



南沙群岛海域鳶乌贼摄食习性与营养生态位

谢嘉仪^{1,2,3}, 张丽姿¹, 吴文秀¹, 周倍合¹, 陈秋杰¹,
招春旭⁴, 何雄波¹, 徐军², 颜云榕^{1,4,5*}

(1. 广东海洋大学水产学院, 广东 湛江 524088;

2. 中国科学院水生生物研究所, 湖北 武汉 430072;

3. 中国科学院大学, 北京 100049;

4. 南方海洋科学与工程广东省实验室(湛江), 南海资源大数据中心, 广东 湛江 524013;

5. 广东省深远海渔业管理与捕捞工程技术中心, 广东 湛江 524088)

摘要: 鳶乌贼在中国南海海域资源丰富, 是灯光罩网渔船的主要捕捞对象之一。本研究对南沙群岛海域中型群和微型群鳶乌贼样品进行采集, 利用传统胃含物分析法和碳、氮稳定同位素技术研究其摄食习性、营养级、营养生态位及与饵料生物的关系。结果显示, 鳶乌贼以摄食鱼类、头足类和甲壳类为主, 且在不同生长阶段, 饵料组成有所差异; 胴长小于 100 mm 的微型群和胴长小于 90 mm 的中型群个体摄食以浮游动物和小型鱼类为主, 100~119 mm 的微型群个体和 90~129 mm 的中型群个体摄食以甲壳类、头足类和鱼类为主, 大于 120 mm 的微型群和大于 130 mm 的中型群个体摄食饵料主要为鱼类和头足类。鳶乌贼中型群 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 7.17‰~10.13‰, $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 -19.61‰~-18.10‰, 微型群 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为 6.48‰~10.12‰, $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -19.63‰~-17.81‰。分析显示, 中型群和微型群的营养生态位重叠明显, 表明群体间存在对食物资源的竞争; 微型群的营养生态位宽幅大于中型群, 其中微型群雄性群体与其他 3 个群体的核心生态位重叠部分偏低。鳶乌贼中型群的营养级范围为 2.54~3.41, 平均营养级为 2.97, 微型群的营养级范围为 2.34~3.41, 平均营养级为 2.87; 微型群雄性营养级相对较低且与其他类群存在较大差异, 这可能与其体型大小密切相关。

关键词: 鳶乌贼; 胃含物分析; 稳定同位素; 生态位宽幅; 营养级

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

鳶乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 是一种掠食性的海洋生物^[1], 在生命的各个周期主要以鱼类、头足类、甲壳类等生物为食^[2-3], 也作为许多大洋性海水鱼类 [如金枪鱼、剑鱼、旗鱼和鲷鳬 (*Coryphaena hippurus*) 等]、哺乳动物 [如海豚和抹香鲸 (*Physeter macrocephalus*) 等] 和海鸟的

捕食对象^[4-6]。因此, 鳶乌贼在海洋食物网的物质循环和能量流动中起到非常重要的作用, 在生态系统中处于关键位置。

近年来国内外学者在不同海域中对鳶乌贼摄食习性方面展开相关研究。Chen 等^[2]在印度洋西北部海域的研究表明, 鳶乌贼主要摄食燕鳶

收稿日期: 2020-10-21 修回日期: 2020-12-24

资助项目: 南方海洋科学与工程广东省实验室(湛江)专项(ZJW-2019-08); 广东省海洋经济发展专项(GDNRC[2020]052); 广东省南海深远海渔业管理与捕捞工程技术中心配套经费

第一作者: 谢嘉仪(照片), 从事渔业资源学和水生生物学研究, E-mail: Xie_JYi@163.com

通信作者: 颜云榕, E-mail: yryan_gdou@163.com



属 (*Cypselurus*) 鱼类, 60% 以上的个体存在同类相食现象; 张宇美等^[3,7] 在南海海域应用碳氮稳定同位素技术研究鳶乌贼的摄食生态与营养位置, 在西沙群岛海域研究其摄食与繁殖生物学特性; 龚玉艳等^[8-9] 在南海中南部海域引入 DNA 条形码技术分别对中型群和微型群两个群体的摄食习性进行研究; 黄佳兴等^[10] 在南海中西部海域通过测定鳶乌贼中、微型群的碳氮稳定同位素值来比较其营养生态位的变化规律; 陆化杰等^[11] 在南海中沙群岛海域的研究显示, 头足类、中上层鱼类、软体动物以及甲壳动物等为鳶乌贼主要的摄食对象。在国外, Vecchione^[12] 分析了夏威夷海域鳶乌贼幼鱼的消化道含物; Shchetinnikov^[13] 研究了太平洋东部鳶乌贼的摄食结构; Takai 等^[14] 测定了鳶乌贼 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 在不同海域的地理差异; Parry^[15-16] 在太平洋中部海域分别探讨鳶乌贼的摄食行为以及营养水平随生长的变化情况。不同海域的环境条件和饵料生物会对鳶乌贼的摄食行为产生一定的影响^[17-18], 通过影响鳶乌贼的食物组成和摄食等级导致摄食情况随生长而变化。

鉴于鳶乌贼在海洋生态系统中的功能位置十分重要, 而南海鳶乌贼在个体大小上与其他海域的相比差别较大, 为了研究南海鳶乌贼的营养生态功能, 相关学者已经对东沙群岛、中沙群岛和西沙群岛等海域群体的摄食习性或营养结构做了研究, 但是目前对南沙群岛海域的鳶乌贼群体的摄食习性与营养生态位研究仍未有报道。本研究利用传统的胃含物分析方法并结合碳、氮稳定同位素技术研究鳶乌贼的摄食习性以及在海洋生态系统中的营养位置, 了解鳶乌贼与各种饵料生物之间的关系, 探讨鳶乌贼的营养生态功能差异, 为资源合理的开发利用提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集

