



冬季厄尔尼诺发生期日本海太平洋褶柔鱼耳石外形的生长特征

陈子越¹, 陆化杰^{1,2,3,4*}, 刘凯¹, 王芮¹

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 自然资源部海洋生态监测与修复技术重点实验室, 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资源环境科学观测实验站, 上海 201306)

摘要: 太平洋褶柔鱼是西北太平洋海域重要的头足类资源, 深入了解其渔业生态学特性是充分开发该资源的基础。耳石是研究头足类年龄与生长、种群结构和生活史的重要材料。根据 2018 年厄尔尼诺发生期冬季 (12 月) 我国鱿钓船在西北太平洋日本海海域生产调查期间采集的 530 尾太平洋褶柔鱼样本, 首次对厄尔尼诺发生期太平洋褶柔鱼的耳石外形生长特征进行了报道。结果显示, 日本海太平洋褶柔鱼的耳石具有较宽大的背区、侧区和翼区, 以及较狭长的吻区。主成分分析表明, 耳石总长 (TSL)、侧区长 (LDL)、翼区长 (WL) 和最大宽度 (MW) 可以作为描述日本海太平洋褶柔鱼耳石外形生长特征的代表参数。协方差分析表明, 耳石各外形表征参数与胴长、体重间的生长关系不存在性别间显著性差异。赤池信息准则表明, TSL、LDL、MW 与胴长、体重的生长关系适用幂函数生长模型表示, WL 与胴长、体重的生长关系适用线性生长模型表示。研究表明, 随着个体的生长, 太平洋褶柔鱼耳石整体外形轮廓绝对尺寸的生长逐渐减缓, 但耳石整体外部轮廓的相对尺寸基本维持原状。本实验为后续利用耳石研究太平洋褶柔鱼的生活史过程提供了参考, 也为研究异常气候事件对头足类硬组织生长的影响提供了科学依据。

关键词: 太平洋褶柔鱼; 耳石; 生长特性; 厄尔尼诺; 日本海

中图分类号: S 931

文献标志码: A

太平洋褶柔鱼 (*Todarodes pacificus*) 为大洋性浅海种^[1], 生命周期约为 1 年, 个体生长和世代更替速率较快, 生活史过程极易受气候变化和海洋环境变化的影响^[1], 主要栖息在西北太平洋的暖温带海域, 是世界上最早被开发的重要头足类资源之一^[2]。厄尔尼诺 (El Niño) 是指中东太平洋海表温异常偏高的现象, 该现象的发生会对全球海洋环境产生较大的影响^[3]。

耳石是头足类保持游动平衡的重要器官, 具有形态稳定、不易腐蚀、轮纹清晰等特性, 记录了头足类生活史过程中大量的生态学信息, 在头足类的渔业生物学和生态学研究得到了广泛应用^[4]。国内外学者仅对太平洋褶柔鱼的种群划分^[5]、年龄生长^[6]、繁殖特性^[5,7]、渔场学^[8-9] 等方向开展了相关研究, 但太平洋褶柔鱼资源易受气候和海洋环境变化的影响^[10], 当前国内未见针对这二者

收稿日期: 2022-07-05 修回日期: 2022-10-16

资助项目: 国家重点研发计划 (2019YFD090402); 国家自然科学基金 (NSFC41506184, NSFC41876141)

第一作者: 陈子越 (照片), 从事头足类渔业生态学研究, E-mail: ziyuechen_shou@163.com

通信作者: 陆化杰, 从事头足类渔业生态学研究, E-mail: hjlu@shou.edu.cn



变化影响其耳石外形生长和关键生活史的研究。为此, 本研究根据中国鱿钓船于冬季厄尔尼诺发生期(2018年12月)在日本海采集的太平洋褶柔鱼样本, 对异常气候下其耳石外部形态生长特性展开首次研究, 旨在通过耳石这一载体了解全球气候异常对太平洋褶柔鱼渔业生态学的变化规律, 为合理开发、科学管理太平洋褶柔鱼资源提供科学依据, 为维护我国渔业权益提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 调查时间和海域

本次调查采集时间为2018年12月, 调查海域为日本海(图1), 调查船只为中国鱿钓船, 每个作业日从各个采样站点的渔获物中随机抽取15~20尾太平洋褶柔鱼样本, 整个调查采样期间共采集530尾样本, 经低温冷藏运回实验室进行后续实验。实验过程中操作人员严格遵守实验动物相关伦理规范。

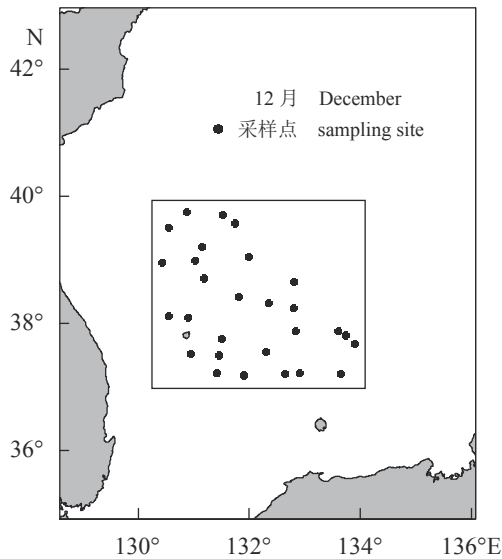


图1 太平洋褶柔鱼采样分布图

Fig. 1 Distribution of sampling site of *T. pacificus*

1.2 生物学测定

在实验室中对解冻后的太平洋褶柔鱼进行生物学测定, 包括胴长(mantel length, ML)、体重(body weight, BW)等, 对性腺成熟度等级、性别和胃饱满度等进行判定^[11-12]。ML测量数值精确至1 mm, 体重测量数值精确至1 g。太平洋褶柔鱼的性成熟度等级判定参照头足类性成熟等级划分标准^[11], 胃饱满度等级划分采用5级标准^[12]。

<https://www.china-fishery.cn>

将头部平衡囊中的耳石小心取出后进行编号, 存放于盛有95%乙醇溶液的1.5 mL离心管中, 浸制溶液需占离心管容积的2/3, 以便完全将耳石浸泡其中, 清除包裹耳石的软膜和表面有机物^[13]。实验中共提取完整耳石样本247对(雌122对、雄125对)。

1.3 耳石外部形态参数测量

对右耳石进行图像采集。首先将耳石水平放置在载玻片上, 耳石凸面朝上, 使用Nikon ZOOM645S显微镜(物镜×0.8、×1.0、×2.0、×3.0、×4.0、×5.0倍; 目镜×10、×50倍), 采用CCD进行拍照, 利用显微图像测量软件YR-MV1.0对耳石各外部形态参数进行测量^[13]。

测量过程中, 沿两个方向(垂直和水平)对耳石的图像进行校准, 然后对耳石总长(total statolith length, TSL)、最大宽度(maximum width, MW)、吻区长(rostrum length, RL)、吻区宽(rostrum width, RW)、吻侧区长(rostrum lateral dome length, RLL)、背侧区长(ventral dorsal dome length, DLL)、侧区长(lateral dome length, LDL)、翼区长(wing length, WL)、翼区宽(wing width, WW)等9个外部形态参数进行测量(图2)^[13]。同一样本的数据由2人分别独立测量, 若2次测量的误差超过5%, 则重新测量, 否则取2次测量结果的平均值, 测

