



头足类角质颚的色素沉积机制

林静远¹, 刘必林^{1,2,3,4,5*}, 金宵⁶

- (1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
3. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
4. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;
5. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306;
6. 华东理工大学材料科学与工程学院, 上海 200237)

摘要: 角质颚是头足类重要的摄食器官, 其表面具有特殊的色素沉积。为了探明角质颚色素的沉积机理, 本研究分析了角质颚色素沉积程度不同的3种头足类(剑尖枪乌贼、茎柔鱼、曼氏无针乌贼), 以及茎柔鱼角质颚色素沉积程度不同部位(喙部、侧壁、翼部)的主要化学成分和碳氮稳定同位素比。结果显示, 茎柔鱼角质颚不同部位的蛋白质与儿茶酚含量为喙部>侧壁>翼部, 而C/N比值为翼部>侧壁>喙部; 3种头足类角质颚中蛋白质与儿茶酚含量为曼氏无针乌贼>茎柔鱼>剑尖枪乌贼, 而C/N比值为剑尖枪乌贼>茎柔鱼>曼氏无针乌贼。茎柔鱼角质颚各部位壳聚糖含量与C/N值呈显著正相关, 各部位蛋白质含量与C/N值呈显著负相关; 3种头足类角质颚C/N随壳聚糖含量增大而增大, C/N随蛋白质含量增大而减小。角质颚C/N增大, 则几丁质含量高, 蛋白质含量低, 对应色素沉积变浅; C/N减小, 则几丁质含量低, 蛋白质含量高, 对应色素沉积变深。研究表明, 蛋白质与几丁质含量的高低决定角质颚色素沉积的深浅, 这一结论为研究头足类种间食性差异以及个体发育期食性转变提供了基础。

关键词: 头足类; 角质颚; 色素沉积; 化学成分; C/N比值

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

角质颚是头足类重要的摄食器官, 因其具有稳定的形态结构、耐腐蚀、机械强度高以及信息储存良好等特性, 受到国内外学者的广泛关注, 此外它还具有色素沉积这一特殊性质, 从喙部接近黑色, 到翼部色素沉积程度逐渐降低^[1-3]。Wolff^[4]首先对太平洋中的18种头足类角质颚色素沉积程度进行了描述。随后Castro等^[5]提出了角质颚色素沉积的0~8级分类。方舟^[6]则将北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)角质颚色素沉积程度分为7个等级, 去除了0级, 随柔鱼个体增长, 角质颚色素沉积变化逐渐变缓。

Miserez等^[7]研究发现, 角质颚色素沉积现象主要与其化学组成有关, 在对加利福尼亚沿岸的茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)角质颚成分进行分析后, 发现角质颚主要是由水、几丁质、蛋白质以及儿茶酚等物质构成。

近年来, 稳定同位素分析技术不断成熟, 头足类硬组织中的碳、氮稳定同位素(¹³C、¹⁵N)可提供较长期的摄食信息及食物网中的物质和能量的传递信息^[8-10]。通过研究角质颚碳氮稳定同位素比值(C/N), 结合角质颚色素沉积程度, 可以了解头足类的食性变化以及栖息环境。本研

收稿日期: 2018-11-04 修回日期: 2019-10-01

资助项目: 国家重点研发计划(2019YFD0901404); 国家自然科学基金(41876141); 上海市“浦江人才”计划项目(18PJ1404100); 上海市高校特聘教授“东方学者”岗位计划项目(0810000243); 上海市科技创新行动计划(19DZ1207502)

通信作者: 刘必林, E-mail: bl-liu@shou.edu.cn

究拟分析茎柔鱼角质颚不同部位(喙部、侧壁、翼部)的色素沉积深浅,以及不同色素沉积程度的3种头足类[剑尖枪乌贼(*Uroteuthis edulis*)、茎柔鱼、曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)]角质颚的化学组成、碳氮稳定同位素比值及二者的关系,揭示角质颚色素沉积机制。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2017年6月于赤道附近海域(00°09'~04°23'S, 85°15'~179°20'W)采集茎柔鱼32尾,2013年8月在东海海域(72°00'~32°00'N, 121°30'~126°30'E)采集曼式无针乌贼18尾、剑尖枪乌贼15尾。样品在实验室解冻后,用镊子取出角质颚并保存于75%的酒精内。

