



大亚湾珊瑚礁生态系统简化食物网的稳定同位素

朱文涛^{1,2}, 秦传新^{1*}, 马鸿梅¹, 席世改¹,
左 涛¹, 潘莞倪¹, 黎小国¹

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 国家农业科学渔业资源环境大鹏观测实验站,
农业农村部南海渔业资源环境科学观测实验站, 中国水产科学研究院海洋牧场技术重点实验室,
广东省渔业生态环境重点实验室, 广东广州 510300;
2. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306)

摘要: 为了阐明大亚湾珊瑚礁生态系统的简化食物网结构, 本研究应用碳(C)、氮(N)稳定同位素技术测定了大亚湾珊瑚礁区样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 计算主要消费者营养级并绘制连续营养谱, 构建了大亚湾珊瑚礁的营养结构。结果显示, 大亚湾珊瑚礁生态系统食物网 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-23.22\text{\textperthousand} \sim -10.76\text{\textperthousand}$, 平均值为 $-16.47\text{\textperthousand} \pm 2.89\text{\textperthousand}$; $\delta^{15}\text{N}$ 值的范围为 $4.32\text{\textperthousand} \sim 15.82\text{\textperthousand}$, 平均值为 $11.46\text{\textperthousand} \pm 2.37\text{\textperthousand}$ 。各潜在食源和消费者的碳、氮同位素比值之间均有显著性差异。根据 $\delta^{15}\text{N}$ 值计算结果显示, 大亚湾珊瑚礁区主要消费者生物种类的营养级范围为 $1.70 \sim 3.64$, 其中腹足类、双壳类和鱼类的营养级分别为 $1.84 \sim 2.68$ 、 $1.70 \sim 2.49$ 和 $2.45 \sim 3.64$ 。大型底栖动物的碳、氮同位素比值在季节之间无显著性差异。利用SIBER模型计算了大型底栖动物群落的6个营养结构量化指标, 发现平均营养级多样性(CD)在各季节变化较小, 摄食来源多样性水平(CR)、营养级长度(NR)和生态空间利用程度(SEAc)均在春季最高; 物种聚集度密度参数(MNND)和物种聚集度均匀度参数(SDNND)均在冬季最低。研究表明, 不同来源的有机物对大亚湾珊瑚礁食物网的贡献各不相同, 其中浮游植物和藻类是大亚湾珊瑚礁中重要的初级生产者和驱动食物网的重要碳源。部分消费者摄食共同的饵料生物, 存在生态位重叠现象。各消费者类群具有不同的营养位置, 头足类的平均营养级最高, 其次是鱼类、双壳类, 主要与其食性相关。大亚湾珊瑚礁生态系统中的主要消费者呈现两端营养级生物种类少、中间层次种类较多的营养层次分布。大亚湾珊瑚礁底栖群落的碳、氮稳定同位素无显著季节性差异, 可能与珊瑚礁生态系统的特点和底栖动物的个体大小有关。底栖动物群落总体上具有相对较为稳定的营养多样性水平和食物网, 其中在春季种群内营养层级差别较大、竞争较激烈, 冬季群落营养冗余性最高。

关键词: 珊瑚礁生态系统; 食物网; 稳定同位素; 大亚湾

中图分类号: S 931

文献标志码: A

食物网描述了物种之间的食物关系和物质能量在不同物种间的流动过程^[1], 是寻找物质循环和能量流动规律的重要途径之一, 在海洋生态系统的研究中具有不可替代的重要地位^[2]。珊

瑚礁生态系统的能量流动复杂, 是非常典型和重要的海洋生境之一, 其结构错综复杂, 为鱼类、棘皮动物、节肢动物及软体动物等海洋生物提供栖息地和适合的生存环境, 被誉为“海洋

收稿日期: 2019-10-12 修回日期: 2020-01-09

资助项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900905); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(2017YB04, 2020SY01)

通信作者: 秦传新, E-mail: qincx@scsfr.ac.cn

中的热带雨林”^[3]。珊瑚礁能为其中异常大量的生物提供能量来源, 主要因为其具有极高的初级生产力和对初级能源很高的使用效率^[4], 能够满足珊瑚礁生物栖息、索饵、产卵及生长等生存和繁殖需求。珊瑚礁生态系统的食物网结构非常复杂, 例如 Tang 等^[5]认为与珊瑚共生的虫黄藻 (*zooxanthellae*) 会通过光合作用, 为各种礁区海洋生物提供能量来源, 是重要的初级生产力。由于人为因素和全球环境变化引起的双重压力, 在过去的几十年中珊瑚礁发生了严重的退化现象^[6-7], 需要加强对珊瑚礁的研究和保护。目前对珊瑚礁生态系统食物网的研究较少, 食性分析和食物网构建作为珊瑚礁生态研究的重点内容, 可以预测珊瑚礁生态系统结构和功能的变化。

胃含物分析法是定量研究食性和食物网的传统方法, 主要通过直观分析海洋生物肠胃中的饵料生物, 但工作繁琐、误差较大, 得到的信息无法代表生物长期的食性和真实反映食物网中物质传递的方向^[8]。基于稳定同位素研究的食物网分析能够反映生物长期生命活动的营养来源, 更真实反映食物网中生物的营养等级和能量流动等^[8], 是当前研究生态系统有机物来源和食物网结构的重要研究手段之一。国内学者已经利用稳定同位素技术对水域生态系统的食物网开展了诸多研究, 例如蔡德陵等^[9]运用稳定同位素建立了黄海、东海生态系统的食物网连续营养谱; 蒋日进等^[10]利用稳定同位素分析了枸杞岛近岸海域食物网; 林会洁等^[11]对比分析了柘林湾海洋牧场不同功能区的食物网结构; 王萃等^[12]应用稳定同位素技术评价了大连近岸海域食物网营养结构。而对珊瑚礁生态系统的食物网研究较少。大亚湾是我国典型的亚热带海湾, 具有多样的自然生境和丰富的生物资源, 包括珊瑚礁、红树林和滨海湿地等典型生态系统^[13]。目前对大亚湾珊瑚礁生态系统的研究有限, 主要包括对大亚湾海区的珊瑚分布状况的数次调查^[14-16]及高永利等^[17]对造礁石珊瑚在大亚湾海域移植观察方面的研究, 而有关大亚湾珊瑚礁生态系统食物网的研究未见报道。本实验应用稳定同位素技术研究大亚湾珊瑚礁食物网中主要生物的碳氮稳定同位素特征, 分析营养层级次并构建珊瑚礁食物网的连续营养谱, 并对比了大型底栖动物群落在食物网中的季节差异,

可为深入研究珊瑚礁食物网营养结构、物质循环和能量流动提供基础科学数据, 并为大亚湾珊瑚礁生态系统的保护与管理、资源可持续利用提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

