



## 基于内壳稳定同位素信息的 东海太平洋褶柔鱼摄食与洄游

王 芮<sup>1</sup>, 陆化杰<sup>1,2,3,4\*</sup>, 陈 静<sup>1</sup>, 欧玉哲<sup>1</sup>

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 自然资源部海洋生态监测与修复技术重点实验室, 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资源环境科学观测实验站, 上海 201306)

**摘要:** 通过对 2018 年、2019 年东海太平洋褶柔鱼内壳进行连续切割, 测定其碳、氮稳定同位素比值, 利用营养生态位和稳定同位素序列分析了两年间太平洋褶柔鱼在其生长发育过程中的洄游和摄食情况, 并初步分析了两年间洄游、摄食差异产生的原因。结果显示, 两年间东海太平洋褶柔鱼群体均在内壳叶轴生长至距顶端 120 mm 处时开始向低纬度、近岸海域洄游, 2019 年洄游的范围更大, 这可能是由厄尔尼诺事件发生所引起。随着个体的生长发育以及洄游过程, 2018 年太平洋褶柔鱼群体摄食的营养层次逐渐上升, 2019 年太平洋褶柔鱼群体总体摄食的营养层次变化不大。研究表明, 内壳连续取样分析太平洋褶柔鱼摄食和洄游变化的可行性。

**关键词:** 太平洋褶柔鱼; 稳定同位素; 内壳; 洄游路径; 摄食; 东海

**中图分类号:** S 931

**文献标志码:** A

太平洋褶柔鱼 (*Todarodes pacificus*) 属头足纲 (Cephalopoda) 枪形目 (Teuthida) 柔鱼科 (Ommastrephidae) 褶柔鱼属 (*Todarodes*), 为暖温带大洋性头足类, 渔场主要集中在日本海、日本太平洋沿岸以及我国的黄海、东海等地<sup>[1-2]</sup>。太平洋褶柔鱼在生态系统中具有承上启下的作用, 是重要的头足类资源<sup>[3]</sup>。目前已有学者对太平洋褶柔鱼的种群结构、年龄生长以及资源评估管理等方面开展了相关研究<sup>[4]</sup>, 但受人工养殖技术约束和胃含物分析法缺陷的影响, 对其洄游路径和摄食等方面所知甚少<sup>[5]</sup>。

稳定同位素技术弥补了胃含物分析法只能反映生物体近期摄食的缺点, 可以反映生物体长期的生活环境和摄食层次, 在研究头足类的营养模

式和洄游路径等方面取得了突破<sup>[6]</sup>。稳定同位素组成在环境中存在差异, 且在生物代谢过程中具有复杂的分馏机制, 因此可将稳定同位素特征值用于示踪物质在生态系统中的流动<sup>[7-8]</sup>。

内壳是头足类体内由几丁质和蛋白质分子构成的稳定角质结构, 生长发育具有不可逆性且生长贯穿整个生活史过程, 从而可以包含头足类生活史过程中的全部信息<sup>[9-10]</sup>。同时内壳具有易获取、易切割等特点, 因此可通过对内壳的稳定同位素分析来研究生物体的生活史过程。本实验通过对东海太平洋褶柔鱼内壳进行连续切割, 测定切割片段的碳、氮稳定同位素比值, 探索了内壳连续取样分析太平洋褶柔鱼摄食习性和栖息地变化的可行性, 并初步分析了东海太平洋褶柔鱼生长发

收稿日期: 2022-02-28 修回日期: 2022-10-05

资助项目: 国家重点研发计划 (2019YFD090402); 国家自然科学基金 (41506184)

第一作者: 王芮 (照片), 从事渔业资源研究, E-mail: 281466188@qq.com

通信作者: 陆化杰, 从事渔业资源研究, E-mail: hjlu@shou.edu.cn



育过程中的洄游、摄食习性。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料来源

选取 2018 年和 2019 年中国生产渔船在东海捕捞的共 1160 尾太平洋褶柔鱼样本进行研究(图 1)。样本一经打捞即冷冻保存运回实验室, 在实验室解冻后对其进行生物学测量或鉴定, 包括胴长 (mantle length, ML)、体重 (body weight, BW)、性别 (sex) 和性腺成熟度 (maturity stage) 等。胴长测定精确至 0.1 cm, 体重精确至 0.1 g, 解剖后取出内壳(图 2)。

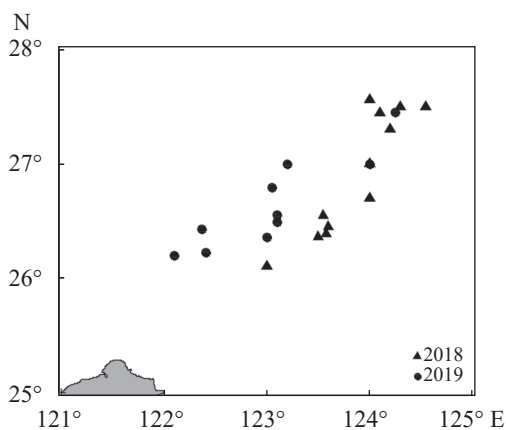


图 1 调查站位分布

Fig. 1 Distribution of sampling stations

统筹考虑样本采样时空、性别组成等渔业生物学特性, 本实验从 1160 尾太平洋褶柔鱼中选取了 2018 年采集的 8 尾和 2019 年采集的 12 尾共 20 尾太平洋褶柔鱼样本进行研究, 将 2018 年采集的 8 尾太平洋褶柔鱼内壳分别记为 G1, G2, …, G8, 将 2019 年采集的 12 尾太平洋褶柔鱼内壳分别记为 G9, G10, …, G20。20 尾太平洋褶柔鱼具体的生物学参数见表 1。使用超声波清洗器对内壳清洗 10 min, 以便清除内壳表面残留的有机物质。按照叶轴生长方向, 即叶轴

顶端向叶轴近端的方向, 按照“V”型生长纹每 2 cm 进行切段, 然后将用超纯水清洗后的内壳片段放入冷冻干燥机, 在  $-55\text{ }^{\circ}\text{C}$  条件下冷冻干燥 24 h, 再使用混合型球磨仪将片段磨碎成粉末<sup>[11]</sup>。

### 1.2 稳定同位素分析

将研磨后的内壳片段粉末进行碳、氮稳定同位素分析, 具体操作参考已有文献<sup>[11]</sup>。为保证实验结果的精度和准确度, 每 10 个样品中放入 3 个标准品, 使用 USGS 24(-16049‰VP-DB) 和 USGS 26 (53.7‰V N<sub>2</sub>) 分别校准碳、氮稳定同位素, 分析精度为 0.05‰( $\delta^{13}\text{C}$ ) 和 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。

