



## 基于内壳生长纹的秋季东印度洋鳶乌贼生长特性

郭有俊<sup>1</sup>, 张丽姿<sup>1</sup>, 刘毅<sup>1</sup>, 曾笑薇<sup>1</sup>, 招春旭<sup>2</sup>,  
李渊<sup>3</sup>, 颜云榕<sup>1,2,4\*</sup>

(1. 广东海洋大学水产学院, 广东 湛江 524088;

2. 南方海洋科学与工程广东省实验室(湛江)红树林保护研究中心, 广东 湛江 524013;

3. 自然资源部第三海洋研究所, 福建 厦门 361005;

4. 广东省南海深远海渔业管理与捕捞工程技术研究中心, 广东 湛江 524088)

**摘要:** 内壳是头足类生长信息的载体, 对头足类的年龄和生长研究有重要意义。实验根据2019年9—10月在东印度洋海域采集的鳶乌贼样本, 研究鳶乌贼内壳长度与胴长和体质量关系及鳶乌贼不同胴长组、不同群体、不同成熟度和不同性别之间的生长特性及其差异。结果显示, 鳶乌贼内壳长度与胴长呈线性关系 ( $R^2=0.980$ ), 与体质量呈幂函数关系 ( $R^2=0.950$ ), 胴长与体质量呈幂函数关系 ( $R^2=0.944$ )。鳶乌贼生长率随胴长增大而增大。中型群和微型群之间生长率差异显著 ( $P=0.000<0.05$ ), 中型群生长率 (0.051~0.071 cm/d) 高于微型群 (0.050~0.058 cm/d)。中型群未成熟鳶乌贼生长率大于成熟期鳶乌贼, 且雌性鳶乌贼生长率大于雄性; 微型群鳶乌贼生长率的成熟度和性别差异不显著 ( $P=0.253>0.05$ )。分析认为, 内壳长度与体质量的拟合度高于胴长与体质量的拟合度, 所以内壳长度更适合作为分析生长关系的指标。本研究中高胴长组鳶乌贼的生长率大于低胴长组。中型群鳶乌贼在种内竞争中优于微型群, 所以中型群的生长率更高。中型群雄性鳶乌贼的早熟现象导致其生长率低于雌性。微型群鳶乌贼的生长率范围较窄和较低, 使得其性别间的生长差异不明显。研究表明, 鳶乌贼内壳可作为生长方面的研究材料, 且鳶乌贼不同胴长组、不同群体、不同成熟度和不同性别之间的生长有差异。

**关键词:** 鳶乌贼; 生长率; 内壳; 生长纹; 东印度洋

**中图分类号:** S 937.3

**文献标志码:** A

鳶乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 属于枪形目 (Idiosepiida) 柔鱼科 (Ommastrephidae), 是一种大洋性经济头足类, 广泛分布在印度洋和太平洋的热带和亚热带海域, 具有生命周期短, 繁殖能力强和生长率高等特性<sup>[1-3]</sup>。根据背部发光器可分为中型群和微型群, 中型群背部具有发光器, 微型群没有背部发光器。鳶乌贼中型群与微型群之间的形态学存在差异, 二者有不同的胴长大小分

布, 中型群鳶乌贼的个体大小、寿命和生长率高于微型群<sup>[4-5]</sup>。

目前, 较多的鳶乌贼年龄和生长的研究使用耳石作为材料<sup>[6-8]</sup>。通过统计耳石轮纹与胴长或体质量的相关性来间接得出生长率, 其结果容易产生误差, 而使用内壳可以对鳶乌贼的生长率进行直接计算, 其结果更贴近实际生长情况。

内壳是沿胴体背部中线的一种由几丁质和蛋

收稿日期: 2021-02-24 修回日期: 2021-04-22

资助项目: 南方海洋科学与工程广东省实验室(湛江)资助项目(ZJW-2019-08); 全球变化与海气相互作用专项(二期)(GASI-01-EIND-YD01aut/spr); 广东省南海深远海渔业管理与捕捞工程技术研究中心配套经费

