



基于耳石日龄信息的东海海域剑尖枪乌贼 日龄、生长及种群结构研究

李楠¹, 俞骏¹, 方舟^{1,2,3,4,5*}, 陈新军^{1,2,3,4,5}, 张忠^{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, 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 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)

摘要: 剑尖枪乌贼为东海重要经济枪乌贼资源之一, 研究其产卵群体的组成、年龄与生长规律是了解其生活史的基础。实验根据 2017 年和 2018 年的 9 月至翌年 3 月拖网采集的东海剑尖枪乌贼样本, 通过耳石日龄信息研究其群体组成及其生长规律的性别及年间差异。结果发现, 胴长和体质量组成年间存在差异, 而性别间差异不显著。通过读取耳石日龄进行逆推算发现, 2 年优势日龄组均为 190~220 d, 雄性日龄组成存在年间差异, 逆推算结果显示, 孵化高峰期分别为 3—5 月和 8 月, 春、夏产卵群体为优势群体。春季产卵群体的胴长和体质量生长以 Logistic 曲线拟合最佳, 夏季产卵群体分别以 von-Bertalanffy 和 Logistic 曲线拟合最佳。在 180~270 d 内, 春季产卵群体的胴长和体质量生长速率快于夏季产卵群体, 240 d 后雄性个体的胴长生长速率快于雌性, 而体质量生长速率慢于雌性。春季产卵群体的初次性成熟日龄小于夏季产卵群体, 并且雄性个体的初次性成熟日龄小于雌性。研究表明, 不同年份存在不同产卵群体, 且不同性别间的生长规律存在差异。

关键词: 剑尖枪乌贼; 耳石; 日龄; 生长; 东海

中图分类号: S 931

文献标志码: A

剑尖枪乌贼 (*Uroteuthis edulis*) 属软体动物门 (Mollusca) 头足纲 (Cephalopoda) 枪形目 (Teuthoidea) 枪乌贼科 (Loliginidae) 尾枪乌贼属 (*Uroteuthis*), 为浅海暖水性种类^[1], 广泛分布于太平洋西部和非洲东部沿岸海域^[2-3], 其中我国东海是其重要的聚集海域, 具有较高的资源量, 平均年产量约为 1.5×10^4 t^[4-5], 因此该物种也是东海海域重要的经济渔业资源之一^[6]。剑尖枪乌贼的

寿命一般仅为 1 a, 个体生长较快^[7], 亲体产卵后相继死亡^[8], 主要以小型甲壳类、鱼类的仔稚鱼以及同属的小型鱿鱼为食^[9-11]。作为近海重要的短生命周期物种, 已有学者对其渔业生物学特征^[12-14]、渔场及产量时空分布^[15-16]、资源评估与管理^[17-18]等方面进行了研究, 受到各国学者的广泛关注。

种群是生态系统中生物群落的基本组成单

收稿日期: 2020-02-08 修回日期: 2020-12-23

资助项目: 国家重点研发计划 (2019YFD0901404); 国家自然科学基金面上项目 (NSFC41876141); 农业部海外渔业开发重点实验室开放课题 (LOF 2018-02)

第一作者: 李楠, 从事近海渔业资源研究, E-mail: 153446577@qq.com

通信作者: 方舟, E-mail: zfang@shou.edu.cn



元, 准确地确定种群结构组成是评估渔业资源状况的前提之一^[19]。同时, 年龄与生长也是了解物种生活史的重要基础, 通过了解剑尖枪乌贼的年龄与生长情况, 可有效推断出其栖息环境的状况, 为资源状况评估提供参考^[20]。目前, 主要研究的海域仍为日本和中国台湾省沿岸海域, 主要分为春、夏、秋 3 个群体, 同时也存在少量冬生群体^[21], 不同时期群体组成相对较为复杂。以往的研究中, 仅针对东海剑尖枪乌贼的渔业生物学情况和资源量变化进行了分析, 但目前针对该剑尖枪乌贼产卵群体的组成、年龄与生长规律及差异的研究进展相对较少。头足类耳石具有形态稳定、耐腐蚀、生长日轮清晰的特性^[22], 是作为研究个体生命周期和生态信息的良好载体, 被广泛应用于揭示种群生活史及其环境特征等研究中^[23]。为此, 本实验根据东海海域采样获得的剑尖枪乌贼样本, 利用耳石日龄信息对其群体组成、日龄与生长规律进行研究, 并比较年间差异, 为揭示其生活史特征以及资源的持续合理利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

实验样品委托“浙岭渔 23860 号”拖网渔船进行采集, 时间分别为 2017 年和 2018 年的 9 月至翌年 3 月, 2 年中每月的采样站点均处于同一渔区 (123°E~127°E, 27.5°N~31.5°N), 每站点随机采样不少于 30 尾样品, 采样后的样品经冷冻保存运回实验室进行研究, 2017 年共采样 313 尾, 2018 年为 405 尾。

1.2 生物学特性及耳石微结构

生物学测定及耳石提取 测定样本的胴长、体质量、性别及性腺成熟等级。胴长和体质量的测定分别精确到 0.1 cm 和 0.1 g。将样本的性腺成熟等级划分为 I、II、III、IV 和 V 期, 判定性腺成熟等级达到 III 期及以上为性腺成熟期^[24]。从样本头部的平衡囊处取出一对完整耳石, 将取出的耳石进行编号并置于盛有 75% 乙醇溶液的 1.5 mL 离心管中, 以便清除耳石表面的有机物和包裹的软膜^[25]。

耳石切片制备及日龄读取 每月选取 30 个 (不足 30 个则取全部样本) 完整的右耳石放入模具中, 加入调配好的冷埋树脂进行包埋, 并

置于阴凉处待其硬化。研磨过程中, 在研磨机上先后选用 120、600、1200、2000 和 2500 grit 防水耐磨砂纸沿耳石纵切面研磨至核心, 此过程需不断在显微镜下观察, 如此完成一面研磨, 然后重复以上过程完成耳石另一面的研磨。待 2 面都研磨至核心, 再用 0.3 μm 氧化铝水溶布进行抛光, 以完成耳石切片制备^[12]。

将制备好的耳石切片置于连有电荷耦合元件 (CCD) 的 Olympus 光学显微镜下进行拍照, 并利用 Photoshop 图像处理软件对图片进行叠加处理。将拼合好的完整耳石图片以 Microsoft Office Picture Manager 软件打开进行计数, 计数以耳石轮纹的明纹和暗纹间为 1 轮, 以头足类“1 日 1 轮”的规则, 即代表 1 d, 并进行累计计数^[20]。每个耳石的日轮分别让不同的 2 个人进行计数, 2 次计数的日轮数与均值的差值低于 5%, 则认为日轮计数准确, 否则再计数 2 次取 4 次的平均值^[26-27]。根据耳石读取的日龄逆推个体孵化时间, 并判断产卵群体组成。样本信息如表 1 所示。

