

DOI: 10.12264/JFSC2023-0278

南海西沙毗邻海域四种眶灯鱼的营养生态位

宋晓宇^{1, 2, 3}, 刘永^{2, 3}, 李纯厚^{2, 3}, 石娟^{2, 3}, 赵金发^{2, 3}, 王腾^{2, 3}, 孔啸兰², 江艳娥², 康志鹏^{2, 3}

- 浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316000;
- 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东珠江口生态系统野外科学观测研究站, 广东省渔业生态环境重点实验室, 广东 广州 510300;
- 西沙岛礁渔业生态系统海南省野外科学观测研究站, 海南省深远海渔业资源高效利用与加工重点实验室, 三亚热带水产研究院, 海南 三亚 572018

摘要: 为探究南海西沙毗邻海域中层鱼类(mesopelagic fish)的食性及中层鱼类在生态系统中的营养生态位, 本研究以南海西沙毗邻海域的 4 种中层鱼: 亮眶灯鱼(*Diaphus splendidus*)、短距眶灯鱼(*D. mollis*)、灿烂眶灯鱼(*D. fulgens*)和吕氏眶灯鱼(*D. luetkeni*)为研究对象, 运用碳氮稳定同位素技术对 4 种眶灯鱼的营养级、营养生态位以及主要食物来源进行研究。结果显示: (1) 4 种眶灯鱼 $\delta^{15}\text{N}$ 范围为 8.31‰~11.08‰, $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 -21.88‰~-18.19‰; (2) 4 种眶灯鱼营养级存在差异, 吕氏眶灯鱼(3.75)>亮眶灯鱼(3.63)>灿烂眶灯鱼(3.57)>短距眶灯鱼(3.41); (3) 灿烂眶灯鱼的营养生态位宽度最大, 对饵料资源的利用能力较强, 食源丰富。亮眶灯鱼的营养生态位宽度最小, 对某些饵料生物选择性较强, 摄食具有专一性; (4) 4 种眶灯鱼之间存在一定的食物资源摄取利用的竞争关系, 但吕氏眶灯鱼与短距眶灯鱼不存在竞争; (5) 贝叶斯混合模型表明浮游动物是 4 种眶灯鱼的主要饵料生物。本研究揭示了西沙毗邻海域 4 种眶灯鱼的主要食物来源和营养生态位特征, 为研究中层鱼类的食性特征以及营养结构关系提供了基础数据, 对深入开展中层鱼类对海洋生态系统能量流动与物质循环等研究具有意义。

关键词: 中层鱼类; 稳定同位素; 生态位; 眶灯鱼; 食性

中图分类号: S931 **文献标志码:** A

文章编号: 1005-8737-(2024)02-0209-10

灿烂眶灯鱼(*Diaphus fulgens*)、短距眶灯鱼(*D. mollis*)、亮眶灯鱼(*D. splendidus*)和吕氏眶灯鱼(*D. luetkeni*)均属于灯笼鱼目(Myctophiformes), 灯笼鱼科(Myctophidae), 眶灯鱼属(*Diaphus*), 是南海重要的中层鱼类物种。中层鱼类(Mesopelagic fish)栖息于大陆架及大洋 200~1000 m 水层, 资源量丰富, 生物多样性高, 作为关键性饵料生物, 是海洋生态系统中重要的组成部分^[1-2], 生物量

预估达 20 亿 t^[3]。部分中层鱼类存在昼夜垂直迁移现象(diel vertical migration, DVM), 夜间分布在近表层海域, 白天则经过垂直迁移至较深层海域, 垂直迁移增强了海洋生态系统中碳源的输送和储存, 影响食物网中的能量流动^[4-5]。中层鱼类还具有一定的经济价值, 可以用于制作鱼粉和农作物肥料, 少数品种经过适当加工后可食用^[6]。中层鱼类中, 眶灯鱼属鱼类的种间形态十分相近,

收稿日期: 2023-11-10; **修订日期:** 2024-01-19.

基金项目: 广东省基础与应用基础研究重大项目课题(2019B030302004-05); 广东省基础与应用基础研究基金项目(2019B1515120065); 广东省科技计划项目(2019B121201001); 中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2023TD16); 中国水产科学研究院南海水产研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(2021SD04, 2019TS28).

作者简介: 宋晓宇(1998-), 女, 硕士研究生, 研究方向为海洋鱼类生态学. E-mail: sxy1289667672@163.com

通信作者: 王腾, 副研究员, 研究方向为海洋鱼类生态学. E-mail: wt3074589@163.com

表现为体中等大，侧扁，头小，吻钝，眼大和口大，主要以发光器的数目和排列方式加以区分，个体较小^[7-8]。4 种眶灯鱼均栖息于中深层海区，为暖水性深海小型鱼类，且均存在昼夜垂直迁移的现象^[7-9]。

生态位反映了生物在群落或生态系统中的功能和作用，是个体与环境之间关系的总和，强调了生物之间的竞争和共生关系。营养生态位作为生态位研究中的重要部分，可指示物种的食性情况和营养关系，是评估物种在生态系统中的功能、食物网中的位置及物种间的竞争关系的重要手段^[10-11]。评估 4 种眶灯鱼的生态位关系有利于探究中层鱼的食物网能量流动。食性分析是营养生态位研究的基础，鱼类通过摄食获取能量，维持自身生长发育及繁殖，传统的食性分析方法有胃含物法，胃含物法虽然能够直观地看到摄食对象，但不能反应长期食性，难以鉴别消化程度不同的食物^[12-14]。相较之下，稳定同位素技术可以体现生物较长时间内的摄食习性，示踪消费者的营养来源，可鉴别某些易被消化和分解的摄食对象，检测速度快，结果准确^[15-16]。碳稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$)分馏程度小，可用于食物来源及贡献率的计算，氮稳定同位素($\delta^{15}\text{N}$)存在一定程度的分馏，可以判断生物的营养级位置^[17-18]，碳氮稳定同位素在水生生态系统中常用于营养级估算、生态位研究及食源分析^[19]。杨尧尧^[1]利用脂肪酸标记法和稳定同位素技术研究了南海陆坡区中层鱼类功能群的摄食关系，揭示了中层鱼在生态系统及食物网能量流动中起承上启下的作用。中层鱼类的摄食作用对海洋生态系统有重要影响，稳定同位素可作为重要技术手段应用于中层鱼类研究，具有重要发展前景^[20]。