第一作者: 郭有俊(照片), 从事渔业资源研究, E-mail: guoyoujun77@163.com

通信作者: 颜云榕, 从事渔业资源研究, E-mail: yryan\_gdou@163.com



白质分子构成的稳定角质支撑结构, 该结构的生长发育具有不可逆性, 其表面具有倒“V”型生长纹, 可用作头足类的年龄和生长的研究<sup>[9-10]</sup>。Zuyev 等<sup>[11]</sup>将鳶乌贼的生长分为 6 个时期: 胚胎期、中型浮游生物期、大型浮游生物期、微型游泳生物期、游泳动物期和大型游泳动物期, 内壳的分化从中型浮游生物期开始。内壳的生长纹增量速率与耳石相同, 其生长纹的积累是日周期性的, Schroeder 等<sup>[12]</sup>对阿根廷滑柔鱼 (*Illex argentinus*) 的内壳和耳石的研究证实了这一点。Perez 等<sup>[13]</sup>通过对普氏枪乌贼 (*Loligo plei*) 内壳生长纹和耳石进行研究, 认为二者具有相同的沉积周期, 或许是日沉积周期, 并推测普氏枪乌贼寿命达 9 个月左右。Gong 等<sup>[14]</sup>对茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 的内壳研究认为, 内壳的生长模式与性腺发育有联系。Wang 等<sup>[15]</sup>对鳶乌贼内壳结构的研究发现, 除鳶乌贼内壳表面的倒“V”型生长纹外, 内壳茎干横截面的生长条纹也可用作鳶乌贼生长的研究。除年龄和生长外, 内壳在其他方面也有研究, Li 等<sup>[16]</sup>利用内壳的 C<sup>13</sup> 和 N<sup>15</sup> 值重建茎柔鱼的营养生态位变化, 推测茎柔鱼是否发生迁移以及迁移的模式。Lorain 等<sup>[17]</sup>对茎柔鱼内壳的 C<sup>13</sup> 和 N<sup>15</sup> 值研究表明, 茎柔鱼的觅食策略个体间差异较大, 且在其 9 个月的生命周期中至少发生了 1 次迁移。Arkhipkin 等<sup>[18]</sup>对头足类内壳尾椎的研究认为, 头足类起源于深海。综上所述, 头足类内壳的作用广泛, 尤其在年龄和生长方面有较多的研究价值。

本研究根据 2019 年秋在东印度洋赤道海域采集的鳶乌贼样本, 观察并计数鳶乌贼内壳表面的生长条纹, 探讨鳶乌贼的生长与内壳倒“V”型生长纹的关系, 分析鳶乌贼内壳长度与胴长和体质量的关系, 以及鳶乌贼各胴长组、各群体、各成熟度和雌雄之间的生长差异, 进一步为东印度洋赤道海域的鳶乌贼日龄和生长以及渔业资源的可持续开发与利用提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集

本研究使用的鳶乌贼样品共 196 尾, 胴长范围为 7.2~16.8 cm, 由福建省晋鑫远洋渔业有限公司“福远渔 081”灯光敷网渔船在东印度洋海域调查采集样本, 作业时间为 2019 年 9—10 月, 调查范围为 86°~91°E, 1°N~5°S。

### 1.2 生物学与内壳测量

将采集的鳶乌贼冷冻保存运回实验室, 在实验室解冻后, 去除鳶乌贼背部表皮, 观察是否存在背部发光器, 以区分中型群和微型群, 并对鳶乌贼的胴长和体质量等生物学特性进行测量。胴长测定精确至 0.1 cm, 体质量等测定精确至 0.01 g。解剖后取出内壳, 使用清洁剂清洗存留在内壳表面的有机物, 对内壳的叶轴和尾椎长度进行测量 (精确至 0.1 cm), 并在叶轴段每隔 1 cm 进行标记。在附带有 ARTCAM-130MI (Artray Co., Ltd.) 拍照装置的 BX51 光学显微镜下 (14×~20×) 读取并记录鳶乌贼内壳每厘米的倒“V”型生长纹。

尾椎部为后部, 另一边为前部, 后部为早期生长部分, 而前部为后期生长部分, 即新生长部分。叶轴前半部分生长纹较清晰, 且越靠近近期生长端的生长纹越清晰, 靠近尾椎部分的生长纹较模糊。为了使研究结果更精确, 从前部的新生长端开始, 沿尾椎方向读取生长纹, 直到生长纹变得模糊难以读取。不读取模糊不清的生长纹, 保证数据的准确性。由于无法读取所有生长纹, 所以本研究的生长纹只用于鳶乌贼生长率的研究, 并分析鳶乌贼的生长特性 (图 1, 图 2)。

### 1.3 数据分析

分别利用线性相关公式和幂函数相关性公式

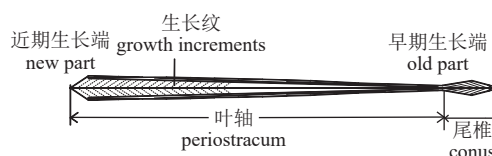


图 1 鳶乌贼内壳

Fig. 1 Gladius of *S. oualaniensis*

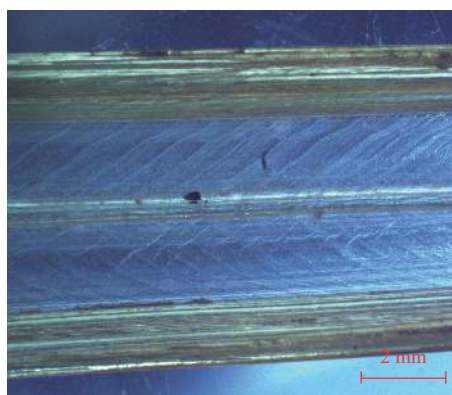


图 2 鳶乌贼内壳生长纹

Fig. 2 Growth increments of gladius of *S. oualaniensis*

拟合内壳长度、胴长和体质量的相关性。线性公式：

$$L = ax + b$$

式中， $L$  为内壳长度 (cm)， $x$  为胴长 (cm)， $a$  和  $b$  为常数。

幂函数公式：

$$y = aL^b$$

$$y = ax^b$$

式中， $y$  为体质量 (g)， $L$  为内壳长度 (cm)， $x$  为胴长 (cm)。

根据内壳生长纹沉积的日周期性，通过每厘米生长纹增量，可计算内壳生长率。本实验中引用 Schroeder 等<sup>[12]</sup> 的研究结果，即 1 生长纹增量为 1 天。生长率计算公式：

