

文章编号: 1000-0615(2019)12-2501-10

DOI: 10.11964/jfc.20181211569

# 个体差异对西沙群岛海域鸢乌贼角质颚外部形态变化的影响

陈子越<sup>1</sup>, 陆化杰<sup>1,2,3,4,5\*</sup>, 童玉和<sup>6</sup>, 刘维<sup>6</sup>, 张旭<sup>1</sup>, 陈新军<sup>1,2,3,4,5</sup>

- (1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;  
 2. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;  
 3. 上海海洋大学, 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;  
 4. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;  
 5. 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;  
 6. 海南省海洋与渔业科学研究院, 海南海口 570100)

**摘要:** 角质颚结构稳定、信息量大, 是研究头足类渔业生物学的重要材料。根据2017年5—8月我国灯光罩网渔船在中国南海西沙群岛海域采集的860尾鸢乌贼样本, 研究了个体差异对鸢乌贼角质颚外部形态变化的影响。结果显示, 上头盖长(UHL)、上脊突长(UCL)、上喙宽(URW)、上侧壁长(ULWL)、下头盖长(LHL)、下脊突长(LCL)、下喙长(LRL)和下侧壁长(LLWL)可作为外形特征因子描述鸢乌贼角质颚的外形变化。方差分析(ANOVA)和最小显著性差异法(LSD)结果显示, 主要外形特征因子在不同性别、不同胴长组和不同性成熟度间均存在显著性差异, 但主要外形特征因子与脊突长(CL)的比值基本稳定。研究表明, 在个体生长过程中, 角质颚各区的比例基本稳定, 胴长121~150 mm和性腺成熟度Ⅲ期可能是鸢乌贼角质颚外形生长的拐点。

**关键词:** 鸢乌贼; 角质颚; 个体差异; 外形变化; 中国南海; 西沙群岛海域

中图分类号: Q 13; S 965.3

文献标志码: A

鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*), 俗称“赤鱿、南鱿”, 隶属柔鱼科(Ommastrephidae)、鸢乌贼属(*Sthenoteuthis*), 广泛分布于印度洋、太平洋的热带及亚热带海域, 种群结构复杂、洄游范围大、资源丰富<sup>[1-3]</sup>, 是我国南海最重要的经济头足类资源, 潜在资源评估量可达150万t<sup>[4]</sup>, 开发潜力巨大。角质颚是鸢乌贼主要的摄食器官, 具有结构稳定、抗腐蚀、信息储存量大等特点<sup>[5]</sup>, 是研究头足类年龄与生长<sup>[6-7]</sup>、摄食生态<sup>[8]</sup>、种类鉴定<sup>[9]</sup>、群体划分<sup>[10]</sup>和资源评估<sup>[11-12]</sup>的重要材料。国内外学者分别对西北印度洋和赤道附近等海域鸢乌贼角质颚的生长变化和色素沉积进行了研究<sup>[13-14]</sup>, 而针对中国南海鸢乌贼角质颚的研究则较为欠缺<sup>[15]</sup>。本研究根据2017年5—8月我国灯光罩网渔船在中国南海西沙群岛海域生产调查期间采集的鸢乌贼样本, 分析了个体差异

对其角质颚外形变化的影响, 为后续利用角质颚研究其年龄生长、种群结构等提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本来源

样品采集时间为2017年5—8月, 采集海域为12°18'~18°46'N、110°10'~115°58'E(图1), 由“琼三亚渔72106”和“琼三亚渔72060”灯光罩网渔船采集。每个站点每天从捕获鸢乌贼渔获物中随机取样20尾, 共采集860尾鸢乌贼样本, 样本信息见表1。

### 1.2 研究方法

**生物学测定与角质颚提取** 将采集的鸢乌贼带回实验室后解冻, 并进行渔业生物学数

收稿日期: 2018-12-10 修回日期: 2019-04-17

资助项目: 国家自然科学基金(41506184); 国家科技支撑计划(2013BAD13B06); 海南省省属科研院所技术开发研究专项(TV45987); 公益性行业(农业)科研专项(201403008)

通信作者: 陆化杰, E-mail: hlu@shou.edu.cn

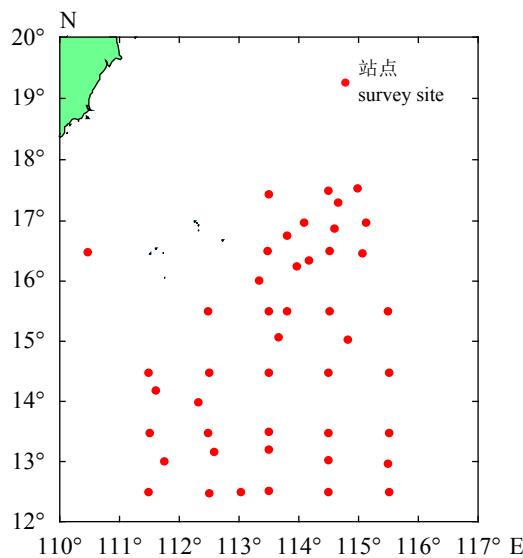


图 1 调查采样图

Fig. 1 Site of investigations and samples of *S. oualaniensis*

表 1 鸢鸟贼调查采样基本信息

Tab. 1 Loadings of information of survey sampling of *S. oualaniensis*

采样时间 time of sampling	样本数/尾 quantities of samples	胴长范围/mm range of ML	体质量范围/g range of BW
5月 May	190	11~150	8~53
6月 June	230	15~167	18~103
7月 July	210	22~193	30~220
8月 August	230	20~235	44~752

据测定, 包括胴长(mantle length, ML)、体质量(body weight, BW); 对性别、性成熟度进行目测和鉴定<sup>[16]</sup>; 对角质颤进行提取、编号和保存<sup>[17-18]</sup>, 并对其外部形态参数进行测量。其中ML测定精确至1 mm, BW测定精确至1 g, 角质颤外形测量精确到0.01 mm。共提取完整角质颤样本645对(雌250对、雄395对), 雌、雄鸢鸟贼样本的胴长范围分别为11~235 mm和11~138 mm, 体质量范围分别为8~752 g和8~127 g。