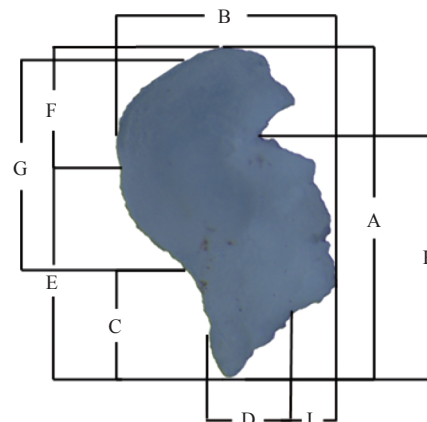


图2 太平洋褶柔鱼耳石外部形态参数示意图

A. 耳石总长, B. 最大宽度, C. 吻区长, D. 吻区宽, E. 吻侧区长, F. 背侧区长, G. 侧区长, H. 翼区长, I. 翼区宽, 下同。

Fig. 2 Scheme of morphometrical parameters of statolith of *T. pacificus*

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

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

量结果精确至 0.01 μm ^[13]。

1.4 数据分析

通过 R 3.6.0 软件对太平洋褶柔鱼耳石的 9 个外部形态参数进行主成分分析 (PCA), 获得能够表征耳石外部形态长度和宽度的外形表征参数^[13]。

采用协方差分析法 (ANCOVA) 分析耳石外形表征参数与 ML 和 BW 间是否存在性别间的显著差异^[13]。

采用线性生长模型、指数生长模型、幂函数生长模型和对数生长模型拟合太平洋褶柔鱼耳石外形表征参数与 ML 和 BW 的生长模型^[14-15]。

线性生长模型:

$$y = ax + b \tag{1}$$

指数生长模型:

$$y = ae^{bx} \tag{2}$$

对数生长模型:

$$y = a \ln x + b \tag{3}$$

幂函数生长模型:

$$y = ax^b \tag{4}$$

式中, a、b 为常数; y 为耳石各外形表征参数, 单位为 μm ; x 为 ML 或 BW, 单位为 mm 或 g。

采用最大似然法估计生长模型参数, 根据赤池信息准则 (Akaike's information criterion, AIC) 进行生长模型间的比较和选取^[14-17]:

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

式中, a、b、c 为常数; σ^2 为误差项方差^[14-17], 初始值拟定为总样本平均胴长的 15%; t 为日龄, 单位为 d; L_∞ 为渐进长度, L 为外部形态参数, 单位为 μm 。

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

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。选取 AIC 值最小的模型为最适生长模型^[14-17]。

2 结果

2.1 胴长、体重分布特性及耳石外部形态参数

太平洋褶柔鱼的雌、雄性样本 ML 范围分别为 117~282 mm 和 145~248 mm, BW 范围分别为 54~404 g 和 95~297 g。雌性样本优势 ML 和优势 BW 分别为 151~230 mm 和 111~230 g, 占样本总数的 78.69% 和 67.21%。雄性样本优势 ML 和优势 BW 分别为 151~230 mm 和 111~230 g, 占样本总数的 76.00% 和 67.20% (图 3-a, b)。

测量发现, 太平洋褶柔鱼的耳石具有典型的背区、侧区、吻区和翼区结构, 背区、侧区和翼区宽大, 吻区窄长 (图 4)。不同性别耳石各外部形态参数见表 1。

2.2 主成分分析

对 9 个耳石外部形态参数在 R 3.6.0 软件中进行主成分分析, 结果显示, 第一、第二、第三和第四主成分解释形态参数的贡献率分别为 68.22%、

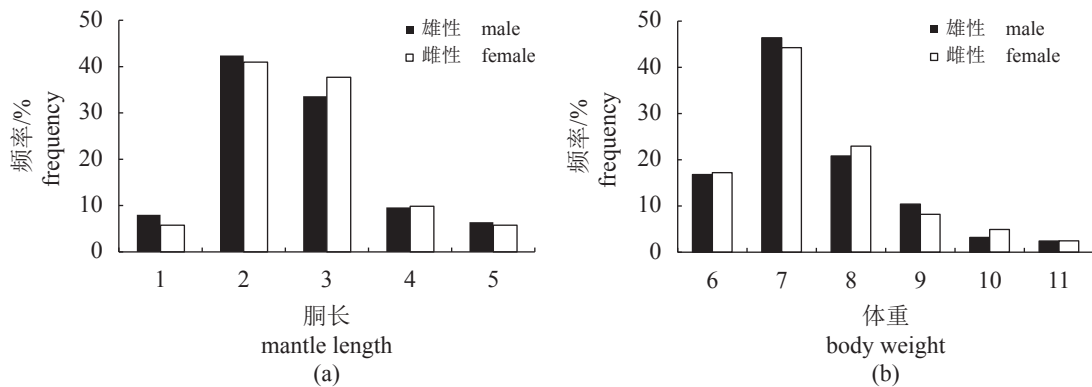


图 3 太平洋褶柔鱼胴长和体重组成

(a) 胴长; (b) 体重。

Fig. 3 Composition of mantle length and body weight of *T. pacificus*

(a) mantle length, ML, 1. 110~150 mm, 2. 151~190 mm, 3. 191~230 mm, 4. 231~270 mm, 5. >270 mm; (b) body weight, BW, 6. 50~110 g, 7. 111~170 g, 8. 171~230 g, 9. 231~290 g, 10. 291~350 g, 11. 351~410 g.

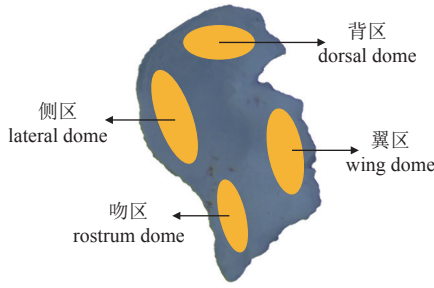


图 4 耳石各区分布示意图

Fig. 4 Scheme of each dome of statolith of *T. pacificus*

13.56%、6.87% 和 5.05%，累计贡献率为 93.70% (表 2)。第一主成分与表示耳石长度的 TSL、LDL 和 WL 及表示耳石宽度的 MW 均呈较大正相关，达到 86.83% 以上；第二主成分与表示耳石长度的 RL 和 DLL 及表示耳石宽度的 MW 和 WW 均

呈负相关，与表示耳石宽度的 RW 呈现正相关；第三主成分与表示耳石长度的 DLL 和 LDL 均呈正相关；第四主成分与 RL、RW、DLL 和 WL 均呈正相关，与 TSL、RLL 和 LDL 均呈负相关。

综上所述，参考耳石外部形态参数的选取标准，选取累计贡献率达标的 TSL、LDL 和 WL 作为耳石长度的外形表征参数，选取 MW 作为耳石宽度的外形表征参数^[13, 18-19]。

2.3 外形表征参数与体重的关系

ANCOVA 表明，TSL ($F=5.14, P=0.07>0.05$)、MW ($F=4.52, P=0.06>0.05$)、LDL ($F=8.66, P=0.06>0.05$)、WL ($F=2.82, P=0.09>0.05$) 与 BW 间均不存在性别间的显著差异。因此，不需要区分性别对 TSL、MW、LDL 和 WL 与 BW 间的生长关系

