

# 东太平洋赤道海域鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)和茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)的食性比较研究\*

李云凯<sup>1, 2, 3, 4</sup> 冯丹<sup>1</sup> 高小迪<sup>1</sup> 陈新军<sup>1</sup> 贡艺<sup>1①</sup>

(1. 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306; 2. 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室 上海 200009; 3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266237; 4. 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室 上海 201306)

**摘要** 柔鱼亚科(Ommastrephinae)近缘种鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)和茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)为重要的大洋性经济头足类,二者在东太平洋赤道海域均有分布。研究以同一航次捕获的两种头足类为研究对象,结合传统胃含物分析和 DNA 条形码技术对二者食物组成及其差异开展研究,以分析同域近缘头足类间的摄食习性及其差异。结果表明,鸢乌贼和茎柔鱼均以鱼类、头足类和甲壳类为主要食物来源,ANOVA 显示,两者在 Shannon 多样性指数和饵料生物头足类和鱼类  $N\%$  上均存在显著差异, SIMPER 分析进一步表明,种间胃含物组成差异最主要体现在鱼类的种类组成和个数百分比上。研究结论直观反映了同域近缘头足类物种食物特化的现象,为后续探究头足类近缘种共存机制提供了数据支持。

**关键词** 鸢乌贼; 茎柔鱼; 摄食习性; 胃含物; DNA 条形码

中图分类号 S931.1 doi: 10.11693/hyh20210300062

柔鱼科(Ommastrephidae)头足类动物广泛分布在除北冰洋以外的全球各大洋,是海洋生态系统的重要生态类群,也是头足类商业捕捞中产量最高的种类(De La Chesnais *et al.*, 2019)。鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)和茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)同属柔鱼科、柔鱼亚科,是各国头足类商业捕捞的主要物种(陈新军, 2004; 刘金立等, 2019; 陈新军等, 2019)。鸢乌贼分布于印度洋和太平洋的赤道与亚热带海域(38°N—40°S) (Roper *et al.*, 1984), 而茎柔鱼分布于北至美国加利福尼亚(30°N), 南至智利圣地亚哥(45°S)的东太平洋海域,并在赤道向西延伸到 125°W。两种头足类在东太平洋赤道海域呈同域分布的状态(Staaf

*et al.*, 2010)。此外作为近缘种,两种头足类外部形态相似,且都具有生长快、摄食量大和昼夜垂直洄游等生物学特性(Bazzino *et al.*, 2010; Staaf *et al.*, 2010; 贡艺等, 2019; 韩飞等, 2019)。根据稳定进化对策(evolutionary stable strategy),近缘种会通过调节自身的摄食策略来减少食物竞争,从而可能达到平衡而共存(Schoener *et al.*, 1974)。前期利用稳定同位素和脂肪酸分析技术研究发现,同域分布的鸢乌贼和茎柔鱼存在营养生态位分化的现象(李云凯等, 2020)。但因缺少稳定同位素基线和饵料生物的稳定同位素和脂肪酸组成信息,为了更直观反映鸢乌贼和茎柔鱼的摄食习性及其差异,本研究拟利用胃含物分析法

\* 国家自然科学基金项目, 31872573 号, 31900333 号; 上海市自然科学基金项目, 17ZR1413000 号; 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室开放课题, 2017-1A03 号; 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室开放课题, 2019-3 号。李云凯, 教授, E-mail: ykli@shou.edu.cn

通信作者: 贡艺, 讲师, E-mail: ygong@shou.edu.cn

收稿日期: 2021-03-07, 收修改稿日期: 2021-03-30

对两种头足类的饵料生物进行分析和比较。由于柔鱼科头足类特殊的摄食方式,食物会被其角质颚(beak)和齿舌(radula)撕咬、磨锉成糜状或碎块状,影响对食物组成的准确判断(Braley *et al.*, 2010)。国内外学者已开始运用 DNA 条形码技术辅助识别头足类的食物组成(龚玉艳等, 2018; 刘梦娜等, 2020; Bo *et al.*, 2020)。据此,本文以东太平洋赤道海域的鸢乌贼和茎柔鱼为研究对象,通过结合传统胃含物分析和 DNA 条形码技术对二者的食物组成开展研究,分析同域分布头足类近缘种食性特化现象,为解析头足类近缘种共存机制提供数据支撑。

## 1 材料与方 法

### 1.1 样品采集与处理

鸢乌贼和茎柔鱼均采自中东太平洋赤道海域(图 1),由科学观察员 2017—2019 年于我国远洋鱿钓船捕捞作业期间采集(表 1)。样品采集后立即冷冻,经冷冻

运回实验室后进行生物学解剖和测量,包括胴长(mm)和体质量(g),胃含物样本编号装袋后保存于 95%的乙醇中。为减少采样点时空分布、体型差异和样本量对研究结果的潜在影响,仅选择相同月份捕获且胴长和体质量相近的两种头足类样品开展研究,样本量均为 80 尾。

