



中国南海西沙群岛海域鳶乌贼耳石微结构及生长特性

陆化杰^{1,2,3,4,5*}, 张旭¹, 童玉和⁶, 唐悦¹,
刘凯¹, 刘维⁶, 陈新军^{1,2,3,4,5}

(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. 海南省海洋渔业科学研究院, 海南海口 570160)

摘要: 耳石是头足类重要的硬组织, 被广泛用于研究头足类的年龄与生长、种群结构和生活史等。根据我国灯光罩网渔船2016年1—3月和2017年1—3月在中国南海西沙群岛海域调查生产期间采集的鳶乌贼样本, 测量了513枚鳶乌贼耳石外部形态参数(雌性276枚、雄性237枚), 结合耳石的日轮数据, 对西沙群岛海域鳶乌贼耳石的微结构及其生长特性进行了研究。主成分分析显示, 耳石总长(TSL)、最大宽度(MW)、侧区长(LDL)和翼区长(WL)可以作为鳶乌贼耳石外形生长的特征参数。协方差分析表明, 耳石的特征参数与日龄、与胴长的生长均不存在性别间显著性差异, TSL、MW和LDL与日龄的关系均最适合用幂函数表示, 与胴长的关系则均最适合用对数函数表示。TSL、MW和LDL的绝对和瞬时相对生长率均随着日龄的增加而呈现先增加、后减少的趋势, 且在181~210 d分别达到峰值, 因此, 181~210 d可能是鳶乌贼耳石外形生长的拐点。

关键词: 鳶乌贼; 耳石微结构; 耳石生长; 生长率; 西沙群岛海域; 中国南海

中图分类号: S 931

文献标志码: A

鳶乌贼(*Sthenoëthis oualaniensis*)属柔鱼科(Ommastrephidae)、鳶乌贼属(*Sthenoëthis*), 为洄游性的大洋性种类, 广泛分布于印度洋、太平洋的赤道和亚热带等海域^[1]。鳶乌贼资源丰富, 全球潜在资源量为 $8 \times 10^7 \sim 11 \times 10^7$ t^[2], 其中我国南海潜在资源量约为 244×10^4 t, 是中国南海最重要的头足类目标鱼种, 具有较高的开发价值^[3]。耳石是头足类重要的硬组织^[4], 生长贯穿整个生命周期, 结构稳定、信息量大, 沉积过程不可逆^[5], 是研究头足类渔业生物、生态学重要的载体^[6-8]。

科学开展头足耳石微结构和微化学研究, 是利用其研究头足类年龄与生长、种群结构、洄游路线和生活史等的前提和基础^[9-12], 但目前专门针对中国南海鳶乌贼耳石微结构及其外形生长变化的研究尚未见报道, 鉴于此, 本实验根据2016年1—3月和2017年1—3月中国灯光罩网渔船在中国南海西沙群岛海域调查生产期间采集的鳶乌贼样本, 对其耳石微结构及外形变化进行了研究, 旨在为后续利用耳石研究其年龄与生长、种群结构、洄游路线和生活史等提供科学依据。

收稿日期: 2019-04-14 修回日期: 2019-05-28

资助项目: 浙江省科学技术厅2018年度重点研发计划(2018C02026); 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)

通信作者: 陆化杰, E-mail: hjlu@shou.edu.cn

1 材料与方 法

1.1 样本采集海域和时间

调查时间和海域 调查时间为2016年1月1日—3月30日, 2017年1月9日—3月29日, 调查海域为15°18'N~18°28'N、111°15'E~115°31'E, 共57个调查站点。每天从每个站点的渔获物中随机抽取鸢乌贼样本15~20尾, 整个调查期间共采集样本2 162尾, 经低温保藏后运回实验室。

调查渔船 调查渔船为海南省三亚榆丰渔业公司所属的灯光罩网渔船“琼三亚72057”和“琼三亚72068”, 两船为同一船型, 总长33 m, 型宽6.2 m, 总吨430 t, 主机功率237 kW, 副机功率163 kW, 发电机功率200 kW, 平均航速9 kn。

1.2 研究方法

耳石提取 在实验室中将鸢乌贼样本进行解冻, 并对渔业生物学进行测定, 测定样本的胴长(mantle length, ML)、体质量(body weight, BW), 并对性别、性腺成熟度、胃饱满度、胃含物进行目测和鉴定。胴长测量使用量鱼板, 精确至1 mm; 重量测定使用电子弹簧秤, 精确至1 g。性腺成熟度划分参照头足类的性成熟度分期标准^[6], 摄食等级采用5级标准^[13]。

渔业生物学实验中, 用镊子轻轻将耳石从平衡囊取出、编号, 存放于盛有95%乙醇溶液的1.5 mL离心管中, 以便溶解、清除包裹耳石的软膜和表面的有机物质。

耳石外部形态测量 选取右耳石进行图像拍照。首先将耳石凸面向上置于Nikon ZO0M645S体式显微镜(物镜×0.8、×1、×2、×3、×4、×5倍, 目镜×10、×50倍)下, 采用CCD拍照, 然后利用YR-MV 1.0显微图像测量软件对耳石各形态参数进行测量。测量时, 首先沿水平和垂直两个方向校准, 然后对耳石总长(total statolith length, TSL), 最大宽度(maximum width, MW), 背侧区长(ventral dorsal dome length, DLL), 侧区长(lateral dome length, LDL), 吻侧区长(rostrum lateral dome length, RLL), 吻区长(rostrum length, RL), 吻区宽(rostrum width, RW), 翼区长(wing length, WL)和翼区宽(wing width, WW)9个形态参数进行测量(图1)。同一耳石先后测量2次, 分别由2个人各自独立进行, 当2次测量结果的误差不超过5%, 取它们的平均值, 否则重新测量, 测量结果精

