

哥斯达黎加外海茎柔鱼耳石形态学分析

贾涛¹, 陈新军^{1,2,3*}, 李纲^{1,2,3}, 陆化杰¹, 刘必林^{1,2,3}, 马金¹

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学大洋生物资源可持续开发和利用上海市高校重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306)

摘要: 茎柔鱼是大洋性重要经济头足类, 其耳石包含着重要的生态信息。根据2009年7-8月哥斯达黎加外海采集的茎柔鱼耳石样本, 分析其耳石外部形态, 探讨耳石形态差异及生长模式。研究认为, 茎柔鱼左右耳石及其分区间形态差异均不显著 ($P > 0.05$)。主成分分析认为, 耳石总长 (TSL)、吻侧区间长 (RDL)、吻侧区夹角 (RDA) 可表征左耳石形态特征, TSL、吻侧区基线长 (RBL)、RDA 可表征右耳石形态特征。在整个生长过程中耳石各部分均异速生长, 其形态变化趋势为整体狭长、吻区长窄、背区宽大, 符合中上层头足类耳石特征。耳石生长表现为两个阶段, TSL 为 1 600 μm 前后其耳石形态出现显著差异。RDL/TSL 由上升变为下降 ($P < 0.05$), RBL 生长速度迅速上升 ($P < 0.01$), RDA 由下降变为上升 ($P < 0.05$), TSL = 1 600 μm 可作为栖息水层变化的重要标志。

关键词: 茎柔鱼; 耳石; 形态学; 哥斯达黎加外海

中图分类号: Q 958.1; S 917

文献标识码: A

茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 资源量极为丰富^[1], 广泛分布于东太平洋加利福尼亚 (37°N) 到智利 (47°S) 的海域^[1-3]。上世纪 90 年代以来, 茎柔鱼资源得到了大规模的开发和利用, 年最高产量近 80×10^4 t (2004 年)^[2]。耳石是头足类生态信息的良好载体^[4], 通过对其微结构和微化学的研究, 可推测其分布与洄游^[5-6]和重建生活史^[7]。Argüelles 等^[8]对于秘鲁海域, Markaida 等^[9]对加利福尼亚海域茎柔鱼的耳石结构进行了相关研究。Clarke 等^[10]认为, 同一种类不同种群之间的耳石形态特征也可能不同。目前对哥斯达黎加外海茎柔鱼耳石外部形态则没有相关的报道。为此, 本文根据 2009 年 7-8 月哥斯达黎加外海采集的茎柔鱼耳石样本, 分析其耳石外部形态, 探讨耳石形态差异及生长模式, 为哥斯达黎加外海茎柔鱼渔业生物学研究提供支持。

1 材料与方法

1.1 材料来源

样本来自 2009 年 7-8 月东南太平洋茎柔鱼捕捞调查期间, 调查海域为 10°30'N ~ 4°30'N, 100°W ~ 91°W (图 1)。样本采集时, 从每个站点渔获中随机抽取柔鱼 20 尾 (不足 20 尾则取所有样本)。

1.2 研究方法

耳石样本收集 头足类耳石位于头部后方平衡囊内^[11], 对 281 尾茎柔鱼样本 (表 1) 进行耳石采样, 取出的耳石进行编号并存放于盛有 95% 乙醇溶液的 1.5 mL 离心管中, 以便清除软膜和表面的有机物质。

耳石形态测量 筛选出完整耳石样本 194 对 (雌 151 对、雄 43 对)。首先, 将耳石最大长度沿垂直方向进行校准, 然后通过边框工具将耳石整体置于边框中, 获得 4 个相切点 (图 2-a)。然

收稿日期: 2010-04-10 修回日期: 2010-06-01

资助项目: 上海市优秀学科带头人计划 (10XD1402000); 国家自然科学基金项目 (NSFC40876090); 上海市曙光跟踪计划 (08GG14); 教育部博士点基金 (20093104110002); 上海市捕捞学重点学科 (S30702)

通讯作者: 陈新军, Tel: 021-61900306, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

