肢动物出现频率均较小;鱼类相对重要性指数百分比最高的为鳀( $P_{\text{IRI}}=40.8$ );胃中出现奇异指纹蛤,但出现频率较低。春冬阶段鉴定的饵料生物43种,主要饵料物种为节肢类动物和鱼类,软体动物和其他类动物出现相对较少。其中主要的节肢动物为

脊腹褐虾( $P_{\text{IRI}}=14.2$ )、日本鼓虾( $P_{\text{IRI}}=25.0$ )、鲜明鼓虾( $P_{\text{IRI}}=14.3$ ),主要的鱼类饵料为虾虎鱼( $P_{\text{IRI}}=11.0$ )、鳀( $P_{\text{IRI}}=11.2$ )、方氏云鳎( $P_{\text{IRI}}=19.3$ )。夏秋阶段饵料生物的香农-威纳指数( $H'$ )为1.791,春冬阶段饵料生物的香农-威纳指数( $H'$ )为3.97,说明春冬阶段饵料物种多样性远大于夏秋阶段(表4)。

### 3 讨论

本文根据2017—2021年5年黄海大头鳕样品,提供了大头鳕近年来的食性情况,并分析得出黄海大头鳕食性随体长、季节变化明显。胃含物数据分析发现其主要的饵料物种为脊腹褐虾( $P_{\text{IRI}}=40.0$ )、方氏云鳎( $P_{\text{IRI}}=9.5$ )、鳀( $P_{\text{IRI}}=30.9$ )、虾虎鱼( $P_{\text{IRI}}=3.7$ )。本实验主要对在 $36^{\circ}\text{N}\sim 38^{\circ}\text{N}$ ,  $123^{\circ}\text{E}\sim 125^{\circ}\text{E}$ 之间采集的黄海大头鳕进行食性研究,对比之前学者在相似海域对黄海大头鳕的研究,陈大刚<sup>[3]</sup>对黄海大头鳕的研究显示,大头鳕捕食饵料的主要物种为鳀、脊腹褐虾、小黄鱼、黄鲫等;李忠炉等<sup>[19]</sup>对1999—2002年大头鳕胃含物进行分析显示,其饵料主要物种为太平洋磷虾;高天翔等<sup>[18]</sup>的研究结果显示,2002年黄海大头鳕的主要饵料物种为小黄鱼、脊腹褐虾、方氏云鳎、太平洋磷虾。之前学者的研究大多集中在大头鳕资源量相对丰富的时期,近年来大头鳕资源量正在由衰减走向波动性增长阶段,其食性与之前相比差异较大,主要表现为,小黄鱼、太平洋磷虾在胃内几乎消失,虾虎鱼在胃中的相对重要性指数百分比提高( $P_{\text{IRI}}=3.7$ )。脊腹褐虾、鳀、方氏云鳎依然是其主要捕食饵料,这种变化可能与黄海海域物种丰度变化有关。以上研究结果说明不同年代黄海大头鳕食性差异较大,说明大头鳕食性存在长期的年际变化。之前实验中高天翔等<sup>[18]</sup>采用 $P_w$ 、 $F_o$ 、IRI等指数对食性数据进行综合分析得出结果;李忠炉等<sup>[19]</sup>采用IRI指数对食性数据进行分析得出结论,而本实验主要采用相对重要性指数百分比对食性数据进行分析,得出的结论可能会由于选择指数不同产生影响,说明在以后的对比研究中应尽量选择相同指标进行对比分析。

表 3 不同体长组黄海大头鳕食物组成  
 Tab. 3 Composition of stomach contents in different body length groups of Pacific cod