表 1 太平洋褶柔鱼耳石各外部形态参数

Tab. 1 Morphometrical parameters of statolith for *T. pacificus*

雄性外部形态参数 morphometrical parameters of males				雌性外部形态参数 morphometrical parameters of females			
	最小值 minimum	最大值 maximum	均值 average		最小值 minimum	最大值 maximum	均值 average
耳石总长 TSL	806.04	1302.54	1040.02±95.20	耳石总长 TSL	858.29	1282.27	1020.41±92.03
最大宽度 MW	490.27	832.63	625.49±68.31	最大宽度 MW	482.53	802.40	610.09±63.77
吻区长 RL	215.01	470.42	339.26±65.43	吻区长 RL	188.77	438.17	335.09±67.08
吻区宽 RW	112.73	477.08	189.02±51.76	吻区宽 RW	100.20	359.91	194.51±50.48
吻侧区长 RLL	529.18	979.77	728.34±22.03	吻侧区长 RLL	558.89	998.80	724.06±26.39
背侧区长 DLL	387.86	755.18	518.24±85.05	背侧区长 DLL	342.79	749.30	494.94±64.50
侧区长 LDL	579.70	996.71	716.52±79.25	侧区长 LDL	550.71	955.42	692.32±88.29
翼区长 WL	671.23	1105.10	888.82±119.20	翼区长 WL	583.11	1101.42	867.21±101.07
翼区宽 WW	132.44	580.93	312.68±91.41	翼区宽 WW	102.79	432.69	289.35±77.12

表 2 太平洋褶柔鱼耳石 9 项外部形态参数 4 个主成分负荷值和贡献率

Tab. 2 Loadings of 4 principal components for 9 morphometrical parameters of *T. pacificus*

外部形态参数 morphometrical parameters	主成分分析 principal component analysis			
	1	2	3	4
耳石总长/μm TSL	0.98	0.04	-0.06	-0.03
最大宽度/μm MW	0.94	-0.09	0.12	-0.01
吻区长/μm RL	0.82	-0.07	-0.35	0.41
吻区宽/μm RW	0.46	0.83	0.10	0.08
吻侧区长/μm RLL	0.86	0.09	-0.38	-0.27
背侧区长/μm DLL	0.80	-0.02	0.49	0.26
侧区长/μm LDL	0.87	0.08	0.23	-0.38
翼区长/μm WL	0.93	0.04	-0.15	0.02
翼区宽/μm WW	0.63	-0.71	0.09	-0.02
贡献率/% contribution rate	68.22	13.56	6.87	5.05
累计贡献率/% cumulative rate	68.22	81.78	88.65	93.70

开展研究。经方程拟合、最大似然法则优化和 AIC 值比较, TSL、MW 和 LDL 与体重的生长关系最适合用幂函数生长模型表示 (图 5-a~c), WL 与体重的生长关系最适合用线性生长模型表示 (图 5-d) (表 3, 最优模型以加粗标注)。

2.4 外形表征参数与胴长的关系

ANCOVA 表明, TSL ($F=4.48, P=0.06>0.05$)、MW ($F=3.90, P=0.07>0.05$)、LDL ($F=7.88, P=0.05>0.05$)、WL ($F=2.33, P=0.13>0.05$) 与 ML 间均不

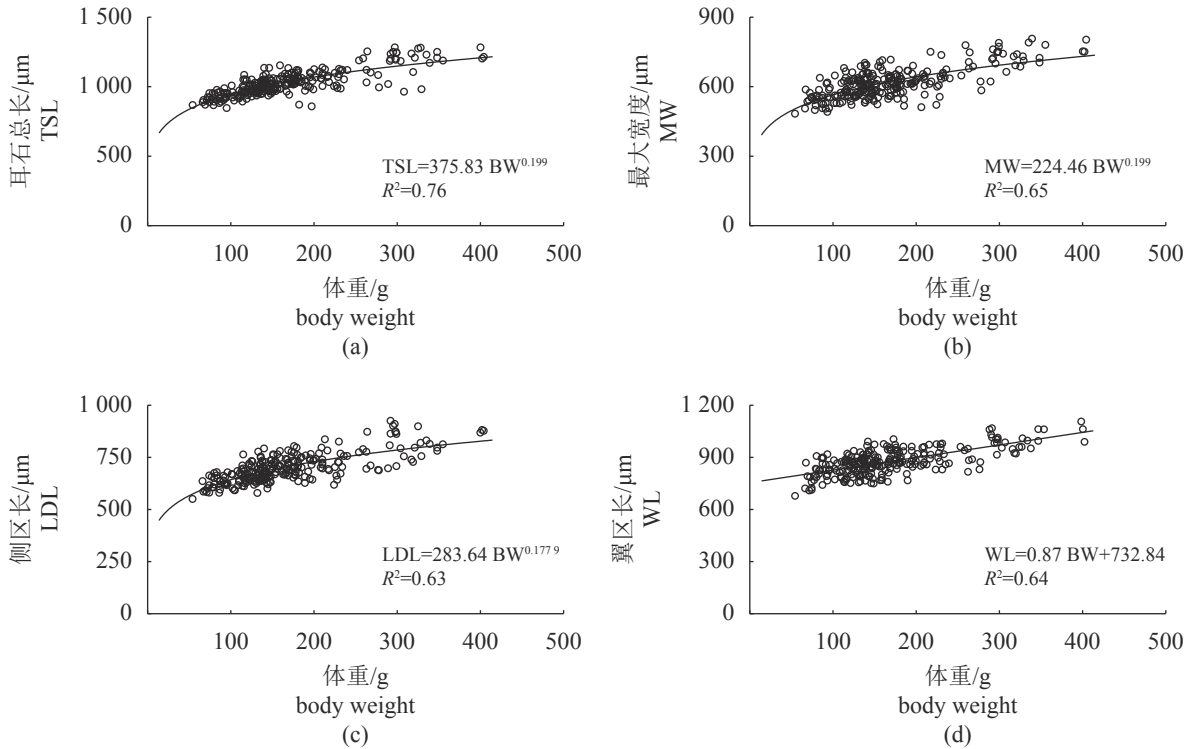


图 5 太平洋褶柔鱼耳石外形表征参数与体重的关系

Fig. 5 Relationship between morphometrical parameters of statolith and body weight for *T. pacificus*

表 3 太平洋褶柔鱼耳石外形表征参数与体重生长模型的生长参数与 AIC 值比较

Tab. 3 Comparison of AIC and morphometrical parameters of statolith for body weight growth models of *T. pacificus*

外形参数 morphometrical parameters	生长模型 growth model	a	b	AIC	R ²
耳石总长 TSL	线性 linear	1.15	834.73	2 561.33	0.73
	幂函数 power	375.83	0.20	2 247.94	0.76
	指数 exponential	851.12	0.01	2 669.05	0.71
	对数 logarithm	205.03	-5.31	2 886.86	0.76
最大宽度 MW	线性 linear	0.70	498.26	2 669.21	0.60
	幂函数 power	224.46	0.20	2 568.37	0.65
	指数 exponential	507.48	0.01	2 886.86	0.62
	对数 logarithm	122.71	-3.65	2 910.57	0.64
侧区长 LDL	线性 linear	0.70	580.06	2 669.36	0.61
	幂函数 power	283.64	0.18	2 548.60	0.63
	指数 exponential	588.79	0.01	2 886.86	0.59
	对数 logarithm	124.53	70.36	2 908.33	0.63
翼区长 WL	线性 linear	0.87	732.84	2 568.99	0.64
	幂函数 power	378.18	0.17	2 668.96	0.62
	指数 exponential	745.33	0.01	2 886.86	0.63
	对数 logarithm	149.15	127.36	3 247.88	0.62

存在性别间的显著差异。因此, 不需要区分性别对 TSL、MW、LDL 和 WL 与 ML 间的生长关系开展研究。经方程拟合、最大似然法则优化和 AIC 值比较 (表 4), TSL、MW 和 LDL 与 ML 的

生长关系最适合用幂函数生长模型表示 (图 6-a, c), WL 与 ML 的生长关系最适合用线性生长模型表示 (图 6-d) (表 4, 最优模型以加粗标注)。

