

doi: 10.3969/j.issn.2095-0780.2015.04.006

## 东太平洋大青鲨脊椎骨的稳定同位素比值研究

朱江峰, 王洁, 戴小杰

(上海海洋大学海洋科学学院, 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:** 脊椎骨常用于鉴定鱼类年龄, 但脊椎骨也包含了摄食信息, 这方面的研究在国外也刚起步。文章以大西洋性鲨鱼——大青鲨(*Prionace glauca*)脊椎骨为样品, 对椎体中心(椎心)、椎心与外缘的中间部位(中部)、椎体外缘(外缘)3个部位的碳、氮稳定同位素比值( $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ )和由此估算的营养级进行比较研究。结果表明, 样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $\delta^{15}\text{N}$ 值和营养级范围分别为 $-1.664\text{‰} \sim -1.308\text{‰}$ 、 $9.29\text{‰} \sim 2.237\text{‰}$ 和 $2.73 \sim 5.73$ 。椎心与中部、中部与外缘、椎心与外缘的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $\delta^{15}\text{N}$ 值和营养级估算值分布均不存在显著性差异(K-S检验,  $P > 0.01$ )。运用椎骨进行相关研究时, 可以椎骨的不同部位作为样品, 开展基于脊椎骨碳、氮稳定同位素比值的鲨鱼摄食与营养级研究, 为进一步揭示大西洋性鲨鱼的摄食动态提供参考。

**关键词:** 大青鲨; 脊椎骨; 稳定同位素; 营养级; 东太平洋

中图分类号: S 937

文献标志码: A

文章编号: 2095-0780-(2015)04-0040-06

## Analysis of stable isotope ratio of vertebrae of blue shark (*Prionace glauca*) in the eastern Pacific Ocean

ZHU Jiangfeng, WANG Jie, DAI Xiaojie

(Key Lab. of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education; College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** Vertebrae are usually used to determine age and growth for sharks. Recent studies have shown that vertebrae contain important information about feeding and trophic level. In this study, vertebrae of blue shark (*Prionace glauca*) were used to estimate stable isotope ratios of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  which were  $-1.664\text{‰} \sim -1.308\text{‰}$ ,  $9.29\text{‰} \sim 2.237\text{‰}$ , and  $2.73 \sim 5.73$ , respectively. The vertebra samples were sub-sampled from the origin, middle and outer edge of centrum. The  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , and TL between origin and middle, between middle and outer edge, and between origin and outer edge were not significantly different, indicating sub-sampling might be made at any of these positions. This results provide important information for further studies on trophic dynamics of pelagic sharks.

**Key words:** *Prionace glauca*; vertebra; stable isotope; trophic level; the eastern Pacific Ocean

鲨鱼是仅存最古老的有颌脊椎动物之一, 作为高营养级种类, 在海洋生态系统中具有重要的作用。鲨鱼又是海洋生态系统中比较脆弱的种类, 生命周期长、繁殖力低的生活史特点, 使其容易遭受过度捕捞的威胁<sup>[1]</sup>。摄食生态是海洋生态系统动力学研究的重要基础<sup>[2-3]</sup>, 营养级的波动在一定程度上反映了生态系统的动态变化, 是认识和管理生

态系统的重要指标<sup>[4]</sup>。对于鲨鱼的摄食生态, 中国仅见于LI等<sup>[5]</sup>对中东太平洋几种大西洋性鲨鱼营养级的研究。相对而言国外学者研究的较多, 也取得了不少成果, 如EBERT<sup>[6]</sup>通过胃含物分析发现扁头哈那鲨(*Notorynchus cepedianus*)摄食特点随个体增大而变化, 夏威夷海域的幼路氏双髻鲨(*Sphyrna lewini*)的摄食特点具有明显的昼夜变

收稿日期: 2014-11-06; 修回日期: 2014-12-05

资助项目: 国家自然科学基金项目(41106118); 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室开放基金(2013年度)

作者简介: 朱江峰(1978-), 男, 博士, 副教授, 从事渔业资源评估、渔业生态学研究。E-mail: jfzhu@shou.edu.cn

化<sup>[7]</sup>, CORTE 和 GRUBER<sup>[8]</sup> 发现幼柠檬鲨 (*Negaprion brevirostris*) 的昼夜摄食习惯和饵料数量无性别间的差异, 但以往的研究极大部分都针对近海鲨鱼。

