

文章编号: 1674-5566(2024)04-0868-10

DOI: 10.12024/jsou.20240304442

## 西北太平洋公海柔鱼和日本爪乌贼个体发育期营养生态位变化分析

刘必林<sup>1,2,3,4</sup>, 刘庭羽<sup>1</sup>, 宋林玮<sup>1</sup>

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 3. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306; 4. 农业农村部大洋渔业可持续利用重点实验室, 上海 201306)

**摘要:** 为了更好地了解柔鱼和日本爪乌贼个体发育期营养生态位变化, 根据2021—2022年“淞航”号渔业资源调查船所采集36尾柔鱼和30尾日本爪乌贼样本, 对其眼睛晶体进行了碳氮稳定同位素分析。结果表明: 柔鱼个体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为 $0.10\text{‰}$ ~ $1.68\text{‰}$ 、 $0.79\text{‰}$ ~ $7.51\text{‰}$ ; 日本爪乌贼个体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为 $0.15\text{‰}$ ~ $1.20\text{‰}$ 、 $0.81\text{‰}$ ~ $7.05\text{‰}$ 。柔鱼、日本爪乌贼生态位面积分别为 $0.40\text{‰}^2$ ~ $5.85\text{‰}^2$ 、 $0.27\text{‰}^2$ ~ $5.36\text{‰}^2$ 。GAM模型分析显示: 柔鱼眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 与晶体直径均具有显著的相关性, 偏差解释率分别为31.9%和34.3%。日本爪乌贼眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 与晶体直径均具有显著的相关性, 偏差解释率分别为12.9%和19.4%。分析认为, 柔鱼和日本爪乌贼的摄食柔性是导致其眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值随胴体增大无规律变化的原因; 个体同位素变化幅度较大反映了西北太平洋黑潮-亲潮过渡区同位素基线值变化幅度较大; 83%的柔鱼样本和80%的日本爪乌贼样本个体间的 $\delta^{13}\text{C}$ 的生态位幅度较小, 但是 $\delta^{15}\text{N}$ 的生态位幅度较大, 所以该海域的柔鱼、日本爪乌贼个体摄食水平存在差异; GAM模型显示个体发育和基线值是影响组织 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值的因素。

**关键词:** 西北太平洋; 柔鱼; 日本爪乌贼; 眼睛晶体; 碳氮稳定同位素; GAM模型

**中图分类号:** S 931.1 **文献标志码:** A

柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)和日本爪乌贼(*Onychoteuthis borealijaponicus*)均为大洋性头足类, 柔鱼广泛分布在西北太平洋海域; 日本爪乌贼栖息在日本和加利福尼亚之间的北太平洋沿岸水域, 在白令海也有分布。它们是西北太平洋生态系统的重要组成部分<sup>[1-3]</sup>。

稳定同位素技术可以通过对海洋生物连续生长的硬组织取样分析, 从而了解个体发育过程的营养摄食变化<sup>[4]</sup>。内壳、角质颚等硬组织已经被广泛用于稳定同位素分析, 例如陈静等<sup>[5]</sup>对西北印度洋鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)内壳碳、氮稳定同位素比值进行分析, 得出鸢乌贼在生长过程中存在洄游现象, 营养等级发生改变, 且同时期的雌性个体较雄性个体捕食营养层级更高的食物。CHEREL等<sup>[6]</sup>发现头足类角质颚的喙部、侧壁和翼部, 分别记录了头足类生活史早

期、中期和被捕获时的摄食情况及变化, 从而可推测其在不同的生长时期所处的营养层级; 但头足类的角质颚部经常受到腐蚀, 喙部记录了其早期的摄食信息, 并且角质颚中的几丁质会影响碳、氮稳定同位素值的测定<sup>[7]</sup>。内壳在头足类生长过程中宽度会增加<sup>[8]</sup>, 而内壳宽度的增加会使得不同年龄阶段的增量变模糊。与其他头足类硬组织相比, 眼睛晶体具有个体大、蛋白质丰富等优势<sup>[9]</sup>, 头足类的眼睛晶体作为有序生长、代谢缓慢、不易腐蚀的硬组织<sup>[10]</sup>, 其连续片段可以与个体的生活史更好地契合, 所以可以对其不同断面的碳、氮稳定同位素值进行分析。ZHANG等<sup>[11]</sup>利用柔鱼眼睛晶体碳、氮稳定同位素对柔鱼不同生长期的生态位进行研究, 发现食性的转变会影响生态位宽度。本研究测定了西北太平洋柔鱼和日本爪乌贼眼睛晶体连续片段中的碳、氮

收稿日期: 2024-03-06 修回日期: 2024-04-22

基金项目: 上海市高校特聘教授“东方学者”岗位跟踪计划(GZ2022011); 农业农村部全球渔业资源调查监测评估(公海渔业资源综合科学调查)专项(D-8025-23-1002)

作者简介: 刘必林(1980—), 男, 教授, 研究方向为渔业资源生物学。E-mail: bl-liu@shou.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>

稳定同位素值,目的在于通过其晶体连续片段的碳、氮稳定同位素值的变化,研究西北太平洋柔鱼和日本爪乌贼个体发育期的营养生态变化,以期加深对该海域柔鱼和日本爪乌贼的摄食生态的了解,为西北太平洋渔业资源开发和生态系统养护提供资料<sup>[12-13]</sup>。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本采集