角质颤外部形态参数测量 沿水平和垂直两个方向利用游标卡尺进行测量, 对角质颤的上头盖长(upper hood length, UHL)、上脊突长(upper crest length, UCL)、上喙长(upper rostrum length, URL)、上喙宽(upper rostrum width, URW)、上侧壁长(upper lateral wall length, ULWL)、上翼长(upper wing length, UWL)、下头盖长(lower hood length, LHL)、下脊突长(lower

crest length, LCL)、下喙长(lower rostrum length, LRL)、下喙宽(lower rostrum width, LRW)、下侧壁长(lower lateral wall length, LLWL)和下翼长(lower wing length, LWL)等12项外部形态参数进行测量(图2), 测量结果精确至0.01 mm。

### 1.3 数据分析

分上下颤对鸢鸟贼角质颤12个外部形态参数进行主成分分析, 筛选出可表征角质颤长度和宽度的外形特征因子。

利用方差分析法(ANOVA)分析鸢鸟贼角质颤外形变化是否存在不同性别、不同胴长组和不同成熟度间的差异, 对存在性别间差异的外形特征因子分性别进行研究。

利用最小显著性差异法(LSD)进行多重比较, 分析不同胴长组和不同性腺成熟度对鸢鸟贼角质颤外形特征因子的影响<sup>[17-18]</sup>。

将不同部位的外形特征因子与脊突长的比值作为各区变化指标, 研究不同性别、不同胴长和不同性腺成熟度对各区整体变化的影响<sup>[18-19]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 角质颤外部形态参数

经测量, 雄性样本角质颤各外部形态参数: UHL为4.31~12.59 mm, UCL为4.23~13.97 mm, URL为1.08~4.58 mm, URW为1.52~4.86 mm, ULWL为1.89~7.04 mm, UWL为1.23~5.60 mm, LHL为1.08~3.99 mm, LCL为2.11~7.07 mm, LRL为1.04~4.36 mm, LRW为1.23~4.97 mm, LLWL为3.28~10.41 mm, LWL为1.98~6.55 mm; 雌性各参数: UHL为3.82~4.49 mm, UCL为4.58~14.64 mm, URL为1.23~5.16 mm, URW为1.23~5.67 mm, ULWL为1.99~7.75 mm, UWL为1.02~4.52 mm, LHL为1.11~5.09 mm, LCL为2.11~7.87 mm, LRL为1.02~4.33 mm, LRW为1.30~5.18 mm, LLWL为2.99~12.20 mm, LWL为1.89~6.15 mm。

### 2.2 鸢鸟贼角质颤外部形态特征

鸢鸟贼角质颤系“地包天”式嵌合, 由下颤包嵌上颤, 与普通鸟喙的嵌合式相反。喙部作为生长起始点色素沉着最多、硬度最大、颜色最深。色素沉着沿着头盖、翼部、脊突和侧壁方向逐渐变少, 颜色逐渐变淡, 硬度逐渐减小。上颤的UHL、UCL和URL均大于下颤的LHL、

