

DOI: 10.5846/stxb201905050908

李云凯, 汪惠琼, 陈新军, 贡艺. 柔鱼科近缘种茎柔鱼与鸢乌贼营养生态位及相互关系. 生态学报, 2020, 40(15): 5418-5423.
Li Y K, Wang H Q, Chen X J, Gong Y. Trophic niches and interspecific relationships between closely related Ommastrephidae species, *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5418-5423.

柔鱼科近缘种茎柔鱼与鸢乌贼营养生态位及相互关系

李云凯^{1,2,3,4}, 汪惠琼¹, 陈新军^{1,2,3,4}, 贡艺^{1,5,*}

- 1 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306
- 2 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306
- 3 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306
- 4 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306
- 5 同济大学海洋与地球科学学院, 上海 200092

摘要: 同域近缘种由于进化选择的压力, 会形成不同的行为适应策略。研究同域近缘种生态位格局, 有助于理解近缘物种的竞争和共存机制, 是深入了解种群动态变化的基础性问题。选取东太平洋赤道海域的柔鱼科头足类近缘种茎柔鱼和鸢乌贼为研究对象, 利用生物地球化学示踪物(稳定同位素和脂肪酸)分析两种头足类的营养生态位及相互关系。结果显示, 茎柔鱼和鸢乌贼肌肉的部分必需脂肪酸(C18:2n6、C20:2n6、C20:3n3、C20:4n6 和 C20:5n3)含量存在差异, 说明二者食物来源不同, 但其碳、氮稳定同位素比值无显著差异, 可能是因为相同个体大小的茎柔鱼和鸢乌贼营养级相近, 且摄食空间相似。这些结果在营养生态位的分析结果中也得到了验证, 稳定同位素营养生态位的重叠程度高于脂肪酸营养生态位, 表明脂肪酸组成更能体现同域近缘种的食性差异。本研究可加深对头足类进化过程中摄食行为适应机制的理解, 并为评估同域近缘种的营养生态位关系提供有益参考。

关键词: 茎柔鱼; 鸢乌贼; 同域分布; 肌肉; 稳定同位素; 脂肪酸

Trophic niches and interspecific relationships between closely related Ommastrephidae species, *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis*

LI Yunkai^{1,2,3,4}, WANG Huiqiong¹, CHEN Xinjun^{1,2,3,4}, GONG Yi^{1,5,*}

- 1 College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China
- 2 Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China
- 3 National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China
- 4 Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China
- 5 School of Ocean and Earth Science, Tongji University, Shanghai 200092, China

Abstract: Sympatric closely related species have developed different behavioral adaptation strategies owing to the pressure of evolutionary selection. Investigating the trophic niche patterns of these species is vital for understanding their competition and coexistence mechanisms, and is a basic problem of population dynamic. In this study, the jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) and purple back flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*), which have sympatric distribution in tropical eastern Pacific, were selected as research objects. The trophic niches and interspecific relationships of these two species were analyzed using biogeochemical tracers (stable isotope and fatty acid). The results showed that the compositions of several essential fatty acids (C18:2n6, C20:2n6, C20:3n3, C20:4n6 and C20:5n3) were different in muscle tissues

基金项目: 国家自然科学基金项目(31872573, 31900333); 上海市自然科学基金项目(17ZR1413000); 中国博士后科学基金项目(2019M651585)

收稿日期: 2019-05-05; **网络出版日期:** 2020-05-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ygong@shou.edu.cn

between *D. gigas* and *S. oualaniensis*, indicating the potential differences in food sources. However, the carbon and nitrogen isotopic values did not differ between these two species, probably because they had similar trophic levels and were collected from the same area. These results are in good consistent with the observed trophic niches. The stable isotopic trophic niches exhibited a higher degree of overlap than that of fatty acid trophic niches, indicating that the compositions of fatty acids may reflect the dietary differences of sympatric closely related species more robust. The study fosters our understanding of the adaptative feeding behavior during the evolution of cephalopods, and provide an alternative approach for improving authenticity evaluation of the trophic niches and relationships among closely related species.