### 1.3 数据处理

根据 Hammerschlag-Peyer 等<sup>[12]</sup> 提出的个体发育营养生态位变化研究框架, 利用碳、氮稳定同位素值绘制个体或群体的营养生态位, 分析个体或群体之间的营养生态位关系。利用线性回归以及  $t$  检验分析稳定同位素序列与个体生长之间的关系以及两年间太平洋褶柔鱼内壳稳定同位素比值的差异, 显著性水平  $\alpha=0.05$ 。使用 SPSS 25.0 软件进行数据分析, Excel、R STUDIO 和 ORIGIN 软件进行绘图。

## 2 结果

### 2.1 太平洋褶柔鱼内壳稳定同位素值

2018 年 8 尾太平洋褶柔鱼胴长范围是 187.2~230.1 mm, 体重范围是 142.4~270.7 g, 2019 年 12 尾太平洋褶柔鱼胴长范围是 128.1~156.3 mm, 体重范围是 44.1~68.5 g。将 20 尾太平洋褶柔鱼内壳叶轴部分沿生长方向按“V”型生长纹每 2 cm 进行切段, 共切割出 148 段内壳片段, 其中最长的内壳叶轴被切割为 9 段。

经测定, 2018 年太平洋褶柔鱼内壳叶轴切割片段的  $\delta^{13}\text{C}$ ‰ 变化范围为  $-19.38\text{‰} \sim -17.62\text{‰}$  ( $-18.24\text{‰} \pm 0.25\text{‰}$ ),  $\delta^{15}\text{N}$ ‰ 变化范围为  $7.10\text{‰} \sim$

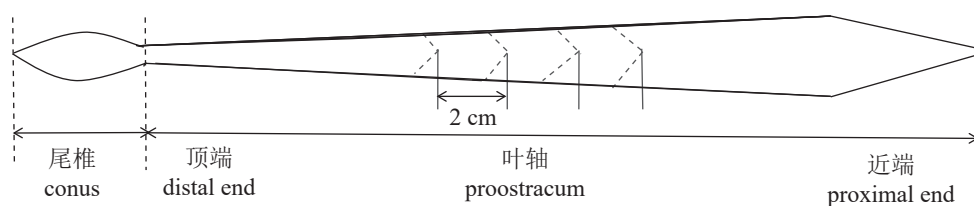


图 2 太平洋褶柔鱼内壳横截图

Fig. 2 Transverse screenshots of *T. pacificus gladius*

表 1 太平洋褶柔鱼生物学参数

Tab. 1 Biological parameters of *T. pacificus*

编号 no.	捕获地点 sampling location	体重/g body weight	胴长/mm mantle length	捕获日期 sampling data	性别 sex	成熟度 maturity stage
G1	123°58'E, 26°39'N	188.0	200.4	2018-07-09	M	4
G2	123°58'E, 26°39'N	204.2	200.5	2018-07-09	M	4
G3	123°58'E, 26°39'N	168.3	195.3	2018-07-09	M	4
G4	124°00'E, 27°20'N	142.4	187.2	2018-07-11	M	3
G5	124°00'E, 27°20'N	185.5	199.0	2018-07-11	M	4
G6	124°00'E, 27°20'N	240.3	230.1	2018-07-11	F	1
G7	124°50'E, 27°43'N	270.7	225.0	2018-07-25	F	4
G8	124°50'E, 27°43'N	254.4	220.0	2018-07-25	F	1
G9	122°36'E, 26°43'N	57.3	140.2	2019-07-13	M	1
G10	122°36'E, 26°43'N	68.2	154.5	2019-07-13	M	1
G11	122°36'E, 26°43'N	63.3	145.7	2019-07-13	M	2
G12	122°36'E, 26°43'N	68.5	156.3	2019-07-13	M	2
G13	123°40'E, 26°50'N	55.0	135.4	2019-07-20	M	1
G14	123°40'E, 26°50'N	44.1	128.1	2019-07-20	M	1
G15	123°40'E, 26°50'N	51.8	139.2	2019-07-20	F	2
G16	123°40'E, 26°50'N	45.6	135.5	2019-07-20	F	1
G17	124°25'E, 27°45'N	51.0	135.0	2019-07-27	F	1
G18	124°25'E, 27°45'N	53.0	142.0	2019-07-27	F	2
G19	124°25'E, 27°45'N	47.0	132.0	2019-07-27	F	1
G20	124°25'E, 27°45'N	66.5	152.3	2019-07-27	F	1

10.19‰(8.07‰±0.37‰); 2019 年太平洋褶柔鱼内壳叶轴切割片段的  $\delta^{13}\text{C}$ ‰变化范围为-17.98‰~-15.45‰(-16.62‰±0.47‰),  $\delta^{15}\text{N}$ ‰变化范围为 7.18‰~9.29‰(8.29‰±0.31‰)(图 3)。

2.2 太平洋褶柔鱼营养生态位关系

2018 年东海太平洋褶柔鱼营养生态位存在不

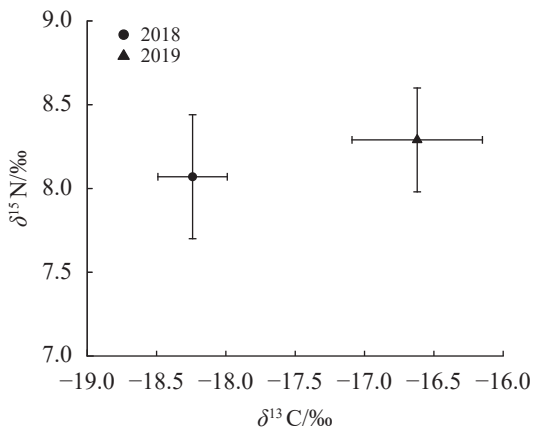


图 3 太平洋褶柔鱼内壳  $\delta^{13}\text{C}$  与  $\delta^{15}\text{N}$  的关系  
Fig. 3 Relationship between  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of gladius of jumbo squid *T. pacificus*

重叠的情况, G6 个体营养生态位范围最大且独立于其他个体, G2、G7 个体营养生态位范围相似且互相重叠, 但与其他个体不重叠, G1、G3、G4、G5、G8 个体的营养生态位接近并互相重叠。2019 年东海太平洋褶柔鱼大部分个体营养生态位范围相似且互相重叠(图 4)。

2018 年东海太平洋褶柔鱼的生态位总空间(TA)是 3.11‰<sup>2</sup>, 核心生态位(SEAc)是 0.81‰<sup>2</sup>, 2019 年东海太平洋褶柔鱼的 TA 值是 3.51‰<sup>2</sup>, SEAc 值是 0.77‰<sup>2</sup>。两年间的营养生态位范围相似, 但没有重叠, 2019 年东海太平洋褶柔鱼营养生态位的  $\delta^{13}\text{C}$  值更高(图 5)。

2.3 太平洋褶柔鱼内壳稳定同位素序列

随着内壳叶轴的增长, 即个体的生长发育, 2018 年捕获的太平洋褶柔鱼大部分个体  $\delta^{13}\text{C}$  值逐渐增大, G2、G6、G7 个体  $\delta^{13}\text{C}$  值增加的幅度较大, 其余个体增加的幅度较小。大部分个体的  $\delta^{15}\text{N}$  值随生长发育也逐渐增加, G2、G6、G7、G8 个体  $\delta^{15}\text{N}$  值增加的幅度较大, 其余个体增加的幅度较小; 2019 年捕获的太平洋褶柔鱼大部分