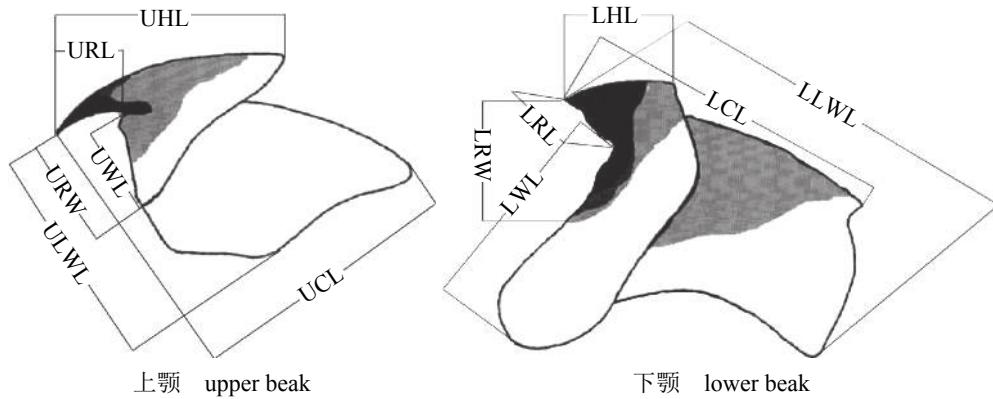


图 2 角质颤外部形态参数测量示意图

Fig. 2 Scheme of morphometric measurements of *S. oualaniensis* beak

LCL和LRL, 但上颤的UWL较下颤的LWL短。上颤喙部下缘与翼部形成一夹角即颤角, 且上颤颤

角远小于下颤颤角, 下颤头盖与脊突连接处具一明显缺刻, 上喙两侧与上翼两侧均具一缺刻(图3)。

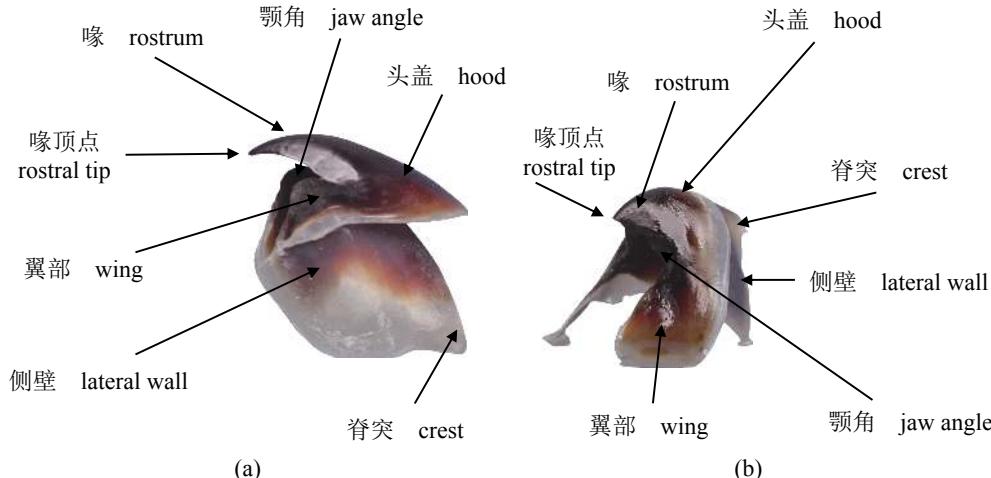


图 3 莺鸟贼角质颤外形示意图

(a) 上颤, (b) 下颤

Fig. 3 Morphometric description of *S. oualaniensis* beak

(a) upper beak, (b) lower beak

### 2.3 主成分分析

对上、下颤共12个外部形态参数进行主成分分析, 结果显示, 对于上颤, 第一主成分的贡献率为79.79%, 而第一、第二主成分的累计贡献率达到了87.70%。UHL、UCL、URL、UWL、URW和ULWL均与第一主成分呈正相关, 载荷系数均在0.85以上, UHL达到了0.93, 因此第一主成分可作为上颤各区长度特征的代表; UHL、UWL和ULWL与第二主成分呈正相关, 而UCL、URL和URW则呈负相关; UHL、UCL和ULWL与第三主成分呈正相关, URL则呈较大的负相关; UCL和UWL与第四主成分呈正相关, ULWL与第四主成分呈较大负相关。综上所述, 第一、第

二主成分可成为莺鸟贼角质颤上颤各区长度特征的代表(表2)。

对于下颤, 主成分分析表明第一主成分的贡献率为81.19%, 第一、第二主成分的累计贡献率达到了86.64%。LHL、LCL、LRL、LWL、LRW和LLWL均与第一主成分呈正相关, 载荷系数均为0.87以上, 其中LCL达到0.94, 因此, 第一主成分可作为下颤各区长度特征的代表; LHL、LCL和LLWL与第二主成分呈正相关, 而LRL、LRW和LWL则呈负相关; LLWL和LWL与第三主成分呈正相关, LHL则呈较大负相关; LHL、LRL、LRW和LWL与第四主成分呈正相关, LLWL与第四主成分呈较大负相关。综上所

表 2 鸳鸯贼角质颚上颚6个形态参数6个主成分负荷值和贡献率

Tab. 2 Loadings of six principal components for 6 morphometric parameters of *S. oualaniensis* upper beak

外形参数 morphologic parameters	主成分分析 principal component					
	1	2	3	4	5	6
上头盖长 UHL	0.93	0.01	0.26	-0.13	-0.19	-0.13
上脊突长 UCL	0.85	-0.38	0.29	0.16	0.09	0.08
上喙长 URL	0.91	-0.17	-0.31	-0.03	-0.16	0.14
上喙宽 URW	0.92	-0.18	-0.27	-0.05	0.15	-0.16
上侧壁长 ULWL	0.89	0.33	0.08	-0.26	0.13	0.10
上翼长 UWL	0.85	0.40	-0.04	0.34	-0.01	-0.02
贡献率/% contribution rate	79.79	7.91	5.40	3.82	1.75	1.33
累计贡献率/% cumulative rate	79.79	87.70	93.10	96.92	98.67	100

述, 第一、第二主成分可成为鸳鸯贼角质颚下颚各区长度特征的代表(表3)。

综上所述, 选取鸳鸯贼角质颚的UHL、UCL、URW、ULWL、LHL、LCL、LRL和LLWL 8个外形特征因子代替12个外部形态参数来研究角质颚外部形态特征。

#### 2.4 不同性别之间角质颚的差异

ANOVA分析表明, UHL( $F=5.156$ ,  $P=0.024$ )、UCL( $F=4.813$ ,  $P=0.029$ )和LHL( $F=6.170$ ,  $P=0.013$ ) 3项外形特征因子存在性别间显著性差异( $P<0.05$ ), 而URW( $F=0.030$ ,  $P=0.862$ )、ULWL( $F=2.452$ ,  $P=0.118$ )、LCL( $F=3.529$ ,  $P=0.061$ )、LRL( $F=0.081$ ,  $P=0.777$ )、LLWL( $F=2.552$ ,  $P=0.111$ ) 5项特征因子不存在性别间显著性差异。因此, 将UHL、UCL和LHL 3项外形特征因子分

不同性别开展研究, 而URW、ULWL、LCL、LRL和LLWL等5项因子不分性别进行研究。

#### 2.5 不同胴长组之间角质颚的差异

以30 mm作为间距, 将鸳鸯贼胴长划分为4组, 分不同性别研究UHL、UCL和LHL变化与胴长的关系; 不分性别研究URW、ULWL、LCL、LRL和LLWL变化与胴长的关系。

对于雄性样本, ANOVA结果显示, UHL( $F=67.107$ ,  $P=0.000$ )、UCL( $F=44.667$ ,  $P=0.000$ )和LHL( $F=36.331$ ,  $P=0.000$ )在4个胴长组间均存在极显著差异( $P<0.01$ )。LSD分析表明, 3个特征因子只有胴长组31~60 mm与61~90 mm间不存在显著性差异( $P>0.05$ ), 胴长组31~60 mm与91~120 mm和121~150 mm间; 61~90 mm与91~120 mm和121~150 mm间; 91~120 mm与121~150 mm间均存

表 3 鸳鸯贼角质颚下颚6个形态参数6个主成分负荷值和贡献率

Tab. 3 Loadings of six principal components for 6 morphometric parameters of *S. oualaniensis* lower beak

外形参数 morphologic parameters	主成分分析 principal component					
	1	2	3	4	5	6
下头盖长 LHL	0.87	0.38	-0.20	0.21	0.03	0.09
下脊突长 LCL	0.94	0.13	-0.04	-0.15	0.02	-0.29
下喙长 LRL	0.90	-0.28	-0.17	.011	-0.27	-0.01
下喙宽 LRW	0.90	-0.29	-0.11	0.02	0.29	0.04
下侧壁长 LLWL	0.92	0.07	0.07	-0.33	-0.07	0.18
下翼长 LWL	0.87	-0.01	0.46	0.17	-0.01	-0.01
贡献率/% contribution rate	81.19	5.45	4.93	3.63	2.71	2.09
累计贡献率/% cumulative rate	81.19	86.64	91.57	95.20	97.91	100

在极显著差异( $P<0.01$ )(图4-a)。

对于雌性样本, UHL( $F=38.197$ ,  $P=0.000$ )、UCL( $F=26.131$ ,  $P=0.000$ )和LHL( $F=15.566$ ,  $P=0.000$ )在4个胴长组间均呈极显著差异( $P<0.01$ )。

