

鱼群识别的氧、碳稳定同位素方法

高永文¹, 鲁安怀², 王清印³, 张慧琴²

1. Makah Fisheries Management, WA 98357, USA;

2. 北京大学地球与空间科学学院, 北京 100871; 3. 黄海水产研究所, 青岛 266071

摘要: 鱼群识别是渔业科学和管理上的重要课题之一。本文以海鱼和迴遊鱼的具体研究为例, 扼要地阐明鱼耳石的氧、碳稳定同位素成分研究, 特别是 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的关联分析, 在鱼群识别方面的效果和应用。鱼耳石是一种存在于真骨鱼类内耳中层状的, 矿物成分以文石为主的钙碳酸盐岩结构体。与基因分析方法相比, 鱼耳石的氧、碳稳定同位素方法具有两个显著的优点, 一是耳石的微结构能提供鱼类不同生长阶段的时间序列和细节; 二是耳石的形成机制能提供鱼类生活的周围环境和历史信息。因此, 鱼耳石中 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的关联分析在鱼群识别中发挥着独特的作用。

关键词: 鱼耳石; 稳定同位素; $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$; 海鱼和迴遊鱼

中图分类号: P597 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007-2802(2011)03-0270-07

Stable Oxygen and Carbon Isotope Methods in Identification of Fish Stocks

GAO Yong-wen¹, LU An-huai², WANG Qing-yin³, ZHANG Hui-qin²

1. Makah Fisheries Management, WA 98357, USA; 2. School of Earth and Space Sciences,

Beijing 100871, China; 3. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Qingdao 266071, China

Abstract: Identification of fish stocks is one of the most important tasks in fisheries science and management. In this paper, we illustrate the effect and application of stable oxygen and carbon isotopic composition of otoliths and the correlation of $\delta^{18}\text{O}$ versus $\delta^{13}\text{C}$ in identification of marine and anadromous fish stocks. Otoliths are aragonitic carbonate structures found in the inner ear of teleost fish and display rhythmic growth patterns. Compared with genetic methods in fish stock identification, stable oxygen and carbon isotope analyses have two distinct advantages in determining (1) a time series from the otolith microstructure to separation of the different life stages of marine and anadromous fish; and (2) the oceanographic and environmental conditions to which the fish were exposed. Thus, the isotopic signatures of otoliths and the correlation of $\delta^{18}\text{O}$ versus $\delta^{13}\text{C}$ play a new and important role in identification of fish stocks.

Key words: otoliths; stable isotopic signatures; $\delta^{18}\text{O}$ versus $\delta^{13}\text{C}$; marine and anadromous fish

鱼耳石(Otolith)的氧、碳稳定同位素成分研究($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ 或 $\delta^{18}\text{O}$; $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $\delta^{13}\text{C}$)是目前国际上的研究热点之一, 它覆盖了渔业和海洋环境科学的多个领域。我们曾列举过太平洋鲱鱼鱼群的识别、太平洋比目鱼迁移和大西洋鳕鱼衰落的研究实例^[1]。近几年来, 特别是2009年第四届国际鱼耳石研究和应用大会以来, 鱼耳石的氧、碳稳定同位素成分研究方兴未艾。本文将重点讨论鱼耳石的氧、碳稳定同

位素方法在鱼群识别(Stock identification)方面的应用。

1 实验原理

鱼群识别是渔业管理的重要一环。传统生物学的鱼群识别方法包括代码标示技术、寄生物分析和形貌学边界分析等, 目前最流行的识别方法是基因分析^[2~4]。虽然基因分析方法对淡水和迴遊鱼类

的鱼群识别相当有效,但并不见长于海鱼特别是底栖鱼的鱼群识别^[5~7];常常因为缺乏海鱼的基因数据或只能显示低的基因差别(Genetic differentiation)而难下结论^[8]。问题的症结是:1)海鱼本身有较低的基因差别;2)海鱼的巨大规模降低了鱼群间因基因漂移(Genetic drift)而造成的重要差异;3)海鱼一般有两阶段的生活历史,在较活动的幼鱼阶段使基因在海洋中扩散,但成鱼阶段相对稳定^[9~11]。因此,鱼耳石氧、碳稳定同位素的分析便成为海鱼鱼群识别的另一种选择或基因分析的补充。

鱼耳石是一种真骨鱼类内耳中的层状钙碳酸盐岩结构体^[12],矿物成分以文石为主。其生长的特点一般可表述为连续交替的不透明和半透明的同心环带;不透明环带形成于快速生长的夏季,而半透明环带则形成于缓慢生长的冬季^[13]。Pannella 最早发现了环带的数目与耳石生长天数的对应关系,即鱼耳石的年轮是由每日生长出一条环带的日轮所构成^[14]。这一发现提供了一种针对鱼类早期生长历史的确定年龄方法^[15],日轮生长的微结构信息也提供了有关环境变化的细节。