表 1 东海剑尖枪乌贼样品信息表

Tab. 1 Sampling information of *U. edulis* captured at the East China Sea

采样时间 sampling time	采样数量/尾 number	耳石研磨量/个 grind number	耳石读取量/个 read number
2017-09	65	30	15
2017-10	28	28	6
2017-11	40	30	19
2017-12	49	30	23
2018-01	61	30	24
2018-02	30	30	17
2018-03	40	30	23
2018-09	101	30	19
2018-10	78	30	26
2018-11	30	30	25
2018-12	36	30	22
2019-01	44	30	26
2019-02	36	30	18
2019-03	80	30	16

1.3 生长模型选择

采用线性模型、指数模型、幂函数模型、Logistic 生长模型、von-Bertalanffy 生长模型、Gom-

pertz 生长模型对剑尖枪乌贼的生长关系进行拟合^[26-27], 其生长方程:

$$\text{线性模型: } L_t = a + bt$$

$$\text{指数模型: } L_t = a \times e^{bt}$$

$$\text{幂函数模型: } L_t = a \times t^b$$

$$\text{Logistic 生长模型: } L_t = \frac{a}{1 + \exp[-b(t - c)]}$$

von Bertalanffy 生长模型:

$$L_t = a \times \{1 - \exp[-b \times (t - c)]\}$$

Gompertz 生长模型:

$$L_t = a \times \exp\{b \times [1 - \exp(-c \times t)]\}$$

式中, L_t 为 t 龄时的胴长 (mm) 或体质量 (g); t 为日龄 (d); a 、 b 、 c 为参数。

采用最大似然函数对生长模型的参数进行估计^[28]:

$$L(\tilde{L}|a, b, c, \sigma^2) = \prod_{i=1}^N \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left\{-\frac{[L_i - f(a, b, c, t)]^2}{2\sigma^2}\right\}$$

式中, σ^2 为误差的方差。

采用 AIC(Akaike information criterion) 选取最适生长模型^[28-29]。

$$AIC = -2\ln L + 2P$$

式中, L 为似然函数, P 为生长模型的参数个数。选取 AIC 值最小的模型为最适生长模型。

1.4 生长速率

采用绝对生长速率 AGR(absolute growth rate) 和瞬时相对生长速率 IRGR(instantaneous relative growth rate) 分析剑尖枪乌贼的胴长和体质量生长变化, 计算公式^[30]:

$$AGR = \frac{R_2 - R_1}{t_2 - t_1}$$

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

式中, R_2 为 t_2 日龄样本的平均胴长 (ML, mm) 或体质量 (BW, g); R_1 为 t_1 日龄样本的平均胴长 (ML, mm) 或体质量 (BW, g), t_1 、 t_2 为日龄。AGR 的单位为 mm/d 或 g/d, IRGR 为 %/d。

1.5 初次性成熟日龄

采用 Logistic 曲线, 估算雌雄个体的初次性成熟日龄, 计算公式^[31-32]:

$$P_i = \frac{1}{1 + e^{-(d+ft_i)}}$$

式中, P_i 为给定日龄组下性成熟个体的比例; t_i

为给定日龄组的日龄; i 为日龄; d 、 f 为估算的参数; 初次性成熟日龄 $\text{Age}_{50\%} = -d/f$ 。

1.6 统计分析

采用频度分析法分析样本胴长和体质量分布, 组距分别为 20 mm 和 40 g;

采用方差分析法 (ANOVA) 比较分析不同年间和性别间胴长、体质量和日龄组成的差异;

采用协方差分析 (ANCOVA) 的方法分析产卵群体在不同年间和性别间生长模型的差异;

本实验图表运用 Microsoft Excel 2010 软件绘制, 统计分析运用 SPSS Statistics 25 软件完成。

2 结果

2.1 胴长、体质量组成

2017 年个体胴长为 51~256 mm, 平均胴长为 134 mm, 优势胴长组为 80~160 mm, 占整体样本的 75%; 2018 年个体胴长为 54~227 mm, 平均胴长为 118 mm, 优势胴长组为 60~140 mm, 占整体样本的 75%, 并且胴长 60~100 mm 个体数量逐渐增多 (图 1-a)。方差分析表明, 雄性、雌性个体胴长组成年间差异极显著 ($P < 0.01$), 而胴长组成性别间差异不显著 ($P > 0.05$)。2017 年个体体质量为 15~450 g, 平均体质量为 84 g, 优势体质量组为 40~160 g, 占整体样本的 73%; 2018 年以上指标分别为 12~354 g、105 g、0~120 g 和 79%, 并且体质量 0~40 g 个体数量逐渐增多 (图 1-b)。方差分析表明, 雄性、雌性个体体质量组成年间差异极显著 ($P < 0.01$), 而体质量组成性别间差异不显著 ($P > 0.05$)。因此, 剑尖枪乌贼的胴长和体质量组成存在年间差异。

2.2 日龄组成及孵化日期

2017 年个体日龄分布范围为 162~273 d, 平均日龄为 206 d, 优势日龄组为 190~220 d, 占整体样本的 61%; 2018 年以上指标分别为 150~260 d、200 d、170~220 d 和 74%, 并且日龄 160~190 d 个体数量逐渐增多 (图 2-a)。方差分析表明, 雄性个体日龄组成年间差异显著 ($P < 0.05$), 而雌性个体年间差异不显著 ($P > 0.05$), 并且日龄组成性别间差异不显著。因此, 剑尖枪乌贼的日龄组成存在年间差异。