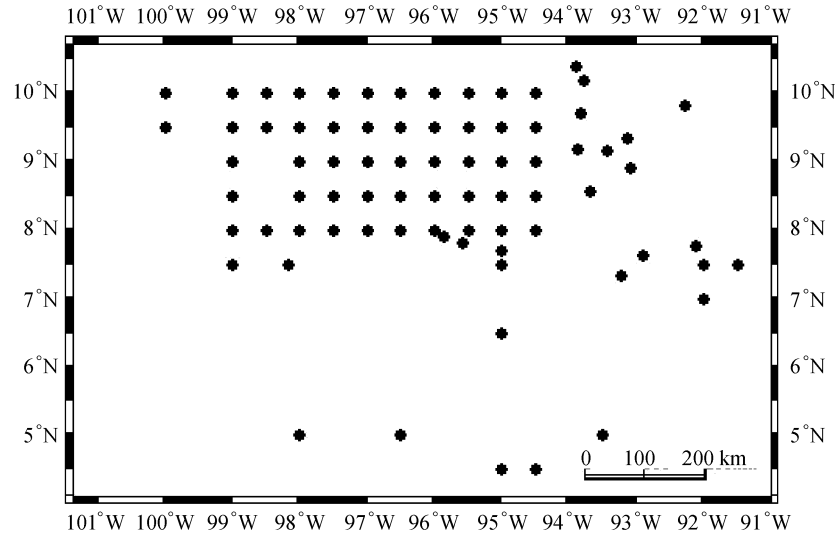


图 1 茎柔鱼采样站点示意图

Fig. 1 Distribution of sampled *D. gigas*

表 1 茎柔鱼样本生物学数据

Tab. 1 The biology statistics of sampled *D. gigas*

内容 content	数量(ind) quantity		胴长(cm) mantle length	
	雄性 male	雌性 female	平均值 mean value	标准差 standard deviation
I 期 stage I	0	8	25.68	2.64
II 期 stage II	2	64	28.47	2.74
III 期 stage III	9	89	31.76	3.90
IV 期 stage IV	48	59	31.32	3.81
V 期 stage V	0	2	28.15	1.48

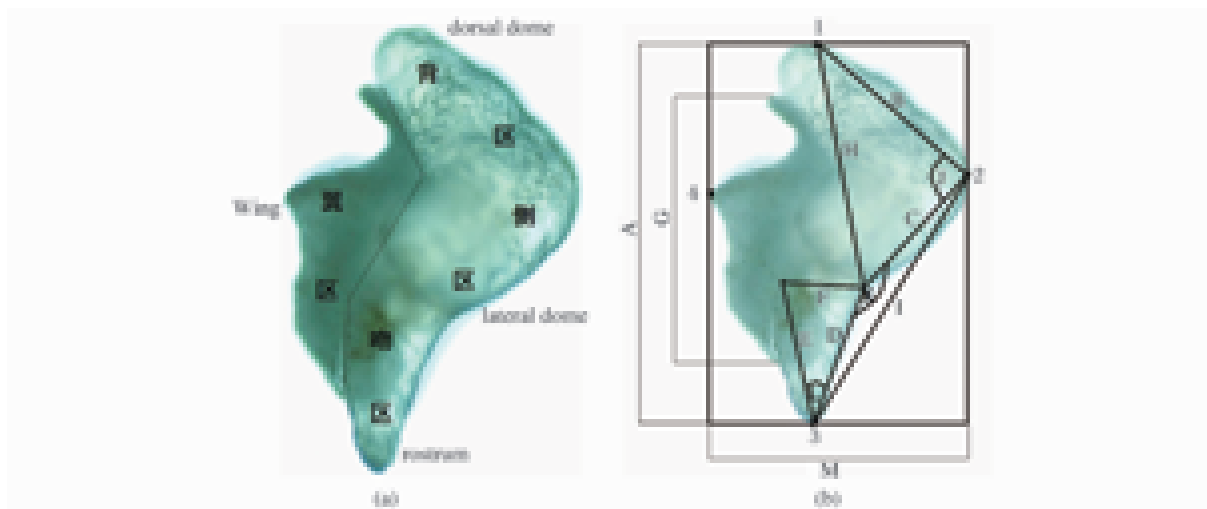


图 2 耳石各区分布及形态参数示意图

1 号点为垂向最高点; 2 号点为背侧区分界点; 3 号点为垂向最低点; 4 号点为翼区最外侧点。

Fig. 2 Scheme of statolith domes and morphologic indices of *D. gigas*

Point 1 for the highest vertical point; Point 2 for the distinction point between the dorsal part and lateral part; Point 3 for the lowest vertical point; Point 4 for the most lateral point in the wing area.

A;TSL; B;DL; C;LDL; D;ROL; E;RIL; F;RBL; G;WL; H;DDL; I;RDL; J;DDA; K;RDA; L;RA; M;MSW.

后,测定耳石各形态参数。(1) 长度指标:耳石总长(total statolith length, TSL)、背区长(dorsal length, DL)、侧区长(lateral dome length, LDL)、吻区外长(rostrum outside length, ROL)、吻区内长(rostrum inside length, RIL)、吻区基线长(rostrum baseline length, RBL)、翼区长(wing length, WL)、背侧区间长(ventral dorsal dome length, DDL)、吻侧区间长(rostrum lateral dome length, RDL);(2) 宽度指标:最大宽度(maximum statolith width, MSW);(3) 角度指标:背侧区夹角(ventral dorsal dome angle, DDA)、吻侧区夹角(rostrum lateral dome angle, RDA)、吻区夹角(rostrum angle, RA)。共 13 个形态参数(图 2-b),精确至 0.1 μm 。测量由 2 人独立进行,若两者测量的误差超过 5%,则重新测量,否则取平均值。

1.3 数据处理

由于耳石形态包括长度和角度等不同量纲数据,因此需要对其数据进行标准化处理。

$$X_{ij} = \frac{x_{ij} - \bar{x}_j}{S_j} \quad (1)$$

式中, X_{ij} 为标准化后的值; x_{ij} 为样本的原始值; \bar{x}_j 为样本平均值, S_j 为样本标准差。通标标准化处理,每列数据的平均值为 0,方差为 1。