鱼群识别的氧、碳同位素分析方法即是在鱼耳石微结构研究的基础上发展起来的^[16~18]。与基因分析方法相比,鱼耳石的同位素标志有两个显著的优点:一是鱼耳石的环带结构提供了一种理想的时间序列,以便分离鱼类(特别是海鱼)不同的生长阶段;二是为鱼耳石的形成机制提供了鱼类生活环境的对应信息,使之有可能重建鱼类的生长史。应当特别指出的是,鱼耳石的 $\delta^{18}\text{O}$ 反映了鱼类生活环境中水的状况,而 $\delta^{13}\text{C}$ 反映的是鱼类的食物状况,两种同位素成分相结合便成为识别鱼群的利器^[8]。

$\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的关联分析可追溯至 Keith 和 Weber 的早期工作^[19],当时认为碳酸盐岩形成过程中有两种不同的同位素成分来源或选择的碳氧化物具相关的 $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ 和 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比值。对光合作用和非光合作用的珊瑚研究表明,生物碳酸盐岩中的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 的相关性可能显示动力学和新陈代谢效应,尤其是那些生长迅速的碳酸盐岩残留体^[20,21]。渔业上 Gao 和 Beamish 用 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 关联性研究结果^[16] 来判断太平洋鲑鱼的栖息指数(Habitat index)。如果某一鱼类栖息于不同的自然环境,并有不同的 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 成分,那么当它游移于不同水体时,它们的耳石 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的关联性分析可以作为一种天然的示踪^[18]。一般而言,由生物因素引起的同位素不平衡分馏不占主导地位,因而鱼耳石稳定同位素成分的关联分析不会像珊瑚那

样受动力学效应的控制。

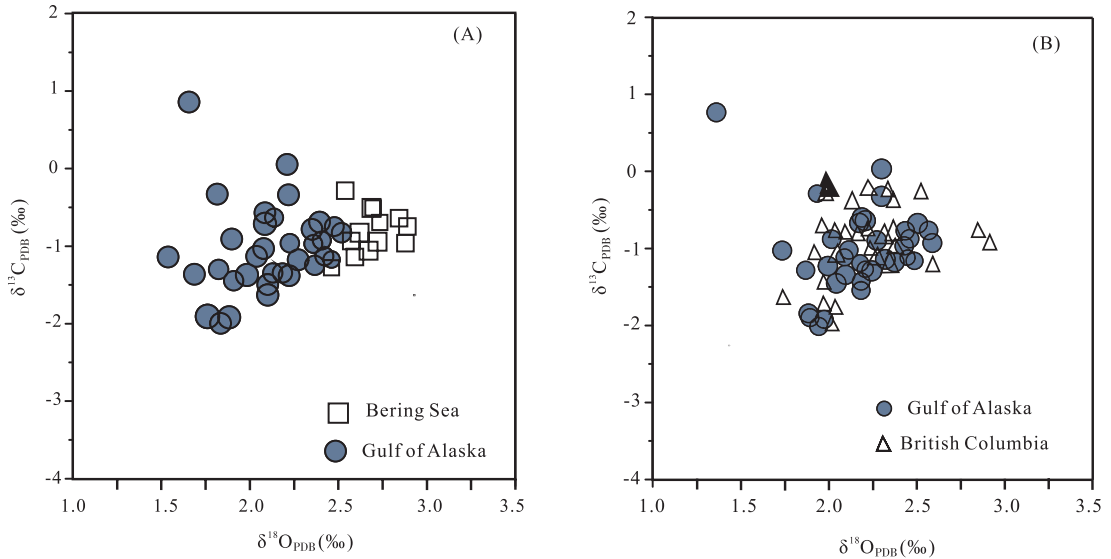
我们以海鱼和回游鱼的研究实例来说明鱼耳石氧、碳稳定同位素成分的关联分析在鱼群识别中的应用。