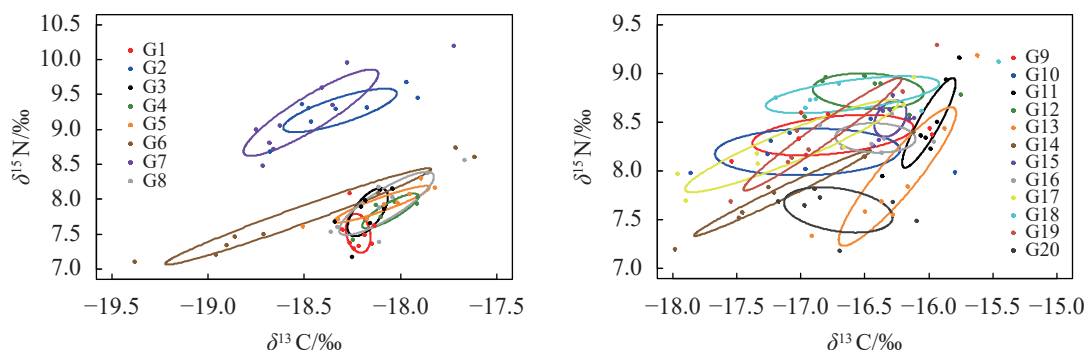


图 4 东海太平洋褶柔鱼营养生态位

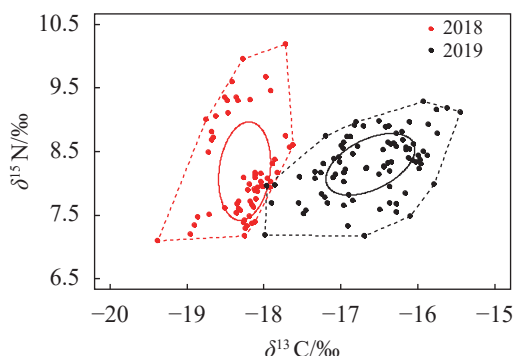
Fig. 4 Trophic niche of *T. pacificus* from the East China Sea

图 5 2018、2019 年太平洋褶柔鱼营养生态位的关系

Fig. 5 Relationship of trophic niche of *T. pacificus* in 2018 and 2019

个体  $\delta^{13}\text{C}$  值随内壳叶轴的增长逐渐增加且增加的范围较大, G11、G15 个体  $\delta^{13}\text{C}$  值呈现波动式变化, 增加较小。而  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化可分为 2 种, G11、G13、G14、G17、G18、G19 个体  $\delta^{15}\text{N}$  值随内壳叶轴的增长逐渐增加且幅度较大, 它们的  $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度之间存在显著正相关关系 ( $^{15}\text{N}$ :  $r=0.927, n=7, P<0.05$ ), 而 G9、G10、G12、G15、G16、G20 个体  $\delta^{15}\text{N}$  值呈现波动式起伏, 没有较大变化, 它们的  $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度之间不存在显著相关关系 ( $^{15}\text{N}$ :  $r=-0.404, n=8, P>0.05$ )。2018 年、2019 年太平洋褶柔鱼个体的稳定同位素值均是生长至距内壳顶端 120 mm 处时开始产生大幅度变化, 同时各个体的稳定同位素序列波动存在差异 (图 6)。

将太平洋褶柔鱼个体内壳叶轴的稳定同位素数据按距内壳顶端的距离进行分组, 从而在群体层面分析太平洋褶柔鱼的洄游摄食习性。图 4 中 2018 年采集的 3 尾东海太平洋褶柔鱼 (G2、G6、G7) 的营养生态位与其余个体差异较大, 初步分析是来自不同产卵场的个体。G2、G7 个体营养

生态位接近, 将其作为一个整体进行分析, G6 个体营养生态位独立于其他个体, 将其进行单独分析。剩余 5 尾太平洋褶柔鱼营养生态位接近, 初步分析来自同一产卵场, 将 5 尾太平洋褶柔鱼作为一组进行分析。线性回归分析表明, G6 个体  $\delta^{13}\text{C}$  值、 $\delta^{15}\text{N}$  值与内壳叶轴长度存在显著正相关关系 ( $^{13}\text{C}$ :  $r=0.948, n=8, P<0.01$ ;  $^{15}\text{N}$ :  $r=0.898, n=8, P<0.05$ ), G2、G7 个体的  $\delta^{13}\text{C}$  均值、 $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度也存在显著正相关关系 ( $^{13}\text{C}$ :  $r=0.910, n=9, P<0.01$ ;  $^{15}\text{N}$ :  $r=0.973, n=9, P<0.01$ ), 剩余 5 尾太平洋褶柔鱼个体的  $\delta^{13}\text{C}$  均值、 $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度也存在显著正相关关系 ( $^{13}\text{C}$ :  $r=0.877, n=8, P<0.01$ ;  $^{15}\text{N}$ :  $r=0.948, n=8, P<0.01$ )。结果显示, 2019 年东海捕捞的太平洋褶柔鱼个体营养生态位均存在重叠, 因此将 12 尾太平洋褶柔鱼作为一个整体进行分析。2019 年太平洋褶柔鱼  $\delta^{13}\text{C}$  均值与内壳叶轴长度存在显著正相关关系 ( $^{13}\text{C}$ :  $r=0.811, n=8, P<0.05$ ),  $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度不存在显著相关关系 ( $^{15}\text{N}$ :  $r=0.629, n=8, P>0.05$ ) (图 7)。

2018 年、2019 年太平洋褶柔鱼整体  $\delta^{13}\text{C}$  均值之间存在显著性差异,  $\delta^{15}\text{N}$  均值之间不存在显著性差异 ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $t$ -test,  $F=1.104, P=0<0.01$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ :  $t$ -test,  $F=3.903, P>0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 东海太平洋褶柔鱼营养生态位关系

营养生态位是指生物体对其环境中资源利用或适应的部分, 反映了生物体在生态系统中所处的营养层次以及利用环境中食物资源的情况<sup>[13-14]</sup>。利用  $\delta^{13}\text{C}$  值和  $\delta^{15}\text{N}$  值可绘制生物体的营养生态位, 通过营养生态位图形间的关系 (重叠或独立), 可