本研究分别于 2018 年春季 (3 月)、夏季 (7 月)、秋季 (9 月) 和冬季 (12 月) 对南沙群岛海域 ($10^{\circ}23' \sim 11^{\circ}31' \text{ N}$, $113^{\circ}11' \sim 115^{\circ}35' \text{ E}$) 鳶乌贼进行采集。采样调查船为灯光罩网渔船“粤穗渔 30033”, 船长 55 m, 主机功率 622 kW, 网高 90 m, 网口周长 300 m, 船上配备 1 kW 金属卤素集鱼灯共 700 盏, 作业时开灯 300~400 盏。

<https://www.china-fishery.cn>

1.2 生物学测定

按照《海洋调查规范》(GB/T 12763.6-2007)^[19] 将低温保存的样品在实验室中解冻, 进行胴长、体质量、纯体质量、性腺重量以及胃的质量等生物学参数的测量 (其中体质量为完整个体的质量, 纯体质量为去除内脏器官后再进行称重获得的质量), 测量长度精确到 0.1 cm, 测量质量精确到 0.01 g, 并对摄食等级按 0~4 级进行划分^[20]; 性腺成熟度根据茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 的性成熟度标准划分为 I~V^[21]。根据其胴体背部发光器的有无及性成熟度情况分为中型群 (medium form, M) 和微型群 (dwarf form, D) 两个群体^[22-24]。

1.3 胃含物分析与同位素测定

在实验室中将低温冷冻保存的胃解冻后用滤纸吸干表面水分称重, 去除表面胃壁后再次称重, 在双筒解剖镜 (Leica Zoom 2000 Z45V) 下对胃含物中的食物组成进行分析鉴定, 其中鱼类主要以鱼骨、耳石、鳞片等形式出现; 头足类以角质颚、吸盘及被咬碎的肌肉等形式出现; 甲壳类则被鉴别出角质外壳、附肢和眼睛等。将挑选出的耳石、角质颚等硬质材料分别用 75% 的酒精进行保存以便后续进一步鉴定。

采集鳶乌贼胴体背部肌肉保存于离心管中以便冷冻干燥, 按照胴长 10 mm 为间隔进行分组抽样, 共抽取 165 个样品。上述样品放入德国 CHRIST 冷冻干燥机 (ALPHA1-4/2-4LD plus) 中保持恒温条件为 -45°C 干燥脱水 48 h, 使用研磨珠均质器 (美国 BIOSPEC MiniBeadbeater-16) 将完成干燥的肌肉研磨成粉末状, 再对每一个样品使用百万分之一精密天平 (德国 Sartorius, M4) 称量 0.2 mg 粉末装入锡囊 (Elemental Microanalysis, D1008, 8 mm×5 mm) 中包埋, 最后将处理完的样品使用 EA Isolink 元素分析仪和 253 Plus 同位素质谱仪测定其碳、氮稳定同位素值。

1.4 数据分析

通过测定样品中 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 可估算出鳶乌贼营养级大小, 其营养级计算公式^[25]:

$$\delta X = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000\%$$

$$\text{TP} = \lambda + \left[\frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}}{\Delta^{15}\text{N}} \right]$$

式中, δX 为碳或氮同位素比值; R_{sample} 为所测样

品同位素比值; R_{standard} 为标准物质同位素比值, 测定碳稳定同位素的标准物质为拟箭石 (PeeDee Belemnite Limestone), 测定氮稳定同位素的标准物质为标准大气。 $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 代表基线生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 本研究中该值参照黄佳兴等^[10] 以浮游动物桡足类为基线生物所测得的 $\delta^{15}\text{N}$ 值为 5.33‰; $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 代表所测生物即鳶乌贼 $\delta^{15}\text{N}$ 值; $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 代表 $\delta^{15}\text{N}$ 在每一营养级的传递富集值, 其均值为 3.4‰^[26]。

利用 SPSS 软件对该海域鳶乌贼中型群和微型群的雌、雄个体的营养级大小关系进行独立样本 t 检验, 分析其是否存在显著差异。使用 R version 3.6.1 软件中的 siar 程序包分别计算反映营养结构的碳氮稳定同位素量化指标^[27], 平均离心距离 (CD): 每个个体距其质心 (即所有个体 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值) 的平均欧氏距离, 度量营养多样性的平均程度; $\delta^{13}\text{C}$ 范围 (CR): $\delta^{13}\text{C}$ 最大值与最小值的差值, 反映食物来源多样性; $\delta^{15}\text{N}$ 范围 (NR): $\delta^{15}\text{N}$ 最大值与最小值的差值, 反映物种的营养长度; 平均最邻近距离 (MNND): 最邻近两点的欧式距离的平均值, 度量个体聚集的总体密度; 平均最邻近距离标准差 (SDNND): 最邻近两点距离的标准差, 衡量营养生态位分布的均匀程度; 凸多边形总面积 (TA): $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 双位图中所有个体所包围的凸多边形面积, 代表物种占据的营养生态位空间的总量; 以及矫正标准椭圆面积 (SEAc)。

2 结果

2.1 食物组成与胴长关系

通过对胃含物中饵料成分进行分析得知, 鱼类、头足类和甲壳类为鳶乌贼的主要食物。中、微型群摄食饵料种类组成总体上基本一致, 但不同胴长组间饵料组成的变化存在差异, 中型群在胴长小于 90 mm 的范围中饵料主要为小型鱼类, 在 90~99 mm 的胴长组中鱼类出现频率有所下降, 头足类出现频率上升, 在胴长大于 100 mm 的范围中, 鱼类、头足类和甲壳类出现频率在整体上均随着胴长的增加呈现逐渐上升的趋势, 但甲壳类总体出现频率较低。微型群的饵料中, 鱼类和头足类出现频率在整体上随着胴长的增加而逐渐升高, 甲壳类出现频率较低, 在胴长大于 119 mm 的范围中有所上升 (图 1)。