2017 年剑尖枪乌贼的孵化月份在 1—9 月之

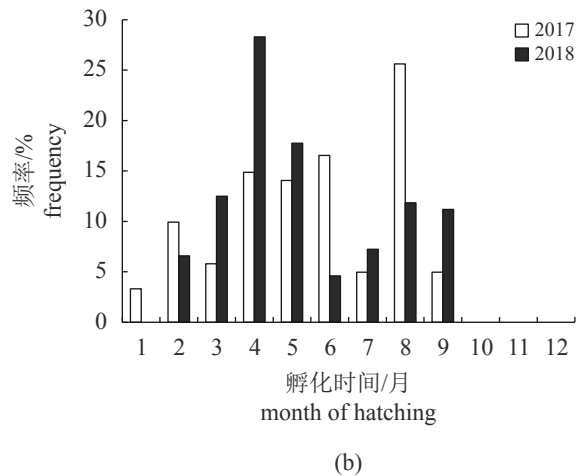
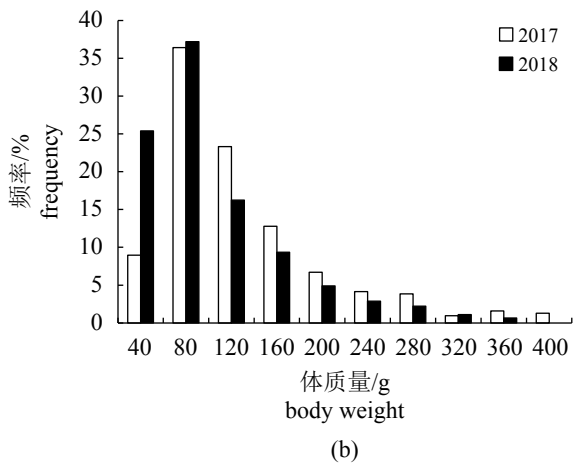
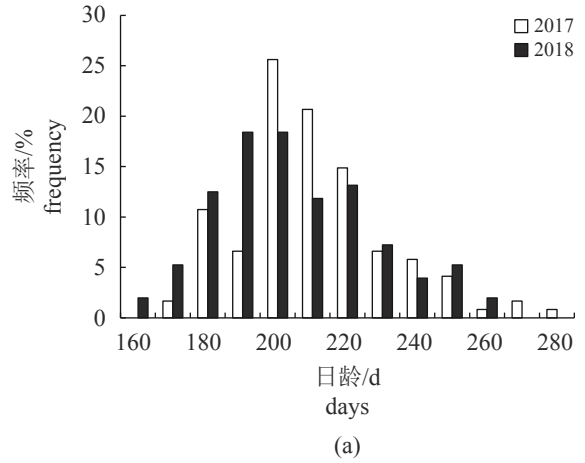
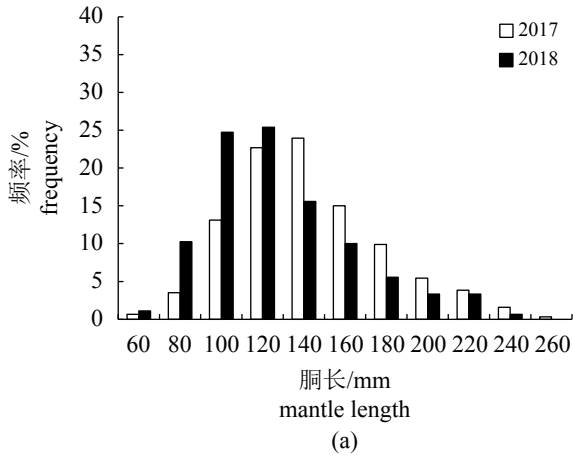


图 1 剑尖枪乌贼胴长 (a) 及体质量 (b) 组成

Fig. 1 Distribution of mantle length (a) and body weight (b) of *U. edulis*

图 2 剑尖枪乌贼日龄 (a) 及孵化时间 (b) 分布

Fig. 2 Distribution of age (a) and hatching month (b) for *U. edulis* in East China Sea

间, 高峰期为 4—6 月和 8 月, 分别占整体样本的 45% 和 26%。2018 年剑尖枪乌贼的孵化月份为 2—9 月, 高峰期为 3—5 月和 8—9 月, 分别占整体样本的 59% 和 23%(图 2-b)。因此, 2017 年剑尖枪乌贼主要由春季 (3—5 月) 和夏季 (6—8 月) 产卵群体组成, 2018 年同样为春季 (3—5 月) 和夏季 (8—9 月) 产卵群体。

2.3 生长模型

协方差分析表明, 春季和夏季产卵群体的生长关系差异显著 ($P < 0.05$)。春季、夏季产卵群体的胴长与日龄生长关系、体质量与日龄生长关系年间差异均不显著 ($P > 0.05$), 而性别间差异显著 ($P < 0.05$)。根据生长模型的拟合和 AIC、 R^2 的比较, 确定了剑尖枪乌贼春季和夏季产卵群体的最佳胴长和体质量生长模型 (表 2)。

春季产卵群体:

$$\text{雄性ML} = \frac{240.67}{1 + \exp[-0.02 \times (\text{Age} - 195.11)]}$$

($R^2 = 0.65, n = 71$)

$$\text{雌性ML} = \frac{225.65}{1 + \exp[-0.04 \times (\text{Age} - 186.92)]}$$

($R^2 = 0.71, n = 57$)

$$\text{雄性BW} = \frac{302.45}{1 + \exp[-0.04 \times (\text{Age} - 220.16)]}$$

($R^2 = 0.54, n = 71$)

$$\text{雌性BW} = \frac{298.64}{1 + \exp[-0.04 \times (\text{Age} - 213.99)]}$$

($R^2 = 0.55, n = 57$)

夏季产卵群体:

$$\text{雄性ML} = 420.41 \times \{1 - \exp[-0.004 \times (\text{Age} - 114.45)]\}$$

($R^2 = 0.75, n = 41$)

表2 剑尖枪乌贼生长模型 AIC 值表

Tab. 2 Fitting AIC for growth patterns of the mantle length and body weight-at-age of *U. edulis* in East China Sea

群体 stock	生长类型 type	性别 sex	拟合系数 fit coefficient	生长模型 growth pattern					
				线性 linear	指数 exponential	幂函数 power	Logistic	von-Bertalanffy	Gompertz
春季产卵群体 spring stock	胴长 mantle length	雄性 male	R^2	0.65	0.63	0.64	0.65	0.65	0.65
			AIC	443.42	447.54	444.95	<u>442.55</u>	442.61	442.58
	雌性 female	R^2	0.69	0.64	0.67	0.71	0.71	0.70	
		AIC	347.59	355.76	351.63	<u>343.51</u>	343.92	345.03	
	体质量 body weight	雄性 male	R^2	0.54	0.52	0.53	0.54	0.54	0.54
			AIC	583.61	585.71	584.35	<u>582.48</u>	583.40	582.79
雌性 female	R^2	0.55	0.51	0.53	0.55	0.55	0.55		
	AIC	434.75	440.28	438.22	434.68	<u>434.72</u>	435.75		
夏季产卵群体 summer stock	胴长 mantle length	雄性 male	R^2	0.75	0.74	0.74	0.75	0.75	0.75
			AIC	200.67	203.07	201.75	200.79	<u>200.45</u>	200.57
	雌性 female	R^2	0.71	0.69	0.70	0.71	0.71	0.71	
		AIC	298.82	302.71	300.65	298.51	<u>298.11</u>	298.34	
	体质量 body weight	雄性 male	R^2	0.55	0.52	0.53	0.57	0.55	0.54
			AIC	247.75	250.67	249.75	<u>246.32</u>	247.75	249.00
雌性 female	R^2	0.52	0.53	0.54	0.54	0.52	0.54		
	AIC	368.38	366.97	366.60	<u>366.52</u>	368.88	366.55		