Key Words: *Dosidicus gigas*; *Sthenoteuthis oualaniensis*; sympatry; muscle; stable isotope; fatty acid

大洋性头足类是人类目前开发的重要海洋生物资源,也是大型鲨鱼、金枪鱼类和鲸鱼等海洋顶级捕食者的重要食物来源,在海洋生态系统食物网中占有重要地位。大洋性头足类近缘种茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)和鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)同属头足纲枪形目(Teuthoidea)柔鱼科(Ommastrephidae),二者外部形态相似,且都具有运动性强、摄食量大、生长迅速和昼夜垂直洄游等特性^[1]。依据稳定进化对策,栖息在同一海域的近缘种会调节各自的摄食策略来缓和食物竞争,进而可能形成平衡而共存。而摄食策略的差异包括不同的摄食时间、水层和食物分化^[2]。在热带东太平洋,茎柔鱼和鸢乌贼的分布海域存在重叠,因此二者可能存在食物竞争关系。然而目前,对二者摄食策略差异的研究仍十分有限,已成为掌握其种群动态变化的瓶颈。

生物地球化学示踪物在海洋生物摄食生态学研究发挥着重要作用^[3]。学者们通过解析生物机体携带的碳、氮稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值)或脂肪酸组成来了解其摄食策略,而基于 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值或特征脂肪酸绘制的二维图形则可以指示其营养生态位,其重叠和分离程度可以反映种间关系^[4-5]。据此,本研究以栖息在热带东太平洋海域相同个体大小的茎柔鱼与鸢乌贼为研究对象,对其胴体肌肉的稳定同位素和脂肪酸组成进行测定和比较,并构建营养生态位,进而分析两种柔鱼类的营养生态位差异及相互关系,并推测可能造成种间差异的原因。

1 材料与方 法

1.1 样品采集

2017年6—7月在东太平洋赤道海域(96°W—103°W、2°N—6°S)进行了茎柔鱼和鸢乌贼样品采集(图1)。样品经冷冻保存(-20℃)运回实验室,在实验室解冻后进行基础生物学参数测量。选取个体大小相近的105尾茎柔鱼和46尾鸢乌贼进行稳定同位素和脂肪酸组成分析。取茎柔鱼和鸢乌贼胴体肌肉组织约4 cm²,去除表皮,并用超纯水清洗后,冷冻(-20℃)2h再置于冷冻干燥机(Christ Alpha 1-4, Martin Christ)内-55℃干燥24h,取出后用混合型球磨机(Mixer mill MM440, Retsch)研磨至呈均匀的细粉末状。

1.2 研究方法

1.2.1 稳定同位素分析

称取样品粉末1.0 mg并用铝箔包样后送入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)中进行稳定同位素测定,结果以 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值形式来表示。为保证试验结果的精度和准确度,每10个样品中放入3个标准品(蛋白质($\delta^{13}\text{C} = -26.98\text{‰}$

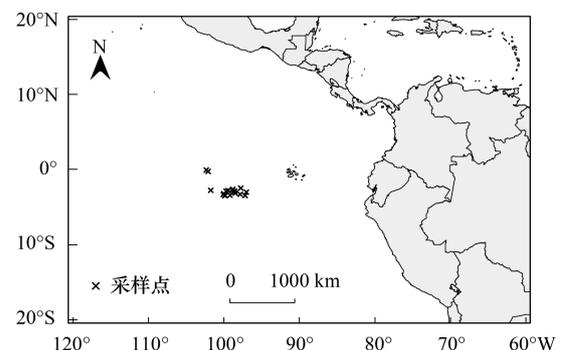


图1 茎柔鱼与鸢乌贼采样点

Fig.1 Sampling locations of *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis*

和 $\delta^{15}\text{N} = 5.96\text{‰}$) 校准碳、氮稳定同位素, 分析精度为 0.05‰ ($\delta^{13}\text{C}$)、 0.06‰ ($\delta^{15}\text{N}$)。稳定同位素测定在上海海洋大学稳定同位素分析实验室进行。