<http://www.sxuebao.cn>

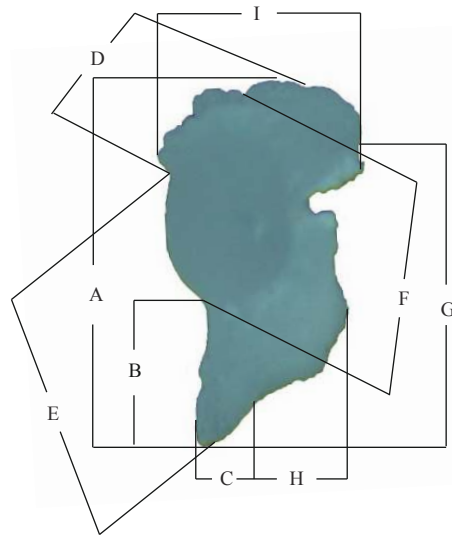


图1 耳石形态参数示意图

A. 总长; B. 吻区长; C. 吻区宽; D. 背侧区长; E. 吻侧区长; F. 侧区长; G. 翼区长; H. 翼区宽; I. 最大宽度

Fig. 1 Scheme of morphometric measurements of statolith of *S. oualaniensis*

A. total statolith length, TSL; B. rostrum length, RL; C. rostrum width, RW; D. ventral dorsal dome length, DLL; E. rostrum lateral dome length, RLL; F. lateral dome length, LDL; G. wing length, WL; H. wing width, WW; I. maximum width, MW

确至0.01 μm ^[12]。

耳石研磨和生长纹读取 耳石研磨参照陆化杰^[6]的方法进行(图2)。假定耳石生长一轮为1 d, 以此读取耳石的日龄, 结合捕获日期推算孵化日期, 并依据研究结果划分不同产卵群。本研究成功研磨鸢乌贼耳石513枚, 并获得年龄数据。

生长模型选取 (1) 对9个耳石形态参数进行主成分分析, 获得能够表征耳石长度和宽

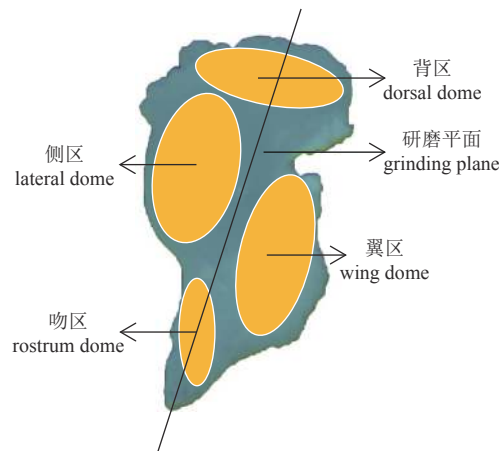


图2 耳石各区分布及研磨平面示意图

Fig. 2 Scheme of each dome of statolith and grinding plane of *S. oualaniensis*

度的参数。

(2) 利用协方差分析不同群体和不同性别间的外形参数与日龄、胴长之间的关系是否存在显著性差异。

(3) 分别采用线性生长模型、指数生长模型、幂函数生长模型、对数函数、Logistic生长方程拟合南海鸢乌贼耳石的生长方程^[8,14]。

线性方程:

$$L = a + bt$$

指数方程:

$$L = ae^{bt}$$

幂函数方程:

$$L = at^b$$

对数函数方程:

$$L = a \ln t + b$$

Logistic生长方程:

$$L_t = \frac{L_\infty}{1 + \exp[-k(t_i - t_0)]}$$

式中, L 为长度参数(μm); t 为日龄(d), a 、 b 、 k 为常数; t_0 为 $L = 0$ 时的理论日龄; L_∞ 为渐进长度。

(4) 采用最大似然法估计模型生长参数^[15-16]:

$$L(\tilde{L} | L_\infty, k, t_0, \sigma^2) = \prod_{i=1}^N \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left\{-\frac{[L_i - f(L_\infty, k, t_0, t_i)]^2}{2\sigma^2}\right\}$$

式中, σ^2 为误差项方差^[17], 其初始值设定为总体样本平均体长的15%^[18]; L_i 为 i 日龄对应体长。最大似然法取自然对数后估算求得^[19], 生长参数在 Excel 2016 软件中利用规划求解拟合求得。

(5) 应用(Akaike's information criterion, AIC)进行生长模型比较^[15,18]:

$$AIC = -2 \ln L(p_1, \dots, p_m, \sigma^2) + 2m$$

式中, $L(p_1, \dots, p_m)$ 为年龄长度数据的最大似然值, σ^2 为模型参数的最大似然估计值, m 为模型中待估参数的个数。在5个生长模型中, 取得最小AIC值的模型为最适生长模型。

耳石生长率的估算 实验采用瞬时相对生长率IRGR(instantaneous relative growth rate, %/d)和绝对生长率AGR(absolute growth rate, $\mu\text{m}/\text{d}$)来分析鸢乌贼的耳石生长, 其计算方程^[6]:

$$IRGR(\%/d) = \frac{\ln R_2 - \ln R_1}{t_2 - t_1} \times 100\%$$

$$AGR(\mu\text{m}/d) = \frac{R_2 - R_1}{t_2 - t_1}$$

式中, R_2 为 t_2 龄时耳石长度(TSL, MW, LDL, WL)(μm); R_1 为 t_1 龄时耳石长度(TSL, MW, LDL, WL)(μm)。