$$V = \frac{L}{N}$$

式中， $V$  为生长率 (cm/d)， $L$  为读取的生长纹内壳长度 (cm)， $N$  为读取的生长纹总数，即天数 (d)。

利用 SPSS 软件对数据进行独立样本  $t$  检验，对鸢乌贼有无发光器、性别、胴长和生长纹增量等数据进行分析，检验其是否存在差异。

## 2 结果

### 2.1 鸢乌贼内壳长度与胴长和体质量的关系

中型群鸢乌贼内壳与胴长呈明显的线性关系 ( $R^2=0.980$ )，与体质量呈指数关系 ( $R^2=0.950$ )。胴长与体质量呈幂函数关系 ( $R^2=0.944$ )。微型群鸢乌贼内壳与胴长呈明显的线性关系 ( $R^2=0.939$ )，与体质量呈指数关系 ( $R^2=0.900$ )。胴长与体质量呈幂函数关系 ( $R^2=0.898$ ) (表 1，图 3)。

### 2.2 平均生长率与胴长和性别的关系

鸢乌贼生长率随胴长的增加而增加，中型群和微型群鸢乌贼生长率有显著差异 ( $P=0.000<0.05$ )，

表 1 内壳长度、胴长和体质量的关系

Tab. 1 Relationship among gladius length, mantle length and body weight

关系 relationship	中型群 medium form	微型群 dwarf form
内壳长度与胴长 gladius length and mantle length	$y=0.961x+0.545$ $R^2=0.980$	$y=0.966x+0.287$ $R^2=0.939$
内壳长度与体质量 gladius length and body weight	$y=0.011x^{3.527}$ $R^2=0.950$	$y=0.009x^{3.570}$ $R^2=0.900$
胴长与体质量 mantle length and body weight	$y=0.014x^{3.411}$ $R^2=0.944$	$y=0.010x^{3.531}$ $R^2=0.898$

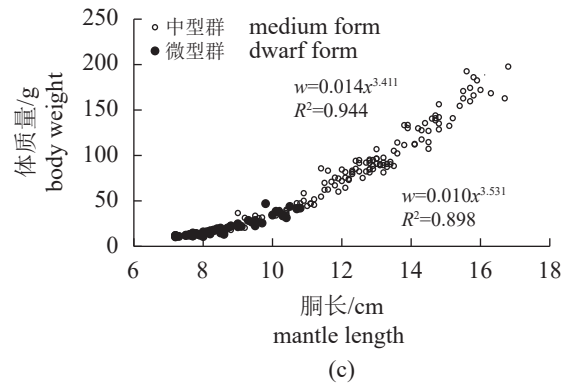
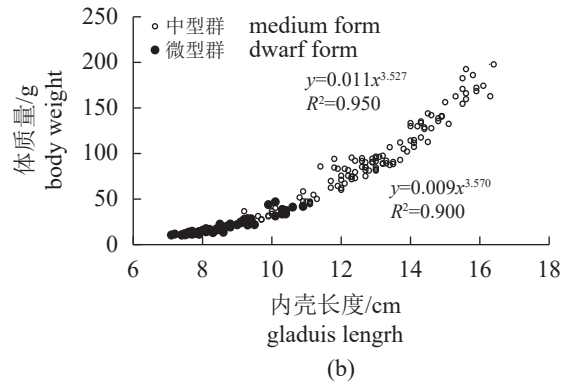
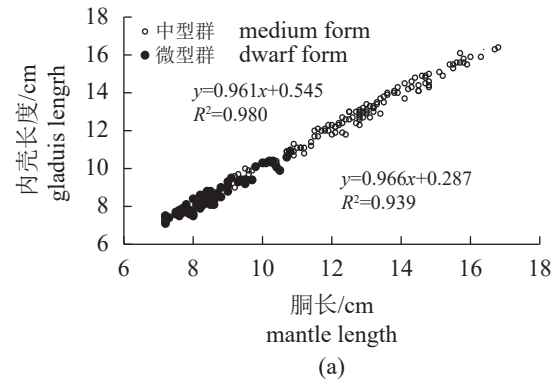