采用成对数据 t 检验方法比较左右耳石各形

态参数间差异。

采用典型相关分析理论,分析耳石形态参数整体及各部分间相关关系,探究耳石各部分生长关系及形态变化模式。

采用 DPS 软件拟合相关变量线性模型,运用预测区间及标准残差选择最佳拟合模型。通过模型导函数分析耳石生长速度变化模式。

采用完全随机方差分析理论、多重比较方法(LSD 法),分析不同生长阶段主要形态参数间显著性变化及差异性对比,同时检验线性模型拟合效果。

2 结果

2.1 耳石形态特征分析

观察发现(图 2-a),耳石外部轮廓不规则,整体结构凸凹不平,背区与侧区无明显分界,背区轮廓较为平滑,表面分布不规则结晶体;侧区与背区过度平滑,侧区中部有凸起,背面凹陷;侧区与吻区分界明显,吻区呈船桨状,吻区内侧基点位置不统一;吻区与翼区存在重叠,两部分不在同一平面上。

对各形态参数标准化后(表 2),发现左、右耳石整体没有显著性(雄性,卡方分量 14.68, $P = 0.33$;雌性,卡方分量 1.49, $P = 0.99$)。通过对各形态参量差异性检验(表 2),左右耳石间也未出现显著性差异。

表 2 茎柔鱼耳石形态数据

Tab. 2 The morphological statistics of statolith for *D. gigas*

形态参量 morphological parameter	雌性 female			雄性 male		
	左耳石 left statolith	右耳石 right statolith	P	左耳石 left statolith	右耳石 right statolith	P
TSL(μm)	1 731.3 ~ 2 022.2	1 693 ~ 1 991	0.84	1 246 ~ 2 249	1 256 ~ 2 223	0.96
DL(μm)	816.6 ~ 1 207.1	852.8 ~ 1 079.9	0.98	493.8 ~ 1 370.1	574.7 ~ 1 427.7	0.99
LDL(μm)	512.71 ~ 854.9	638.1 ~ 887.4	0.25	466.1 ~ 898.2	517.0 ~ 934.3	0.68
ROL(μm)	562.9 ~ 770.9	550.8 ~ 778.4	0.98	370.4 ~ 861.6	333.1 ~ 865.1	0.99
RIL(μm)	491.8 ~ 1 024.4	485.5 ~ 877.4	0.74	365.2 ~ 894.7	331.4 ~ 852.1	0.87
RBL(μm)	290.3 ~ 603.6	320.4 ~ 498.5	0.94	234.0 ~ 532.6	214.5 ~ 543.7	0.98
WL(μm)	1 038.9 ~ 1 461.5	990.3 ~ 1 450.3	0.27	943.1 ~ 1 513.1	938.3 ~ 1 476.1	0.62
DDL(μm)	1 121 ~ 1 394.21	1 105 ~ 1 398.5	0.92	804.5 ~ 1 586.1	864.9 ~ 1 585.6	0.97
RDL(μm)	1 057.3 ~ 1 473.9	1 300 ~ 1 544.8	0.31	919.3 ~ 1 621	959.3 ~ 1 620.7	0.78
MSW(μm)	1 035.3 ~ 1 288.1	1 052 ~ 1 340.1	0.44	758.3 ~ 1 397.1	823.2 ~ 1 402.3	0.81
DDA($^{\circ}$)	88.5 ~ 108.3	85.8 ~ 101.8	0.46	80.0 ~ 112.1	81.8 ~ 106.0	0.75
RDA($^{\circ}$)	146.2 ~ 172.1	151.4 ~ 171.7	0.53	141.5 ~ 178.9	148.3 ~ 178.2	0.82
RA($^{\circ}$)	24.8 ~ 44.3	25.8 ~ 48.2	0.8	20.5 ~ 48.1	23.4 ~ 51.5	0.9

2.2 主成分分析

主成分分析可知,左右耳石 6 个形态参数主成分的累计贡献率均大于 85%。左耳石各主成

分最大权重系数依次为 TSL、RDL、RDA、DDA、LDL、ROL(表 3)。其中第一主成分表现为耳石整体特征,第二主成分表现为侧区与吻区间距变

化特征,第三、四主成分表现为背区、侧区、吻区间角度变化特征,第五、六主成分表现为背区、侧区长度变化特征。因此,在左耳石的所有形态参数

中,TSL 和 RDL 是表现耳石形态变化的最佳长度参数,RDA 和 DDA 是表现耳石形态变化的最佳角度参数。

表 3 左耳石各形态参数权重系数及贡献率
Tab. 3 Weights and contribution ratios of morphologic indices for *D. gigas*'s left statolith