根据已有的对大亚湾海域的造礁石珊瑚研究调查和站位设计^[14-17], 筛选 S1 (大辣甲岛 114°39'2.1"E, 22°34'16.3"N)、S2 (小辣甲岛 114°38'6.4"E, 22°36'45"N)、S3 (圆州 114°37'56.4"E, 22°37'49.5"N) 和 S4 (杨梅坑 114°35'52.7"E, 22°32'22.3"N) 4 个典型珊瑚礁区为研究区域 (图 1), 据调查, 其中大辣甲岛有 19 种珊瑚, 覆盖率为 20.5%^[15]; 圆州的珊瑚覆盖率为 32.5%^[15]; 小辣甲岛珊瑚覆盖率为 58.8%^[16]。在杨梅坑海域分布了 20 种珊瑚, 覆盖率为 46%±10%^[14]。大亚湾珊瑚礁生态系统位于亚热带性海域, 珊瑚基本分布在海水深 4 m 内的岩石上^[14]。

1.2 样品采集

分别于 2018 年 8 月 (夏季)、11 月 (秋季)、2019 年 2 月 (冬季) 和 5 月 (春季) 在大亚湾珊瑚礁各站位进行了生物样品采集 (表 1)。分别使用浅水Ⅱ型和Ⅲ型浮游生物网来采集浮游动物和浮游植物; 将浮游生物网分别挂于船尾, 采用水平拖网的方式, 直至采集到足够的样品量。潜水员使用 PVC 管在珊瑚礁区底部收集表层 1~2 cm 的泥样, 作为待测的沉积相颗粒有机物 (SOM) 样品; 在海底放置合适大小的干净聚乙烯网 (网目为 0.5 cm) 来收集底栖硅藻, 并在海底或附近的礁石上采集大型海藻。通过使用采水器在距水面 0.5 m 深处采集 15 L 海水来获得悬浮颗粒有机物 (POM)。鉴于大亚湾珊瑚礁区水较浅的特性以及采泥器、底部拖网取样对珊瑚的破坏性, 大型底栖动物由潜水员采用轻潜水和采样框相结合的方法进行采样收集; 游泳生物如鱼类主要是购买渔民在珊瑚礁海域使用刺网捕捉的渔获物, 其中鱼类的体长范围为 7.5~23.0 cm, 体质量范围为 13.4~132.9 g。

1.3 样品处理

在实验室中, 对大型海藻、底栖生物及游泳生物等进行种类鉴定, 并进行下一步预处理 (表 2)。

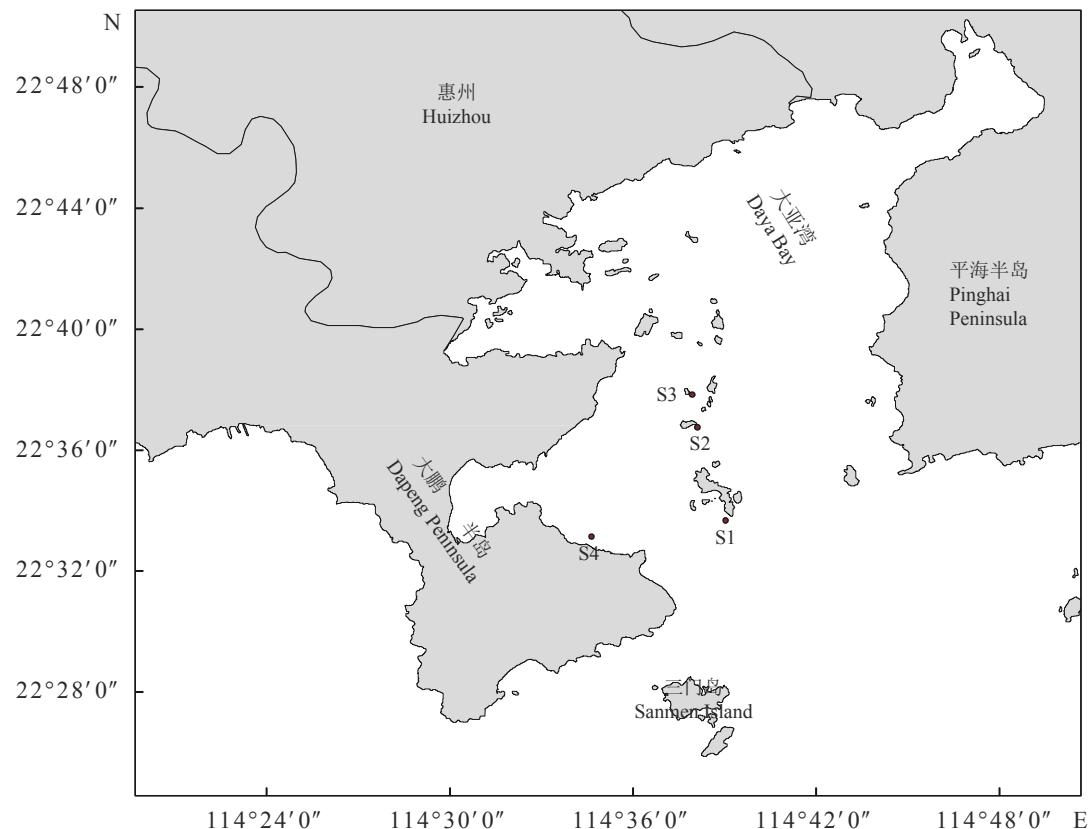


图1 大亚湾珊瑚礁采样范围和站位

Fig. 1 Sampling areas and stations in coral reefs in Daya Bay

表1 大亚湾珊瑚礁区域主要样品的采集方法

Tab. 1 Collection methods of main samples in coral reef area in Daya Bay

采样样品 samples	采集方法 sampling methods
浮游植物 phytoplankton	使用浅水III型浮游生物网，采用水平拖曳方式(拖网时间约1~2 h)在珊瑚礁区域表层海水中采集，置于1 L聚乙烯瓶中
浮游动物 zooplankton	使用浅水II型浮游生物网，采用水平拖曳方式(拖网时间约1~2 h)在珊瑚礁区域表层海水中采集，置于1 L聚乙烯瓶中
底栖硅藻 benthic diatom	潜水员在珊瑚礁海底放置1 m宽、5 m长、网目为0.5 cm的干净聚乙烯网并固定好，在一段时间后收回
海藻 algae	由潜水员在海底收集或者礁石刮取
沉积颗粒物 SOM	潜水员使用PVC管在珊瑚礁区收集底部表层1~2 cm的泥样
悬浮颗粒有机物 POM	使用2.5 L采水器在距水面0.5 m深处采集15 L海水
大型底栖动物 macrobenthos	采用轻潜水和采样框相结合的方法进行采集，使用0.5 mm孔径的网筛分选样品，并低温环境保存
游泳动物 nekton	以购买渔民在珊瑚礁海域使用刺网捕捉的渔获物为主

对于浮游植物样品，在生物显微镜下尽量挑出混杂其中的浮游动物和碎屑，然后过滤到预先经马弗炉450 °C灼烧6 h以去除无机碳的玻璃纤维滤膜(0.45 μm的GF/F膜)上。浮游动物在海水中空腹处理24 h后用80目的筛绢过滤，在显微镜下使用干净的镊子挑出杂质后用锡箔纸包裹好。将聚集底栖硅藻的聚乙烯网用海水反复冲