2 多种底栖鱼的鱼群识别

尽管鱼群识别的稳定同位素方法有坚实的理论基础,但为了使渔业管理者接受,最初的研究工作是以黑箱实验或验证已知的方式进行的^[22]。例如,太平洋比目鱼(*Hippoglossus stenolepis*)的鱼群划分研究程度较高。若选择由代码标示技术(Coded wire tags)回收的比目鱼耳石样品做同位素成分分析,其结果即可与其具体数据(如实验时间、地点和比目鱼的活动区间等)直接对比。由于太平洋比目鱼雄鱼最早在 8 岁达到性成熟^[23],故在微取样(Microsampling)中主要萃取 8 年以上的耳石年轮做同位素成分分析。结果(图 1)表明,白令海和阿拉斯加湾的比目鱼成鱼属于完全不同的鱼群,而阿拉斯加湾与加拿大不列颠哥伦比亚省的比目鱼则难以区分^[22]。事实上,由于海水温度、海流和自然环境的巨大差异,白令海和阿拉斯加湾比目鱼的分群极易得到渔业管理和研究人员的认可,而阿拉斯加湾和不列颠哥伦比亚省比目鱼的分群仅具统计学意义。由于代码标示技术能提供直接和令人信服的数据,使鱼群识别的氧、碳稳定同位素方法在实践中得到有力的印证。

多种海鱼生活于同一区域或同一深度的情况是常见的。太平洋无须鳕(*Merluccius productus*)、黑鳕(*Anoplopoma fimbria*)和黄眼石斑鱼(*Sebastes ruberrimus*)都是美国西海岸商业上重要的底栖鱼类。一般由政府的渔业科学家合作定期推出对它们的评价。遗憾的是,由于缺乏基因分析数据抑或基因分析的失败,它们被笼统地视为沿海岸范围的单一鱼群^[8]。海底环境研究和危险鱼种的重建工作要求详细识别太平洋的多种底栖鱼群。

2001~2003 年研究人员收集了大量底栖鱼的耳石样品,包括本文研究的 160 个太平洋无须鳕、128 个黑鳕和 200 个黄眼石斑鱼的耳石。样品产于华盛顿州的弗拉特里角(北纬 48 度)至俄勒冈州的布兰科角(北纬 43 度),并附有详尽的背景材料(如鱼体身长、重量、性别、收集地点、收集日期和人员等等)。这些鱼耳石样品的氧、碳稳定同位素成分分析结果(表 1)表明,多种底栖鱼的 $\delta^{18}\text{O}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 和变化区间差异很大。以 $\delta^{13}\text{C}$ 为例,无须鳕、黑鳕和黄眼石斑鱼的变化范围分别为 $-2.0\text{‰} \sim 0.3\text{‰}$ 、 -8.7‰



(A) 白令海和阿拉斯加湾的比目鱼截然不同, 尤其表现在 $\delta^{18}\text{O}$; (B) 阿拉斯加湾和加拿大卑诗省的比目鱼群难以区分

(A) isotopic differences in the halibut obtained from Bering Sea and the Gulf of Alaska, especially $\delta^{18}\text{O}$;

(B) no boundary was found between the Gulf of Alaska and the British Columbia stocks

图1 代码技术回收的太平洋比目鱼成鱼 (ages ≥ 8) 耳石稳定同位素成分的关联分析

Fig. 1 Correlations of $\delta^{18}\text{O}$ versus $\delta^{13}\text{C}$ in tagged Pacific halibut (ages 8) otoliths.

$\sim -5.8\text{‰}$ 和 $-6.5\text{‰} \sim -2.4\text{‰}$ 。 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的关联分析(图2)表明, 黑鳕和无须鳕在华盛顿和俄勒冈不同地区有显著的差异 ($p=0.001$), 而黄眼石斑鱼的同位素成分则看不出区域性的变化。这是否意味着黄眼石斑鱼有某种特殊性? 进一步研究黄眼石斑鱼耳石的核心和第五条年轮 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 的关联性表明, 从第一至第五条年轮, 黄眼石斑鱼的 $\delta^{18}\text{O}$ 成分变化不大, 而 $\delta^{13}\text{C}$ 则明显增多(图3)。这说明

它从出生到5岁, 栖息地没有变化, 而食物则发生了由低级向相对高级营养水平的改变。稳定同位素成分分析的这些推断与渔业生物学的观察和测量结果相吻合。一般认为, 黄眼石斑鱼是一种生长期漫长、依附于海底硬质地貌的鱼种^[24]; 它们的生命历史中鲜有水平方向的迁移, 但个体从幼年到成年的食物营养水平(主要表现在 $\delta^{13}\text{C}$ 值上)会有由低级向高级的转变。

表1 底栖鱼耳石的稳定同位素和基本统计数据

Table 1 Stable isotope values and basic statistical data of groundfish otoliths.