胃含物中, 中型群的耳石和角质颚在胴长小于 90 mm 的个体中出现频率较低, 而在胴长

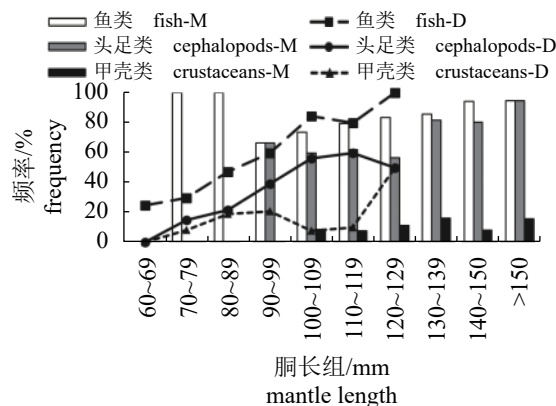


图 1 南沙群岛海域鳶乌贼饵料种类出现频率与胴长的关系

M. 中型群, D. 微型群, 下同

Fig. 1 Variability in food items of *S. oualaniensis* of different sizes in the Nansha Islands area

M. medium form, D. dwarf form, the same below

大于 90 mm 的胴长组中均有出现, 且数量随着胴长的增加而逐渐上升; 微型群的耳石和角质颚的数量在整体上均随胴长的增加呈逐渐上升的趋势 (图 2)。

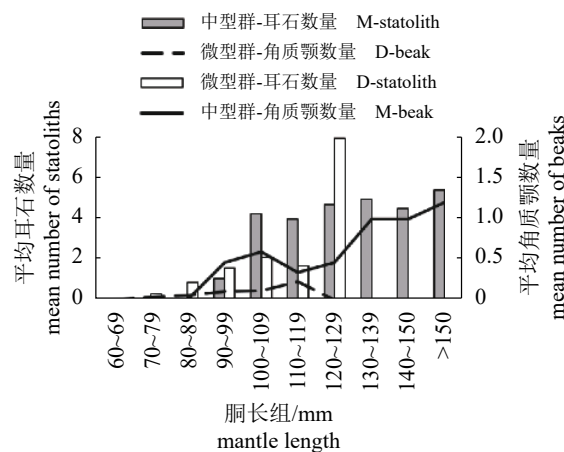


图 2 鳶乌贼胃含物中平均耳石、角质颚数量与胴长的关系

Fig. 2 Relationship between the mean number of otoliths and beaks in stomach contents and mantle length of *S. oualaniensis*

聚类分析表明, 随着胴长的增加, 可根据胃含物中的饵料生物组成将鳶乌贼分为 4 大类, 分别为微型群 (胴长为 60~99 mm) 和中型群 (胴长为 70~89 mm), 摄食浮游动物和小型鱼类; 微型群 (胴长为 100~119 mm) 和中型群 (胴长为 90~129 mm), 摄食头足类的比例有所上升; 微型群 (胴长为 120~129 mm), 主要摄食鱼类; 中型群 (胴

长大于 130 mm), 头足类和鱼类占饵料成分的比重大(图 3)。

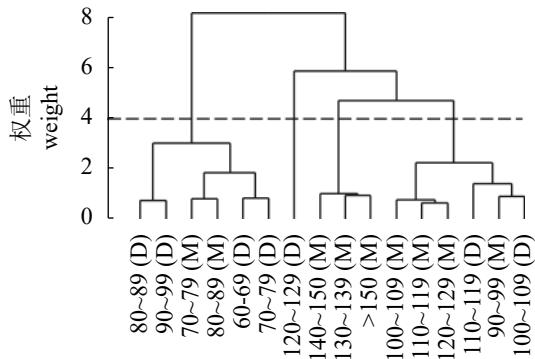


图 3 南沙群岛海域鸢乌贼食物组成聚类分析
 Fig. 3 Cluster analysis of food composition of *S. oualaniensis* in the Nansha Islands area

2.2 碳氮稳定同位素与营养生态位

南沙群岛海域鸢乌贼中型群 $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 $-19.61\text{‰} \sim -18.10\text{‰}$, 平均值为 -18.84‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 范围为 $7.17\text{‰} \sim 10.13\text{‰}$, 平均值为 8.64‰ ; 其中, 微型群 $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 $-19.63\text{‰} \sim -17.81\text{‰}$, 平均值为 -18.78‰ , $\delta^{15}\text{N}$ 范围为 $6.48\text{‰} \sim 10.12\text{‰}$, 平

均值为 8.30‰ 。中型群和微型群的碳稳定同位素值在相邻的胴长组中差异不显著, 而氮稳定同位素值随着胴长的增长呈明显的上升趋势(表 1)。

对比中型群和微型群鸢乌贼可知, 中型群的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值大于微型群, 平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在较小差异; 对比雌性和雄性鸢乌贼可知, 雌性个体的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值均大于雄性, 而平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不大(图 4)。

通过构建基于碳氮稳定同位素特征值的营养框架图可知, 南沙群岛海域鸢乌贼中型群和微型群的雌、雄个体的营养生态位相似, 生态位总空间(TA)和核心生态位(SEAc)均存在重叠现象, 且各群体之间的重叠率较高。据鸢乌贼的营养生态位变量显示, 微型群的 $\delta^{15}\text{N}$ 值频率分布范围(NR)、生态位总空间(TA)和核心生态位(SEAc)值均大于中型群, 其中 TA 值差异较明显; 中型群和微型群的营养多样性(CD)、 $\delta^{13}\text{C}$ 值频率分布范围(CR)、鱼类群落的整体密度(MNND)以及鱼类群落营养生态位分布范围(SDNND)参数指标差异不显著(表 2, 图 5)。