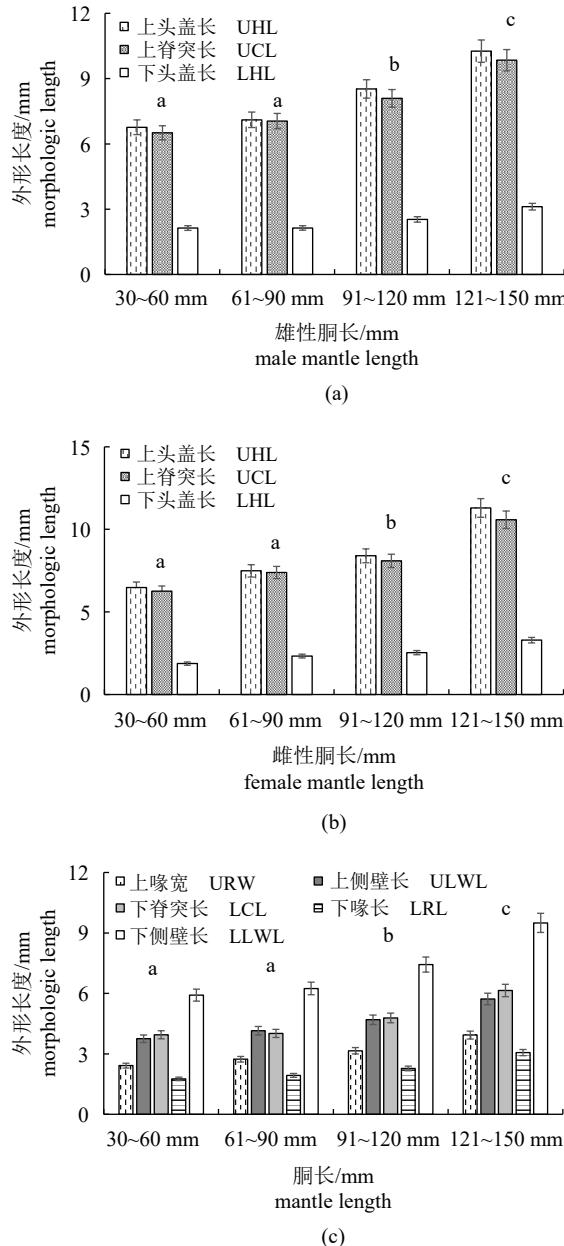


图4 不同胴长组之间莺鸟贼角质颤  
外形特征因子变化

(a)雄性样本, (b)雌性样本, (c)全部样本; LSD法分析, 不同组别间不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ), 下同

**Fig. 4 Changes of morphometric characterization factors of beak for *S. oualaniensis* at different mantle length groups**

(a) males, (b) females, (c) males and females, different letters in different groups mean significant difference using LSD method ( $P<0.05$ ); the same below

LSD法分析表明, 3个特征因子, 只有胴长31~60 mm与61~90 mm间不存在显著性差异( $P>0.05$ ), 胴长组61~90 mm与91~120 mm和121~150 mm间, 91~120 mm与121~150 mm间均存在显著性差异( $P<0.05$ )(图4-b)。

对于无性别差异的外形特征因子, ANOVA结果显示, URW( $F=60.873$ ,  $P=0.000$ )、ULWL( $F=49.590$ ,  $P=0.000$ )、LCL( $F=90.686$ ,  $P=0.000$ )、LRL( $F=68.489$ ,  $P=0.000$ )和LLWL( $F=88.447$ ,  $P=0.000$ ) 5项外形特征因子在4个胴长组间均存在极显著差异( $P<0.01$ )。LSD法分析发现, 5项特征因子, 只有胴长组31~60 mm与61~90 mm间不存在显著性差异, 胴长组61~90 mm与91~120 mm和121~150 mm间; 91~120 mm与121~150 mm间均存在极显著差异( $P<0.01$ )(图4-c)。总体而言, 所有特征因子均随着莺鸟贼胴长生长而逐渐增大, 角质颤外形也逐渐增大, 121~150 mm胴长组, 可能是莺鸟贼角质颤外部形态生长的拐点。

## 2.6 不同性成熟度之间角质颤的差异

对于雄性样本, ANOVA结果显示, UHL( $F=7.367$ ,  $P=0.000$ )、UCL( $F=7.637$ ,  $P=0.000$ )和LHL( $F=6.348$ ,  $P=0.001$ )均存在性成熟度间的显著性差异( $P<0.05$ )。LSD法分析发现, 3个特征因子在性成熟度 I 期与 III 期、I 期与 IV 期、I 期与 V 期, II 期与 III 期、II 期与 IV 期、II 期与 V 期间均存在显著性差异( $P<0.05$ ), 而 I 期与 II 期、III 期与 IV 期、III 期与 V 期、IV 期与 V 期间则不存在显著性差异( $P>0.05$ )(图5-a)。

对于雌性样本, ANOVA结果显示, UHL( $F=4.359$ ,  $P=0.014$ )、UCL( $F=5.888$ ,  $P=0.003$ )和LHL( $F=3.434$ ,  $P=0.034$ )均存在性成熟度间的显著性差异( $P<0.05$ )。LSD法分析发现, 3项特征因子仅在性成熟度 I 期与 III 期间存在显著性差异( $P<0.05$ ); II 期与 III 期间不存在显著性差异( $P>0.05$ )(图5-b)。

对于无性别差异的参数, ANOVA结果显示, URW( $F=11.700$ ,  $P=0.000$ )、ULWL( $F=6.699$ ,  $P=0.000$ )、LCL( $F=8.231$ ,  $P=0.000$ )、LRL( $F=6.079$ ,  $P=0.000$ )和LLWL( $F=10.125$ ,  $P=0.000$ )均存在性成熟度间的极显著差异( $P<0.01$ )。LSD法分析发现, 5个特征因子 I 期与 III 期、I 期与 IV 期、I 期与 V 期, II 期与 III 期、II 期与 IV 期、II 期