注:下划线代表选择的最适宜的生长模型

Notes: underline represents the fitted growth model

$$\text{雌性ML} = 326.57 \times \{1 - \exp[-0.007 \times (\text{Age} - 126.64)]\} \quad (R^2 = 0.71, n = 57)$$

$$\text{雄性BW} = \frac{117.08}{1 + \exp[-0.08 \times (t - 183.88)]} \quad (R^2 = 0.57, n = 41)$$

$$\text{雌性BW} = \frac{342.16}{1 + \exp[-0.03 \times (t - 235.89)]} \quad (R^2 = 0.54, n = 57)$$

2.4 生长速率

在210~270 d日龄的群体中,春季产卵群体的胴长生长速率逐渐下降,雌、雄个体相对和绝对生长速率均在210 d时达到最大,分别为1.70 %/d、1.61 mm/d和1.43 %/d、1.40 mm/d,且雌性的最大胴长生长速率大于雄性。在180~240 d内,夏季产卵群体的胴长生长速率呈下降趋势,雄性相对和绝对生长速率在180和240 d时达到最大,分别为1.37 %/d和1.09 mm/d,雌性则在

210 d时达到最大,分别为0.88 %/d和0.94 mm/d(图3-a, b)。因此,在日龄为180~210 d,春季产卵群体中雌、雄个体的胴长生长速率均快于夏季产卵群体。

在210~270 d日龄的群体中,春季产卵群体中雄性个体的体质量生长速率逐渐下降,在210和240 d时达到最大相对和绝对生长速率,分别为3.98 %/d和2.31 g/d,雌性个体的体质量生长速率则呈先下降后上升的趋势,在210和270 d时达到最大相对和绝对生长速率,分别为4.22 %/d和3.36 g/d,并且雌性的最大体质量生长速率要大于雄性。在180~240 d内,夏季产卵群体中雄性个体的体质量生长速率逐渐下降,在180和210 d时达到最大相对和绝对生长速率,分别为3.03 %/d和1.47 g/d,雌性在210和240 d时达到最大生长速率,分别为1.92 %/d和1.68 g/d,并且雌性的最大体质量生长速率要大于雌性(图3-a, b)。因此,在日龄为180~210 d,春季产卵群体

中雌、雄个体的体质量生长速率均快于夏季产卵群体。

综上所述,在 180~270 d 日龄的群体中,春季产卵群体的胴长和体质量生长速率均快于夏季产卵群体。在日龄超过 240 d 后,春季产卵群体中雄性个体胴长生长速率快于雌性,而体质量生长速率慢于雌性。在 180~240 d 日龄的群体中,夏季产卵群体雄性个体的胴长生长速率快于雌性,在日龄超过 210 d 后体质量生长速率慢于雌性。

2.5 初次性成熟日龄

根据日龄与性腺成熟度关系,分别拟合春季和夏季产卵群体中雌、雄个体初次性成熟日龄关系式(图 4-a, b)。

$$\text{春季产卵群体雄性个体 } P_i = \frac{1}{1 + e^{-(3.97+0.02\text{Age}_i)}} \\ (R^2 = 0.92, n = 41, P < 0.01)$$

$$\text{春季产卵群体雌性个体 } P_i = \frac{1}{1 + e^{-(4.70+0.02\text{Age}_i)}} \\ (R^2 = 0.90, n = 57, P < 0.01)$$

$$\text{夏季产卵群体雄性个体 } P_i = \frac{1}{1 + e^{-(3.68+0.02\text{Age}_i)}} \\ (R^2 = 0.86, n = 71, P < 0.01)$$

$$\text{夏季产卵群体雌性个体 } P_i = \frac{1}{1 + e^{-(6.03+0.03\text{Age}_i)}} \\ (R^2 = 0.88, n = 57, P < 0.01)$$

结果显示,春季产卵群体雄性初次性成熟日龄为 181 d,雌性为 193 d;夏季产卵群体雄性初次性成熟日龄为 188 d,雌性为 198 d。

3 讨论

3.1 胴长、体质量组成

剑尖枪乌贼年间、季节资源量波动较大,胴长和体质量组成存在一定差异^[33-34]。王友喜^[12]研究表明,东海南部海域剑尖枪乌贼的优势胴长和体质量组分别为 81~120 mm 和 31~70 g,李建柱等^[13]研究表明,南海北部海域其优势组分别为 40~110 mm 和 10~80 g,而本研究的优势组均大于以上研究结果。本研究采样时间为剑尖枪乌贼的渔汛期,种群经春、夏季生长后体型相对丰满,并且拖网采样的个体相对较大^[14],因此,采样的时期与作业方式的不同可能是造成东海海域内个所采集样本个体差异的原因。此

外,东海与南海海域海洋环境差异较大,且物种组成以及食物网组成存在较大的差异,因此也为剑尖枪乌贼的生长提供了不同的食物来源和迥异的栖息地^[35],这可能是东海与南海海域胴长和体质量组成存在差异的原因。

方差分析表明,雌性、雄性个体年间胴长和体质量组成差异显著。许语婕^[36]研究表明,剑尖枪乌贼对栖息海域的水温、盐度以及海流等环境因素的变化敏感,并且不同优势群体的组成及其生长特性以及各自在生态系统中的食物关系可能导致个体胴长和体质量存在年间差异^[8]。因此,剑尖枪乌贼胴长和体质量的年间差异可能与优势群体的生物特征以及海洋环境因子的变化有关。