饵料种类 Prey Species	<240 mm				[240,354) mm			
	$F_O$	$P_N$	$P_W$	$P_{IRI}$	$F_O$	$P_N$	$P_W$	$P_{IRI}$
节肢动物 Arthropod	67.0	68.4	50.4	71.1	63.6	58.3	22.6	40.9
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	60.8	61.0	47.4	74.7	47.5	32.7	13.2	31.5
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	-	-	-	-	9.1	6.0	3.0	1.2
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	-	-	-	-	1.0	0.4	0.5	-
枯瘦突眼蟹 <i>Oregonia gracilis</i>	4.0	2.8	1.3	0.2	4.0	3.0	0.4	0.2
寄居蟹 <i>Paguridae</i>	0.6	0.3	1.0	-	8.1	3.0	4.7	0.9
毛虾属 <i>Acetes</i> spp.	1.7	1.9	0.3	-	4.0	12.0	0.5	0.7
双斑螯 <i>Charybdis bimaculata</i>	-	-	-	-	1.0	0.4	0.1	-
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	2.3	1.5	0.3	-	-	-	-	-
小型毛刺蟹 <i>Pilumnus spinulus</i>	0.6	0.3	0.1	-	-	-	-	-
水虱 Sphaeromadae	0.6	0.3	-	-	-	-	-	-
日本海漂水虱 <i>Natatolana japonensis</i>	0.6	0.3	-	-	-	-	-	-
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	-	-	-	-	1.0	0.4	0.2	-
隆线强蟹 <i>Eucrate crenata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
大螯蛄虾 <i>Upogebia major</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
周氏新对虾 <i>Metapenaeus joyneri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
未知虾 Unidentified shrimp	-	-	-	-	1.0	0.4	-	-
鱼类 Fish	42.6	27.2	47.9	28.6	62.6	41.4	77.3	59.1
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	34.1	19.2	43.6	24.2	44.4	32.3	68.2	64.5
方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	6.3	5.0	1.9	0.5	5.1	1.9	0.6	0.2
矛尾虾虎鱼 <i>Chaemrichthys stigmatias</i>	-	-	-	-	1.0	0.4	0.7	-
狮子鱼 Liparidae	1.1	0.6	0.7	-	7.1	2.6	2.5	0.5
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>	-	-	-	-	1.0	0.4	0.6	-
棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
日本鱈 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.6	0.3	0.4	-	-	-	-	-
石鲈 <i>Platichthys bicoloratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	0.6	0.3	0.9	-	2.0	0.8	1.7	0.1
大头鳕 <i>Gadus macrocephalus</i>	-	-	-	-	2.0	0.8	1.8	0.1
赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	-	-	-	-	1.0	1.1	0.9	-
少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
许氏平鲷 <i>Sebastes schlegelii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
舒氏冠海龙 <i>Corythoichthys schultzi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	0.6	0.9	0.1	-	-	-	-	-
瓦氏鲷 <i>Valenciennei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
未知鱼 Unidentified fish	1.7	0.9	0.4	-	3.0	1.1	0.3	0.1
软体动物 Mollusc	1.1	0.6	0.1	-	-	-	-	-
奇异指纹蛤 <i>Acila mirabilis</i>	0.6	0.3	0.1	-	-	-	-	-
短蛸 <i>Octopus ocellatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
太平洋褶柔鱼 <i>Todarodes pacificus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
纵肋织纹螺 <i>Nassarius variciferus</i>	0.6	0.3	0.1	-	-	-	-	-
锥螺 <i>Turritella terebra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
甲虫螺 <i>Cantharus cecillei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
其他 Others	6.3	3.4	1.6	0.3	1.0	0.4	-	-
司氏盖蛇尾 <i>Stegophiura sladeni</i>	1.1	0.6	0.1	-	-	-	-	-
丽花海葵属 <i>Urticina</i> spp.	-	-	-	-	-	-	-	-
多毛类 Polychaeta	5.1	2.8	1.6	0.3	1.0	0.4	-	-

饵料种类 Prey Species	[354,562) mm				≥562 mm			
	$F_o$	$P_N$	$P_W$	$P_{IRI}$	$F_o$	$P_N$	$P_W$	$P_{IRI}$
节肢动物 Arthropod	64.5	60.9	37.2	47.8	65.6	64.9	32.9	47.7
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	34.2	18.0	6.9	22.0	23	7.8	2.2	5.6
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	23.0	14.9	8.9	14.2	34.4	26.3	9.5	30.4
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	11.2	18.3	12.1	8.8	27.9	21.6	10.1	21.8
枯瘦突眼蟹 <i>Oregonia gracilis</i>	1.3	0.4	0.8	-	-	-	-	-
寄居蟹 <i>Paguridae</i>	2.6	0.6	1.0	0.1	6.6	0.8	1.9	0.4
毛虾属 <i>Acetes</i> spp.	0.7	0.3	-	-	-	-	-	-
双斑螯 <i>Charybdis bimaculata</i>	4.6	1.5	1.0	0.3	13.1	2.4	1.3	1.2
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	2.0	0.4	0.1	-	-	-	-	-
小型毛刺蟹 <i>Pilumnus spinulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
水虱 Sphaeromadae	0.7	0.8	0.1	-	-	-	-	-
日本海漂水虱 <i>Natatolana japonensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	2.0	0.4	1.0	0.1	14.8	2.0	6.4	3.1
隆线强蟹 <i>Eucrate crenata</i>	4.6	1.4	0.9	0.3	6.6	1.6	1.0	0.4
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	1.3	0.3	0.1	-	3.3	1.6	0.2	0.2
大螯蛄虾 <i>Upogebia major</i>	3.3	3.5	4.1	0.6	1.6	0.2	0.1	-
周氏新对虾 <i>Metapenaeus joyneri</i>	0.7	0.1	0.2	-	-	-	-	-
未知虾 Unidentified shrimp	-	-	-	-	1.6	0.2	0.1	-
鱼类 Fish	69.7	37.6	61.5	52.2	77.0	32.9	56.2	51.0
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	23.0	11.9	28	23.8	4.9	3.5	6.0	1.2
方氏云鳎 <i>Enedrias fangi</i>	30.3	15.2	16.2	24.6	18.0	11.2	5.5	7.4
矛尾虾虎鱼 <i>Chaemrichthys stigmatias</i>	13.2	4.8	8.1	4.4	41.0	10.0	11.8	22.1
狮子鱼 Liparidae	2.0	0.4	0.5	-	6.6	1.2	13.7	2.4
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>	2.6	0.6	1.3	0.1	1.6	0.2	0.5	-
棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	0.7	0.1	0.1	-	-	-	-	-
日本鱈 <i>Hyporhamphus sajori</i>	-	-	-	-	1.6	1.6	13.1	0.6
石鲈 <i>Platichthys bicoloratus</i>	1.3	0.3	0.7	-	1.6	0.2	0.3	-
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	1.3	0.4	0.9	-	4.9	0.8	1.9	0.3
大头鳕 <i>Gadus macrocephalus</i>	2.0	0.7	4.5	0.3	11.5	2.2	2.4	1.3
赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	1.3	2.8	0.8	0.1	1.6	0.6	0.1	-
少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	-	-	-	-	3.3	0.6	0.2	0.1
许氏平鲈 <i>Sebastes schlegelii</i>	0.7	0.1	0.4	-	-	-	-	-
舒氏冠海龙 <i>Corythoichthys schultzi</i>	0.7	0.1	-	-	1.6	0.2	0.2	-
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	0.7	0.1	0.1	-	-	-	-	-
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
瓦氏鲷 <i>Valenciennei</i>	-	-	-	-	1.6	0.2	0.2	-
未知鱼 Unidentified fish	-	-	-	-	1.6	0.2	0.3	-
软体动物 Mollusc	1.3	0.4	0.3	-	13.1	2.2	10.9	1.3
奇异指纹蛤 <i>Acila mirabilis</i>	0.7	0.3	0.1	-	-	-	-	-
短蛸 <i>Octopus ocellatus</i>	-	-	-	-	8.2	1.4	2.1	0.7
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	-	-	-	-	3.3	0.4	5.4	0.5
太平洋褶柔鱼 <i>Todarodes pacificus</i>	-	-	-	-	1.6	0.2	3.3	0.1
纵肋织纹螺 <i>Nassarius variciferus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
锥螺 <i>Turritella terebra</i>	-	-	-	-	1.6	0.2	0.1	-
甲虫螺 <i>Cantharus cecillei</i>	0.7	0.1	0.2	-	-	-	-	-
其他 Others	1.3	0.7	1.1	-	-	-	-	-
司氏盖蛇尾 <i>Stegophiura sladeni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
丽花海葵属 <i>Urticina</i> spp.	0.7	0.3	1.0	-	-	-	-	-
多毛类 Polychaeta	0.7	0.4	0.1	-	-	-	-	-