在研究方法方面, 随着稳定同位素技术在揭示有机物质的循环路径和探究消费者之间营养关系中的不断应用<sup>[9-11]</sup>, 该技术也逐渐被广泛应用于海洋鱼类的摄食生态研究<sup>[12-13]</sup>。分析碳、氮稳定同位素可以有效地揭示生物的有机物来源、消费者的食物组成以及各生物在食物网中所处的营养级<sup>[14]</sup>。稳定同位素技术在中国近海鱼类摄食生态中的应用包括渤海湾食物网主要生物种的营养层次分析<sup>[15]</sup>, 黄海中南部鳀鱼 (*Engraulis japonicus*) 的食性分析<sup>[16]</sup>, 黄、东海生态系统食物网的营养结构<sup>[17]</sup>, 雷州湾海域主要鱼类的营养级估算<sup>[18]</sup>等。蔡德陵等<sup>[17]</sup>指出, 稳定同位素方法是未来研究完整海洋食物网连续营养谱及食物网稳定性的潜在手段。

鲨鱼的脊椎骨常用于研究其年龄与生长<sup>[19]</sup>, 但脊椎骨也包含了摄食和营养方面的信息, 国外学者进行了探索性研究<sup>[20]</sup>。由于脊椎骨半径的增长对应于鲨鱼年龄的增长, 不同半径处的稳定同位素含量是否有差异, 以及这种差异是否可以解释鲨鱼营养水平随生长的变化, 成了重要的研究课题。对此, ESTRADA 等<sup>[21]</sup>首次采用博物馆保存的 27 尾大白鲨 (*Carcharodon carcharias*) 脊椎骨样品, 对脊椎骨不同半径处的碳、氮稳定同位素进行了比较分析, 指出大白鲨个体大小与营养级之间存在一定的相关性, 但并非所有样品的测试结果都支持营养级随个体增大而升高的观点。笔者以 ESTRADA 等<sup>[21]</sup>的发现为线索, 以远洋金枪鱼渔业中常见的大洋性种类——大青鲨 (*Prionace glauca*) 脊椎骨为样品, 对脊椎骨不同部位的碳、氮稳定同位素比值和营养级进行比较分析。大青鲨一直被认为是资源相对较好的大洋性种类之一, 但是持续的兼捕 (尤其被延绳钓渔业) 正不断增加人们对其资源状况的担忧<sup>[22-23]</sup>。文章开展基于脊椎骨碳、氮稳定同位素比值的鲨鱼摄食与营养级研究, 以为进一步揭示大洋性鲨鱼的摄食动态提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集

大青鲨样品由中国在东太平洋的金枪鱼延绳钓

渔业科学观察员采集, 采样区域位于 8°S ~ 13°S、133°W ~ 154°W 的公海海域, 共 2 个航次, 采样时间分别为 2010 年 11 月 ~ 2011 年 1 月和 2012 年 9 月 ~ 12 月, 渔船为“金盛 2 号”和“福远渔 007”。延绳钓作业起钩时观察员随机选择钓获的大青鲨, 观测个体叉长、性别等基础生物学信息后在鳃裂上部切取 6 ~ 8 节脊椎骨样本, 清除粘连的肌肉和其他组织后, 低温冷冻保存 (约 -20 °C), 航次结束后带回实验室。

### 1.2 稳定同位素测定分析

在实验室随机选取 60 尾样品鱼 (叉长 153 ~ 250 cm) 的脊椎骨, 剔除表面结缔组织, 对脊椎骨纵切后, 在椎体中心 (椎心)、椎心与外缘的中间部位 (中部)、椎体外缘 (外缘) 3 个部位分别取 10 mg 左右的组织置于离心管中, 将样品放入冷冻干燥机进行冷冻干燥 24 h 后, 用球磨仪 (型号为 MM400) 磨成粉末, 最后用锡箔纸包取 2 mg 进行碳、氮稳定同位素比值 ( $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ ) 测定。 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  的测定由国家海洋局第三海洋研究所的 TC/EA-IRMS 型 (Delta Vadvantage) 稳定同位素比率质谱仪完成。按照惯例, 样品的  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  值用如下公式计算给出:

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}} - 1 \right) \times 1\,000 \quad (1)$$

$$\delta^{15}\text{N} = \left( \frac{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{sample}}}{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{atmosphere}}} - 1 \right) \times 1\,000 \quad (2)$$