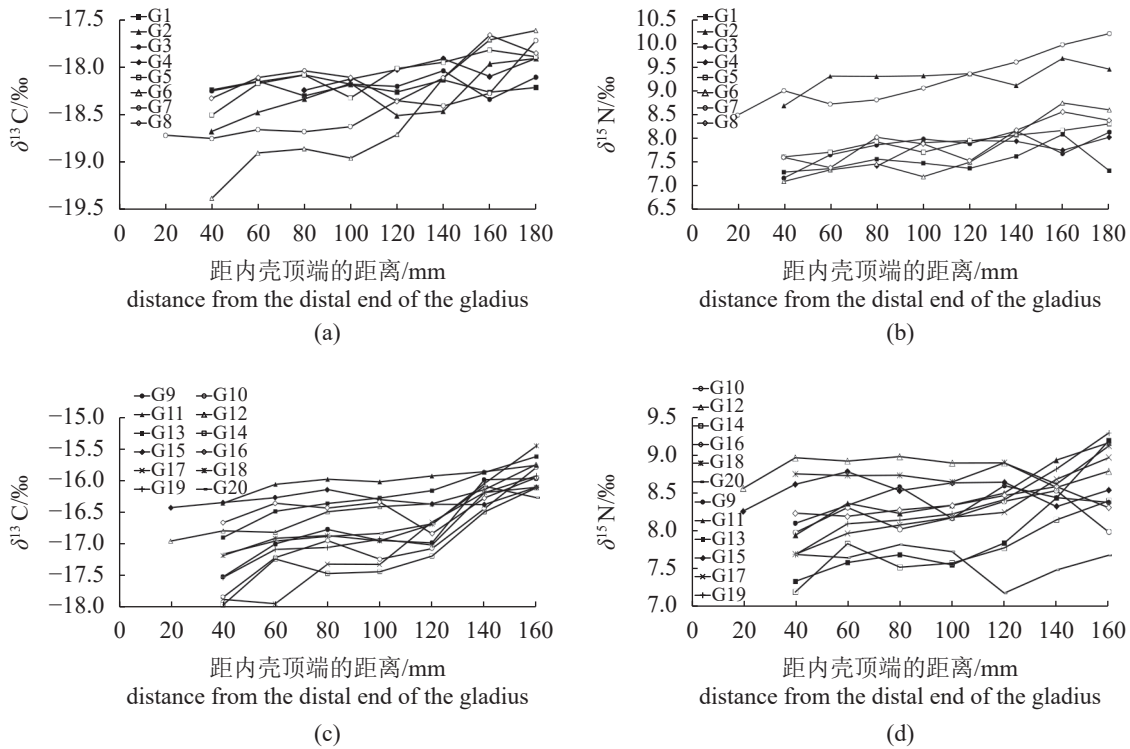


图 6  $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ 值与内壳叶轴生长之间的关系

Fig. 6 Relationship between  $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ ,  $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$  values and growth of proostracum of gladius

(a)(c). 2018; (b)(d). 2019.

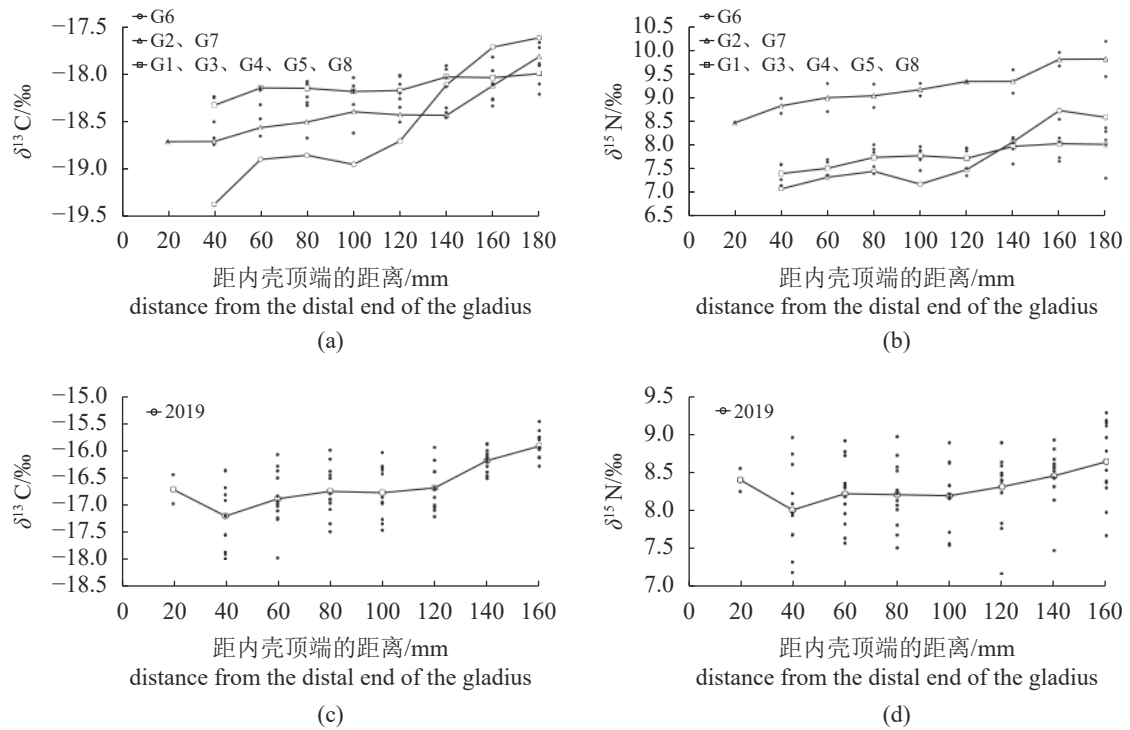


图 7  $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ 平均值与内壳叶轴生长之间的关系

Fig. 7 Relationship between average  $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ ,  $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$  values and growth of proostracum of gladius

直观地分析个体或群体间的营养生态位关系, 并用来推测生物体的生活史过程<sup>[12]</sup>。除此之外, 还

可通过生态位宽幅 (闭合区域的面积) 来分析个体对栖息地、食物资源竞争能力的强弱<sup>[8,12]</sup>。

通过对内壳叶轴连续切割获取的  $\delta^{13}\text{C}$  值、 $\delta^{15}\text{N}$  值绘制了 2018 年和 2019 年东海太平洋褶柔鱼的营养生态位, 结果发现, 2018 年东海太平洋褶柔鱼各个体的营养生态位存在不重叠的情况, 本研究结果与贡艺等<sup>[11]</sup>对茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 营养生态位的研究结果相似。贡艺等<sup>[11]</sup>研究发现秘鲁外海茎柔鱼个体营养生态位之间存在差异, 认为这种现象可能是由于其来自夏秋群体不同的产卵场, 却在同一地点被捕获导致的。本研究中 G6 个体营养生态位独立于其他个体, G2、G7 个体营养生态位重叠, 但与其他个体不重叠, G1、G3、G4、G5、G8 个体的营养生态位范围接近并互相重叠, 这可能是由于这些个体来自于东海太平洋褶柔鱼不同的产卵场, 却在同一地点被捕获所导致。东海存在多个太平洋褶柔鱼产卵场的事实也支持这一假设<sup>[4,15-16]</sup>。G6 个体的营养生态位宽幅较大, 表明 G6 个体对资源的竞争能力更强, 这可能与 G6 个体胴长较大有关。贡艺<sup>[17]</sup>研究发现胴长越大的个体营养生态位范围越大。陈静等<sup>[18]</sup>研究发现西北印度洋采集的鸢乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 个体营养生态位之间均存在重叠, 表明其具有相似的洄游路径。本研究中 G1、G3、G4、G5、G8 个体的营养生态位范围接近并互相重叠, 即表明这 5 尾太平洋褶柔鱼个体来自同一产卵场, 可能具有相似的食物来源和栖息环境, 即具有相同的洄游路径。2019 年东海太平洋褶柔鱼各个体的营养生态位范围相似且互相重叠, 表明捕捞的个体来自同一产卵场, 在其生活史中具有相似的食物资源和环境, 具有相同的洄游路线。