本研究中选取的 4 种眶灯鱼为本航次采样中同属且数量较多的品种，关于眶灯鱼属鱼类种间共存的信息匮乏，其摄食和营养生态位的分化和差异研究较少。本研究以 2021 年南海西沙毗邻海域中层拖网采集的 4 种眶灯鱼为研究对象，运用碳氮稳定同位素技术，分析 4 种眶灯鱼的营养级、营养生态位基本特征、竞争关系及其主要食物的贡献比例，有助于了解 4 种眶灯鱼对饵料资源的利用情况和共存机制，同时为其他中层鱼类的摄

食研究提供参考，为研究海洋生态系统中鱼类的食物网结构和营养关系变化提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

样品于 2021 年在南海西沙毗邻海域采集，调查范围为区域 A ($110^{\circ}20'\text{E}$ ~ $110^{\circ}38'\text{E}$, $16^{\circ}47'\text{N}$ ~ $16^{\circ}40'\text{N}$) 和区域 B ($112^{\circ}14'\text{E}$ ~ $112^{\circ}29'\text{E}$, $18^{\circ}16'\text{N}$ ~ $18^{\circ}24'\text{N}$)，A、B 为具体站点(图 1)。采样船为中国水产科学研究院南海水产研究所“南锋”号科考船，渔业资源样品通过中层拖网采集，网具长 136 m，宽 21 m，网囊网目为 1 cm，平均拖速为 2 m/s。浮游动物样品由浮游动物网采集，浮游动物网(浅水 I 型网)于 0~5 m 水层水平拖网 20 min，将网底管采集到的样品置于 100 mL 样品瓶中。

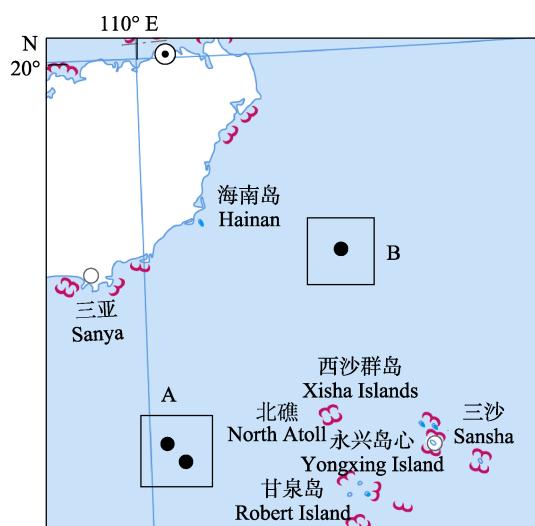


图 1 南海西沙毗邻海域四种眶灯鱼采样站位图

A、B 为具体采样站点。

Fig. 1 Sampling station for four species of *Diaphus* in the adjacent waters of Xisha Islands of South China Sea
A and B are sampling sites.

1.2 样品预处理

随机选取灿烂眶灯鱼 50 尾、短距眶灯鱼 21 尾、亮眶灯鱼 8 尾、吕氏眶灯鱼 12 尾进行碳氮稳定同位素实验，得到碳氮稳定同位素比值。溯源生物参考了关于中层鱼类和眶灯鱼属鱼类的食性研究文献，Sebastine 等^[21]用胃含物法对瓦氏眶灯鱼食性进行研究，发现其为肉食性鱼类，食物包括虾类、头足类和中层鱼等；陈晓雷等^[22]用宏条

形码技术对亮眶灯鱼进行研究,发现其主要摄食浮游动物。根据文献总结出眶灯鱼食性存在4个大类分别为浮游动物、虾类、头足类和鱼类。选取同海域采集的虾类65尾、体长小于或等于40 mm的头足类9尾、体长小于或等于25 mm的其他中层鱼类20尾和浮游动物样品5份进行碳氮稳定同位素实验,得到碳氮稳定同位素比值。

样品进行生物学测量,体长精确至1 mm,体重精确至0.01 g。每尾鱼类样品取0.1~0.2 g背鳍下方背部白色肌肉,虾类去壳取腹部肌肉,头足类取肌肉组织用于稳定同位素分析。实验过程为,将解剖处理后得到的肌肉样品放置于60 °C恒温烘箱内烘干48 h至恒重,将干燥后的样品用研磨仪研磨至粉末。浮游动物样品置于海水中暂养4 h后,抽滤至500 °C预灼烧5 h的Whatman GF/F膜上,在实验室中,将滤膜放置于60 °C恒温烘箱内烘干48 h至恒重,将干燥后的样品用研磨仪研磨至粉末。所有样品均称取约250~300 μg粉状样品于锡杯中包埋,上机检测分析。

1.3 碳氮稳定同位素分析

碳、氮稳定同位素的检测仪器为Elementar isoprime visION 稳定同位素比质谱仪,为确保结果准确和仪器稳定,每测20个样品则加入2个标准样,标准样为国际通用的蛋白质标准物质B2155 (protein standard OAS)(δ¹⁵N: 5.83‰; δ¹³C: -26.98‰)、高粱粉标准物质B2159 (sorghum flour standard OAS)(δ¹⁵N: 1.58‰; δ¹³C: -13.78‰)等,样品碳、氮稳定同位素分析精度为±0.2‰。

稳定同位素比率由 δ 表示,X为¹³C或¹⁵N,是由所测样品的同位素比值(R_{sample})与对应的国际标准物质箭石或氮气的同位素比值($R_{standard}$)比较所得到,公式为:

$$\delta X = \left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1 \right) \times 1000$$

营养级(trophic level, TL)计算公式如下所示:

$$TL = \frac{\delta^{15}N_{sample} - \delta^{15}N_{baseline}}{\Delta^{15}N} + \lambda$$

式中, $\delta^{15}N_{sample}$ 和 $\delta^{15}N_{baseline}$ 分别为所测样品氮稳定同位素值和基线生物的氮稳定同位素值。本研究选取的基线生物为浮游动物,测得其氮稳定同

位素值为4.10‰,由于浮游动物为初级消费者,因此 λ 取2。 $\Delta\delta^{15}N$ 表示食物链中 $\delta^{15}N$ 的富集度,每一营养级富集度的均值为3.4‰^[23]。