2 结果

2.1 耳石微结构

经研磨、观测, 鸢乌贼耳石的生长轮纹由明暗相间的环纹组成, 生长起点即耳石中心(focus)颜色稍暗, 核心区(nuclear zone, NZ)为零轮以内的区域, 通常呈水滴形(图3-a); 耳石侧区即后核心区和暗区, 颜色相对较暗, 但生长纹最为清晰, 轮纹宽度及间隔也比较均匀, 易于生长纹的计数(图3-b,c); 背区即外围区生长纹排列整齐、均匀, 颜色最亮, 也比较易于生长纹的读取(图3-d)。整体而言, 从核心到侧区边缘, 轮纹宽度由窄至宽, 亮度由明至暗; 侧区到背区边缘, 轮纹宽度则由宽至窄, 亮度由暗至明。根据生长纹的宽度和颜色的明暗, 可以将整个耳石微结构分为3个区域, 分别为后核心区(postnuclear, P)、暗区(dark zone, DZ)和外围区(peripheral zone, PZ)(图3-e)。其中, DZ区域轮纹最宽, P区轮纹较窄, PZ区轮纹最窄, 3个区域没有明显界限。本研究日龄的读取方向为由核心到侧区, 再由侧区到背区(图3-e)。

2.2 耳石外部形态参数

通过测量雌雄鸢乌贼耳石各形态参数, 雌性TSL为723.69~1 306.79 μm , MW为388.74~732.42 μm , RL为197.41~510.84 μm , RW为91.60~286.38 μm , DLL为333.85~664.10 μm , RLL为539.52~910.06 μm , LDL为451.32~800.97 μm , WL为617.32~1 155.85 μm , WW为33.54~438.60 μm ; 雄性TSL为772.04~1 217.71 μm , MW为421.19~685.02 μm , RL为174.15~546.96 μm , RW为81.28~287.68 μm , DLL为307.79~616.42 μm , RLL为565.14~848.23 μm , LDL为435.91~734.15 μm , WL为624.36~1 035.88 μm , WW为46.44~446.34 μm 。