3.2 日龄组成及孵化日期

Natsukari 等^[37]研究表明,剑尖枪乌贼的耳石轮纹为 1 日 1 轮的生成,其生长轮纹的日周期性也在其他闭眼亚目(Myopsida Orbigny)种类中得到验证^[38-39]。金岳^[40]研究表明,南海剑尖枪乌贼的生命周期约为 200 d, Natsukari 等^[37]于日本海南部采样并分析后认为该海域分布的剑尖枪乌贼生命周期约为 1 a,而本研究表明,2017 和 2018 年样本最大日龄分别为 273 和 260 d,约为 9 个月,这与王凯毅^[41]研究结果相一致。Jackson 等^[42]研究发现,当物种从冷水区到暖水区栖息时,其寿命有递减的趋势,而日本海到南海的海洋环境由冷变暖,这可能影响到了该物种的生命周期。此外,耳石日龄读取的区域及其精确度也会导致群体的日龄组成存在差异^[40]。因此,剑尖枪乌贼为短生命周期种类^[42],采样海域的环境因素以及耳石日龄读取的位置可能导致其日龄组成存在差异。

本研究 2 年采样海域一致,雌、雄个体间日龄组成的年间差异可解释为年间优势群体组成的差异,此外,雄性个体对其栖息环境的变化敏感以及自身的繁殖策略导致其个体年间生长存在差异^[8],因此,栖息海域环境因素的变化以及雄性个体的生物机制可能导致雌、雄日龄组成存在年间差异。

本研究中剑尖枪乌贼四季均有孵化,其他枪乌贼种类孵化特征也有类似的发现^[43],本研究中,孵化高峰期分别出现在 4—5 月和 8—9 月,这与王凯毅^[41]和李楠等^[14]认为孵化率高峰出现

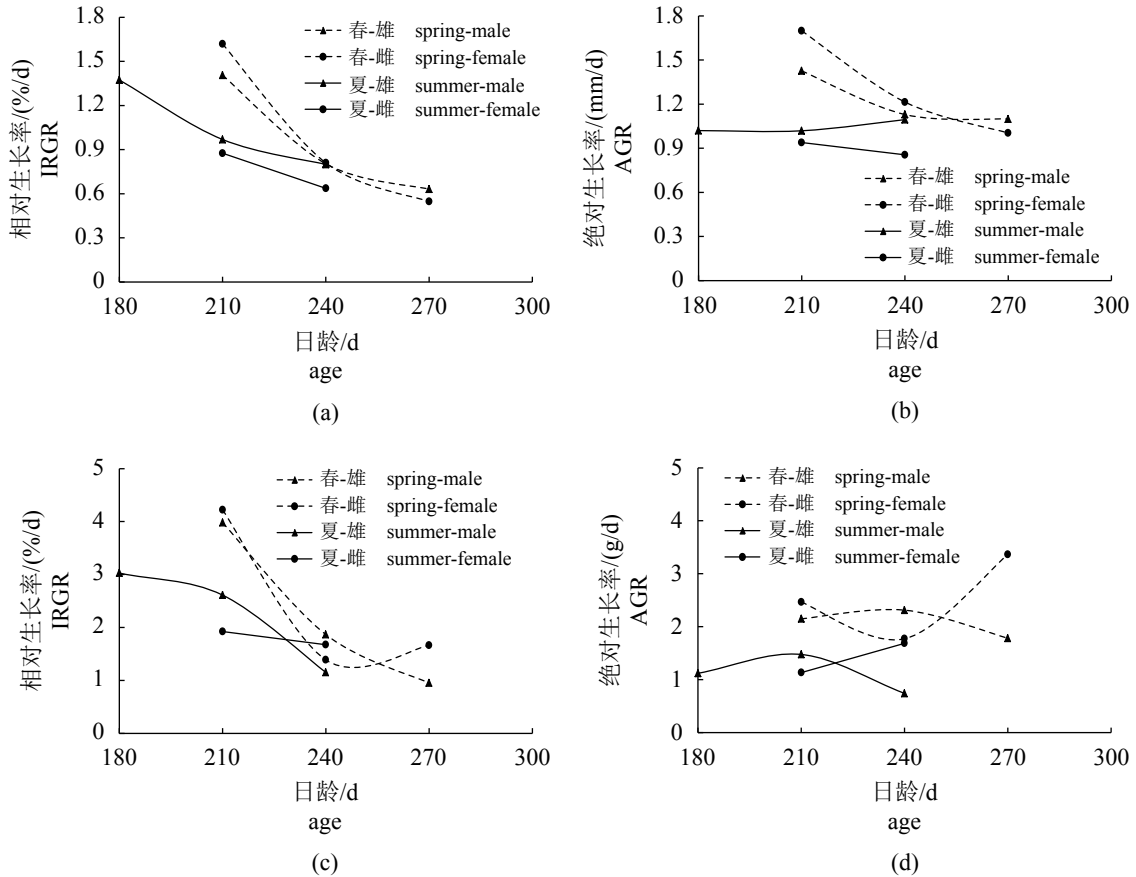


图3 剑尖枪乌贼胴长(a、b)、体质量(c、d)生长速率

Fig. 3 Growth rate of mantle length(a, b) and body weight(c, d) of *U. edulis*

在3—4月10—11月的研究结果存在差异。剑尖枪乌贼为全年连续产卵种类^[43], 不同产卵群体的适宜产卵温度存在差异^[44], 而本研究采样时期缺少夏季, 并且采样海域海况环境复杂, 因此产卵群体的组成以及产卵环境的变化可能会影响种群的孵化率。

许语婕^[36]研究表明, 剑尖枪乌贼对海域环境因素的变化响应明显, 并且不同产卵群体的洄游机理存在差异^[21, 45], 因此, 采样海域理化环境的变化以及不同产卵群体的洄游路线可能导致2年优势群体的组成发生改变。

3.3 生长模型

本研究表明, 剑尖枪乌贼春季产卵群体的胴长和体质量生长以 Logistic 曲线拟合最佳, 夏季产卵群体分别以 von-Bertalanffy 和 Logistic 曲线拟合最佳。王凯毅等^[46]和金岳^[40]研究表明春、秋和冬季产卵群体生长以指数拟合最佳, 夏季为幂函数最佳, 而 Natsukari 等^[37]研究认为, 其生长曲线以 Logistic 曲线拟合最佳, 这与本研究

的结果相一致。已有研究认为, 结合耳石和水温信息推断春、夏、秋季捕捞群体的孵化水温分别为 18.5 °C、21 °C 和 17 °C^[11-12]。本研究采样站点接近日本海南部海域, 同期海水温度低于东海南部及南海海域, 在适温范围下, 水温升高将加快个体的生长速率^[47], 此外, 一种生长模型并不能充分描述生物整个生命周期内的生长^[48]。因此, 采样海域的生态环境以及产卵群体的不同生活史阶段可能导致剑尖枪乌贼生长模型存在差异。