本研究将茎柔鱼角质颚按喙部、侧壁以及翼部边缘分为3块,从喙部到翼部色素沉积程度逐渐降低,由喙部接近黑色到侧壁颜色变浅,最后到翼部接近透明(图1)。同时还选取了3种不同种类头足类:剑尖枪乌贼、茎柔鱼、曼式无针乌贼,它们角质颚色素沉积程度依次加深(图2)。



图1 茎柔鱼角质颚不同部位色素沉积程度

Fig. 1 Different parts of *D. gigas* beak with different pigmentation



图2 三种头足类角质颚色素沉积程度

Fig. 2 Different beaks of three Cephalopods with different pigmentation

1.2 角质颚化学成分分析

水份含量测定使用冷冻干燥法,将角质颚在含水状态下称重,之后将角质颚冷冻干燥72 h,取出后再称重,相减得出其含水量;壳聚糖测定使用酸水解法,用标准水解溶液(6 mol/L HCl和5%苯酚)在1 mL水解管中水解;儿茶酚等染色物质测定使用碱过氧化法,将冷冻干燥后的角质颚放入1 mol/L的NaOH溶液中浸泡24 h^[7]。在110 °C下水解24 h;蛋白质的测定采用总量相减法^[7]。

1.3 角质颚稳定同位素分析

首先使用1%的盐酸将角质颚样品浸洗1 min,然后用去离子水或超纯水冲净。将角质颚放入冷冻干燥机内干燥(-55 °C,干燥24 h以上),用MM 400混合型球磨仪(Retsch GmbH, Haan, Germany)研磨1.5 min,研磨得到的颗粒用100目筛筛滤。称重1.5 mg,用铝箔包被后送入Isoprime 100稳定同位素质谱仪(Isoprime Corporation, Cheadle, UK)和vario Isotope cube元素分析仪(Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定碳、氮稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$):

$$\delta X = \frac{R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}} \times 1000$$

式中, X 代表 ^{13}C 或 ^{15}N ; R_{sample} 为所测得的同位素比值($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或者 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)^[11]。碳稳定同位素的标准样本值 R_{standard} 采用PDB值(Pee Dee Belemnite),氮稳定同位素的标准采用大气氮。为保证实验结果的精确度和准确度,每10个样品放入1个标准样本,使用USGS 24(-16.049‰ VPDB)和USGS 26(53.7‰ VN2)校准碳、氮稳定同位素,分析精度为0.05‰ ($\delta^{13}\text{C}$)、0.06‰ ($\delta^{15}\text{N}$)。

1.4 数据分析

采用ANOVA方差分析比较3种头足类角质颚的壳聚糖和蛋白质含量差异的显著性。采用线性回归分析碳氮稳定同位素比值(C/N)与角质颚不同部位(喙部、侧壁、翼部)壳聚糖、蛋白质质量占总角质颚湿重百分比间的关系。

2 结果

2.1 角质颚化学成分

对茎柔鱼角质颚不同部位(喙部、侧壁、翼部)化学成分分析显示,喙部蛋白质含量明显高于水份、壳聚糖和儿茶酚,侧壁蛋白质和

水份的含量明显高于壳聚糖和儿茶酚,翼部水份含量明显高于蛋白质、壳聚糖和儿茶酚(表1)。对3种不同色素沉积的头足类角质颚化学成分分析显示,尽管三者角质颚蛋白质含量均最高,

其次为水份、壳聚糖和儿茶酚,但是每一种头足类角质颚4种化学成分所占比例有所不同(表1)。ANOVA分析显示,3种头足类角质颚之间的壳聚糖与蛋白质含量差异性均显著($P<0.05$,表2)。

表1 茎柔鱼角质颚不同色素沉积部位以及3种不同色素沉积头足类角质颚化学组成

Tab. 1 Chemical composition of different parts of beak of *D. gigas* and of different beaks of different Cephalopods