图 3 鸢乌贼内壳长度、胴长和体质量的关系

(a) 内壳长度与胴长的关系，(b) 内壳长度与体质量的关系，(c) 胴长与体质量的关系

Fig. 3 Relationship among gladius length, mantle length and body weight of *S. oualaniensis*

(a) relationship between the gladius length and the mantle length, (b) relationship between the gladius length and the body weight, (c) relationship between the mantle length and the body weight

中型群的生长率范围为 0.051~0.071 cm/d，微型群的生长率范围为 0.050~0.058 cm/d，中型群的生长率高于微型群(图 4)。中型群鸢乌贼生长率的性别差异显著 ( $P=0.002<0.05$ )，雄性鸢乌贼的生长率低于雌性，表现出生长的性别二态性。微型群鸢乌贼生长率的性别差异不显著 ( $P=0.253>0.05$ )，其生长并未表现出性别二态性 (图 4)。

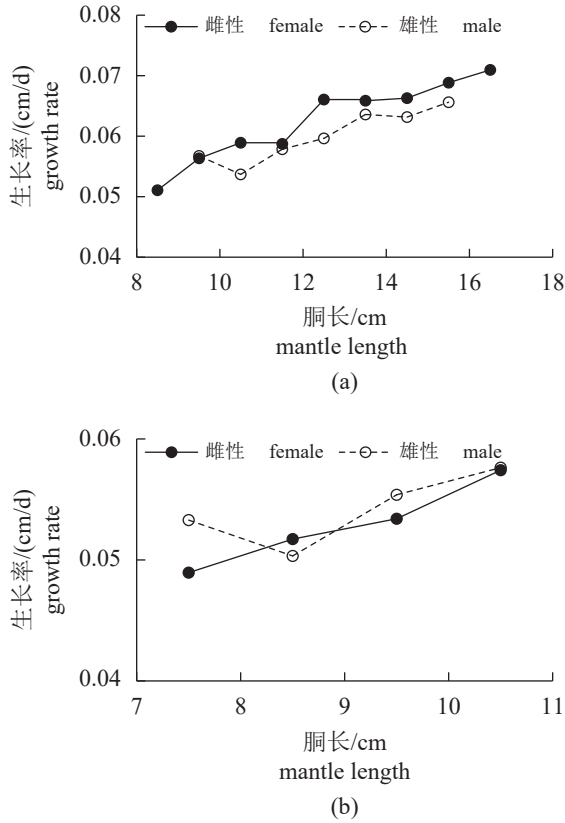


图 4 鳶乌贼生长率与胴长的关系

(a) 中型群, (b) 微型群, 下同

Fig. 4 Relationship between the average growth rate and the mantle length of *S. oualaniensis*

(a) medium form, (b) dwarf form, the same below

### 2.3 平均生长率与成熟度的关系

不同成熟度中型群鳶乌贼之间的生长率差异显著 ( $P=0.025<0.05$ ), 未成熟个体的平均生长率高于成熟期的鳶乌贼, 表明在中型群鳶乌贼性成熟时生长率会降低 (图 5)。微型群鳶乌贼生长率在不同成熟度之间的差异不显著 ( $P=0.616>0.05$ ), 表明性成熟对微型群鳶乌贼的生长影响较低 (图 5)。

## 3 讨论

### 3.1 鳶乌贼内壳长度、胴长和体质量的拟合关系

鳶乌贼内壳是生长在其背部中轴线附近的一个硬组织结构, 信息丰富, 可用作鳶乌贼的年龄、摄食和洄游等研究<sup>[19]</sup>。鳶乌贼内壳长度与胴长呈线性相关, 与体质量呈幂函数关系。Wang 等<sup>[15]</sup>对鳶乌贼内壳的研究亦表明, 内壳长度与胴长呈线性相关。鳶乌贼内壳长度与体质量呈幂函数关系, 其  $R^2$  高于胴长与体质量幂函数关系的  $R^2$ , 表

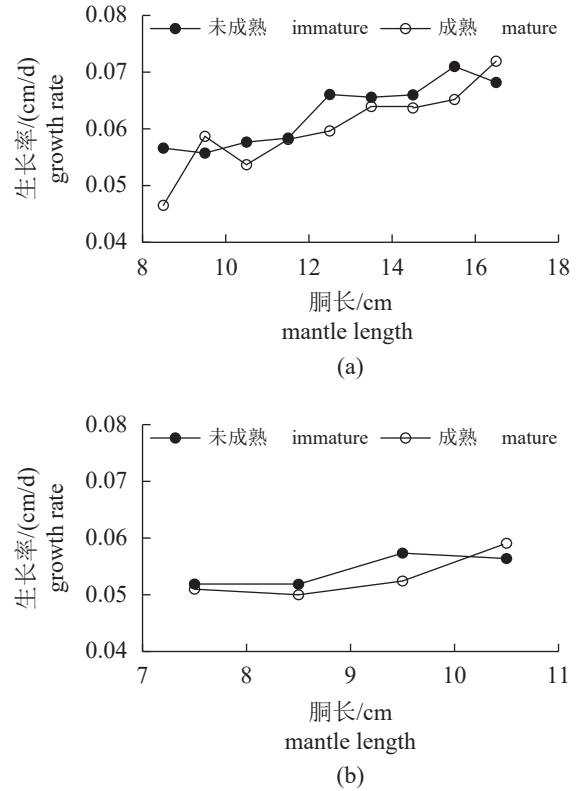


图 5 不同成熟度的生长率与胴长的关系

Fig. 5 Relationship between the growth rate and the mantle length of *S. oualaniensis* in different maturity