本研究将 2018 年和 2019 年东海太平洋褶柔鱼的营养生态位进行了对比, 从整体上分析了两年之间的异同。两年间东海太平洋褶柔鱼的营养生态位范围相似, 即表明两年间太平洋褶柔鱼对栖息地、食物等资源的竞争能力相似。本实验结果与 Li 等<sup>[19]</sup>对 2013 年、2014 年秘鲁外海茎柔鱼营养生态位范围的研究结果相似。但本研究中两年间东海太平洋褶柔鱼营养生态位没有重叠, 两年间的  $\delta^{15}\text{N}$  值相似, 但 2019 年东海太平洋褶柔鱼的  $\delta^{13}\text{C}$  值更高, 这可能与 2019 年东海太平洋褶柔鱼生活史过程中发生了较长时间的厄尔尼诺现象有关。根据 ONI 指数, 2019 年 1—5 月期间发生了厄尔尼诺现象, 有学者研究发现厄尔尼诺现象的发生会使得太平洋褶柔鱼适宜产卵场面积增大, 叶绿素 a 浓度增加, 有利于资源量的补充,

会使得其资源丰度增加<sup>[20-21]</sup>。同时, 沈新强等<sup>[22]</sup>研究发现叶绿素 a 浓度与浮游动植物存在正相关关系。因此厄尔尼诺现象的发生可能会使得太平洋褶柔鱼生活海域初级生产力增加, 洄游的范围增大, 从而使得  $\delta^{13}\text{C}$  值较高, 因此两年间太平洋褶柔鱼营养生态位没有重叠。

### 3.2 东海太平洋褶柔鱼洄游、摄食分析

头足类具有洄游的特性, 不同海域的稳定同位素基线值不同, 因此头足类的洄游会导致个体的稳定同位素值发生变化<sup>[23]</sup>。头足类内壳生长贯穿整个生活史过程, 包含了个体生长发育的全部信息, 因此通过内壳稳定同位素特征值的变化可分析头足类的生活史过程<sup>[8-10]</sup>。Ruiz-Cooley 等<sup>[24]</sup>通过测定茎柔鱼内壳的碳、氮同位素比值, 发现随个体生长其摄食的营养层次显著升高。本研究通过测定内壳  $\delta^{13}\text{C}$  值、 $\delta^{15}\text{N}$  值的变化来研究太平洋褶柔鱼的洄游、摄食等特性。 $\delta^{13}\text{C}$  值随营养级的增加变化不大, 而  $\delta^{15}\text{N}$  值随营养级的增加逐渐富集, 可通过  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化来分析生物体的食物来源和栖息地变化, 通过  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化则分析生物体在生态系统中的营养层次<sup>[25-28]</sup>。

**东海太平洋褶柔鱼洄游分析** 本研究中, 太平洋褶柔鱼个体之间的稳定同位素值变化均存在差异, 表明太平洋褶柔鱼的摄食洄游特性存在一定的个体异质性, 这可能与太平洋褶柔鱼的机会性摄食行为和复杂的生活史有关。这种现象也出现在茎柔鱼<sup>[17]</sup>、北太平洋柔鱼 (*Ommastrephes bartramii*)<sup>[29]</sup>、异柄柔鱼 (*Sthenoteuthis pteropus*)<sup>[30]</sup> 中。2018 年、2019 年东海太平洋褶柔鱼的  $\delta^{13}\text{C}$  值均是在生长至距顶端 120 mm 处时开始大幅度增加, 表明从此刻, 即在内壳叶轴生长至距顶端 120 mm 处时群体开始产生洄游, 在内壳叶轴长度为 0~120 mm 之间时,  $\delta^{13}\text{C}$  值变化不大, 即表明群体仅在产卵场附近活动。这与太平洋褶柔鱼群体幼时在产卵场附近活动, 随着个体生长开始进行索饵或产卵洄游的生活史过程一致<sup>[4]</sup>。

在海洋生态系统中, 不同纬度浮游植物所处的光照强度、海水温度和海水中  $\text{CO}_2$  等因素存在不同, 从而导致不同纬度基线生物的  $\delta^{13}\text{C}$  值不同<sup>[31]</sup>。有研究表明, 赤道海域浮游植物  $\delta^{13}\text{C}$  值最高, 随纬度增加  $\delta^{13}\text{C}$  值逐渐降低, 这种变化也会反映到头足类个体中<sup>[31-32]</sup>。Takai 等<sup>[33]</sup>发现, 鸢乌贼肌肉  $\delta^{13}\text{C}$  值与纬度呈负相关关系, 高纬度地区

鸬鸟贼肌肉  $\delta^{13}\text{C}$  值低, 低纬度地区鸬鸟贼  $\delta^{13}\text{C}$  值高。 $\delta^{13}\text{C}$  值除与纬度因素有关之外, 还与离岸距离的远近有关。近岸海域具有充分的阳光透射, 大陆径流和外海深层带来各种营养物质, 初级生产力较高, 营养更丰富, 使得近岸海域的消费者具有更高的营养级,  $\delta^{13}\text{C}$  值、 $\delta^{15}\text{N}$  值都较高<sup>[23]</sup>。Ruiz-Cooley 等<sup>[34]</sup> 基于广义加性模型研究发现大洋性头足类肌肉  $\delta^{13}\text{C}$  值、 $\delta^{15}\text{N}$  值与个体生长和纬度无固定变化趋势, 但均随离岸距离的增大而降低。营养生态位显示, 2018 年东海捕捞的太平洋褶柔鱼个体来自不同的产卵场, 不同产卵场太平洋褶柔鱼群体的  $\delta^{13}\text{C}$  均值均与内壳叶轴的长度之间存在显著的正相关关系, 即表明 2018 年东海捕捞的太平洋褶柔鱼群体在其生活史过程中逐渐向低纬度、近岸海域洄游, 即太平洋褶柔鱼可能来自采样地点的东北方向。有研究发现东海外海是太平洋褶柔鱼群体的越冬场和产卵场, 太平洋褶柔鱼会在春、夏季, 温度逐渐升高时向近岸海域洄游, 这与本研究中东海太平洋褶柔鱼向近岸洄游的研究结果一致<sup>[4]</sup>。但不同产卵场太平洋褶柔鱼群体  $\delta^{13}\text{C}$  值增加的范围不同, 即表明不同产卵场太平洋褶柔鱼群体的洄游范围存在不同。营养生态位显示, 2019 年东海捕捞的太平洋褶柔鱼个体来自同一产卵场, 太平洋褶柔鱼群体的  $\delta^{13}\text{C}$  均值与内壳叶轴的长度之间存在显著的正相关关系。这表明 2019 年捕捞的东海太平洋褶柔鱼在其生活史过程中也逐渐向低纬、近岸海域洄游。