1.2.2 脂肪酸组成分析

称取样品粉末 200 mg, 采用 Gong 等^[6]的方法提取脂肪酸。脂肪酸样品采用气相色谱/质谱联用仪 (7890B/5977A, Agilent) 进行分析。脂肪酸组成采用内标法 (GLC 37, Nu-Chek Prep Inc, Elysian) 进行定量分析。每种脂肪酸以占各脂肪酸总含量的百分比表示。

1.2.3 数据处理

采用单因素方差分析 (ANVOA) 对茎柔鱼和鸢乌贼的稳定同位素比值和脂肪酸组成进行差异分析。所有数据以均值 \pm 标准差表示。

根据 Cucherousset 和 Villéger^[4]的方法, 茎柔鱼和鸢乌贼的稳定同位素营养生态位 (Stable isotopic niche, SIN) 的相互关系采用嵌套指数 (Index of nestedness, INes) 表示, 该指数为两个多边形重叠面积与其中较小多边形面积的比值, 范围为 0—1, 数值“0”表示二者营养生态位间没有重叠, 数值“1”表示营养生态位完全重叠。对于脂肪酸数据, 先采用非度量多维标度 (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) 对脂肪酸数据进行降维处理。计算后获得的二维数据用于分析脂肪酸营养生态位 (Fatty acid niche, FAN), 其相互关系也采用 INes 表示。

2 结果与分析

2.1 稳定同位素

本研究选取的茎柔鱼胴长范围为 20.1—34.6 cm (27.76 ± 3.61); 鸢乌贼胴长范围为 21.0—33.4 cm (27.64 ± 3.70)。两种柔鱼类的个体大小无显著差异 ($P>0.05$)。茎柔鱼与鸢乌贼肌肉的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的测定结果如表 1 所示。比较发现, 茎柔鱼和鸢乌贼的 $\delta^{13}\text{C}$ ($F<0.001, P=0.985$) 和 $\delta^{15}\text{N}$ ($F=1.076, P=0.301$) 值均未呈显著差异, 且相同胴长组间亦未见显著差异 (表 1)。

表 1 茎柔鱼与鸢乌贼肌肉中碳、氮稳定同位素比值

Table 1 The $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis* in muscle tissues

物种 Species	胴长/mm Mantle length	样本量 Number	$\delta^{13}\text{C} / \text{‰}$ 均值 \pm 标准差 (最小值, 最大值) Mean \pm SD (Min, Max)	$\delta^{15}\text{N} / \text{‰}$ 均值 \pm 标准差 (最小值, 最大值) Mean \pm SD (Min, Max)
茎柔鱼	200—225	8	-17.86 ± 0.35 (-18.45, -17.39)	9.88 ± 0.79 (8.32, 10.94)
<i>Dosidicus gigas</i>	225—250	18	-17.98 ± 0.19 (-18.33, -17.63)	9.42 ± 0.60 (8.54, 10.80)
	250—275	26	-17.97 ± 0.27 (-18.96, -17.38)	9.67 ± 0.72 (7.89, 10.92)
	275—300	16	-18.19 ± 0.54 (-19.21, -17.29)	9.19 ± 1.03 (7.61, 11.09)
	300—325	24	-18.29 ± 0.41 (-19.27, -17.80)	9.10 ± 0.90 (7.64, 11.25)
	325—350	13	-18.29 ± 0.44 (-19.22, -17.56)	9.22 ± 1.09 (7.65, 10.82)
	整体	105	-18.11 ± 0.40 (-19.27, -17.29)	9.39 ± 0.87 (7.61, 11.25)
鸢乌贼	200—225	5	-17.83 ± 0.35 (-18.16, -17.26)	9.41 ± 0.80 (8.72, 10.71)
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	225—250	8	-18.03 ± 0.27 (-18.39, -17.55)	9.54 ± 1.51 (8.58, 13.19)
	250—275	7	-18.19 ± 0.31 (-18.60, -17.79)	9.14 ± 0.79 (8.48, 10.58)
	275—300	8	-18.23 ± 0.23 (-18.50, -17.81)	9.27 ± 1.06 (8.47, 11.00)
	300—325	15	-18.19 ± 0.45 (-18.94, -17.00)	8.98 ± 0.92 (6.59, 10.38)
	325—350	3	-17.88 ± 0.48 (-18.38, -17.42)	9.32 ± 0.48 (8.90, 9.85)
	整体	46	-18.11 ± 0.37 (-18.94, -17.00)	9.22 ± 0.99 (6.59, 13.19)