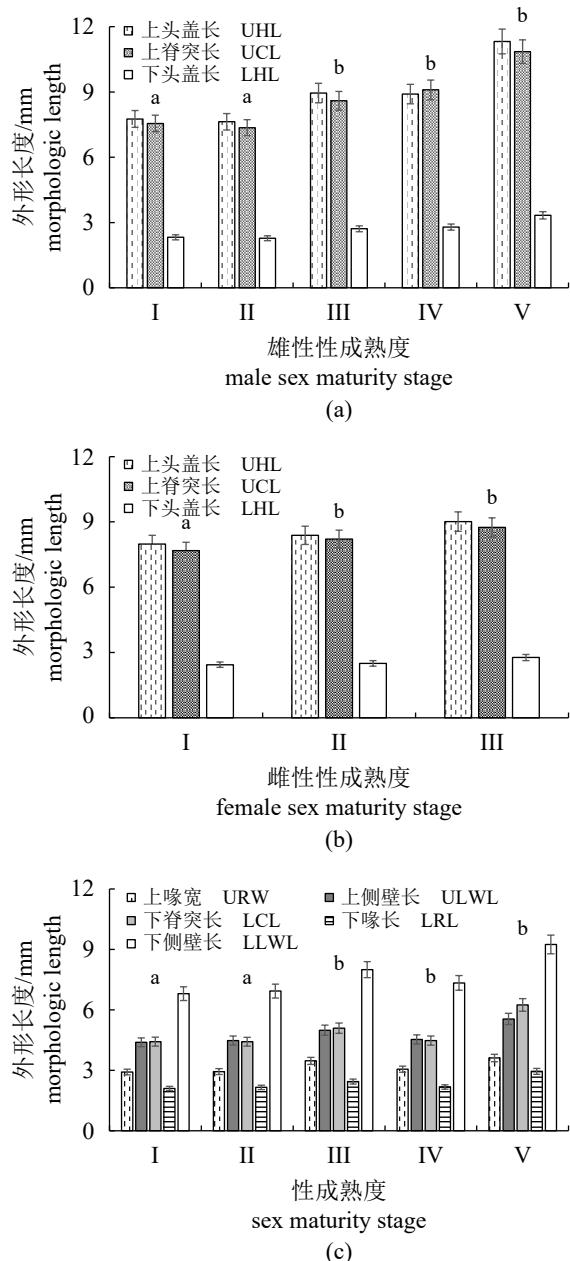


图5 不同性成熟度之间弯鸟贼角质颚外形特征因子变化

Fig. 5 Changes of morphometric characterization factors of beak for *S. oualaniensis* at different sex maturity stages

与V期间均存在显著性差异( $P<0.05$ )，而I期与II期、III期与IV期、III期与V期、IV期与V期间则不存在显著性差异( $P>0.05$ )(图5-c)。总体而言，随着性腺发育成熟，8个特征因子日益生长，且在II至III期(成熟期)生长速率较快，IV期和V期时生长平稳，性成熟度III期时，可能是南海弯鸟贼角质颚外部形态生长的拐点。

## 2.7 角质颚不同部位外形特征因子与脊突长的比值关系

对于上颚，ANOVA结果显示，UHL/UCL、URL/UCL、URW/UCL、ULWL/UCL和UWL/UCL均不存在不同性别不同胴长组和不同性成熟度间的显著性差异( $P>0.05$ )。UHL/UCL、URL/UCL、URW/UCL、ULWL/UCL和UWL/UCL平均值分别为91.24%、31.72%、37.25%、58.37%和30.89%，角质颚上颚各部与脊突长的比值随着弯鸟贼胴长的增加基本维持稳定(图6)。对于下颚，ANOVA结果显示，LHL/LCL、LRL/LCL、LRW/LCL、LLWL/LCL和LWL/LCL也均不存在不同性别和不同胴长组和不同性成熟度间的显著性差异( $P>0.05$ )。LHL/LCL、LRL/LCL、LRW/LCL、LLWL/LCL和LWL/LCL的平均值分别为53.95%、48.12%、62.64%、156.40%、86.68%，角质颚下颚各部与脊突长的比值随着弯鸟贼胴长的增加基本维持稳定(图6)。

## 3 讨论

### 3.1 角质颚间的差异及外形特征因子

与枪鸟贼类、蛸类、乌贼类对比，西沙群岛海域弯鸟贼角质颚其喙部较长，下颚颚角较大，翼部、侧壁较宽，是与其他头足类进行种类鉴别的主要依据<sup>[20]</sup>。同属柔鱼科的茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)上喙两侧与上翼两侧交接处的缺刻较弯鸟贼浅，下颚脊突末端独具一较小凹陷<sup>[21]</sup>，其角质颚外形特征因子为UHL、UCL、ULWL、LCL、LRL和LLWL<sup>[17]</sup>；阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)上颚侧壁长度较长，下颚颚角较大，头盖与脊突间夹角较大<sup>[21]</sup>，外形特征因子为UHL、UCL、UWL、LHL、LCL和LWL<sup>[18]</sup>；北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)角质颚头盖弧度较小，下颚颚角较大，喙部较平直<sup>[21]</sup>，外形特征因子为UHL、UCL、LCL和LWL<sup>[22]</sup>；东太平洋赤道海域的弯鸟贼角质颚外形特征因子为UHL、UCL、ULWL、LCL、LRL和LLWL<sup>[13]</sup>。不同柔鱼类角质颚外形特征因子间存在一定的差异性，但都包含UHL、UCL和LHL、LCL等几个重要的特征因子(表4)，间接为利用角质颚特征因子进行头足类的种类鉴定提供了依据<sup>[20, 23]</sup>。