内容 content	水 water	壳聚糖 chitosan	儿茶酚 catechol	蛋白质 protein	%
角质颚不同部位 different parts of beaks	翼部 wing	70.69±0.42	24.41±0.84	1.50±0.26	3.32±0.88
	侧壁 lateral wall	42.90±0.34	15.96±0.61	9.78±0.81	31.35±0.16
	喙部 rostrum	19.19±1.61	10.21±0.86	11.10±0.90	59.51±2.54
不同种类角质颚 different beaks of different Cephalopods	剑尖枪乌贼 <i>U. edulis</i>	27.64±0.23	22.09±0.65	5.94±0.76	40.46±0.45
	茎柔鱼 <i>D. gigas</i>	27.85±0.93	21.37±0.97	6.82±0.69	43.95±0.98
	曼氏无针乌贼 <i>S. maindroni</i>	26.17±0.10	18.71±0.37	7.51±0.11	46.74±0.87

表2 三种头足类角质颚的壳聚糖和蛋白质含量ANOVA分析结果

Tab. 2 ANOVA results of chitosan and protein in beaks of three different Cephalopods

种类 species	化学成分 chemical composition	df	F	P
剑尖枪乌贼/茎柔鱼 <i>U. edulis</i> / <i>D. gigas</i>	壳聚糖 chitosan	1	5.21	0.03
剑尖枪乌贼/曼氏无针乌贼 <i>U. edulis</i> / <i>S. maindroni</i>		1	335.12	<0.001
茎柔鱼/曼氏无针乌贼 <i>D. gigas</i> / <i>S. maindroni</i>		1	112.85	<0.001
剑尖枪乌贼/茎柔鱼 <i>U. edulis</i> / <i>D. gigas</i>	蛋白质 protein	1	178.30	<0.001
剑尖枪乌贼/曼氏无针乌贼 <i>U. edulis</i> / <i>S. maindroni</i>		1	1 067.58	<0.001
茎柔鱼/曼氏无针乌贼 <i>D. gigas</i> / <i>S. maindroni</i>		1	111.85	<0.001

2.2 角质颚C/N比值

茎柔鱼角质颚翼部C/N值为3.20~3.57 (3.40±0.10),侧壁C/N值为3.16~3.51 (3.32±0.08),喙部C/N值为3.01~3.71 (3.26±0.14);剑尖枪乌贼角质颚C/N值为3.52~3.73 (3.57±0.06),茎柔鱼角质颚

C/N值为3.12~3.60 (3.34±0.05),曼氏无针乌贼角质颚C/N值为3.12~3.64 (3.08±0.03)(表3)。ANOVA分析显示,茎柔鱼角质颚不同部位C/N差异性均显著,3种头足类角质颚C/N间差异性均显著($P<0.05$,表4)。

表3 茎柔鱼角质颚不同色素沉积部位以及3种不同色素沉积头足类角质颚C/N值

Tab. 3 C/N values of different parts of beak of *D. gigas* and of different beaks of different Cephalopods

C/N	最大值 maximum	最小值 minimum	平均值 average	标准差 standard deviation	
角质颚不同部位 different parts of same beak	翼部 wing	3.57	3.20	3.40	0.10
	侧壁 lateral wall	3.51	3.16	3.32	0.08
	喙部 rostrum	3.71	3.01	3.26	0.14
不同种类角质颚 different beaks of different species	剑尖枪乌贼 <i>U. edulis</i>	3.73	3.52	3.57	0.06
	茎柔鱼 <i>D. gigas</i>	3.60	3.12	3.34	0.05
	曼氏无针乌贼 <i>S. maindroni</i>	3.12	3.04	3.08	0.03

表4 茎柔鱼角质颚不同色素沉积部位以及3种不同色素沉积头足类角质颚C/N值ANOVA分析结果

Tab. 4 ANOVA results of different parts of beak of *D. gigas* and of different beaks of different Cephalopods

		内容 content	df	F	P
角质颚不同部位 different parts of same beak	喙部/侧壁	rostrum / lateral wall	1	5.37	0.02
	侧壁/翼部	lateral wall / wing	1	12.76	<0.001
	喙部/翼部	rostrum / wing	1	22.81	<0.001
不同种类角质颚 different beaks of different species	剑尖枪乌贼/茎柔鱼	<i>U. edulis</i> / <i>D. gigas</i>	1	212.66	<0.001
	剑尖枪乌贼/曼氏无针乌贼	<i>U. edulis</i> / <i>S. maindroni</i>	1	734.57	<0.001
	曼氏无针乌贼/茎柔鱼	<i>S. maindroni</i> / <i>D. gigas</i>	1	85.45	<0.001