形态参量 morphological parameter	主成分 principal component					
	1	2	3	4	5	6
TSL(μm)	0.42	(0.17)	0.10	0.08	0.03	(0.10)
DL(μm)	0.37	(0.17)	(0.16)	(0.22)	0.24	(0.05)
LDL(μm)	0.16	0.06	0.40	(0.23)	(0.64)	(0.23)
ROL(μm)	0.32	(0.21)	0.02	0.31	0.01	0.62
RIL(μm)	0.34	(0.18)	(0.14)	0.26	(0.14)	0.03
RBL(μm)	0.26	0.48	(0.03)	(0.03)	0.24	0.24
WL(μm)	0.27	(0.15)	0.35	0.02	0.22	(0.22)
DDL(μm)	0.26	0.51	(0.15)	0.03	0.02	(0.20)
RDL(μm)	0.25	0.52	(0.07)	0.08	(0.19)	0.04
MW(μm)	0.37	(0.13)	0.28	(0.19)	0.03	(0.13)
DDA(°)	(0.09)	0.09	0.25	0.61	0.36	(0.45)
RDA(°)	(0.13)	0.14	0.56	0.32	(0.17)	0.35
RA(°)	(0.09)	0.14	0.42	(0.46)	0.46	0.23
特征值 eigenvalue	4.42	2.36	1.72	1.35	1.09	0.65
百分率(%) percentage	34.03	18.17	13.24	10.38	8.36	5.03
累计百分率(%) accumulative percentage	34.03	52.21	65.45	75.83	84.19	89.22

注:括号内数值表示为负值。

Notes:The values in the brackets are negative.

右耳石各主成分最大权重系数依次为 TSL、RBL、RDA、DDA、LDL(表 4)。除第二主成分的权重不一致外,其余 4 个权重均相同。在右耳石

形态中,TSL 和 RBL 为耳石形态中最适长度特征参数,RDA 和 DDA 为表现耳石形态变化的最佳角度参数。

表 4 右耳石各形态参数权重系数及贡献率
Tab. 4 Weights and contribution ratios of morphologic indices for *D. gigas*'s right statolith

形态参量 morphological parameter	主成分 principal component					
	1	2	3	4	5	6
TSL(μm)	0.42	(0.18)	0.12	0.04	(0.14)	0.07
DL(μm)	0.35	(0.13)	0.02	(0.31)	(0.36)	0.10
LDL(μm)	0.21	(0.17)	0.01	(0.08)	0.73	(0.09)
ROL(μm)	0.33	(0.14)	0.15	0.20	(0.35)	(0.45)
RIL(μm)	0.32	(0.19)	(0.21)	0.39	(0.03)	(0.10)
RBL(μm)	0.26	0.51	0.11	(0.01)	(0.07)	(0.11)
WL(μm)	0.24	(0.21)	0.26	(0.03)	0.24	0.47
DDL(μm)	0.27	0.50	(0.10)	0.04	0.07	0.20
RDL(μm)	0.28	0.48	(0.10)	0.13	0.20	(0.08)
MW(μm)	0.38	(0.19)	0.12	(0.21)	0.10	0.06
DDA(°)	(0.09)	0.07	0.39	0.52	(0.15)	0.55
RDA(°)	(0.10)	(0.01)	0.59	0.31	0.22	(0.42)
RA(°)	(0.07)	0.19	0.55	(0.52)	(0.09)	(0.06)
特征值 eigenvalue	4.32	2.36	1.48	1.30	1.06	0.91
百分率(%) percentage	33.22	18.13	11.41	10.02	8.19	6.98
累计百分率(%) cumulative percentage	33.22	51.36	62.77	72.79	80.98	87.96

注:括号内数值表示为负值。

Notes:The values in the brackets are negative.

2.3 耳石生长模式分析

通过 TSL 与耳石其它各部分与其比值进行相关分析可知(表 5), TSL 与它们之间显著的相关关系(左耳石:卡方值 40.70, $P=0.00$;右耳石:卡方值 45.81, $P=0.00$)。其中, TSL 与 MSW/TSL、LDL/TSL、WL/TSL、RBL/TSL、DDL/TSL、RDL/TSL 等存在负相关, 与 DL/TSL、ROL/TSL、RIL/TSL 存在正相关, 耳石各部分生长模式表现为异速生长。

TSL 与 RDA、RA 间存在负相关, 左耳石的相关系数分别为 -0.22 和 -0.16 , 右耳石的相关系数分别为 -0.15 和 -0.10 ; 而与 DDA 存在正相关。因此, 耳石整体变化趋势为吻区宽度变窄且整体向侧区倾斜, 背侧区面积扩大, 左右耳石形态变化趋势相同。

2.4 主要形态参数的关系式

TSL 与 RDL、RBL 的关系 左耳石 TSL 与 RDL 关系符合逻辑斯蒂方程, 其关系式(图

3-a):

$$RDL = 616.79 / [1 + \exp(2.53 - 0.002 \times TSL)]$$

$$(R^2 = 0.49, P = 0.00) \quad (2)$$

在生长过程中, RDL 随着 TSL 的增加不断增长, 但增长速度缓慢降低, RDL 增长速度未出现显著性变化。回归分析可知, TSL 与 RDL/TSL 间不存在显著线性关系, 但根据方差分析发现, 各 TSL 组随对应的 RDL/TSL 变化显著(卡方值 13.76, $P=0.01$)。分析发现, TSL 小于 $1600 \mu\text{m}$ 时, RDL/TSL 上升; 大于 $1600 \mu\text{m}$ 时, RDL/TSL 持续下降(图 3-a)。