表 4 太平洋褶柔鱼耳石外形表征参数与胴长生长模型的生长参数与 AIC 值比较

Tab. 4 Comparison of AIC and morphometrical parameters of statolith for mantle length growth models of *T. pacificus*

外形参数 morphometrical parameters	生长模型 growth model	a	b	AIC	R ²
耳石总长 TSL	线性 linear	3.35	375.20	2777.26	0.77
	幂函数 power	35.26	0.64	2669.13	0.78
	指数 exponential	546.65	0.01	2857.31	0.77
	对数 logarithm	661.83	-2455.70	2948.18	0.77
最大宽度 MW	线性 linear	2.01	222.41	2795.59	0.65
	幂函数 power	20.84	0.64	2493.69	0.66
	指数 exponential	325.74	0.01	2857.31	0.65
	对数 logarithm	396.85	-1474.11	2669.17	0.66
侧区长 LDL	线性 linear	1.99	309.11	2857.31	0.63
	幂函数 power	35.51	0.55	2669.17	0.63
	指数 exponential	400.14	0.01	2762.16	0.62
	对数 logarithm	395.59	-1384.40	2988.01	0.63
翼区长 WL	线性 linear	2.46	399.26	2669.15	0.64
	幂函数 power	52.70	0.53	2732.83	0.62
	指数 exponential	514.83	0.01	2857.31	0.64
	对数 logarithm	479.83	-1646.50	2796.63	0.63

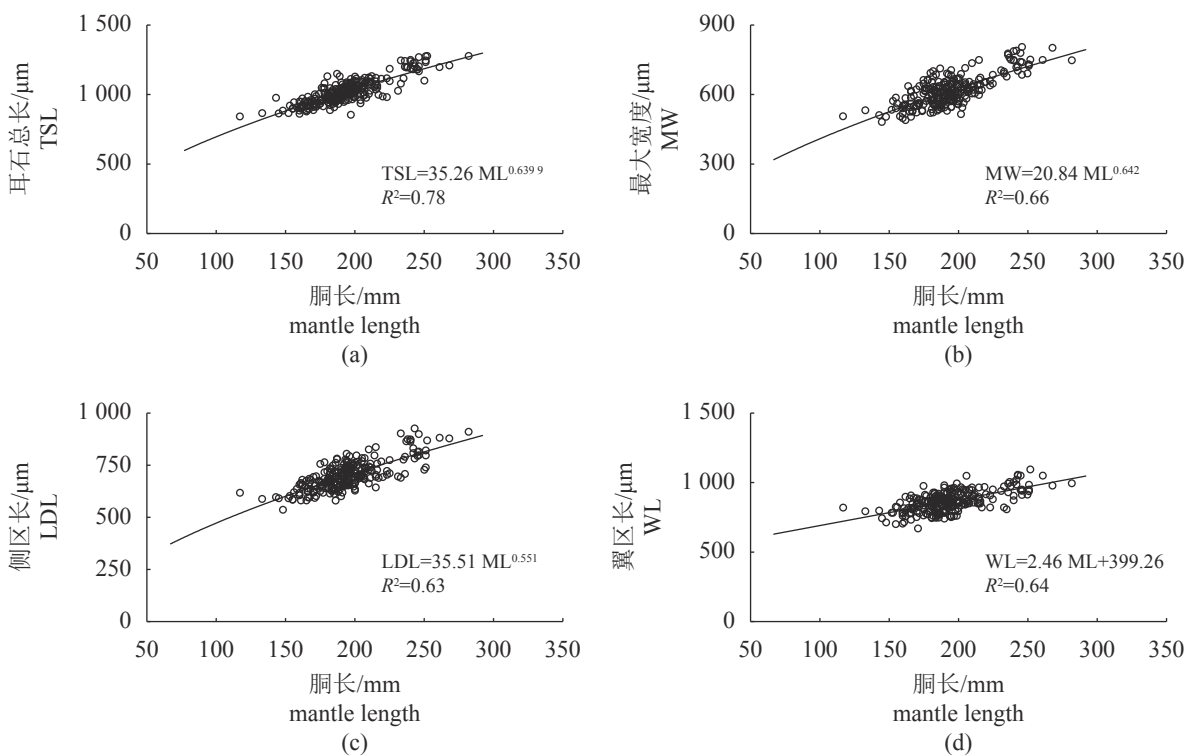


图 6 太平洋褶柔鱼耳石外形表征参数与胴长的关系

Fig. 6 Relationship between morphometrical parameters of statolith and mantle length for *T. pacificus*

2.5 耳石各区长度与耳石总长比值与胴长的关系

随着太平洋褶柔鱼胴长的增加, 太平洋褶柔鱼各耳石参数 MW、RW、RLL、DLL、LDL、RL、WL 和 WW 与 TSL 间的比值波动较小, 平均值约

为 59.89%、18.52%、71.31%、49.67%、67.99%、32.78%、84.30% 和 29.42%, 说明耳石各区长度与 TSL 的比值基本维持稳定(图 7)。