2.3 角质颚化学成分与C/N比值关系

线性回归显示, 茎柔鱼角质颚喙部、侧壁和翼部的C/N值与壳聚糖含量均呈极显著的正线性相关($P<0.01$), 与蛋白质含量均呈显著的负线性相关($P<0.01$)(图3, 图4)。

线性回归显示, 3种不同头足类角质颚C/N值随壳聚糖含量增加而增大, 随蛋白质含量增加而减小(图5)。

3 讨论

头足类角质颚存在色素沉积现象, 黑色素主要是由多巴与蛋白质中组氨酸等物质交联形成的多巴聚合物, 之后转变为儿茶酚导致的^[12-13]。Miserez等^[7, 14]对比分析茎柔鱼角质颚的透明(色素未沉积)、半透明(色素沉积过程中)以及不透明(色素已经完全沉积)3个部分的化学成分发现, 无色素沉积的翼部的壳聚糖含量高于有色素沉积的喙部, 而蛋白质含量喙部高于翼部。色素沉积浅的翼部含有70%的水份、25%的壳聚糖(基本单元为N-乙酰氨基葡萄糖)和5%的蛋白质, 而色素沉积深的喙部含有15%~20%的水份、10%~15%的壳聚糖和60%的蛋白质。本研究发现了化学成分与角质颚色素沉积的关系, 茎柔鱼角质颚喙部儿茶酚等染色物质和蛋白质的含量较高, 壳聚糖和水份的含量较低, 使得喙部较黑, 色素沉积程度高。在翼部, 儿茶酚等物质和蛋白质的含量逐渐降低, 壳聚糖和水份的含量提高, 因此翼部接近透明, 色素沉积程度低。本实验对3种不同色素沉积的头足类的角质颚化学成分的分析同样证明, 角质颚中的蛋白质、儿茶酚含量高, 壳聚糖、水份含量低导致色素沉积深, 反之则色素沉积浅。

以往研究表明, 角质颚中壳聚糖的C/N值比

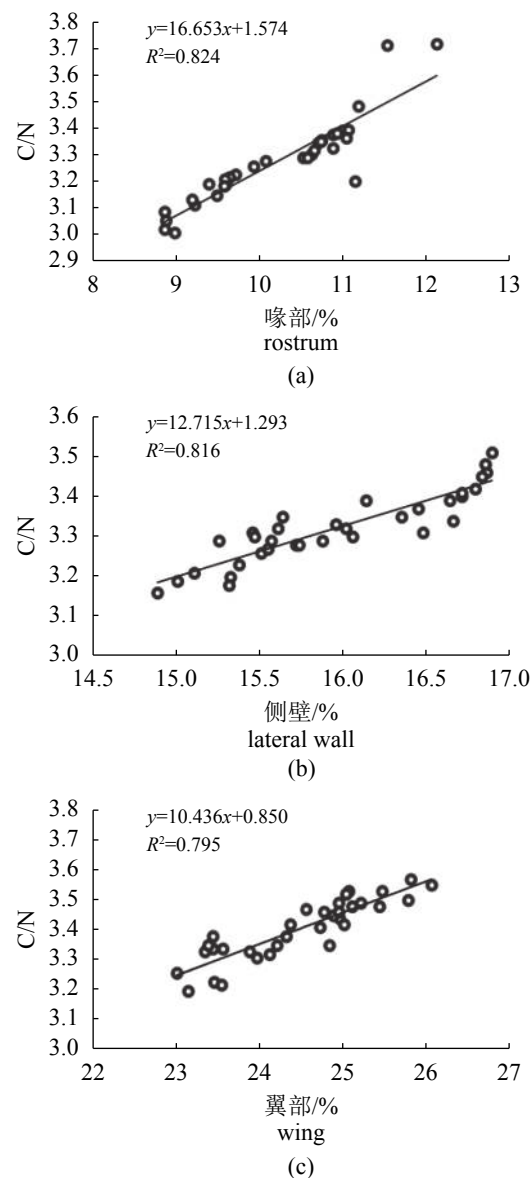


图3 茎柔鱼角质颚各部壳聚糖含量与C/N值

Fig. 3 Relationships between C/N value and chitosan content of different parts of *D. gigas* beak