2.3 群体鉴别

根据耳石微结构判读得到日龄数据, 结合捕捞日期推算样本的孵化期, 结果显示该样本全部属于冬季孵化群体^[20]。

2.4 主成分分析

对耳石的9项形态参数进行主成分分析, 样本第一、第二、第三和第四主成分解释形态参

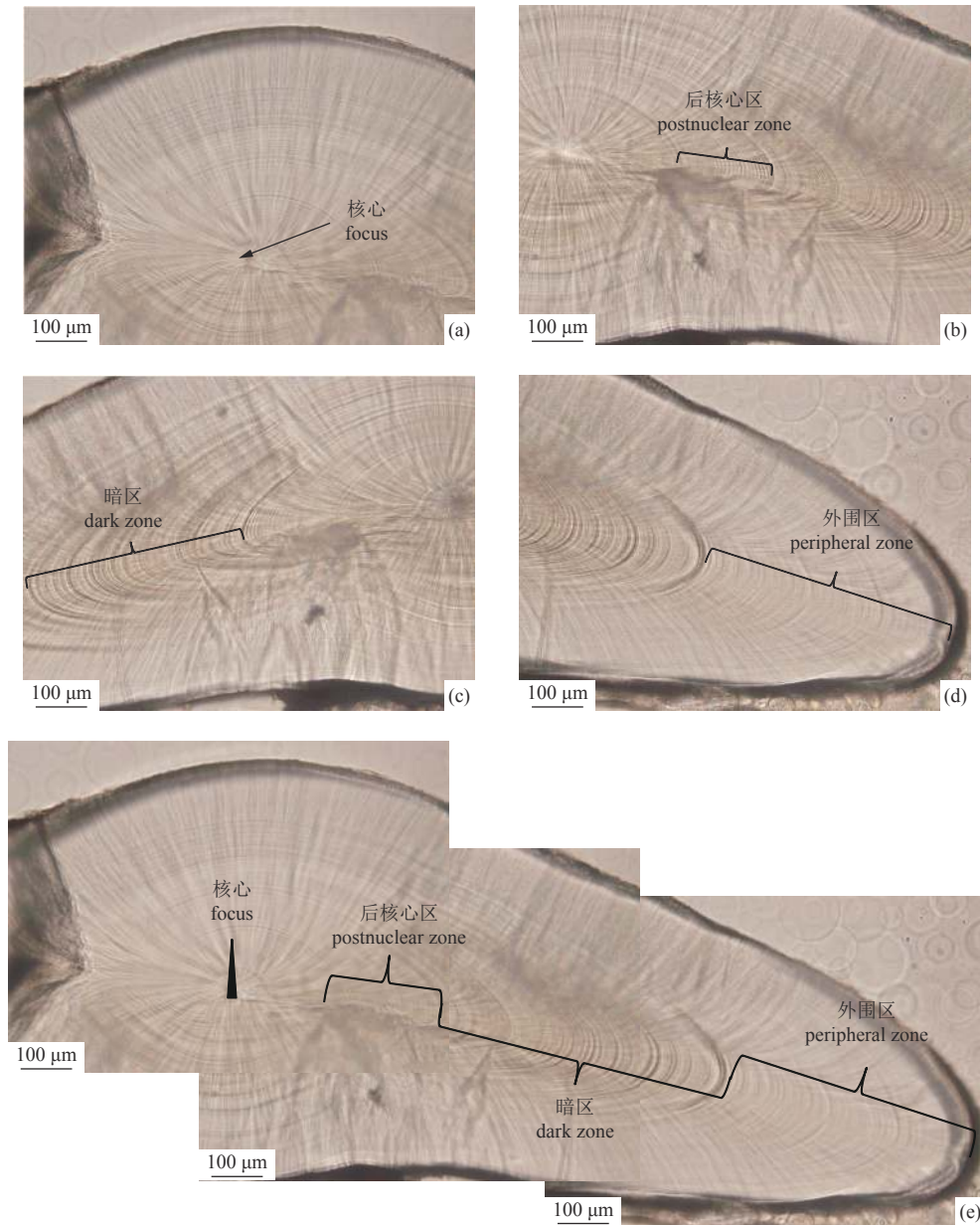


图3 耳石微结构示意图

Fig. 3 Stalolith microstructure of *S. oualaniensis*

数的贡献率分别为61.527%、14.364%、8.623%和5.121%，累计贡献率为89.634%(表1)。第一主成分与反映耳石长度的TSL、LDL和WL等因子均呈较大正相关，载荷系数均在0.87以上，因此第一主成分可认为是耳石各区长度特征的代表；第二主成分与RW、RLL、LDL及WL等反映耳石长度的因子均呈负相关，而与反映耳石宽度的MW、WW呈正相关；第三主成分与反映耳石长度的RL呈较大正相关，第四主成分与反映耳石宽度的MW、RW和WW均呈正相关，与反映耳石长度的TSL、RL、RLL、LDL和WL均呈负相关。本实验选择TSL、LDL和WL作为耳石长度

<http://www.sxuebao.cn>

表征指标，选取MW作为耳石宽度的表征指标。

2.5 外部形态参数与日龄的关系

协方差分析表明，TSL($F=0.239$, $P=0.625 > 0.05$)、MW($F=0.067$, $P=0.796 > 0.05$)、LDL($F=0.306$, $P=0.581 > 0.05$)和WL($F=0.217$, $P=0.642 > 0.05$)与日龄的生长关系均不存在性别间差异，因此将雌雄样本合并研究TSL、MW、LDL和WL的生长。经过方程拟合、最大似然法则优化及AIC比较(表2)，得到TSL、MW、LDL和WL的生长均最适合用幂函数表示：

$$TSL = 52.151Age^{0.5537} (R^2 = 0.6765, n=513,$$

中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

表 1 西沙群岛海域鸢乌贼耳石9项形态参数
4个主成分负荷值和贡献率

Tab. 1 Loadings contribution rate of four principal components for 9 morphometric parameters of *S. oualaniensis* in the Xisha Islands waters

长度变量 variables of statolith length	主成分 principal component			
	1	2	3	4
耳石总长 TSL	0.955	0.021	-0.048	-0.111
最大宽度 MW	0.914	0.135	-0.089	0.129
吻区长 RL	0.616	0.213	0.711	-0.178
吻区宽 RW	0.491	-0.668	0.346	0.401
背侧区长 DLL	0.836	0.018	-0.170	0.239
腹侧区长 RLL	0.875	-0.062	-0.012	-0.251
侧区长 LDL	0.878	-0.127	-0.321	-0.005
翼区长 WL	0.913	-0.081	-0.071	-0.185
翼区宽 WW	0.320	0.869	0.057	0.293
贡献率/% contribution rate	61.527	14.364	8.623	5.121
累计贡献率/% cumulative contribution rate	61.527	75.890	84.513	89.634

图4-a)

$$MW = 25.64Age^{0.5763} (R^2 = 0.6124, n=513, \text{图4-a})$$

图4-b)

$$LDL = 30.182Age^{0.5604} (R^2 = 0.5938, n=513, \text{图4-b})$$

图4-b)

$$WL = 37.248Age^{0.5856} (R^2 = 0.6592, n=513, \text{图4-b})$$

2.6 外部形态参数与胴长的关系

协方差分析表明, TSL($F=0.378, P=0.139 > 0.05$)、MW($F=0.128, P=0.097 > 0.05$)、LDL($F=0.637, P=0.294 > 0.05$)和WL($F=0.238, P=0.307 > 0.05$)与胴长的生长关系均不存在性别间显著性差异, 因此将雌雄样本合并研究TSL、MW、LDL和WL与胴长生长的关系。通过方程拟合、最大似然法则优化及AIC的比较(表3), 得到TSL、MW、LDL和WL的生长均最适合用对数函数表示:

$$TSL = 462.09\ln(ML) - 1200.6 (R^2 = 0.7106, n=513, \text{图5-a})$$

$$MW = 271.09\ln(ML) - 736.23 (R^2 = 0.6739, n=513, \text{图5-a})$$

$$LDL = 279.13\ln(ML) - 728.88 (R^2 = 0.6121,$$

表 2 西沙群岛海域鸢乌贼耳石特征参数生长模型的参数与AIC值比较

Tab. 2 Comparison of parameters and AIC for TSL, MW, LAL and WL growth models of *S. oualaniensis* in the Xisha Islands waters

模型 model	L_∞	a	b	AIC	R^2
耳石总长 TSL	线性 linear	3.603	570.193	2872.279	0.699
	幂函数 power	117.285	0.449	2844.883	0.716
	指数 exponential	674.673	0.003	2895.181	0.676
	对数 logarithm	462.055	-1200.476	2851.956	0.718
	逻辑斯蒂 logistic	6325.712	0.0065	803.627	2937.127
最大宽度 MW	线性 linear	2.148	298.790	2586.100	0.709
	幂函数 power	55.921	0.481	2574.488	0.720
	指数 exponential	364.057	0.004	2605.657	0.690
	对数 logarithm	274.083	-750.251	2574.512	0.720
	逻辑斯蒂 logistic	6357.781	0.0049	697.132	2637.813
侧区长 LDL	线性 linear	2.197	338.332	2681.062	0.612
	幂函数 power	68.310	0.456	2674.260	0.620
	指数 exponential	401.552	0.003	2693.701	0.596
	对数 logarithm	279.118	-728.823	2676.449	0.617
	逻辑斯蒂 logistic	6209.814	0.0056	821.917	2680.372
翼区长 WL	线性 linear	3.017	487.351	2890.576	0.628
	幂函数 power	101.967	0.444	2883.248	0.636
	指数 exponential	572.174	0.003	2902.219	0.613
	对数 logarithm	384.093	-981.846	2884.402	0.635
	逻辑斯蒂 logistic	6231.708	0.0053	688.942	2901.138