左耳石 TSL 与 RBL、RBL/TSL 间均不存在显著的线性关系(图 3-b)。通过方差分析可知, 各 TSL 组 RBL 整体变化显著(卡方值 40.60, $P=0.00$), RBL 生长显著。多重比较可知, TSL 小于 $1600 \mu\text{m}$ 时 RBL 生长模式与 TSL 大于 $1600 \mu\text{m}$ 时的生长模式存在显著性差异。

表 5 耳石总长与耳石各部分长度与其比值相关系数

	MSW/TSL	DL/TSL	LDL/TSL	ROL/TSL	RIL/TSL	WL/TSL	RBL/TSL	DDL/TSL	RDL/TSL	entirety
TSL(L)	(0.30)	0.26	(0.32)	0.07	0.22	(0.43)	(0.06)	(0.08)	(0.30)	0.53
TSL(R)	(0.38)	0.20	(0.32)	0.08	0.14	(0.47)	(0.07)	(0.09)	(0.28)	0.56

注: 括号内数据表示负相关; TSL(L) 表示左耳石总长; TSL(R) 表示右耳石总长。

Notes: The values in the brackets are negative correlation, TSL(L) is total statolith length of left, TSL(R) is total statolith length of right.

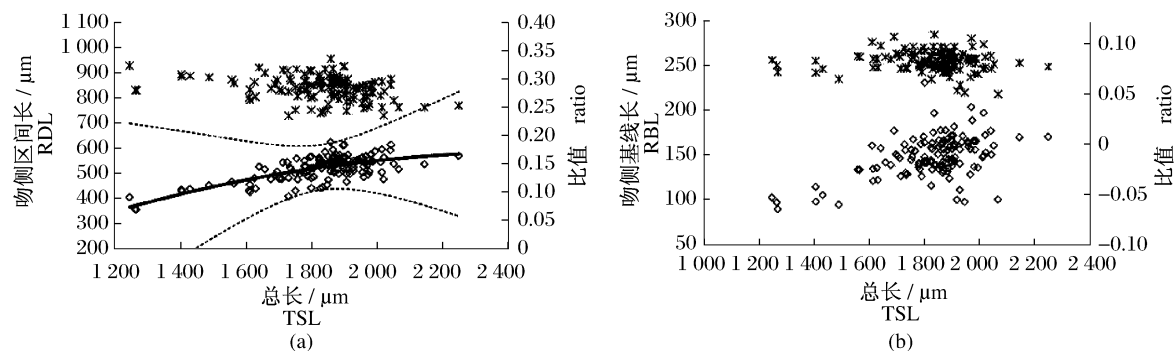


图 3 茎柔鱼左耳石总长与吻侧区间长、吻区基线长的关系

a: 总长与吻侧区间长生长关系; b: 总长与吻区基线长生长关系。

方框表示测量值; 星号表示 RBL/TSL 之比; 实线表示拟合值; 虚线表示 95% 置信区间。

Fig. 3 Relationship between TSL and RDL, RBL of left statolith for *D. gigas*

a: growth relationship between TSL and RDL; b: growth relationship between TSL and RBL.

The box represents the measured value; The star represents the ratio of RBL to TSL; The solid and dotted lines represent the fitted value and 95% confidence interval respectively.

右耳石 TSL 与 RDL 的关系同样符合逻辑斯蒂方程, 其关系式为(图 4-a):

$$RDL = 645.96 / [1 + \exp(2.43 - 0.002 \times TSL)]$$

$$(R^2 = 0.60, P = 0.00) \quad (3)$$

RDL 生长速度变化模式与左耳石相同。TSL 与 RDL/TSL 间不存在显著线性关系,但各 TSL 组所对应的 RDL/TSL 间变化显著(卡方值 10.44, $P=0.03$)。TSL 小于 1 600 μm 时,RDL/TSL 保持不变;大于 1 600 μm 时,其 RDL/TSL 缓慢下降(图 4-a)。

右耳石 TSL 与 RBL、TSL 与 RBL/TSL 间均不存在显著的线性关系(图 4-b)。随着 RBL 的增长,各 TSL 组之间均存在显著性差异(卡方值 36.63, $P=0.00$)。右耳石 RBL/TSL 变化模式与左耳石相同,生长过程中未出现显著性变化,RBL 与 TSL 保持同步生长(卡方值 = 4.45, $P=0.35$)。

TSL 与 RDA 的关系 RDA 随着耳石的生长出现变化,TSL 小于 1 400 μm 时 RDA 最大,左耳石的平均值大于右耳石(图 5)。TSL 为 1 600 ~ 1 800 μm 时,其 RDA 角度最小,平均值为 90° ,以后开始增大。但 TSL 大于 2 000 μm 时,其左耳石 RDA 趋于稳定,而右耳石则继续增大,平均值为 95° 。

方差分析可知,左耳石 RDA 变化显著(卡方值 15.55, $P=0.00$),其中,TSL 小于 1 600 μm 时各 TSL 组 RDA 变化不显著,大于 1 600 μm 后发生显著变化,2 000 μm 后变化趋于稳定。右耳石变化同样显著(卡方值 11.14, $P=0.03$),变化模式与左耳石相同。