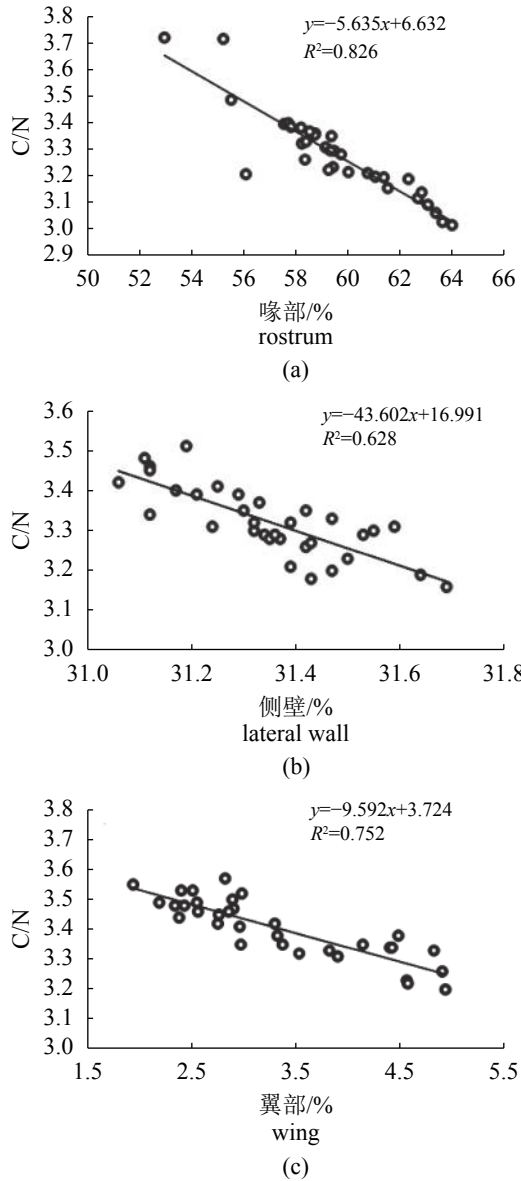


图4 茎柔鱼角质颚各部蛋白质含量与C/N比值
 Fig. 4 Relationships between C/N value and protein content of different parts of *D. gigas* beak

蛋白质中的高^[15]。本研究通过分析角质颚C/N值与角质颚化学成分间的关系, 结合化学成分与色素沉积程度间的关系, 得出C/N值与角质颚色素沉积程度间的关系, 进而了解头足类食性变化以及其栖息环境的差异。有研究发现大王乌贼(*Architeuthis dux*)角质颚中的C/N值(1.42~1.99)明显低于南极褶柔鱼(*Todarodes filippovae*)角质颚中的C/N值(3.45~3.60), 这说明大王乌贼角质颚的色素沉积程度明显高于南极褶柔鱼^[16]。与此相同, 本研究发现茎柔鱼角质颚C/N值从喙部到翼部逐渐升高, 这正与喙部到翼部色素沉积逐渐变浅相对应。角质颚色素沉积程度的加深是由

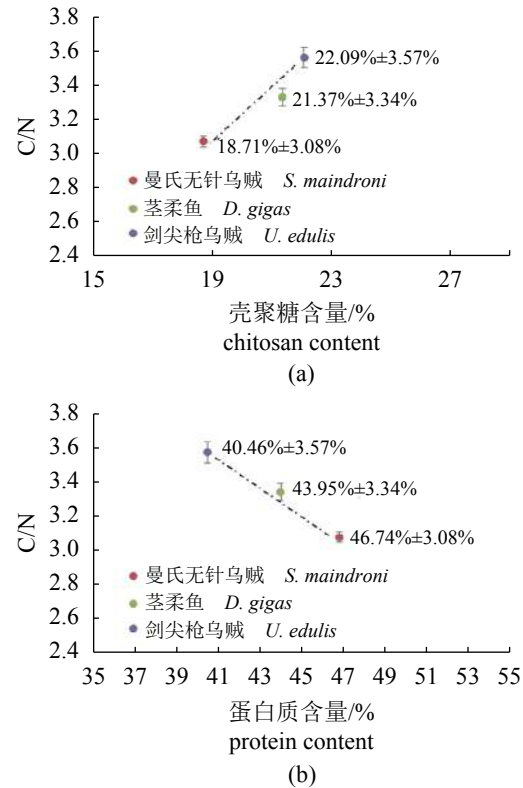


图5 3种头足类角质颚壳聚糖、蛋白质含量与C/N值的关系

Fig. 5 Relationships between C/N value and protein content or chitosan of different Cephalopods