2.2 脂肪酸组成

本研究共测定 42 尾茎柔鱼和 19 尾鸢乌贼肌肉的脂肪酸组成。二者所含脂肪酸种类一致, 共 28 种, 包括

10 种饱和脂肪酸(Saturated fatty acid, SFA), 8 种单不饱和脂肪酸(Monounsaturated fatty acid, MUFA) 和 10 种多不饱和脂肪酸(Polyunsaturated fatty acid, PUFA) (表 2)。比较发现, 有 9 种脂肪酸存在种间差异, 包括 SFA 中的 C14:0、C15:0 和 C18:0, MUFA 中的 C20:1n9 以及 PUFA 中的 C18:2n6、C20:2n6、C20:3n3、C20:4n6 和 C20:5n3。两种柔鱼类含量均高于 1% 的脂肪酸有 10 种, 即 C16:0、C17:0、C18:0、C18:1n9、C20:1n9、C20:3n3、C20:4n6、C20:5n3、C22:2n6 和 C22:6n3, 占脂肪酸含量的 91.53% (茎柔鱼) 和 91.86% (鳶乌贼) 以上(表 2)。这些脂肪酸将用于后续 NMDS 分析^[4]。

表 2 茎柔鱼与鳶乌贼肌肉的脂肪酸组成(均值±标准差)

Table 2 Fatty acid profiles (mean±SD) of *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis* in muscle tissues

	脂肪酸 Fatty acid	茎柔鱼/% <i>Dosidicus</i> <i>gigas</i>	鳶乌贼/% <i>Sthenoteuthis</i> <i>oualaniensis</i>	P
饱和脂肪酸 Saturated fatty acid	肉豆蔻酸 C14:0	0.98±0.13	0.78±0.09	<0.01
	十五碳酸 C15:0	0.77±0.17	0.66±0.08	<0.01
	棕榈酸 * C16:0	20.42±1.50	20.70±0.99	0.46
	十七碳酸 * C17:0	1.24±0.15	1.21±0.07	0.40
	硬脂酸 * C18:0	6.30±0.62	6.99±0.75	<0.01
	花生酸 C20:0	0.43±0.16	0.42±0.08	0.64
	二十一碳酸 C21:0	0.31±0.13	0.30±0.06	0.71
	二十二碳酸 C22:0	0.40±0.17	0.39±0.08	0.71
	二十三碳酸 C23:0	0.37±0.17	0.39±0.08	0.74
	二十四碳酸 C24:0	0.35±0.15	0.32±0.09	0.48
	饱和脂肪酸总量 ΣSFA	31.63±1.19	32.20±1.02	0.08
单不饱和脂肪酸 Monounsaturated fatty acid	肉豆蔻油酸 C14:1n5	0.29±0.20	0.37±0.08	0.10
	十五碳一烯酸 C15:1n5	0.35±0.23	0.27±0.21	0.20
	十六碳一烯酸 C16:1n7	0.56±0.18	0.52±0.09	0.36
	十七碳一烯酸 C17:1n7	0.33±0.21	0.36±0.08	0.56
	油酸 * C18:1n9	1.93±0.33	1.92±0.23	0.90
	二十碳一烯酸 * C20:1n9	4.87±0.49	4.40±0.50	<0.01
	芥酸 C22:1n9	0.51±0.16	0.43±0.13	0.09
	二十四碳一烯酸 C24:1n9	0.36±0.13	0.34±0.07	0.46
	单不饱和脂肪酸总量 ΣMUFA	9.25±1.22	8.65±0.83	0.06
多不饱和脂肪酸 Polyunsaturated fatty acid	亚油酸 C18:2n6	0.68±0.44	0.99±0.34	<0.01
	十八碳三烯酸 C18:3n3	0.40±0.16	0.38±0.08	0.57
	γ-亚麻酸 C18:3n6	0.30±0.16	0.28±0.14	0.65
	二十碳二烯酸 C20:2n6	0.63±0.14	0.52±0.08	<0.01
	二十碳三烯酸 * C20:3n3	1.41±0.59	1.96±0.72	<0.01
	二十碳三烯酸 C20:3n6	0.32±0.16	0.32±0.11	0.99
	花生四烯酸 * C20:4n6	2.15±0.39	2.61±0.60	<0.01
	二十碳五烯酸 * C20:5n3	10.17±0.63	9.53±0.70	<0.01
	二十二碳二烯酸 * C22:2n6	3.56±0.84	3.95±0.30	0.05
	二十二碳六烯酸 * C22:6n3	39.43±1.91	38.54±1.87	0.09
	多不饱和脂肪酸总量 ΣPUFA	59.11±1.11	59.13±0.86	0.93