表 1 南沙群岛海域鸢乌贼不同胴长组的碳氮稳定同位素比值变化

Tab. 1 Variation of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ with the mantle length of *S. oualaniensis* in the Nansha Islands area

| 类型 type | 胴长/mm mantle length | 样品数/尾 number | 范围(平均值±标准差)/‰ range (mean±SD) | |
|--------------------|------------------------|-----------------|--|-----------------------------------|
| | | | $\delta^{13}\text{C}$ | $\delta^{15}\text{N}$ |
| 中型群 medium form | 90 ~ 99 | 2 | $-18.50 \sim -18.31 (-18.40 \pm 0.14)$ | $7.98 \sim 8.86 (8.42 \pm 0.63)$ |
| | 100 ~ 109 | 16 | $-19.61 \sim -18.14 (-18.86 \pm 0.44)$ | $7.28 \sim 9.32 (8.24 \pm 0.63)$ |
| | 110 ~ 119 | 16 | $-19.60 \sim -18.10 (-18.93 \pm 0.44)$ | $7.73 \sim 10.13 (8.74 \pm 0.60)$ |
| | 120 ~ 129 | 19 | $-19.42 \sim -18.29 (-18.86 \pm 0.40)$ | $7.43 \sim 9.88 (8.66 \pm 0.70)$ |
| | 130 ~ 139 | 11 | $-19.33 \sim -18.11 (-18.62 \pm 0.31)$ | $7.72 \sim 9.09 (8.43 \pm 0.47)$ |
| | 140 ~ 150 | 15 | $-19.51 \sim -18.33 (-18.91 \pm 0.41)$ | $8.10 \sim 9.80 (8.95 \pm 0.65)$ |
| | >150 | 11 | $-19.31 \sim -18.36 (-18.86 \pm 0.36)$ | $7.17 \sim 9.99 (8.84 \pm 0.85)$ |
| | 整体 total | 90 | $-19.61 \sim -18.10 (-18.84 \pm 0.40)$ | $7.17 \sim 10.13 (8.64 \pm 0.68)$ |
| 微型群 dwarf form | <60 | 2 | $-19.42 \sim -19.27 (-19.35 \pm 0.11)$ | $7.21 \sim 7.22 (7.21 \pm 0.01)$ |
| | 60 ~ 69 | 7 | $-19.23 \sim -18.64 (-18.95 \pm 0.24)$ | $7.09 \sim 8.20 (7.60 \pm 0.40)$ |
| | 70 ~ 79 | 18 | $-19.56 \sim -18.21 (-18.87 \pm 0.41)$ | $6.79 \sim 10.12 (8.32 \pm 0.89)$ |
| | 80 ~ 89 | 19 | $-19.43 \sim -18.27 (-18.84 \pm 0.34)$ | $6.48 \sim 9.60 (8.15 \pm 0.82)$ |
| | 90 ~ 99 | 17 | $-19.63 \sim -17.81 (-18.72 \pm 0.54)$ | $7.49 \sim 9.66 (8.38 \pm 0.78)$ |
| | 100 ~ 109 | 5 | $-18.52 \sim -18.33 (-18.43 \pm 0.09)$ | $8.05 \sim 9.10 (8.55 \pm 0.45)$ |
| | 110 ~ 119 | 6 | $-18.57 \sim -18.06 (-18.41 \pm 0.19)$ | $8.08 \sim 10.07 (9.22 \pm 0.68)$ |
| | 120 ~ 129 | 1 | $-18.58 \sim -18.58 (-18.58 \pm 0.00)$ | $9.46 \sim 9.46 (9.46 \pm 0.00)$ |
| | 整体 total | 75 | $-19.63 \sim -17.81 (-18.78 \pm 0.42)$ | $6.48 \sim 10.12 (8.30 \pm 0.84)$ |

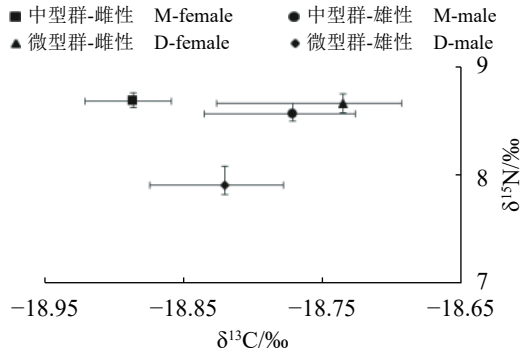


图 4 南沙群岛海域鸢乌贼中型群和微型群雌雄的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的双位图

Fig. 4 Stable isotope biplots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *S. oualaniensis* of male and female of medium and dwarf forms in the Nansha Islands area

2.3 营养级

根据 $\delta^{15}\text{N}$ 值计算出南沙群岛海域鸢乌贼中型群的营养级范围为 2.54~3.41, 平均营养级为

2.97, 雄性营养级范围为 2.57~3.41, 平均营养级为 2.95, 雌性营养级范围为 2.54~3.37, 平均营养级为 3.02; 微型群的营养级范围为 2.34~3.41, 平均营养级为 2.87, 雄性营养级范围为 2.34~3.41, 平均营养级为 2.76, 雌性营养级范围为 2.56~3.39, 平均营养级为 2.98。

分析表明, 鸢乌贼中型群雄性群体、中型群雌性群体和微型群雌性群体之间的平均营养级无显著差异; 微型群雄性群体的营养级相对较低, 与其他 3 个群体的营养级之间均存在显著差异 ($P < 0.05$)。随着胴长的增加, 中型群雌性个体的营养级大小存在波动, 但基本保持平稳, 其余群体均表现为逐渐增大的趋势 (图 6)。

3 讨论

3.1 摄食习性

食性差异在个体大小不同的鸢乌贼中有所

表 2 南沙群岛海域鸢乌贼的营养生态位变量

Tab. 2 Trophic niche variables of *S. oualaniensis* in the Nansha Islands area

| 参数 parameter | 中型群 medium | | | 微型群 dwarf | | |
|-----------------|------------|---------|---------|-----------|---------|---------|
| | 雌性 female | 雄性 male | 总 total | 雌性 female | 雄性 male | 总 total |
| CD | 0.68 | 0.76 | 0.72 | 0.79 | 0.76 | 0.85 |
| CR | 1.30 | 1.51 | 1.51 | 1.82 | 1.38 | 1.82 |
| NR | 2.82 | 2.85 | 2.96 | 2.84 | 3.64 | 3.64 |
| MNND | 0.12 | 0.14 | 0.10 | 0.19 | 0.18 | 0.13 |
| SDNND | 0.09 | 0.08 | 0.06 | 0.13 | 0.15 | 0.09 |
| SEAc | 0.67 | 0.98 | 0.80 | 1.04 | 1.00 | 1.11 |
| TA | 2.27 | 2.82 | 3.20 | 3.49 | 3.27 | 4.16 |