本研究所有柔鱼和日本爪乌贼样品均由上海海洋大学渔业资源调查船“淞航”号在执行农业农村部公海渔业资源综合科学调查专项任务时采集(表1)。

表1 渔业生物采样站点信息  
Tab. 1 Biological sampling sites information

种类 Species	采样日期 Sampling date	站点编号 Site number	站点信息 Site information	样本数 Sample size/尾	胴长 Mantle length/mm
柔鱼 <i>Ommastrephes bartramii</i>	2022/7/8	Y1	160°04'E, 38°00'N	2	161.0±0.7
	2022/7/11	Y2	163°07'E, 42°32'N	5	392.0±23.9
	2022/7/16	Y3	161°56'E, 40°59'N	2	389.0±16.3
	2022/7/22	Y4	164°10'E, 45°08'N	5	408.0±27.8
	2022/7/15	Y5	162°00'E, 43°02'N	3	387.0±14.0
	2022/7/26	Y6	157°22'E, 38°40'N	13	186.0±18.7
	2022/7/24	Y7	162°00'E, 42°00'N	2	212.0±0.7
	2022/7/21	Y8	164°01'E, 44°12'N	4	374.0±16.8
日本爪乌贼 <i>Onychoteuthis borealijaponicus</i>	2021/6/28	Y9	153°31'E, 43°16'N	27	262.0±34.8
	2022/6/30	Y10	158°31'E, 40°08'N	3	100.0±8.1

样本采集后立即在-20℃冷库中储存<sup>[14]</sup>。两种头足类放在实验室常温解冻后,对其胴长(精度为1 mm)和体质量(精度为0.01 g)进行测量。所有样本采集、实验流程、研究方法均严格按照《上海海洋大学实验室动物伦理规范》和上海海洋大学伦理委员会制定的规章制度执行。

### 1.2 样本预处理

使用手术刀和镊子从柔鱼和日本爪乌贼头部取出眼睛晶体,放入75%的乙醇溶液中保存等待进一步处理。使用Milli-Q超纯水冲洗晶体3 min,以去除其表面的杂质,将晶体远端丢弃,保留晶体近端,通过游标卡尺进行测量并记录(精确至0.01 mm)晶体直径(Lens diameter, LD)。使用镊子对晶体进行分层处理,从最外层到核心将其逐层分成连续的片段,每分离一层,记录通过游标卡尺确认的直径。保证每一层都有足够的组织进行同位素分析,将剥离的晶体片段放入1.5 mL的尖端离心管并标号,放入干燥箱等待下一步处理。使用德国Christ Alpha 1-4 LSG冻干机在-50℃下冻干40 h,并使用RETSCH MM200自动球磨机研磨成细均质粉末,对于部分组织数量较少的核心则采取锐器粉碎的方式来保证其具有足够的组织量来测量稳定同位素,粉末经过筛绢过滤处理后,称取1.5 mg放入锡舟中待测。

### 1.3 稳定同位素分析

使用ISOPRIME 100稳定同位素质谱仪以及

vario ISOTOPE cube元素分析仪进行碳、氮稳定同位素测定,所有测定过程均在自然资源部第三海洋研究所分析测试平台进行。在测定过程中,采用美洲拟箭石(PDB)和纯化大气氮(N<sub>2</sub>)作为碳、氮稳定同位素的标准物质。同时,为保证测样结果的稳定性,每10个测试样品后插入3个标准同位素样品,分析精度为±0.06‰。

### 1.4 数据处理

渔业生物采样站点信息中的胴长以平均值±标准差(Mean±SD)形式呈现。并将每个个体的晶体连续片段的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值与其对应的晶体直径绘制成点线图,以此研究晶体连续片段 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值的变化趋势,通过R语言中SIBER包绘制柔鱼、日本爪乌贼个体营养生态位,计算个体的贝叶斯标准椭圆面积(Corrected standard ellipse area, SEAc)。通过R语言构建GAM模型,以分析眼睛晶体中 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值和晶体直径间的相关性,以此研究影响柔鱼和日本爪乌贼眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值的相关因素。所有统计检验均在SPSS 27.0软件中进行,显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。

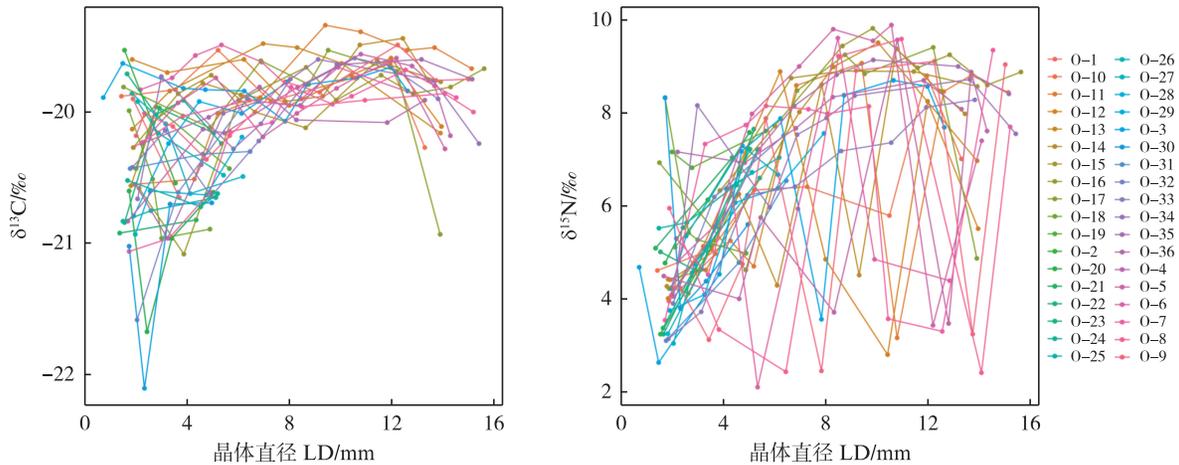
## 2 结果

### 2.1 柔鱼、日本爪乌贼眼睛晶体稳定同位素

本文分析了36尾柔鱼和30尾日本爪乌贼的眼睛晶体连续片段中的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值,柔鱼眼睛晶

体层数为2~10层;日本爪乌贼眼睛晶体层数为2~5层。研究发现,柔鱼生长过程的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为0.10‰~1.68‰、0.79‰~7.51‰;日本爪乌贼生长过程的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为0.15‰~1.20‰、0.81‰~7.05‰。在36个柔鱼眼睛晶体样本中,有4个样本的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随直径的增加而增加,3个样本的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随直径的增加而下降;有13个样本的