根据Layman等^[24]研究中提出的营养结构的6个量化指标进行研究: $\delta^{15}N$ 范围($\delta^{15}N$ range, NR),反映生态系统中生物群落的营养水平和食物链长度; $\delta^{13}C$ 范围($\delta^{13}C$ range, CR),反映渔业生物饵料食物来源的多样性;总面积(total area, TA),反映物种占据的生态位总空间;平均离心距离(mean distance to centroid, CD),衡量食物网中营养多样性的平均程度;平均最邻近距离(mean nearest neighbour distance, MNND),反映群落堆积的聚集性水平和整体密度;平均最邻近距离标准差(standard deviation of nearest neighbour distance, SDNN),反映物种分布的均匀度,表示营养生态位分布范围水平。由于本研究样本量较少,物种占据生态位空间总面积TA误差较大,不使用该参数进行分析。

Jackson等^[25]提出了新指标构建生态位空间,开发贝叶斯椭圆模型(stable isotope Bayesian ellipses in R, SIBER),计算标准椭圆面积SEA (standard ellipse area),而后在此基础上提出校正标准椭圆面积SEAc (standard ellipse area corrected)和贝叶斯标准椭圆面积SEAb (standard ellipse area of Bayesian estimation, SEAb),该模型可以用作比较不同物种的营养生态位宽度,同时还可估算营养生态位重叠,SEAb在样本量较小情况下结果更为准确,本研究采用SEAb作为参数。

利用R4.1.3软件进行数据分析。运用R语言中的SIBER、siar数据包计算4种眶灯鱼的营养结构指标。运用贝叶斯混合模型以及siar等软件包分析基础碳源贡献比。使用Pearson相关性分析检验所有眶灯鱼个体的 $\delta^{15}N$ 和 $\delta^{13}C$ 与其体长和体重的相关关系。比较不同种类眶灯鱼之间的 $\delta^{15}N$ 、 $\delta^{13}C$ 值是否存在显著性差异, $P < 0.05$ 表示存在显著差异, $P > 0.05$ 表示差异不显著。数据的统计分析步骤均在SPSS 27.0.1完成。

2 结果与分析

2.1 碳氮稳定同位素结果

4种眶灯鱼的体长变化范围为16.00~44.00 mm,

其中短距眶灯鱼的平均体长最小, 吕氏眶灯鱼的平均体长最大; 4种眶灯鱼的体重变化范围为0.14~1.65 g, 其中短距眶灯鱼的平均体重最小,

灿烂眶灯鱼的平均体重最大(表1)。相关性分析结果表明, 4种眶灯鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 与其体长和体重均不存在相关关系($P>0.05$)。

表1 4种眶灯鱼的碳氮稳定同位素比值及其体长体重

Tab. 1 Stable isotope ratios and body length and weight of four species of *Diaphus*

物种 species	样本量 sample size	体长/mm body length		体重/g body weight		$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$		$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	
		范围 range	均值 mean \pm SD	范围 range	均值 mean \pm SD	范围 range	均值 mean \pm SD	范围 range	均值 mean \pm SD
灿烂眶灯鱼 <i>D. fulgens</i>	50	26.00~44.00	35.06 \pm 4.33	0.20~1.65	0.77 \pm 0.28	8.35~10.52	9.44 \pm 0.59	-21.62~-18.19	-20.57 \pm 0.52
短距眶灯鱼 <i>D. mollis</i>	21	16.00~36.00	29.71 \pm 6.31	0.14~0.57	0.39 \pm 0.11	8.31~10.66	8.90 \pm 0.49	-21.88~-19.51	-21.20 \pm 0.48
亮眶灯鱼 <i>D. splendidus</i>	8	30.00~42.00	36.63 \pm 3.28	0.32~0.87	0.63 \pm 0.20	8.72~10.24	9.62 \pm 0.50	-21.21~-20.45	-20.99 \pm 0.25
吕氏眶灯鱼 <i>D. luetkeni</i>	12	31.00~43.00	37.36 \pm 4.16	0.29~1.30	0.64 \pm 0.27	8.82~11.08	10.04 \pm 0.69	-21.88~-20.51	-21.22 \pm 0.40

4种眶灯鱼 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 数据及双位图如表1、图2所示。4种眶灯鱼样品 $\delta^{15}\text{N}$ 范围为8.31‰~11.08‰, 总跨度为2.77‰; $\delta^{13}\text{C}$ 范围为-21.88‰~-18.19‰, 总跨度为3.69‰。其中吕氏眶灯鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 均值最大, 为(10.04 \pm 0.69)‰, 短距眶灯鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 均值最小, 为(8.90 \pm 0.49)‰, 灿烂眶灯鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 均值最大, 为(-20.57 \pm 0.52)‰, 吕氏眶灯鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 均值最小, 为(-21.22 \pm 0.40)‰。通过单因素方差分析比较4种眶灯鱼的碳氮稳定同位素值, 结果显示灿烂眶灯鱼与短距眶灯鱼、灿烂眶灯鱼与亮眶灯鱼、短距眶灯鱼与亮眶灯鱼、短距眶灯鱼与吕氏眶灯鱼之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 差异显著($P<0.05$), 其他眶灯鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 之间无显著性差异($P>0.05$)。灿烂眶灯鱼与短距眶灯鱼、灿烂眶灯鱼与吕氏眶灯鱼、灿

烂眶灯鱼与亮眶灯鱼之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 均有显著性差异($P<0.05$), 其他眶灯鱼 $\delta^{13}\text{C}$ 之间无显著差异($P>0.05$)。

2.2 营养级

4种眶灯鱼的营养级范围为3.24~4.05。其中短距眶灯鱼的平均营养级最低, 均值为3.41 \pm 0.15, 吕氏眶灯鱼的平均营养级最高, 均值为3.75 \pm 0.20。灿烂眶灯鱼的营养级均值为3.57 \pm 0.17。亮眶灯鱼的营养级均值为3.63 \pm 0.15(图3)。单因素方差分析显示灿烂眶灯鱼与短距眶灯鱼、灿烂眶灯鱼与吕氏眶灯鱼、短距眶灯鱼与亮眶灯鱼、短距眶灯鱼与吕氏眶灯鱼的营养级之间均存在显著差异($P<0.05$)。

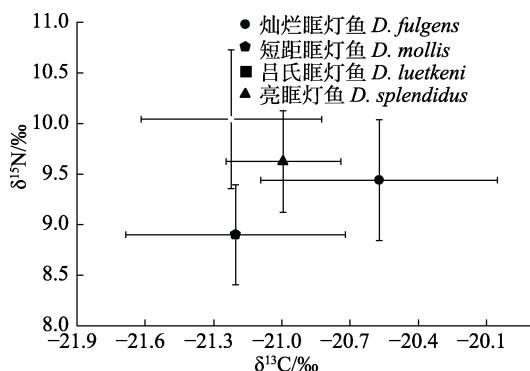


图2 4种眶灯鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值双位图

Fig. 2 Bipartite map of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of four species of *Diaphus*