注: CD. 平均离心距离; CR. $\delta^{13}\text{C}$ 范围; NR. $\delta^{15}\text{N}$ 范围; MNND. 平均最邻近距离; SDNND. 最邻近距离标准差; SEAc. 标准椭圆面积; TA. 凸多边形总面积

Notes: CD. distance to centroid; CR. $\delta^{13}\text{C}$ range; NR. $\delta^{15}\text{N}$ range; MNND. nearest neighbor distance; SDNND. standard deviation of nearest neighbor distance; SEAc. standard ellipse area; TA. total area

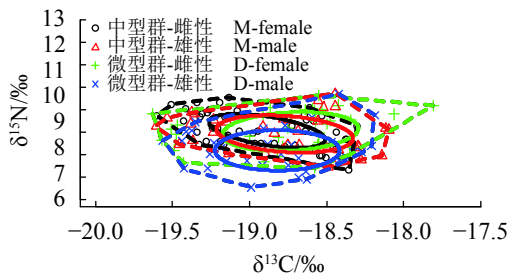


图 5 基于碳氮稳定同位素的鸢乌贼营养框架图
Fig. 5 Trophic niches based on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of *S. oualaniensis*

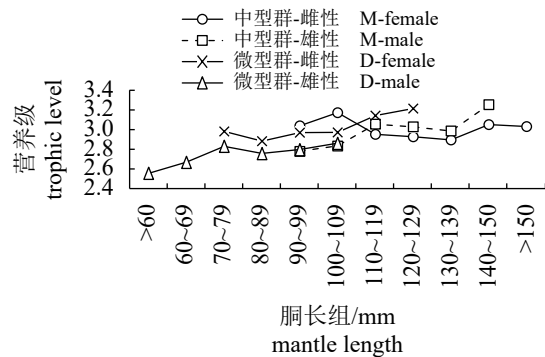


图 6 南沙群岛海域鸢乌贼营养级关系比较
Fig. 6 Comparison of trophic level of *S. oualaniensis* in the Nansha Islands area

体现。相关研究发现, 鸢乌贼幼体(胴长为 80~100 mm) 主要以大型桡足类、磷虾、端足类、甲壳类、毛颚类以及仔稚鱼等为食, 对甲壳类生物摄食量随个体的生长而减少, 胴长为 130~150 mm 的个体几乎仅摄食鱼类 [60%~80% 为灯笼鱼科 (Myctophidae)] 和小型同类^[28]。Chen 等^[2] 研究表明, 胴长大于 200 mm 的鸢乌贼主要摄食燕鳐属鱼类, 胴长大于 400 mm 的个体同类在胃含物中的比例达到 50% 以上。本研究同样发现鸢乌贼的饵料组成在不同胴长组中存在差异, 在幼体时期主要以浮游动物和小型鱼类为食, 并逐渐转向摄食甲壳类、头足类和鱼类。随着个体的生长, 摄食量增大, 胴长大于 120 mm 的微型群和胴长大于 130 mm 的中型群个体摄食鱼类及头足类的比例逐渐增加, 直至占主要比例, 两类饵料生物在胃含物中出现的频率达 50% 以上。鱼类、头足类和甲壳类均为中型群和微型群鸢乌贼的主要摄食对象, 其主要区别为饵料生物种类在不同胴长范围内所占比例不同, 体型大小差异可能是重要的影响因素。

鸢乌贼在个体发育过程中存在食性转变的现象, 仔鱼时期鸢乌贼不需要摄食, 依靠卵黄囊储存的能量以维持生存, 待能量耗尽后, 开始随水流移动进行被动摄食^[29]。柔鱼科 (Ommastrephidae) 头足类在早期阶段主要以碎屑为食, 摄食状态由原来悬浮于水体的被动摄食转化为主动摄食, 形成了头足类动物一种独特的生存策略^[30]。随着胴长的增加, 鸢乌贼的摄食对象由小型的甲壳类和幼鱼向体型相对较大的鱼类及头足类生物转变。这一现象也符合“最佳摄食理论”^[31], 即捕食者会随着个体的生长, 倾向选择体型较大的猎物为食, 在自身最大的限度上获得营养物质。本研究中, 南沙群岛海域鸢乌贼对饵料生物的选择随着个体的生长, 由浮游生物逐渐向游泳生物的摄食转变机制与之一致。

此外, 由于不同海域的基础饵料生物有所差别, 导致鸢乌贼的摄食种类存在一定的差异。相关研究表明, 在印度洋西北部海域, 糠虾类和桡足类是鸢乌贼重要的食物来源^[32]。在太平洋东部热带海域, 鸢乌贼大量摄食甲壳类生物 (占摄食量的 50%) 和仔稚鱼^[13]。在菲律宾西部海域, 鱼类 [带鱼 (*Trichiurus* sp.)、鲹科 (Carangidae) 和鲱科 (Clupeidae)]、柔鱼和磷虾等为鸢乌贼主要

摄食对象^[33]。在夏威夷海域, 鸢乌贼主要以灯笼鱼科、光腹鲷科 (Anoplogasteridae) 和锤颌鱼科 (Omosudidae) 等鱼类, 以及爪乌贼科 (Onychoteuthidae) 和武装乌贼科 (Enoploteuthidae) 等头足类为食^[15]。本研究通过胃含物分析法得知, 在南沙群岛海域鸢乌贼以灯笼鱼科的鱼类以及钩腕乌贼属 (*Abrolia*) 的头足类为主要摄食对象。在不同海域中, 饵料生物种类可能相近, 如在南海的东沙群岛、中沙群岛和西沙群岛海域, 鸢乌贼的主要摄食对象为甲壳类、鱼类以及头足类等, 但由于不同海域饵料生物总量基础不同, 鸢乌贼对饵料种类的选择虽存在一定的偏好, 但当喜食种类生物量不足时, 会通过摄食其他的种类作为补充。此外, 前文已经分析得出鸢乌贼的摄食习性随胴长的增加而发生改变, 不同大小个体的鸢乌贼食性存在差异, 而南沙群岛海域鸢乌贼个体比印度洋等其他海域的小, 在饵料组成上自然会与其他海域的群体不同。