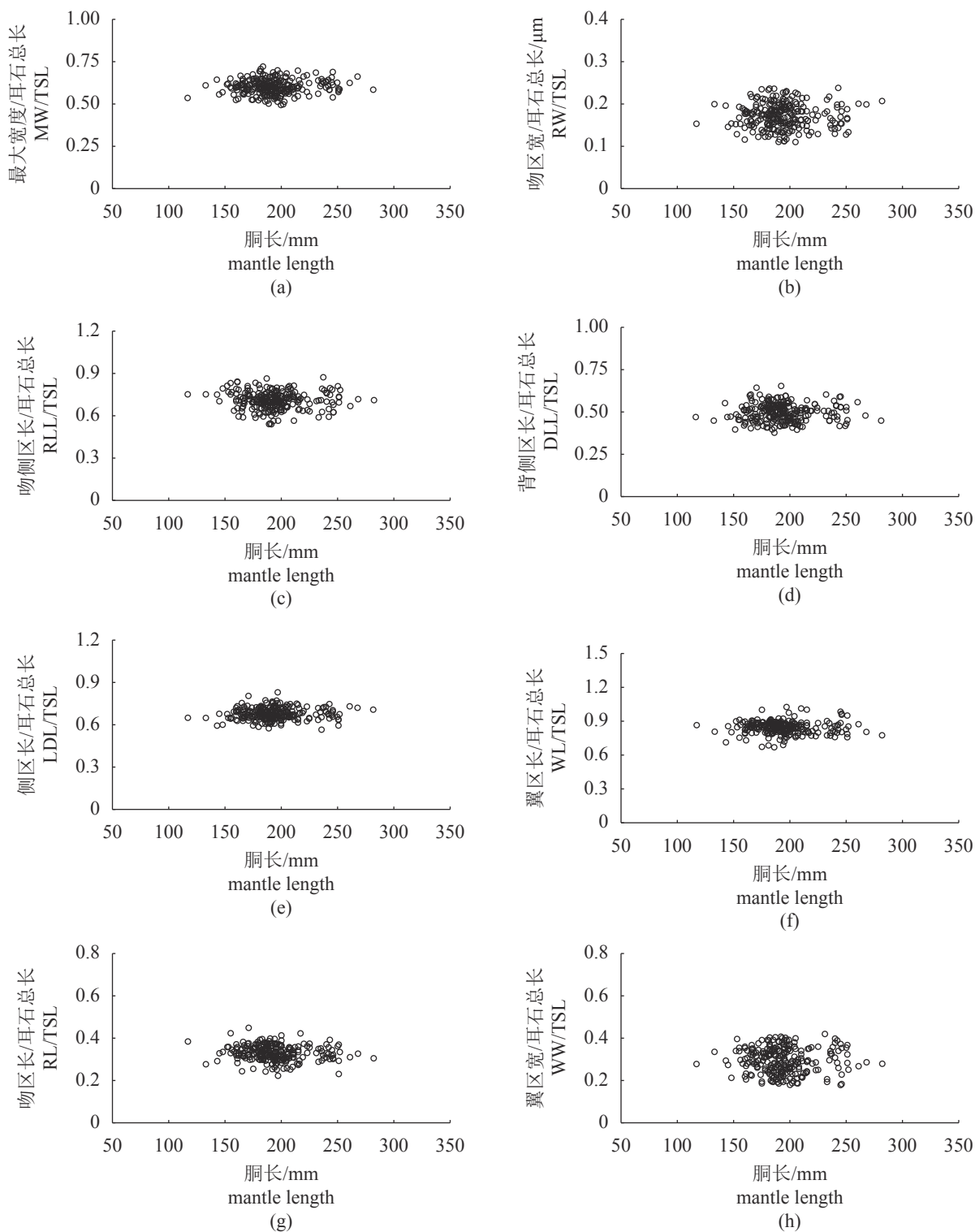


图 7 耳石各区长度与耳石总长比值与胴长的关系

Fig. 7 Relationships between relative length of each dome in respect to the total statolith length and mantle length

2.6 耳石外形参数与胴长之比

太平洋褶柔鱼各耳石外部形态参数 TSL、MW、LDL、WL 与胴长的比值分别由胴长 130 mm 时的 6.67%、3.73%、4.42% 和 5.98%，下降到胴长 280 mm 时的 4.47%、2.65%、2.77% 和 3.92% (图 8)。说明随着太平洋褶柔鱼胴长的增加，耳石各区 TSL、MW、LDL 和 WL 与 ML 的比值呈下降趋势。

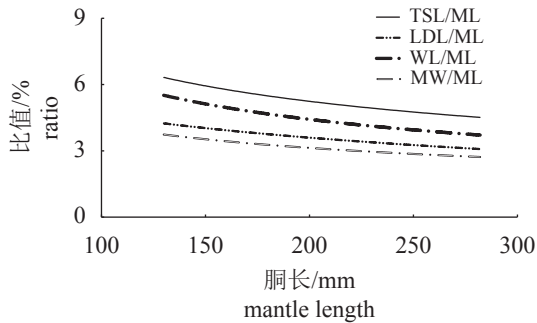


图 8 耳石各外形表征参数与胴长之比

Fig. 8 Ratio of each morphological parameters of statolith to mantle length

3 讨论

3.1 耳石形态特征及外形表征参数选择

太平洋褶柔鱼耳石的背区、侧区和翼区部分较为宽大，吻区较狭长，这与同属柔鱼科 (Ommastrephidae) 的茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*)^[18]、柔鱼 (*Ommastrephes bartramii*)^[19]、鸢乌贼 (*Sthenocephalus oualaniensis*)^[20] 和阿根廷滑柔鱼 (*Illex argentinus*)^[21] 的耳石外部形态特征相似，而隶属

鸢乌贼科 (Gonatidae) 的北方拟鸢乌贼 (*Gonatopsis borealis*) 则与柔鱼科的耳石形态特征存在显著差异^[22]，可认为耳石外部形态特征能够作为头足类科属划分的重要依据。研究表明，生活在大洋中上层的头足类耳石翼区较为宽大，吻区狭长，太平洋褶柔鱼与上述其他大洋性柔鱼栖息水层均集中在大洋中上层水域^[2, 23]，可认为耳石外部形态特征的差异与头足类栖息的水层间存在着紧密联系，能够作为判断其栖息水层和环境的科学根据^[18]。

主成分分析表明，TSL、LDL 和 WL 能够作为日本海海域太平洋褶柔鱼耳石长度的外形表征参数，MW 能够作为表征耳石宽度的外形表征参数。相关研究发现，经同一方法筛选后，不同种头足类的耳石外形表征参数存在显著差异。同为柔鱼科的西北太平洋柔鱼耳石长度的外形表征参数为 TSL、RL 和 WL^[19]，耳石宽度的外形表征参数为 RW 和 WW^[19]。西南大西洋阿根廷滑柔鱼耳石长度的外形表征参数为 TSL，耳石宽度的外形表征参数为 MW^[21]。智利外海茎柔鱼耳石长度的外形表征参数为 TSL、WL 和 RLL，耳石宽度的外形表征参数为 MW^[18] (表 5)。

不同海域同种头足类的耳石外形表征参数也存在一定差异，南海西沙群岛海域鸢乌贼耳石长度的外形表征参数为 TSL、LDL 和 WL^[24]。南海中部鸢乌贼耳石长度的外形表征参数为 TSL、RL、DLL 和 WL^[20]。印度洋西北海域鸢乌贼耳石长度的外形表征参数为 TSL、LDL、DLL、RLL 和 WL^[25]。以上研究中，耳石宽度的外形表征参数均为 MW。阿根廷滑柔鱼秋季群耳石长度的外形表征参数为 TSL 和 DDL (背区长)，耳石宽度的外形

表 5 不同头足类耳石外形表征参数

Tab. 5 Morphological parameters of statolith for different cephalopods

物种 species	参考文献 reference	外形表征参数 morphological parameters
太平洋褶柔鱼 <i>T. pacificus</i>	本研究	TSL、LDL、WL、MW
柔鱼 <i>O. bartramii</i>	[19]	TSL、RL、WL、RW、WW、RW、WW
茎柔鱼 <i>D. gigas</i>	[18]	TSL、RLL、MW
阿根廷滑柔鱼 <i>I. argentinus</i>	[21]	TSL、MW
阿根廷滑柔鱼(秋季群) <i>I. argentinus</i> (autumn group)	[26]	TSL、DDL、RW、WW
阿根廷滑柔鱼(冬季群) <i>I. argentinus</i> (winter group)	[26]	TSL、DLL、RW、MW
鸢乌贼(西北印度洋) <i>S. oualaniensis</i> (Northwest Indian Ocean)	[25]	TSL、LDL、DLL、RLL、WL、MW
鸢乌贼(南海中部) <i>S. oualaniensis</i> (the central South China Sea)	[20]	TSL、RL、DLL、WL、MW
鸢乌贼(南海西沙群岛) <i>S. oualaniensis</i> (Xisha Islands in the South China Sea)	[24]	TSL、LDL、WL、MW
北方拟鸢乌贼 <i>G. borealis</i>	[22]	TSL、RLL、LDL、WL、MW

表征参数为 RW 和 WW; 冬季群耳石长度的外形表征参数为 TSL 和 DLL, 耳石宽度的外形表征参数为 RW 和 MW^[26] (表 5)。

总结上述研究, 柔鱼类耳石长度的外形表征参数都包含 TSL, WL 也有较高的包含率, 耳石宽度的外形表征参数基本都包含 MW, 但不同头足类的外形表征参数存在一定差异, 可能是由于各自拥有不同的自身生长特性, 亦或经历不同的海洋环境所致。因此, 耳石长度外形表征参数 TSL、LDL、WL 和耳石宽度外形表征参数 MW 具备较好的代表性, 能够用以描述日本海太平洋褶柔鱼的耳石长度和宽度的变化特性。