$\delta^{15}\text{N}$ 值随直径的增加而增加,1个样本的 $\delta^{15}\text{N}$ 值随直径的增加而下降。在30个日本爪乌贼样本中,有1个样本的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随直径的增加而增加,2个样本的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随直径的增加而下降;有6个样本的 $\delta^{15}\text{N}$ 值随直径的增加而下降(图1~2、表2)。其余柔鱼和日本爪乌贼眼睛晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值随直径的增加无明显变化规律。

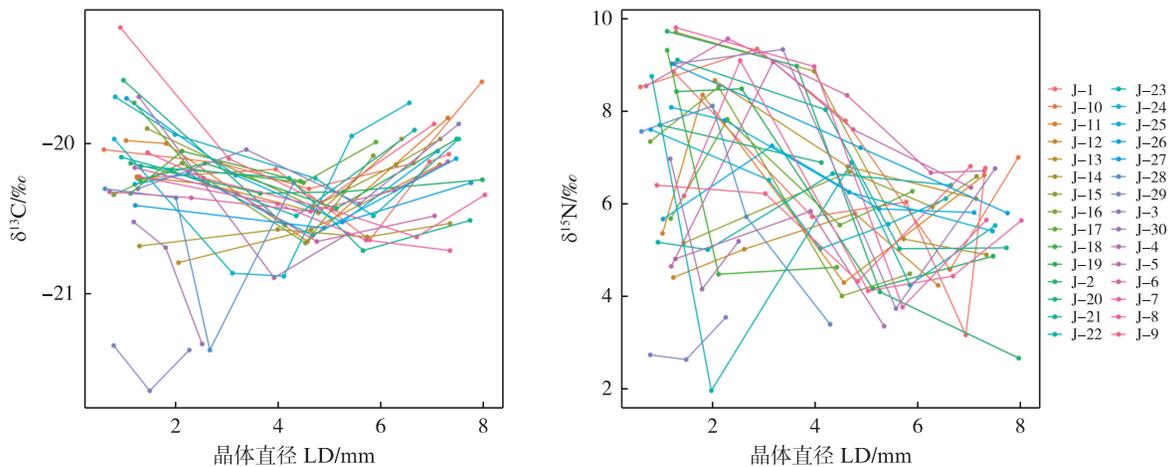


0-X代表编号为X的柔鱼。

0-X represents the *Ommastrephes bartramii* with the number X.

图1 柔鱼眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 的发育变化

Fig. 1 Developmental change of the values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in *Ommastrephes bartramii*'s eye crystals



J-X代表编号为X的日本爪乌贼。

J-X represents the *Onychoteuthis borealijaponicus* with the number X.

图2 日本爪乌贼眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 的发育变化

Fig. 2 Developmental change of the values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in *Onychoteuthis borealijaponicus*'s eye crystals

表2 眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值及对应生态位面积  
 Tab. 2 Values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of eye crystals and corresponding niche area

编号 ID	分层数 N	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$			$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$			生态位面积 SEAc/ $\text{‰}^2$
		最小值 Min	最大值 Max	变化范围 Range	最小值 Min	最大值 Max	变化范围 Range	
O-1	2	-20.65	-19.90	0.75	3.96	4.98	1.02	-
O-2	2	-20.54	-19.53	1.01	3.25	5.13	1.88	-
O-3	10	-20.07	-19.63	0.44	2.64	8.71	6.07	0.96
O-4	8	-20.83	-19.56	1.27	3.48	9.58	6.10	3.46
O-5	9	-20.28	-19.59	0.69	3.44	9.90	6.46	2.07
O-6	8	-19.90	-19.49	0.41	2.11	9.62	7.51	0.98
O-7	10	-21.06	-19.68	1.38	3.31	9.36	6.05	3.98
O-8	7	-20.27	-19.86	0.41	2.42	9.60	7.18	1.57
O-9	10	-20.36	-19.49	0.87	2.46	9.12	6.66	2.38
O-10	7	-20.27	-19.53	0.74	4.62	8.81	4.19	1.23
O-11	9	-20.55	-19.34	1.21	3.17	9.08	5.91	3.40
O-12	7	-20.11	-19.59	0.52	2.81	8.90	6.09	1.60
O-13	6	-20.16	-19.48	0.68	4.43	9.52	5.09	1.83
O-14	9	-20.56	-19.44	1.12	4.13	9.39	5.26	1.87
O-15	7	-20.27	-19.61	0.66	4.23	8.91	4.68	1.53
O-16	9	-21.08	-19.66	1.42	5.12	9.83	4.71	1.55
O-17	7	-20.93	-19.53	1.40	4.63	9.42	4.79	2.25
O-18	4	-20.96	-19.99	0.97	4.99	8.33	3.34	1.24
O-19	3	-20.43	-19.96	0.47	6.83	7.62	0.79	-
O-20	4	-21.67	-20.60	1.07	4.78	7.59	2.81	2.72
O-21	2	-20.92	-20.82	0.10	5.10	7.05	1.95	-
O-22	3	-20.84	-19.97	0.87	4.62	7.23	2.61	-
O-23	4	-20.24	-19.71	0.53	3.38	7.22	3.84	0.73
O-24	3	-20.72	-20.52	0.20	3.25	7.66	4.41	-
O-25	3	-20.83	-20.65	0.18	5.53	6.73	1.20	-
O-26	3	-20.48	-19.92	0.56	3.05	6.61	3.56	-
O-27	4	-20.62	-19.86	0.76	3.26	7.05	3.79	0.87
O-28	4	-20.93	-20.19	0.74	4.23	7.30	3.07	1.48
O-29	5	-20.79	-19.77	1.02	3.76	7.57	3.81	1.22
O-30	4	-22.10	-20.69	1.41	3.80	8.34	4.54	5.85
O-31	3	-20.43	-20.30	0.13	3.11	6.55	3.44	-
O-32	3	-21.58	-19.90	1.68	3.91	7.52	3.61	-
O-33	8	-20.64	-19.59	1.05	3.15	8.29	5.14	2.05
O-34	8	-20.66	-19.60	1.06	4.06	8.73	4.67	0.87
O-35	9	-20.96	-19.60	1.36	4.09	9.15	5.06	1.25
O-36	6	-20.24	-19.81	0.43	6.94	8.71	1.77	0.40
J-1	5	-20.64	-20.07	0.57	3.17	8.84	5.67	1.94
J-2	4	-20.33	-20.13	0.20	2.67	9.72	7.05	1.45
J-3	4	-20.40	-19.87	0.53	3.74	9.33	5.59	2.76
J-4	3	-20.89	-19.69	1.20	3.36	5.84	2.48	-
J-5	4	-20.65	-20.16	0.49	4.65	9.06	4.41	1.67
J-6	5	-20.45	-20.12	0.33	6.67	9.56	2.89	0.49
J-7	4	-20.71	-20.22	0.49	3.77	9.80	6.03	1.28
J-8	5	-20.62	-20.06	0.56	4.12	9.09	4.97	1.37
J-9	4	-20.39	-19.23	1.16	4.33	6.81	2.48	1.93
J-10	5	-20.30	-19.59	0.71	4.58	9.34	4.76	2.04
J-11	4	-20.65	-19.83	0.82	4.30	8.35	4.05	2.20
J-12	4	-20.46	-19.97	0.49	4.24	5.79	1.55	0.27
J-13	3	-20.79	-20.14	0.65	6.11	8.66	2.55	-
J-14	4	-20.68	-20.53	0.15	4.90	9.70	4.80	0.59
J-15	4	-20.42	-19.90	0.52	5.15	6.69	1.54	0.60
J-16	4	-20.66	-20.08	0.58	4.01	8.52	4.51	2.42
J-17	4	-20.26	-19.73	0.53	5.54	7.82	2.28	1.10
J-18	3	-20.33	-20.05	0.28	4.48	9.31	4.83	-
J-19	4	-20.43	-19.97	0.46	4.17	8.48	4.31	2.03
J-20	2	-20.54	-19.58	0.96	6.89	7.70	0.81	-
J-21	4	-20.71	-20.15	0.56	5.03	9.10	4.07	0.82
J-22	4	-20.48	-19.91	0.57	5.01	6.65	1.64	0.91
J-23	5	-20.48	-19.69	0.79	1.97	8.75	6.78	3.06
J-24	5	-20.88	-19.73	1.15	5.03	7.60	2.57	2.13
J-25	4	-20.61	-20.10	0.51	5.41	8.08	2.67	1.33
J-26	4	-20.52	-19.70	0.82	5.67	7.25	1.58	1.12
J-27	3	-20.56	-20.26	0.30	5.80	9.02	3.22	-
J-28	4	-21.37	-20.26	1.11	3.40	8.11	4.71	5.36
J-29	3	-21.64	-21.34	0.30	2.64	3.55	0.91	-
J-30	3	-21.33	-20.52	0.81	4.16	6.97	2.81	-