3.2 碳氮同位素特征与营养生态位

稳定同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 值在初级生产者间存在差异, 在不同的营养级之间变化不大, 可用来指示食物的来源, 而 $\delta^{15}\text{N}$ 值会随着能量的流动, 在食物链中逐步富集^[26-27, 34]。鸢乌贼中型群和微型群的摄食种类十分接近, 故两个群体在 $\delta^{13}\text{C}$ 值频率分布范围间的差距不大。微型群的 $\delta^{15}\text{N}$ 值频率分布范围大于中型群, 即其营养跨度大, 所处的营养级层次波动较为剧烈。二者的平均最邻近距离、最邻近距离标准差以及平均离心距离相差不大, 说明中型群和微型群的营养冗余程度和营养多样性平均程度相似, 分布均匀度基本一致。同时, 鸢乌贼的中、微型群、雌雄群体之间营养生态位重叠均比较明显, 说明群体间食物来源接近, 存在较为明显的摄食竞争关系。但微型群的凸多边形总面积和矫正标准椭圆面积值均比中型群大, 即微型群所占据的营养生态位宽幅大于中型群, 其中微型群雄性与其他 3 个群体相比, 标准椭圆面积重叠部分偏低。据此推测, 在对食物资源竞争的过程中, 由于微型群雄性个体的竞争能力不如其他类群的个体, 导致其营养结构发生了适应性的改变。

3.3 营养级关系

胃含物分析法是研究摄食生态与食物网的传统方法, 能够直观地反映捕食者的饵料组成,

但由于其偶然性较大, 仅能反映捕食者在被捕获时的摄食情况, 使能获得的信息有限, 而结合使用的碳氮稳定同位素不仅能够反映捕食者在较长一段时间内摄食情况的变化, 还可以较为精准地评估生物在食物链中的营养级位置^[35]。

捕食者的摄食习性与食物组成决定其营养级位置, 随着个体的生长, $\delta^{15}\text{N}$ 值在捕食者体内不断富集, 营养级相应增加^[36]。Parry^[16] 的研究结果显示, 鸢乌贼 $\delta^{15}\text{N}$ 值随胴长的增加呈现指数型增长, 本研究中营养级大小随胴长增加出现明显增长趋势。在远洋生态系统中, 大多数消费者的体型均比其猎物大, 因此生物体的大小是衡量其营养水平的一个良好指标^[37-38]。鸢乌贼个体间存在同类相食的现象, 体型较大的个体会以小体型个体为食, 微型群体的生存受中型群的影响而被限制^[39]。本研究样品中, 鸢乌贼微型群雄性个体的体型相对较小, 在捕食竞争中处于劣势, 以捕食营养级低的小型生物为主, 其营养级也普遍比其他具有体型优势的类群低。因此可以推断, 中型群与微型群、雌性个体与雄性个体之间在体型上的差异, 其摄食竞争能力存在偏差, 捕食饵料营养层次组成存在较明显的不同, 进而导致鸢乌贼群体间的营养级大小产生差异。

通过稳定同位素技术评估生物所处的营养级位置, 可用于构建食物链或食物网来反映自然界中捕食者与被捕食者长期相互作用的关系^[40]。鸢乌贼作为大洋中金枪鱼、鲨鱼、海豚等较大体型鱼类主要的饵料食物^[41-42], 以鱼类、头足类和甲壳类等生物为主要摄食对象, 说明鸢乌贼在食物链的物质传递和能量流动中起着承上启下的作用。本研究中, 鸢乌贼中、微型群的营养级分别为 2.97 和 2.87, 表明鸢乌贼处于食物链的中等位置, 与以往的研究结果基本一致^[3]。黄佳兴等^[10] 对南海中西部海域研究测得鸢乌贼营养级大小与本研究相近, 而 Chen 等^[2] 及张宇美^[3] 分别对印度洋西北部海域和南海海域的鸢乌贼进行研究, 其平均营养级分别为 4.19 和 3.29。相比之下, 本研究海域的鸢乌贼营养级与 Chen 等^[2] 的研究结果差异较大, 这与不同海域的地理群体之间存在差异有关, 南海海域的鸢乌贼种群体型明显比印度洋海域的小; 与张宇美^[3] 的研究结果(南海海域) 的差异相对较小, 产生的误差

可能与所选取的基线生物种类不同有关, 研究中通常选取该海域常年存在、食性单一的初级消费者作为基线生物, 张宇美研究中选取的对象为华贵栉孔扇贝 (*Mimachlamys nobilis*), 与本研究选取的物种桡足类不同, 可能会影响估算营养级的准确性。

参考文献 (References):

- [1] Braid H E, Deeds J, DeGrasse, S L, *et al.* Preying on commercial fisheries and accumulating paralytic shellfish toxins: a dietary analysis of invasive *Dosidicus gigas* (Cephalopoda Ommastrephidae) stranded in Pacific Canada[J]. *Marine Biology*, 2012, 159(1): 25-31.
- [2] Chen X J, Liu B L, Tian S Q, *et al.* Fishery biology of purpleback squid, *Sthenoteuthis oualaniensis*, in the northwest Indian Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2007, 83(1): 98-104.
- [3] 张宇美. 基于碳氮稳定同位素的南海鸢乌贼摄食生态与营养级研究 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2014.
Zhang Y M. Feeding habits and trophic level of purpleback flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis* based on carbon and nitrogen stable isotope analysis in the South China Sea[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2014 (in Chinese).
- [4] Lansdell M, Young J. Pelagic cephalopods from eastern Australia: species composition, horizontal and vertical distribution determined from the diets of pelagic fishes[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2007, 17(2): 125-138.
- [5] Watanabe H, Kubodera T, Ichii T, *et al.* Feeding habits of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the transitional region of the central North Pacific[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 266: 173-184.
- [6] Corre M L, Cherel Y, Lagarde F, *et al.* Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 255: 289-301.
- [7] 张宇美, 颜云榕, 卢伙胜, 等. 西沙群岛海域鸢乌贼摄食与繁殖生物学初步研究[J]. *广东海洋大学学报*, 2013, 33(3): 56-64.
Zhang Y M, Yan Y R, Lu H S, *et al.* Study on feeding and reproduction biology of purple flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Western South China Sea[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2013, 33(3): 56-64(in Chinese).