### 3.2 不同性别间角质颚的差异

本研究中仅UHL、UCL和LHL 3项特征因子

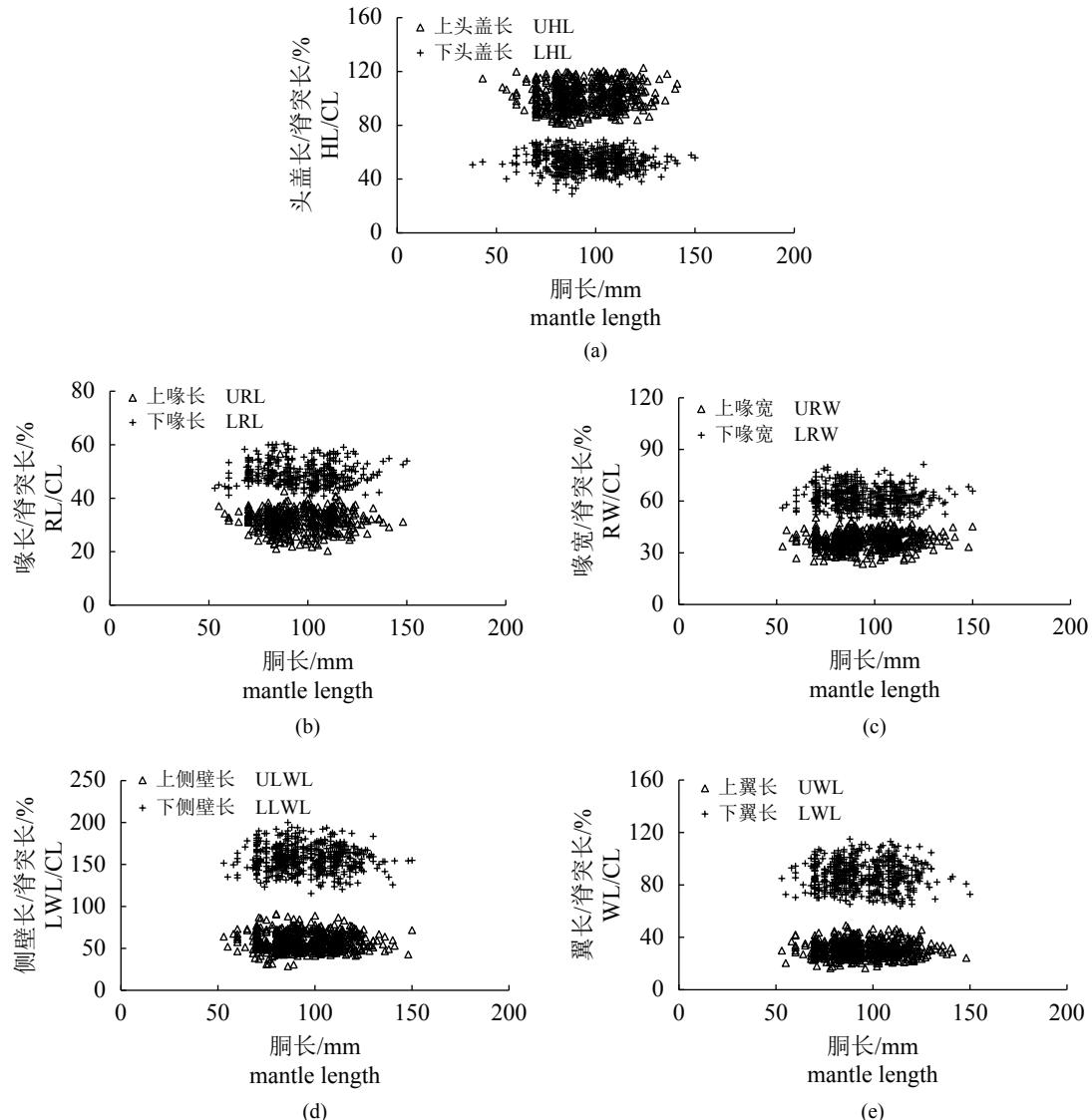


图 6 莺乌贼角质颤不同部位比值

Fig. 6 Relationship between ratio of length of each dome to crest length and mantle length of *S. oualaniensis*

表 4 4种不同头足类角质颤外形特征因子

Tab. 4 Morphometric characterization factors of beak of 4 species of cephalopods

种类 species of Cephalopods	角质颤外形特征因子 morphometric characterization factors of beak
茎柔鱼 <i>D. gigas</i> <sup>[17]</sup>	UHL、UCL、ULWL、LCL、LRL、LLWL
阿根廷滑柔鱼 <i>I. argentinus</i> <sup>[18]</sup>	UHL、UCL、UWL、LHL、LCL、LWL
北太平洋柔鱼 <i>O. bartramii</i> <sup>[22]</sup>	UHL、UCL、LCL、LWL
莺乌贼(赤道) <i>S. oualaniensis</i> (equatorial waters) <sup>[13]</sup>	UHL、UCL、ULWL、LCL、LRL、LLWL
莺乌贼(南海) <i>S. oualaniensis</i> (South China Sea)	UHL、UCL、URW、ULWL、LHL、LCL、LRL、LLWL

存在性别间的显著性差异( $P<0.05$ )，且雌性外形特征因子大于雄性；其余URW、ULWL、LCL、LRL和LLWL 5项特征因子间不存在性别间的显著性差异( $P>0.05$ )。其他研究表明，太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)<sup>[24]</sup>、阿根廷滑柔鱼<sup>[18]</sup>、秘鲁茎柔鱼<sup>[17]</sup>、北太平洋柔鱼<sup>[22]</sup>和东太平洋莺乌贼<sup>[13]</sup>的角质颤外形特征因子均存在性别间显著性差异，与本研究中的UHL、UCL和LHL 3项因子结果相同，与其他5项特征因子结果不同。这可能与它们隶属于不同种类或同一种类生活在不同海域有关<sup>[25]</sup>，也可能与采样方法有关，如西北印度洋鱿钓作业采集的莺乌贼样本雌雄比例悬殊<sup>[26]</sup>，可能会对研究结果有一定的影响，而本研究采

用灯光罩网进行采样作业，雌雄样本比例适中，研究结果应更为全面。

### 3.3 不同胴长组间角质颚的差异

双柔鱼(*Nototodarus sloanii*)<sup>[27]</sup>、茎柔鱼<sup>[17]</sup>、阿根廷滑柔鱼<sup>[18]</sup>等大洋性头足类的角质颚外形特征因子长度均随着胴长的增加而增加，茎柔鱼和阿根廷滑柔鱼在幼体阶段的角质颚外形特征因子生长速率较快<sup>[17-18]</sup>。本研究表明，西沙群岛海域鸢乌贼角质颚在胴长组91~120 mm和121~150 mm时生长速率较快，150 mm以后生长相对缓慢，推断胴长121~150 mm可能是其角质颚外形生长的拐点。通常头足类角质颚外形生长随着胴长增加而增加，且幼体阶段生长速率较快，当胴长生长至一定阶段后，角质颚外形生长速率变缓<sup>[17-18]</sup>，本研究结果刚好符合这一规律。