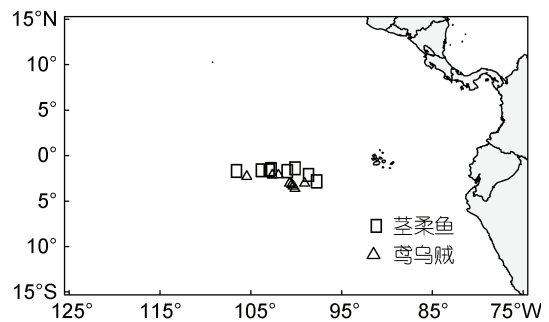


图 1 鸢乌贼与茎柔鱼采样站点图

Fig.1 Sampling locations of *S. oualaniensis* and *D. gigas*

表 1 鸢乌贼和茎柔鱼采样信息  
Tab.1 Sampling information of *S. oualaniensis* and *D. gigas*

年份	物种	样本量	采样范围	胴长(mm)	ANOVA
2017	<i>S. oualaniensis</i>	29	2°37'—2°53'S 100°11'—102°20'W	280±44	P=0.047
	<i>D. gigas</i>	31	1°53'—2°25'S 99°37'—102°30'W	260±31	
2018	<i>S. oualaniensis</i>	20	1°14'—2°35'S 98°50'—103°13'W	184±38	P=0.007
	<i>D. gigas</i>	22	2°12'—2°56'S 99°36'—102°54'W	214±31	
2019	<i>S. oualaniensis</i>	31	2°46'—3°37'S 102°18'—105°20'W	231±42	P=0.583
	<i>D. gigas</i>	27	1°43'—3°19'S 102°34'—106°11'W	237±44	

### 1.2 胃含物分析

用无菌镊子去除胃壁,滤纸吸干多余的水分,取全部胃含物称重。在 Olympus ZX7 体视显微镜下对饵料生物进行鉴定并计数,对照现场收集的饵料生物、海洋生物分类资料以及耳石图谱库等将胃含物尽可能鉴定至最低分类阶元,然后用滤纸将食物团表面水分吸干,并用 Shimadzu 精密电子天平(精确到 0.000 1 g)分别称重。暂未能鉴定的耳石和头足类角质颚保存于 95%乙醇中以便进一步鉴定,未能通过形态鉴定的未知组织置于 95%乙醇溶液中冷冻保存,用 DNA 条形码技术进一步鉴定。

### 1.3 DNA 条形码法鉴定饵料生物

取适量糜烂程度较小的食物块,用无菌水多次冲洗,确保组织表面没有胃液沉积后,取 100 mg 左右样品置于新的灭菌离心管中,用 PBS 冲洗后换入新的离心管中,使用无菌剪刀将组织剪碎用于 DNA 提取。采用海洋动物组织基因组 DNA 提取试剂盒(天根)提取胃含物基因组 DNA,利用 Nano Drop 2000 超微量分光光度计进行 DNA 浓度测试。

用 Leray 等(2013)设计改进的 mlCOIntF、mlCOIntR 和 Lco1490、Hco2198 两对引物(Geller *et al.*, 2013),选取线粒体基因细胞色素 C 氧化酶亚基 I

(mitochondrial cytochrome oxidase subunit I, COI)作为分子标记进行 PCR 扩增, 引物由生工(上海)生物公司合成, 序列见表 2。

PCR 扩增 25  $\mu\text{L}$  体系: 6.5  $\mu\text{L}$   $\text{H}_2\text{O}$ , 12.5  $\mu\text{L}$  Premix Ex Taq 酶(TaKaRa) (2 $\times$ ), 正反向引物(0.25  $\mu\text{mol/L}$ )各 0.5  $\mu\text{L}$  以及 DNA 模板 5  $\mu\text{L}$ 。反应条件为: 95  $^\circ\text{C}$  预变性 5 min, 95  $^\circ\text{C}$  变性 10 s, 56  $^\circ\text{C}$  退火 30 s, 72  $^\circ\text{C}$  延伸 1 min, 退火温度以 1  $^\circ\text{C}$  降序进行变性、退火、延伸 16 个循环, 至退火温度为 46  $^\circ\text{C}$  时, 重复 25 次循环。72  $^\circ\text{C}$  延伸 10 min, 4  $^\circ\text{C}$  结束反应(刘梦娜等,

2020)。在 1% 的琼脂糖凝胶电泳之后, 将 PCR 产物送生工(上海)生物公司进行纯化、反向测序。DNA 测序结果在 NCBI (National Center for Biotechnology Information)网站进行核酸比对, 对于鱼类及头足类, 将 BLAST (Basic Local Alignment Search Tool)最高匹配相似度超过 99% 的饵料生物确定到种, 低于 99% 高于 90% 的确定到属(Ward *et al.*, 2005); 对于甲壳类, 将超过 90% 的饵料生物确定到种, 低于 90% 高于 80% 的确定到属(Costa *et al.*, 2007; Xu *et al.*, 2019; 刘梦娜等, 2020)。

表 2 PCR 引物信息  
Tab.2 Information of the PCR primers

引物名称	引物序列(5'—3')	参考文献
Leo1490	GGTCAAATCATAAAGATATTGG	Geller <i>et al.</i> , 2013
Hco2198	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	Geller <i>et al.</i> , 2013
mICOintF	GGWACWGGWTGAACWGTWTAYCCYCC	Leray <i>et al.</i> , 2013
mICOintR	GGRGGRTASACSGTTCASCCSGTSCC	Leray <i>et al.</i> , 2013

#### 1.4 数据处理

评价某一头足类胃含物中各饵料重要性的指标, 主要包括个数百分比  $N\%$ 、出现频率  $F\%$ 、饵料质量百分比  $W\%$ 、相对重要指数 IRI, 相对重要性指数百分比 IRI% (Hyslop, 1980)和 Shannon-Wiener 多样性指数, 计算公式如下:

个数百分比  $N\% = \text{某饵料生物个数} / \text{饵料生物总个数} \times 100$ , (1)

出现频率  $F\% = \text{某饵料生物出现次数} / \text{总胃数} \times 100$ , (2)

饵料质量百分比  $W\% = \text{某饵料生物质量} / \text{饵料生物总质量} \times 100$ , (3)

相对重要指数  $\text{IRI} = F\% \times (N\% + W\%)$ , (4)

相对重要指数百分比  $\text{IRI}\% = \text{IRI} / \sum \text{IRI} \times 100$  (5)