- [8] 龚玉艳, 詹凤娉, 杨玉滔, 等. 南海鳶乌贼摄食习性的初步研究[J]. *南方水产科学*, 2016, 12(4): 80-87.
Gong Y Y, Zhan F P, Yang Y T, *et al.* Feeding habits of *Symplectoteuthis oualaniensis* in the South China Sea[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(4): 80-87(in Chinese).
- [9] 龚玉艳, 孔啸兰, 杨玉滔, 等. 南海鳶乌贼微型群体的摄食习性研究[J]. *海洋渔业*, 2018, 40(4): 394-403.
Gong Y Y, Kong X L, Yang Y T, *et al.* Feeding habits of dwarf-form *Sthenoteuthis oualaniensis* population in the South China Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(4): 394-403(in Chinese).
- [10] 黄佳兴, 龚玉艳, 徐姗楠, 等. 南海中西部海域鳶乌贼中型群和微型群的营养生态位[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2822-2828.
Huang J X, Gong Y Y, Xu S N, *et al.* Trophic niche of medium-form and dwarf-form of purple flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the central and western South China Sea[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(8): 2822-2828(in Chinese).
- [11] 陆化杰, 童玉和, 刘维, 等. 厄尔尼诺年春季中国南海中沙群岛海域鳶乌贼的渔业生物学特性[J]. *水产学报*, 2018, 42(6): 912-921.
Lu H J, Tong Y H, Liu W, *et al.* Fisheries biological characteristics of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the spring season in the El Nino year of 2016 in the Zhongsha Islands waters of South China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(6): 912-921(in Chinese).
- [12] Vecchione M. A method for examining the structure and contents of the digestive tract in paralarval squids[J]. *Bulletin of Marine Science*, 1991, 49(1-2): 300-308.
- [13] Shchetinnikov A S. Feeding spectrum of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Oegopsida) in the eastern Pacific[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1992, 72(4): 849-860.
- [14] Takai N, Onaka S, Ikeda Y, *et al.* Geographical variations in carbon and nitrogen stable isotope ratios in squid[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2000, 80(4): 675-684.
- [15] Parry M. Feeding behavior of two ommastrephid squids *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis* off Hawaii[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 318: 229-235.
- [16] Parry M. Trophic variation with length in two ommastrephid squids, *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis*[J]. *Marine Biology*, 2008, 153(3): 249-256.
- [17] 招春旭, 邱星宇, 何雄波, 等. 南海春季月相、水深、作业时间与鳶乌贼CPUE的关系[J]. *水产学报*, 2019, 43(11): 2372-2382.
Zhao C X, Qiu X Y, He X B, *et al.* Relationship between lunar phase, water depth and operation time and CPUE of purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*) in South China Sea in spring[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(11): 2372-2382(in Chinese).
- [18] 郭有俊, 吴文秀, 凌炜琪, 等. 海南东南部海域春季鳶乌贼CPUE与海洋环境关系[J]. *广东海洋大学学报*, 2020, 40(6): 63-70.
Guo Y J, Wu W X, Ling W Q, *et al.* Relationship between CPUE of *Sthenoteuthis oualaniensis* and environmental factors in the southeastern coast of Hainan in spring[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2020, 40(6): 63-70(in Chinese).
- [19] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.6-2007 海洋调查规范 第6部分: 海洋生物调查[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.
General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T 12763.6-2007 Specifications for oceanographic survey—Part 6: marine biological survey[S]. Beijing: China Standard Press, 2008 (in Chinese).
- [20] 陈大纲. 渔业资源生物学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997: 94.
Chen D G. Fishery resources biology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1997: 94 (in Chinese).
- [21] Ehrhardt N M, Jacquemin P S, Garcia B F, *et al.* On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico[J]. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1983(231): 306-340.
- [22] 张鹏, 晏磊, 杨炳忠, 等. 春季南沙海域鳶乌贼种群结构特征的研究[J]. *南方水产科学*, 2015, 11(5): 11-19.
Zhang P, Yan L, Yang B Z, *et al.* Population structure of purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*) in Nansha area in spring[J]. *South China Fisheries Science*, 2015, 11(5): 11-19(in Chinese).
- [23] Nesis K N. Population structure of oceanic Ommastrephids, with particular reference to *Sthenoteuthis oualaniensis*: a review[M]//Okutani T, O'Dor R K, Kubodera T. Recent advances in Cephalopod fishery biology. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 375-383.
- [24] Labe L L. Catch rate of oceanic squid by jigging method in the South China Sea area III: Western Philippines[C]//Proceedings of the SEAFDEC Seminar
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- on Fishery Resources in the South China Sea, Area III: Western Philippines. Bangkok: Southeast Asian Fisheries Development Center, 2000: 19-31.
- [25] McKinney C R, McCrea J M, Epstein S, *et al.* Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios[J]. *Review of Scientific Instruments*, 1950, 21(8): 724-730.
- [26] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [27] Layman C A, Arrington D A, Montana C G, *et al.* Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?[J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 42-48.
- [28] Naidenova N N, Nigmatullin C M, Gaevskaya A V. The helminth fauna and host-parasite relations of squids *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson) (Cephalopoda, Ommastrephidae) in the Indian Ocean and the Red Sea[C]//Parasitology and Pathology in Marine Organisms of the World Ocean, NOAA Technical Report NMFS. 1985, 25: 113-116.
- [29] Sajikumar K K, Ragesh N, Venkatesan V, *et al.* Morphological development and distribution of paralarvae and juveniles of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Ommastrephidae), in the Southeastern Arabian Sea[J]. *Vie et Milieu - Life and Environment*, 2018, 68(2-3): 75-86.
- [30] Fernández-Álvarez F Á, Machordom A, García-Jiménez R, *et al.* Predatory flying squids are detritivores during their early planktonic life[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 3440.
- [31] Stephens D W, Krebs J R. Foraging theory[M]. New Jersey: Princeton University Press, 1986: 22-24.
- [32] 钱卫国, 陈新军, 刘必林, 等. 印度洋西北海域秋季鳶乌贼渔场分布与浮游动物的关系[J]. *海洋渔业*, 2006, 28(4): 265-271.
- Qian W G, Chen X J, Liu B L, *et al.* The relationship between fishing ground distribution of *Symlectoteuthis oualaniensis* and zooplankton in the northwestern Indian Ocean in autumn[J]. *Marine Fisheries*, 2006, 28(4): 265-271(in Chinese).
- [33] Basir S. Biological feature of an oceanic squid, *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea, Area III: Western Philippines[C]//Proceedings of the SEAFDEC Seminar on Fishery Resources in the South China Sea, Area III: Western Philippines. Bangkok: Southeast Asian Fisheries Development Center, 2000: 135-147.
- [34] Thompson D R, Bury S J, Hobson K A, *et al.* Stable isotopes in ecological studies[J]. *Oecologia*, 2005, 144(4): 517-519.
- [35] 颜云榕, 卢伙胜, 金显仕. 海洋鱼类摄食生态与食物网研究进展[J]. *水产学报*, 2011, 35(1): 145-153.
- Yan Y R, Lu H S, Jin X S. Marine fish feeding ecology and food web: progress and perspectives[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(1): 145-153(in Chinese).
- [36] 纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠. 鱼类营养级在海洋生态系统研究中的应用[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(4): 878-887.
- Ji W W, Li S F, Chen X Z. Application of fish trophic level in marine ecosystem[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(4): 878-887(in Chinese).
- [37] Borgmann U. Models on the slope of, and biomass flow up, the biomass size spectrum[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1987, 44(S2): S136-S140.
- [38] France R, Chandler M, Peters R. Mapping trophic continua of benthic foodwebs: body size- $\delta^{15}\text{N}$ relationships[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, 174: 301-306.
- [39] 招春旭, 陈昭澎, 何雄波, 等. 基于耳石微结构的南海春季鳶乌贼日龄、生长与种群结构的研究[J]. *水生生物学学报*, 2017, 41(4): 884-890.
- Zhao C X, Chen Z P, He X B, *et al.* Age, growth and population structure of purple back flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea in spring based on statolith microstructure[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41(4): 884-890(in Chinese).
- [40] Layman C A, Quattrochi J P, Peyer C M, *et al.* Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(10): 937-944.
- [41] Kuramochi T, Kubobodera T, Miyazaki N. Squids eaten by Dalls' porpoises, *Phocoenoides dalli* in the northwestern North Pacific and in the Berrng Sea[J]. *Recent Advances in Fisheries Biology*, Tokyo: Tokai University Press, 1933: 229-240.
- [42] Olson R J, Popp B N, Graham B S, *et al.* Food-web inferences of stable isotope spatial patterns in copepods and yellowfin tuna in the pelagic eastern Pacific Ocean[J]. *Progress in Oceanography*, 2010, 86(1-2): 124-138.