注:-代表眼睛晶体层数不足无法计算其营养生态位面积。

Notes: -represents insufficient crystal layers of the eye for calculating the nutritional niche area.

2.2 柔鱼、日本爪乌贼个体生态位

本研究以 36 尾柔鱼、30 尾日本爪乌贼眼睛晶体连续片段  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  值绘制营养生态位图,但部分柔鱼、日本爪乌贼个体的眼睛晶体层数不足无法计算其营养生态位面积。结果显示(图 3、表 2),柔鱼样品中有 80% 的个体生态位椭圆重合度高,生态位宽度范围为  $0.73\text{‰}^2 \sim 2.72\text{‰}^2$ ;日本爪

乌贼样品中有 82% 的个体生态位椭圆重合度高,生态位宽度范围为  $0.49\text{‰}^2 \sim 2.42\text{‰}^2$ ,所以大部分柔鱼、日本爪乌贼样本个体间营养生态位较接近。柔鱼、日本爪乌贼生态位面积最大分别为  $5.85\text{‰}^2$ 、 $5.36\text{‰}^2$ ,生态位面积最小分别为  $0.40\text{‰}^2$ 、 $0.27\text{‰}^2$ 。

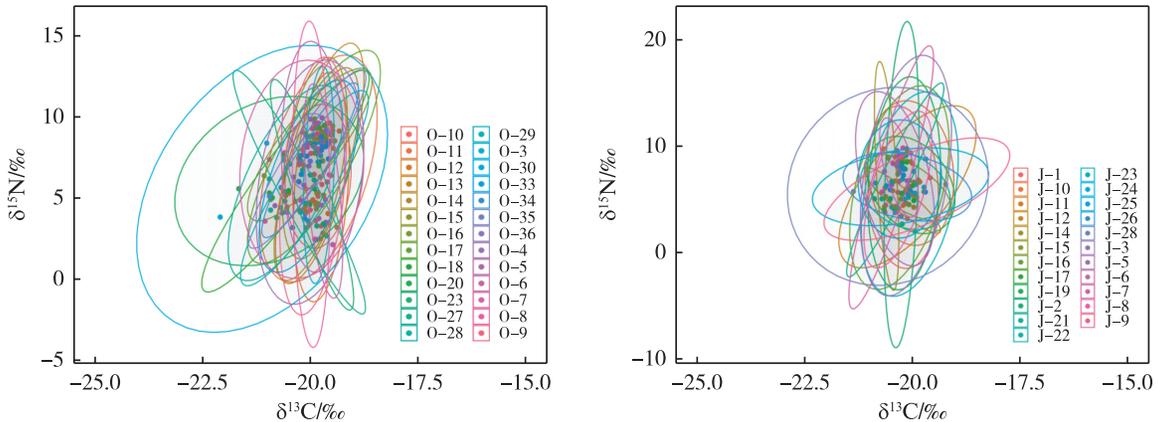


图 3 柔鱼和日本爪乌贼个体间生态位

Fig. 3 Interindividual niche of the *Ommastrephes bartramii* and *Onychoteuthis borealijaponicus*