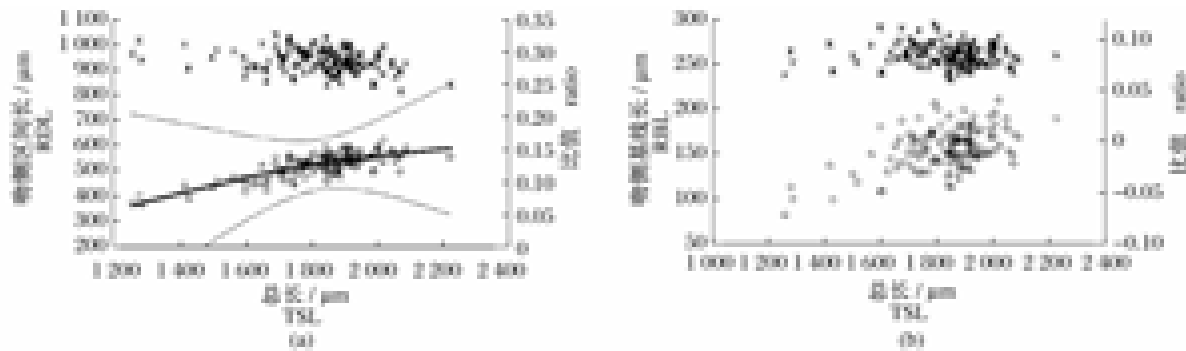


图 4 茎柔鱼右耳石总长与吻侧区间长、吻区基线长的关系

a: 总长与吻侧区间长生长关系; b: 总长与吻区基线长生长关系。

方框表示测量值;星号表示 RBL/TSL 之比;实线表示拟合值;虚线表示 95% 置信区间。

Fig. 4 Relationship between TSL and RDL, RBL of right statolith for *D. gigas*

a: growth relationship between TSL and RDL; b: growth relationship between TSL and RBL.

The box represents the measured value; The star represents the ratio of RBL to TSL; The solid and dotted lines represent the fitted value and 95% confidence interval respectively.

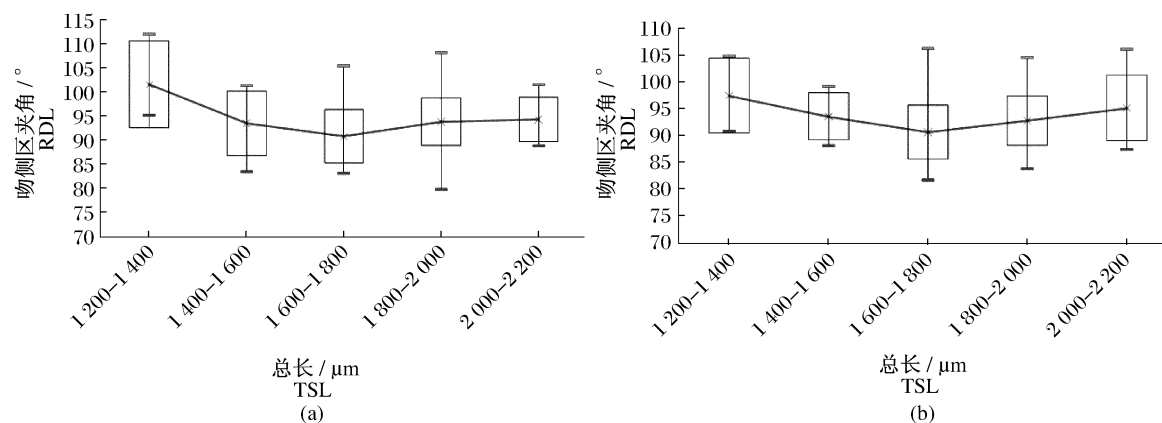


图 5 茎柔鱼耳石总长与吻侧区夹角的关系

a: 左耳石; b: 右耳石。线段表示 RDA 和 TSL 变化范围,方框表示标准差范围,曲线表示平均值变化。

Fig. 5 Relationship between TSL and RDA of *D. gigas*

a. left statolith; b. right statolith. The line, box and curve represent ranges, standard deviations and average values of RDA and TSL.

3 讨论

3.1 耳石外部形态及差异性分析

哥斯达黎加外海茎柔鱼左右耳石整体差异不显著,耳石各部分间未出现显著性差异($P > 0.05$)。左耳石 TSL 和 RDL 可用来表征耳石长度,RDA 可用来表征耳石角度变化,背区、侧区、吻区对于耳石整体形态特征变化起着重要作用。这与马金等^[12]认为耳石总长、吻区长可表征柔鱼长度特征,吻区宽表征宽度特征,刘必林^[13]认为的鸢乌贼吻区特征变化明显结果相同。右耳石中,吻区形态变化对整体特征影响较左耳石大,RBL 为形态变化最佳长度参数,其他参数与左耳石相同。