Shannon-Wiener 多样性指数:  $H' = -\sum (P_i \times \ln P_i)$ , (6)

式中,  $P_i$  为第  $i$  种饵料生物在食物组成中的数量百分比。

## 2 结果

### 2.1 食物组成

鸢乌贼和茎柔鱼的胴长范围分别为 143—380 mm 和 172—380 mm, 二者无显著差异(ANOVA,  $F=0.128$ ,  $P=0.72$ )。体质量分别为 101—1 552 g 和 165—1 577 g, 也无显著差异(ANOVA,  $F=0.86$ ,  $P>0.05$ )。

对鸢乌贼和茎柔鱼的传统胃含物分析共鉴定出饵料生物 31 种, 包括 16 种鱼类、3 种头足类和 1 种腹足类可直接鉴定到种, 4 种鱼类可鉴定至属, 2 种鱼

类、2 种甲壳类和 3 种软体动物可鉴定至科(表 3)。而 DNA 条形码鉴定共识别出 33 种, 包括 7 种鱼类、6 种头足类、9 种甲壳类和 1 种海樽类, 剩下的 3 种鱼类、5 种头足类和 2 种甲壳类可鉴定至属(表 4)。两种方法所获结果经比对后发现, 鸢乌贼和茎柔鱼共摄食饵料生物 4 大类 64 种, 分属 37 科, 包括甲壳动物、鱼类、软体动物和海樽类(表 3)。甲壳动物主要为桡足类(Copepods)、端足类(Amphipoda)、磷虾类(Euphausiacea)和十足类(Decapoda); 鱼类主要包括灯笼鱼科(Myctophidae)、光器鱼科(Phosichthyidae)、巨口鱼科(Stomiidae)、钻光鱼科(Gadidae)、鳕科(Gadidae)和圆鲳科(Nomeidae)等; 软体动物主要包括头足类(爪乌贼科 Onychoteuthidae、手无贼科 Chiroteuthidae、菱鳍乌贼科 Thysanoteuthidae 和小头乌贼科 Cranchiidae 等)、双壳类(胡桃蛤 Nuculidae)和腹足类(蛞蝓科 Limacinidae、翼管螺科 Pterotracheidae、龟螺科 Cavoliniidae)。鸢乌贼和茎柔鱼的饵料生物分别占其中的 53 和 50 种。

鸢乌贼胃含物中鱼类的  $N\%$  最高(65.36%), 以灯笼鱼科(29.71%)和光器鱼科(19.56%)为主, 其次是桡足类(18.35%)和头足类(7.60%), 腹足类、端足类和磷虾类等数量较少。而茎柔鱼胃含物中桡足类的  $N\%$  最高(49.70%), 其中大眼水蚤科(Corycaeidae)占比最高为 44.70%, 其次是鱼类(39.58%)和腹足类(5.80%), 磷虾类、双壳类和端足类等的数量较少。





续表

食物种类	鸢乌贼 <i>Symlectoteuthis oualimensis</i>				茎柔鱼 <i>Dosidicus gigas</i>				
	个数百分比 N%	出现频率 F%	质量百分比 H%	相对重要 指数 IRI	相对重要指 数 IRI	质量百分比 H%	出现频率 F%	相对重要指 数 IRI	相对重要指数百 分比 IRI%
犀鲭科 <i>Bregmaceroiidae</i>	0.60	7.04					0.22	10.96	
犀鲭属 <i>Bregmaceros</i> spp.	0.60	7.04					0.22	10.96	
小口兔鲑科 <i>Microstomatidae</i>	0.23	4.23					0.04	4.11	
鄂霍次克深海脂鲑 <i>Lipolagus ochotensis</i>	0.23	4.23					0.04	4.11	
深海蛙科 <i>Bathylagidae</i>							0.05	1.37	
*银腹似深海蛙 <i>Bathylagoides argyrogaster</i>							0.05	1.37	
圆鲳科 <i>Nomeidae</i>	0.23	2.82					0.04	4.11	
*少鳍方头鲳 <i>Cubiceps pauciradiatus</i>	0.15	1.41					0.04	4.11	
蓝灰方头鲳 <i>Cubiceps caeruleus</i>	0.08	1.41							
鲭科 <i>Scombrida</i>							0.10	3.23	
*舵鲹属 <i>Auxis</i> spp.							0.10	3.23	
四齿鲀科 <i>Tetraodontidae</i>									
毛首圆鲀 <i>Sphoeroides trichocephalus</i>	0.08	1.41							
针飞鱼科 <i>Exocoetidae</i>							0.07	2.74	
*小鳍针飞鱼 <i>Oxyporhamphus micropterus</i>							0.07	2.74	
幼鱼耳石 fish larvae	0.38	2.82					0.50	5.48	
未辨别鱼类 unidentified Fishes	8.09	38.03					1.21	26.03	
软体动物 Mollusca	14.37	63.38	59.24	4 665.47	34.89		8.24	71.23	62.12
头足类 Cephalopoda	7.60	47.89	58.41	3 160.70	26.62		1.78	61.64	61.24
柔鱼科 <i>Ommastrephidae</i>	0.90	16.90					0.18	30.14	
**茎柔鱼 <i>Dosidicus gigas</i>	0.60	11.27					0.10	17.81	
**鸢乌贼 <i>Symlectoteuthis oualimensis</i>	0.30	7.04					0.08	13.70	
爪乌贼科 <i>Onychoteuthidae</i>	0.41	5.63					0.59	12.33	
*爪乌贼属 <i>Onychoteuthis</i> spp.	0.23	2.82							
**南太平洋爪乌贼	0.19	2.82					0.59	10.96	
<i>Onychoteuthis meridionalis</i>							0.03	2.74	
*手乌贼科 <i>Chiroteuthidae</i>							0.27	16.44	
武装乌贼科 <i>Enoplateuthidae</i>	0.34	7.04							