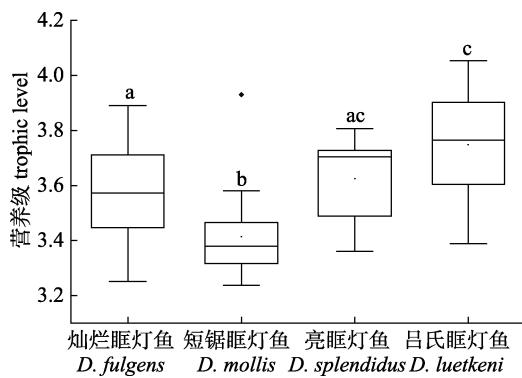


图3 4种眶灯鱼的营养级箱型图

字母相同差异不显著($P>0.05$), 字母不同差异显著($P<0.05$)。

Fig. 3 Box plot of trophic level of four species of *Diaphus*. The analysis of variance showed that the difference of the same letters was not significant ($P>0.05$), but the difference of different letters was significant ($P<0.05$).

2.3 食源贡献比

4种眶灯鱼均为浮游动物对食性的贡献率最大(42%~64%); 虾类和头足类对4种眶灯鱼食性的贡献率分别是14%~23%和12%~17%; 鱼类除对吕氏眶灯鱼食性贡献率为25%, 对其他3种眶灯鱼食性贡献率最低(10%~16%)(图4)。除吕氏眶灯鱼以外, 其他3种眶灯鱼的食源占比结果均为浮游动物>虾类>头足类>鱼类, 吕氏眶灯鱼食源占比结果为浮游动物>鱼类>虾类>头足类。

2.4 营养生态位指标

计算灿烂眶灯鱼、短距眶灯鱼、亮眶灯鱼和吕氏眶灯鱼的营养结构指标(表2)。在 $\delta^{15}\text{N}$ 变幅NR上, 短距眶灯鱼最大(2.36), 亮眶灯鱼最小(1.51)。在 $\delta^{13}\text{C}$ 变幅CR上, 灿烂眶灯鱼最大(3.43), 亮眶灯鱼最小(0.76)。在平均最邻近距离MNND上, 亮眶灯鱼最大(0.31), 灿烂眶灯鱼最小(0.18)。在平均最邻近距离标准差SDNNND上, 短距眶灯鱼最大为(0.38), 吕氏眶灯鱼最小(0.15)。

表2 4种眶灯鱼的营养结构指标
Tab. 2 Trophic structure indices of four species of *Diaphus*

	CR	NR	TA	SEAc	SEAb	CD	MNND	SDNNND
灿烂眶灯鱼 <i>D. fulgens</i>	3.43	2.17	4.26	0.97	0.97	0.67	0.18	0.23
短距眶灯鱼 <i>D. mollis</i>	2.37	2.36	1.36	0.44	0.49	0.50	0.24	0.38
亮眶灯鱼 <i>D. splendidus</i>	0.76	1.51	0.66	0.46	0.47	0.52	0.31	0.24
吕氏眶灯鱼 <i>D. luetkeni</i>	1.37	2.26	1.60	0.92	0.93	0.70	0.24	0.15

注: NR为 $\delta^{15}\text{N}$ 范围; CR为 $\delta^{13}\text{C}$ 范围; TA为生态位空间总面积; CD为平均离心距离; MNND为平均最邻近距离; SDNNND为平均最邻近距离标准差; SEAc为校正标准椭圆面积; SEAb为贝叶斯标准椭圆面积。

Note: NR is $\delta^{15}\text{N}$ range; CR is $\delta^{13}\text{C}$ range; TA is total area; MNND is mean nearest neighbour distance; SDNNND is standard deviation of nearest neighbour distance; SEAc is standard ellipse area corrected; SEAb is standard ellipse area of Bayesian estimation.

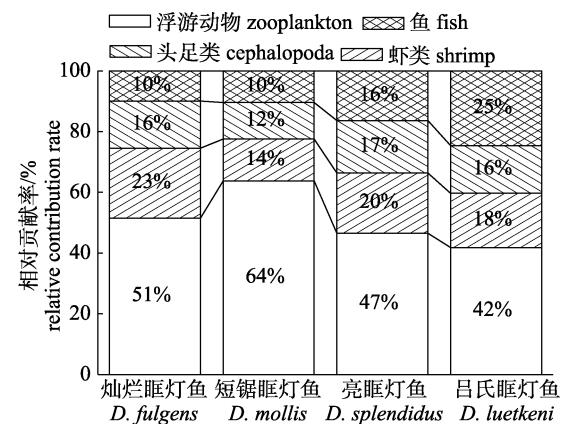


图4 不同碳源对4种眶灯鱼的相对贡献率

Fig. 4 Relative contribution rate of different carbon sources to four species of *Diaphus*

营养生态位宽度(SEAb)灿烂眶灯鱼(0.97)>吕氏眶灯鱼(0.93)>短距眶灯鱼(0.49)>亮眶灯鱼(0.47)。生态位重叠分析表明, 灿烂眶灯鱼、短距眶灯鱼、亮眶灯鱼和吕氏眶灯鱼有部分重叠, 存在竞争关系(图5)。

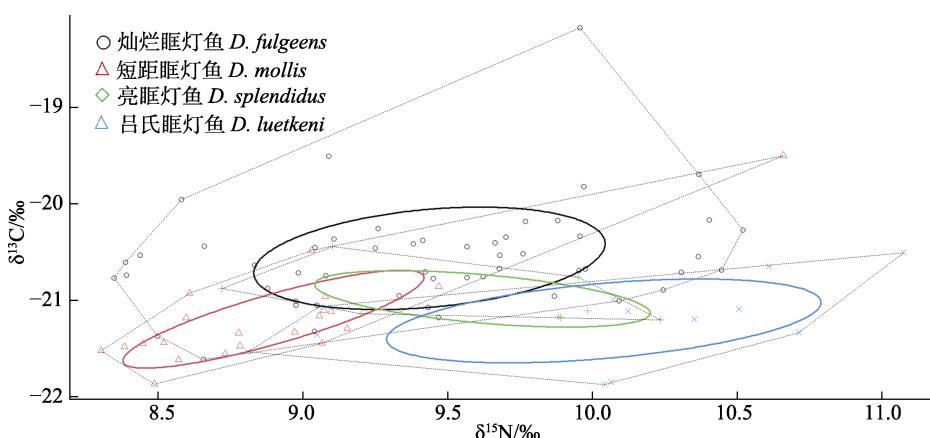


图5 4种眶灯鱼的生态位结构图
Fig. 5 Distribution of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of four species of *Diaphus*