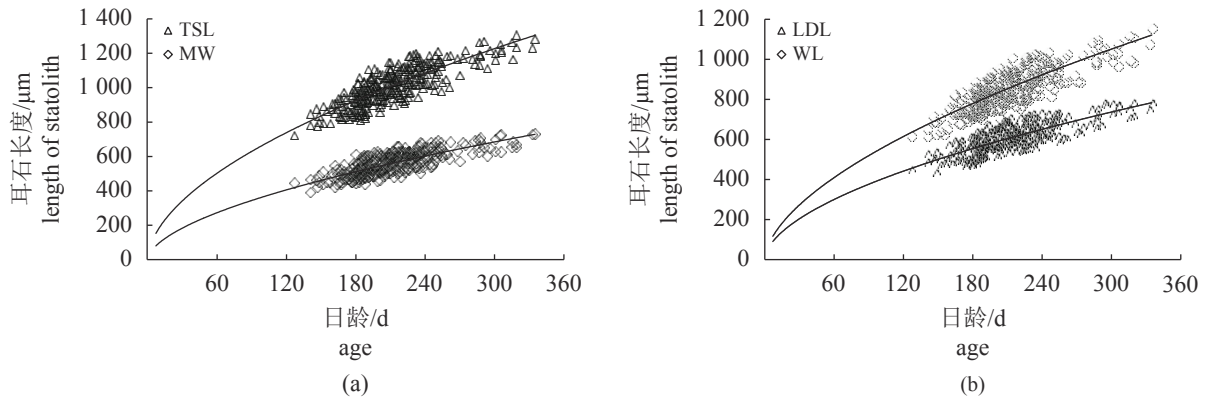


图 4 鳶乌贼耳石形态参数与日龄的关系

Fig. 4 Relationship between morphometric parameters of statolith and days of age for *S. oualaniensis*

表 3 西沙群岛海域鳶乌贼耳石特征参数与胴长的生长模型的参数与AIC值比较

Tab. 3 Comparison of parameters and AIC for TSL, MW, LDL and WL growth models of *S. oualaniensis* in the Xisha Islands waters

模型	model	L_{∞}	a	b	AIC	R^2
耳石总长	TSL 线性 linear		2.525	475.704	2 893.193	0.678
	幂函数 power		56.441	0.539	2 884.299	0.688
	指数 exponential		591.155	0.002	2 944.715	0.620
	对数 logarithm		559.934	-1 980.767	2 878.984	0.693
	逻辑斯蒂 logistic	6 183.518	0.0 059	593.871	2 892.657	0.684
最大宽度	MW 线性 linear		1.461	251.788	2 635.744	0.659
	幂函数 power		25.640	0.576	2 630.403	0.665
	指数 exponential		333.940	0.002	2 647.117	0.646
	对数 logarithm		323.678	-1 167.861	2 626.040	0.669
	逻辑斯蒂 logistic	5 832.627	0.0 059	739.139	2 681.327	0.657
侧区长	LDL 线性 linear		1.539	280.513	2 687.214	0.716
	幂函数 power		32.398	0.548	2 683.312	0.720
	指数 exponential		364.357	0.002	2 695.268	0.709
	对数 logarithm		339.498	-1 207.040	2 682.384	0.721
	逻辑斯蒂 Logistic	7 600.875	0.0 035	683.328	2 702.075	0.688
翼区长	WL 线性 linear		2.227	384.129	2 853.900	0.669
	幂函数 power		42.664	0.561	2 845.683	0.678
	指数 exponential		509.652	0.002	2 867.639	0.654
	对数 logarithm		494.840	-1 787.545	2 839.512	0.684
	逻辑斯蒂 logistic	7 631.692	0.0 061	808.273	2 910.083	0.588

n=513, 图5-b)

$W L = 388.42 \ln(ML) - 1 002$ ($R^2 = 0.607 1$,
n=513, 图5-b)

<http://www.sxuebao.cn>

2.7 生长率

研究表明, TSL、MW和LDL的绝对生长率均随着日龄的增加呈现先增加后减少的趋势,

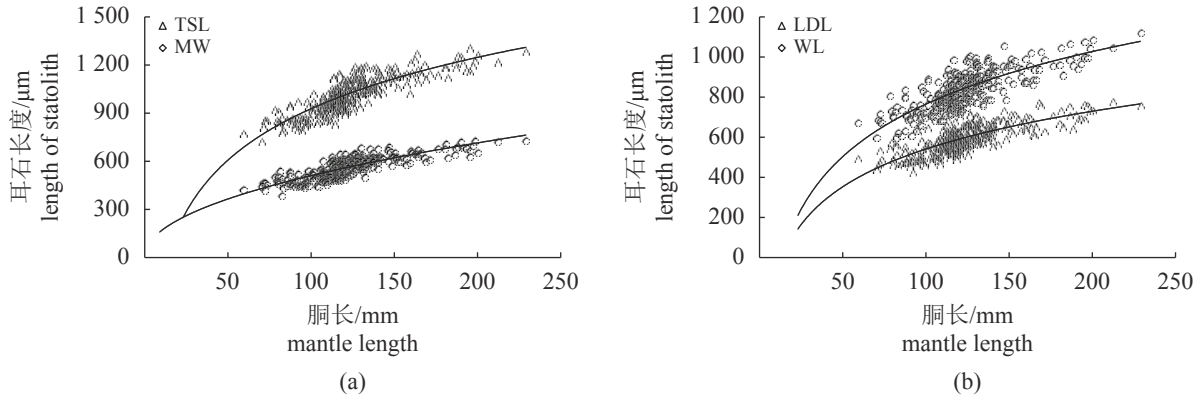


图5 鳶乌贼耳石形态参数与胴长的关系

Fig. 5 Relationship between morphometric parameters of statolith and mantle length for *S. oualaniensis*