于摄食的变化导致, 茎柔鱼行动迅速, 垂直活动能力很强, 在生活史各个阶段食性不同, 幼龄时期以甲壳类为食, 因此角质颚喙部色素沉积较深, 后期成体主要捕食鱼类和头足类, 角质颚侧壁、翼部色素沉积较浅^[17]。

在比较3种头足类C/N值后发现, 它们的角质颚C/N值种间差异显著($P < 0.01$), 其中剑尖枪乌贼角质颚的C/N值(3.57 ± 0.06) > 茎柔鱼(3.34 ± 0.05) > 曼氏无针乌贼(3.08 ± 0.03), 3种头足类角质颚C/N值均随壳聚糖含量的增加而增大, C/N值随蛋白质含量的增加而减小, 由此通过比较不同种类之间角质颚的C/N值可以确定它们之间角质颚色素沉积度的差异。角质颚色素沉积的深浅除了与食性有关, 还与栖息水层有关。有研究表明底栖生活的乌贼类角质颚侧壁与翼部色素沉积往往较深, C/N值较低^[5]; 而中上层水域生活的枪乌贼类角质颚侧壁与翼部则较透明, C/N值较高^[12]。这与本研究中剑尖枪乌贼较曼氏无针乌贼生活在较浅水域的栖息环境相吻合。栖息在赤道中上层水域的茎柔鱼角质颚

C/N值高于近海底栖的曼氏无针乌贼, 茎柔鱼角质颚色素沉积程度也较曼氏无针乌贼颜色浅。今后可以对不同年龄组的茎柔鱼进行化学成分测定, 分析随着年龄增长, 性成熟度增加, 角质颚的化学成分是否存在规律性变化。

参考文献:

- [1] 刘必林, 陈新军. 头足类角质颚的研究进展[J]. 水产学报, 2009, 33(1): 157-164.
Liu B L, Chen X J. Review on the research development of beaks in Cephalopoda[J]. Journal of Fisheries of China, 2009, 33(1): 157-164(in Chinese).
- [2] 刘必林, 陈新军, 方舟, 等. 利用角质颚研究头足类的年龄与生长[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(6): 930-936.
Liu B L, Chen X J, Fang Z, *et al.* Study of age and growth of cephalopod using their beaks[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(6): 930-936(in Chinese).
- [3] 林静远, 刘必林, 桓梦瑶, 等. 我国几种常见头足类角质颚碳氮稳定同位素分析[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 394-401.
Lin J Y, Liu B L, Huan M Y, *et al.* Carbon and nitrogen stable isotopes analysis of the common cephalopods beaks in the offshore of China[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 394-401(in Chinese).
- [4] Wolff G A. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean[R]. NOAA Technical Report NMFS, 1984, 17: 50.
- [5] Castro J J, Hernandez-García V. Ontogenetic changes in mouth structures, foraging behaviour and habitat use of *Scomber japonicus* and *Illex coindetii*[J]. Scientia Marina, 1995, 59(3-4): 347-355.
- [6] 方舟. 基于角质颚的北太平洋柔鱼渔业生态学研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
Fang Z. Fisheries ecology of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in North Pacific ocean based on beak[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016(in Chinese).
- [7] Miserez A, Schneberk T, Sun C J, *et al.* The transition from stiff to compliant materials in squid beaks[J]. Science, 2008, 319(5871): 1816-1819.
- [8] 林静远, 刘必林, 陈新军. 头足类角质颚微化学及其在渔业生态学中的研究进展[J]. 大连海洋大学学报, 2019, 34(2): 280-287.
Lin J Y, Liu B L, Chen X J. Advances on cephalopod beak microchemistry and its application in fishery ecology: a review[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2019, 34(2): 280-287(in Chinese).
- [9] 许巍, 刘必林, 陈新军. 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, 23(3): 408-412.
Xu W, Liu B L, Chen X J. Research advancements on role of eye lens in reconstruction of cephalopod life history[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2018, 23(3): 408-412(in Chinese).
- [10] 刘必林, 林静远, 方舟, 等. 头足类角质颚稳定同位素研究进展[J]. 海洋渔业, 2018, 40(2): 242-248.
Liu B L, Lin J Y, Fang Z, *et al.* Review on the stable isotopes in cephalopod beaks[J]. Marine Fisheries, 2018, 40(2): 242-248(in Chinese).
- [11] Smith K A. Soil analysis: modern instrumental techniques[M]. 2nd ed. New York: Marcel Dekker, Inc., 1991.
- [12] Zhang X L, Hassanzadeh P, Miyake T, *et al.* Squid beak inspired water processable chitosan composites with tunable mechanical properties[J]. Journal of Materials Chemistry B, 2016, 4(13): 2273-2279.
- [13] Tan Y, Hoon S, Guerette P A, *et al.* Infiltration of chitin by protein coacervates defines the squid beak mechanical gradient[J]. Nature Chemical Biology, 2015, 11(7): 488-495.
- [14] Miserez A, Weaver J C, Pedersen P B, *et al.* Microstructural and biochemical characterization of the nanoporous sucker rings from *Dosidicus gigas*[J]. Advanced Materials, 2009, 21(4): 401-406.
- [15] Schimmelman A, DeNiro M J. Stable isotopic studies on chitin II. The $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios in arthropod chitin[J]. Contributions in Marine Science, 1986, 29: 113-130.
- [16] Webb S C, Hedges R E, Simpson S J. Diet quality influences the ^{13}C and ^{15}N of locusts and their biochemical components[J]. Journal of Experimental Biology, 1998, 201(20): 2903-2911.
- [17] Guerra Á, Rodrígueznavarro A B, González Á F, *et al.* Life-history traits of the giant squid *Architeuthis dux* revealed from stable isotope signatures recorded in beaks[J]. Ices Journal of Marine Science, 2010, 67(5): 1425-1431.

Mechanism analysis of Cephalopod beak pigmentation

LIN Jingyuan¹, LIU Bilin^{1,2,3,4,5*}, JIN Xiao⁶

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

6. College of Materials Science and Engineering, East China University of Science and Technology, Shanghai 200237, China)

Abstract: Cephalopod beaks, a main feeding structure, is characterized by special formation of pigment. In this study, we analyzed the main chemical composition and carbon-nitrogen stable isotope ratio of whole beaks of three species and different beak parts of *Dosidicus gigas* with different pigment formation. The results showed that the protein and catechol content in different parts of the beaks were observably different with rostrum>lateral wall>wing, and the C/N ratio is wing>lateral wall>rostrum. The protein and catechol content of three cephalopods were observably different with *Sepiella maindroni*>*D. gigas*>*Uroteuthis edulis*, and the C/N ratio is *U. edulis*>*D. gigas*>*S. maindroni*. There was a significantly positive correlation between chitosan content and the C/N ratio value in different parts of *D. gigas*'s beak. There was a significantly negative correlation between protein content and C/N value. The C/N of three cephalopods increased with the increasing of chitosan content and the C/N decreased with the increasing of protein content. When the C/N increased, the chitin content was high, the protein content was low and the corresponding pigment became light, while when the C/N decreased, the chitin content was low, the protein content was high and the pigment is dark. Consequently, the degree of pigmentation results from the proportion of protein and chitin, which provides an important basis for investigating specific foraging strategy and individual ontogenetic feeding variation.

Key words: Cephalopod; beak; pigment; chemical composition; C/N ratio

Corresponding author: LIU Bilin. E-mail: bl-liu@shou.edu.cn

Funding projects: National Key R & D Program of China (2019YFD0901404); National Nature Science Foundation of China (41876141); Shanghai Pujiang Program under Contract (18PJ1404100); Program for Professor of Special Appointment (Eastern Scholar) at Shanghai Institutions of Higher Learning under Contract (0810000243); Shanghai Science and Technology Innovation Action Plan (19DZ1207502)