* 表示 2 种头足类的脂肪酸的百分含量均大于 1%

2.3 营养生态位

以茎柔鱼和鳶乌贼胴体 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值和脂肪酸组成分析结果分别绘制出 SIN 和 FAN(图 2)。茎柔鱼和鳶乌贼 SIN 面积分别为 $0.192\%o^2$ 和 $0.337\%o^2$, 其 INes 为 0.89。其 FAN 面积分别为 $0.499\%o^2$ 和 $0.501\%o^2$, 二者

INes 为 0.54。

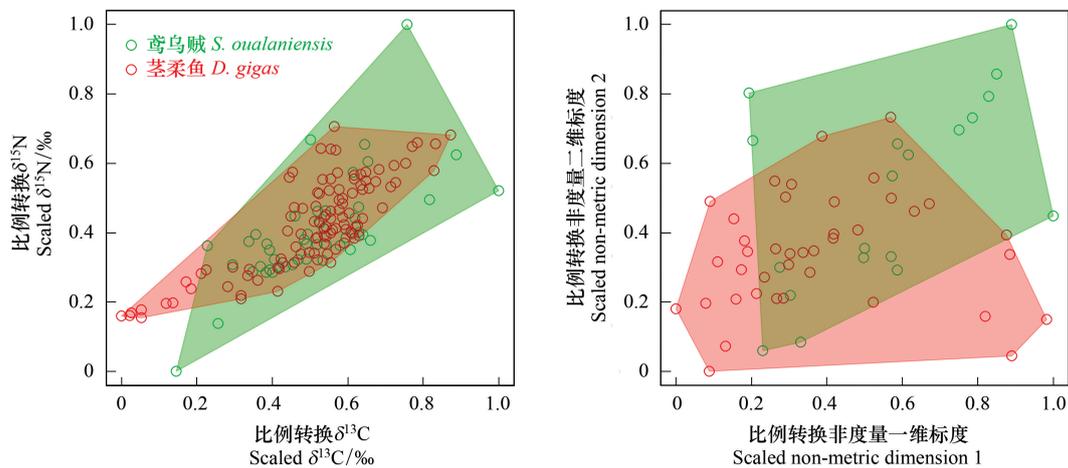


图 2 茎柔鱼和鸢乌贼胴体稳定同位素营养生态位和脂肪酸营养生态位

Fig.2 Scaled isotopic feeding niche and fatty acid feeding niche of *Dosidicus gigas* and *Sthenoteuthis oualaniensis*

3 讨论

头足类会捕食甲壳类动物、鱼类和头足类动物,也为大型鱼类和海洋哺乳类所捕食,在海洋物质循环和能量传递中具有重要作用^[7]。在热带东太平洋,大洋性柔鱼类近缘种茎柔鱼与鸢乌贼呈同域分布的状态,说明二者已形成稳定的种间共存关系,这必然涉及对食物资源的有效利用^[2]。因此,对茎柔鱼与鸢乌贼营养生态位以及相互关系的研究将有助于深入了解二者的种群动态。