并在240~270 d附近有所回升,但总体呈下降的趋势,3项参数均在181~210 d达到峰值,分别为2.922 $\mu\text{m}/\text{d}$ (图6-a)、1.675 $\mu\text{m}/\text{d}$ (图6-a)和1.863 $\mu\text{m}/\text{d}$ (图6-b);而WL绝对生长率则随着日龄的增加而减小,并在150 d达到峰值2.870 $\mu\text{m}/\text{d}$ (图6-b)。TSL、MW和LDL的相对生长率均随日龄的增加而减少,在240~270 d有所波动,但总体呈现下降的趋势,并在181~210 d达到峰值,分别为0.326%/d(图6-c)、0.326%/d(图6-c)和0.334%/d(图6-d);而WL相对生长率也随着日龄的增加而减小,且在150 d达到峰值0.410%/d(图6-d)。

3 讨论

3.1 鳶乌贼耳石微结构

鳶乌贼耳石由背区、侧区、吻区和翼区4个主要部分组成^[6-7,9];生长纹由明暗相间的轮纹组成,起始点呈水滴形状,按照轮纹宽度及明暗程度可分为核心区(NZ)、暗区(DZ)和外围区(PZ),这与智利外海茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)^[21]、西南大西洋阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)^[22]和西北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)耳石微^[23]结构相似。耳石核心区至后核心区生长纹稍宽,

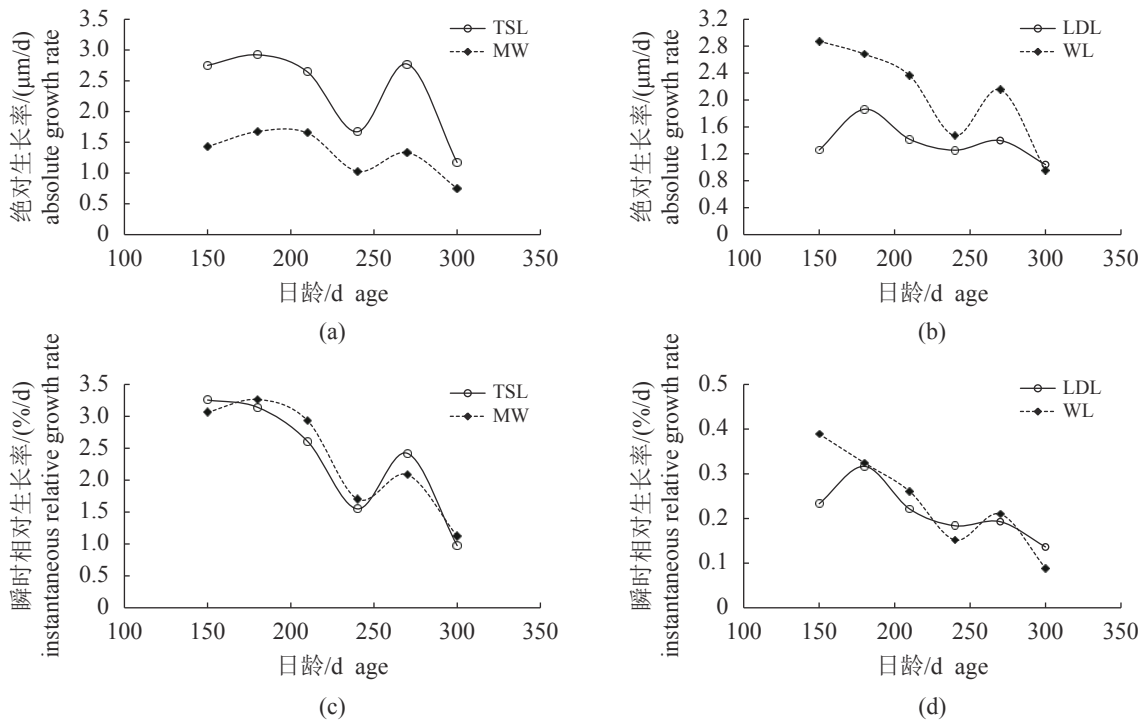


图6 鳶乌贼耳石形态参数生长率与日龄的关系

Fig. 6 Relationships between growth rate of statolith length and days of age for *S. oualaniensis*

比较清晰；暗区则相对灰暗，生长纹细密；外围区比较明亮，生长纹细密且相对清晰。本研究表明，鸢乌贼耳石存在亚日轮，在耳石暗区尤为明显，会对生长纹的准确计数造成影响，这或与暗区的形成过程有关，相关研究表明，大洋性头足类耳石暗区的形成是其进行垂直移动的结果^[10]，这个过程中水温、盐度和食物等变化会对轮纹的形成(宽度)造成影响^[11, 24]。耳石轮纹不同的细密程度体现了不同的生长速率，耳纹细密说明生长迅速，耳纹宽大说明生长速率稍慢^[9]。