续表

食物种类	鸕乌贼 <i>Symlectoteuthis oualaniensis</i>					茎柔鱼 <i>Dosidicus gigas</i>				
	个数百分比 N%	出现频率 F%	质量百分比 W%	相对重要 指数 IRI	相对重要指 数 IRI%	个数百分 比 N%	出现频率 F%	质量百分 比 W%	相对重要指 数 IRI	相对重要指 数 IRI%
*拟钩腕鱿属 <i>Abraliopsis</i> spp.	0.34	7.04				0.27	16.44			
菱鳍乌贼科 <i>Thysanoteuthidae</i>	0.26	7.04				0.01	1.37			
*菱鳍乌贼 <i>Thysanoteuthis rhombus</i>	0.26	7.04				0.01	1.37			
小头乌贼科 <i>Cranchiidae</i>	0.94	8.45				0.37	13.70			
*小头乌贼 <i>Cranchia scabra</i>	0.75	5.63				0.34	13.70			
*瓦尔迪瓦纺锤乌贼 <i>Liocranchia valdiviae</i>	0.19	2.82				0.03	1.37			
火乌贼科 <i>Pyroteuthidae</i>						0.27	5.48			
*翼鱿 <i>Pterygioteuthis hoylei</i>						0.27	5.48			
船蛸科 <i>Argonautidae</i>	0.08	1.41								
*扁船蛸 <i>Argonauta argo</i>	0.08	1.41								
未辨别头足类 unidentified Cephalopods	4.66	18.31				0.06	5.48			
胡桃蛤科 <i>Nuculidae</i>	0.79	8.45	0.03	6.95	0.06	0.67	21.92	0.13	17.35	0.13
腹足类 <i>Gastropoda</i>	5.98	23.94	0.81	162.46	1.37	5.80	38.36	0.75	251.19	1.81
蛸螺科 <i>Limacidae</i>	5.38	23.94				5.70	38.36			
翼管螺科 <i>Pterotracheidae</i>	0.45	4.23				0.04	4.11			
龟螺科 <i>Cavoliniidae</i>	0.15	4.23				0.06	6.85			
三齿驼螺螺 <i>Cavolinia tridentata</i>	0.15	4.23				0.06	6.85			

注: \*表示由 DNA 条形码技术鉴定的饵料生物; \*\*表示由 DNA 和形态学共同鉴定的饵料生物

表 4 部分形态学鉴定结果与 DNA 分子鉴定对比  
Tab.4 Comparison of partial morphological identification results with DNA molecular identification

样品序号	形态学鉴定	DNA 鉴定	相似性(%)	序列号
1	桡足类	伪细真哲水蚤 <i>E. pseudattenuatus</i>	99.51	EU599529.1
2	桡足类	短平头水蚤 <i>C. curta</i>	98.52	HM045360.1
3	端足类	长足似泉虫戎 <i>H. longipes</i>	86.78	EF989685.1
4	端足类	触角扁鼻戎 <i>S. antennarius</i>	91.88	HM053505.1
5	端足类	定居慎戎 <i>P. sedentaria</i>	99.02	MT062492.1
6	不可辨虾	卷叶磷虾 <i>E. recurva</i>	93.94	MG669394.1
7	不可辨虾	长额磷虾 <i>E. eximia</i>	99.68	AY601080.1
8	不可辨虾	<i>Euphausia gibboides</i>	99.52	AY601081.1
9	不可辨虾	<i>Thysanopoda monacantha</i>	97.60	MH572669.1
10	糜*	扇蟹科 Xanthidae	84.79	KU285973.1
11	糜*	<i>Cronius edwardsii</i>	97.69	KT588227.1
12	糜*	火体虫 <i>P. spinosum</i>	99.02	MK466377.1
13	不可辨鱼	墨西哥标灯鱼 <i>S. reversus</i>	99.69	KJ555469.1
14	不可辨鱼	双灯灯笼鱼 <i>M. lychnobium</i>	99.09	GU440415.1
15	闪光灯笼鱼	闪光灯笼鱼 <i>M. nitidulum</i>	99.84	GU440416.1
16	金焰灯笼鱼	金焰灯笼鱼 <i>M. aurolateratum</i>	99.69	KJ555427.1
17	不可辨鱼	黑壮灯鱼 <i>H. atratum</i>	99.68	KJ555397.1
18	荧串光鱼	荧串光鱼 <i>V. lucetia</i>	99.84	HQ010067.1
19	不可辨鱼	银腹似深海鲑 <i>B. argyrogastrer</i>	98.33	KU902900.1
20	不可辨鱼	少鳍方头鲳 <i>C. pauciradiatus</i>	97.62	MH638789.1
21	不可辨鱼	舵鲹属 <i>Auxis</i> spp.	98.34	MH638721.1
22	不可辨鱼	小鳍针飞鱼 <i>O. micropterus</i>	99.21	KX579979.1
23	茎柔鱼	茎柔鱼 <i>D. gigas</i>	99.56	KY446781.1
24	鸢乌贼	鸢乌贼 <i>S. oualaniensis</i>	99.67	DQ885842.1
25	不可辨头足类	爪乌贼属 <i>Onychoteuthis</i> spp.	91.75	AB199561.1
26	南太平洋爪乌贼	南太平洋爪乌贼 <i>Onychoteuthis meridiopacifica</i>	89.41	MH570324.1
27	不可辨头足类	手乌贼科 Chiroteuthidae	94.86	AY557529.1
28	不可辨头足类	拟钩腕鱿属 <i>Abraliopsis</i> spp.	91.10	MK185878.1
29	不可辨头足类	菱鳍乌贼 <i>T. rhombus</i>	99.23	EU735371.1
30	不可辨头足类	小头乌贼 <i>C. scabra</i>	98.93	GQ853498.1
31	不可辨头足类	瓦尔迪瓦纺锤乌贼 <i>L. valdiviae</i>	99.22	AF000050.1
32	不可辨头足类	翼鱿 <i>P. hoylei</i>	99.85	JQ248117.1
33	糜*	扁船艚 <i>A. argo</i>	100.00	AB191273.1