Feeding habit and trophic niche of purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*) in the Nansha Islands area, South China Sea

XIE Jiayi^{1,2,3}, ZHANG Lizi¹, WU Wenxiu¹, ZHOU Beihe¹, CHEN Qiujie¹,
ZHAO Chunxu⁴, HE Xiongbo¹, XU Jun², YAN Yunrong^{1,4,5*}

(1. Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China;

2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China;

3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

4. Marine Resources Big Data Center of South China Sea, Southern Marine Science and
Engineering Guangdong Laboratory (Zhanjiang), Zhanjiang 524013, China;

5. Guangdong Provincial Engineering and Technology Research Center of Far Sea Fisheries Management and
Fishing of South China Sea, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: The purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*), which is one of the main fishing objects for light attracting falling-net fishing vessels, has abundant resources in the South China Sea. In this study, samples of medium-form and dwarf-form of *S. oualaniensis* were collected in the Nansha Islands area. Traditional stomach contents analysis and carbon and nitrogen stable isotope analysis were used to study feeding habit, trophic level, trophic niche and their relationship with feeding organisms. Consequently, *S. oualaniensis* mainly fed on fish, cephalopods and crustaceans, and the food composition was different at different growth stages. The medium-form smaller than 90 mm ML and the dwarf-form smaller than 100 mm ML fed on zooplankton and small fish. The medium-form ranging 90-129 mm ML and the dwarf-form ranging 100-119 mm ML fed mainly on crustaceans, cephalopods and fish. The food intake was mostly by fish and cephalopods for the medium-form larger than 130 mm ML and the dwarf-form larger than 120 mm ML. Besides, the $\delta^{13}\text{C}$ value of the medium-form ranged from -19.61‰ to -18.10‰ and the $\delta^{15}\text{N}$ value ranged from 7.17‰ to 10.13‰. The $\delta^{13}\text{C}$ value of the dwarf-form ranged from -19.63‰ to -17.81‰ and the $\delta^{15}\text{N}$ value ranged from 6.48‰ to 10.12‰. Analysis showed that there was an overlap of trophic niches between the medium-form and the dwarf-form, which indicated that the squids had competition for food resources. The trophic niche of dwarf-form was larger than medium-form, and there was lower overlap between the dwarf- male group and the other three groups. In addition, the mean trophic level was 2.97 and ranged from 2.54 to 3.41 for the medium-form, and the mean trophic level was 2.87 and ranged from 2.34 to 3.41 for the dwarf-form. The trophic level of the dwarf-male group was relatively low and quite different compared with other groups, which may be closely related to body size.

Key words: *Sthenoteuthis oualaniensis*; stomach contents analysis; stable isotope; niche width; trophic level

Corresponding author: YAN Yunrong. E-mail: yryan_gdou@163.com

Funding projects: Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhanjiang) (ZJW-2019-08); Special Project of Guangdong Provincial Marine Economy Development of China (GDNRC[2020]052); Guangdong Provincial Engineering and Technology Research Center of Far Sea Fisheries Management and Fishing of South China Sea Matching Funds