明内壳长度与体质量的拟合度更高。分析认为, 鳶乌贼肉质较软, 在生物学测量时形态容易发生改变, 造成测量误差。鳶乌贼内壳是一种硬组织结构<sup>[19]</sup>, 其长度和形态不会发生太大的变化, 测量误差较低, 且内壳长度与胴长具有很高的相关性,  $R^2$  为 0.980, 所以鳶乌贼内壳长度相较于胴长, 更适合作为生长关系分析的指标。

### 3.2 鳶乌贼生长率的胴长差异

鳶乌贼不同胴长组之间的生长率有差异<sup>[20]</sup>, 影响鳶乌贼各生长率变化的主要有食物等生物因素, 以及温度和盐度等环境因素<sup>[21]</sup>。本研究中的鳶乌贼群体的生长率随胴长的增长而增大。本研究的结果异于常规的生长规律, 但这一规律在本研究中是客观存在的。Bizikov<sup>[22]</sup>对 3 条阿拉伯海域的鳶乌贼 (55.2~60.1 cm) 的内壳和耳石进行研究, 发现它们在捕捞前 80 天的内壳生长率的平均值约为 0.23~0.38 cm/d, 而本研究的鳶乌贼的胴长不超过 17 cm, 生长率不超过 0.09 cm/d, 其胴长和生长率远大于本研究鳶乌贼。招春旭等<sup>[8]</sup>和 Liu 等<sup>[6]</sup>



对鸢乌贼生长的研究结果亦表明, 鸢乌贼的绝对生长率随年龄增大而增大, 本研究的结果与之相符。其他的头足类生长研究亦发现此生长规律, Forsythe 等<sup>[23]</sup>以 90 d 为一个周期计算福氏枪乌贼 (*L. forbesi*) 的绝对生长率, 发现其绝对生长率随着年龄和胴长的增大而增大。Sajikumar 等<sup>[24]</sup>比较菱鳍乌贼 (*Thysanoteuthis rhombus*) 不同个体发育阶段的生长率, 发现生长率随个体胴长的增大而增大。以上研究表明, 大个体头足类的生长率不一定比小个体的生长率低, 特别是对于鸢乌贼这种寿命短、生长率快的物种。分析认为, 小个体鸢乌贼以浮游生物为食, 大个体以甲壳类和小型鱼类为食, 且存在同类相食现象, 表明大个体鸢乌贼的摄食能力高于小个体, 在食物饵料竞争中占据较大优势<sup>[25-26]</sup>, 从食物中获取更多的能量用于生长, 所以出现大个体的生长率较高的现象。

### 3.3 鸢乌贼中型群和微型群生长率的差异

通常以背部有无发光器区分中型群和微型群鸢乌贼, 两个群体在胴长分布范围上有明显差异, 中型群的个体较大<sup>[27]</sup>。本研究中的中型群和微型群鸢乌贼的生长率差异显著, 中型群的生长率高于微型群。分析认为, 中型群鸢乌贼的胴长分布范围大于微型群, 中型群在体型和摄食能力等方面都优于微型群, 使得中型群在相同海洋环境下的种内竞争中处于优势<sup>[28-29]</sup>, 导致中型群和微型群鸢乌贼的生长率差异显著, 中型群生长率高于微型群。Chembian 等<sup>[4]</sup>的研究结果表明, 中型群鸢乌贼的生长率明显大于微型群, 本研究结果与之相符。

### 3.4 鸢乌贼生长率的成熟度与性别差异

性腺发育对鸢乌贼的生长有显著的影响, 随着个体生长, 鸢乌贼个体总能量积累呈现增加趋势。随着性腺发育, 肌肉组织的总能量占比呈下降趋势, 性腺组织的总能量占比呈增加趋势<sup>[30]</sup>。本研究发现, 中型群鸢乌贼未成熟个体的生长率高于成熟个体。分析认为, 鸢乌贼成熟所需的能量和营养资源来源于食物, 当食物供应不变时, 在成熟过程中, 能量逐渐从体细胞的生长转移至生殖器官的形成与发育<sup>[31]</sup>, 导致成熟期的生长率下降。朱凯等<sup>[30]</sup>对中型群鸢乌贼肌肉和性腺组织能量积累的研究亦证实这一点, 其研究发现, 鸢乌贼个体在成熟期为 I~II 时, 肌肉组织的绝对能量积累增加显著, 在 IV 期后趋于平缓甚至降低。