注：“-”表示无该种类或小于0.1%。

Notes: “-” indicates no such species or less than 0.1%.



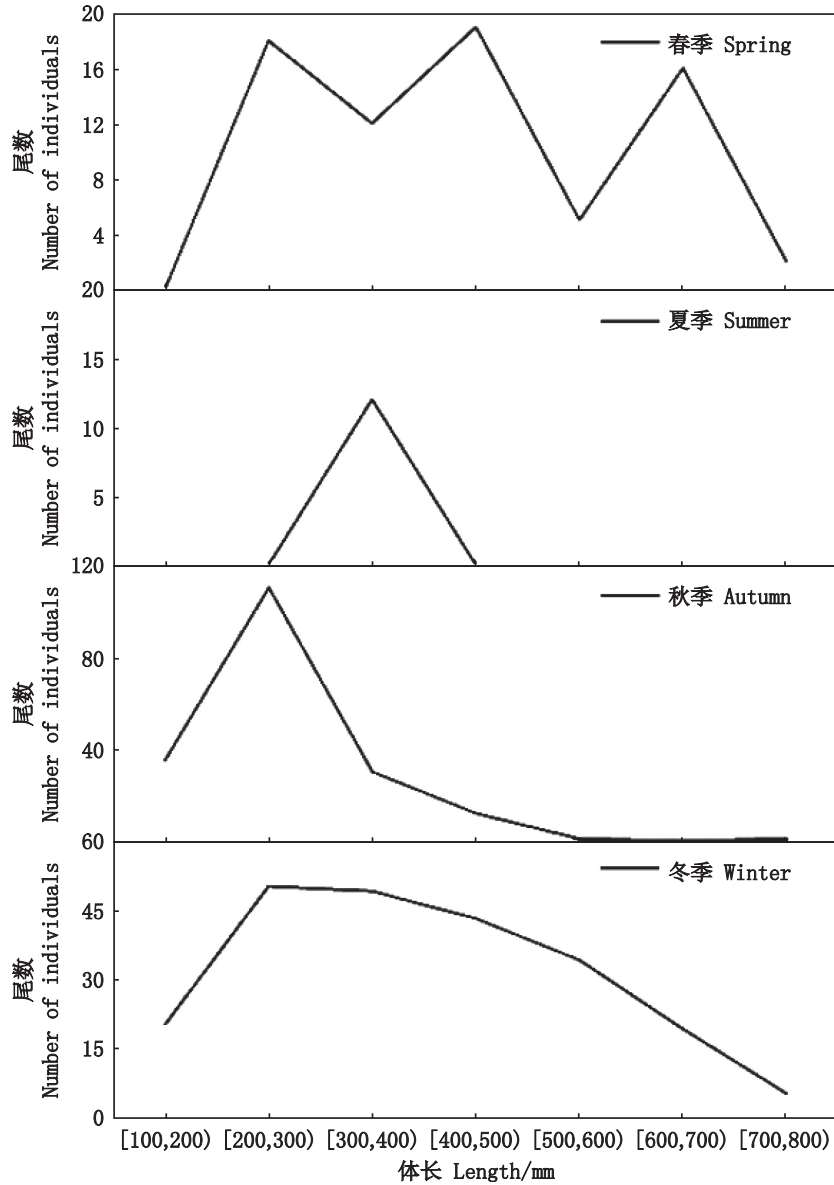


图5 不同季节黄海大头鳕体长分布

Fig. 5 Body length distribution of Pacific cod in different seasons

黄海大头鳕作为黄海海域的高级捕食者同时属于机会主义者,在食物网中主要捕食接近它的物种<sup>[24-25]</sup>,故其饵料物种丰富度的减少可以对黄海海域物种多样性减少起到指示作用。本研究在489个大头鳕胃含物中共鉴定出43种饵料物种,而最早在1960—1979年大头鳕食性研究中发现60多种饵料物种,表明黄海大头鳕捕食物种多样性呈现减少的趋势,进而说明黄海物种多样性正在减少,这与王一邦<sup>[26]</sup>提到黄海海域由于过度捕捞,资源量及丰富度严重下降相一致。然

而,李忠炉等<sup>[19]</sup>在1999—2002年黄海大头鳕胃含物研究中仅发现7种饵料物种,在2007—2009年的调查研究中发现黄海大头鳕仅以14种饵料生物为食;高天祥等<sup>[18]</sup>在2002年对黄海大头鳕胃含物进行研究,在其胃中发现22种饵料生物。我们认为这与他们的采样数量较少(李忠炉在1999—2002年采样69尾,高天翔在2002年采样67尾)、且采样季节比较集中(过去的研究采样几乎都集中在冬季)故代表性较差有关,只能片面地显示出一段时间的大头鳕胃含物情况。

表 4 黄海大头鳕在不同季节的食物组成  
Tab. 4 Prey composition of Pacific cod in different seasons

饵料种类 Prey Species	夏秋 Summer and Autumn				春冬 Spring and Winter			
	$F_O$	$P_N$	$P_W$	$P_{IRI}$	$F_O$	$P_N$	$P_W$	$P_{IRI}$
节肢动物 Arthropod	69.7	64.3	20.7	59.2	62.7	62.3	39.9	53.3
脊腹褐虾 <i>Crangon affinis</i>	68.7	57.1	19.0	52.2	28.6	10.2	3.8	14.2
日本鼓虾 <i>Alpheus japonicus</i>	-	-	-	-	22.3	20.6	11.2	25
鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	-	-	-	-	12.5	19.4	12.7	14.3
口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	-	-	-	-	4.5	1.1	4.3	0.9
寄居蟹 <i>Paguridae</i>	1.5	0.5	0.4	-	4.9	1.1	2.5	0.6
双斑螯 <i>Charybdis bimaculata</i>	1.0	0.4	0.3	-	5.2	1.8	1.2	0.6
隆线强蟹 <i>Eucrate crenata</i>	-	-	-	-	3.8	1.5	1.1	0.3
大螯蛄虾 <i>Upogebia major</i>	-	-	-	-	2.1	2.1	2.3	0.3
枯瘦突眼蟹 <i>Oregonia gracilis</i>	1.5	0.7	0.8	-	3.5	1.3	0.3	0.2
戴氏赤虾 <i>Metapenaeopsis dalei</i>	-	-	-	-	2.4	0.6	0.1	0.1
细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	-	-	-	-	1.4	0.8	0.2	0.1
毛虾属 <i>Acetes</i> spp.	2.5	5.6	0.3	0.1	1.0	0.6	-	-
小型毛刺蟹 <i>Pilumnus spinulus</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	-	-
水虱 <i>Sphaeromadae</i>	-	-	-	-	0.7	0.6	-	-
日本海漂水虱 <i>Natatolana japonensis</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	-	-
周氏新对虾 <i>Metapenaeus joyneri</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	0.1	-
未知虾 Unidentified shrimp	-	-	-	-	0.7	0.2	-	-