注：“糜\*”指无法通过形态鉴定的食物残渣，通常是饵料生物的肌肉组织、未消化甲壳类软组织

对饵料生物出现次数的分析显示，鸢乌贼胃含物中  $F\%$  最高的是鱼类(76.06%)，并以灯笼鱼科(66.20%)为主，其次是头足类(47.89%)和桡足类(28.17%)。茎柔鱼胃含物同样以鱼类(84.93%)的  $F\%$  最高，其次是桡足类(65.75%)和头足类(61.64%)。但是与鸢乌贼相比，茎柔鱼胃含物中  $F\%$  最高的鱼类属于光器鱼科(67.12%)。

从饵料质量看，头足类在鸢乌贼胃含物中的  $W\%$  最高(58.41%)，其次为鱼类(39.72%)，而腹足类和桡足类仅占 0.81%、0.35%；茎柔鱼胃含物中头足类的

$W\%$  也最高(61.24%)，鱼类(33.04%)次之，腹足类和桡足类较鸢乌贼占比更大，为 1.75%和 1.49%。

对比 IRI 和 IRI%可知，鱼类、头足类和甲壳类是研究海域鸢乌贼(IRI>713.11; IRI%>5.33%)和茎柔鱼(IRI>3884.63; IRI%>28.05%)最重要的饵料生物类群，而端足类、磷虾类和海鳗类的 IRI 和 IRI%均较低。

## 2.2 种间差异

对各饵料指标差异性分析(ANOVA)结果显示，饵料生物头足类和鱼类  $N\%$  在鸢乌贼和茎柔鱼间存在显著差异，但这两类的  $W\%$  无显著性差异(表 5)。甲壳



类的  $N\%$  和  $W\%$  也无种间差异。此外, 各饵料生物的  $F\%$  在鸢乌贼和茎柔鱼间存在差异。甲壳类动物出现在约 77% 的茎柔鱼胃中, 而鸢乌贼胃含物中甲壳类  $F\%$  及  $N\%$  均低于茎柔鱼。此外, 在 76% 的鸢乌贼胃中发现了鱼类, 占饵料总个数的 65%, 就  $F\%$  及  $N\%$  而言, 灯笼鱼科是最丰富的饵料生物。虽然鱼类在 85% 的茎

柔鱼胃中出现, 但  $N\%$  仅 40%, 且以光器鱼科为主。为进一步比较相同取样时间两种头足类的食性, 对个体大小相似的 2019 年样品进行分析(表 1)。结果表明, 2019 年鸢乌贼和茎柔鱼在鱼类  $N\%$ 、 $W\%$  和头足类  $N\%$  上存在显著性差异, 与 2017—2019 年的分析结果基本相符(表 5)。

表 5 鸢乌贼和茎柔鱼食性差异性比较

Tab.5 Comparison of dietary differences between *S. oualaniensis* and *D. gigas*

指标		2017—2019 年		2019 年	
		$F$	$P$	$F$	$P$
甲壳类	$N\%$	0.630	0.430	0.025	0.874
	$W\%$	0.253	0.617	0.989	0.332
鱼类	$N\%$	5.629	<u>0.019</u>	5.878	<u>0.019</u>
	$W\%$	1.955	0.165	10.157	<u>0.003</u>
头足类	$N\%$	23.147	<u>0.001</u>	11.235	<u>0.002</u>
	$W\%$	0.232	0.631	1.473	0.232

注: 下划线表示具有显著性差异

总体而言, 鸢乌贼( $H=2.79$ )饵料生物的多样性要高于茎柔鱼( $H=1.56$ ; ANOVA,  $F=4.820$ ,  $P=0.030$ )。多维尺度分析(multidimensional scaling analysis, MDS)也发现鸢乌贼食性更泛化, 茎柔鱼个体间食性较相似(图 2)。

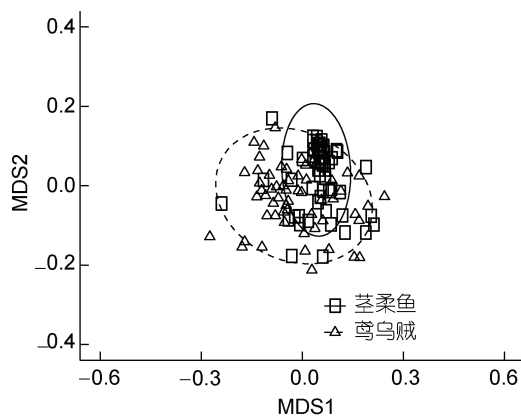


图 2 鸢乌贼和茎柔鱼食物组成多维尺度分析

Fig.2 MDS analysis of *S. oualaniensis* and *D. gigas* food composition

根据 SIMPER 分析结果(图 3), 鸢乌贼和茎柔鱼食物组成差异主要可以通过大眼水蚤科、荧串光鱼(*Vinciguerria lucetia*)、朗明灯鱼(*Diogenichthys laternatus*)、蠃螺科、褶胸鱼(*Sternoptyx diaphana*)和闪光灯笼鱼(*Myctophum nitidulum*)的个数来描述。因此, 鱼类是体现两种头足类食物组成差异的最重要类别, 总非相似性贡献率达 33%。