性腺组织的绝对能量积累则与之相反。微型群鸢乌贼不同成熟度间的生长差异不显著, 或许是因为微型群的寿命较短、体型较小、生长率较低, 所以不同成熟度间的细微生长差异不明显。

性别差异对鸢乌贼的生长有显著的影响, 国内外学者的研究表明, 中型群雌性鸢乌贼的寿命、体型和生长率明显大于雄性鸢乌贼<sup>[22, 32]</sup>。本研究亦发现, 中型群雌性鸢乌贼的生长率高于雄性, 微型群鸢乌贼的生长率没有出现明显的性别差异。Liu 等<sup>[7]</sup>的研究发现, 雌性鸢乌贼的生长曲线与雄性有差异, 年龄大于 80 d 时, 雌性的生长率明显大于雄性, 并发现雄性的初次性成熟时的年龄和胴长都比雌性小。Schroeder 等<sup>[12]</sup>研究发现, 阿根廷滑柔鱼的雌雄性个体的生长模式有差异, 在胴长大于 6.0 cm 时开始出现差异, 胴长为 6.0~21.3 cm 时, 雄性的绝对生长率高于雌性; 胴长为 21.3~28.2 cm 时, 雌性的绝对生长率高于雄性。分析认为, 由于雄性鸢乌贼出现早熟现象, 能更早地将能量从个体生长转移到性腺发育<sup>[31]</sup>, 使得其生长率降低, 雌性鸢乌贼成熟时相较于雄性个体更大。微型群鸢乌贼寿命短, 生长率相对中型群较低, 且本研究中的微型群鸢乌贼的胴长范围较窄, 为 7.2~10.8 cm, 所以微型群生长率的性别差异不显著。

## 4 结论

本研究认为, 内壳长度较胴长更适合作为生长关系的分析。大个体鸢乌贼的生长率较小个体高, 中型群鸢乌贼生长率高于微型群。中型群鸢乌贼进入了成熟期后生长率降低, 且雌性鸢乌贼的生长率高于雄性。微型群鸢乌贼的生长率在成熟度和性别方面差异不显著。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

### 参考文献 (References):

- [1] Suzuki T, Yamamoto S, Ishii K, et al. On the flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson) in Hawaiian Waters[J]. Bulletin of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 1986, 37(2): 111-123.
  - [2] 粟丽, 陈作志, 张鹏. 南海中南部海域春秋季节鸢乌贼繁殖生物学特征研究[J]. 南方水产科学, 2016, 12(4): 96-102.
- Su L, Chen Z Z, Zhang P. Reproductive biology of purpleback flying squid (*Symplectoteuthis oualaniensis*)