灿烂眶灯鱼与亮眶灯鱼的生态位宽度重叠面积最大, 重叠面积占亮眶灯鱼生态位宽幅的比例较大, 为 49.41%, 占灿烂眶灯鱼的生态位宽幅的比例为 23.39%。灿烂眶灯鱼与吕氏眶灯鱼的生态位宽幅重叠面积最小, 重叠面积占吕氏眶灯鱼生

态位宽幅的比例为 0.10%, 占灿烂眶灯鱼的生态位宽幅的比例为 0.09%。灿烂眶灯鱼、短距眶灯鱼和亮眶灯鱼的生态位均有部分重叠。吕氏眶灯鱼与亮眶灯鱼的生态位存在重叠, 与短距眶灯鱼不重叠(表 3)。

表 3 4 种眶灯鱼的同位素生态位重叠面积比率
Tab. 3 Overlapping area ratios of four species of *Diaphus*

	灿烂眶灯鱼 <i>D. fulgens</i>	短距眶灯鱼 <i>D. mollis</i>	亮眶灯鱼 <i>D. splendidus</i>	吕氏眶灯鱼 <i>D. luetkeni</i>
重叠面积比率 (占灿烂眶灯鱼)% overlapping area ratio (<i>D. fulgens</i>)		13.58%	23.39%	0.09%
重叠面积比率 (占短距眶灯鱼)% overlapping area ratio (<i>D. mollis</i>)	30.14%		21.94%	0.00%
重叠面积比率 (占亮眶灯鱼)% overlapping area ratio (<i>D. splendidus</i>)	49.41%	20.87%		47.13%
重叠面积比率 (占吕氏眶灯鱼)% overlapping area ratio (<i>D. luetkeni</i>)	0.10%	0.00%	23.50%	

3 讨论

3.1 碳氮稳定同位素比值及营养级分析

氮稳定同位素可用于指示营养级, 营养级反应消费者在食物链中的相对位置, 碳稳定同位素与初级生产者有关, 可提供基本食源信息, 稳定同位素比值是生物长期生长代谢的综合结果^[26-27]。本研究中 4 种眶灯鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 值与体长、体重均无相关关系, 推测本研究中 4 种眶灯鱼从幼鱼成长为成鱼, 食性不会发生明显变化, 这可能与眶灯鱼体形较小, 体长和体重变化幅度不大有关。这与金海卫等^[28]对于同属于灯笼鱼科、灯笼鱼目的七星底灯鱼(*Benthosema pterotum*)的食物优势种类变化并不大。张宇美等^[29]发现北部湾二长棘犁齿鲷(*Evynnis cardinalis*)饵料组成随其体长的变化而有较大变化, 30~59 mm 体长组主要摄食浮游动物, 60~69 mm 体长组主要摄食鱼类, 这可能是二长棘犁齿鲷随着个体生长消化器官逐步发育完善所导致。4 种眶灯鱼中吕氏眶灯鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 均值最大, 表明与其他 3 种眶灯鱼相比, 吕氏眶灯鱼摄食更高营养级的生物。杨尧尧^[1]运用碳氮稳定同位素测得吕氏眶灯鱼 $\delta^{15}\text{N}$ 值为 9.9‰与本研究结果相近, 远高于该研究中的金鼻眶灯鱼

(7.8‰)和钝吻灯笼鱼 (*Myctophum obtusirostris*) (8.6‰)。灿烂眶灯鱼的 $\delta^{13}\text{C}$ 均值最大, 且 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围最大, 表明灿烂眶灯鱼摄食的多样性。

4 种眶灯鱼中吕氏眶灯鱼的平均营养级(3.75)最高, 与 Fishbase 里查询得到的营养级 3.8 相近, 其原因推测是吕氏眶灯鱼与其他眶灯鱼食性差异所导致, 从潜在食源结果可知吕氏眶灯鱼食物贡献百分比中浮游动物占比小于其他 3 种眶灯鱼, 鱼类、虾类、头足类贡献率较为平均。4 种眶灯鱼营养级均值为 3.56, 与 Fishbase 中其他眶灯鱼营养级结果相近, 且在 0.5 个营养级的误差范围内^[30], Fishbase 中查询到符氏眶灯鱼(*D. fragilis*)营养级为 3.1, 汉氏眶灯鱼(*D. hudsoni*)的营养级为 3.3, 前眶灯鱼(*D. metopoclampus*)的营养级为 3.3。龚玉艳等^[31], 运用胃含物法研究了金鼻眶灯鱼(*D. chrysorhynchus*)的营养级为 3.49, Valls 等^[32]运用碳氮稳定同位素法研究了大眼眶灯鱼(*D. holti*)的营养级为 3.7±0.3, 以上研究中眶灯鱼营养级与本研究中 4 种眶灯鱼的营养级相似, 均佐证了本研究结果, 进一步证实了稳定同位素技术用于营养级分析的可行性。本研究选取了鱼类背部肌肉用于实验, 今后研究可以从同种鱼类不同组织的稳定同位素值差异及营养级的差异进行展开, 或对不同地区同种鱼类的稳定同位素差异进行研究。

3.2 食物来源

龚玉艳等^[31]利用胃含物法研究金鼻眶灯鱼(*D.chrysorhynchus*)食性,发现其主要捕食浮游甲壳动物。Kosenok 等^[33]研究了加州眶灯鱼(*D.theta*)的摄食特性,发现浮游生物为其主要食源。Battaglia 等^[34]运用胃含物法研究了地中海中部海域的高体眶灯鱼(*D.metopoclampus*)食性,发现其为浮游动物食性。以上研究结果表明眶灯鱼主要以浮游动物为食,均佐证本研究结果。国内外研究表明,眶灯鱼的摄食习性倾向于浮游动物可能与其昼夜垂直迁移特征有关^[6,22]。多数浮游动物存在昼夜垂直迁移现象,鱼类因追逐饵料而做垂直移动^[35-37]。Sassa 等^[38]发现喀氏眶灯鱼(*D.garmani*)存在昼夜取食的周期性过程。有关弗兰德斯角海域冰底灯鱼(*Benthosema glaciale*)的研究发现,对桡足类的捕食是冰底灯鱼昼夜移动的原因^[39]。由此可见中层鱼类与浮游动物之间存在营养相互作用的关系,增强了海洋生态系统的物质能量流动过程^[32]。