式中  $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}}$  为样品的碳同位素比值,  $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}$  为国际标准物质 PDB (Peedee Belemnite carbonate) 的碳同位素比值,  $(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{sample}}$  为样品的氮同位素比值,  $(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{atmosphere}}$  为标准大气的氮同位素比值<sup>[12]</sup>, 同位素比值单位均为‰。营养级 (trophic level, TL) 的计算公式如下:

$$TL = \lambda + (\delta^{15}\text{N} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}}) / \Delta N \quad (3)$$

式中 TL 为样品鱼的营养级;  $\delta^{15}\text{N}$  为样品的氮同位素比值;  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$  为基准生物的氮同位素比值,  $\lambda$  为基准生物的营养级。由于文章的主要目的是比较脊椎骨不同部位的  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  差异及其对营养级估算的影响, 而非精确计算营养级。因此, 笔者仿照 KERR 等<sup>[24]</sup>的方法, 将肉食性的玉筋鱼 (*Ammodytes americanus*) 作为基准生物<sup>[25]</sup>, 其  $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}} = 10.2$ ,  $\lambda = 3$ ;  $\Delta N$  为氮同位素随营养级的平均富集度, 由于没有针对鲨鱼或软骨鱼类的平均富集度报道, 文章取 POST<sup>[26]</sup> 给出的估算值 3.4‰ (即陆地

和水生食物网的平均富集度估算值)。

### 1.3 统计分析

为了对椎心、中部和外缘3个部位的碳、氮稳定同位素比值进行比较,首先采用 Shapiro-Wilk 检验对测定样品的正态性进行检验,若不符合正态分布,则后续检验采用 Kolmogorov-Smirnov 非参数检验(K-S 检验),比较不同部位的碳、氮稳定同位素比值、营养级的分布是否有显著性差异。由于单次取样有一定的随意性,为了减少单次取样可能带来的不确定性,文章进一步采用“Bootstrap 重取样”技术,对3个不同部位的测定样本,分别进行1 000次随机取样,以此近似地模拟对原种群的重复随机取样<sup>[27]</sup>。重取样样本的估算值与原样本的统计量进行比较,可以进一步认识原样本的代表性。

## 2 结果

### 2.1 碳稳定同位素比值

大青鲨脊椎骨测定的碳稳定同位素比值范围见表1。椎心样品的制备损坏较多,在60尾样品鱼中,仅26尾的脊椎骨获得了椎心的有效样本,椎骨中心和外缘的有效样本量分别为57和56。3个部位的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的范围差别不大,平均值和标准差也差别不大。经 Shapiro-Wilk 正态性检验,脊椎骨椎心、中心和外缘的碳、氮稳定同位素测定值(共9组样品)中,有3组的样品分布不服从正态分布( $P < 0.01$ ),因此,后续比较均采用 K-S 统计检验。椎心与中部、中部与外缘、椎心与外缘的 $\delta^{13}\text{C}$ 分布均不存在显著性差异(K-S 检验, $P > 0.01$ ,表2)。

表1 大青鲨脊椎骨样品 $\delta^{13}\text{C}$ 统计表

Tab. 1 Statistics of  $\delta^{13}\text{C}$  value of blue shark vertebra

	最小值/ $\text{‰}$ minimum	最大值/ $\text{‰}$ maximum	平均值/ $\text{‰}$ mean	标准差/ $\text{‰}$ S. D.	样本量 <i>n</i>
椎心 origin	-16.64	-14.18	-15.12	0.65	26
中部 middle	-16.17	-13.54	-14.76	0.64	57
外缘 outer edge	-15.67	-13.08	-14.56	0.69	56

表2 大青鲨脊椎骨样品不同部位的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值分布比较

Tab. 2 Comparison of statistics of  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and trophic level among different positions of blue shark vertebra

		$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	营养级 trophic level
椎心与中部 origin V. S. middle	D-值	0.305 7	0.131 6	0.131 6
	P-值	0.071 1	0.916 7	0.916 7
椎心与外缘 origin V. S. outer edge	D-值	0.331 0	0.300 8	0.316 1
	P-值	0.040 8	0.080 4	0.058 8
中部与外缘 middle V. S. outer edge	D-值	0.171 1	0.277 9	0.293 1
	P-值	0.380 3	0.025 5	0.016 3

### 2.2 氮稳定同位素比值

大青鲨脊椎骨不同部位测定的氮稳定同位素比值范围见表3。3个部位的 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围有明显的差别,但平均值和标准差差别不大。K-S 检验表明,椎心与中部、中部与外缘、椎心与外缘的 $\delta^{15}\text{N}$ 分布均不存在显著性差异( $P > 0.01$ ,表2)。