2.3 稳定同位素与晶体直径关系

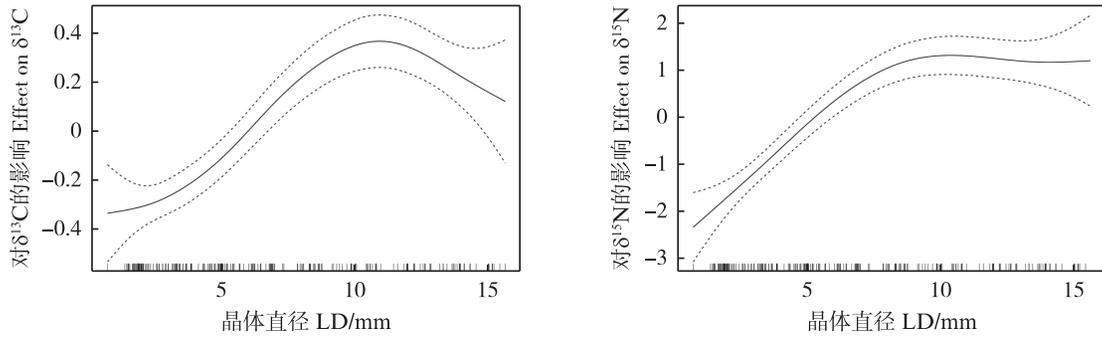
GAM 模型显示(表 3、图 4),柔鱼晶体直径和  $\delta^{13}\text{C}$  值存在显著的相关性,偏差解释率为 31.9%,  $\delta^{13}\text{C}$  值在 10.7 mm 达到最大,在此之前是呈现增加的趋势,在此之后则是呈现减小的趋势。柔鱼晶体直径和  $\delta^{15}\text{N}$  值的大小也存在显著性相关,偏差解释率为 34.3%,  $\delta^{15}\text{N}$  值随着晶体直径的增大呈现出增加的趋势,在 10 mm 处达到最大值,在此之后的  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化趋势不明显。

GAM 模型分析显示(表 4、图 5),日本爪乌贼晶体直径和  $\delta^{13}\text{C}$  值存在显著的相关性,偏差解释率为 12.9%,  $\delta^{13}\text{C}$  值在 4 mm 时达到最小值,在 4 mm 之前,  $\delta^{13}\text{C}$  值呈现出减小的趋势,在 4 mm 之后随着晶体直径的增加,  $\delta^{13}\text{C}$  值呈现出增加的趋势。日本爪乌贼晶体直径和  $\delta^{15}\text{N}$  值的大小存在显著性相关,偏差解释率为 19.4%,  $\delta^{15}\text{N}$  值呈现出一个波动的情况,在 3.2 mm 达到最大值。

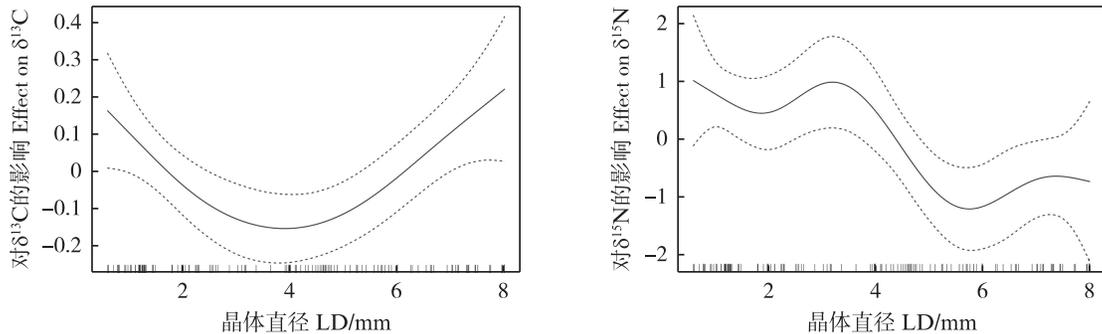
表 3 柔鱼  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta^{15}\text{N}$  与晶体直径间 GAM 模型的因子显著性

Tab. 3 Factorial significance of the GAM model between  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and crystal diameters in *Ommastrephes bartramii*

稳定同位素 Stable isotope	晶体直径 LD	偏差解释率 Deviance explained/%	AIC	$R^2$
$\delta^{13}\text{C}$	F=21.04 $P < 2 \times 10^{-16}$	31.9	195.13	0.308
$\delta^{15}\text{N}$	F=29.3 $P < 2 \times 10^{-16}$	34.3	819.85	0.334

图4 晶体直径对柔鱼  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  值的 GAM 模型分析图Fig. 4 GAM model analysis diagram of *Ommastrephes bartramii*'s LD to the values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ 表4 日本爪乌贼  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta^{15}\text{N}$  与晶体直径间 GAM 模型的因子显著性Tab. 4 Factorial significance of the GAM model between  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and crystal diameters in *Onychoteuthis borealijaponicus*

稳定同位素 Stable isotope	晶体直径 LD	偏差解释率 Deviance explained/%	AIC	$R^2$
$\delta^{13}\text{C}$	F=4.766 P=0.004	12.9	96.55	0.111
$\delta^{15}\text{N}$	F=4.058 P=0.001	19.4	469.17	0.159

图5 晶体直径对日本爪乌贼  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  值的 GAM 模型分析图Fig. 5 GAM model analysis diagram of *Onychoteuthis borealijaponicus*'s LD to the values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ 

### 3 讨论

#### 3.1 稳定同位素随个体发育的变化

在海洋生态系统中,可以通过海洋生物的软、硬组织测定个体一段生活史阶段的碳、氮稳定同位素值<sup>[15]</sup>, $\delta^{13}\text{C}$ 可用于指示初级生产力的来源以及区分生物个体摄食区域的水平和垂直变化<sup>[16]</sup>, $\delta^{15}\text{N}$ 用于确定生物个体的营养位置和指示生物个体的摄食营养差异变化<sup>[17]</sup>。眼睛晶体由丰富的蛋白质组成<sup>[18]</sup>,记录了生物个体整个生命周期的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值,其同位素组成也会随着生物个体的摄食和栖息地的变化而变化<sup>[19]</sup>。因此我们可以通过眼睛晶体连续片段的碳、氮稳定同位