捕食者 $\delta^{13}\text{C}$ 值在食物链传递过程中变化较小,可指示其食物来源,而 $\delta^{15}\text{N}$ 值在捕食者体内富集,可用于确定研究对象的营养级^[8]。本研究中,相同个体大小的茎柔鱼与鸢乌贼胴体肌肉的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著差异(表 1),表明栖息在热带东太平洋的两种柔鱼类处于相近的营养级,且食物来源相似。这种现象在其他近缘海洋物种间也有发现。例如,栖息在中东太平洋的真鲨科大青鲨(*Prionace glauca*)和镰状真鲨(*Carcharhinus falciformis*),旗鱼科平鳍旗鱼(*Istiophorus platypterus*)与大西洋蓝枪鱼(*Makaira nigricans*)^[9]。这种现象也显示出茎柔鱼与鸢乌贼可能存在较强的种间食物竞争,这在营养生态位的分析结果中也得到了验证(图 2)。本研究中,茎柔鱼与鸢乌贼的 SIN 高度重叠,INes 达到 0.89。然而,茎柔鱼与鸢乌贼都是具有高度洄游性的大洋性头足类,在栖息环境发生变化或洄游到一个新栖息地时,其机体的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值会受到食物来源和稳定同位素基线变化的共同影响^[10]。已有研究发现,大洋性柔鱼类肌肉 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值与纬度和离岸距离高度相关^[11-12]。换言之,SIN 的重叠可能是因为本研究中茎柔鱼与鸢乌贼均采集自相同海域。有学者对栖息在同一海域的幼年低鳍真鲨(*Carcharhinus leucas*)和高鳍真鲨(*C. amboinensis*)的胃含物和肌肉 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值比较发现,其胃含物组成存在显著差异,但二者的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著差异,营养生态位呈现高度重叠的状况^[13]。可见,茎柔鱼与鸢乌贼的 SIN 会受食物来源和稳定同位素基线的共同影响,即 SIN 的重叠关系可以反映同域近缘种摄食空间和食物来源的竞争程度,为了区分这两种因素,本研究利用脂肪酸组成分析进一步探讨两种头足类的食物来源的差异。

肌肉的同位素周转速率较慢,这在一定程度上会掩盖头足类摄食洄游活动在时间上的变化。相对而言,肌肉脂肪酸的周转速率较快,且某些特征脂肪酸可以间接指示食物来源,因此被广泛用于分析头足类食性变化及其种间差异^[14-15]。随着研究的深入,脂肪酸组成分析也逐步成为量化海洋生物营养生态位的有力工具^[5,16]。本研究中,茎柔鱼与鸢乌贼均含有 28 种脂肪酸,以 PUFA 为主,其次是 SFA 和 MUFA(表 2)。比较发现,有 5 种 PUFA 存在种间差异(C18:2n6、C20:2n6、C20:3n3、C20:4n6 和 C20:5n3)。虽然对茎柔鱼与鸢乌

贼必需脂肪酸种类的研究还未见报道,但已有研究发现高营养级生物无法自身合成 n-3 和 n-6 系列的高度不饱和脂肪酸,只能从食物中获取,因此这 5 种 PUFA 可能与两种柔鱼类食性特化关系密切。此外,Stowasser 等^[17]对大西洋短鳍鱿鱼(*Lolliguncula brevis*)的室内投喂实验和贡艺等^[18]对茎柔鱼脂肪酸组成的空间差异比较研究都发现 C18:2n6 对头足类食物来源有较好的指示作用,这也验证了茎柔鱼与鳶乌贼存在食性上的特化。对比 SIN 和 FAN 可以发现,茎柔鱼与鳶乌贼 FAN 的重叠程度较小(INes 为 0.54,图 2),说明两种柔鱼类食物来源的差异,同时说明食性分化降低了二者的资源竞争。