### 3.4 不同性成熟度间角质颚的差异

研究表明，茎柔鱼<sup>[17]</sup>、阿根廷滑柔鱼<sup>[18]</sup>的角质颚外形特征因子在性成熟度Ⅰ、Ⅱ期时生长较快，Ⅲ期后生长速率变缓。本研究中，除了雌性缺少Ⅳ期和Ⅴ期样本外，其余样本角质颚外形特征因子Ⅰ期与Ⅲ期、Ⅰ期与Ⅳ期、Ⅰ期与Ⅴ期、Ⅱ期与Ⅲ期、Ⅱ期与Ⅳ期、Ⅱ期与Ⅴ期间均存在显著性差异，而Ⅰ期与Ⅱ期、Ⅲ期与Ⅳ期、Ⅲ期与Ⅴ期、Ⅳ期与Ⅴ期间则不存在显著性差异，Ⅲ期可能是其角质颚外形生长的拐点。这与阿根廷滑柔鱼<sup>[18]</sup>、茎柔鱼<sup>[17]</sup>、柔鱼<sup>[22]</sup>的研究结果基本相同。本研究中，由于雌性样本缺少Ⅳ期及以后的样本，可能会对结果有一定影响，但总体趋势基本准确。后续研究中将不断扩大采样范围，完善相关研究。

### 3.5 不同外形特征因子与脊突比值

8个鸢乌贼角质颚外形特征因子与对应脊突长比值基本稳定，说明随着鸢乌贼个体的生长，虽然角质颚外形逐步增长，但各区的生长结构比例基本不变，这与阿根廷滑柔鱼<sup>[18]</sup>、秘鲁茎柔鱼<sup>[17]</sup>、北太平洋柔鱼<sup>[22]</sup>、夏威夷双柔鱼(*N. hawaiiensis*)和玻璃乌贼(*Hyaloteuthis pelagica*)<sup>[21]</sup>的研究结果基本相同。相关研究表明，UCL和LCL可分别作为上、下角质颚在水平方向参照生长的标志<sup>[22]</sup>，各外形特征因子与其的比值可作为头足类种类与种群鉴定的依据，虽然不同种类的比值均较为稳定，但由于其数值不同，可为划分和鉴定头足类提供科学依据。

## 4 结论

本研究开展了个体差异(不同性别、不同胴长组和不同性腺成熟度)对西沙群岛海域鸢乌贼角质颚外部形态变化影响的研究，为利用角质颚外部形态研究群体划分和种类鉴定提供了科学依据，为后续利用角质颚生长纹研究鸢乌贼年龄与生长奠定了基础。后续可开展角质颚微化学研究探索其分布与洄游，还可开展同位素特性研究，探讨鸢乌贼的摄食特性，深入研究鸢乌贼的渔业生物、生态学，为该资源的科学管理和可持续开发提供科学依据。

### 参考文献：

- [1] 王尧耕, 陈新军. 世界大洋性经济柔鱼类资源及其渔业[M]. 北京: 海洋出版社, 2005: 284-295.  
Wang Y G, Chen X J. The resources and biology of economic oceanic squid in the world[M]. Beijing: China Ocean Press, 2005: 284-295(in Chinese).
- [2] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类[M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 312-313.  
Chen X J, Liu B L, Wang Y G. Cephalopods of world[M]. Beijing: China Ocean Press, 2009: 312-313(in Chinese).
- [3] 董正之. 世界大洋经济头足类生物学[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1991: 91-94.  
Dong Z Z. Biology of the economic species of Cephalopods in the world oceans[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1991: 91-94(in Chinese).
- [4] 张鹏, 杨吝, 张旭丰, 等. 南海金枪鱼和鸢乌贼资源开发现状及前景[J]. 南方水产, 2010, 6(1): 68-74.  
Zhang P, Yang L, Zhang X F, et al. The present status and prospect on exploitation of tuna and squid fishery resources in South China Sea[J]. South China Fisheries Science, 2010, 6(1): 68-74(in Chinese).
- [5] Clarke M R. The identification of cephalopod ‘beaks’ and the relationship between break size and total body weight[J]. Zoology, 1962, 8(10): 419-480.
- [6] Hernández-López J L, Castro-Hernández J L, Hernández-García V. Age determined from the daily deposition of concentric rings on common octopus (*Octopus vulgaris*) beaks[J]. Fishery Bulletin, 2001, 99(4): 679-684.
- [7] Raya C P, Hernández-González C L. Growth lines within the beak microstructure of the octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797[J]. South African Journal of Marine Science, 1998, 20(1): 135-142.