素值来探讨个体不同生活史阶段的摄食变化。本研究测定了36尾柔鱼、30尾日本爪乌贼的眼睛晶体连续片段的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值,发现部分样本的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值随着胴体增大而增大,也有部分样本 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值随胴体增大而减小,但是大部分样本的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值与胴体增大之间没有明显的变化规律。XU等<sup>[19]</sup>在研究茎柔鱼眼睛晶体时也发现了类似个体稳定同位素值无规律变化的现象,因为柔鱼和日本爪乌贼是机会主义摄食者,具有很强的摄食柔性<sup>[20-21]</sup>,摄食柔性会使个体发育过程中猎食偏好和摄食位置发生随机变化,所以会出现柔鱼和日本爪乌贼眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值随胴体增大无规律变化的现象。

### 3.2 营养生态位

眼睛晶体内的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值可以反映不同个体或群体间的营养生态位关系<sup>[22]</sup>,使用眼睛晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值可以绘制生物的营养生态位,营养生态位宽度可以反映生物摄食的多样性和均匀度<sup>[23]</sup>,以及生物对栖息地和资源利用和竞争能力的强弱<sup>[24]</sup>。柔鱼个体的生态位面积为 $0.40\%e^2\sim 5.85\%e^2$ 、日本爪乌贼个体的生态位面积为 $0.27\%e^2\sim 5.36\%e^2$ 。捕捞样本位于黑潮-亲潮过渡区<sup>[25]</sup>,黑潮-亲潮交汇会带来丰富的营养物质,黑潮-亲潮过渡区是小型中上层鱼类重要的索饵育肥场,其营养源相对丰富。我们可以使用浮游生物中的桡足类的碳、氮稳定同位素值来作为该海域的同位素基线值,用以减少与可能影响基线值估计的其他浮游生物组成(如大小、营养地位、生化成分)相关的变化<sup>[26]</sup>。ZHANG等<sup>[26]</sup>和CHIBA等<sup>[27]</sup>均对黑潮-亲潮过渡区的桡足类稳定同位素值进行了测定,并且ZHANG等<sup>[26]</sup>的研究中的桡足类氮稳定同位素平均值明显低于CHIBA等<sup>[27]</sup>研究中的桡足类氮稳定同位素平均值,并且在ZHANG等<sup>[26]</sup>的研究中该区域桡足类3月的氮稳定同位素平均值(3.45)明显低于9月的氮稳定同位素平均值(6.63)。因此,个体同位素变化幅度较大可能是因为其生活海域中同位素基线值变化幅度较大。从总体看,83%的柔鱼样本和80%的日本爪乌贼样本的个体间的 $\delta^{13}\text{C}$ 的生态位幅度较小,但是 $\delta^{15}\text{N}$ 的生态位幅度较大,所以该海域的柔鱼、日本爪乌贼个体摄食水平存在差异。

### 3.3 稳定同位素与晶体直径关系

为了更深入地探讨影响西北太平洋柔鱼和日本爪乌贼眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值的因素,本文结合眼睛晶体直径来建立GAM模型。结果显示,柔鱼和日本爪乌贼眼睛晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $\delta^{15}\text{N}$ 值均与眼睛晶体直径存在相关性。研究发现,柔鱼眼睛晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值与晶体直径有相关性<sup>[11]</sup>,海洋生物中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着离岸距离的减少而增加<sup>[28-29]</sup>,所以推测柔鱼生长过程不断向着近岸的方向移动,而随着柔鱼的移动过程,海洋生物中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化体现到了柔鱼眼睛晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值上,所以在柔鱼眼睛晶体10.7 mm前的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现出上升趋势;随着柔鱼的发育,柔鱼开始摄食体型更大的猎物来满足自己性腺发育的营养需求<sup>[30]</sup>,并且摄食对象的选择也会更加稳定,所以

在柔鱼眼睛晶体10.7 mm后的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现出下降趋势。随着柔鱼的生长,柔鱼角质颚不断变大,柔鱼的捕食能力得到相应的提高<sup>[31]</sup>,所以推测柔鱼眼睛晶体的 $\delta^{15}\text{N}$ 呈现出增大的趋势可能是因为摄食更多的营养级较高的生物导致的。

日本爪乌贼在6月会向北洄游进行索饵<sup>[32]</sup>,并会在该区域滞留到秋季,而海洋浮游生物 $\delta^{13}\text{C}$ 从赤道逐渐向两极递减<sup>[33]</sup>,日本爪乌贼在洄游过程中,食物的来源发生改变导致了其眼睛晶体 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化<sup>[34]</sup>,所以日本爪乌贼眼睛晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在4 mm前呈现出的下降趋势;日本爪乌贼不断生长带来游泳能力的提升,为其更好的捕食能力提供了基础,所以日本爪乌贼眼睛晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在4 mm后呈现出上升趋势。日本爪乌贼眼睛晶体的 $\delta^{15}\text{N}$ 值在3.2 mm时达到最大值,推测日本爪乌贼在3.2 mm前为了满足快速生长的需求而不断捕食营养级高的生物<sup>[35]</sup>;在日本爪乌贼发育过程中, $\delta^{15}\text{N}$ 值呈现出不断波动的现象,可能是日本爪乌贼在西北太平洋海域洄游中所处位置不同引起的同位素基线值不断变化的结果<sup>[36]</sup>。

## 4 结论

本研究测定了36尾柔鱼、30尾日本爪乌贼眼睛晶体连续片段的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值,研究发现该海域的同位素基线值变化幅度较大以及该海域柔鱼、日本爪乌贼个体摄食水平存在差异。GAM模型显示,柔鱼、日本爪乌贼眼睛晶体直径与其晶体的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值存在显著的相关性,所以可以推测基线值和个体发育是影响组织 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值的因素。