3.2 耳石外部形态变化模式

在整个生长过程中,耳石各部分都出现生长,但呈现异速特性。MSW、LDL、WL、RBL、DDI、RDL 较 TSL 生长慢,DL、ROL、RIL 较 TSL 生长快。RDA、RA 呈减小的趋势,而 DDA 呈增大的趋势。耳石形态变化趋势为整体狭长、吻区长窄、背区宽大,耳石重心不断向背区转移,该特征与栖息中上层头足类耳石特征相符^[14-16]。

3.3 耳石生长过程分析

TSL 与 RDL 生长关系在左右耳石中均符合逻辑斯蒂方程,RDL 随着 TSL 的增加而增大,但生长速度不断下降。在生长过程中,RDL 在耳石中的比重出现显著变化,TSL 小于 1 600 μm 时比重上升或保持稳定,此后比重不断下降。RBL 在整个生长过程中显著性生长,虽然在左右耳石中 TSL 与 RBL 均不具有显著线性生长关系,但不同 TSL 组间,RBL 以 TSL 1 600 μm 为拐点生长速度发生显著性变化。RBL 在耳石中的比重变化不明显,与 TSL 同步生长。RDA 相对于 TSL 的增加存在波动,幼体耳石 RDA 最大,此后不断下降,TSL 为 1 600 μm 时达到最小值,此后缓慢上升,TSL 为 2 000 μm 后趋于稳定。

根据分析可知,TSL 为 1 600 μm 前后耳石形态存在显著变化,与 Wiborg^[17] 和 Arkhipkin 等^[18] 认为的耳石生长存在两个阶段相同。Arkhipkin 等^[19] 认为头足类耳石在幼体阶段,生长迅速,外部形态由最初呈水滴状发育完整。随着栖息水层的变化,生长速度迅速下降^[20],形态发生显著变化。同时 Alexander 等^[21] 认为吻区在调节淋巴液

中具有重要作用,是头足类运动的重要加速度感受器。吻区形态的变化反应了头足类由于栖息水层不同导致的运动类型的改变。在茎柔鱼中吻区形态及其与侧区夹角均在 1 600 μm 前后发生重要变化。所以对于哥斯达黎加外海茎柔鱼,TSL 为 1 600 μm 可以作为栖息水层变化的重要标志。

3.4 存在的问题

Arkhipkin 等^[15] 认为个体生长对耳石形态产生重要影响,性成熟个体中耳石结构稳定,各部分比例保持不变。Arkhipkin 等^[22] 认为头足类形态的变化可以反应个体性成熟过程。茎柔鱼个体生长与耳石形态间的关系需要在以后工作中深入。

在本次研究中采用的是形态测量法^[13]、角度法^[23],存在无法消除环境或生物对短生命周期生物生长产生的平行演化及异速生长弊端^[24]。同时由于背侧区分界点难以确定,使 LDL 较其他数据存在较大波动。以后研究需要借助地标点法^[24-25] 提高头足类硬组织的形态学研究准确性。

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,2005:240-264.
- [2] TaiPe A, Yamashiro C, Mariategui L, et al. Distribution and concentrations of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off the Peruvian coast between 1991 and 1999[J]. Fisheries Research,2001,54(1): 21-32.
- [3] Nigmatullin C M, Nesis K N, Arkhipkin A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. Fisheries Research,2001,54(1):9-19.
- [4] Arkhipkin A I. Statoliths as 'black boxes' (life recorders) in squid [J]. Marine and Freshwater Research,2004,56(5):573-583.
- [5] Ikeda Y, Arai N, Kidokoro H, et al. Strontium/calcium ratios in statoliths of Japanese common squid *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) as indicators of migratory behavior [J]. Marine Ecology Progress Series,2003,251(1):169-179.
- [6] Yatsu A, Mochioka N, Morishita K, et al. Strontium/calcium ratios in statoliths of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda), in the North Pacific Ocean [J]. Marine Biology,1998,131(2):275-282.
- [7] 肖述,郑小东,王如才,等. 头足类耳石轮纹研究进展[J]. 中国水产科学,2003,10(1):73-76.