洗，放置盆中揉洗后沉淀一段时间，抽滤到GF/F膜上。15 L表层海水首先经过浮游生物网初过滤，然后抽滤到GF/F滤膜上得到POM。大型海藻经过蒸馏水清洗干净，进行脱盐处理，使用锡箔纸包裹备用。利用干净的剪刀及镊子去掉鱼皮和鱼骨后，取适量背部的白肌肉；蟹类个体大的取螯肢肌肉，个体较小的取腹部肌

表 2 大亚湾珊瑚礁区域主要采集样品的处理方法

Tab. 2 Processing methods of main samples collected in coral reef area in Daya Bay

采样样品 samples	处理方法 processing methods
浮游植物 phytoplankton	在生物显微镜下尽量挑出混杂其中的浮游动物和碎屑后，用蒸馏水静置，取上清液抽滤到经马弗炉450 °C 灼烧6 h 的玻璃纤维滤膜上
浮游动物 zooplankton	在海水中空腹处理24 h 后，经过80目的筛绢过滤，在显微镜下使用干净的镊子挑出杂质后用锡箔纸包裹好
底栖硅藻 benthic diatom	将取回的聚乙烯网用海水反复冲洗后，放置盆中揉洗后沉淀一段时间，抽滤海水到经马弗炉450 °C 灼烧6 h 的玻璃纤维滤膜上
海藻 algae	大型海藻用蒸馏水清洗干净，进行脱水脱盐处理，用锡箔纸包裹
沉积颗粒物 SOM	取适量沉积物样品干燥，磨成粉末，经过63 μm的筛绢分筛，在小烧杯中用1 mol/L的稀盐酸进行酸化，充分反应后用去离子水洗涤
悬浮颗粒有机物 POM	将海水经过用80目孔径的筛绢初过滤，然后抽滤到经过马弗炉450 °C 灼烧6 h 的玻璃纤维滤膜
大型底栖动物 macrobenthos	紫海胆取亚氏提灯附属肌肉，贝类、螺类取闭壳肌部位
游泳动物 nekton	鱼类取适量背部白肌肉，蟹类尽量取螯肢肌肉，头足类取胴体部位和腕部肌肉

肉；头足类取胴体部位和腕部肌肉；紫海胆 (*Helicidaris crassispina*) 取亚氏提灯附属肌肉；贝类取闭壳肌部位。取适量研磨过筛后的沉积物样品于小烧杯，用 1 mol/L 的稀盐酸进行酸化，充分反应后用去离子水洗涤。

经过上述预处理的样品置于-55 °C 真空冷冻干燥机中冷冻干燥 48 h 至恒重，装入离心管中用样品研磨仪研磨成细粉末状后，包裹于锡箔纸中装入自封袋，随后置于干燥器中保存，待后续同位素分析。样品碳、氮稳定同位素比值通过元素分析仪 (PYRO Cube, 德国 Elementar 公司) 和稳定同位素质谱仪 (Isoprime 100, 英国 Isoprime 公司) 测定。为保持实验结果的准确性和仪器的稳定性，每测试 10 个样品后加测 1 个标准样。 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的分析精度均为 $\pm 0.2\text{\%}$ 。

1.4 数据分析

利用氮稳定同位素计算生物的营养级 (TL):

$$TL = (\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / \Delta\delta^{15}\text{N} + \lambda$$

式中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}}$ 表示该系统消费者氮同位素比值, 应用消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值评价其营养级; $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 表示该系统基线生物的氮同位素比值; 在水深较浅的海域, 通常选择浮游动物、底栖生物等容易获取和食性简单的初级消费者作为基线^[18]。结合本实验采样结果, 取在多个季节都能采集到的红底星螺 (*Astrea haematraga*) 作为基线生物, $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 取其平均值 10.22‰; λ 为基准生物的营养级, 初级消费者 λ 值通常为 2。 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 为氮富集度值, Post^[1] 计算水生食物网的 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 平均值为 3.4‰。

采用 Excel 2016 和 SPSS 19.0 软件对数据进

中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

行统计分析，使用单因素方差分析检验了大亚湾珊瑚礁食物网各成分之间的稳定同位素差异。使用 R 语言 (R Core Team, 2018) 中的 `ggplot2` 包绘制碳、氮稳定同位素为横纵坐标的双位图，并根据计算的营养级制作营养谱图。

采用单因素方差分析检验底栖动物体内稳定同位素在不同季节的差异，用 R 语言 (R Core Team, 2018) 的 SIBER 包绘制 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 组成的贝叶斯标准椭圆图，并计算不同季节中底栖动物的群落营养结构范围指标。本实验选用的指标包括以下 6 个度量参数^[19]： $\delta^{15}\text{N}$ 比值范围 (NR, 表示营养级长度)、 $\delta^{13}\text{C}$ 比值范围 (CR, 表示摄食来源多样性水平)、标准椭圆校正后的面积 (SEA_{C} , 即生物对生态空间的利用情况)、质心的平均距离 (CD, 表示平均营养级多样性)、平均最近相邻距离 (MNND, 表示物种聚集度密度参数) 和最近相邻距离的标准差 (SDNND, 表示物种聚集度均匀度参数)。

2 结果

2.1 珊瑚礁区碳、氮稳定同位素特征

除浮游植物、浮游动物外，本研究分析了69个生物种类的碳、氮稳定同位素比值；其中包括贝类和蟹类等无脊椎动物共33种、鱼类31种、藻类5种。以生产者和消费者的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别作为横、纵坐标，绘制了大亚湾珊瑚礁食物网的稳定同位素双位图(图2)。大亚湾珊瑚礁食物网 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-23.22\text{\textperthousand} \sim -10.76\text{\textperthousand}$ ，平均值为 $-16.47\text{\textperthousand} \pm 2.89\text{\textperthousand}$ ； $\delta^{15}\text{N}$ 值的范围为 $4.32\text{\textperthousand} \sim 15.82\text{\textperthousand}$ ，平均值为 $11.46\text{\textperthousand} \pm 2.37\text{\textperthousand}$ 。大亚湾珊瑚

瑚礁海域消费者潜在食源主要包括 POM、SOM、浮游植物和藻类等。潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值从 POM 的 $-23.22\text{\textperthousand}$ 到藻类的 $-14.67\text{\textperthousand}$ ，潜在食源的 $\delta^{15}\text{N}$ 值从 POM 的 $4.32\text{\textperthousand}$ 到藻类的 $11.35\text{\textperthousand}$ 。单因素方差分析显示，SOM、浮游植物、POM 和藻类的碳、氮同位素比值均存在显著差异。大亚湾珊瑚礁食物网的主要消费者可划分为浮游动物、无脊椎动物和鱼类 3 大类群。消费者 $\delta^{13}\text{C}$