鱼类 Fish	53.7	35.6	79.2	61.7	63.4	35.1	52.7	46.3
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	46.3	29.4	58.8	40.8	17.4	6.7	11.4	11.2
方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	6.0	3.3	0.7	0.2	21.3	13.6	12.1	19.3
狮子鱼 Liparidae	4.0	1.6	14.6	0.6	2.8	0.7	2.6	0.3
矛尾虾虎鱼 <i>Chaemrichthys stigmatias</i>	-	-	-	-	16.1	7.1	11.6	9.6
大头鳕 <i>Gadus macrocephalus</i>	1.5	0.5	2	-	3.1	1.2	3.4	0.5
日本鳀 <i>Hyporhamphus sajori</i>	-	-	-	-	0.7	0.7	7.8	0.2
皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>	0.5	0.2	1.0	-	1.7	0.4	0.7	0.1
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	1.0	0.5	2.1	-	2.1	0.6	1.1	0.1
赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	-	-	-	-	1.4	2.1	0.7	0.1
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	-	-	-	-	0.3	0.3	-	-
棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	-	-
石鲈 <i>Platichthys bicoloratus</i>	-	-	-	-	1.0	0.2	0.5	-
少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	-	-	-	-	0.7	0.2	0.1	-
许氏平鲷 <i>Sebastes schlegelii</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	0.2	-
舒氏冠海龙 <i>Corythoichthys schultzi</i>	-	-	-	-	0.7	0.2	0.1	-
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	-	-	-	-	0.3	0.2	0.1	-
瓦氏鳕 <i>Valencienni</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	0.1	-
未知鱼 Unidentified fish	-	-	-	-	2.4	0.6	0.2	0.1
软体动物 Mollusc	0.5	0.2	-	-	3.8	1.2	6.6	0.2
长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	-	-	-	-	0.7	0.2	3.2	0.1
短蛸 <i>Octopus ocellatus</i>	-	-	-	-	1.7	0.6	1.3	0.1
奇异指纹蛤 <i>Acila mirabilis</i>	0.5	0.2	-	-	0.3	0.2	-	-
纵肋织纹螺 <i>Nassarius variciferus</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	-	-
锥螺 <i>Turritella terebra</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	0.1	-
太平洋褶柔鱼 <i>Todarodes pacificus</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	1.9	-
甲虫螺 <i>Cantharuscecillei</i>	-	-	-	-	0.3	0.1	0.1	-
其他 Others	-	-	-	-	4.9	1.4	0.8	0.1
多毛类 Polychaeta	-	-	-	-	3.8	1.1	0.2	0.2
司氏盖蛇尾 <i>Stegophiura sladeni</i>	-	-	-	-	0.7	0.2	-	-
丽花海葵属 <i>Urticina</i> spp.	-	-	-	-	0.3	0.2	0.5	-