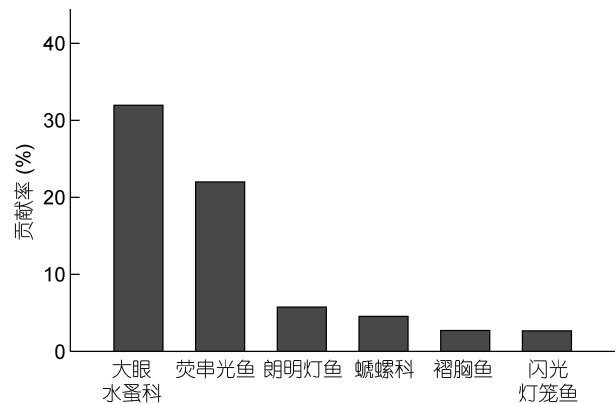


图 3 鸢乌贼和茎柔鱼食物组成 SIMPER 分析

Fig.3 SIMPER analysis of *S. oualaniensis* and *D. gigas* food composition

### 3 讨论

#### 3.1 DNA 条形码的应用

由表 4 形态学不可辨认部分与 DNA 分子鉴定结果可知, 分子鉴定通过提取胃含物中不可辨认组分, 经 COI 序列扩增测序, 共鉴定出饵料生物 33 种, 66.67% 的序列可以确定到种。其中闪光灯笼鱼、金焰灯笼鱼、荧串光鱼、茎柔鱼、鸢乌贼和爪乌贼等 6 个物种通过两种鉴定方法均能准确鉴定, 但总体上两种方法得到的鉴定结果重叠较少, 究其原因可能是因为形态学鉴定主要通过胃含物中较难消化的硬组织进行物种识别, DNA 条形码则通过提取胃含物中未能辨认的食物糜、未知肌肉组织等的 DNA 片段进

行鉴定。由于头足类会选择性摄食猎物的身体部位,很多饵料生物的头、骨骼等会被丢弃,导致胃含物中缺少硬组织作为鉴定依据(Braley *et al.*, 2010)。此外,头足类极高的消化率也会使胃含物中残留的饵料生物消化程度过高,无法辨别。因此,造成了两种鉴定结果间的差异。

总的来说,形态学鉴定对胃内留存时间较长的硬组织有较好的鉴定率,但大多数鉴别的生物分类阶元较低不能准确鉴定至种,且头足类的胃含物细碎存在大量不可辨认食物组分,形态学观测无法发挥作用(Symondson, 2002)。采用 DNA 条形码可对形态学鉴定无法识别的较小体积生物组织、未消化的食物糜和表观相似度较高的物种进行鉴定,且大部分能鉴定至种,避开了传统胃含物分析对形态完整及特定硬组织的严格要求。因此,在小型甲壳动物、软体动物和高度消化的饵料生物中更具优势(席晓晴等, 2015)。但 DNA 条形码技术也存在一定的局限性,一方面是引物的选择,需要根据不同的目的基因设计不同的特异性引物才能精准地扩增出目的片段,或者采用多种引物结合使用才能获得更加精确的结果。另一方面, DNA 条形码只能达到定性鉴定的目的,而缺少定量分析数据,刘梦娜等(2020)基于 DNA 条形码研究中国枪乌贼和鸢乌贼的食物种类组成中,成功鉴定出中国枪乌贼饵料物种 13 种,鸢乌贼饵料物种 8 种,但未能进行定量分析。因此, DNA 条形码并不能取代传统的分类学,而是作为鉴定未知生物种类的辅助工具,相比于仅采用单一种的鉴定方法,两种方法结合能够获得更多样化的物种信息,使得食性分析结果较为完整。此外,在样品有限的情况下两种方法结合也可以反映更多的种类信息。

### 3.2 食性分析

本研究发现东太平洋赤道海域鸢乌贼和茎柔鱼均以鱼类、头足类和甲壳类为主要饵料生物。根据各饵料重要性指标判断,鱼类和头足类为鸢乌贼的优势饵料生物,其中灯笼鱼科等小型深海鱼类出现频率最高,  $F\%$  达 66.20%, 而头足类在鸢乌贼胃含物中比重最大,  $W\%$  达 59.24%。这与 Shchetinnikov(1992)对相同海域鸢乌贼胃含物的分析结果一致,研究发现灯笼鱼(灯笼鱼属、标灯鱼属和壮灯鱼属)是该海域鸢乌贼的主要饵料生物。此外,龚玉艳等(2016)等对我国南海鸢乌贼胃含物的研究也发现,鱼类(主要为灯笼鱼科)、头足类和甲壳动物为鸢乌贼优势饵料生物。茎柔鱼同样以鱼类和头足类为优势饵料生物,但