值的平均值为 $-15.17\text{\textperthousand}$ ，分布从浮游动物的 $-22.19\text{\textperthousand}$ 到紫海胆的 $-10.76\text{\textperthousand}$ 。消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值为 $12.25\text{\textperthousand}$ ，黄带绯鲤 (*Upeneus sulphureus*) 拥有最高的 $\delta^{15}\text{N}$ 值 ($15.82\text{\textperthousand}$)，最低的为射肋珠母贝 (*Pinctada radiata*) ($8.16\text{\textperthousand}$)。单因素方差分析显示，消费者的碳、氮同位素比值均存在显著差异 ($P<0.05$)。

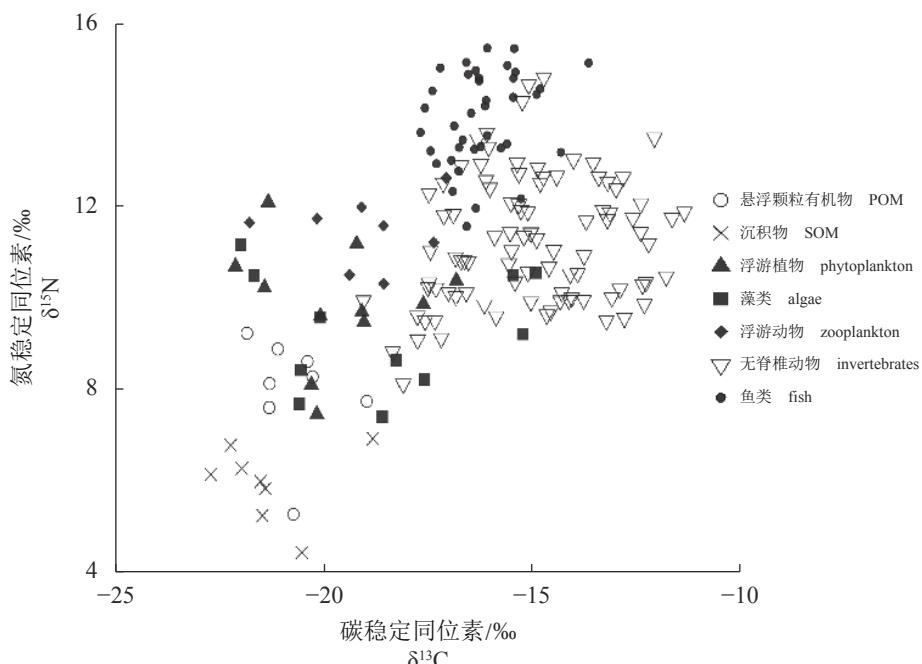


图 2 大亚湾珊瑚礁生产者和消费者的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的双位图

Fig. 2 Stable isotope biplots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of producers and consumers in coral reefs in Daya Bay

2.2 营养级

本研究以红底星螺为基线生物和大亚湾珊瑚礁生态系统主要消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 值，计算营养级并绘制营养谱图。结果显示，消费者营养级范围为 1.70 (射肋珠母贝)~ 3.64 (黄带绯鲤)，没有营养级大于 4 的生物，营养层次长度为 3 级。其中，双壳类营养级范围为 1.70 ~ 2.49 ；腹足类营养级范围为 1.84 ~ 2.68 ；棘皮类营养级范围为 2.58 ~ 2.83 ；蟹类营养级范围为 2.61 ~ 2.79 ；头足类营养级范围为 3.04 ~ 3.40 ；鱼类营养级范围为 2.45 ~ 3.64 (图 3)。参照国内学者对海洋食物网营养层次 0~4 级的划分标准^[20]，大亚湾珊瑚礁生态系统中的消费者大部分是低级肉食性动物，有 29 种，占总数的 45%；其次是中级肉食性动物，有 20 种，占总数的 31%；高级肉食性动物有 9 种，占总数的 14%；最少的是杂食性动物，有

6 种，占总数的 9%。

2.3 底栖动物的季节差异

利用 2018 年 8 月和 11 月、2019 年 2 月和 5 月大亚湾珊瑚礁大型底栖动物稳定同位素比值构建营养结构图，单因素方差分析显示，不同季节的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著性差异 ($P>0.05$)。其中，春季底栖动物 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-17.47\text{\textperthousand}$ ~ $-11.55\text{\textperthousand}$ ， $\delta^{15}\text{N}$ 值为 $10.17\text{\textperthousand}$ ~ $13.89\text{\textperthousand}$ ；夏季 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-17.31\text{\textperthousand}$ ~ $-11.24\text{\textperthousand}$ ， $\delta^{15}\text{N}$ 值的范围为 $9.61\text{\textperthousand}$ ~ $15.15\text{\textperthousand}$ ；秋季 $\delta^{13}\text{C}$ 值的范围为 $-17.50\text{\textperthousand}$ ~ $-11.77\text{\textperthousand}$ ， $\delta^{15}\text{N}$ 值的范围为 $9.21\text{\textperthousand}$ ~ $13.57\text{\textperthousand}$ ；冬季 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-19.20\text{\textperthousand}$ ~ $-10.76\text{\textperthousand}$ ， $\delta^{15}\text{N}$ 值的范围 $8.61\text{\textperthousand}$ ~ $113.19\text{\textperthousand}$ (图 4)。