3.2 胴长和体重分布与耳石外形表征参数的关系

本研究表明, 厄尔尼诺发生期太平洋褶柔鱼的雌雄样本优势 ML 和 BW 范围分别为 151~230 mm 和 50~230 g, 而同年春季拉尼娜发生期的太平洋褶柔鱼优势 ML 和 BW 范围分别为 180~240 mm 和 60~240 g^[27], 较本研究中的优势 ML 和 BW 范围大。厄尔尼诺现象发生时, 西北太平洋海域的 SST 较正常时期和拉尼娜现象发生期低; 拉尼娜现象发生时, 该海域的 SST 偏高^[28]。海洋环境温度变化是影响头足类个体大小和生活史的关键因素^[29], 较高的 SST 会促使头足类的生长速率加快, 胴体较小; 较低的 SST 则促使其生长速率变慢, 胴体较大^[30]。同时, 头足类在生活史早期的前 3 个月中所经历的海环境温度变化的剧烈变化, 会对其整个生活史后期的个体生长特性造成较大影响^[31] (图 9)。

太平洋褶柔鱼的生命周期较短, 约为 1 年^[2]。本研究中, 太平洋褶柔鱼样本采自 2018 年 12 月 (厄尔尼诺发生期), 主要生长期为 2018 年 5—10 月 (正常时期), 早期生活史阶段为 2018 年 1—4 月 (拉尼娜发生期); 而 2018 年春季 (拉尼娜发生期) 捕获样本的早期生活史阶段则为 2017 年 (正常时期)^[27] (图 9)。研究表明, 西北太平洋海域的热含量在厄尔尼诺发生期减少, SST 较其他年份偏低; 拉尼娜发生期其热含量增加, SST 较其他年份偏高^[32-33]。因此, 本研究的样本虽采自厄尔尼诺发生期 (SST 偏低) 影响的海域, 但样本的早期生活史阶段则处于拉尼娜发生期, 并且受到该现象的影响 (SST 偏高), 致使其 ML 和 BW 较小; 而采集自拉尼娜发生期 (SST 偏高) 的样本, 其早期生活史阶段处于气候正常时期 (SST 正常), 故其胴

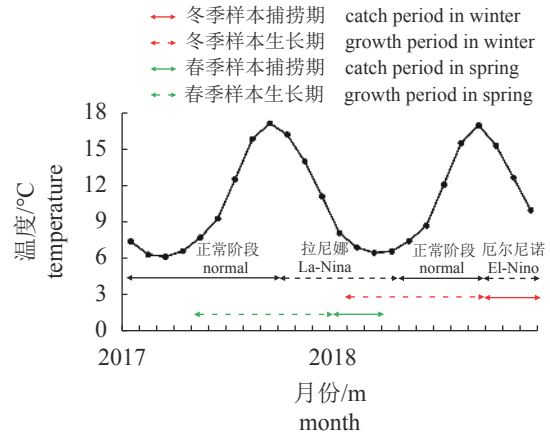


图 9 太平洋褶柔鱼采样期和生长期示意图

春季样本信息引自^[27]。

Fig. 9 Distribution of sampling dates and growth periods for *T. pacificus*

Information of spring samples was cited from^[27].

体发育状况优于本研究中的个体, ML 和 BW 较大^[27] (图 9)。此外, 本研究中的 BW 范围较 ML 范围跨度大, 可能是由于 BW 值易受胃饱满度和性腺发育程度的影响, 后续研究中应注意结合这两方面进行深入分析。

生长模型拟合结果显示, TSL、MW 和 LDL 与 ML 和 BW 的生长关系最适用幂函数生长模型描述, WL 与 ML 和 BW 的生长关系最适用线性生长模型描述。南海中部海域鸢乌贼的耳石外形表征参数 TSL、MW 和 WL 与 ML 间的生长关系最适用对数生长模型表示^[20]。雄性北方拟贻乌贼的耳石外形表征参数 MW、LDL 和 WL 与 ML 间的生长关系最适用幂函数生长模型表示, TSL 和雌性样本的 MW 适用线性生长模型表示, 雌性样本的 LDL 则适用指数生长模型表示^[22]。本研究中, 耳石外形表征参数与 ML 的生长关系与墨西哥湾茎柔鱼^[34]、西南大西洋阿根廷滑柔鱼^[21] 以及印度洋鸢乌贼^[25] 的研究结果相似。

阿根廷滑柔鱼耳石外形表征参数 TSL、MW 和 LDL 与 BW 间呈指数生长关系^[21]。雄性北方拟贻乌贼的 MW 和 LDL 与 BW 呈指数生长关系, 雌性样本的 TSL、MW 和 LDL 与 BW 呈线性生长关系, 而其他外形表征参数与 BW 间呈幂函数生长关系^[22]。不同种类、种群、海域和性别的头足类生长模型存在显著差异, 这是外界海洋环境因子和内在生物学特性共同作用所导致的, 单一海域和种类的生长模型仅适用于单一的研究对象^[35], 且由于捕捞方式为鱿钓作业, 因此研究样本中缺

乏早期生活史阶段的个体, 所拟合的生长模型大多仅能用于描述研究对象亚成体和成体阶段的生长特性。

3.3 耳石相对和绝对外部形态特征

研究表明, 随着胴长的增加, 日本海太平洋褶柔鱼耳石各区与 TSL 的比值基本稳定。西北印

度洋鳶乌贼^[25]、南海中部海域鳶乌贼^[20]、躄乌贼 (*G. fabricii*)^[36]、北方拟躄乌贼^[22] 和西南大西洋阿根廷滑柔鱼^[21] 虽与日本海太平洋褶柔鱼耳石各区与 TSL 的比值存在差异, 但均有着较稳定的比值。这说明在厄尔尼诺年间, 太平洋褶柔鱼的耳石整体外部轮廓随胴体生长而基本维持原状 (表 6)。

表 6 头足类耳石外形表征参数与耳石总长比值

Tab. 6 Ratio of morphological parameters of cephalopods statolith to total statolith length

	种类 species	参考文献 reference	外形表征参数 morphological parameters			
			DLL	LDL	WL	RL
太平洋褶柔鱼	<i>T. pacificus</i>	本研究	49.67	67.99	84.30	32.78
鳶乌贼(西北印度洋)	<i>S. oualaniensis</i> (Northwest Indian Ocean)	[25]	42.00	57.00	75.00	49.00
鳶乌贼(南海中部)	<i>S. oualaniensis</i> (the central South China Sea)	[20]	48.05	60.05	67.59	35.44
躄乌贼	<i>G. fabricii</i>	[36]	52.00	36.00	52.00	*
北方拟躄乌贼	<i>G. borealis</i>	[22]	35.66	55.84	85.82	*
阿根廷滑柔鱼	<i>I. argentines</i>	[21]	34.00	64.00	81.00	*

注: “*”表示未在参考文献中出现的耳石外形参数。

Notes: “*” are indicated morphological parameters of statoliths that do not appear in references.