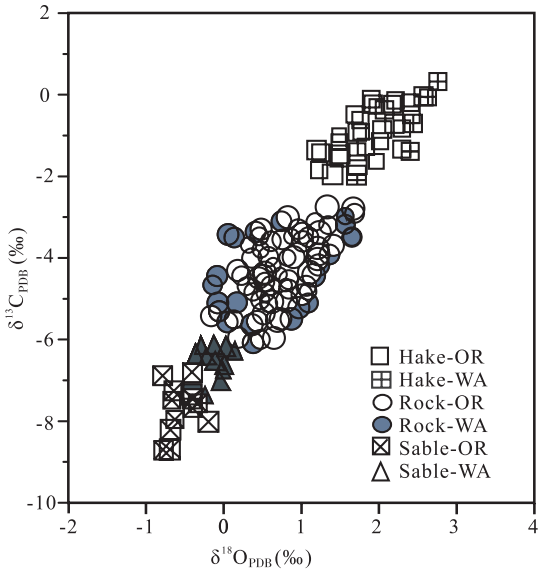
(Note: one Pacific hake and two yelloweye rockfish otolith samples were lost)

Area	N	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	Mean	SD	P	$\delta^{18}\text{O}(\text{‰})$	Mean	SD	P
无须鳕 (159):									
WA	89	-2.0~0.3	-0.9	0.41	0.15	1.1~2.7	1.9	0.27	0.000
OR	70	-2.0~-0.2	-0.9	0.39		1.2~2.2	1.8	0.21	
黑鳕 (128):									
WA	65	-7.6~-6.1	-6.7	0.37	0.000	-0.5~0.1	-0.2	0.15	0.000
OR	63	-8.7~-5.8	-7.1	0.63		-0.8~-0.1	-0.4	0.20	
黄眼石斑鱼 (198):									
WA	101	-6.1~-2.4	-4.2	0.77	0.78	-0.2~1.6	0.8	0.44	0.30
OR	97	-6.5~-2.5	-4.2	0.80		-0.5~1.6	0.7	0.36	

注: 实验室分析时有一个无须鳕样品和两个黄眼石斑鱼样品未得到分析数据; 其中, WA 为华盛顿海岸; OR 为奥勒冈海岸; N 为样本数; Mean 为平均值; SD 为标准差; P 为 t 检验概率

对美国太平洋沿岸多种底栖鱼耳石的氧、碳稳定同位素成分分析表明, 虽然所研究的大多数底栖鱼(太平洋比目鱼、无须鳕、黑鳕)可划分为两群或两群以上, 但黄眼石斑鱼可能是单一鱼群。进一步的分析证实, 黄眼石斑鱼单一鱼群的特殊性既不是生

长期不同(黄眼石斑鱼的年龄一般比无须鳕、黑鳕和比目鱼老), 也不是栖息深度差异导致的同位素分析方法上的限制^[8]。这样的结论与渔业科学的认知和管理政策相一致。

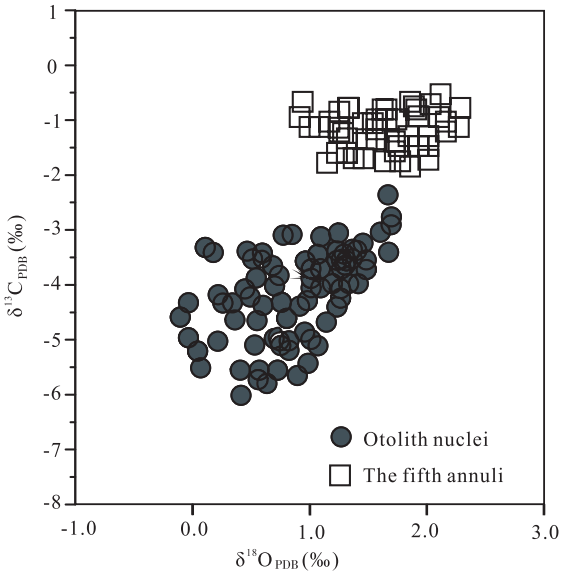


无须鲑和黑鲑鱼群在华盛顿和俄勒冈地区有显著
的差异,而黄眼石斑鱼的同位素成分数据则相重叠

There were clear separations between Oregon and Washington
samples in Pacific hake and sablefish, but no
isotopic differences in yelloweye rockfish

图2 多种太平洋底栖鱼耳石的同位素分析结果

Fig. 2 The correlation of $\delta^{18}\text{O}$ versus $\delta^{13}\text{C}$ in otoliths
of Pacific hake, sablefish, and yelloweye rockfish



从其出生到5岁,黄眼石斑鱼的 $\delta^{18}\text{O}$ 变化不大,而其 $\delta^{13}\text{C}$ 数值则显著增加

It showed a significant isotopic increase from age-1 to
age-5 for $\delta^{13}\text{C}$ value rather than $\delta^{18}\text{O}$

图3 黄眼石斑鱼耳石核心和第5条年轮的稳定同位素成分

Fig. 3 Isotopic compositions of the otolith nuclei and
the fifth annual zones in yelloweye rockfish.