注：“-”表示无该种类或小于0.1%。

Notes: “-” indicates no such species or less than 0.1%.

在高天翔等<sup>[18]</sup>和李忠炉等<sup>[19]</sup>的研究中都显示出大头鳕主要捕食脊腹褐虾、太平洋磷虾、方氏云鳕、小黄鱼等物种,陈大刚<sup>[3]</sup>也提到大头鳕会捕食小黄鱼。而我们在2017—2021年的研究中几乎没有小黄鱼的存在。同时JIN等<sup>[21]</sup>对比了1985—1987年和2000—2002年大头鳕的食性变化发现鳀在胃含物中也在逐渐减少,在我们的研究中体长较大的大头鳕捕食鳀的数量也存在减少的情况,主要以虾虎鱼和方氏云鳕为主,这与JIN等<sup>[21]</sup>的研究结果一致。近几年调查结果显示,黄海海域虾虎鱼数量正在逐渐变多,而受到过度捕捞影响鳀的资源量不断下降<sup>[27]</sup>,本研究的结果也与这一现象相一致。黄海海域小黄鱼、鳀等鱼种数量逐渐减少,大头鳕被迫捕食方氏云鳕、虾虎鱼等小型鱼种,这可能会对大头鳕的生长产生影响<sup>[5]</sup>。

分类树结果显示,黄海大头鳕季节差异显著,并将其划分为夏秋和春冬两个阶段,在夏秋季节主要以脊腹褐虾和鳀为食,春冬季节脊腹褐虾和鳀的相对重要性指数百分比降低,主要以日本鼓虾、方氏云鳕、虾虎鱼为食。此外春冬季节饵料的香农-威纳指数较高,这可能与水温、饵料物种的洄游、越冬场所有关<sup>[28-30]</sup>。大部分物种冬季在黄海越冬场越冬,故其饵料丰富度较高。黄海大头鳕属于冷温性鱼类,其分布受黄海冷水团的影响,秋冬季节水温变冷,大头鳕靠近近岸开始繁殖;春季开始远离岸边洄游,夏季水温升高时,大头鳕在黄海冷水团附近生存,到天气变冷时再游回近岸<sup>[19]</sup>。脊腹褐虾和方氏云鳕的洄游和繁殖路线与大头鳕相似,在夏季他们都生存在黄海冷水团附近,因此夏秋季节脊腹褐虾出现的比例比较高。虾虎鱼分布在近岸,冬季水温变冷大头鳕游回近岸产卵时会大量捕食虾虎鱼。鳀属于暖温性鱼类,冬天在济州岛附近过冬,春季向近岸洄游,夏秋在近岸繁殖,其洄游的路径与大头鳕不同<sup>[30-32]</sup>,故在秋季两者同时游回近岸时大头鳕才有机会捕食到鳀<sup>[3]</sup>。大头鳕不同季节食性的变化说明了黄海海域不同季节的食物组成情况的变动。本文所有样品主要集中在秋冬季节,夏季仅有16尾,春季样品仅有70尾,故对于春季、夏季食性变动的研究代表性不强,说明后期研究需要注意不同季节样品的采集应尽量保持一致。