- in the south-central South China Sea in spring and autumn[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(4): 96-102 (in Chinese).
- [3] Li J J, Cai Y C, Zhang P, *et al.* Satellite observation of a newly developed light-fishing "hotspot" in the open South China Sea[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2021, 256: 112312.
- [4] Chembian A J, Mathew S. Growth and mortality of the oceanic squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830) off south-west coast of India[J]. *Indian Journal of Fisheries*, 2016, 63(1): 27-34.
- [5] 朱凯, 王雪辉, 张鹏, 等. 南海南部鳶乌贼中型群与微型群形态学差异及其判别分析[J]. *热带海洋学报*, 2016, 35(6): 82-88.
- Zhu K, Wang X H, Zhang P, *et al.* A study on morphological variations and discrimination of medium and dwarf forms of purple flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the southern South China Sea[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2016, 35(6): 82-88 (in Chinese).
- [6] Liu B L, Chen X J, Li J H, *et al.* Age, growth and maturation of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the eastern tropical Pacific Ocean by statolith analysis[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2016, 67(12): 1973-1981.
- [7] Liu B L, Lin J Y, Feng C L, *et al.* Estimation of age, growth and maturation of purpleback flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis*, in Bashi Channel, central Pacific Ocean[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2017, 16(3): 525-531.
- [8] 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]. *水生生物学报*, 2017, 41(4): 884-890.
- Zhao C X, Chen Z P, He X B, *et al.* Age, growth and population structure of purple back flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea in spring based on statolith microstructure[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41(4): 884-890 (in Chinese).
- [9] 贡艺, 陈新军, 李云凯, 等. 秘鲁外海茎柔鱼摄食洄游的稳定同位素研究[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2874-2880.
- Gong Y, Chen X J, Li Y K, *et al.* A study on feeding ecology and migration patterns of *Dosidicus gigas* off Peru using stable isotope analysis[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(9): 2874-2880 (in Chinese).
- [10] 刘必林, 陈新军, 李建华. 内壳在头足类年龄与生长研究中的应用进展[J]. *海洋渔业*, 2015, 37(1): 68-76.
- Liu B L, Chen X J, Li J H. Advances on age and growth of cephalopods by using gladius, stylets and cuttlebone[J]. *Marine Fisheries*, 2015, 37(1): 68-76 (in Chinese).
- [11] Zuyev G, Nigmatullin C, Chesalin M, *et al.* Main results of long-term worldwide studies on tropical nektonic oceanic squid genus *Sthenoteuthis*: an overview of the Soviet investigations[J]. *Bulletin of Marine Science*, 2002, 71(2): 1019-1060.
- [12] Schroeder R, Perez J A A. Individual growth of the squid *Illex argentinus* off Brazil as reconstructed from the gladius microstructure[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2013, 93(6): 1653-1662.
- [13] Perez J A A, de Aguiar D C, dos Santos J A T. Gladius and statolith as tools for age and growth studies of the squid *Loligo plei* (Teuthida: Loliginidae) off Southern Brazil[J]. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 2006, 49(5): 747-755.
- [14] Gong Y, Li Y K, Chen X J, *et al.* Gladius growth pattern and increment of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the tropical Pacific Ocean[J]. *Aquaculture and Fisheries*, 2018, 3(4): 156-162.
- [15] Wang X F, Liu B L, Li J H, *et al.* Comparative growth increments of gladius surface and cross-sections to estimate *Sthenoteuthis oualaniensis* age[J]. *Marine Biology*, 2018, 165(4): 78.
- [16] Li Y K, Gong Y, Zhang Y Y, *et al.* Inter-annual variability in trophic patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off the exclusive economic zone of Peru, implications from stable isotope values in gladius[J]. *Fisheries Research*, 2017, 187: 22-30.
- [17] Lorrain A, Argüelles J, Alegre A, *et al.* Sequential isotopic signature along gladius highlights contrasted individual foraging strategies of jumbo squid (*Dosidicus gigas*)[J]. *PLoS One*, 2011, 6(7): e22194.
- [18] Arkhipkin A I, Bizikov V A, Fuchs D. Vestigial phragmocone in the gladius points to a deepwater origin of squid (Mollusca: Cephalopoda)[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2012, 61: 109-122.
- [19] 李云凯, 贡艺, 陈新军. 稳定同位素技术在头足类摄食生态学中的应用[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(5): 1541-1546.
- Li Y K, Gong Y, Chen X J. Applications of stable iso-

- tope analysis in the trophic ecology studies of cephalopods[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(5): 1541-1546 (in Chinese).
- [20] 刘必林, 陈新军, 钟俊生. 采用耳石研究印度洋西北海域鳶乌贼的年龄、生长和种群结构[J]. 大连水产学院学报, 2009, 24(3): 206-212.  
Liu B L, Chen X J, Zhong J S. Age, growth and population structure of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwest Indian Ocean by statolith microstructure[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2009, 24(3): 206-212 (in Chinese).
- [21] Arkhipkin A I. Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of the suborder Oegopsina[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2004, 55(4): 341-355.
- [22] Bizikov V A. Growth of *Sthenoteuthis oualaniensis*, using a new method based on gladius microstructure[J]. *ICES Marine Science Symposia*, 1995, 199: 445-458.
- [23] Forsythe J W, Hanlon R T. Growth of the Eastern Atlantic squid, *Loligo forbesi* Steenstrup (Mollusca: Cephalopoda)[J]. *Aquaculture Research*, 1989, 20(1): 1-14.
- [24] Sajikumar K K, Sasikumar G, Venkatesan V, et al. Distribution, age and growth of the diamondback squid, *Thysanoteuthis rhombus* (Cephalopoda: Thysanoteuthidae) from the tropical Arabian Sea[J]. *Fisheries Research*, 2020, 224: 105478.
- [25] 张宇美, 颜云榕, 卢伙胜, 等. 西沙群岛海域鳶乌贼摄食与繁殖生物学初步研究[J]. 广东海洋大学学报, 2013, 33(3): 56-64.  
Zhang Y M, Yan Y R, Lu H S, et al. Study on feeding and reproduction biology of purple flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis* in the western South China Sea[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2013, 33(3): 56-64 (in Chinese).
- [26] Shchetinnikov A S. Feeding spectrum of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Oegopsida) in the Eastern Pacific[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1992, 72: 849-860.
- [27] 江艳娥, 陈作志, 林昭进, 等. 南海海域鳶乌贼中型群与微型群渔业生物学比较[J]. 水产学报, 2019, 43(2): 454-466.  
Jiang Y E, Chen Z Z, Lin Z J, et al. Comparison of fishery biology between medium-form and dwarf-form of *Sthenoteuthis oualaniensis* in South China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(2): 454-466 (in Chinese).
- [28] 龚玉艳, 孔啸兰, 杨玉滔, 等. 南海鳶乌贼微型群体的摄食习性研究[J]. 海洋渔业, 2018, 40(4): 394-403.  
Gong Y Y, Kong X L, Yang Y T, et al. Feeding habits of dwarf-form *Sthenoteuthis oualaniensis* population in the South China Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(4): 394-403 (in Chinese).
- [29] 黄佳兴, 龚玉艳, 徐姗楠, 等. 南海中西部海域鳶乌贼中型群和微型群的营养生态位[J]. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2822-2828.  
Huang J X, Gong Y Y, Xu S N, et al. Trophic niche of medium-form and dwarf-form of purple flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the central and western South China Sea[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(8): 2822-2828 (in Chinese).
- [30] 朱凯, 张立川, 陈新军, 等. 南海鳶乌贼中型群雄性个体肌肉和性腺组织能量积累及其分配[J]. 热带海洋学报, 2019, 38(4): 41-51.  
Zhu K, Zhang L C, Chen X J, et al. Energy accumulation and allocation of somatic and reproductive tissues in medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2019, 38(4): 41-51 (in Chinese).
- [31] Rodhouse P G, Hatfield E M C. Production of soma and gonad in maturing male *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1992, 72(2): 293-300.
- [32] 招春旭, 吴文秀, 邱星宇, 等. 南海不同海域鳶乌贼生长与死亡参数比较[J]. 上海海洋大学学报, 2021, 30(2): 294-300.  
Zhao C X, Wu W X, Qiu X Y, et al. Comparison of growth and mortality parameters for purpleback flying squid in different sea areas of the South China Sea[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2021, 30(2): 294-300 (in Chinese).