方差分析表明, 春、夏季产卵群体的生长模型存在差异, 这可能与产卵群体的生长机制及其栖息环境有关^[49]。个体在性成熟后, 雄性个体将摄食的能量大多转化为胴长的生长, 而雌性更多将其转化为生殖投入, 体现在体质量上的增加^[50], 并且雄性个体对海域水温的季节性变化更为敏感^[36]。因此, 性别间的胴长模型差异可能与雄性个体的生物机理以及海域海水温度的变化有关。

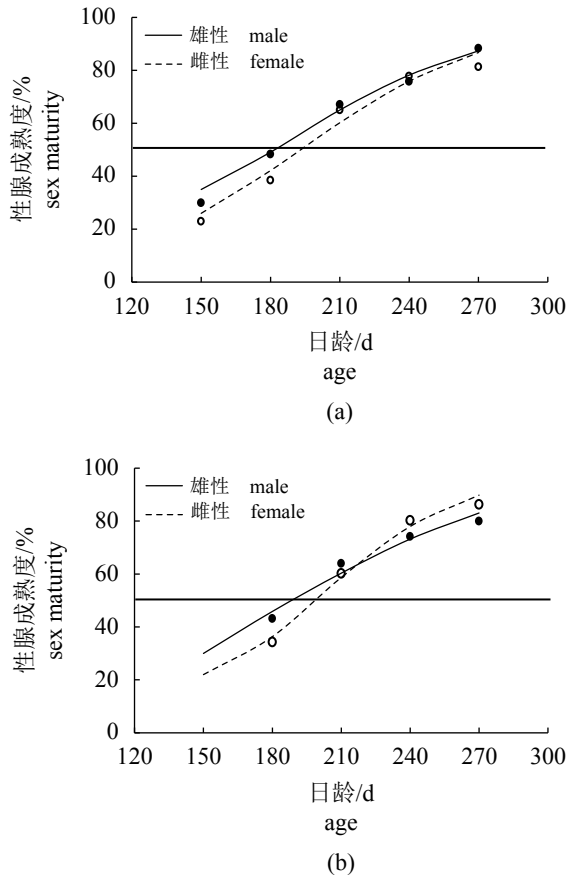


图4 春季(a)、夏季(b)产卵群体初次性成熟日龄分布

Fig. 4 Distribution of age at 50% maturity of spring (a) and summer(b) cohort of *U. edulis*

3.4 生长速率

本研究表明, 180~270 d日龄的群体中, 春季产卵群体的生长速率快于夏季产卵群体, 这可能由于夏季产卵群体的生长发育期在秋、冬季, 较低的海水温度以及不利的摄食环境导致个体的生长速率减缓^[40, 47]。此外, 在210~270 d日龄的群体中, 春、夏季产卵群体的生长速率均呈下降趋势, 这可能与群体已达到渐近胴长和体质量以及个体的繁殖特性有关^[41, 50]。个体性成熟后, 雌、雄个体的生长速率差异较明显^[37], 雄性个体将摄食的能量更多投入到胴长的生长中, 而雌性则要积累充足的能量进行繁殖, 其形态上表现为体质量的增加^[50-51], 这使得在生活史后期阶段, 雄性个体的胴长生长速率快于雌性, 而体质量生长速率慢于雌性, 这与王凯毅^[41]和Natsukari等^[37]的研究结果相一致。

金岳^[40]研究表明, 剑尖枪乌贼的最大胴长

和体质量生长速率出现在121~140 d和141~160 d, 这与本研究结果(210 d左右)有所差异, 这可能与采样海域以及样品所处生活史阶段的不同有很大关系。因此, 一种生长模型并不能充分描述其生命周期。

3.5 初次性成熟日龄

本研究表明, 春季产卵群体的初次性成熟日龄小于夏季产卵群体, 2个产卵群体中雄性个体的初次性成熟日龄均小于雌性。王凯毅^[41]研究表明, 雄性和雌性个体性成熟日龄分别约为200和180 d, 这与本研究的结果相一致。Jackson等^[42]研究发现, 海水温度是影响头足类生长和性成熟的主要因素之一, 特别是在生活史前期阶段影响尤为明显。春季产卵群体的生长发育期在夏、秋季, 海水温度的升高加快了个体的生长和成熟速度^[8], 此外, 雄性个体要保证与不同时期性成熟的雌性进行生殖交配以延续种群繁衍的繁殖策略使得雄性个体要早于雌性性成熟^[52]。

综上所述, 剑尖枪乌贼种群结构复杂, 不同产卵群体生长特性存在差异, 并且受栖息海域环境因素的影响明显。为此, 今后需要通过更为广泛地采集样本来探究不同产卵群体的生长规律, 明确不同材料(如耳石、角质颚、内壳等)生长轮纹的读取差异, 同时需考虑生活史各阶段的生长特性以建立一个综合生长模型。此外, 不同生活史阶段的生长情况需结合环境因素进行研究, 建立生长轮纹的宽度与关键环境因子的量化关系, 明确个体生长与海洋环境变化的关系, 为该重要经济渔业资源的可持续利用提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] 陈新军, 刘必林, 方舟, 等. 头足纲 [M]. 北京: 海洋出版社, 2019: 375-380.
Chen X J, Liu B L, Fang Z, et al. Cephalopods [M]. Beijing: Ocean Press, 2019: 375-380 (in Chinese).
- [2] 陈新军. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策 [J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 321-330.
Chen X J. Development status of world cephalopod fisheries and suggestions for squid jigging fishery in China [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 321-330.