不同体长的大头鳕其食性也表现出显著的差异,且体长是影响大头鳕食性最重要的因素。根据之前的研究,大头鳕在2周龄便开始性成熟,3周龄全部性成熟,2周龄大头鳕体长在400 mm左右<sup>[3]</sup>,这与分类树中体长在354 mm时食性出现大的改变相一致,黄海大头鳕食性随体长增长其主要捕食饵料从脊腹褐虾等甲壳类动物转变到方氏云鳕、虾虎鱼等鱼类,这种由于体长增长食性发生改变的现象与许多大型底栖鱼类相似。例如,DOLGOV<sup>[33]</sup>指出,在巴伦支海海域生长的黑线鳕其在食性组成中存在相当大的个体变化。大头鳕随体长的食性变化可能是与随着个体生长以及性成熟后需要不断捕食更高能量的饵料来满足自身的能量需求有关;并且随着体长的增长,大头鳕的游泳能力、捕食能力也随之提高,口裂不断变大,自身具备捕食大型物种的能力,因此成年的大头鳕更倾向于捕食体型较大的鱼类<sup>[34-35]</sup>。此外,在大头鳕整个生命阶段,甲壳类和鱼类都是重要的饵料生物<sup>[36]</sup>。成年大头鳕从过去主要以鳀为食转变为以虾虎鱼和方氏云鳕为食,这种食性的变化可能会对大头鳕的生长产生影响,值得进一步研究。

在247 mm的大头鳕胃含物中,开始发现大头鳕的存在,随着体长的增长,这种同类相食的现象逐渐增多。高天翔等<sup>[18]</sup>在2002年的研究也发现在大头鳕的胃含物中有同类的存在。在鳕鱼中,捕食同种个体是一个普遍的现象<sup>[12-13]</sup>。在比斯开湾阿根廷鳕鱼也出现了同类相食现象,并将其归结为是受到幼鱼数量多、幼鱼和成年鱼分布模式重叠以及一些海洋事件发生的影响<sup>[37]</sup>。黄海大头鳕同类相食现象的出现可能也跟这些因素有关。了解同类相食背后的机制对于更好地理解黄海大头鳕种群动态变化至关重要,因为这也是幼鱼自然死亡的一个重要来源<sup>[38]</sup>。

黄海大头鳕是黄海海域最重要的高级捕食者之一。从1982—2021年,大头鳕的食物组成显示出了一定的年代际差异,季节之间也有很大的变化,证实了大头鳕的机会主义行为。它们是活跃的捕食者,在生命早期就出现了同类相食现象,并随着年龄的增长而逐渐增加。黄海大头鳕的食性变化及其饵料的丰度和多样性的相关变化,揭示了利用该物种的食性作为生态系统变化的指示器的潜在用途。

## 4 结论

本文对2017—2021年黄海海域大头鳕胃含物数据进行分析,发现其食性存在明显的随季节及体长的变动,且处于目前资源量的大头鳕食性与之前相比差异较大,主要表现为饵料丰富度下降,鳀、太平洋磷虾相对重要性降低,虾虎鱼相对重要性升高;食性随季节变化较大,这主要与饵料物种在黄海海域越冬有关,季节的食性变动体现了黄海海域不同饵料物种的变动;食性随体长增长发生变化,幼鱼主要捕食甲壳类动物,成鱼主要捕食虾虎鱼、方式云鳎等鱼类,成鱼过去主要捕食鳀,现在转变为以虾虎鱼、方氏云鳎为主,这种食性的变化可能会对大头鳕的生长产生影响;且大头鳕存在同类相食现象,可能是幼鱼鳕鱼早期死亡的原因。大头鳕主要饵料的变化同时反映了黄海生态系统食物网结构的改变,值得进一步研究。