### 2.3 营养级

根据大青鲨脊椎骨3个不同部位氮稳定同位素

比值估算的营养级范围见表4。有一个外缘样品的 $\delta^{15}\text{N}$ 明显偏离正常值,因此估算的营养级值舍去。椎心和中部样品的营养级估算值接近,尤其是平均值和标准差相差很小(表4)。椎骨外缘样品的营养级估算值较小。但统计分析表明3个部位样品的营养级估算值分布不存在显著性差异( $P > 0.01$ ,表2)。不过,中部与外缘的统计检验 $P$ 值为0.016 3,如果以0.05为检验水平,可以认为差异显著。

表3 大青鲨脊椎骨样品  $\delta^{15}\text{N}$  统计表Tab. 3 Statistics of  $\delta^{15}\text{N}$  value of blue shark vertebra

	最小值/ $\text{‰}$ minimum	最大值/ $\text{‰}$ maximum	平均值/ $\text{‰}$ mean	标准差/ $\text{‰}$ S. D.	样本量 $n$
椎心 origin	9.29	17.90	13.52	2.78	26
中部 middle	9.98	19.49	13.77	2.75	57
外缘 outer edge	10.15	22.37	12.62	2.26	56

表4 大青鲨脊椎骨样品营养级估算值统计表

Tab. 4 Estimated values of trophic level of blue shark vertebra

	最小值 minimum	最大值 maximum	平均值 mean	标准差 S. D.	样本量 $n$
椎心 origin	2.73	5.27	3.98	0.82	26
中部 middle	2.93	5.73	4.05	0.81	57
外缘 outer edge	2.98	4.91	3.66	0.54	55

## 2.4 随机抽样比较

运用 Bootstrap 重取样技术估算的碳、氮稳定同位素比值和营养级平均值的统计量见表5。统计量中的平均值与原样本的平均值比较(表1、表3、

表4), 差别极小( $<0.1\%$ ), 表明原样本平均值可作为总体平均值的无偏估计, 即样本具有代表性。表5同时给出了 Bootstrap 标准差, 即原样本平均值统计量的标准误差。

表5 运用 Bootstrap 方法对原样品测定值作 1 000 次重取样后获得的碳、氮和营养级平均值分布的统计量

Tab. 5 Statistics of  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and trophic level for 1 000 bootstrap samples by Bootstrap

	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$		$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$		营养级 trophic level	
	平均值 mean	标准差 S. D.	平均值 mean	标准差 S. D.	平均值 mean	标准差 S. D.
椎心 origin	-15.12	0.14	13.51	0.53	3.97	0.14
中部 middle	-14.77	0.10	13.79	0.36	4.04	0.10
外缘 outer edge	-14.56	0.10	12.61	0.30	3.66	0.10

## 3 讨论

作为大洋性洄游鱼类, 大青鲨的摄食对象主要是头足类和中上层鱼类, 但它们属于“机会主义捕食者”, 捕食对象因栖息环境的差异而不同<sup>[28]</sup>。摄食对象组成随鲨鱼分布区域的不同而有差异, 在许多种类中也已有报道<sup>[29]</sup>。鲨鱼的摄食生态以往一直围绕胃含物开展研究, 但该法有着难以避免的劣势, 如只能反映短期的摄食情况, 半消化的食物也常难以鉴定其种类<sup>[30]</sup>。稳定同位素比值  $\delta^{13}\text{C}$  可用于指示有机体的主要食物来源,  $\delta^{15}\text{N}$  则可用于估算有机体在食物链中的相对营养级<sup>[26]</sup>, 这为在鲨鱼摄食和营养研究中的应用奠定了基础。

ESTRADA 等<sup>[19]</sup>以肌肉为样品, 测定西北大西洋近海大青鲨的  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-1.69\text{‰}$  ( $-17.1\text{‰}$

$\sim -16.5\text{‰}$ )。LI 等<sup>[4]</sup>同样以肌肉为样品, 测得中东太平洋(与文章的取样区域接近)大青鲨的  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-18.31\text{‰}$  (S. D. = 0.54)。文章测定脊椎骨的  $\delta^{13}\text{C}$  平均值为  $-1.512\text{‰} \sim -1.456\text{‰}$  (表1)。可见不同海域、不同个体和组织间的  $\delta^{13}\text{C}$  存在一定的差异, 这不仅反映了其食物来源的不同, 也反映了同位素在不同组织间的积累差异。