3.3 营养生态位和生态位重叠

生态位宽度可反映不同物种对资源利用的多样性差异,是描述生态位关系的重要指标之一^[40]。亮眶灯鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 变幅 NR、 $\delta^{13}\text{C}$ 变幅 CR、营养生态位宽度 SEAb 与其他眶灯鱼相比最小,说明亮眶灯鱼可能对饵料生物有选择性,摄食专一。陈晓雷等^[22]通过对该海域的亮眶灯鱼食物序列丰度进行分析,发现食物序列丰度中浮游甲壳动物所占比例最高(95.5%),为最主要的饵料生物。灿烂眶灯鱼的生态位宽度 SEAb 和 $\delta^{13}\text{C}$ 变幅 CR 大于其他眶灯鱼,平均最邻近距离 MNND 和平均最邻近距离标准差 SDNNND 水平低,说明其对饵料资源的利用能力较强,食源丰富,多样性高,营养冗余度较高。4 种眶灯鱼中吕氏眶灯鱼的平均最邻近距离标准差 SDNNND 最小,表明其营养冗余度高,营养生态位分布较为均匀,从营养级和食源结果来看吕氏眶灯鱼营养级远高于其他 3 种眶灯鱼,且吕氏眶灯鱼的 4 种食源贡献率较为均衡。

生态位重叠可反映不同物种之间的竞争关系强度^[41]。灿烂眶灯鱼、短距眶灯鱼和亮眶灯鱼的标准椭圆面积均存在部分重叠,表明三者存在一

定的食物资源摄取竞争关系,从食源结果看,三者均以浮游动物为主要食物来源,灿烂眶灯鱼对饵料资源的利用能力强,容易与其他眶灯鱼产生竞争关系。国内外对喀氏眶灯鱼、瓦氏眶灯鱼(*D.watasei*)、金鼻眶灯鱼等眶灯鱼的食性已作研究,发现其均以浮游动物为食^[42-43]。吕氏眶灯鱼仅与亮眶灯鱼存在资源竞争关系,结合潜在食源结果发现,二者对浮游动物摄取比例相近,对头足类和虾类饵料生物的摄取比例较高且相近。吕氏眶灯鱼与短距眶灯鱼不存在竞争关系,两者的营养级之间存在显著差异,可能是由于吕氏眶灯鱼的摄食结构与短距眶灯鱼不同而导致,短距眶灯鱼的营养生态位宽幅远小于吕氏眶灯鱼。Wang 等^[44]运用氨基酸化合物稳定同位素分析法发现吕氏眶灯鱼呈现活跃的昼夜垂直迁移现象,这表明在资源利用方面吕氏眶灯鱼更有优势。吕氏眶灯鱼生态位水平较高,避免了与短距眶灯鱼的生态位竞争。有研究表明,生态位分化有多种方式,可以使物种稳定共存,保证了生态系统的稳定^[45]。

4 总结

本研究利用碳、氮稳定同位素技术分析了 2021 年于南海海域采集的 4 种中层鱼——灿烂眶灯鱼、短距眶灯鱼、亮眶灯鱼和吕氏眶灯鱼的营养级及营养生态位特征。4 种眶灯鱼之间营养生态位有重叠现象,存在一定的资源竞争关系。4 种眶灯鱼的主要食物来源均为浮游动物。研究为中层鱼类及海洋生态系统的营养关系研究提供基础数据,对进一步开展中层鱼生态系统能量流动与物质循环的研究具有一定的参考意义。关于不同季节 4 种眶灯鱼的碳氮稳定同位素含量变化及该海域多种眶灯鱼营养级变化情况有待今后进一步研究。

参考文献:

- [1] Yang Y Y. Trophic interactions in the northern slope of the South China Sea through fatty acid and stable isotope analyses[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016.
[杨尧尧. 基于脂肪酸和稳定同位素标记法的南海北部陆坡优势种营养结构的研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.]
- [2] Tian H, Jiang Y E, Zhang J, et al. A preliminary study on