### 参考文献:

- [1] 赵传纲,刘效舜,曾炳光. 中国海洋渔业资源[M]. 杭州:浙江科学技术出版社,1990.  
ZHAO C Y, LIU X S, ZENG B G. Marine fishery resources of China[M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1990.
- [2] 唐启升,叶懋中. 山东近海渔业资源开发与保护[M]. 北京:农业出版社,1990.  
TANG Q S, YE M Z. Exploitation and protection of inshore fishery resources in Shandong province [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1990.
- [3] 陈大刚. 黄渤海渔业生态学[M]. 北京:海洋出版社,1991.  
CHEN D G. Fishery resources biology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1991.
- [4] PIKITCH E K, SANTORA C, BABCOCK E A, et al. Ecosystem-based fishery management[J]. Science, 2004, 305(5682): 346-347.
- [5] HAASE K, ORIO A, PAWLAK J, et al. Diet of dominant demersal fish species in the Baltic Sea: Is flounder stealing benthic food from cod? [J]. Marine Ecology Progress Series, 2020, 645: 159-170.
- [6] MEDEIROS A P M D, XAVIER J H DA, ROSA I M DL. Diet and trophic organization of the fish assemblage from the Mamanguape River estuary, Brazil[J]. Latin American Journal of Aquatic Research, 2017, 45(5): 879-890.
- [7] HYSLOPE J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application[J]. Journal of Fish Biology, 1980, 17(4): 411-429.
- [8] DUFFY L M, OLSON R J, LENNERT-CODY C E, et al. Foraging ecology of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, captured by the tuna purse-seine fishery in the eastern Pacific Ocean[J]. Marine Biology, 2015, 162(3): 571-593.
- [9] HOLT R E, BOGSTAD B, DURANT J M, et al. Barents Sea cod (*Gadus morhua*) diet composition: long-term interannual, seasonal, and ontogenetic patterns[J]. ICES Journal of Marine Science, 2019, 76(6): 1641-1652.
- [10] GRIFFIN L P, HAAK C R, BROWNSCOMBE J W, et al. A comparison of juvenile bonefish diets in Eleuthera, The Bahamas, and Florida, U. S. [J]. Environmental Biology of Fishes, 2019, 102(2): 147-157.
- [11] OLSON R J, DUFFY L M, KUHNERT P M, et al. Decadal diet shift in yellowfin tuna *Thunnus albacares* suggests broad-scale food web changes in the eastern tropical Pacific Ocean [J]. Marine Ecology Progress Series, 2014, 497: 157-178.
- [12] JUANES F. The allometry of cannibalism in piscivorous fishes [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2003, 60(5): 594-602.
- [13] PRECIADO I, PUNZÓN A, VELASCO F. Spatio-temporal variability in the cannibalistic behaviour of European hake *Merluccius merluccius*: the influence of recruit abundance and prey availability[J]. Journal of Fish Biology, 2015, 86(4): 1319-1334.
- [14] REUM J C P, BLANCHARD J L, HOLSMAN K K, et al. Species-specific ontogenetic diet shifts attenuate trophic cascades and lengthen food chains in exploited ecosystems [J]. Oikos, 2019, 128(7): 1051-1064.
- [15] HOWELLS R J, BURTHER S J, GREEN J A, et al. Pronounced long-term trends in year-round diet composition of the European shag *Phalacrocorax aristotelis* [J]. Marine Biology, 2018, 165(12): 188.
- [16] VASCONCELLOS R M, GOMES-GONÇALVES R S, SANTOS J N S, et al. Do closely related species share of feeding niche along growth? Diets of three sympatric species of the mojarra (Actinopterygii: Gerreidae) in a tropical bay in southeastern Brazil [J]. Environmental Biology of Fishes, 2018, 101(6): 949-962.
- [17] OLSON R J, DUFFY L M, KUHNERT P M, et al. Decadal diet shift in yellowfintuna *Thunnus albacares* suggests broad-scale food web changes in the eastern tropical Pacific Ocean [J]. Marine Ecology Progress Series, 2014, 497: 157-178.
- [18] 高天翔,杜宁,张义龙,等. 大头鳕 *Gadus macrocephalus* Tilesius 摄食食性的初步研究[J]. 海洋湖沼通报, 2003(4): 74-78.  
GAO T X, DU N, ZHANG Y L, et al. Preliminary study of diet of Pacific cod, *Gadus macrocephalus* Tilesius [J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2003(4): 74-78.