ESTRADA 等<sup>[25]</sup>测定西北大西洋大青鲨的  $\delta^{15}\text{N}$  平均值为  $13.1\text{‰}$  ( $12.5\text{‰} \sim 13.7\text{‰}$ ), 营养级平均值为 3.8 (3.7 ~ 4.0)。LI 等<sup>[5]</sup>测得中东太平洋大青鲨的  $\delta^{15}\text{N}$  平均值为  $15.77\text{‰}$ , 营养级平均值为 4.17。文章测定脊椎骨的  $\delta^{15}\text{N}$  为  $9.29\text{‰} \sim 22.37\text{‰}$  (表3), 营养级平均值为 3.9 (2.73 ~ 4.91), 虽然  $\delta^{15}\text{N}$  值范围与 ESTRADA 等<sup>[25]</sup>、LI 等<sup>[5]</sup>的结果有一定差异, 但营养级平均值十分接近。CORTES<sup>[28]</sup>

用胃含物估算的大青鲨营养级为 4.1。可见不同洋区大青鲨的营养位置十分接近。当然, 营养级估算依赖于基准生物的选择和  $\delta^{15}\text{N}$  随营养级平均富集度的假设。

导致椎体不同部位  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  无显著差异的原因: 1) 可能是同位素在脊椎骨上的累积是持续的, 即随着年龄增加、椎骨增大, 在椎骨向外伸展增长时, 同位素在整个椎体内持续累积; 2) 可能是大青鲨的摄食饵料组成(或其营养结构)并未随生长而发生较大变化。当然这一推断需要考虑样品鱼的长度组成, 文章的大青鲨样品中最小个体为 153 cm (叉长), 大部分样品为成年鲨鱼。可以推测处在椎体中部相应年龄的鲨鱼也个体较大, 从而与椎体外缘相应年龄的鲨鱼具有相似的营养结构。这是合理的, 因为大个体的鲨鱼均分布在大洋区, 其捕食对象的种类组成较为简单, 如 KUBODERA 等<sup>[31]</sup>发现, 西北太平洋大青鲨的胃含物质量组成中, 52% 以上为头足类。需要指出的是, 导致椎心  $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  与其他部位无显著差异的原因, 也可能是样品处理过程引起, 相对应其他 2 个部位, 椎心的准确取样难度较大, 且样品数仅为 26。

虽然多数学者认为, 利用脊椎骨稳定同位素分析来认识鲨鱼摄食生态随个体发育的变化是可能的, 因为脊椎骨属于“记录鲨鱼生长信息”的组织。但由于此类研究需要借助精确的微取样技术, 有关研究还开展得很少。对大白鲨的研究<sup>[21]</sup>是目前为止唯一较为成功的案例<sup>[20]</sup>。但大白鲨的脊椎骨在大洋性鲨鱼中相对大得多, 最大半径达 30 mm, 而大个体的大青鲨椎骨半径也仅为 10~12 mm, 轮纹间距为 2~3 mm, 借助微取样技术是进一步研究其摄食与营养随生活史变化的必要手段。