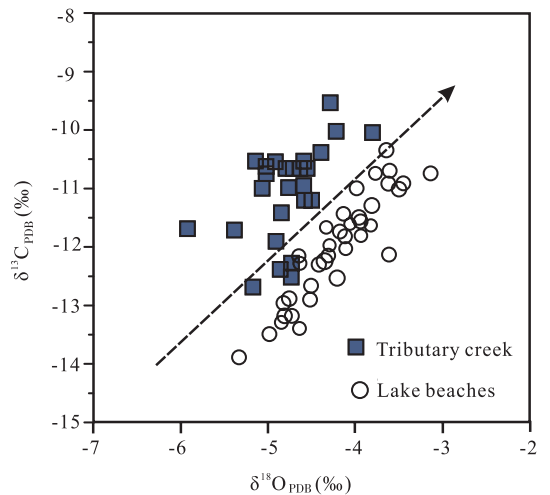
3 野生或孵化太平洋鲑鱼鱼群的识别

红鲑 (*Oncorhynchus nerka*) 是最具经济价值的
鱼种之一。其幼体一般在淡水湖中度过最初的一两

年方进入大海,在海中长大成熟(2~5 a)再返回出
生地产卵繁殖^[25]。因此北美建立了大量的人工孵
化场,以加大幼体的数量和规模。虽然传统生物学
上的野外方法(如剪鳍、鳞片判读和形貌学特征)能
识别野生或孵化的红鲑,但还是常常遇到难以克服
的困难^[26]。基因分析方法对淡水鱼和回游鱼群的
识别很有效,但这种建立在不同水系(尤其是远距离
间隔的水系)基础上的方法^[27]对那些距离较近或相
连的水系,效果就会大打折扣。

美国华盛顿州欧赛湖地区的红鲑是濒临绝灭的
受保护物种^[28]。当地孵化场将湖滩上的成鱼卵孵
化,投放与湖泊相连的小溪。由于湖滩与支流仅相
距3~5 km,很难识别是野生鱼还是人工孵化的鱼。

稳定同位素成分研究工作流程为:在2000年红
鲑产卵季节,分别从湖滩和支流采集40个和30个
红鲑耳石分析其稳定同位素组成;然后以此为标准,
在2002年红鲑产卵后的成鱼中采集92个耳石做黑
箱实验。也就是说,虽然红鲑鱼耳石取自不同的产
卵地点,但在稳定同位素成分分析过程中仅标明样
本的序号,而对数据的解释没有提供任何背景材料。
分析对比表明,2000年红鲑耳石的 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 值
分别为 $-4.4\text{‰} \sim -5.4\text{‰}$ 和 $-9.5\text{‰} \sim -13.7\text{‰}$ 。
取自支流和湖滩的耳石数据明显不同 ($p < 0.001$)。
稳定同位素成分数据的关联分析表明,两组样品的
数据可以大体沿对角线方向清晰地分开(图4)。



取自湖滩(野生)和支流(孵化)的样本沿对角方向
可以明显地分开,并依此建立判别标准

The isotopic separation appeared along the 45° direction that
can be used as a standard for sockeye salmon stock indication
图4 欧赛湖地区红鲑耳石的稳定同位素成分分析和判别
Fig. 4 The variation of isotopic compositions in the otolith
samples (year 2000) collected from beaches (wild origin)
and tributary creeks (hatchery origin) of the Lake Ozette.

2000年红鲑耳石的对比可得出如下结论:92个未知样品中,42个属于支流成因,余下的50个属于湖滩成因;判别的准确度达82%(表2)。考虑到具体的

取样地点和剪鳍标示的结果,研究者们认为这一识别是成功的^[29]。

表2 依据欧赛湖红鲑鱼耳石同位素成分标准判别2002年产卵后成鱼的来源

Table 2 Blind-test results for the origin of hatchery and native sockeye salmon spawners (from the otolith samples of year 2002)