胃含物中甲壳类的  $F\%$  显著高于鸢乌贼,达到 65.75%, 而鸢乌贼胃含物中甲壳类  $F\%$  仅 33.80%。此外,茎柔鱼饵料生物中出现频率最高的是荧串光鱼(67.12%), 占比最重的是头足类(61.24%), 这与已有研究结果基本一致。Markaida(2006)对加利福尼亚湾茎柔鱼胃含物研究表明,其主要以荧串光鱼、巴拿马底灯鱼(*Benthoosema panamense*)和墨西哥尾灯鱼等中上层鱼类为食。荧串光鱼是东太平洋温热带水域最丰富的中上层鱼类之一(Ahlstrom, 1968), 垂直迁移是此类鱼种最主要的行为特征之一(Frank *et al.*, 2002), 并影响着鱼类及头足类(主要是茎柔鱼)的生活史及摄食行为(Benoit-Bird *et al.*, 2002; Bertrand *et al.*, 2002)。Rosas-Luis 等(2011)结合胃含物分析和声学定位观测到东太平洋海域荧串光鱼的昼夜垂直移动与茎柔鱼的洄游密切相关,两者均在夜晚洄游至海表面,而白天则迁移至 120—300 m 的深海水域,分布范围高度重合,这是荧串光鱼在茎柔鱼胃含物中占优势地位的主导因素。综上所述,同一海域的鸢乌贼和茎柔鱼虽都以鱼类、头足类和甲壳类为饵料生物,但存在食性选择差异。可见,灯笼鱼和头足类是鸢乌贼的优势饵料生物,而茎柔鱼除头足类和鱼类外,食物组成中甲壳类的出现频率也较高,两者的摄食选择具有显著性差异。对各饵料重要性指标进一步分析显示,鸢乌贼和茎柔鱼胃含物中头足类和鱼类的  $N\%$  存在显著差异。因此,鸢乌贼和茎柔鱼食性差异主要体现在鱼类的组成差异。SIMPER 分析也表明,大眼水蚤科、荧串光鱼、朗明灯鱼、蛭螺科、褶胸鱼和闪光灯笼鱼等 6 种饵料生物是导致鸢乌贼和茎柔鱼食性差异的主要种类。但有研究表明(Eduardo *et al.*, 2006),大眼水蚤等桡足类是荧串光鱼的主要饵料生物,而荧串光鱼作为优势饵料生物被茎柔鱼摄食后,会导致茎柔鱼胃含物中大眼水蚤的  $F\%$  和  $N\%$  过高;此外,在实验过程中观察到茎柔鱼胃含物中的大眼水蚤多包含于一胃囊状组织中,所以推测大眼水蚤等桡足类并不是茎柔鱼和鸢乌贼主动摄食的饵料,而是由鱼类带来的间接性饵料。因此本研究可能会高估大眼水蚤等桡足类在茎柔鱼饵料生物中的重要性。该结果有待引入新的判别方法或辅助方法,以准确区分茎柔鱼主动摄食的饵料和饵料生物带来的间接性饵料。

此外,本研究发现鸢乌贼和茎柔鱼均存在一定程度的同类相食。这在其他头足类研究中已得到广泛验证。头足类是贪婪的机会主义捕食者(Markaida *et al.*, 2003), 由于快速生长和高代谢需求,在种群密度

过高或食物缺乏的情况下会发生同类相食的现象 (Ibáñez *et al*, 2010; Bruno *et al*, 2021)。已有研究发现, 渔业活动会加剧头足类同类相食现象的发生。Ibarra-Garcia 等(2014)对采集自加利福尼亚湾渔区和非渔区的茎柔鱼胃含物比较发现, 渔区内样本胃含物中茎柔鱼的总重量和质量百分比均显著高于非渔区, 认为是因捕捞作业聚集了大量易被捕食的同类个体, 导致自食现象的加剧。本研究中鸢乌贼和茎柔鱼均在捕捞作业时采集, 捕捞活动可能会导致较高程度的同类相食现象发生。

#### 4 结论

综上所述, 本研究通过结合胃含物分析和 DNA 条形码技术, 对东太平洋赤道海域鸢乌贼和茎柔鱼的食性进行了比较研究, 发现两者均以鱼类、头足类和甲壳类为主要饵料生物, 但它们在食物资源利用方面各有偏好, 在 Shannon 多样性指数和食物组成上均存在显著差异, SIMPER 分析进一步表明, 鱼类是导致鸢乌贼和茎柔鱼食物组成差异的重要原因, 两者的摄食选择具有显著性差异。该结果验证了前期对两种头足类肌肉稳定同位素和特征脂肪酸的分析结果(李云凯等, 2020), 两者虽生物学特性相似且栖息在同一海域, 但两种头足类会通过食性分化降低种间竞争, 从而达到稳定共存。本研究中, 主要通过多种饵料重要性指标反映了鸢乌贼和茎柔鱼食物组成差异, 从食物分化的角度探讨了两者的摄食策略差异。此外, 摄食时间、水层等可能也是影响摄食策略差异的因素, 因此, 在未来的研究中, 应该全面考虑鸢乌贼和茎柔鱼在不同采样年份和水层等方面是否具有差异, 从而得到更加全面的食性分析结果。

#### 参 考 文 献

刘金立, 陈新军, 2019. 世界大洋性鱿钓渔业研究评述. 上海海洋大学学报, 28(3): 331—343

刘梦娜, 徐 磊, 王雪辉等, 2020. 基于 DNA 条形码研究中国枪乌贼和鸢乌贼的食物种类组成. 热带海洋学报, 39(4): 61—69

贡 艺, 汪惠琼, 李云凯等, 2019. 茎柔鱼氨基酸氮稳定同位素特征及营养位置估算. 上海海洋大学学报, 28(3): 402—408

李云凯, 汪惠琼, 陈新军等, 2020. 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, 40(15): 5418—5423

陈新军, 2004. 渔业资源与渔场学. 北京: 海洋出版社, 51—52

陈新军, 钱卫国, 刘必林等, 2019. 主要经济大洋性鱿鱼资源渔场生产性调查与渔业概况. 上海海洋大学学报, 28(3):

344—356

席晓晴, 鲍宝龙, 章守宇, 2015. DNA 条形码在鱼类胃含物种类鉴定中的应用. 上海海洋大学学报, 24(2): 203—210

龚玉艳, 孔啸兰, 杨玉滔等, 2018. 南海鸢乌贼微型群体的摄食习性研究. 海洋渔业, 40(4): 394—403

龚玉艳, 詹凤娉, 杨玉滔等, 2016. 南海鸢乌贼摄食习性的初步研究. 南方水产科学, 12(4): 80—87

韩 飞, 陈新军, 林东明等, 2019. 东太平洋赤道海域茎柔鱼体征生长及生殖投入. 水产学报, 43(12): 2511—2522

Ahlstrom E H, 1968. Mesopelagic and bathypelagic fishes in the California Current region. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 13: 39—44