耳石各外形表征参数 TSL、MW、LDL 和 WL 与 ML 的比值呈下降趋势, 这说明随着太平洋褶柔鱼胴长的增加, 耳石整体绝对外部轮廓的生长逐渐减缓。游动过程中, 头足类根据平衡囊中的耳石来感知囊中淋巴液流动, 从而识别自身的位置, 并且控制游动方向和泳速^[37-38]。在生活史早期, 头足类的游动能力较弱, 主要移动方式是随洋流被动漂浮, 需要较大的耳石感受外界洋流的加速度和方向, 该阶段耳石生长速率较快。在生活史中后期, 头足类的活动能力变强, 主要移动方式是自主游泳, 耳石感知加速度的作用相对减弱, 耳石生长逐渐减缓^[37-38]。

3.4 厄尔尼诺发生期对耳石形态的影响

2018 年 12 月为厄尔尼诺发生期, 西北太平洋海域的热含量减少, 日本海的 SST 较正常年份 (2019 年) 和拉尼娜发生期 (2017 年下半年) 偏低, 气候异常现象的发生极易引起海洋环境发生剧烈变化^[32-33, 39]。厄尔尼诺现象发生时, 西北太平洋海域的 SST 偏低, 柔鱼的栖息地适宜指数下降, 海洋环境不利于柔鱼生长, 柔鱼耳石尺寸较小。拉尼娜现象发生时, 栖息海域 SST 偏高, 海洋环境利于柔鱼生长, 柔鱼耳石尺寸较厄尔尼诺现象发生期大^[38]。也有研究表明, 较高的水温条件下, 东南太平洋茎柔鱼耳石生长速率加快^[40]。但通常情

况下, 较高的水温会加快头足类的生长速率, 促进新陈代谢, 耳石生长状况良好, 低水温则相反^[41-42]。

太平洋褶柔鱼为 1 年生头足类, 渔业生物学、生态学特性和硬组织生长特性均易受海洋环境变化的影响^[2, 38]。本研究中, 太平洋褶柔鱼样本虽采自厄尔尼诺发生期, 但生活史早期阶段却受到拉尼娜现象的影响 (SST 偏高), 进而导致胴体生长情况劣于正常年份 (SST 偏低) 孵化的样本^[27], 这与同生活在西北太平洋的柔鱼胴体生长特性正好相反^[38], 可能是由于二者自身的生物学特性所致。由于头足类的耳石生长特性与胴体生长密切相关, 因此可认为太平洋褶柔鱼的耳石生长特性也受到了厄尔尼诺现象的显著影响^[37-38]。但目前仅有针对性气候异常影响太平洋褶柔鱼渔业生物学特性的研究^[27], 而气候异常对其耳石生长特性的研究为首次报道, 故无法深入比较和探讨厄尔尼诺发生期、拉尼娜发生期和正常时期的太平洋褶柔鱼耳石生长特性差异。后续本团队将加大力度持续采样, 结合本研究成果探究不同气候下太平洋褶柔鱼的渔业生物学和生态学特性差异。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

[1] Yu W, Zhang Y, Chen X J, et al. Response of winter

- cohort abundance of Japanese common squid *Todarodes pacificus* to the ENSO events[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 37(6): 61-71.
- [2] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 318-319.
- Chen X J, Liu B L, Wang Y G. Cephalopods of world[M]. Beijing: China Ocean Press, 2009: 318-319 (in Chinese).
- [3] 陆化杰, 宁欣, 刘维, 等. 不同气候条件下南海西沙海域鳶乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)渔业生物学比较研究[J]. *海洋与湖沼*, 2021, 52(4): 1029-1038.
- Lu H J, Ning X, Liu W, et al. Comparison in fishery biology of *Sthenoteuthis oualaniensis* in different climate events in the South China Sea[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2021, 52(4): 1029-1038 (in Chinese).
- [4] Arkhipkin A I. Statoliths as 'black boxes' (life recorders) in squid[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 573-583.
- [5] 杨林林, 姜亚洲, 程家骅. 黄海南部太平洋褶柔鱼种群结构与繁殖生物学[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(6): 1167-1174.
- Yang L L, Jiang Y Z, Cheng J H. Population structure and reproductive biology of *Todarodes pacificus* in southern Yellow Sea[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(6): 1167-1174 (in Chinese).
- [6] Song H, Yamashita N, Kidokoro H, et al. Comparison of growth histories of immature Japanese common squid *Todarodes pacificus* between the autumn and winter spawning cohorts based on statolith and gladius analyses[J]. *Fisheries Science*, 2012, 78(4): 785-790.
- [7] Kidokoro H, Sakurai Y. Effect of water temperature on gonadal development and emaciation of Japanese common squid *Todarodes pacificus* (Ommastrephidae)[J]. *Fisheries Science*, 2008, 74(3): 553-561.
- [8] 解明阳, 陈新军, 汪金涛. 基于灰色系统的太平洋褶柔鱼冬春生群资源丰度变化研究[J]. *海洋渔业*, 2018, 40(6): 641-648.
- Xie M Y, Chen X J, Wang J T. On changes of abundance index of winter-spring cohort of *Todarodes pacificus* in the Northwest Pacific based on grey system theory[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(6): 641-648 (in Chinese).
- [9] 武胜男, 余为, 陈新军. 太平洋褶柔鱼秋生群产卵场环境变化及对资源丰度的影响[J]. *海洋渔业*, 2018, 40(2): 129-138.
- Wu S N, Yu W, Chen X J. Variations in environmental conditions on the spawning grounds of autumn cohort of *Todarodes pacificus* and their impacts on squid abundance[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(2): 129-138 (in Chinese).
- [10] 唐峰华, 史赞荣, 朱金鑫, 等. 海洋环境因子对日本海太平洋褶柔鱼渔场时空分布的影响[J]. *中国水产科学*, 2015, 22(5): 1036-1043.
- Tang F H, Shi Y R, Zhu J X, et al. Influence of marine environment factors on temporal and spatial distribution of Japanese common squid fishing grounds in the Sea of Japan[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(5): 1036-1043 (in Chinese).
- [11] 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.
- [12] 陈子越, 武孝慈, 陆化杰, 等. 南海西沙群岛海域鳶乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)角质颚微结构及生长特性研究[J]. *海洋与湖沼*, 2021, 52(5): 1293-1302.
- Chen Z Y, Wu X C, Lu H J, et al. Beak microstructure and growth characteristics of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Xisha Islands waters of the South China Sea[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2021, 52(5): 1293-1302 (in Chinese).
- [13] 陆化杰, 王洪浩, 刘凯, 等. 厄尔尼诺发生期冬春季西北印度洋鳶乌贼耳石外形生长特性[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(11): 3694-3703.
- Lu H J, Wang H H, Liu K, et al. Growth characteristics of statolith of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Northwest Indian Ocean in spring and winter in the El Nino year[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(11): 3694-3703 (in Chinese).
- [14] 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颚外形生长特性比较[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).
- [15] 陈子越, 陆化杰, 童玉和, 等. 中国南海西沙群岛海域鳶乌贼角质颚生长特性[J]. *上海海洋大学学报*, 2019, 28(3): 373-383.