两年间太平洋褶柔鱼群体均是向低纬、近岸海域洄游, 但两年间太平洋褶柔鱼整体  $\delta^{13}\text{C}$  均值之间存在着显著性差异, 2019 年太平洋褶柔鱼群体的  $\delta^{13}\text{C}$  均值更高 ( $\delta^{13}\text{C}_{2018}$ :  $-18.24\text{‰}\pm 0.25\text{‰}$ ;  $\delta^{13}\text{C}_{2019}$ :  $-16.62\text{‰}\pm 0.47\text{‰}$ ) 且  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化范围更大 (2018:  $1.76\text{‰}$ ; 2019:  $2.53\text{‰}$ )。这表明 2019 年东海太平洋褶柔鱼生活海域的  $\delta^{13}\text{C}$  值更高且产生的洄游范围更大。产生这种现象的原因可能与 2019 年春夏季发生的厄尔尼诺事件有关。有相关研究发现, 大尺度的海洋环境变化会对太平洋褶柔鱼的洄游路线产生影响<sup>[35]</sup>。厄尔尼诺事件的发生, 会使得太平洋褶柔鱼产卵场叶绿素 a 浓度增加, 而叶绿素 a 浓度与浮游动植物存在正相关关系, 因此会使得产卵场初级生产力增加, 从而导致太平洋褶柔鱼生活海域的  $\delta^{13}\text{C}$  值增加<sup>[21-22]</sup>。武胜男等<sup>[21]</sup> 研究发现厄尔尼诺事件的发生会使得太平洋褶柔鱼适宜产卵场面积增大, 杨林林等<sup>[36]</sup> 研

究发现厄尔尼诺事件期间太平洋褶柔鱼的产量增加。以上研究均表明厄尔尼诺事件的发生有利于太平洋褶柔鱼的生长发育, 因此可能会使得太平洋褶柔鱼的洄游范围增大。但贡艺<sup>[37]</sup> 研究发现, 厄尔尼诺事件的发生会使得茎柔鱼的水平洄游范围减小, 这与本研究结果不同, 造成这种差异的原因可能与两种头足类不同的最适温度范围有关。茎柔鱼生活的最适温度范围为  $24\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 明显高于太平洋褶柔鱼  $15\sim 23\text{ }^{\circ}\text{C}$  的最适温度范围, 后续可对此进行进一步的研究<sup>[16,21]</sup>。

东海太平洋褶柔鱼摄食分析  $\delta^{15}\text{N}$  值除了受生物体在不同海域洄游导致的稳定同位素变化之外, 还与生物体的摄食有关。 $\delta^{15}\text{N}$  值越高, 表明生物体在生态系统中的营养层次越高, 即生物体摄食食物的营养层次越高, 反之则越低<sup>[26-28]</sup>。2018 年、2019 年东海太平洋褶柔鱼的  $\delta^{15}\text{N}$  值在生长至距顶端  $120\text{ mm}$  处时开始大幅度增加, 同  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化一致, 这表明随着太平洋褶柔鱼群体的洄游  $\delta^{15}\text{N}$  值逐渐升高, 在内壳叶轴长度为  $0\sim 120\text{ mm}$  之间时, 摄食营养层次变化不大。这与太平洋褶柔鱼幼时摄食能力低、摄食对象单一, 随胴长增加、摄食能力增强, 可以摄食更高营养层次食物的生活史过程一致。

本研究中 2018 年东海太平洋褶柔鱼, 不同产卵场群体的  $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度之间存在显著正相关关系, 但不同产卵场群体  $\delta^{15}\text{N}$  值增加的范围不同。 $\delta^{15}\text{N}$  值增加一方面是由于太平洋褶柔鱼群体逐渐向低纬、近岸海域洄游而导致; 低纬度海域  $\delta^{15}\text{N}$  值较高纬度海域  $\delta^{15}\text{N}$  值高, 有研究发现  $3^{\circ}\sim 9^{\circ}\text{S}$  范围内茎柔鱼肌肉  $\delta^{15}\text{N}$  值存在  $8.7\text{‰}$  的变化, 且近岸海域营养丰富、生产力高,  $\delta^{15}\text{N}$  值也较高<sup>[23,33]</sup>。另一方面可能是由于太平洋褶柔鱼群体摄食的营养层次逐渐升高而导致的。一是随着太平洋褶柔鱼个体的生长、胴长的增加, 其摄食食物的个体逐渐增大、营养层次逐渐升高, Kidokoro 等<sup>[38]</sup> 研究发现太平洋褶柔鱼的食物组成会随着个体生长逐渐发生变化, 营养等级高的食物占的比例越来越高, 由最初的甲壳类逐渐变为小型鱼类、鱼类和头足类。二是随着太平洋褶柔鱼群体的洄游, 在不同海域进行捕食, 可能摄食的高营养层次食物占据的比例越来越大。太平洋褶柔鱼作为一种机会主义捕食者, 会在不同海域捕食不同种类的食物<sup>[4]</sup>。低纬度、近岸海域营养丰富、生产力较高, 太平洋褶柔鱼饵料资源丰

富<sup>[23]</sup>。根据最佳觅食理论 (optimal foraging theory), 捕食者会最大限度地降低自身的能量损耗, 最大限度地提高可获取的能量<sup>[39]</sup>。因此, 太平洋褶柔鱼会倾向于捕食大个体或营养级较高的食物, 导致太平洋褶柔鱼群体在向饵料丰富的海域洄游时摄食食物的营养层次逐渐升高。Merten 等<sup>[30]</sup>通过研究内壳碳、氮稳定同位素的变化发现翼柄柔鱼向低纬度海域移动时摄食食物的营养水平逐渐升高, 与本研究结果一致。不同产卵场太平洋褶柔鱼群体摄食变化存在一定的差异, 具体的摄食变化应结合胃含物分析等进一步研究。2019年东海太平洋褶柔鱼群体  $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度之间不存在显著的相关关系, 这表明2019年东海太平洋褶柔鱼群体随着洄游过程的发生以及个体的生长发育, 总体上摄食食物的营养层次没有变化。但2019年东海太平洋褶柔鱼中存在部分个体如 G11、G13、G14、G17、G18、G19 的  $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度之间存在显著的正相关关系, 表明随洄游及个体的生长发育, 摄食食物的营养层次逐渐升高。另外一部分个体如 G9、G10、G12、G15、G16、G20 的  $\delta^{15}\text{N}$  均值与内壳叶轴长度之间不存在显著相关关系, 表明随洄游及个体的生长发育, 摄食食物的营养层次变化不大。产生这种差异的原因可能与太平洋褶柔鱼摄食的个体异质性有关, 有研究发现头足类如茎柔鱼<sup>[17]</sup>、北太平洋柔鱼<sup>[29]</sup>、鸢乌贼<sup>[30]</sup> 等也存在着摄食的个体异质性。其次可能和太平洋褶柔鱼群体摄食的分化有关, 有研究证明其他头足类如茎柔鱼等生活史内也存在摄食的分化, 摄食分化可能与性别、胴长等因素有关, 后续可进行相关研究<sup>[37]</sup>。