样本序号	NN-1	NN-2	NN-3	NN-4	NN-5	NN-6	NN-7	NN-8	NN-9	NN-10	NN-11	NN-12
性别	m	f	f	m	f	f	f	m	m	m	m	m
判别结果	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2/1 ^①	1
原始取样	1	2	2	1	2	2	2	1	2	1	1	1
剪鳍标志										1	1	1
样本序号	NN-13	NN-14	NN-15	NN-16	NN-17	NN-18	NN-19	NN-20	NN-21	NN-22	NN-23	NN-24
性别	m	m	f	m	m	m	m	m	m	f	m	m
判别结果	1	2	1	2/1 ^①	2	1	2	1	2	2	1	1
原始取样	1	2	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1
剪鳍标志	1							1			1	1
样本序号	NN-25	NN-26	NN-27	NN-28	NN-29	NN-30	NN-31	NN-32	NN-33	NN-34	NN-35	NN-36
性别	m	f	f	m	m	f	m	m	f	f	f	f
判别结果	2	1	1/2 ^①	2	2	1	1/2 ^①	1/2 ^①	1	1	1	1
原始取样	2	1	2	2	1	2	2	2	1	1	1	1
剪鳍标志		1			1				1	1	1	1
样本序号	NN-37	NN-38	NN-39	NN-40	NN-41	NN-42	NN-43	NN-44	NN-45	NN-46	NN-47	NN-48
性别	m	m	f	m	f	m	m	m	f	f	m	f
判别结果	1	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	1
原始取样	1	2	2	1	2	1	2	2	1	2	2	1
剪鳍标志				1		1						
样本序号	NN-49	NN-50	NN-51	NN-52	NN-53	NN-54	NN-55	NN-56	NN-57	NN-58	NN-59	NN-60
性别	m	m	m	f	f	m	m	f	m	m	f	m
判别结果	2	2	1	1	2	2	2/1 ^①	1/2 ^①	1	1	2	2
原始取样	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2	2	2
剪鳍标志				1					1			
样本序号	NN-61	NN-62	NN-63	NN-64	NN-65	NN-66	NN-67	NN-68	NN-69	NN-70	NN-71	NN-72
性别	m	f	f	f	f	m	f	f	m	m	m	m
判别结果	1	2	2	1	2	2	1	2	1	1	2	2
原始取样	1	2	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2
剪鳍标志	1			1								
样本序号	NN-73	NN-74	NN-75	NN-76	NN-77	NN-78	NN-79	NN-80	NN-81	NN-82	NN-83	NN-84
性别	m	f	m	m	m	f	m	f	m	m	f	m
判别结果	2	2	2	1	1	2/1 ^①	1	1	2	2	1	2
原始取样	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	2
剪鳍标志					1						1	
样本序号	NN-85	NN-86	NN-87	NN-88	NN-89	NN-90	NN-91	NN-92				
性别	f	f	m	f	f	m	f	f				
判别结果	1	2	2	1	2	2	2	2/1 ^①				
原始取样	1	2	2	1	2	1	2	1				
剪鳍标志												

注:①为很难判断的样品;1. 支流成因(Tributary creek);2. 湖滩成因(Lakebeaches);m. 雄鱼(male);f. 雌鱼(female)

4 不同孵化场大西洋鲑鱼鱼群的识别

美国东北部缅因湾的大西洋鲑鱼(*Salmo salar*)亦属受保护的鱼种^[30]。该区现有两种孵化场:

商业性孵化场生产幼鱼作海滩圈式养殖,联邦政府经营的孵化场生产的幼鱼作为野生鲑鱼的补充;正确识别不同孵化场的鲑鱼对扩大大西洋鲑鱼鱼群的规模和避免野生幼鱼被误捕至为重要。

首先进行鱼耳石稳定同位素成分的可行性分析,即从三个商业性孵化场和两个联邦政府的孵化场中分别采集 40~50 个大西洋鲑鱼耳石样品进行 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 成分分析,对比两组数据的原始分析数值或均值,看能否将 5 个孵化场的幼鱼分开。然后进行耳石同位素数据的统计分析,作为统计学进一步量化识别的依据^[31]。

研究表明,无论同位素原始数据抑或均值,均能清晰地区分不同孵化场的幼鱼(图 5);唯独 Oquassoc 孵化场和 Bingham 孵化场因使用同一河水数据有重叠现象。统计分布型式的结果显示,这些 $\delta^{18}\text{O}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 数据稍微偏离正态分布,因而用非正态分布

的统计分析(如费曼方差分析和多元线性判别分析)是可取的^[31];两种判别分析法的结果均表明 5 个孵化场中的 4 个具显著的差异($P < 0.001$),唯独 Oquassoc 孵化场与 Bingham 孵化场的鲑鱼不能有效分开,尤其是 $\delta^{13}\text{C}$ 数据($P = 0.0241$)。这一分析结果与耳石稳定同位素原始数据和均值(图 5)的一致性充分说明,同位素成分分析能正确有效地判定不同孵化场来源的大西洋鲑鱼鱼群。因此,据耳石同位素成分特征建立的判别标准有可能用于判别实践,为缅因湾大西洋鲑鱼的研究和管理提供切实的帮助。