3.2 耳石生长

协方差分析表明，TSL、MW、LDL和WL与日龄的生长均不存在性别间差异，这与同属于柔鱼科的西南大西洋阿根廷滑柔鱼^[22]和智利外海茎柔鱼^[21]不同。耳石主要外形参数与日龄的关系最适合用幂函数表示，这与智利外海茎柔鱼耳石的外形生长特征完全相同^[21]，但与西南大西洋阿根廷滑柔鱼(线性)^[22]、贻乌贼(*Gonatus fabricii*) (对数)^[25]耳石不同。本研究表明，鸢乌贼主要形态参数与胴长的关系均最适合于对数方程表示，这与对真枪乌贼(*Loligo vulgaris*)^[11]的研究结果相同，与西南大西洋阿根廷滑柔鱼(幂函数)^[22]、智利外海茎柔鱼(线性)^[21]、北太平洋柔鱼(幂函数)^[23]和北方拟贻乌(*Gonatopsis borealis*) (线性函数)^[26]不同。不同头足类耳石形态参数与日龄和胴长的生长关系不同，可能与其自身生长特性有关^[10]，也可能与它们所处生活环境有关。有研究表明，头足类夏季耳石生长速率高于冬季^[11]。鸢乌贼耳石外部形态独有的生长特性，为后续利用其进行种群鉴定提供了依据^[27]。

3.3 生长率

鸢乌贼耳石的TSL、MW和LDL的绝对和相对生长率均随着日龄的增加而呈现先增加、后减少的趋势，均在181~210 d分别达到峰值，在240~270 d附近有所回升，然后持续减小，这与西南大西洋阿根廷滑柔鱼^[9]和智利外海茎柔鱼耳石^[21]的生长率变化基本相同，即在生命初期耳石生长速率较快，随着日龄的增加生长速率逐渐变缓，并在个体成熟阶段达到峰值，因此181~210 d可能是中国南海鸢乌贼性成熟阶段。WL的绝对和相对生长率均随着日龄的增加而减少，且在150 d分别达到峰值，这可能与不同生命阶段自身的生长特性有关^[10]。影响头足类耳石生

长率变化的因素很多，如生长速率^[14]、水温^[10]、饵料^[11]等。后续研究应扩大样本采集数量和采集海域，结合海洋环境数据，深入探索影响中国南海鸢乌贼耳石外形变化的具体原因。

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.
Wang Y G, Chen X J. The resource and biology of economic oceanic squid in the world[M]. Beijing: Ocean Press, 2005(in Chinese).
- [2] Nigmatullin C M, Parfenjuk A V, Sabirov R M. Preliminary estimates of total stock size and production of ommastrephid squids in the world ocean[J]. Bulletin of Marine Science, 2002, 71: 1134.
- [3] 张俊, 江艳鹅, 陈作志, 等. 南海中南部中层鱼资源声学积分值及时空分布初探[J]. 中国水产科学, 2017, 24(1): 120-135.
Zhang J, Jiang Y E, Chen Z Z, et al. Preliminary study on the nautical area scattering coefficient and distribution of mesopelagic fish species in the central-southern part of the South China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(1): 120-135(in Chinese).
- [4] Arkhipkin A I. Statoliths as 'black boxes' (life recorders) in squid[J]. Marine Freshwater Research, 2005, 56: 573-583.
- [5] Radtke R L. Chemical and structural characteristics of statoliths from the short-finned squid *Illex illecebrosus*[J]. Marine Biology, 1983, 76: 47-54.
- [6] 陆化杰. 利用耳石微结构研究智利外海茎柔鱼的年龄、生长和种群结构[D]. 上海: 上海海洋大学, 2009.
Lu H J. Age, growth and population structure of Jumbo flying squid *Dosidicus Gigus* in the High Sea waters off Chile[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2009(in Chinese)
- [7] 陆化杰, 陈新军. 利用耳石微结构研究西南大西洋阿根廷滑柔鱼年龄、生长与种群结构[J]. 水产学报, 2012, 36(7): 1049-1056.
Lu H J, Chen X J. Age, growth and population structure of *Illex argentinus* based on statolith microstructure in Southwest Atlantic Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(7): 1049-1056(in Chinese).
- [8] Chen X J, Lu H J, Liu B L, et al. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus*
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- gigas*, based on statolith microstructure off the EEZ of Chilean waters[J]. *Journal of Marine Biology Association of the UK*, 2010, 10: 1-10.
- [9] 陆化杰, 陈新军, 方舟, 等. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼耳石微结构及生长特性研究[J]. *渔业科学进展*, 2012, 33(3): 15-25.
Lu H J, Chen X J, Fang Z, *et al.* Statolith microstructure and growth characteristics of *Illex argentines* in the southwest Atlantic Ocean[J]. *Progress in Fishery Science*, 2012, 33(3): 15-25(in Chinese).
- [10] Jackson G D. Growth zones within the statolith microstructure of the deepwater squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae): evidence for a habitat shift?[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50: 2366-2374.
- [11] Villanueva R. Effect of temperature on statolith growth of the European squid *Loligo vulgaris* during early life[J]. *Marine Biology*, 2000, 136: 449-460.
- [12] 陈新军, 陆化杰, 刘必林, 等. 性成熟和个体大小对智利外海鳶柔鱼耳石生长的影响[J]. *水产学报*, 2010, 34(4): 540-547.
Chen X J, Lu H J, Liu B L, *et al.* Effect of sexual maturity and size on statolith growth of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the high sea waters off Chile[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2010, 34(4): 540-547(in Chinese).
- [13] Lipiński M R, Underhill L G. Sexual maturation in squid: quantum or continuum?[J]. *South African Journal of Marine Science*, 1995, 15: 207-223.
- [14] Angel F, González, Bernardino G, Castro, *et al.* Age and growth of the short-finned squid *Illex coindetii* in Galician waters (NW Spain) based on statolith analysis[J]. *Journal of Marine Science*, 1996, 53: 802-810.
- [15] Malcolm H. Modeling and quantitative methods in fisheries[J]. Florida: Chapman&Hall/CRC, 2001: 227-232.
- [16] Hiramatsu K. Application of maximum likelihood method and AIC to fish population dynamics[J]//Matsumiya Y. *Fish population dynamics and statistical models*. Tokyo: Koseisha Koseikaku, 1993.
- [17] Cerrato R M. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990, 47: 1416-1426.
- [18] Imai C, Sakai H, Katsura K. Growth model for the endangered cyprinid fish *Tribolodon nakamurai* based on otolith analyses[J]. *Fisheries Science*, 2002, 68: 843-848.
- [19] Buckland S T D R, Anderson K P, Burnham, *et al.* Distance sampling: estimating abundance of biological populations[J]. London: Chapman and Hall, 1993.
- [20] 招春旭, 陈昭澎, 何雄波, 等. 基于耳石微结构的南海春季鳶乌贼日龄、生长与种群结构的研究[J]. *水生生物学学报*, 2017, 41(4): 884-890.
Zhao C X, Chen Z P, He X B, *et al.* Age, growth and population structure of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oulaniensis* in the South China Sea in spring based on statolith microstructure[J]. *Acta HydroBiologica Sinica*, 2017, 41(4): 884-890(in Chinese).
- [21] 陆化杰, 陈新军, 刘必林. 智利外海鳶柔鱼耳石外部形态特征分析[J]. *海洋与湖沼*, 2010, 41(2): 233-239.
Lu H J, Chen X J, Liu B L, *et al.* Statolith morphology of Jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the High Sea waters off Chile[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2010, 41(2): 233-239.
- [22] Chen X J, Lu H J, Liu B L. 2012. Sexual dimorphism of statolith growth for *Illex argentinus* off the Exclusive Economic Zone of Argentinean waters[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2012, 88(2): 353-362.
- [23] 马金, 陈新军, 刘必林, 等. 西北太平洋柔鱼耳石形态特征分析[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2009, 39(2): 215-220.
Ma J, Chen X J, Liu B L, *et al.* Morphologic Features of Statolith for *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific Ocean[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2009, 39(2): 215-220(in Chinese).
- [24] Jackson G D, Moltschanivskyj N A. The influence of ration level on growth and statolith increment width of the tropical squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae): an experimental approach[J]. *Marine Biology*, 2001, 136: 819-825.
- [25] Arkhipkin A I, Bjørke H. Statolith shape and microstructure as indicators of ontogenetic shifts in the squid *Gonatus fabricii* (Oegopsida, Gonatidae) from the Norwegian Sea[J]. *Polar Biology*, 2000, 23: 1-10.
- [26] 任品, 陆化杰, 唐悦, 等. 西北太平洋北方拟鳶乌贼耳石外部形态特性分析[J]. *水产学报*, 2020, 44(1): 49-60.
Ren P, Lu H J, Tang Y, *et al.* Statolith morphology of *Gonatopsis borealis* in the northwest Pacific Ocean[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(1): 49-60(in Chinese).