利用 SIBER 软件对 4 个不同季节内的底栖动物碳氮稳定同位素进行分析，并计算群落生态指标参考值。结果显示，摄食来源多样性水

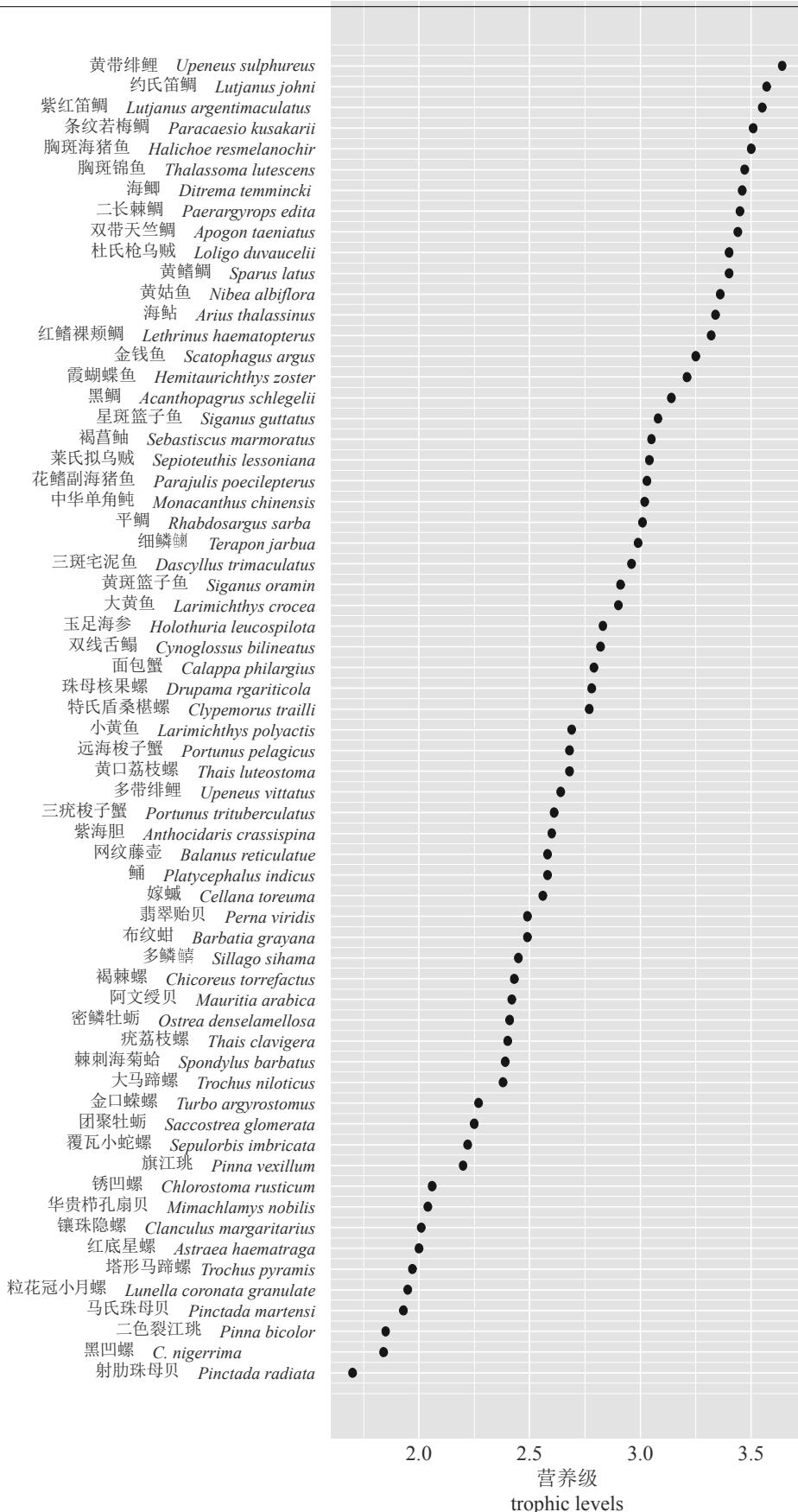


图3 大亚湾珊瑚礁主要消费者的营养级

Fig. 3 Trophic levels of major consumers in coral reefs in Daya Bay

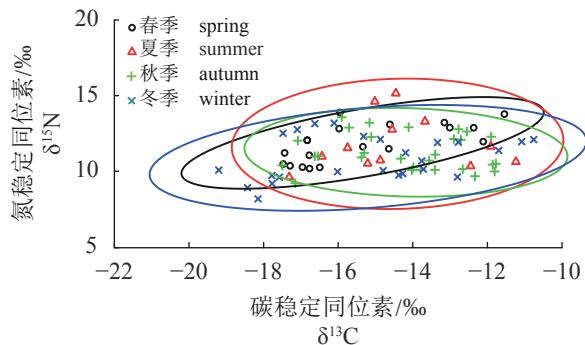


图4 不同季节底栖动物贝叶斯标准椭圆

Fig. 4 Standard ellipse areas of macrobenthos in different seasons

平的平均值为6.13，在春季最高，在秋季最低；NR平均值为4.67，在春季较高；生物对生态空间利用程度的平均值为7.97，在春季最高，在夏季最低；平均营养级多样性的平均值为2.10，最高值出现在春季，最低在冬季，但变化较小；物种聚集度密度参数平均值为0.59，在秋季最高，冬季最低；物种聚集度均匀度参数(SDNND)平均值为0.37，在夏季最高，在冬季最低(图5)。

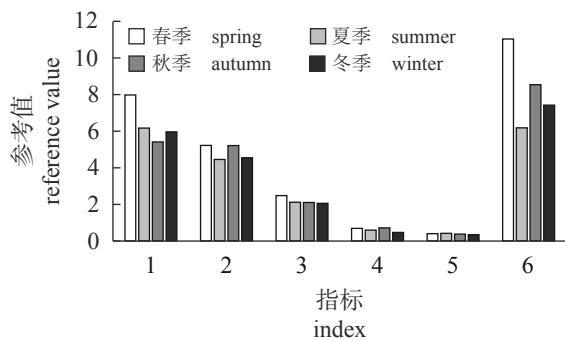


图5 不同季节的大型底栖动物群落

营养结构指标参考值

1. $\delta^{13}\text{C}$ 比值范围, 2. $\delta^{15}\text{N}$ 比值范围, 3. 质心的平均距离, 4. 平均最近相距距离, 5. 最近相距距离的标准差, 6. 标准椭圆校正后的面积

Fig. 5 Reference value of trophic structure of macrobenthos community in different seasons

1. $\delta^{13}\text{C}$ range, 2. $\delta^{15}\text{N}$ range, 3. mean distance to centroid (CD), 4. mean nearest neighbor distance (MNND), 5. standard deviation of nearest neighbor distance (SDNND), 6. standard ellipse area (SEAc)

3 讨论

3.1 食物网的碳、氮同位素特征

碳同位素相对丰度变化较小，常用来确定消费者的食源能量来源^[21]。单因素方差分析结果

显示，大亚湾珊瑚礁各类群的碳同位素比值之间均呈显著差异($P<0.05$)，表明大亚湾珊瑚中生物食源组成较为复杂，不同来源的有机物对食物网的贡献各不相同。浮游动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与浮游植物、POM和SOM均比较接近，表明它们可能是浮游动物的主要食物来源。藻类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与部分无脊椎动物的相近，有研究表明小型无脊椎生物对大型海藻有明显的摄食偏好^[22]。SOM的 $\delta^{13}\text{C}$ 值远远低于大部分无脊椎动物和鱼类，说明SOM作为碳源的贡献较小，这与蒋日进等^[10]对枸杞岛近岸海域食物网中的研究结果一致。莫宝霖等^[23]研究大亚湾中紫海胆的食性特征时发现，大型海藻降解形成的POM和陆源POM随降雨大量流入，成为紫海胆与其栖息地底栖生物主要的食物来源，这也佐证了本实验关于大亚湾珊瑚礁食物网中SOM对碳源贡献较小的结论。浮游植物和藻类与大部分消费者的 $\delta^{13}\text{C}$ 范围重叠，说明它们是大亚湾珊瑚礁生态系统中重要的初级生产者和驱动食物网的重要碳源。珊瑚礁生态系统中进行光合作用的藻类数量和密度的稳定，对维持珊瑚礁生态系统至关重要，珊瑚礁寡营养环境、较高的基台所构筑的浅水环境也有利于光合作用充分进行^[24]，大量自养生物使得珊瑚礁具有较高的初级生产力^[25]。