Bazzino G, Gilly W F, Markaida U *et al*, 2010. 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, 86(1/2): 59—71

Benoit-Bird K J, Au W W L, 2002. Target strength measurements of Hawaiian mesopelagic boundary community animals. The Journal of the Acoustical Society of America, 110(2): 812—819

Bertrand A, Bard F X, Josse E, 2002. Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. Marine Biology, 140(5): 1023—1037

Bo Q K, Zheng X D, Chen Z W, 2020. Feeding intensity and molecular prey identification of the common long-armed octopus, *Octopus minor* (Mollusca: Octopodidae) in the wild. PLoS One, 15(1): e0220482

Braley M, Goldsworthy S D, Page B *et al*, 2010. Assessing morphological and DNA-based diet analysis techniques in a generalist predator, the arrow squid *Nototodarus gouldi*. Molecular Ecology Resources, 10(3): 466—474

Bruno C, Cornejo C F, Riera R *et al*, 2021. What is on the menu? Feeding, consumption and cannibalism in exploited stocks of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in south-central Chile. Fisheries Research, 233: 105722

Costa F O, Dewaard J R, Boutillier J *et al*, 2007. Biological identifications through DNA barcodes: the case of the Crustacea. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64(2): 272—295

De La Chesnais T, Fulton E A, Tracey S R *et al*, 2019. The ecological role of cephalopods and their representation in ecosystem models. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 29(2): 313—334

Eduardo O A, Raul U H, Jorge B Z, 2006. Feeding habits of four species of mesopelagic fishes from the Northern Chilean. Revista De Biología Tropical, 54(2): 613—622

Frank T, Widder E, 2002. Effects of a decrease in downwelling irradiance on the daytime vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. Marine Biology, 140(6): 1181—1193

Geller J, Meyer C, Parker M *et al*, 2013. Redesign of PCR primers for mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys. Molecular Ecology Resources, 13(5): 851—861

- Hyslop E J, 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4): 411—429
- Ibáñez C M, Keyl F, 2010. Cannibalism in cephalopods. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20: 123—136
- Ibarra-García L E, Camarillo-Coop S, Salinas-Zavala C A, 2014. Cannibalism assessment of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California. *Hidrobiológica*, 24(1): 51—56
- Leray M, Yang J Y, Meyer C P *et al*, 2013. A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in Zoology*, 10(1): 34
- Markaida U, 2006. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997–98 El Niño event. *Fisheries Research*, 79(1/2): 16—27
- Markaida U, Sosa-nishizaki O, 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(3): 507—522
- Roper C F E, Sweeney M J, Nauen C E *et al*, 1984. FAO species catalogue: vol. 3. cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fisheries Synopsis No.125. Rome: FAO, 3: 180—181
- Rosas-Luis R, Tafur-Jimenez R, Alegre-Norza A R *et al*, 2011. Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru. *Scientia Marina*, 75(3): 549—557
- Schoener T W, 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145): 27—39
- Shchetinnikov A S, 1992. Feeding spectrum of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Oegopsida) in the eastern Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72(4): 849—860
- Staaf D J, Ruiz-Cooley R I, Elliger C *et al*, 2010. Ommastrephid squids *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Dosidicus gigas* in the eastern Pacific show convergent biogeographic breaks but contrasting population structures. *Marine Ecology Progress Series*, 418: 165—178
- Symondson W O C, 2002. Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, 11(4): 627—641
- Ward R D, Zemlak T S, Innes B H *et al*, 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462): 1847—1857
- Xu L, Wang L G, Ning J J *et al*, 2019. Diversity of marine planktonic ostracods in South China Sea: a DNA taxonomy approach. *Mitochondrial DNA Part A*, 30(1): 118—125

## COMPARATIVE STUDY ON THE FEEDING HABITS OF *STHENOTEUTHIS OUALANIENSIS* AND *DOSIDICUS GIGAS* IN THE EASTERN EQUATORIAL PACIFIC OCEAN

LI Yun-Kai<sup>1, 2, 3, 4</sup>, FENG Dan<sup>1</sup>, GAO Xiao-Di<sup>1</sup>, CHEN Xin-Jun<sup>1</sup>, GONG Yi<sup>1</sup>

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Oceanic and Polar Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200009, China; 3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China; 4. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China)

**Abstract** Closely related cephalopods *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Dosidicus gigas* have important economic values, and they have sympatric distribution in tropical eastern Pacific. We evaluated the interspecific food compositions by using a combination of visual evaluation and DNA barcoding of stomach contents to investigate the feeding habits and differences of these two squid species. Results show that fishes, cephalopods, and crustaceans were the main food sources for *S. oualaniensis* and *D. gigas*. In addition, as shown by ANOVA, there are significant differences between the Shannon diversity index and the *N*% (percentage of individuals) and *W*% (the percentage of food mass) of crustaceans and the *N*% of fish. Moreover, SIMPER (similarity percentages breakdown) analysis revealed that the differences of stomach contents among species are mainly reflected in the species composition and percentage individuals of fish. The research conclusions intuitively reflect the phenomenon of food specialization of similar cephalopods in the same domain, and provide data support for the subsequent exploration of the coexistence mechanism of cephalopods.

**Key words** *Sthenoteuthis oualaniensis*; *Dosidicus gigas*; feeding habits; stomach content; DNA barcoding