- Chinese).
[27] Mariana D S I, César A, Salinas Z, *et al.* Description of the statolith shape of two sympatric ommastrephids in the Mexican Pacific obtained from geometric morphometrics as a tool for identification at the species level[J]. *Marine Biodiversity*, 2018, 48: 1667-1671.

Statolith microstructure and growth characteristics of *Stheno euthis oualaniensis* in the Xisha Islands waters of the South China Sea

LU Huajie^{1,2,3,4,5*}, ZHANG Xu¹, TONG Yuhe⁶, TANG Yue¹,
LIU Kai¹, LIU Wei⁶, CHEN Xinjun^{1,2,3,4,5}

- (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, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;
6. Hainan Academy of Ocean and Fisheries Science, Haikou 570100, China)

Abstract: Statolith is one of the most important tissues of the Cephalopods which was usually used in the study of age and growth, population structure and life history and so on. Based on the 513 samples of *Stheno euthis oualaniensis* collected by Chinese falling-net fishery from January to March of 2016 and 2017 in the Xisha Islands waters of the South China Sea, the microstructure and growth characteristics of the statolith were studied. The result of principal component analysis of nine morphologic indices indicated that the total statolith length (TSL), maximum width (MW), lateral dome length (LDL) and wing length (WL) could be used to describe the length growth features of statolith of *S. oualaniensis*. The analysis of variance (ANOVA) indicated that there was no significant difference in the relationship between the morphologic length and the age as well as the mantle length (ML) between sexes, the relationships between all of the morphologic length (TSL, MW, LDL and WL) and age were best described by the power functions, and logarithm functions were best to describe the relationship between morphologic length and ML by the Akaike's information criterion (AIC). Both the absolute growth rate (AGR) and instantaneous relative growth rate (IRGR) of all morphologic length except WL tended to be high at young stages, and then decreased with the age increasing until the age from 180 to 210 d, and then decreased after the age of 210 d. It seemed that the age 180-210 d was the growth inflection point of the statolith of *S. oualaniensis*.

Key words: *Stheno euthis oualaniensis*; statolith microstructure; statolith growth; growth rate; the Xisha Islands waters; South China Sea

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

Funding projects: Key R & D Project from Science Technology Department of Zhejiang Provincial (2018C02026); National Natural Science Foundation of China (41506184); National Science and Technology Support Plan Project (2013BAD13B06); Special Fund for Technical Development of Scientific Research Institutes in Hainan Province (TV45987)