5 结 论

用鱼耳石的氧、碳稳定同位素组成数据识别鱼群是一种有效的方法;其理论前提是氧、碳同位素成分的关联分析可作为天然的标记来表述鱼类的栖息环境和生长状况。该方法的应用前提是不同鱼群间由于自然环境和生活习性的不同,而造成可检测的物理和生物学上的差异,或者说是相异的显著同位素特征。虽然目前国内鲜见有鱼耳石稳定同位素成分研究的报道,但相信随着不同学科之间的相互渗透和国内外同行间的协作交流,这一工作必将引起我国科学界的重视。

致 谢:感谢《Transactions of the American Fisheries Society》和《Environmental Biology of Fishes》等刊物许可我们使用有关的图表。

参考文献 (References):

[1] 高永文,鲁安怀,宋玉国. 鱼耳石的碳、氧稳定同位素成分研究[J]. 自然科学进展, 2004, 14(3): 268—272.
Gao Yongwen, Lu Anhuai, Song Yuguo. Study on Stable oxygen and carbon isotope of otoliths[J]. Progr. Natur. Sci., 2004, 14(3): 268—272.

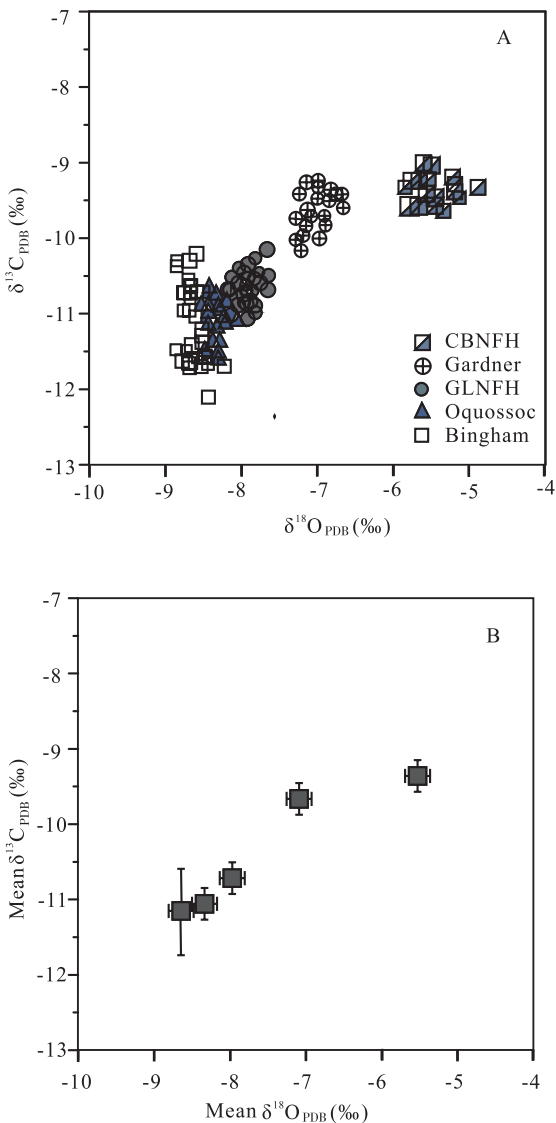
[2] Larkin P A. The stock concept in Pacific salmon[M]. Vancouver: Institute of Animal Resource Ecology, University of British Columbia, 1972, 11—15.

[3] Ihssen P E, Booke H E, Casselman J M, McGlade J M, Payne N R, Utter F M. Stock identification: materials and methods[J]. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1981, 38: 1838—1855.

[4] Shaklee J B, Bentzen P. Genetic identification of stocks of marine fish and shellfish[J]. Bull. Mar. Sci., 1998, 62: 589—621.

[5] Grant W S, Utter F M. Biochemical genetic variation in walleye pollock, *Theragra chalcogramma*: Population structure in the south-eastern Bering Sea and the Gulf of Alaska[J]. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980, 37: 1093—1100.