- Chen Z Y, Lu H J, Tong Y H, *et al.* Beak growth characteristic of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the waters of Xisha Islands in the South China Sea[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 373-383 (in Chinese).
- [16] Haddon M. Modelling and quantitative methods in fisheries[M]. 2nd ed. New York: Chapman and Hall/CRC, 2011: 227-232.
- [17] Hiramatsu K. Application of maximum likelihood method and AIC to fish population dynamics[M]/Matsumiya Y. Fish population dynamics and statistical models. Tokyo: Koseisha Koseikaku, 1993: 9-21.
- [18] 陆化杰, 陈新军, 刘必林. 智利外海茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)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. 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 (in Chinese).
- [19] 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, 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).
- [20] 江艳娥, 陈作志, 林昭进, 等. 南海中部海域鸢乌贼耳石形态特征分析[J]. 南方水产科学, 2014, 10(4): 85-90.
- Jiang Y E, Chen Z Z, Lin Z J, *et al.* Statolith morphology of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the central South China Sea[J]. *South China Fisheries Science*, 2014, 10(4): 85-90 (in Chinese).
- [21] 陆化杰, 陈新军, 刘必林. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼耳石外部形态特性分析[J]. 上海海洋大学学报, 2009, 18(3): 338-344.
- Lu H J, Chen X J, Liu B L, *et al.* Statolith morphology of the *Illex argentinus* in Southwest Atlantic Ocean[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2009, 18(3): 338-344 (in Chinese).
- [22] 任品, 陆化杰, 唐悦, 等. 西北太平洋北方拟鬚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).
- [23] 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).
- [24] 陆化杰, 张旭, 童玉和, 等. 中国南海西沙群岛海域鸢乌贼耳石微结构及生长特性[J]. 水产学报, 2020, 44(5): 767-776.
- Lu H J, Zhang X, Tong Y H, *et al.* Statolith microstructure and growth characteristics of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Xisha Islands waters of the South China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(5): 767-776 (in Chinese).
- [25] 刘必林, 陈新军, 钟俊生. 印度洋西北海域鸢乌贼耳石的形态特征分析[J]. 上海水产大学学报, 2008, 17(5): 604-609.
- Liu B L, Chen X J, Zhong J S. Statolith morphology of the purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the northwest Indian Ocean[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2008, 17(5): 604-609 (in Chinese).
- [26] 方舟, 陈新军, 陆化杰, 等. 阿根廷滑柔鱼两个群体间耳石和角质颚的形态差异[J]. 生态学报, 2012, 32(19): 5986-5997.
- Fang Z, Chen X J, Lu H J, *et al.* Morphological differences in statolith and beak between two spawning stocks for *Illex argentinus*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(19): 5986-5997 (in Chinese).
- [27] 宁欣, 陆化杰, 刘凯, 等. 2018年春季拉尼娜发生期东海太平洋褶柔鱼的渔业生物学特性[J]. 水产学报, 2020, 44(10): 1676-1684.
- Ning X, Lu H J, Liu K, *et al.* Fisheries biological characteristics of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in spring in the La Niña year of 2018 in the East China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(10): 1676-1684 (in Chinese).
- [28] 曹丛华, 曲如美, 张惠滋. 东中国海海温场对厄尔尼诺与反厄尔尼诺事件的响应[J]. 海洋预报, 1999, 16(4): 39-45.
- Cao C H, Qu R M, Zhang H Z. Response of sea surface temperature in eastern China Sea to El Niño and La Niña event[J]. *Marine Forecasts*, 1999, 16(4): 39-45 (in Chinese).
- [29] Ramos J E, Pecl G T, Moltchanivskyj N A, *et al.* Body size, growth and life span: implications for the pole-

- wards range shift of *Octopus tetricus* in South-Eastern Australia[J]. *PLoS One*, 2014, 9(8): e103480.
- [30] Arkhipkin A, Arguëlles 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.
- [31] Forsythe J W. A working hypothesis of how seasonal temperature change may impact the field growth of young cephalopods[M]//Okutani T, O 'Dor RK, Kubodera T. Recent advances in cephalopod fisheries biology. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 133-143.
- [32] 张启龙, 蔡榕硕, 齐庆华, 等. 西北太平洋上层热含量的时空变化[J]. *海洋科学进展*, 2009, 27(2): 121-132.
Zhang Q L, Cai R S, Qi Q H, *et al.* Spatial and temporal variations in the upper layer heat content field over the northwestern Pacific Ocean[J]. *Advances in Marine Science*, 2009, 27(2): 121-132 (in Chinese).
- [33] 王雅萌, 陈芑, 陈新军. 气候变化下西北太平洋大海洋生态系海表面温度特征分析[J]. *上海海洋大学学报*, 2021, 30(5): 874-883.
Wang Y M, Chen P, Chen X J. Characteristics of sea surface temperature for large marine major ecosystems in the northwest Pacific under climate change[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2021, 30(5): 874-883 (in Chinese).
- [34] Markaida U, Quiñónez-Velázquez C, Sosa-Nishizaki O. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. *Fisheries Research*, 2004, 66(1): 31-47.
- [35] Keyl F, Arguëlles J, Tafur R. Interannual variability in size structure, age, and growth of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2011, 68(3): 507-518.
- [36] Arkhipkin A I, Björke 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): 1-10.
- [37] 刘必林, 陈新军, 陆化杰, 等. 头足类耳石 [M]. 北京: 科学出版社, 2011: 36-38.
Liu B L, Chen X J, Lu H J, *et al.* Statoliths of cephalopods[M]. Beijing: Science Press, 2011: 36-38 (in Chinese).
- [38] 王岩, 陈新军, 方舟. 海洋环境变化对北太平洋柔鱼耳石形态的影响[J]. *上海海洋大学学报*, 2021, 30(2): 301-310.
Wang Y, Chen X J, Fang Z. Effects of marine environment variation on the statolith morphology of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the north Pacific Ocean[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2021, 30(2): 301-310 (in Chinese).
- [39] 肖启华, 黄硕琳. 气候变化对海洋渔业资源的影响[J]. *水产学报*, 2016, 40(7): 1089-1098.
Xiao Q H, Huang S L. Climate change implications for marine fishery resources[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(7): 1089-1098 (in Chinese).
- [40] Arkhipkin A I, Bizikov V A. Statolith in accelerometers of squids and cuttlefish[J]. *Ruthenica*, 1998, 8(1): 81-84.
- [41] 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.
- [42] 马金, 陈新军, 刘必林, 等. 环境对头足类耳石微结构的影响研究进展[J]. *上海海洋大学学报*, 2009, 18(5): 616-622.
Ma J, Chen X J, Liu B L, *et al.* Review of the influence of environment factors on microstructure of statoliths of cephalopod[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2009, 18(5): 616-622 (in Chinese).

Growth characteristic of statolith of *Todarodes pacificus* in the Sea of Japan during the winter of an El-Nino year

CHEN Ziyue¹, LU Huajie^{1,2,3,4*}, LIU Kai¹, WANG Rui¹

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

2. Key Laboratory of Marine Ecological Monitoring and Restoration Technologies, Ministry of Nature Resources, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

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

Abstract: *Todarodes pacificus* is one of the most abundant cephalopod resources in the Northwest Pacific Ocean. Understanding of its fishery ecology is the basis for sufficient exploitation of this resource. Statolith are a vital material for studying the age and growth, population structure and life history of cephalopods. The morphological growth patterns of statoliths of *T. pacificus* was studied for the first time using samples collected in the Sea of Japan by Chinese squid jigging fishery fleets in December 2018 (an El-Nino period). The results indicated that the dorsal dome, lateral dome and wing dome of the statoliths were relatively large and the rostrum dome was relatively small. The result of principal component analysis indicated that the total statolith length (TSL), lateral dome length (LDL), wing length (WL) and maximum width (MW) could be used as morphological parameters to study the morphological growth of statolith. The analysis of covariance (ANCOVA) indicated that there was no significant difference in the relationships between these morphological parameters versus mantle length (ML) and body weight (BW) in different genders. Based on the result of the Akaike's information criterion (AIC), the relationships between ML, BW and TSL, LDL, MW were best described by power functions growth models, but linear function growth models were more effective for WL. The absolute morphological growth of statolith was gradually decreased, while the relative morphological growth of statolith was maintained steadily with increasing individual growth. This research not only provides reference for study of life history of *T. pacificus* thorough statolith, but also provides scientific basis for growth pattern of hard tissues of cephalopods under the effect of extreme weather patterns.

Key words: *Todarodes pacificus*; statolith; growth pattern; El Nino; the Sea of Japan

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

Funding projects: National Key R & D Program of China (2019YFD090402); National Natural Science Funding of China (NSFC41506184, NSFC41876141)