氮稳定同位素比值会随着消费者营养层次的升高而稳定富集，常用于鉴定生物的营养级^[26]。本研究中，生物 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值由小到大依次为浮游动物、双壳类、腹足类、棘皮动物、鱼类和头足类，在不同类群中存在显著性差异，说明主要消费者具有不同的营养位置。肉食性捕食者的 $\delta^{15}\text{N}$ 要高于其捕食对象^[27]，如头足类会摄食鱼类和甲壳类^[28]；鱼类的食性较广，能以浮游生物、甲壳类、小型鱼类甚至头足类为食；所以头足类和鱼类的 $\delta^{15}\text{N}$ 比值较高。在大亚湾珊瑚礁生态系统中测得浮游动物 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值为11.64‰，这与杨国欢等^[20]在徐闻珊瑚礁生态系统测得的平均值10.64‰和李云凯等^[27]在太湖水体测定的浮游动物 $\delta^{15}\text{N}$ 值(10.58‰±0.80‰)相近。在分析浮游动物时未将粒径进行区分比较，氮同位素的数值可能范围较大^[29]。另外小辣甲岛、杨梅坑等采样点易受到人类活动影响，浮游动物氮同位素偏高也可能与陆源污水排放、外来营养物质输入等有关^[27, 30]。不同类群的部分消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 稳定同位素数值间存在重叠，这应该与它们摄食共同的饵料生物有关，可能产生种间竞争。

已有研究表明^[21], 大亚湾海域中紫海胆摄食种类与其栖息地附近的其他底栖动物存在重叠, 具有一定的食物竞争关系。

3.2 消费者的营养级分析和营养谱特征

大亚湾珊瑚礁食物网中主要消费者的营养级范围为1.70~3.64, 其中腹足类、双壳类和鱼类的营养级跨度较广, 食性较复杂。总体上大亚湾珊瑚礁头足类的平均营养级最高, 其次为鱼类、蟹类、棘皮动物、腹足类和双壳类, 这主要与它们的食性有关。黄佳兴等^[28]构建南海中西部渔场主要渔业生物的连续营养谱发现, 头足类的平均营养级高于鱼类, 因为头足类会摄食鱼类。鱼类等营养级随着生长发育会相应增大, 例如以小型鱼类和甲壳动物为食的鲬(*Platycephalus nidicus*)在本实验中营养级偏小, 可能与采集到的样品体长偏小有关。双壳类多是被动的滤食性动物, 以海水中的浮游性藻类、碎屑和浮游动物等为食^[31], 故营养级偏小。另外珊瑚礁食物网结构比较复杂, 如 Briand 等^[32]发现, 在新喀里多尼亚珊瑚礁生态系统存在多条食物链, 单一的基准生物可能会影响大亚湾珊瑚礁食物链各种生物间的营养关系^[31]。

本次调查中, 大亚湾珊瑚礁食物网的营养层次范围小于大连近岸(1.45~4.06)、大于黄海和东海(1.43~3.62)^[12, 9], 和大亚湾海域消费者营养级范围(2.00~3.77)较为接近^[21]。Crossland等^[33]发现, 珊瑚礁海域存在丰富的大型顶端营养级生物, 而在本研究中没有营养级大于4的生物。大亚湾珊瑚礁生态系统中的消费者大部分是低级肉食性动物, 其次是中级肉食性动物, 最少的是杂食性动物和高级肉食性动物, 与珠江口底端和顶端营养级生物种类少、中间层次种类较多的营养层次分布特征相似^[34]。本次调查所采集的鱼类主要为低级肉食性和中级肉食性鱼类, 一些高级肉食性鱼类可能未被采集到。样本量和种类较低可能是导致此现象的重要原因, 在今后的相关研究中需要积累更多生物样本。由于休渔期和大亚湾珊瑚礁区的采样限制, 对复杂多样化的珊瑚礁中的所有生物进行取样是不可行的。另外尽管珊瑚礁生物群落的种类组成复杂, 但同一个种的个体数量较少。因此, 需要选择丰富且分布广泛的珊瑚礁生物^[35], 以各营养层次关键种为核心的“简化食物网”来研究珊瑚

礁生态系统的食物网结构^[2]。

3.3 底栖群落营养结构的季节性变化

海洋底栖生物在生态系统的食物网构建、能量流动和物质循环过程中起着不可或缺的作用, 珊瑚礁区的底栖动物营养结构研究可以加深人们对珊瑚礁生态系统的了解。大亚湾的季节性降雨带来大量陆源营养物质的输入^[36], 会影响水体中潜在食物来源组成的季节变化, 这可能引起底栖动物 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的季节变化; 但这种变化并无显著性差异, 可能与珊瑚礁生态系统的观点有关。珊瑚礁中存在的珊瑚—虫黄藻共生系统能有效地进行营养盐和能量的内循环, 可以快速吸收礁区海水中的溶解营养盐和颗粒营养盐, 可能会缓解和消耗季节性降雨带来的丰富营养物质。研究表明, 珊瑚礁生态系统水域通常为贫营养化, 潮汐、波浪和水流很容易将营养物质带到开放海域^[37]。另外底栖群落碳、氮稳定同位素无显著性差异也可能与底栖动物的个体大小有关。如有研究发现, 食物来源的季节变化会引起岛礁水域海藻场条纹贻贝(*Septifer virgatus*) $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的季节性变化, 而个体相对偏小的带偏顶蛤(*Modiolus comptus*)未表现出季节性差异^[31]。

Jackson 等^[19]使用6种生态指标参考值反映生物群落的营养结构, 其中 NR、CR、SEAc 和 CD 用来反映食物网营养结构的多样性, MNND 和 SDNNND 用来描述群落营养冗余的大小。食物来源作为食物网结构中的基础部分, 会影响食物网的营养水平和结构层次^[38]。当饵料充足时, 摄食生物对特定食物会有选择性, 食源多样性 CR 相应就会减少^[39]。CR 值在春季最大, 由此可见, 春季底栖动物的食物来源较少, 其选择性变低, 所食种类增多。NR 值能反映种群营养层级的范围, 食物网内消费者的营养层次越多, NR 水平越高^[40], 说明春季底栖动物种群内营养层级差别较大。底栖动物的 SEAc 在春季高于其他季节, 说明底栖动物群落竞争较激烈。CD 值在春季最大, 在其他季节的整体变化较小, 表明大亚湾珊瑚礁生态系统底栖动物具有相对较为稳定的营养多样性水平和食物网。MNND 和 SDNNND 值越小, 表明群落营养冗余度越高。冬季底栖群落食物网中处于相同生态位和具有相似营养特征的物种占多数^[39], 因此群落营养冗余度最高。