两年间太平洋褶柔鱼群体  $\delta^{15}\text{N}$  均值之间不存在显著性差异, 表明两年间摄食食物的营养层次没有差异。但2019年太平洋褶柔鱼群体胴长较小, 摄食食物的营养层次与2018年胴长较大的个体相似, 这可能是由于2019年厄尔尼诺事件使得太平洋褶柔鱼生活海域营养资源丰富、洄游范围增大导致的摄食营养层次上升。武圣男等<sup>[21]</sup> 研究发现厄尔尼诺事件有利于太平洋褶柔鱼的生长发育的结果也符合这一假设。

#### 4 结论

本研究结果显示, 两年间东海太平洋褶柔鱼群体均在内壳叶轴生长至距顶端 120 mm 处时开始向低纬度、近岸海域洄游, 在此之前仅在产卵

场附近移动, 2019年群体洄游的范围更大, 这可能是由于厄尔尼诺事件发生引起的。随着个体的生长发育以及洄游过程, 2018年太平洋褶柔鱼群体摄食的营养层次逐渐上升, 2019年太平洋褶柔鱼群体总体摄食的营养层次变化不大。本研究证明了内壳连续取样分析太平洋褶柔鱼群体摄食习性和栖息地变化的可行性, 后续可结合日龄信息, 胃含物分析等进一步研究。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

#### 参考文献 (References):

- [1] 陈新军, 刘必林. 世界头足类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2009.  
Chen X J, Liu B L. Cephalopods in the world[M]. Beijing: Ocean Press, 2009 (in Chinese).
- [2] 董正之. 黄海太平洋褶柔鱼资源现状与开发[J]. 海洋科学, 1996(6): 34-38.  
Dong Z Z. On the present status and exploratory problems of resource of *Todarodes pacificus* in the Yellow Sea[J]. Marine Sciences, 1996(6): 34-38 (in Chinese).
- [3] Rodhouse P G, Nigmatullin C M. Role as consumers[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1996, 351(1343): 1003-1022.
- [4] 方舟, 陈新军. 太平洋褶柔鱼渔业资源及渔场学研究进展[J]. 海洋渔业, 2018, 40(1): 102-116.  
Fang Z, Chen X J. Review on fishery of Japanese flying squid *Todarodes pacificus*[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(1): 102-116 (in Chinese).
- [5] Ibáñez C M, Arancibia H, Cubillos L A. Biases in determining the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern-central Chile (34°S-40°S)[J]. *Helgoland Marine Research*, 2008, 62(4): 331-338.
- [6] 李建华, 李云凯, 陈新军, 等. 头足类硬组织的稳定同位素研究进展[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(1): 154-160.  
Li J H, Li Y K, Chen X J, et al. Review on stable isotope in hard tissues of cephalopods[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, 23(1): 154-160 (in Chinese).
- [7] Rounick J S, Winterbourn M J. Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems: measuring  $^{13}\text{C}$  to  $^{12}\text{C}$  ratios can help trace carbon pathways[J]. *BioScience*, 1986, 36(3): 171-177.



- [8] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [9] Koletzko B, Demmelair H, Hartl W, *et al.* The use of stable isotope techniques for nutritional and metabolic research in paediatrics[J]. *Early Human Development*, 1998, 53(1): S77-S97.
- [10] Jackson G D, Bustamante P, Cherel Y, *et al.* Applying new tools to cephalopod trophic dynamics and ecology: perspectives from the Southern Ocean Cephalopod Workshop, February 2-3, 2006[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2007, 17(2-3): 79-99.
- [11] 贡艺, 陈新军, 李云凯, 等. 秘鲁外海茎柔鱼摄食洄游的稳定同位素研究[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2874-2880.
- Gong Y, Chen X J, Li Y K, *et al.* A study on feeding ecology and migration patterns of *Dosidicus gigas* off Peru using stable isotope analysis[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(9): 2874-2880 (in Chinese).
- [12] Hammerschlag-Peyer C M, Yeager L A, Araujo 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.
- [13] 石焱. 基于碳氮稳定同位素的闽江口常见鱼类营养生态位季节性变化 [D]. 厦门: 集美大学, 2018.
- Shi Y. Seasonal variation in trophic niche of common fish in the Min Estuary based on stable isotope[D]. Xiamen: Jimei University, 2018 (in Chinese).
- [14] 殷宝法, 淮虎银, 张懿铨, 等. 可可西里地区藏羚羊、藏原羚和藏野驴的营养生态位[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(4): 766-770.
- Yin B F, Huai H Y, Zhang Y L, *et al.* Trophic niches of *Pantholops hodgsoni*, *Procapra picticaudata* and *Equus kiang* in Kekexili region[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(4): 766-770 (in Chinese).
- [15] Murata M. Population assessment, management and fishery forecasting for the Japanese common squid *Todarodes pacificus*[M]//Caddy J F. *Marine invertebrate fisheries: their assessment and management*. New York: Wiley, 1989: 613-636.
- [16] Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, *et al.* Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Mmastrephidae) due to changing environmental conditions[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57(1): 24-30.
- [17] 贡艺. 基于内壳稳定同位素信息的秘鲁外海茎柔鱼摄食与洄游研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- Gong Y. The study on foraging strategies and migration patterns of Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off Peru based on the stable isotopic information in Gladius[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015 (in Chinese).
- [18] 陈静, 陆化杰, 王芮, 等. 基于碳氮稳定同位素的西北印度洋鸢乌贼摄食习性研究[J]. *海洋与湖沼*, 2022, 53(5): 1250-1257.
- Chen J, Lu H J, Wang R, *et al.* Feeding ecology of *Stenoteuthis oualaniensis* based on carbon and nitrogen stable isotope analysis in the northwest Indian ocean[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2022, 53(5): 1250-1257 (in Chinese).
- [19] Li Y K, Gong Y, Zhang Y Y, *et al.* Inter-annual variability in trophic patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off the exclusive economic zone of Peru, implications from stable isotope values in gladius[J]. *Fisheries Research*, 2017, 187: 22-30.
- [20] 宁欣, 陆化杰, 刘凯, 等. 2018年春季拉尼娜发生期东海太平洋褶柔鱼的渔业生物学特性[J]. *水产学报*, 2020, 44(10): 1676-1684.
- Ning X, Lu H J, Liu K, *et al.* Fisheries biological characteristics of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in spring in the La Niña year of 2018 in the East China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(10): 1676-1684 (in Chinese).
- [21] 武胜男, 余为, 陈新军. 太平洋褶柔鱼秋生群产卵场环境变化及对资源丰度的影响[J]. *海洋渔业*, 2018, 40(2): 129-138.
- Wu S N, Yu W, Chen X J. Variations in environmental conditions on the spawning grounds of autumn cohort of *Todarodes pacificus* and their impacts on squid abundance[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(2): 129-138 (in Chinese).
- [22] 沈新强, 王云龙, 袁骥, 等. 北太平洋鱿鱼渔场叶绿素a分布特点及其与渔场的关系[J]. *海洋学报*, 2004, 26(6): 118-123.
- Shen X Q, Wang Y L, Yuan Q, *et al.* Distributional characteristics of chlorophyll a and relation to the fishing ground in the squid fishing ground of the northern Pacific Ocean[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2004, 26(6): 118-123 (in Chinese).