### 参考文献:

- [1] 陈新军. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 321-330.  
CHEN X J. Development status of world cephalopod fisheries and suggestions for squid jigging fishery in China [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 321-330.
- [2] CHEN X J, LIU B L, YONG C. A review of the development of Chinese distant-water squid jigging fisheries [J]. Fisheries Research, 2008, 89(3): 211-221.
- [3] ORLOV A M. Some data on the distribution and biology of the boreal clubhook squid *Moroteuthis robusta* (Verrill, 1876) (Onychoteuthidae, Teuthida) in the Northwest

- Pacific[M]//LANDMAN N H, DAVIS R A, MAPES R H. Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives. Dordrecht: Springer, 2007.
- [4] QUAECK K. Stable isotope analysis of fish eye lenses: reconstruction of ontogenetic trends in spatial and trophic ecology of elasmobranchs and deep-water teleosts [D]. Southampton: University of Southampton, 2017.
- [5] 陈静, 陆化杰, 王芮, 等. 基于碳氮稳定同位素的西北印度洋鳶乌贼摄食习性研究[J]. 海洋与湖沼, 2022, 53(5): 1250-1257.
- CHEN J, LU H J, WANG R, et al. Feeding ecology of *Sthenoteuthis oualaniensis* based on carbon and nitrogen stable isotope analysis in the Northwest Indian ocean [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2022, 53(5): 1250-1257.
- [6] CHEREL Y, HOBSON K A. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2005, 272(1572): 1601-1607.
- [7] 胡贯宇, 陈新军, 刘必林, 等. 茎柔鱼耳石和角质颚微结构及轮纹判读[J]. 水产学报, 2015, 39(3): 361-370.
- HU G Y, CHEN X J, LIU B L, et al. Microstructure of statolith and beak for *Dosidicus gigas* and its determination of growth increments [J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(3): 361-370.
- [8] 李云凯, 贡艺, 陈新军. 稳定同位素技术在头足类摄食生态学中的应用[J]. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1541-1546.
- LI Y K, GONG Y, CHEN X J. Applications of stable isotope analysis in the trophic ecology studies of cephalopods [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(5): 1541-1546.
- [9] TOMAREV S I, PIATIGORSKY J. Lens crystallins of invertebrates-Diversity and recruitment from detoxification enzymes and novel proteins [J]. European Journal of Biochemistry, 1996, 235(3): 449-465.
- [10] 许巍, 刘必林, 陈新军, 等. 眼睛晶体在头足类生活史分析中的研究进展[J]. 大连海洋大学学报, 2018, 33(3): 408-412.
- XU W, LIU B L, CHEN X J, et al. Research advancements on role of eye lens in reconstruction of cephalopod life history [J]. Journal of Dalian Ocean University, 2018, 33(3): 408-412.
- [11] ZHANG J Q, LIU B L, HU S, et al. Ontogenetic trophic shifts by *Ommastrephes bartramii* in the North Pacific Ocean based on eye lens stable isotopes[J]. Fishes, 2022, 7(5): 295.
- [12] 周敏华, 张虎, 刘必林. 基于稳定同位素的江苏近海金乌贼摄食生态分析[J]. 上海海洋大学学报, 2024, 33(1): 202-210.
- ZHOU M H, ZHANG H, LIU B L. Feeding ecology of *Sepia esculenta* in Jiangsu coastal waters based on stable isotopes analysis[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2024, 33(1): 202-210.
- [13] 刘庭羽, 张嘉琦, 刘必林. 西北太平洋公海两种大洋性鱿鱼营养生态位分析[J/OL]. 上海海洋大学学报, 2024: 1-13. (2024-03-09). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.20240307.1153.010.html>.
- LIU T Y, ZHANG J Q, LIU B L. Trophic niche analysis of two species of Oceanic squid in the high sea of Northwest Pacific Ocean [J/OL]. Journal of Shanghai Ocean University, 2024: 1-13. (2024-03-09). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.20240307.1153.010.html>.
- [14] PHILLIPS K L, NICHOLS P D, JACKSON G D. Lipid and fatty acid composition of the mantle and digestive gland of four Southern Ocean squid species: implications for food-web studies [J]. Antarctic Science, 2002, 14(3): 212-220.
- [15] CHEREL Y, FONTAINE C, JACKSON G D, et al. Tissue, ontogenetic and sex-related differences in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the oceanic squid *Todarodes filippovae* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. Marine Biology, 2009, 156(4): 699-708.
- [16] CHEREL Y, HOBSON K A. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean [J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 329: 281-287.
- [17] TANAKA Y, MINAMI H, ISHIHI Y, et al. Relationship between prey utilization and growth variation in hatchery-reared Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis* (Temminck et Schlegel), larvae estimated using nitrogen stable isotope analysis [J]. Aquaculture Research, 2014, 45(3): 537-545.
- [18] 刘必林, 桓梦瑶, 许巍, 等. 鱼类眼睛晶体信息分析与应用研究进展[J]. 上海海洋大学学报, 2020, 29(2): 287-294.
- LIU B L, HUAN M Y, XU W, et al. Review of the information analysis and its application in fish eye lens [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2020, 29(2): 287-294.
- [19] XU W, CHEN X J, LIU B L, et al. Inter-individual variation in trophic history of *Dosidicus gigas*, as indicated by stable isotopes in eye lenses [J]. Aquaculture and Fisheries, 2019, 4(6): 261-267.
- [20] VIJAI D, SAKAI M, WAKABAYASHI T, et al. Effects of temperature on embryonic development and paralarval behavior of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii* [J]. Marine Ecology Progress Series, 2015, 529: 145-158.
- [21] WANG J T, YU W, CHEN X J, et al. Detection of