参考文献：

- [1] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [2] 唐启升. 海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略[J]. *海洋水产研究*, 1999, 20(2): 1-6.
Tang Q S. Strategies of research on marine food web and trophodynamics between high trophic levels[J]. *Marine Fisheries Research*, 1999, 20(2): 1-6(in Chinese).
- [3] Foley N S, van Rensburg T M, Armstrong C W. The ecological and economic value of cold-water coral ecosystems[J]. *Ocean & Coastal Management*, 2010, 53(7): 313-326.
- [4] 王丽荣, 赵焕庭. 珊瑚礁生态系的一般特点[J]. *生态学杂志*, 2001, 20(6): 41-45.
Wang L R, Zhao H T. The general characteristics of the coral reef ecosystem[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20(6): 41-45(in Chinese).
- [5] Tang C H, Lin C Y, Sun P P, et al. Modeling the effects of irgarol 1051 on coral using lipidomic methodology for environmental monitoring and assessment[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 627: 571-578.
- [6] Graham N A J, Wilson S K, Jennings S, et al. Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(22): 8425-8429.
- [7] Rogers C S, Miller J. Permanent 'phase shifts' or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John, US virgin islands[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 306: 103-114.
- [8] Cárcamo F P. Effects of food type and feeding frequency on the performance of early juveniles of the sea urchin *Loxechinus albus* (Echinodermata: Echinoidea): implications for aquaculture and restocking[J]. *Aquaculture*, 2015, 436: 172-178.
- [9] 蔡德陵, 李红燕, 唐启升, 等. 黄东海生态系统食物网连续营养谱的建立: 来自碳氮稳定同位素方法的结果[J]. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2005, 35(2): 123-130.
Cai D L, Li H Y, Tang Q S, et al. Establishment of continuous nutritional spectrum of food network in Huangdonghai ecosystem: results from carbon-nitrogen stable isotope methods[J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2005, 35(2): 123-130(in Chinese).
- [10] 蒋日进, 章守宇, 王凯, 等. 柏杞岛近岸海域食物网的稳定同位素分析[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(4): 930-938.
Jiang R J, Zhang S Y, Wang K, et al. Stable isotope analysis of the offshore food web of Gouqi Island[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(4): 930-938(in Chinese).
- [11] 林会洁, 秦传新, 黎小国, 等. 柏林湾海洋牧场不同功能区食物网结构[J]. *水产学报*, 2018, 42(7): 1026-1039.
Lin H J, Qin C X, Li X G, et al. Food web analysis in Zhelin Bay marine ranching[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(7): 1026-1039(in Chinese).
- [12] 王革, 杜双成, 杨婷越, 等. 应用稳定同位素技术评价大连近岸海域食物网营养结构[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(5): 1452-1457.
Wang L, Du S C, Yang T Y, et al. Using stable isotopes to evaluate food web structure in Dalian coastal water[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(5): 1452-1457(in Chinese).
- [13] 柯东胜, 彭晓娟, 吴玲玲, 等. 大亚湾典型生态系统状况调查与分析[J]. *海洋环境科学*, 2009, 28(4): 421-425.
Ke D S, Peng X J, Wu L L, et al. Survey and analysis of typical ecosystem status in Daya Bay[J]. *Marine Environmental Science*, 2009, 28(4): 421-425(in Chinese).
- [14] 王云祥, 秦传新, 陈丕茂, 等. 深圳海域造礁石珊瑚分布特点与多样性[J]. *海洋渔业*, 2017, 39(2): 131-139.
Wang Y X, Qin C X, Chen P M, et al. Species diversity and distribution of scleractinian corals in Shenzhen Sea area[J]. *Marine Fisheries*, 2017, 39(2): 131-139(in Chinese).
- [15] 陈天然, 余克服, 施祺, 等. 广东大亚湾石珊瑚群落的分布及动态变化[J]. *热带地理*, 2007, 27(6): 493-498.
Chen T R, Yu K F, Shi Q, et al. Distribution and status of scleractinian coral communities in the Daya Bay, Guangdong[J]. *Tropical Geography*, 2007, 27(6): 493-498(in Chinese).
- [16] 林昭进, 邱永松, 张汉华, 等. 大亚湾浅水石珊瑚的分布现状及生态特点[J]. *热带海洋学报*, 2007, 26(3): 63-67.
Lin Y Z, Qiu Y S, Zhang H H, et al. Distribution and ecological characters of neritic stone corals at Daya Bay[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2007, 26(3): 63-67(in Chinese).
- [17] 高永利, 黄晖, 练健生, 等. 大亚湾造礁石珊瑚移植迁入地的选择及移植存活率监测[J]. *应用海洋学学报*, 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 2013, 32(2): 243-249.
- [18] Gao Y L, Huang H, Lian J S, et al. Recipient site selection and hermatypic corals' survival rate in Daya Bay, China[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2013, 32(2): 243-249(in Chinese).
- [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.
- [20] 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).
- [21] Jackson A L, Inger R, Parnell A C, et al. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-stable isotope Bayesian ellipses in R[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(3): 595-602.
- [22] 杨国欢, 孙省利, 侯秀琼, 等. 基于稳定同位素方法的珊瑚礁鱼类营养层次研究[J]. 中国水产科学, 2012, 19(1): 105-115.
- [23] Yang G H, Sun X L, Hou X Q, et al. Measurement of the trophic level of fish in a coral reef ecosystem using stable isotopes[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2012, 19(1): 105-115(in Chinese).
- [24] Deniro M J, Epstein S. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis[J]. *Science*, 1977, 197(4300): 261-263.
- [25] Wei H J, Zhu X M, Ji Y N, et al. Study on the food web structure and their trophic levels of marine ranching area in Xiangshan Harbor[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2013, 32(2): 250-257(in Chinese).
- [26] 魏虎进, 朱小明, 纪雅宁, 等. 基于稳定同位素技术的象山港海洋牧场区食物网基础与营养级的研究[J]. *应用海洋学学报*, 2013, 32(2): 250-257.
- [27] Mo B L, Qin C X, Chen P M, et al. Feeding habits of the purple sea urchin *Heliocidaris crassispina* based on stable carbon and nitrogen isotope analysis[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(3): 566-575(in Chinese).
- [28] 莫宝霖, 秦传新, 陈丕茂, 等. 基于碳、氮稳定同位素技术的大亚湾紫海胆食性分析[J]. *中国水产科学*, 2017, 24(3): 566-575.
- [29] Mo B L, Qin C X, Chen P M, et al. Feeding habits of the purple sea urchin *Heliocidaris crassispina* based on stable carbon and nitrogen isotope analysis[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(3): 566-575(in Chinese).
- [30] Zhao W D. Nutrient dynamic processes in the coral reefecosystem, Nansha Islands, South China Sea[D]. Qingdao: The Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2000 (in Chinese).
- [31] Birkeland C. Life and death of coral reefs[M]. New York: Springer Science & Business Media, 1997.
- [32] Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ 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.
- [33] 李云凯, 贡艺. 基于碳、氮稳定同位素技术的东太湖水生食物网结构[J]. 生态学杂志, 2014, 33(6): 1534-1538.
- [34] Li Y K, Gong Y. Food web structure of the East Lake Taihu by analysis of stable carbon and nitrogen isotopes[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(6): 1534-1538(in Chinese).
- [35] 黄佳兴, 龚玉艳, 徐珊楠, 等. 南海中西部渔场主要渔业生物碳氮稳定同位素特征[J]. 热带海洋学报, 2019, 38(1): 76-84.
- [36] Huang J X, Gong Y Y, Xu S N, et al. Characteristics of stable carbon and nitrogen isotopes of major fishery organisms in the fishing ground of central western South China Sea[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2019, 38(1): 76-84(in Chinese).
- [37] 麻秋云, 韩东燕, 刘贺, 等. 应用稳定同位素技术构建胶州湾食物网的连续营养谱[J]. 生态学报, 2015, 35(21): 7207-7218.
- [38] Ma Q Y, Han D Y, Liu H, et al. Construction of a continuous trophic spectrum for the food web in Jiaozhou Bay using stable isotope analyses[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(21): 7207-7218(in Chinese).
- [39] Xu J, Li S, Xie P, et al. Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of particulate organic matter from the deep oligotrophic Lake Fuxian connected with the shallow eutrophic Lake Xingyun, People's Republic of China[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2005, 74(2): 281-285.
- [40] 陈玲, 王凯, 周曦杰, 等. 岛礁水域海藻场食物网基准生物的选择[J]. *海洋渔业*, 2016, 38(4): 364-373.
- [41] Chen L, Wang K, Zhou X J, et al. Investigation on food web's isotopic baseline in typical reef ecosystem-seaweed bed[J]. *Marine Fisheries*, 2016, 38(4): 364-373(in Chinese).
- [42] Briand M J, Bustamante P, Bonnet X, et al. Tracking trace elements into complex coral reef trophic networks[J]. *Science of the Total Environment*, 2018,