[6] Grant W S, Teel D, Kobayashi T, Schmitt C. Biochemical popu-



(A)耳石同位素成分原始数据($n=244$);

(B)耳石同位素数据均值($\pm 1\text{SD}$)

(A) the raw data ($n=244$); (B) the mean isotope values ($\pm 1\text{SD}$)

图 5 大西洋鲑鱼耳石稳定同位素成分分析结果

Fig. 5 The $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ variation and separations in otoliths of Atlantic salmon

- lation genetics of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) and comparison with Atlantic halibut (*H. hippoglossus*) [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1984, 41: 1083—1088.
- [7] Grant W S, Zhang C, Kobayashi T, Stahl G. Lack of genetic stock discretion in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1987, 44: 490—498.
- [8] Gao Y W, Dettman D L, Piner K R, Wallace F R. Isotopic correlation ($\delta^{18}\text{O}$ versus $\delta^{13}\text{C}$) of otoliths in identification of groundfish stocks [J]. *Trans. Am. Fish Soc.*, 2010, 139: 491—501.
- [9] Ward R D, Woodwark M, Skibinski D O F. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fish [J]. *J. Fish. Biol.*, 1994, 44: 213—232.
- [10] Galleguillos R, Troncoso L, Oyarzun C, Astorga M, Penaloza M. Genetic differentiation in Chilean hake *Merluccius gayi gayi* (Pisces: Merlucciidae) [J]. *Hydrobi.*, 2000, 420: 49—54.
- [11] Ward R D. Genetics in fisheries management [J]. *Hydrobi.*, 2000, 420: 191—201.
- [12] Carlstrom D. A crystallographic study of vertebrate otoliths [J]. *Biol. Bull.*, 1963, 124: 441—463.
- [13] Blacker R W. Recent advances in otolith studies [M]. London: Elek Science, 1974, 67—90.
- [14] Pannella G. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns [J]. *Science*, 1971, 173: 1124—1126.
- [15] Brothers E B, Mathews C, Lasker R. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes [J]. *Fish. Bull.*, 1976, 74: 1—8.
- [16] Gao Y W, Beamish R J. Isotopic composition of otoliths as a chemical tracer in population identification of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, 56: 2062—2068.
- [17] Stephenson P C, Edmonds J S, Moran M J. Caputi, N. Analysis of stable isotope ratios to investigate stock structure of red emperor and Rankin cod in northern Western Australia [J]. *J. Fish Biol.*, 2001, 58: 126—144.
- [18] Gao Y W, Joner S H, Bargmann G G. Stable isotopic composition of otoliths in identification of spawning stocks of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in Puget Sound [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2001, 58: 2113—2120.
- [19] Keith M L, Weber J N. Systematic relationships between carbon and oxygen isotopes in carbonates deposited by modern corals and algae [J]. *Science*, 1965, 150: 498—501.
- [20] McConnaughey, T. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopic disequilibrium in biological carbonates; I. Patterns [J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1989, 53: 151—162.
- [21] McConnaughey, T. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopic disequilibrium in biological carbonates; II. in vitro simulation of kinetic isotope effects [J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1989, 53: 163—171.
- [22] Gao Y W, Beamish R J. Stable isotopic composition of otoliths from tagged Pacific halibut, *Hippoglossus stenolepis* [J]. *Environ. Biol. Fish.*, 2003, 67: 253—261.
- [23] Trumble R J, Neilson J D, Bowering W R, McCaughran D A A. Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and Pacific halibut (*H. stenolepis*) and their North American fisheries [J]. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 1993, 227.
- [24] Wallace F R, Tsou T, Jagielo T, Cheng Y. Status of yelloweye rockfish off the US west coast in 2006 [J]. Pacific Fishery Management Council, 2130 SW Fifth Avenue, Suite 224, Portland, OR 97201. 2006.
- [25] Foerster R E. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* [J]. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 1968, 162.
- [26] Forrester C R. Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) [A]. Smith H D, Margolis L, Wood C C. Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) Population Biology and Future Management [C]. 1987: 2—10.
- [27] Beacham T D, Wood C C. Application of microsatellite DNA variation to estimation of stock composition and escapement of Nass River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, 56: 297—310.
- [28] Wydoski R S, Whitney R L. Inland fishes of Washington [M]. Second Edition. Singapore: University of Washington Press, 2003.
- [29] Gao Y W, Sones D, Svec R. The hatchery and native origin of Lake Ozette sockeye salmon from stable isotopic records [J]. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2007, 54: 105—115.
- [30] USFWS (United States Fish and Wildlife Service), and NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) [J]. Final endangered status for a distinct population segment of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Gulf of Maine. *Fed. Regis.*, 2000, 65: 69459—69483.
- [31] Gao Y W, Bean D. Stable isotopic analyses of otoliths in identification of hatchery origin of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Maine [J]. *Environ. Biol. Fish.*, 2008, 83: 429—437.