- 28(3): 321-330(in Chinese).
- [3] Jereb P, Roper C F E. Cephalopods of the Indian Ocean. A review. Part I. Inshore squids (Loliginidae) collected during the international Indian Ocean expedition[J]. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 2006, 119(1): 91-136.
- [4] 李楠, 方舟, 陈新军. 剑尖枪乌贼渔业研究进展[J]. 大连海洋大学学报, 2020, 35(4): 637-644.
Li N, Fang Z, Chen X J. Fishery of swordtip squid *Uroteuthis edulis*: a review[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2020, 35(4): 637-644(in Chinese).
- [5] 林静远, 刘必林, 王立权. 基于角质颚微结构的剑尖枪乌贼的日龄与生长[J]. 华东理工大学学报(自然科学版), 2019, 45(5): 775-782.
Lin J Y, Liu B L, Wang L Q. Age and growth of swordtip squids based on microstructure of beaks[J]. *Journal of East China University of Science and Technology*, 2019, 45(5): 775-782(in Chinese).
- [6] 凌建忠, 严利平, 李建生. 应用资源密度面积法估算东海区头足类资源量[J]. *海洋渔业*, 2008, 30(1): 56-61.
Ling J Z, Yan L P, Li J S. Application of resources density/area method to estimate cephalopod stock of the East China Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2008, 30(1): 56-61(in Chinese).
- [7] 刘宗祐. 利用形态测量法探讨剑尖枪乌贼与台湾锁管族群分布结构之研究 [D]. 基隆, 中国: 台湾海洋大学, 2005: 1-9.
Liu Z Y. Studies on the population structure of swordtip (*Loligo edulis*) and mitre (*Loligo chinensis*) squids by using morphometric method[D]. Keelung, China: Taiwan Ocean University, 2005: 1-9 (in Chinese).
- [8] Wang K Y, Chang K Y, Liao C H, *et al.* Growth strategies of the swordtip squid, *Uroteuthis edulis*, in response to environmental changes in the Southern East China Sea—a cohort analysis[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2013, 89(3): 677-698.
- [9] Pierce J G, Boyle P R, Hastie L C, *et al.* Diets of squid *Loligo forbesi* and *Loligo vulgaris* in the northeast Atlantic[J]. *Fisheries Research*, 1994, 21(1-2): 149-163.
- [10] Clarke M R. The role of cephalopods in the World's Oceans[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 1996, 351(1343): 977-1112.
- [11] Collins M A, Pierce G J. Size selectivity in the diet of *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae)[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1996, 76(4): 1081-1090.
- [12] 王友喜. 东海南部剑尖枪乌贼渔业生物学特性[J]. *海洋渔业*, 2002, 24(4): 169-172.
Wang Y X. Fishery biological characteristics of swordtip squid *Loligo edulis* in the southern part of the East China Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2002, 24(4): 169-172(in Chinese).
- [13] 李建柱, 陈丕茂, 贾晓平, 等. 中国南海北部剑尖枪乌贼资源现状及其合理利用对策[J]. 中国水产科学, 2010, 17(6): 1309-1318.
Li J Z, Chen P M, Jia X P, *et al.* Resources status and conservation strategy of *Loligo edulis* Hoyle in the northern South China Sea[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(6): 1309-1318(in Chinese).
- [14] 李楠, 方舟, 陈新军. 东海北部外海剑尖枪乌贼渔业生物学特征[J]. 上海海洋大学学报, 2020, 29(4): 622-631.
Li N, Fang Z, Chen X J. Fisheries biology characteristics of *Uroteuthis edulis* off the northern East China Sea[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2020, 29(4): 622-631(in Chinese).
- [15] Liao C H, Lee M A, Lan Y C, *et al.* The temporal and spatial change in position of squid fishing ground in relation to oceanic features in the northeastern waters of Taiwan[J]. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan*, 2006, 33(2): 99-113.
- [16] 何欣颖. 海洋环境变动对台湾东北部海域棒受网渔业剑尖枪乌贼渔获率与分布关系之研究 [D]. 台湾基隆, 中国: 台湾海洋大学, 2016.
Ho H Y. Ocean variations in relate to catch rates and distributions of swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) of stick-held dip net fishery in the northeastern waters of Taiwan[D]. Keelung, China: Taiwan Ocean University, 2016 (in Chinese).
- [17] Yoda M. Stock assessment of *Uroteuthis edulis* in Japan Sea and East China Sea[J]. *Bulletin of Seikai National Fisheries Research Institute*, 2011, 77(2): 1706-1719.
- [18] Chang K Y, Chen C S, Chiu T Y, *et al.* Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*) stock assessment in the southwest Atlantic using geostatistical techniques[J]. *Terrestrial, Atmospheric, and Oceanic Sciences*, 2016, 27(2): 281-292.
- [19] Ying Y P, Chen Y, Lin L S, *et al.* Risks of ignoring fish population spatial structure in fisheries management[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2011, 68(12): 2101-2120.
- [20] Arkhipkin A, Argüelles J, Shcherbich Z, *et al.* Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo

- squid (*Dosidicus gigas*)[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2015, 72(3): 400-409.
- [21] Yamaguchi T, Kawakami Y, Matsuyama M. Analysis of the hatching site and migratory behaviour of the swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) caught in the Japan Sea and Tsushima Strait in autumn estimated by statolith analysis[J]. *Marine Biology Research*, 2018, 14(1): 105-112.
- [22] 李楠, 方舟, 陈新军. 东海剑尖枪乌贼耳石微结构及生长特性研究[J]. *南方水产科学*, 2020, 16(6): 21-31.
Li N, Fang Z, Chen X J. Study on microstructure and growth characteristics of *Uroteuthis edulis* statolith in East China Sea[J]. *South China Fisheries Science*, 2020, 16(6): 21-31(in Chinese).
- [23] Arkhipkin A I. Statoliths as 'black boxes' (life recorders) in squid[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 573-583.
- [24] Chen X J, Li J H, Liu B L, *et al.* Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, off the costa Rica dome[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2013, 93(2): 567-573.
- [25] 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的日龄、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).
- [26] Miyahara K, Ota T, Goto T, *et al.* Age, growth and hatching season of the diamond squid *Thysanoteuthis rhombus* estimated from statolith analysis and catch data in the western Sea of Japan[J]. *Fisheries Research*, 2006, 80(2-3): 211-220.
- [27] Chen C S, Chen J Y, Lin C W. Variation in life-history traits for micro-cohorts of *Sepioteuthis lessoniana* in the waters off northern Taiwan[J]. *Fisheries Science*, 2015, 81(1): 53-64.
- [28] Chen X J, Lu H J, Liu B L, *et al.* Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the exclusive economic zone of Chilean waters[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2011, 91(1): 229-235.
- [29] Malcolm H. Modelling and quantitative methods in fisheries[M]. New York: Chapman and Hall/CRC, 2001: 227-232.
- [30] Ricker W E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations[J]. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 1975, 191: 1-382.
- [31] Tafur R, Villegas P, Rabí M, *et al.* Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 33-50.
- [32] 邱群凯. 台湾海峡锁管物种组成之季节变动与优势种之生活史参数 [D]. 台湾基隆, 中国: 台湾海洋大学, 2015.
Chiu C K. Seasonal variation in species composition and life-history traits of dominant neritic squids species in Taiwan strait[J]. Keelung, China: Taiwan Ocean University, 2015 (in Chinese).
- [33] 王晓晴, 章俊. 一九九四年和一九九五年夏季浙江渔场头足类资源量评估[J]. *浙江水产学院学报*, 1998, 17(2): 96-101.
Wang X Q, Zhang J. Evaluation on the cephalopod biomass in the Zhejiang fishing ground in the summers of 1994 and 1995[J]. *Journal of Zhejiang College of Fisheries*, 1998, 17(2): 96-101(in Chinese).
- [34] 朱文斌, 薛利建, 卢占晖, 等. 东海南部海域头足类群落结构特征及其与环境关系[J]. *海洋与湖沼*, 2014, 45(2): 436-442.
Zhu W B, Xue L J, Lu Z H, *et al.* Cephalopod community structure and its relationship with environmental factors in the southern East China Sea[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2014, 45(2): 436-442(in Chinese).
- [35] Wang K Y, Liao C H, Lee K T. Population and maturation dynamics of the swordtip squid (*Photololigo edulis*) in the southern East China Sea[J]. *Fisheries Research*, 2008, 90(1-3): 178-186.
- [36] 许语婕. 东海南部剑尖枪锁管之资源评估 [D]. 台湾基隆, 中国: 台湾海洋大学, 2015: 10-21.
Hsu Y J. Stock assessment of swordtip squid (*Uroteuthis Edulis*) in the southern East China Sea[D]. Keelung, China: Taiwan Ocean University, 2015: 10-21 (in Chinese).
- [37] Natsukari Y, Nakanose T, Oda K. Age and growth of loliginid squid *Photololigo edulis* (Hoyle, 1885)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1988, 116(2): 177-190.
- [38] Jackson G D, O'Dor R K. Time, space and the ecophysiology of squid growth, life in the fast lane[J]. *Vie et*