- [8] 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: Biological Sciences*, 2005, 272(1572): 1601-1607.
- [9] Martínez P, Sanjuan A, Guerra A. Identification of *Illex coindetii*, *I. illecebrosus* and *I. argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) throughout the Atlantic Ocean; by body and beak characters[J]. *Marine Biology*, 2002, 141(1): 131-143.
- [10] 陆化杰, 陈新军, 方舟. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼2个不同产卵群间角质颤外形生长特性比较[J]. 中国海洋大学学报, 2012, 42(10): 33-40.
- Lu H J, Chen X J, Fang Z. Comparison of the beak morphologic growth characteristics between two spawning populations of *Illex argentinus* in southwest Atlantic Ocean[J]. Periodical of Ocean University of China, 2012, 42(10): 33-40(in Chinese).
- [11] Lu C C, Ickeringill R. Cephalopod beak identification and biomass estimation techniques: tools for dietary studies of southern Australian finfishes[R]. Victoria, Australia: Museum Victoria Science Reports, 2002: 1-65.
- [12] Jackson G D. The use of beaks as tools for biomass estimation in the deepwater squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae) in New Zealand waters[J]. *Polar Biology*, 1995, 15(1): 9-14.
- [13] Fang Z, Xu L L, Chen X J, et al. Beak growth pattern of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the eastern tropical Pacific equatorial waters[J]. *Fisheries Science*, 2015, 81(3): 443-452.
- [14] 刘必林, 陈新军. 印度洋西北海域弯鸟贼角质颤长度分析[J]. *渔业科学进展*, 2010, 31(1): 8-14.
- Liu B L, Chen X J. Beak length analysis of the purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwest Indian Ocean[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2010, 31(1): 8-14(in Chinese).
- [15] 范江涛, 邱永松, 陈作志, 等. 南海弯鸟贼两个群体间角质颤形态差异分析[J]. 中国海洋大学学报, 2015, 45(10): 42-49.
- Fan J T, Qiu Y S, Chen Z Z, et al. Morphological difference of the beak between two stocks of *Sthenoteuthis oualaniensis* inhabiting South China Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2015, 45(10): 42-49(in Chinese).
- [16] Lipiński M R, Underhill L G. Sexual maturation in squid: Quantum or continuum?[J]. *South African Journal of Marine Science*, 1995, 15(1): 207-223.
- [17] 胡贯宇, 陈新军, 方舟. 个体生长对秘鲁外海茎柔鱼角质颤形态变化的影响[J]. *水产学报*, 2016, 40(1): 36-44.
- Hu G Y, Chen X J, Fang Z. Effect of individual growth on beak morphometry of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* off the Peruvian Exclusive Economic Zone[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(1): 36-44(in Chinese).
- [18] 陆化杰, 陈新军, 刘必林. 个体差异对西南大西洋阿根廷滑柔鱼角质颤外部形态变化的影响[J]. *水产学报*, 2013, 37(7): 1040-1049.
- Lu H J, Chen X J, Liu B L. Effects of individual size on beak morphology of *Illex argentinus* in the southwestern Atlantic Ocean[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(7): 1040-1049(in Chinese).
- [19] Ivanovic M L, Brunetti N E. Description of *Illex argentinus* beaks and rostral length relationships with size and weight of squids[J]. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 1997, 11: 135-144.
- [20] 刘必林, 陈新军. 头足类角质颤的研究进展[J]. *水产学报*, 2009, 33(1): 157-164.
- Liu B L, Chen X J. Review on the research development of beaks in cephalopoda[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(1): 157-164(in Chinese).
- [21] Wolff G A. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the pacific ocean[R]. Seattle, Wash., USA: NOAA, 1984: 11-21.
- [22] 方舟, 陈新军, 陆化杰, 等. 北太平洋两个柔鱼群体角质颤形态及生长特征[J]. *生态学报*, 2014, 34(19): 5405-5415.
- Fang Z, Chen X J, Lu H J, et al. Morphology and growth of beaks in two cohorts for neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the north Pacific Ocean[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(19): 5405-5415(in Chinese).
- [23] Chen X J, Lu H J, Liu B L, et al. Species identification of *Ommastrephes bartramii*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Illex argentinus* (Ommastrephidae) using beak morphological variables[J]. *Scientia Marina*, 2012, 76(3): 473-481.
- [24] 杨林林, 姜亚洲, 刘尊雷, 等. 东海太平洋褶柔鱼角质颤的形态学分析[J]. *中国海洋大学学报*, 2012, 42(10): 51-57.
- Yang L L, Jiang Y Z, Liu Z L, et al. Variation analysis on partial morphometric measurements of beak of *Todarodes pacificus* inhabiting East China Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2012, 42(10): 51-57(in Chinese).
- [25] Anderson C I H, Rodhouse P G. Life cycles,

- oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 133-143.
- [26] 叶旭昌, 陈新军. 印度洋西北海域鸢乌贼生物学特性初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(4): 316-322.  
Ye X C, Chen X J. Study of biological characteristics of *Symlectoteuthis oualaniensis* in the northwestern Indian Ocean[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2004, 13(4): 316-322(in Chinese).
- [27] Jackson G D, McKinnon J F. Beak length analysis of arrow squid *Nototodarus sloanii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in southern New Zealand waters[J]. *Polar Biology*, 1996, 16(3): 227-230.

## Effects of difference of individual size on beak morphology of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Xisha Islands of South China Sea

CHEN Ziyue<sup>1</sup>, LU Huajie<sup>1,2,3,4,5\*</sup>, TONG Yuhe<sup>6</sup>, LIU Wei<sup>6</sup>, ZHANG Xu<sup>1</sup>, CHEN Xinjun<sup>1,2,3,4,5</sup>

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

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

3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University,

Ministry of Education, Shanghai 201306, China;

4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Shanghai Ocean University,

Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;

5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Shanghai Ocean University,

Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;

6. Hainan Academy of Ocean and Fisheries Science, Haikou 570100, China)

**Abstract:** Beak is an important hard tissue of Cephalopoda which is usually used in the study of fisheries biology such as population identification, growth and stock assessment and so on. Based on the 860 samples of *Sthenoteuthis oualaniensis* collected by light falling-net fishery during May to August in the year of 2017 in the Xisha Islands waters of the South China Sea, the morphologic growth of beak impacted by gonad maturity and individual size was analyzed. The result of principal component analysis of twelve morphologic indices indicated that the upper hood length (UHL), upper crest length (UCL), upper rostrum width (URW), upper lateral wall length (ULWL), lower hood length (LHL), lower crest length (LCL), lower rostrum length (LRL) and the lower lateral wall length (LLWL) could be used to describe the length growth features of beak, and the HL/CL, URW/UCL, LRL/LCL, LWL/CL and WL/CL could be used as the indicators of entire growth of beak. The analysis of variance (ANOVA) and the least-significant difference (LSD) indicated that there were significant differences in the morphologic growth between sexes, gonad maturity and different mantle length, however, the values of HL/CL, URW/UCL, LRL/LCL, LWL/CL and WL/CL were nearly constant with the change of sex, gonad maturity and mantle length. This study suggested that there are significant effects of gonad maturity and individual size on beak morphology and the mantle length of 121mm to 150 mm, and the gonad maturity of III stage seemed to be the inflection points of the morphologic growth of beak of *S. oualaniensis*.

**Key words:** *Sthenoteuthis oualaniensis*; beak; difference of individual size; morphologic changes; South China Sea; the Xisha Islands waters

**Corresponding author:** LU Huajie. E-mail: hlu@shou.edu.cn

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (41506184); National Key Technology R & D Program of China(2013BAD13B06); Special Fund for Technical Development of Scientific Research Institutes in Hainan Province (TV45987); Special Fund for Agro-scientific Research in the Public Interest (201403008)