- community structure of mesopelagic fish in cold seep of Xisha Islands[J]. South China Fisheries Science, 2022, 18(5): 9-17. [田翰, 江艳娥, 张俊, 等. 西沙群岛冷泉区中层鱼类群落结构初探[J]. 南方水产科学, 2022, 18(5): 9-17.]
- [3] Irigoien X, Klevjer T A, Røstad A, et al. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean[J]. Nature Communications, 2014, 5(2): Article No.3271.
- [4] Eduardo L N, Lucena-Frédu F, Mincarone M M, et al. Trophic ecology, habitat, and migratory behaviour of the viperfish Chauliodus sloani reveal a key mesopelagic player[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): Article No.20996.
- [5] Davison P C, Checkley D M, Koslow J A, et al. Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean[J]. Progress in Oceanography, 2013, 116: 14-30.
- [6] Catal V, Gauns M, Karuppasamy P K. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2011, 21(3): 339-354.
- [7] Chen D G, Zhang M Z. Marine fishes of China[M]. Qingdao: China Ocean University Press, 2015. [陈大刚, 张美昭. 中国海洋鱼类[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2015.]
- [8] Chen S Z. Fauna sinica: Ostichthyes Myctophiformes Cetomimiformes Osteoglossiformes[M]. Beijing: Science Press, 2002. [陈素芝. 中国动物志: 硬骨鱼纲 灯笼鱼目 鲸口鱼目 骨舌鱼目[M]. 北京: 科学出版社, 2002.]
- [9] Sassa C, Takahashi M. Diurnal maturation rhythm, spawning frequency and fecundity of *Diaphus fulgens* (Teleostei: Myctophidae) in the Kuroshio waters of the East China Sea[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2022, 184: 103768.
- [10] Li Y K, Chen Z A, Gong Y, et al. A review on the methods used in trophic niche studies of marine animals and their applications[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2021, 40(4): 143-156. [李云凯, 陈子昂, 贡艺, 等. 海洋动物营养生态位研究方法及其应用[J]. 热带海洋学报, 2021, 40(4): 143-156.]
- [11] Lü H J, Yang L Y, Fu M, et al. Evaluation on trophic niche characteristics of *Coilia nasus* from the Three Gorges Reservoir based on stable carbon and nitrogen isotope analysis[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(21): 8739-8750. [吕红健, 杨丽亚, 付梅, 等. 基于稳定同位素技术的三峡库区短颌鲚营养生态位特征研究[J]. 生态学报, 2022, 42(21): 8739-8750.]
- [12] Li Z Y, Jin X S, Zhuang Z M, et al. Applications of stable isotope techniques in aquatic ecological studies[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 260-268. [李忠义, 金显仕, 庄志猛, 等. 稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用[J]. 生态学报, 2005, 25(11): 260-268.]
- [13] Xue Y, Jin X S. Review of the study on feeding habits of fishes and food webs[J]. Marine Fisheries Research, 2003, 24(2): 76-87. [薛莹, 金显仕. 鱼类食性和食物网研究评述[J]. 海洋水产研究, 2003, 24(2): 76-87.]
- [14] Shi J, Li C H, Wang T, et al. Trophic niche characteristics of *Siganus canaliculatus* and *Halichoeres nigrescens* in Wanshan Islands[J]. Journal of Fisheries of China, 2023: 1-13. [石娟, 李纯厚, 王腾, 等. 万山群岛黄斑篮子鱼与云斑海猪鱼的营养生态位特征[J]. 水产学报, 2023: 1-13.]
- [15] Shi Y, He X B, Li J, et al. Seasonal variation in trophic structure of fish community in Minjiang Estuary based on stable isotope technique[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(10): 3457-3463. [石焱, 何雄波, 李军, 等. 基于稳定同位素方法的闽江口常见鱼类群落营养结构的季节性变化[J]. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3457-3463.]
- [16] Bai H Y, Wang Y K, Zhang T T, et al. Trophic levels and feeding characters of marine fishes in the Yellow Sea and Northern East China Sea based on stable isotope analysis[J]. Progress in Fishery Sciences, 2021, 42(2): 10-17. [白怀宇, 王玉堃, 张廷廷, 等. 基于碳、氮稳定同位素研究黄海及东海北部主要鱼类的营养级和食性[J]. 渔业科学进展, 2021, 42(2): 10-17.]
- [17] Shi J, Li C H, Wang T, et al. Trophic levels and niches of fish communities during autumn in the Wanshan Islands[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2023, 30(7): 891-906. [石娟, 李纯厚, 王腾, 等. 万山群岛秋季鱼类营养级及营养生态位研究[J]. 中国水产科学, 2023, 30(7): 891-906.]
- [18] Tian J L, Li J W, Dong H B, et al. Application of stable isotope technology in feeding habit research of aquatic animals[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2023, 36(5): 131-137. [田金龙, 李俊伟, 董宏标, 等. 稳定同位素技术在水生动物食性研究的应用[J]. 水产学杂志, 2023, 36(5): 131-137.]
- [19] Yang R, Li L. Applications of stable carbon, nitrogen, and oxygen isotope techniques in aquatic environment and ecology[J]. Research of Environmental Sciences, 2022, 35(1): 191-201. [杨蓉, 李垒. 碳氮氧稳定同位素技术在水生态环境中的应用[J]. 环境科学研究, 2022, 35(1): 191-201.]
- [20] Tripp-Valdez A, Piñón-Gimate A, Jakes-Cota U, et al. Diet of the stone scorpionfish (*Scorpaena mystes*) from the coastal region of Santa Rosalia, Gulf of California, Mexico using stomach contents and stable isotope analyses[J]. Regional Studies in Marine Science, 2023, 62: 102942.
- [21] Sebastine M, Bineesh K K, Abdussamad E M, et al. Myctophid fishery along the Kerala coast with emphasis on population characteristics and biology of the headlight fish, *Diaphus watasei* Jordan & Starks, 1904[J]. Indian Journal of Fisheries, 2013, 60(4): 7-11.
- [22] Chen X L, Li M, Chen Z Z, et al. Preliminary metabacarding dietary analysis of *Diaphus splendidus* in South China Sea[J]. South China Fisheries Science, 2022, 18(3): 22-29. [陈晓雷, 李敏, 陈作志, 等. 基于宏条形码技术的南海亮眶灯鱼食性初步分析[J]. 南方水产科学, 2022, 18(3): 22-29.]
- [23] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions[J]. Ecology, 2002, 83(3): 703-718.
- [24] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, et al. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of