- 612: 1091-1104.
- [33] Crossland C J, Hatcher B G, Smith S V. Role of coral reefs in global ocean production[J]. *Coral Reefs*, 1991, 10(2): 55-64.
- [34] 曾艳艺, 赖子尼, 杨婉玲, 等. 珠江河口渔业生物稳定同位素营养级分析[J]. 生态学杂志, 2018, 37(1): 194-202.
Zeng Y Y, Lai Z N, Yang W L, et al. Trophic spectrum of fishery species from the Pearl River Estuary by stable isotope analysis[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(1): 194-202(in Chinese).
- [35] Briand M J, Bonnet X, Guillou G, et al. Complex food webs in highly diversified coral reefs: insights from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes[J]. *Food Webs*, 2016, 8: 12-22.
- [36] Wu M L, Wang Y S. Using chemometrics to evaluate anthropogenic effects in Daya Bay, China[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2007, 72(4): 732-742.
- [37] Erez J. On the importance of food sources in coral-reef ecosystems[M]//Dubinsky Z. *Ecosystems of the world: coral reefs*. Amsterdam: Elsevier, 1990: 411-418.
- [38] De Smet B, Fournier J, De Troch M D, et al. Integrating ecosystem engineering and food web ecology: testing the effect of biogenic reefs on the food web of a soft-bottom intertidal area[J]. *PLoS One*, 2015, 10(10): e0140857.
- [39] 纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠, 等. 基于稳定同位素方法的东海北部及其邻近水域主要游泳动物营养结构变化[J]. *海洋渔业*, 2015, 37(6): 494-500.
Ji W W, Li S F, Chen X Z, et al. Variation in trophic structure of nekton organisms from the northern East China Sea and adjacent waters based on stable isotope values[J]. *Marine Fisheries*, 2015, 37(6): 494-500(in Chinese).
- [40] Bearhop S, Adams C E, Waldron S, et al. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(5): 1007-1012.

Stable isotope analysis of simple food web in coral reef ecosystem of Daya Bay

ZHU Wentao^{1,2}, QIN Chuanxin^{1*}, MA Hongmei¹, XI Shigai¹,
ZUO Tao¹, PAN Wanni¹, LI Xiaoguo¹

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment,
Key Laboratory of Marine Ranching Technology, Chinese Academy of Fishery Sciences,
Scientific Observing and Experimental Station of South China Sea Fishery Resources & Environment,
Ministry of Agriculture and Rural Affairs,
National Fishery Resources and Environment Dapeng Observation and Experimental Station,
South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;
2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: In order to clarify the food web structure of coral reef ecosystem in Daya Bay, carbon and nitrogen stable isotope technology was applied to analyze carbon and nitrogen stable isotope ratios of major biological samples in the coral reefs, calculate the nutritional levels of major consumers and draw a continuous nutritional spectrum to construct the nutritional structure of coral reef in Daya Bay. In this paper, the trophic levels of the main consumers were calculated and the continuous nutritional spectrum was drawn to construct the nutritional structure in the coral reef area. The results showed that the $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from $-23.22\text{\textperthousand}$ to $-10.76\text{\textperthousand}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from $4.32\text{\textperthousand}$ to $15.82\text{\textperthousand}$ of reef ecosystem food web in Daya Bay. The average $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were $-16.47\text{\textperthousand} \pm 2.89\text{\textperthousand}$ and $11.46\text{\textperthousand} \pm 2.37\text{\textperthousand}$, respectively. The carbon and nitrogen isotope ratios of potential food sources and consumers were significantly different. According to the calculation of $\delta^{15}\text{N}$ value, the trophic levels of the main consumers ranged from 1.70 to 3.64 as a whole in the reef area of Daya Bay. The trophic levels of gastropods, bivalves and fishes ranged from 1.84 to 2.68, 1.70 to 2.49, and 2.45 to 3.64, respectively. There were no significant seasonal differences both in the carbon and nitrogen isotope ratios of macrobenthos. Six quantitative community indices of nutrient structure of macrobenthos were calculated using the SIBER model. The level of food source diversity (CR), trophic level (NR) and bio-ecological space utilization (SEAc) were the highest in spring; species aggregation density parameter (MNND) and species aggregation uniformity parameter (SDNNND) were the highest in winter. The results showed that different sources of organic matter contributed differently to the coral reef food web in Daya Bay. Phytoplankton and algae were important primary producers and important carbon sources driving the food web. Some consumers fed on common bait organisms, and there was a phenomenon of niche overlap. The contribution of organic matter from different sources to the coral reef food web varied, and each consumer group had different nutritional positions. The average trophic level of cephalopods was the highest, followed by fish and bivalves, mainly related to their diet. The consumers in Daya Bay coral reef ecosystem showed a nutrient level distribution with less nutrient species at both ends and more in the middle. There was no significant seasonal difference in carbon and nitrogen stable isotopes of coral reef benthic communities in the Daya Bay, which could be related to the characteristics of coral reef ecosystems and the size of benthic animals. In general, benthos had relatively stable levels of nutrient diversity and food webs, among which, there were large differences in nutrient levels and fierce competition within the population in spring, and the highest nutritional redundancy in the community in winter.

Key words: coral reef ecosystem; food webs; stable isotope; Daya Bay

Corresponding author: QIN Chuanxin. E-mail: qincx@scsfr.ac.cn

Funding projects: National Key R & D Program of China (2018YFD0900905); Special Scientific Research Funds for Central Nonprofit Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences (2017YD04, 2020SY01)