#### 参考文献:

- [1] GALLAGHER A J, ORBESEN E S, HAMMERSCHLAG N, et al. Vulnerability of oceanic sharks as pelagic longline bycatch [J]. *Global Eco Conser*, 2014, 1(1): 50–59.
- [2] CORTES E. Life-history patterns and correlations in sharks [J]. *Rev Fish Sci*, 2000, 8(4): 299–344.
- [3] SCHINDLER D E, ESSINGTON T E, KITCHELL J F, et al. Sharks and tunas: fisheries impacts on predators with contrasting life histories [J]. *Ecol Appl*, 2002, 12(3): 735–748.
- [4] 张波, 唐启升. 渤、黄、东海高营养层次重要生物资源种类的营养级研究[J]. *海洋科学进展*, 2004, 22(4): 393–404.
- [5] LI Y, GONG Y, CHEN X, et al. Trophic ecology of sharks in the mid-east Pacific Ocean inferred from stable isotopes [J]. *J Ocean Univ China*, 2014, 13(2): 278–282.
- [6] EBERT D A. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*) [J]. *Mar Freshw Res*, 2002, 53(2): 517–523.
- [7] BUSH A. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii [J]. *Environ Biol Fish*, 2003, 67(1): 1–11.
- [8] CORTES E, GRUBER S H. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey) [J]. *Copeia*, 1990(1): 204–218.
- [9] HANSSON L A, TRANVIK L J. Food webs in sub-Antarctic lakes: a stable isotope approach [J]. *Polar Biol*, 2003, 26(12): 783–788.
- [10] KRITZBERG E S, COLE J J, PACE M L, et al. Autochthonous versus allochthonous carbon sources of bacteria: results from whole-lake  $^{13}\text{C}$  addition experiments [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49(2): 588–596.
- [11] MCCALLISTER S L, BAUER J E, CHERRIER J E, et al. Assessing sources and ages of organic matter supporting river and estuarine bacterial production: a multiple-isotope ( $\delta^{14}\text{C}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ , and  $\delta^{15}\text{N}$ ) approach [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49(5): 1687–1702.
- [12] LOGAN J M, LUTCAVAGE M E. Assessment of trophic dynamics of cephalopods and large pelagic fishes in the central North Atlantic Ocean using stable isotope analysis [J]. *Deep-Sea Res II*, 2013, 95(1): 63–73.
- [13] TORRES P, CUNHA R T, MAIA R. Trophic ecology and bioindicator potential of the North Atlantic tope shark [J]. *Sci Total Environ*, 2014, 481(5): 574–581.
- [14] 曾庆飞, 孔繁翔, 张恩楼, 等. 稳定同位素技术应用于水域食物网的方法学研究进展 [J]. *湖泊科学*, 2008, 20(1): 13–20.
- [15] 万祎, 胡建英, 安立会, 等. 利用稳定氮和碳同位素分析渤海湾食物网主要生物种的营养层次 [J]. *科学通报*, 2005, 50(7): 708–712.
- [16] 郭旭鹏, 李忠义, 金显仕, 等. 采用碳氮稳定同位素技术对黄海中南部鳀鱼食性的研究 [J]. *海洋学报*, 2007, 29(2): 98–104.
- [17] 蔡德陵, 李红燕, 唐启升, 等. 黄东海生态系统食物网连续营养谱的建立: 来自碳氮稳定同位素方法的结果 [J]. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2005, 35(2): 123–130.
- [18] 卢伙胜, 欧帆, 颜云榕, 等. 应用氮稳定同位素技术对雷州湾海域主要鱼类营养级的研究 [J]. *海洋学报: 中文版*, 2009, 31(3): 167–174.
- [19] RIGBY C L, WEDDING B B, GRAUF S. The utility of near infrared spectroscopy for age estimation of deep water sharks [J]. *Deep Sea Res I*, 2014, 94(1): 184–194.
- [20] HUSSEY N E, MACHEIL M A, MCMEANNS B C, et al. Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions [J]. *J Fish Biol (special edition on elasmobranchs)*, 2012, 80(5): 1449–1484.

- [21] ESTRADA J A, RICE A N, NATANSON L J, et al. Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks [J]. Ecology, 2006, 87(4): 829–834.
- [22] VANDEPERREA F, AIRES-DA-SILVA A, SANTOS M, et al. Demography and ecology of blue shark (*Prionace glauca*) in the central North Atlantic [J]. Fish Res, 2014, 153(1): 89–102.
- [23] MONTEALEGRE-QUIJANO S, CARDOSO A T C, SILVAB R Z. Sexual development, size at maturity, size at maternity and fecundity of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) in the Southwest Atlantic [J]. Fish Res, 2014, 160(1): 18–32.
- [24] KERR L A, ANDREWS A H, CCAILLIET G M, et al. Investigations of  $\Delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in vertebrae of white shark (*Carcharodon carcharias*) from the eastern North Pacific Ocean [J]. Environ Biol Fish, 2006, 77(3/4): 337–353.
- [25] ESTRADA J A, RICE A N, LUTCAVAGE M E, et al. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis [J]. J Mar Biol Assoc UK, 2003, 83(6): 1347–1350.
- [26] POST D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions [J]. Ecology, 2002, 83(3): 703–718.
- [27] EFRON B. Bootstrap methods: another look at the jackknife [J]. Ann Statist, 1979, 7(1): 1–26.
- [28] CORTES E. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks [J]. ICES J Mar Sci, 1999, 56(5): 707–717.
- [29] BETHEA D M, HALE L, CARLSON J K, et al. Geographic and ontogenetic variation in the diet and daily ration of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the eastern Gulf of Mexico [J]. Mar Biol, 2007, 152(5): 1009–1020.
- [30] 王玉玉, 于秀波, 张亮, 等. 应用碳、氮稳定同位素研究鄱阳湖枯水末期水生食物网结构 [J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1181–1188.
- [31] KUBODERA T, WATANABE H, ICHII T. Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific [J]. Rev Fish Biol Fish, 2007, 17(2/3): 111–124.