综上所述,在进化过程中,茎柔鱼与鳶乌贼会借助摄食空间和食物分化来降低竞争的紧张度,这在二者的共存中发挥着重要作用。同时,本研究发现通过结合稳定同位素技术和脂肪酸组成分析各自的特点可以有效评估同域近缘种的营养生态位关系。但是,本研究尚未考虑近缘种同位素分馏效应以及脂肪酸的吸收和利用效率差异对结果的潜在影响。

参考文献 (References):

- [1] Bazzino G, Gilly W F, Markaida U, Salinas-Zavala C A, Ramos-Castillejos J. Horizontal movements, vertical-habitat utilization and diet of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Pacific Ocean off Baja California Sur, Mexico. *Progress in Oceanography*, 2010, 86(2): 59-71.
- [2] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 1974, 185(4145): 27-39.
- [3] Pethybridge H R, Choy C A, Polovina J J, Fulton E A. Improving marine ecosystem models with biochemical tracers. *Annual Review of Marine Science*, 2018, 10: 199-228.
- [4] Cucherousset J, Villéger S. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: new metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators*, 2015, 56: 152-160.
- [5] Sardenne F, Bodin N, Chassot E, Amiel A, Fouché E, Degroote M, Hollanda S, Pethybridge H, Lebreton B, Guillou G, Ménard F. Trophic niches of sympatric tropical tuna in the Western Indian Ocean inferred by stable isotopes and neutral fatty acids. *Progress in Oceanography*, 2016, 146: 75-88.
- [6] Gong Y, Li Y K, Chen X J, Chen L. Potential use of stable isotope and fatty acid analyses for traceability of geographic origins of jumbo squid (*Dosidicus gigas*). *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2018, 32(7): 583-589.
- [7] Rosas-Luis R, Navarro J, Sánchez P, Del Río J L. Assessing the trophic ecology of three sympatric squid in the marine ecosystem off the Patagonian Shelf by combining stomach content and stable isotopic analyses. *Marine Biology Research*, 2016, 12(4): 402-411.
- [8] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [9] Rosas-Luis R, Navarro J, Loo-Andrade P, Forero M G. Feeding ecology and trophic relationships of pelagic sharks and billfishes coexisting in the central eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, 573: 191-201.
- [10] 贡艺, 陈玲, 李云凯. 海洋生态系统稳定同位素基线的选取. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2399-2404.
- [11] Argüelles J, Lorrain A, Chérel Y, Graco M, Tafur R, Alegre A, Espinoza P, Taipei A, Ayón P, Bertrand A. Tracking habitat and resource use for the jumbo squid *Dosidicus gigas*: a stable isotope analysis in the Northern Humboldt Current System. *Marine Biology*, 2012, 159(9): 2105-2116.
- [12] Ruiz-Cooley R I, Gerrodette T. Tracking large-scale latitudinal patterns of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ along the E Pacific using epi-mesopelagic squid as indicators. *Ecosphere*, 2012, 3(7): 1-17.
- [13] Tillett B J, Meekan M G, Field I C. Dietary overlap and partitioning among three sympatric carcharhinid sharks. *Endangered Species Research*, 2014, 25(3): 283-293.
- [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. *Antarctic Science*, 2002, 14(3): 212-220.
- [15] Pethybridge H R, Nichols P D, Virtue P, Jackson G D. The foraging ecology of an oceanic squid, *Todarodes filippovae*: the use of signature lipid profiling to monitor ecosystem change. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 95: 119-128.
- [16] Antonio E S, Richoux N B. Trophodynamics of three decapod crustaceans in a temperate estuary using stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 2014, 504: 193-205.
- [17] Stowasser G, Pierce G J, Moffat C F, Collins M A, Forsythe J W. Experimental study on the effect of diet on fatty acid and stable isotope profiles of the squid *Lolliguncula brevis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 333(1): 97-114.
- [18] 贡艺, 李云凯, 陈玲, 高小迪, 陈新军. 东太平洋不同海区茎柔鱼肌肉脂肪酸组成分析与比较. *渔业科学进展*, 2018, 39(6): 147-154.