- Milieu, 2001, 51(4): 205-215.
- [39] Lipinski M. Methods for the validation of squid age from statoliths[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1986, 66(2): 505-526.
- [40] 金岳. 基于硬组织的中国近海枪乌贼渔业生物学研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.
- Jin Y. Fishery biology of Loliginidae in China Seas based on hard tissues[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018 (in Chinese).
- [41] 王凯毅. 台湾东北部陆棚海域剑尖枪乌贼生活史之研究[D]. 台湾基隆, 中国: 台湾海洋大学, 2009.
- Wang K Y. Life history of *Uroteuthis (Photololigo) edulis* (Hoyle, 1885) in the Shelf Waters off Northeastern Taiwan[D]. Keelung, China: Taiwan Ocean University, 2009 (in Chinese).
- [42] Jackson G D, Wadley V A. Age, growth, and reproduction of the tropical squid *Nototodarus hawaiiensis* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off the north west slope of Australia[J]. *Fishery Bulletin*, 1998, 96(4): 779-787.
- [43] Sukramongkol N, Tsuchiya K, Tokai T. Fishery biology of *Loligo edulis* in Moroiso Bay, Kanagawa Prefecture, Japan[J]. *La Mer*, 2006, 44(3-4): 131-143.
- [44] Natsukari Y, Tashiro M. Neritic squid resources and cuttlefish resources in Japan[J]. *Marine Behaviour and Physiology*, 1991, 18(3): 149-226.
- [45] Yamaguchi T, Kawakami Y, Matsuyama M. Migratory routes of the swordtip squid *Uroteuthis edulis* inferred from statolith analysis[J]. *Aquatic Biology*, 2015, 24(1): 53-60.
- [46] 王凯毅, 陈瑞谷, 廖正信, 等. 利用平衡石分析东海南部剑尖枪乌贼管之季节成长差异[J]. *水产研究*, 2011, 19(2): 1-13.
- Wang K Y, Chen R G, Liao C H *et al.* Seasonal growth differences of *Uroteuthis edulis* in the southern East China Sea, based on statolith analysis[J]. *Journal of Taiwan Fisheries Research*, 2011, 19(2): 1-13(in Chinese).
- [47] Forsythe J W. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2004, 55(4): 331-339.
- [48] Liu B L, Chen X J, Yi Q. A comparison of fishery biology of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* outside three Exclusive Economic Zones in the Eastern Pacific Ocean[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2013, 31(3): 523-533.
- [49] Wang K Y, Lee K T, Liao C H. Age, growth and maturation of swordtip squid (*Photololigo edulis*) in the southern East China Sea[J]. *Journal of Marine Science and Technology*, 2010, 18(1): 99-105.
- [50] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods: ecology and fisheries[M]. Oxford: Blackwell, 2005.
- [51] Dawe E G, Beck P C. Population structure, growth, and sexual maturation of short-finned squid (*Illex illecebrosus*) at Newfoundland[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1997, 54(1): 137-146.
- [52] Pierce G J, Boyle P R, Hastie L C, *et al.* The life history of *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Scottish waters[J]. *Fisheries Research*, 1994, 21(1-2): 17-41.

Age, growth and population structure of swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) in the East China Sea based on statolith age information

LI Nan¹, YU Jun¹, FANG Zhou^{1,2,3,4,5*},
CHEN Xinjun^{1,2,3,4,5}, ZHANG Zhong^{1,2,3,4,5}

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

2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;

5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

Abstract: The *Uroteuthis edulis* is one of the important economic squid resources in the East China Sea. Studying the composition, age, and growth pattern of population is the basis for understanding its life history. Based on the samples of the East China Sea *U. edulis* collected by the trawl nets from September to March of 2017 and 2018, this study used the age information of statoliths to study the sex and year differences in population structure and growth patterns. The results showed that there were differences in population mantle length and body weight composition between years, but there was no significant difference between genders. It was found by reading the age of statoliths and performing backward calculation that the two-year dominant age group was 190-220 d, and there were significant differences in age composition of male during the year. The backward calculation results showed that the peak hatching period was from March to May and August. The spring and summer stocks are the dominant hatching groups. The mantle length and body weight growth of the spring stock were best fitted with a Logistic curve, and the summer stock were best fitted with a von-Bertalanffy and a Logistic curve. In 180-270 d, the mantle length and body weight growth rate of spring stock was faster than that of summer stock. After 240 d, the male mantle growth rate was faster than that of female, and the body weight growth rate was slower than that of female. The age of the 50% maturity of the spring stock is younger than that of the summer stock, and the male is younger than the female. The results showed that different spawning populations existed in two years, and the growth pattern also had difference between sexes. Therefore, this study can provide a scientific basis for comprehensive understanding of the life history characteristics of the *U. edulis*.

Key words: *Uroteuthis edulis*; statolith; age; growth; East China Sea

Corresponding author: FANG Zhou. E-mail: zfang@shou.edu.cn

Funding projects: National Key R&D Program of China (2019YFD0901404); National Natural Science Foundation of China (41876141); Fund of Key Laboratory of Open-Sea Fishery Development, Ministry of Agriculture, China (LOF 2018-02)