- potential fishing zones for neon flying squid based on remote-sensing data in the Northwest Pacific Ocean using an artificial neural network [J]. *International Journal of Remote Sensing*, 2015, 36(13): 3317-3330.
- [22] HAMMERSCHLAG-PEYER C M, YEAGER L A, ARAÚJO M S, et al. A hypothesis-testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios [J]. *PLoS One*, 2011, 6(11): e27104.
- [23] 张嘉琦, 刘必林. 基于碳氮稳定同位素技术的西北太平洋富山武装乌贼和相拟钩腕乌贼生态位变化研究 [J]. *大连海洋大学学报*, 2023, 38(3): 515-523.
- ZHANG J Q, LIU B L. Comparative analysis of ecological niche of *Enoploteuthis chunii* and *Abralia similis* in the Northwest Pacific Ocean [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2023, 38(3): 515-523.
- [24] 李云凯, 高小迪, 王琳禹, 等. 东太平洋中部中上层鲨鱼群落营养生态位分化 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 309-313.
- LI Y K, GAO X D, WANG L Y, et al. Trophic niche partitioning of pelagic sharks in Central Eastern Pacific inferred from stable isotope analysis [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(1): 309-313.
- [25] NISHIKAWA H, NISHIKAWA S, ISHIZAKI H, et al. Detection of the Oyashio and Kuroshio fronts under the projected climate change in the 21st century [J]. *Progress in Earth and Planetary Science*, 2020, 7: 29.
- [26] ZHANG J Q, LIU B L, HU S, et al. Trophic structure of micronekton in the Northwest Pacific Ocean [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 1-14.
- [27] CHIBA S, SUGISAKI H, KUWATA A, et al. Pan-North Pacific comparison of long-term variation in *Neocalanus* copepods based on stable isotope analysis [J]. *Progress in oceanography*, 2012, 97-100: 63-75.
- [28] MILLER T W, BRODEUR R D, RAU G H. Carbon stable isotopes reveal relative contribution of shelf-slope production to the Northern California Current Pelagic Community [J]. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(4): 1493-1503.
- [29] PENNINGTON J T, MAHONEY K L, KUWAHARA V S, et al. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review [J]. *Progress in Oceanography*, 2006, 69(2/4): 285-317.
- [30] 陈新军, 马金, 刘必林, 等. 基于耳石微结构的西北太平洋柔鱼群体结构、年龄与生长的研究 [J]. *水产学报*, 2011, 35(8): 1191-1198.
- CHEN X J, MA J, LIU B L, et al. Population structure, age and growth of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwest Pacific Ocean based on statolith microstructure [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(8): 1191-1198.
- [31] 王开立, 龚玉艳, 陈作志, 等. 基于稳定同位素技术的南海北部蓝圆鲹的营养生态位 [J]. *生态学杂志*, 2022, 41(4): 724-731.
- WANG K L, GONG Y Y, CHEN Z Z, et al. Trophic niche of *Decapterus maruadsi* in the northern South China Sea as revealed by stable isotope techniques [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2022, 41(4): 724-731.
- [32] 陈新军, 刘必林, 方舟, 等. 头足纲 [M]. 北京: 海洋出版社, 2019.
- CHEN X J, LIU B L, FANG Z, et al. *Tou Zu Gang* [M]. Beijing: China Ocean Press, 2019.
- [33] NEGRI A, DANERI G A, CEIA F, et al. The cephalopod prey of the Weddell seal, *Leptonychotes weddellii*, a biological sampler of the Antarctic marine ecosystem [J]. *Polar Biology*, 2016, 39(3): 561-564.
- [34] RAU G H, SWEENEY R E, KAPLAN I R. Plankton  $^{13}\text{C}$ :  $^{12}\text{C}$  ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans [J]. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers*, 1982, 29(8): 1035-1039.
- [35] NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 9-19.
- [36] WEST J B, BOWEN G J, DAWSON T E, et al. *Isoscapes: Understanding movement, pattern, and process on earth through isotope mapping* [M]. Dordrecht: Springer, 2017.

## Analysis of trophic niche changes during the individual developmental period of *Ommastrephes bartramii* and *Onychoteuthis borealijaponicus* in the high sea of Northwest Pacific Ocean

LIU Bilin<sup>1,2,3,4</sup>, LIU Tingyu<sup>1</sup>, SONG Linwei<sup>1</sup>

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China; 3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 4. Key Laboratory of Sustainable Utilization of Oceanic Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** In order to better understand the nutritional niche changes during the ontogeny period of *Ommastrephes bartramii* and *Onychoteuthis borealijaponicus*, 36 *O. bartramii* and 30 *O. borealijaponicus* samples were collected from "Songhang" fishery resources survey ship in 2021–2022, and stable isotopic analysis was conducted on their eye crystals. The results show that: the variation in individual  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values for *O. bartramii* ranged from 0.10‰ to 1.68‰ and 0.79‰ to 7.51‰, respectively; and the variation in individual  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values for *O. borealijaponicus* ranged from 0.15‰ to 1.20‰ and 0.81‰ to 7.05‰, respectively. The niche area change range for *O. bartramii* and *O. borealijaponicus* was 0.40‰<sup>2</sup>–5.85‰<sup>2</sup> and 0.27‰<sup>2</sup>–5.36‰<sup>2</sup>, respectively. GAM model analysis showed that the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of *O. bartramii* eye crystals had a significant correlation with crystal diameter, with deviation interpretation rates of 31.9% and 34.3%, respectively. Similarly, the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of *O. borealijaponicus* eye crystals were significantly correlated with crystal diameter, with deviation interpretation rates of 12.9% and 19.4%, respectively. According to the analysis, *O. bartramii* and *O. borealijaponicus* feeding flexibility is responsible for the irregular change of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values with increasing carcass size. The larger magnitude of individual isotopic changes reflects the greater magnitude of baseline isotopic values in the Kuroshio–Oyashio transition zone in Northwest Pacific Ocean. Additional 83% of the *O. bartramii* samples and 80% of the *O. borealijaponicus* samples niche amplitude of  $\delta^{13}\text{C}$  was small, but niche amplitude of  $\delta^{15}\text{N}$  was larger, so the feeding level of *O. bartramii* and *O. borealijaponicus* in this area is different. The GAM model showed that individual growth and baseline values were factors affecting the tissue  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values.

**Key words:** Northwest Pacific Ocean; *Ommastrephes bartramii*; *Onychoteuthis borealijaponicus*; eye crystal; carbon and nitrogen stable isotopes; GAM model