- trophic structure[J]. *Ecology*, 2007, 88(1): 42-48.
- [25] Jackson A L, Inger R, Parnell A C, et al. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R[J]. *The Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(3): 595-602.
- [26] Pauly D, Palomares M L, Froese R, et al. Fishing down Canadian aquatic food webs[J]. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 2001, 58(1): 51-62.
- [27] Chen Z A, Wu F, Dai X J, et al. Trophic niche partitioning of four pelagic shark species in the tropical Atlantic based on multi-tissue stable isotopes ratios[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(6): 2014-2020. [陈子昂, 吴峰, 戴小杰, 等. 基于多组织稳定同位素比值的热带大西洋4种鲨鱼营养生态位分化[J]. 应用生态学报, 2021, 32(6): 2014-2020.]
- [28] Jin H W, Xue L J, Pan G L, et al. Feeding habits of *Benthosema pterotum* in the East China Sea and southern part of Yellow Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2011, 33(4): 368-377. [金海卫, 薛利建, 潘国良, 等. 东海和黄海南部七星底灯鱼摄食习性的研究[J]. 海洋渔业, 2011, 33(4): 368-377.]
- [29] Zhang Y M, Dai C T, Yan Y R, et al. Feeding habits and trophic level of crimson sea bream, (*Parargyrops edita* Tanaka) in the Beibu Gulf[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(2): 265-273. [张宇美, 代春桃, 颜云榕, 等. 北部湾二长棘犁齿鲷摄食习性和营养级[J]. 水产学报, 2014, 38(2): 265-273.]
- [30] Cai D L, Li H Y, Tang Q S, et al. Establishment of continuous trophic spectrum of food web in Huangdonghai ecosystem: Results from stable isotope methods of carbon and nitrogen[J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2005, 35(2): 123-130. [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.]
- [31] Gong Y Y, Chen Z Z, Zhang J, et al. Feeding habits of *Diaphus chrysorhynchus* from continental slope region in northern South China Sea in autumn[J]. *South China Fisheries Science*, 2015, 11(5): 90-99. [龚玉艳, 陈作志, 张俊, 等. 南海北部陆坡海域秋季金鼻眶灯鱼的摄食习性[J]. 南方水产科学, 2015, 11(5): 90-99.]
- [32] Valls M, Olivar M P, Fernández de Puelles M L, et al. Trophic structure of mesopelagic fishes in the western Mediterranean based on stable isotopes of carbon and nitrogen[J]. *Journal of Marine Systems*, 2014, 138: 160-170.
- [33] Kosenok N S, Chuchukalo V I, Savinykh V F. The characteristics of feeding of *Diaphus theta* (Myctophidae) in the northwestern part of the Pacific Ocean in the Summer-Autumn period[J]. *Journal of Ichthyology*, 2006, 46(8): 606-612.
- [34] Battaglia P, Esposito V, Malara D, et al. Diet of the spothead lanternfish *Diaphus metopoclampus* (Cocco, 1829) (Pisces: Myctophidae) in the central Mediterranean Sea[J]. *Italian Journal of Zoology*, 2014, 81(4): 530-543.
- [35] Yin J Q, Huang L M, Li K Z, et al. Species diversity and community structure of zooplankton in the Zhubi Atoll, Nansha Islands, South China Sea[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(6): 685-695. [尹健强, 黄良民, 李开枝, 等. 南沙群岛珊瑚礁浮游动物多样性与群落结构[J]. 生物多样性, 2011, 19(6): 685-695.]
- [36] Dalpadado P, Gjøsæter J. Feeding ecology of the lanternfish *Benthosema pterotum* from the Indian Ocean[J]. *Marine Biology*, 1988, 99(4): 555-567.
- [37] Porter J W, Porter K G. Quantitative sampling of demersal plankton migrating from different coral reef substrates[J]. *Limnology and Oceanography*, 1977, 22(3): 553-556.
- [38] Sassa C, Kawaguchi K. Larval feeding habits of *Diaphus garmani* and *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 278: 279-290.
- [39] García-Seoane E, Dalpadado P, Vázquez A. Feeding ecology of the glacier lanternfish *Benthosema glaciale* (Actinopterygii, Myctophidae) in the Flemish Cap (North Atlantic Ocean)[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 717(1): 133-146.
- [40] Bearhop S, Adams C E, Waldron S, et al. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(5): 1007-1012.
- [41] Yin L Q, Kong Y F, Wu Z X, et al. Trophic niche comparison among three tuna species caught from central and western South China Sea in spring[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(12): 4121-4130. [银利强, 孔业富, 吴忠鑫, 等. 南海中西部海域春季三种金枪鱼类的营养生态位比较[J]. 生态学杂志, 2020, 39(12): 4121-4130.]
- [42] Gong Y Y, Yang Y T, Kong X L, et al. A preliminary study on the fishery-relevant biology of *Diaphus watasei* in the continental slope of the northern South China Sea[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(5): 1091-1101. [龚玉艳, 杨玉滔, 孔啸兰, 等. 南海北部陆坡海域瓦氏眶灯鱼的渔业生物学特征[J]. 中国水产科学, 2018, 25(5): 1091-1101.]
- [43] Tanaka H, Sassa C, Ohshima S, et al. Feeding ecology of two lanternfishes *Diaphus garmani* and *Diaphus chrysorhynchus*[J]. *Journal of Fish Biology*, 2013, 82(3): 1011-1031.
- [44] Wang F Q, Wu Y, Zhang L, et al. Improved method for measuring the $\delta^{15}\text{N}$ compound-specific amino acids: Application on mesopelagic fishes in the South China Sea[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2022, 41(1): 30-38.
- [45] Gao C X. Stable isotope-based community trophic structure of fishery organisms in the offshore waters of central and southern Zhejiang[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020. [高春霞. 基于稳定同位素技术的浙江中南部近海渔业生物群落营养结构研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.]

Trophic niches of four *Diaphus* species in the adjacent waters of the Xisha area of the South China Sea

SONG Xiaoyu^{1,2,3}, LIU Yong^{2,3}, LI Chunhou^{2,3}, SHI Juan^{2,3}, ZHAO Jinfa^{2,3}, WANG Teng^{2,3}, KONG Xiaolan², JIANG Yan'e², KANG Zhipeng^{2,3}

1. College of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000, China;
2. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Observation and Research Station of Pearl River Estuary Ecosystem, Guangdong Province; Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, Guangzhou 510300, China;
3. Scientific Observation and Research Station of Xisha Island Reef Fishery Ecosystem of Hainan Province, Key Laboratory of Efficient Utilization and Processing of Marine Fishery Resources of Hainan Province, Sanya Tropical Fisheries Research Institute, Sanya 572018, China

Abstract: To explore the feeding habits and trophic niche of mesopelagic fish in the adjacent sea area of Xisha in the South China Sea, this study focused on four mesopelagic fish: *Diaphus splendidus*, *Diaphus mollis*, *Diaphus fulgens*, and *Diaphus luetkeni*. Carbon and nitrogen stable isotope technique was used to investigate the trophic levels, trophic niches, and primary food sources of these four species. The results showed that: (1) The $\delta^{15}\text{N}$ values of the four species ranged from 8.31‰ to 11.08‰, and the $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -21.88‰ to -18.19‰; (2) There were differences in trophic levels among the four species, with *D. luetkeni* (3.75) > *D. splendidus* (3.63) > *D. fulgens* (3.57) > *D. mollis* (3.41); (3) *D. fulgens* had a largest trophic niche width and a stronger ability to utilize bait resources. The trophic niche width of *D. splendidus* was the smallest, and which had strong selectivity and feeding specificity towards bait organisms; (4) There was a certain competitive relationship in food resource intake among the four species, but there was no competition between *D. luetkeni* and *D. mollis*; (5) Bayesian mixture models indicated that zooplankton was the main food source for the four mesopelagic fish. This study revealed the main food sources and trophic niche characteristics of the four mesopelagic fish species in the adjacent sea area of Xisha, providing basic data for the study of the feeding characteristics and nutritional structure relationships of mesopelagic fish, and was significant for further research on the energy flow and material cycling in marine ecosystems.

Key words: mesopelagic fishes; stable isotope; ecological niche; *Diaphus*; feeding habit

Corresponding author: WANG Teng. E-mail: wt3074589@163.com