## Growth characteristics of *Sthenoteuthis oualaniensis* based on growth increments of gladius in the Eastern Indian Ocean in autumn

GUO Youjun<sup>1</sup>, ZHANG Lizi<sup>1</sup>, LIU Yi<sup>1</sup>, ZENG Xiaowei<sup>1</sup>, ZHAO Chunxu<sup>2</sup>,  
LI Yuan<sup>3</sup>, YAN Yunrong<sup>1,2,4\*</sup>

(1. Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China;

2. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhanjiang),

Marine Resources Big Data Center of South China Sea, Zhanjiang 524013, China;

3. Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen 361005, China;

4. Guangdong Provincial Engineering and Technology Research Center of Far Sea Fisheries Management and Fishing of South China Sea, Zhanjiang 524088, China)

**Abstract:** Gladius is an information carrier of Cephalopoda growth, which is of great significance for the study of the age and the growth of Cephalopoda. Based on the samples collected in Eastern Indian Ocean in autumn, the relationships between gladius length and mantle length and body weight were studied. The growth differences among different mantle length groups, different populations, different maturation stages and different genders of *Sthenoteuthis oualaniensis* were discussed. The results showed that there was a linear relationship between the gladius length and mantle length ( $R^2=0.980$ ), and a power function relationship between gladius length and body weight ( $R^2=0.950$ ), and the mantle length had a power function relationship with the body weight ( $R^2=0.944$ ), too. The growth rate of *S. oualaniensis* increased with the increase of mantle length. There was significant difference in the growth rate between the medium and dwarf form of *S. oualaniensis* ( $P=0.000<0.05$ ) and the growth rate of medium form (0.051-0.071 cm/d) was greater than that of the dwarf form (0.050-0.058 cm/d). The growth rate of the immature *S. oualaniensis* was greater than that of the mature *S. oualaniensis* in the medium form, while the maturity difference of the dwarf form was not obvious ( $P=0.253>0.05$ ). The growth rate of the female *S. oualaniensis* was greater than that of the male in the medium form, while there was no difference of growth rate between the female and male of *S. oualaniensis* in the dwarf form. According to the analysis, the degree of fitting between gladius length and body weight was higher than that between mantle length and body weight, so the gladius length was more suitable as an indicator for growth relationship analysis than body length. The growth rate of the high mantle length group was higher than that of the low mantle length group. The growth rate of medium form was higher, because medium form had an advantage in intraspecific competition. The gonad development resulted in the decrease of growth rate of *S. oualaniensis*, when the medium form of *S. oualaniensis* entered the maturation stage. The prematurity phenomenon of the medium form resulted in that the growth rate of the male *S. oualaniensis* was lower than that of the female. The growth rate range of *S. oualaniensis* in the dwarf form was low and narrow, which was responsible for the no significant difference of growth rate of *S. oualaniensis* in different maturation stage and different genders. The study showed that the gladius of *S. oualaniensis* could be the research materials of *S. oualaniensis* growth and found that there were differences in the growth of *S. oualaniensis* in different mantle length groups, different populations, different maturation stages and different genders.

**Key words:** *Sthenoteuthis oualaniensis*; growth rate; gladius; growth increments; Eastern Indian Ocean

**Corresponding author:** YAN Yunrong. E-mail: yryan\_gdou@163.com

**Funding projects:** Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhanjiang) (ZJW-2019-08); National Programme on Global Change and Air-Sea Interaction (II) (GASI-01-EIND-YD01aut/spr); Guangdong Provincial Engineering and Technology Research Center of Far Sea Fisheries Management and Fishing of South China Sea Matching Funds