- [19] 李忠炉, 金显仕, 张波, 等. 黄海大头鳕 (*Gadus macrocephalus*) 种群特征的年际变化[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(5): 924-931.  
LI Z L, JIN X S, ZHANG B, et al. Interannual variations in the population characteristics of the pacific cod *Gadus macrocephalus* in the Yellow Sea [J]. Oceanology et Limnology Sinica, 2012, 43(5): 924-931.
- [20] 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 and Aquatic Sciences, 1997, 54(3): 726-738.
- [21] JIN X S, ZHANG B, XUE Y. The response of the diets of four carnivorous fishes to variations in the Yellow Sea ecosystem [J]. Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography, 2010, 57(11/12): 996-1000.
- [22] KUHNERT P M, DUFFY L M, YOUNG J W, et al. Predicting fish diet composition using a bagged classification tree approach: a case study using yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) [J]. Marine Biology, 2012, 159(1): 87-100.
- [23] BREIMAN L, FRIEDMAN J, OLSHEN R A, et al. Classification and regression trees [M]. New York: Chapman & Hall, 1984.
- [24] CARROZZI V, DILORENZO M, MASSID, et al. Prey preferences and ontogenetic diet shift of European hake *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) in the central Mediterranean Sea [J]. Regional Studies in Marine Science, 2019, 25: 100440.
- [25] HÜSSY K, ANDERSENNG, PEDERSEN EM. The influence of feeding behaviour on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*, Linnaeus, 1758) in the North Sea [J]. Journal of Applied Ichthyology, 2016, 32(5): 928-937.
- [26] 王一邦. 山东近海鱼类生物多样性及资源变动的初步研究[D]. 青岛: 青岛科技大学, 2021.  
WANG Y B. Preliminary study on fish biodiversity and resource changes in Shandong coastal [D]. Qingdao: Qingdao University of Science & Technology, 2021.
- [27] 陈云龙. 黄海和长江口水域渔业资源时空变化的研究 [D]. 青岛: 中国科学院大学, 2017.  
CHEN Y L. Spatio-temporal variation of fishery resource in the Yellow Sea and Yangtze River estuary [D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences, 2017.
- [28] 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.  
LIN L S, ZHANG H Y, LI H Y, et al. Study on seasonal variation of feeding habit of Hairtail (*Trichiurus japonicus*) in the East China Sea [J]. Periodical of Ocean University of China, 2006, 36(6): 932-936.
- [29] POSSAMAI B, FÁVARO L F. Seasonal and ontogenetic changes in the diet of blenny *Hypleurochilus fissicornis*: An estuarine mariculture as a model of the reef environment [J]. Marine Ecology, 2019, 40(2): e12542.
- [30] 刘星雨. 气候变化对中国近海主要经济鱼类潜在适宜生境影响的研究[D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2022.  
LIU X Y. Study on the impacts of climate change on the potential suitable habitat of major commercial fish in offshore China [D]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2022.
- [31] 杨艳艳, 李焕军. 黄海中北部不同断面鱼卵、仔稚鱼群落结构特征[J]. 水生生物学报, 2022, 46(9): 1382-1392.  
YANG Y Y, LI H J. Community structure of ichthyoplankton in the sections of the central and North Yellow Sea [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2022, 46(9): 1382-1392.
- [32] 杨艳艳, 朱明明, 徐炳庆, 等. 山东半岛南部近岸海域鱼卵、仔稚鱼群落结构与环境因子相关性[J]. 生态环境学报, 2021, 30(5): 995-1004.  
YANG Y Y, ZHU M M, XU B Q, et al. Community structure of Ichthyoplankton and its relationship with environmental factors in coastal waters of Southern Shandong Peninsula [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2021, 30(5): 995-1004.
- [33] DOLGOV A V. Trophic structure of the Barents Sea fish assemblage with special reference to the cod stock recoverability [J]. Progress in Oceanography, 2009, 81(1/4): 165-173.
- [34] 陈淦, 徐雯, 高春霞, 等. 浙江南部近海两种石首鱼科鱼类的摄食习性及其食性重叠[J]. 中国水产科学, 2022, 29(9): 1337-1348.  
CHEN G, XU W, GAO C X, et al. Feeding habits and diet overlap of two Sciaenidae species in the southern coastal waters of Zhejiang [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2022, 29(9): 1337-1348.
- [35] PEPIN P. Feeding by larval fish: how taxonomy, body length, mouth size, and behaviour contribute to differences among individuals and species from a coastal ecosystem [J]. ICES Journal of Marine Science, 2023, 80(1): 91-106.
- [36] PARK J M, JUNG H K, LEE C I, et al. Winter food resource partitioning between sympatric *Gadus macrocephalus* and *G. chalcogrammus* in the Northern Coast of East Sea, South Korea inferred from stomach contents and stable isotopes analyses [J]. Korean Journal of Ichthyology, 2022, 34(2): 102-112.
- [37] VELASCO F, OLASO I. European hake *Merluccius merluccius* (L., 1758) feeding in the Cantabrian Sea: seasonal, bathymetric and length variations [J]. Fisheries Research, 1998, 38(1): 33-44.
- [38] NEUENFELDT S, BARTOLINO V, ORIO A, et al. Feeding and growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the eastern Baltic Sea under environmental change [J]. ICES Journal of Marine Science, 2020, 77(2): 624-632.

## Seasonal and ontogenetic changes in the diet of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in the Yellow Sea

PANG Xin, TIAN Yongjun, ZHANG Chi, LIU Chunlin, WU Rui

(Colleges of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, Shandong, China)

**Abstract:** In this paper, biological measurements such as body length and body weight and identification of stomach contents were carried out based on Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) samples captured in the Yellow Sea from 2017 to 2021. Decision tree method was used to analyze 489 stomach contents data to explore the changes of feeding habits with body length and seasons. The results showed that the relative importance index of *Crangon affinis* and *Engraulis japonicus* was relatively high in 2017—2021, and the next were *Enedrias fangi*, *Alpheus japonicus* and Gobiidae. Its feeding habits vary greatly with seasons, mainly preying on *Crangon affinis* and *Engraulis japonicus* in summer and autumn, while its feeding habits are relatively wide and its Shannon-Wiener index is higher in spring and winter, which may be related to the overwintering of most fishery species in the Yellow Sea during spring and winter. In addition, the Pacific cod's feeding habits change with the growth of its body length. The juveniles mainly feed on crustaceans, while the adults shift to eat Gobiidae, *Enedrias fangi*, etc. The main reason is that the Pacific cod's mouth slit becomes larger, its swimming ability becomes stronger, and it has more nutrients to meet the growth requirements. Other Pacific cod individuals were found in the gastric contents, indicating cannibalism. In addition, compared with previous studies, the diet abundance of prey gradually decreased, *Euphausia pacifica* and *Larimichthys polyactis* almost did not appear in the stomach, and the importance of *Engraulis japonicus* gradually decreased, and Gobiidae are becoming more important.

**Key words:** the Yellow Sea; Pacific cod; gastric contents analysis; classification tree; diet composition; food differentiation