- [23] 贡艺, 陈玲, 李云凯. 海洋生态系统稳定同位素基线的选取[J]. 应用生态学报, 2017, 28(7): 2399-2404.  
Gong Y, Chen L, Li Y K. Selection of isotopic baselines in marine ecosystems[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(7): 2399-2404 (in Chinese).
- [24] Ruiz-Cooley R I, Villa E C, Gould W R. Ontogenetic variation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  recorded in the gladius of the jumbo squid *Dosidicus gigas*: geographic differences[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 399: 187-198.
- [25] 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 (in Chinese).
- [26] Hobson K A, Welch H E. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, 84: 9-18.
- [27] 李忠义, 郭旭鹏, 金显仕, 等. 长江口及其邻近水域春季蛇鲭的食性[J]. 水产学报, 2006, 30(5): 654-661.  
Li Z Y, Guo X P, Jin X S, et al. Feeding habit of *Erisphex potti* from Changjiang Estuary and adjacent sea in spring[J]. Journal of Fisheries of China, 2006, 30(5): 654-661 (in Chinese).
- [28] 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.
- [29] Kato Y, Sakai M, Nishikawa H, et al. Stable isotope analysis of the Gladius to investigate migration and trophic patterns of the neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*)[J]. *Fisheries Research*, 2016, 173: 169-174.
- [30] Merten V, Christiansen B, Javidpour J, et al. Diet and stable isotope analyses reveal the feeding ecology of the orangeback squid *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup 1855) (Mollusca, Ommastrephidae) in the eastern tropical Atlantic[J]. *PLoS One*, 2017, 12(12): e0189691.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] 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.
- [34] 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[J]. *Ecosphere*, 2012, 3(7): 1-17.
- [35] Katugin O N. Patterns of genetic variability and population structure in the North Pacific squids *Ommastrephes bartramii*, *Todarodes pacificus*, and *Berryteuthis magister*[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2002, 71(1): 383-420.
- [36] 杨林林, 姜亚洲, 刘尊雷, 等. 夏季东海太平洋褶柔鱼群体结构的年际变化[J]. 中国水产科学, 2014, 21(3): 593-601.  
Yang L L, Jiang Y Z, Liu Z L, et al. Annual variability in population structure of *Todarodes pacificus* in the East China Sea in summer[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(3): 593-601 (in Chinese).
- [37] 贡艺. 基于生物化学示踪物的东太平洋茎柔鱼摄食生态学研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.  
Gong Y. Feeding ecology of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the eastern Pacific Ocean inferred by biochemical tracers[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018 (in Chinese).
- [38] Kidokoro H, Uji R. Estimation on the age of Japanese common squid *Todarodes pacificus* cannibalized by their own species[J]. *Bulletin of the Japan Sea National Fisheries Research Institute*, 1999(49): 123-127 (in Japanese).
- [39] MacArthur R H, Pianka E R. On optimal use of a patchy environment[J]. *The American Naturalist*, 1966, 100(916): 603-609.

## Feeding and migration of *Todarodes pacificus* in the East China Sea based on the stable isotopic information of gladius

WANG Rui<sup>1</sup>, LU Huajie<sup>1,2,3,4\*</sup>, CHEN Jing<sup>1</sup>, OU Yuzhe<sup>1</sup>

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

2. Key Laboratory of Marine Ecological Monitoring and Restoration Technologies, Ministry of Natural Resources, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

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

**Abstract:** *Todarodes pacificus*, a significant warm oceanic cephalopod species, is relatively well understood in terms of population structure, age, growth and reproduction. However, the species' migration patterns and feeding habits remain elusive due to limitations in artificial breeding techniques and the shortcomings of stomach contents analysis. Further research is essential to elucidate the migration path and feeding habits of *T. pacificus* for effective resource management. This study focused on the the proostracum of gladius of *T. pacificus* caught collected from the East China Sea in 2018 and 2019. The proostracum was sequentially sectioned, and the carbon and nitrogen stable isotope ratios of fragments were measured. Using trophic niche and stable isotope sequence, we examined the migration and feeding behaviors of *T. pacificus* across its life history over two years and preliminarily explored the reasons for interannual variations in these behaviors. The trophic niche analysis revealed distinct and non-overlapping ranges for *T. pacificus* in 2018, while in 2019, the ranges were similar and overlapping [2018: total area (TA) 3.11‰<sup>2</sup>, standard ellipse area (SEAc) 0.81‰<sup>2</sup>; 2019: TA 3.51‰<sup>2</sup>, SEAc 0.77‰<sup>2</sup>]. The stable isotope sequence indicated significant changes in the values for *T. pacificus* when the gladius proostracum reached 120 mm from the distal end in both years. On the population level, the average  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of *T. pacificus* from each spawning ground population in 2018 were positively correlated with gladius growth, while in 2019, only the average  $\delta^{13}\text{C}$  values showed such a correlation. Statistical tests revealed significant differences in the average  $\delta^{13}\text{C}$  values between 2018 and 2019 ( $t$ -test,  $F=1.104$ ,  $P<0.01$ ), but no significant differences in average  $\delta^{15}\text{N}$  values ( $t$ -test,  $F=3.903$ ,  $P>0.05$ ). The analysis indicated that *T. pacificus* individuals in 2018 originated from various spawning grounds, and all the individuals of *T. pacificus* in 2019 came from the same spawning grounds, whereas in 2019, they all came from the same grounds. In both years, the *T. pacificus* began migrating to low latitudes and coastal waters once the gladius proostracum reached 120 mm, with prior movements confined to the vicinity of spawning ground. The broader migration range in 2019 may be attributed to the El Niño event. As *T. pacificus* individuals grew and migrated, their trophic level increased in 2018, whereas in 2019, it remained relatively stable. This study demonstrated the utility of continuous gladius sampling for analyzing the feeding and migration of *T. pacificus*, providing a scientific foundation for future research on *T. pacificus*.

**Key words:** *Todarodes pacificus*; stable isotope; gladius; migration path; feeding; the East China Sea

**Corresponding author:** LU Huajie. E-mail: [hjlu@shou.edu.cn](mailto:hjlu@shou.edu.cn)

**Funding projects:** National Key R & D Program of China (2019YFD090402); National Natural Science Foundation of China (41506184)