- [8] Argüelles J, Rodhouse P G, Villegasa P. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters [J]. Fisheries Research, 2001, 54(1) : 51 – 61.
- [9] Markaida U, Quinonez V C, Sosa N 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.
- [10] Clarke M R, Maddock L. Statolith from living species of Cephalopods and Evolution [C] // (Clarke M R, Trueman E R, eds). The Mollusca, Paleontology and Neontology of Cephalopods. San Diego: Academic Press, 1988: 169 – 184.
- [11] Ferguson G, Messenger J, Budelmann B. Gravity and light influence the countershading reflexes of the cuttlefish *Sepia officinalis* [J]. Journal of Experimental Biology, 1994, 191(1) : 247 – 256.
- [12] 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.
- [13] 刘必林. 利用耳石微结构研究印度洋鸢乌贼的年龄和生长 [D]. 上海: 上海水产大学, 2006.
- [14] Clarke M R. The cephalopod statolith. An introduction to its form [J]. Marine Biological Association of the United Kingdom, 1978, 58(1) : 701 – 712.
- [15] Arkhipkin A I, Bizikov V A. Statolith in accelerometers of squids and cuttlefish [J]. Ruthenica, 1998, 8(1) : 81 – 84.
- [16] Arkhipkin A I. Towards identification of the ecological lifestyle in nektonic squid using statolith morphometry [J]. The Journal of Molluscan Studies, 2003, 69(3) : 171 – 178.
- [17] Wiborg K F. *Gonatus fabricii* (Lichtenstein), en mulig fischerressurs i Norskehavet (*Gonatus fabricii* (Lichtenstein)), a possible fishery resource in the Norwegian Sea [J]. Fisker Havet, 1979, 26(1) : 33 – 46.
- [18] Arkhipkin A I, Bizikov V A, Krylov V V. Distribution, stock structure and growth of the squid *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and fall in the western Bering Sea [J]. Fishery Bulletin, 1995, 94(1) : 10 – 30.
- [19] 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 Biol, 2000, 23: 1 – 10.
- [20] Wiborg K F, Gjøsæter J, Beck I M. The squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein), investigations in the Norwegian Sea and the western Barents Sea, February-September 1980 and July-September 1981 [J]. Fisker Havet, 1982, 19(1) : 13 – 25.
- [21] Alexander I, Arkhipkin A I, Vyacheslav A, et al. Role of the statolith in functioning of the acceleration receptor system in squids and sepioids [J]. Journal of Zoology, 2000, 250(1) : 31 – 55.
- [22] Arkhipkin A I, Björke H. Ontogenetic changes in morphometric and reproductive indices of the squid *Gonatus fabricii* (Oegopsida, Gonatidae) in the Norwegian Sea [J]. Polar Biology, 1999, 22(6) : 357 – 365.
- [23] Arkhipkin A I, Bizikov V A. Statolith shape and microstructure in studies of systematics, age and growth in planktonic paralarvae of *gonatid squids* (Cephalopoda, Oegopsida) from the western Bering Sea [J]. Journal of Plankton Research, 1997, 19(12) : 1993 – 2030.
- [24] 许嘉锦. *Octopus* 与 *Cistopus* 属章鱼口器地标点之几何形态测量学研究 [D]. 台湾: 国立中山大学海洋生物研究所, 2003.
- [25] Koueta N, Andrade J P, Boletzky S V, et al. Morphometrics of hard structures in cuttlefish [J]. Vie Et Milieu-life and Environment, 2006, 56(2) : 121 – 127.

Morphological analysis of statolith for jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the waters off Costa Rica

JIA Tao¹, CHEN Xin-jun^{1,2,3*}, LI Gang^{1,2,3}, LU Hua-jie¹, LIU Bi-lin^{1,2,3}, MA Jin¹

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

2. The Key Laboratory of Shanghai Education Commission for Oceanic Fisheries Resources Exploitation, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. The Key Laboratory of Ministry of Education for Oceanic Fisheries Resources Sustainable Exploitation, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: The jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) is one of the important economic cephalopods, the research on fishery biology is necessary to assess its stock size and to manage properly. Since the statolith is a better source of ecological information for cephalopod, the morphological analysis of statolith is fundamental to understand the fishery biology. According to the statolith morphology of jumbo flying squid caught in waters off Costa Rica from July to August in 2009, the morphology differences and growth patterns were analyzed. It was found that the overall morphological characteristics and various parts of left statolith were the same as the right by using statistical methods such as variance analysis and paired-*t*-test. These thirteen morphological parameters of statolith could be figured with six principal components by the method of principal component analysis, which indicated that the morphological features of the left statolith could be characterized by the total statolith length (TSL), rostrum lateral dome length (RDL), rostrum lateral dome angle (RDA), while for the right statolith TSL, rostrum baseline length (RBL) and RDA are characterized, respectively. Therefore the dorsal dome, lateral dome and rostrum dome played an important role in the overall changes of statolith morphology. The canonical correlation analysis showed that the growth of various parts were synchronized and allometric during the growth process, and the changing tendency of morphology was narrow body, long and narrow rostrum and large dorsal tallied with the characteristics of pelagic cephalopods statolith. According to the regression analysis, the growth relationships between TSL and RDL for left and right statolith were in line with the Logistic equation. Although the growth of RDL followed the increase of TSL, the growth rate of RDL declined throughout. There was significant change for RDL/TSL in the growth process. RDL/TSL increased or remained stable when TSL was less than 1 600 μm , but the proportion declined thereafter. The growth of RBL was significant, and the growth rate of RBL changed significantly at the inflection point of TSL 1 600 μm . Since there was no significant change of RBL/TSL among different TSL groups, the growth of RBL synchronized with TSL. Compared with the increase in TSL, RDA fluctuated and RDA declined from the maximum of larval statolith to the minimum statolith with TSL 1 600 μm , after that it increased slowly and kept stabilized when TSL was larger than 2 000 μm . So we could draw a conclusion that statolith growth consisted of two phases, and there were great differences in morphology when the size of TSL was smaller or larger than 1 600 μm . As the important movement acceleration sensors for cephalopod, the statolith morphology transformed with the shift of movement types which was caused by habitat changes, so TSL of 1 600 μm could be used as an important indicator of changes in water layer.

Key words: jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*); statolith; morphology; waters off Costa Rica

Corresponding author: CHEN Xin-jun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn