



性成熟和个体大小对西北印度洋鳶乌贼耳石形态的影响

王洪浩¹, 何涛¹, 陆化杰^{1,2,3,4,5,6*}, 刘凯¹,
陈炫妤¹, 何静茹¹, 陈新军^{1,2,3,4,5,6}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266071;

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, 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;

5. 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;

6. 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: 为研究性成熟和个体大小对西北印度洋鳶乌贼耳石外部形态的影响, 判别耳石外形生长的拐点, 实验根据 2019 年 2—5 月我国灯光罩网渔船在西北印度洋海域调查生产期间采集的 1 009 尾鳶乌贼样本, 以耳石总长 (TSL)、侧区长 (LDL)、翼区长 (WL) 和最大宽度 (MW) 作为耳石外形的生长指标, 以耳石最大宽度与其总长之比 (MW/TSL) 作为耳石相对尺寸的生长指标, 利用方差分析 (ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 研究性别、性腺成熟度以及不同胴长范围对耳石形态变化和相对尺寸变化的影响。结果显示, 不同性别间 TSL、LDL、WL 和 MW 的变化存在极显著性差异, 雌、雄样本不同性腺成熟度和不同胴长组间 TSL、LDL、WL 和 MW 的变化也均存在极显著性差异; MW/TSL 的变化在不同性别间不存在显著性差异, 但在不同性腺成熟度和不同胴长组间存在极显著性差异。研究表明, 无论雌雄, 性成熟和个体大小对西北印度洋海域鳶乌贼耳石的外形生长都会产生影响。性腺成熟度 III 期、胴长 300~500 mm 是雌性鳶乌贼耳石外形的生长拐点, 雄性耳石外形生长拐点不明显。

关键词: 鳶乌贼; 耳石形态; 性别; 性腺成熟度; 个体大小

中图分类号: S 931

文献标志码: A

鳶乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 属枪形目 (Teuthoidea) 开眼亚目 (Oegopsida) 柔鱼科 (Ommastrephidae) 鳶乌贼属 (*Sthenoteuthis*), 广泛分布在印度洋、太平洋的赤道和亚热带等海域^[1]。鳶乌贼属大洋性洄游种类, 具有运动活力强、摄食力度大、消化能力快、生命周期短、性成熟早、生长迅速等特点, 主要生活在海表温度 (sea surface

temperature, SST) 26~28 °C 的水域中, 喜高盐, 适盐范围超过 35^[1-2]。西北印度洋海域由于受到季风海流和反赤道海流的影响, 盐度高、水温高, 具有较为广泛的上升流, 鳶乌贼资源极为丰富^[3], 据评估该海域鳶乌贼总生物量介于 200~1 000 万 t^[4-5], 有很大的开发利用价值。头足类耳石位于头部后腹部的平衡囊内, 是一对起平衡

收稿日期: 2020-07-29 修回日期: 2020-11-16

资助项目: 国家重点研发计划 (2019YFD0901404, 2019YFD090402); 国家自然科学基金 (41506184, 41876141)

第一作者: 王洪浩 (照片), 从事头足类渔业生物学研究, E-mail: 975719417@qq.com

通信作者: 陆化杰, E-mail: hjlu@shou.edu.cn



作用的硬组织,也是头足类加速度感应器的重要组成部分^[6]。耳石外形特征可用于鉴定不同的种群,耳石微结构可用于研究年龄与生长率、种群结构,耳石微化学可用于研究生活史^[7]。国内外学者分别对鸢乌贼耳石的微结构、形态特征和元素组成进行了研究^[8-10],但针对性腺成熟度和个体大小对西北印度洋海域鸢乌贼耳石形态影响的研究未见报道。鉴于此,本实验根据2019年2—5月我国灯光罩网渔船在西北印度洋海域生产调查期间采集的鸢乌贼样本,研究了性腺成熟度和个体大小与耳石形态的变化规律,为后续鸢乌贼渔业生物学的基础研究提供依据。

1 材料与方 法

1.1 样本来源

调查渔船为“欣海 1223 号”灯光罩网渔船,渔船参数分别为船长 51.2 m、船宽 8.3 m、型深 4.1 m、总吨位 557 t、主机 1 155 kW、副机 600 kW。生产时间为 2019 年 2—5 月,采集海域为 14°30'N~17°52'N, 61°30'E~64°38'E,共采样鸢乌贼样本 1 009 尾,胴长范围 126~729 mm。

1.2 方 法

生物学测定与耳石提取 将采集的鸢乌贼样本带回实验室,解冻后进行渔业生物学数据测定,包括胴长(mantle length, ML)、体质量(body mass, BM);对性别、胃饱满度^[11]和性成熟度^[12]进行目测和鉴定,对耳石进行提取和保存^[8]。共成功提取完整耳石样本 667 对(雌 382 对、雄 285 对)。

耳石外部形态参数测量 将一对耳石中的左耳石置于 Nikon ZOOM645S 体式显微镜(物镜×0.8, ×1.0, ×2.0, ×3.0, ×4.0, ×5.0;目镜×10, ×50)倍下采用 CCD 拍照,然后利用 YR-MV1.0 专业图像分析软件,分别测量耳石各形态参数值(图 1-a)^[13]。

1.3 数据处 理

根据陆化杰等^[14]的研究结果,选取耳石总长(TSL)、(WL)、LDL 和 MW 作为鸢乌贼耳石外形特征表征因子。

依据不同性别、不同性腺成熟度和不同胴长组对表征因子分别进行方差分析(analysis of variance, ANOVA),对于存在极显著性差异($P < 0.01$)的参数,利用最小显著差异法(least signific-

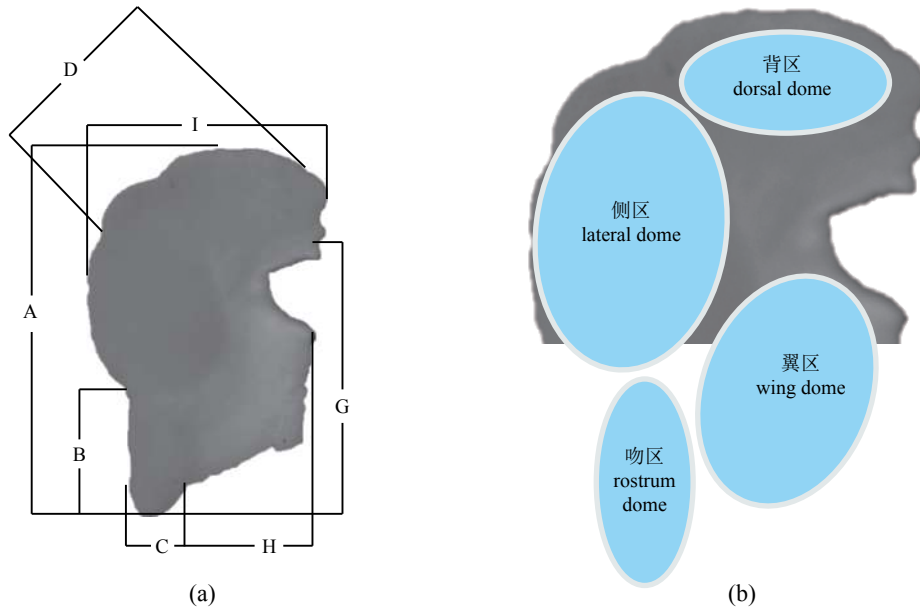


图 1 鸢乌贼耳石形态参数 (a) 及各区分布示意图 (b)

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

Fig. 1 Scheme of morphometric measurements (a) and each dome (b) of statolith of *S. oualaniensis*

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

ant difference, LSD) 进行组间多重比较^[15], 以研究不同因子对耳石生长产生的影响。

以 MW/TSL 作为衡量耳石整体外形变化的指标^[16], 对其进行 ANOVA 分析, 对于存在极显著性差异 ($P < 0.01$) 的参数进行 LSD 分析, 以分析不同因子对耳石 MW/TSL 的影响。

本实验所采用的所有统计分析方法均由 SPSS 25 软件完成。

2 结果

2.1 形态特征

西北印度洋海域鸢乌贼耳石具有典型的背区、侧区、吻区和翼区结构, 背区小, 侧区和翼区宽大, 吻区长窄 (图 1-b)。雌、雄样本各形态参数见表 1, 其中雌性个体的性腺成熟度为 I~IV 期, 以 100 mm 为组距分为 7 个胴长组 (表 2), 雄性个体的性腺成熟度也为 I~IV 期, 以 50 mm 为组距分为 4 个胴长组 (表 3)。

2.2 影响耳石形态的因素

性别对耳石形态的影响 ANOVA 分析结果显示, 不同性别间的鸢乌贼耳石的 TSL ($F_{30.465} = 0.000 < 0.01$)、LDL ($F_{16.359} = 0.000 < 0.01$)、WL ($F_{25.635} = 0.000 < 0.01$) 和 MW ($F_{17.613} = 0.000 < 0.01$) 均呈现出极显著性差异, 这说明耳石的各项形态参数与鸢乌贼的性别存在紧密联系。

性腺成熟度对耳石形态的影响 雌性样本 ANOVA 分析结果显示, TSL ($F_{46.232} = 0.000 < 0.01$)、LDL ($F_{51.776} = 0.000 < 0.01$)、WL ($F_{35.133} = 0.000 < 0.01$) 和 MW ($F_{49.587} = 0.000 < 0.01$) 在不同性腺成熟度间的变化均存在极显著性差异。

LSD 法进行多重比较结果显示, 对于雌性个体耳石的 TSL、LDL、WL 和 MW, 性腺成熟度 I 期与 II、III、IV 期, II 期与 III、IV 期之间均存在极显著性差异 ($P < 0.01$), 而 III 期与 IV 期之间各参数均不存在显著性差异。总体而言, 随着性腺逐渐成熟, TSL、LDL、WL 和 MW 的大

表 1 鸢乌贼耳石形态参数值

Tab. 1 Values of morphometric parameters of statolith for *S. oualaniensis*

内容 contents	雌性样本 females			雄性样本 males		
	最大值/ μm maximum	最小值/ μm minimum	均值/ μm average	最大值/ μm maximum	最小值/ μm minimum	均值/ μm average
耳石总长 TSL	1 127.46	459.50	788.49	946.90	582.48	750.71
吻区长 RL	426.94	96.74	291.57	373.87	131.15	280.09
吻区宽 RW	482.86	32.56	149.43	331.14	59.53	134.09
背侧区长 DLL	645.79	133.27	306.84	492.62	131.63	290.44
吻侧区长 RLL	1 003.83	337.35	662.40	858.14	400.56	632.23
侧区长 LDL	792.36	317.68	505.89	660.63	368.97	481.59
翼区长 WL	925.67	376.21	609.04	719.49	443.02	578.50
翼区宽 WW	623.50	92.09	293.54	478.10	103.25	287.06
最大宽度 MW	968.30	365.55	527.41	673.43	367.41	502.48

表 2 雌性个体各性腺成熟时期、各胴长组下样本数

Tab. 2 Sample number of female *S. oualaniensis* in different sexual maturity stages and mantle length groups

性腺成熟度 sex maturity stage	胴长组/mm mantle length group							合计 total
	100~200	200~300	300~400	400~500	500~600	600~700	700~800	
I 期 stage I	154	116	11	1	3	—	—	285
II 期 stage II	10	23	17	—	—	—	—	50
III 期 stage III	5	7	2	—	10	6	1	31
IV 期 stage IV	2	6	1	—	5	2	—	16
合计 total	171	152	31	1	18	8	1	382

表 3 雄性个体各性腺成熟时期、各胴长组下样本数

Tab. 3 Sample number of male *S. oualiansis* in different sexual maturity stages and mantle length groups

性腺成熟度 sex maturity stage	胴长组/mm mantle length group				合计 total
	100~150	150~200	200~250	250~300	
I 期 stage I	4	28	—	—	32
II 期 stage II	2	59	8	—	69
III 期 stage III	4	78	56	11	149
IV 期 stage IV	—	8	17	10	35
合计 total	10	173	81	21	285

小均不断增加, 但 I 期到 II 期和 II 期到 III 期的增幅较大, 而 III 期到 IV 期的增幅较小 (表 4)。因此, 雌性鳶耳石外形变化在性腺成熟度 III 期时为拐点, 在此拐点后, 耳石各形态参数增

幅变缓 (图 2-a)。

雄性样本 ANOVA 分析结果显示, TSL ($F_{34.077}=0.000<0.01$)、LDL ($F_{31.078}=0.000<0.01$)、WL ($F_{27.254}=0.000<0.01$) 和 MW ($F_{49.694}=0.000<0.01$) 不

表 4 不同性腺成熟度下鳶耳石各参数与差值

Tab. 4 Parameters and differences of statolith of *S. oualiansis* with different sex maturity stage

性别 sex	性腺成熟度 sex maturity stage	TSL/ μm	LDL/ μm	WL/ μm	MW/ μm
雌性 female	I 期 stage I	759.83	479.94	586.79	505.13
	II 期 stage II	836.57(76.74)	546.65(66.71)	637.79(51.00)	543.12(37.99)
	III 期 stage III	910.54(73.97)	611.39(64.74)	705.69(67.90)	644.46(101.34)
	IV 期 stage IV	912.43(1.89)	624.28(12.89)	717.34(11.65)	648.24(3.78)
雄性 male	I 期 stage I	684.76	431.31	528.38	448.71
	II 期 stage II	722.27(37.51)	456.96(25.65)	561.98(33.60)	469.52(20.81)
	III 期 stage III	767.72(45.45)	492.92(35.96)	587.14(25.16)	514.36(44.84)
	IV 期 stage IV	794.72(27.00)	527.87(34.95)	620.14(33.00)	566.09(51.73)

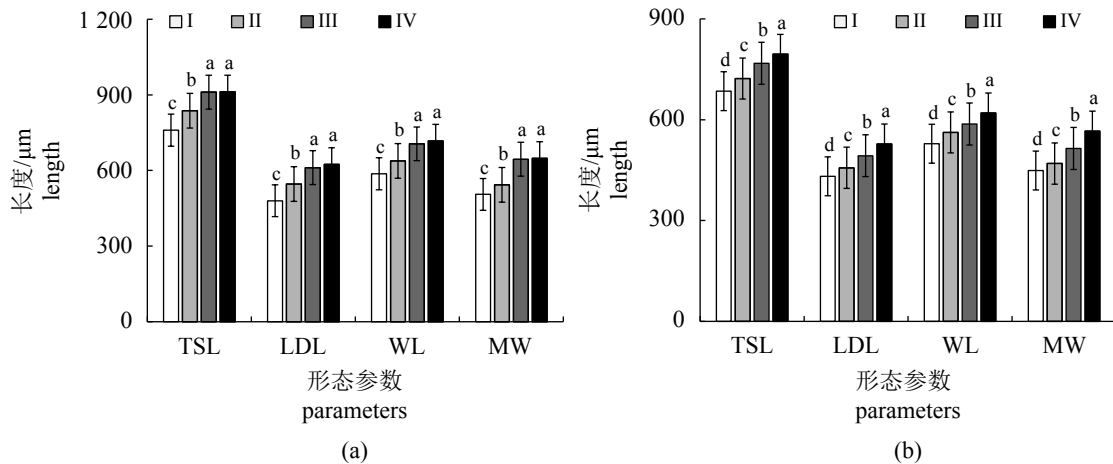


图 2 鳶耳石个体耳石形态参数分布与性腺成熟度关系

同一形态参数上的不同小写字母表示存在显著性差异 ($P<0.05$), 以下各图注释同此

Fig. 2 Relationships between main parameters of statolith and sex maturity stage of *S. oualiansis*

Values with different lowercase letters at the same parameters indicates significant differences ($P<0.05$), the same below

同性腺成熟度间的变化也均存在极显著性差异。

LSD 法进行多重比较结果显示, 对于雄性个体耳石的 TSL、LDL、WL 和 MW, 性腺成熟度 I 期与 II、III、IV 期, II 期与 III、IV 期, III 期与 IV 期之间均存在显著性差异 ($P < 0.05$), 其中除 LDL 和 MW 的 I 期与 II 期存在显著性差异 ($P < 0.05$) 外, 其余各表征因子在不同成熟度间均为极显著性差异 ($P < 0.01$)。总体而言, 随着性腺逐渐成熟, TSL、LDL、WL 和 MW 值均不断增加, 且各期增长幅度近似相同 (表 4), 因此, 雄性鸢乌贼耳石的外形变化在性腺成熟的过程中拐点不明显, 其耳石在性腺成熟的各个时期基本均匀生长 (图 2-b)。

不同胴长组对耳石形态的影响 样本中雌性个体以 100 mm 为组距分成 7 个胴长组, 其中胴长组 400~500 mm 和 700~800 mm 的样本数量过少 (均只有 1 个), 进行数据分析时偶然性较大且无法通过 LSD 法进行多重比较, 故将 2 组数据剔除后对剩余 5 个胴长组进行数据分析。ANOVA 分析结果显示, TSL ($F_{201.011} = 0.000 < 0.01$)、LDL ($F_{168.744} = 0.000 < 0.01$)、WL ($F_{114.021} = 0.000 < 0.01$) 和 MW ($F_{219.013} = 0.000 < 0.01$) 在不同性腺成熟度间均存在极显著性差异。

LSD 法进行多重比较结果显示, 对于雌性个体耳石的 TSL、LDL、WL 和 MW, 胴长组 100~200 mm 与 200~300 mm、300~400 mm、500~600 mm 和 600~700 mm 之间, 胴长组 200~300 mm 与

300~400 mm、500~600 mm 和 600~700 mm 之间, 胴长组 300~400 mm 与 500~600 mm 和 600~700 mm 之间都存在极显著性差异 ($P < 0.01$), 而胴长组 500~600 mm 与 600~700 mm 之间则不存在显著性差异 ($P > 0.05$)。结果显示, 随着胴长的逐渐增加, TSL、LDL、WL 和 MW 值均不断增加, 但胴长介于 200~300 mm 与 300~400 mm 时, 个体各值增长幅度较大, 而胴长达到 500~600 mm 以后, 各值增长幅度较小 (表 5), 因此, 雌性鸢乌贼耳石的外形变化在胴长范围 300~500 mm 存在拐点 (图 3-a)。

样本中雄性个体以 50 mm 为组距分成 4 个胴长组, ANOVA 分析结果显示, TSL ($F_{105.703} = 0.000 < 0.01$)、LDL ($F_{105.928} = 0.000 < 0.01$)、WL ($F_{88.442} = 0.000 < 0.01$) 和 MW ($F_{93.962} = 0.000 < 0.01$) 在不同性腺成熟度间均存在极显著性差异。

LSD 法进行多重比较认为, 对于雄性个体 TSL、LDL、WL 和 MW, 胴长组 100~150 mm 与 150~200 mm、200~250 mm 和 250~300 mm 之间, 胴长组 150~200 mm 与 200~250 mm 和 250~300 mm, 之间胴长组 200~250 mm 与 250~300 mm 都存在极显著性差异 ($P < 0.01$)。结果显示, 随着胴长的逐渐增加, 耳石 TSL、LDL、WL 和 MW 值均不断增加, 且在各胴长组中各表征参数增长幅度相近 (表 5), 因此, 雄性鸢乌贼个体耳石外形变化在胴长范围内生长拐点不明显 (图 3-b)。

表 5 不同胴长组鸢乌贼耳石各参数与差值

Tab. 5 Parameters and differences of statolith of *S. oualaniensis* with different mantle length

性别 sex	胴长/mm ML	耳石总长/ μm TSL	侧区长/ μm LDL	翼区长/ μm WL	最大宽度/ μm MW
雌性 female	100~200	722.88	456.14	556.78	477.63
	200~300	794.10(71.22)	500.98(44.84)	611.96(55.18)	524.64(47.01)
	300~400	913.11(119.01)	621.39(120.41)	713.17(101.21)	615.87(91.23)
	500~600	1012.74(99.63)	701.84(80.45)	792.36(79.19)	738.29(122.42)
	600~700	1015.55(2.81)	718.67(16.83)	797.39(5.03)	772.27(33.98)
雄性 male	100~150	642.12	395.15	495.42	431.50
	150~200	724.84(82.72)	458.11(62.96)	557.85(62.43)	477.81(46.31)
	200~250	791.82(66.98)	518.18(60.07)	612.15(54.30)	537.19(59.38)
	250~300	857.03(65.21)	575.03(56.85)	658.4(46.25)	605.67(68.48)

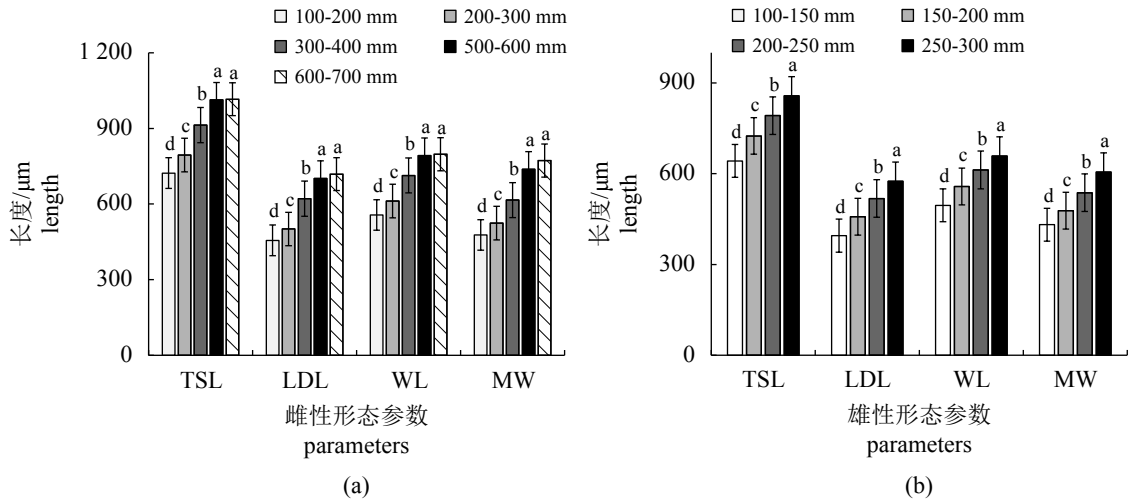


图 3 鸢乌贼个体耳石形态参数分布与胴长组关系

Fig. 3 Relationships between main parameters of statolith and mantle length group of *S. oualaniensis*

2.3 耳石形态相对变化的分析

以 MW/TSL 作为衡量耳石整体外形相对变化的指标, 分析性别、性腺成熟度和胴长组对耳石 MW/TSL 的影响。

性别对耳石相对变化的影响 ANOVA 结果显示, MW/TSL 值在不同性别 ($F_{0.003}=0.960>0.05$) 间不存在显著性差异, 这说明性别对 MW/TSL 值的影响不大, 在接下来的数据处理过程中不需要将雌雄个体分开研究。

性腺成熟度对耳石相对变化的影响 ANOVA 分析结果认为, MW/TSL 值在不同性腺成熟度 ($F_{11.865}=0.000<0.01$) 间存在极显著性差异, 当性腺成熟度为 I 期、II 期、III 期和 IV 期时, TSL/MW 值分别为 0.67、0.65、0.68 与 0.71, 平均值为 0.68。LSD 法分析结果显示, 在 MW/TSL 与不同性腺成熟度的关系中, 性腺成熟度 I 期与 III 期之间不存在显著性差异 ($P>0.05$), I 期与 II 期之间存在显著性差异 ($P<0.05$), 而 I 期与 IV 期, II 期与 III、IV 期, III 期与 IV 期之间均存在极显著性差异 ($P<0.01$)。随性腺逐渐成熟, MW/TSL 值变化不明显, 在 0.68 附近波动 (图 4)。

不同胴长组对耳石相对变化的影响 ANOVA 结果显示, MW/TSL 值在不同胴长组 ($F_{9.594}=0.000<0.01$) 间同样存在极显著性差异。LSD 法分析结果显示, 在 MW/TSL 与不同胴长组的关系中, 胴长组 100~200 mm 与 200~300 mm 和 300~400 mm 之间, 胴长组 200~300 mm 与 300~400 mm 之间, 胴长组 500~600 mm 与 600~700 mm 之间不

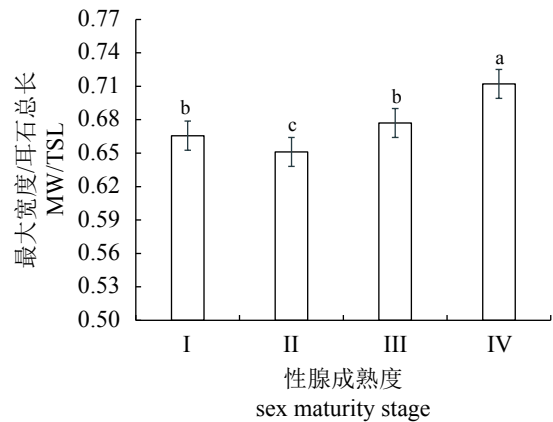


图 4 鸢乌贼性腺成熟度与耳石最大宽度/总长之比 Fig. 4 Relationships between sex maturity stages and MW/TSL of *S. oualaniensis*

存在显著性差异 ($P>0.05$), 而胴长组 100~200 mm 与 500~600 mm 和 600~700 mm 之间, 胴长组 200~300 mm 与 500~600 mm 和 600~700 mm 之间, 胴长组 300~400 mm 与 500~600 mm 和 600~700 mm 之间存在极显著性差异 ($P<0.01$)。随胴长的逐渐增加, MW/TSL 值有略微上升的趋势 (图 5)。

3 讨论

3.1 耳石外部形态

与其他头足类耳石结构相似, 西北印度洋海域鸢乌贼的耳石也可由背区、侧区、翼区和吻区 4 个部分组成 [12, 17-19]。在鸢乌贼的早期生命阶段, 耳石形似水滴状, 结构简单, 背区和侧区相对较大, 但还未发育完全, 且二者之间没

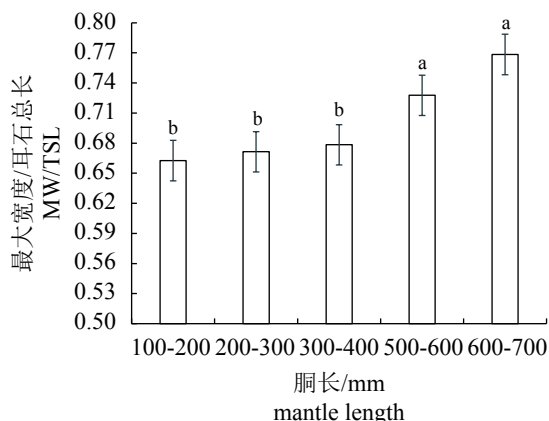


图5 鸢乌贼胴长组与耳石最大宽度/总长之比

Fig. 5 Relationships between mantle length groups and MW/TSL of *S. oualaniensis*

有明显的界限。随着鸢乌贼个体的生长,耳石逐渐变大,各区不断成型,最终发育成为背区小,吻区长窄,侧区和翼区较为宽大的成熟耳石结构。西南大西洋阿根廷滑柔鱼 (*Illex argentinus*)^[12] 和智利外海茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*)^[17] 耳石各区特点与本实验结果较为相似,而哥斯达黎加外海茎柔鱼^[18]、北方拟贻乌贼 (*Gonatopsis borealis*)^[19] 和西北太平洋柔鱼 (*Ommastrephes bartram II*)^[20] 耳石各区特点与本实验结果差异较大。虽为同一物种,但江艳娥等^[21] 认为,南海中部鸢乌贼耳石的背区较大,因此鸢乌贼耳石背区的大小或将成为区分这两个种群的依据。有学者认为,生活在在中上层水层的头足类的耳石具有吻区长窄、翼区宽大、侧区稍大以及背区较小的特点^[22],而鸢乌贼属上层水域栖息的物种,且与本实验结果相同,这说明栖息水层可能是影响耳石形态结构的因素之一^[23]。

3.2 影响耳石形态的因素

本实验利用方差分析的方法,对不同性别、不同性腺成熟度和不同胴长组的鸢乌贼耳石形态表征参数进行了分析。结果表明,耳石外形表征参数 TSL、LDL、WL 和 MW 的值与鸢乌贼的性别存在极显著性差异 ($P < 0.01$),也就是说,耳石表征参数的大小与鸢乌贼性别密切相关,由于头足类雌、雄个体通常存在异速生长的现象^[24-25],这可能导致雌雄个体耳石的大小也存在差异,也间接验证了本实验结果。

本实验结果显示,无论雌雄,其表征因子与性腺成熟度之间均存在极显著性差异 ($P < 0.01$),

对于雌性个体而言,Ⅲ期可能是雌性鸢乌贼耳石生长的一个拐点;而对于雄性个体,各表征参数在各期表现为均匀生长,拐点不明显,这种差异性也可能是由于雌雄个体间的异速生长造成。陆化杰等^[26] 通过研究认为,阿根廷滑柔鱼耳石外形生长均在性腺成熟度Ⅲ期存在拐点,陈新军等^[20] 则认为,而西北太平洋柔鱼耳石外形生长在性腺成熟度Ⅰ期存在拐点,这可能与不同头足类生物的生长习性和不同海洋环境有关^[27]。

本实验结果显示,雌雄个体耳石表征参数在不同胴长组间均存在极显著性差异 ($P < 0.01$),对于雌性个体而言,胴长介于 200~300 mm 与 300~400 mm 之间时,各参数的增长幅度较大,而当胴长达到 500~600 mm 以后,各参数增长较缓慢,因此,胴长 300~500 mm 可能是雌性鸢乌贼个体耳石外形的生长拐点;而对于雄性个体,其耳石表征参数在不同胴长组间增长幅度相近,生长拐点现象不明显。陆化杰等^[26] 认为,300~350 mm 胴长范围可能是阿根廷滑阿柔鱼耳石的生长拐点;陈新军等^[20] 则认为,西北太平洋柔鱼耳石外形生长在胴长的生长拐点为 200~280 mm,不同头足类耳石生长拐点不同,这可能与其自身的渔业生物学特性有关^[22],也可能与栖息海域不同海洋环境有关^[28],后续还需要深入研究。

3.3 耳石形态相对变化的分析

本实验结果显示,相对尺寸 MW/TSL 的比值在不同性别间不存在显著性差异 ($P > 0.05$),但在不同性腺成熟度和不同胴长组个体间则均存在极显著性差异 ($P < 0.01$)。随着鸢乌贼性腺日趋成熟,其耳石相对尺寸变化不大,始终在 0.68 附近波动,而随着胴长的增加,其耳石相对尺寸从胴长组 100~200 mm 的 0.66 上升到胴长组 600~700 mm 的 0.76,因此研究认为,鸢乌贼耳石相对尺寸的变化可能与其所处的胴长组有关。陈新军等^[29] 在研究茎柔鱼时认为,当个体性腺成熟度到达Ⅲ期后,其能量主要用于卵子的发育,而本研究结果表明,随性腺成熟,鸢乌贼耳石的相对尺寸并没有发生明显的变化,其生殖细胞发育所需的能量可能来源于更多食物的摄入。由于鸢乌贼属于短生命周期物种,产卵后即死亡,因此未能采集到性腺成熟度达到Ⅴ期的个体,这可能会对本实验结果产生一定的影响,在以后的研究中需做一些补充。

3.4 影响耳石生长的环境因素

耳石的生长不仅与其自身的发育有关, 还与环境因素有密切的联系^[28]。研究表明, 头足类的早期生活阶段占据了其生命周期相对较长的一部分时间^[30], 在此阶段中海水温度细微的变化就能给头足类耳石的初期生长带来很大影响^[31], Villanueva^[32]和 Durholtz 等^[33]研究发现, 枪乌贼 (*Loligo vulgaris*) 和圆鳍枪乌贼 (*Lolliguncula brevis*) 的耳石总长会在一定范围内随着温度的上升明显增大; 钟文松^[16]研究认为, 在水温恒定的条件下, 盐度 35 饲养组莱氏拟乌贼 (*Septoteuthis lessoniana*) 的耳石长度明显长于盐度为 30 的饲养组, 在 24 h 持续光照条件下莱氏拟乌贼耳石的总长增长明显快于 12 h 明、12 h 暗光照的饲养组; Jackson 等^[34]研究发现, 实验室饲养莱氏拟乌贼, 饵料丰富时耳石总长明显大于食物欠缺时。这些研究均能表明头足类耳石的外部形态与温度、盐度、光周期、食物丰歉程度等环境因素密不可分, 因此以后应加强对鳶乌贼样本的科学采集, 结合海洋生物化学等学科, 系统地开展对鳶乌贼耳石外部形态及形成机理的研究。

参考文献 (References):

- [1] 陈新军, 韩保平, 刘必林, 等. 世界头足类资源及其渔业 [M]. 北京: 科学出版社, 2013: 139-140.
Chen X J, Han B P, Liu B L, et al. World cephalopod resources and fisheries[M]. Beijing: Science Press, 2013: 139-140 (in Chinese).
- [2] 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).
- [3] Zuev G V, Nesis K N, Kal'mary. (Biologiya I Promysel) (Squids [Biology and Fsihery])[M]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost, 1971: 360.
- [4] Nesis K N. Population structure of oceanic *ommatrephids*, with particular reference to *Sthenoteuthis oualaniensis*: A review[M]/Okutani T, O'Dor R K, Kubodera T. Recent Advances in Cephalopod Fishery Biology. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 375-383.
- [5] 陈新军, 钱卫国. 印度洋西北部海域鳶乌贼资源密度分布的初步分析[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(3): 218-223.
Chen X J, Qian W G. Study on the resource density distribution of *Symlectoteuthis oualaniensis* in the northwestern Indian Ocean[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2004, 13(3): 218-223(in Chinese).
- [6] Hanlon R T, Messenger J B. Cephalopod Behaviour[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 1-232.
- [7] Arkhipkin A I. Statoliths as 'black boxes' (life recorders) in squid[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 573-583.
- [8] 陆化杰, 张旭, 童玉和, 等. 中国南海西沙群岛海域鳶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).
- [9] 刘必林, 陈新军, 钟俊生. 印度洋西北海域鳶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).
- [10] 陆化杰, 陈子越, 童玉和, 等. 中国南海西沙群岛海域鳶乌贼耳石元素组成[J]. 应用生态学报, 2019, 30(2): 653-660.
Lu H J, Chen Z Y, Tong Y H, et al. Element composition in the statoliths of *Sthenoteuthis oualaniensis* squid in Xisha islands waters of South China Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(2): 653-660(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] 陆化杰. 利用耳石微结构研究智利外海茎柔鱼的年龄、生长和种群组成 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2009.
Lu H J. Age, growth and population structure of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the high sea waters off Chile based on statolith microstructure[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2009 (in Chinese).
- [13] 陆化杰, 陈新军, 刘必林. 西南大西洋阿根廷湾柔鱼耳

- 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. Statolith morphology of the *Illex argentinus* in Southwest Atlantic Ocean[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2009, 18(3): 338-344(in Chinese).
- [14] 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 characteristic 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).
- [15] 管于华. 统计学[M]. 北京: 高等教育出版, 2005: 178-182.
- Guan Y H. Statistics[M]. Beijing: Higher Education Press, 2005: 178-182 (in Chinese).
- [16] 钟文松. 温度盐度及光周期对于莱氏拟乌贼生活史初期平衡石成长轮生成的效应[D]. 中国台湾: 中山大学, 2003.
- [17] 陆化杰, 陈新军, 刘必林, 等. 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, et al. Statolith morphology of Jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the high sea waters off Chile[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2010, 41(2): 233-239(in Chinese).
- [18] 贾涛, 陈新军, 李纲, 等. 哥斯达黎加外海茎柔鱼耳石形态学分析[J]. 水产学报, 2010, 34(11): 1744-1752.
- Jia T, Chen X J, Li G, et al. Morphological analysis of statolith for jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the waters off Costa Rica[J]. Journal of fisheries of China, 2010, 34(11): 1744-1752(in Chinese).
- [19] 任品, 陆化杰, 唐悦, 等. 西北太平洋北方拟鳶乌贼耳石外部形态特性分析[J]. 水产学报, 2020, 44(1): 49-60.
- Ren P, Lu H J, Tang Y, et al. Statolith morphology of *Gonatopsis borealis* in the northwest Pacific Ocean[J]. Journal of fisheries of China, 2020, 44(1): 49-60(in Chinese).
- [20] 陈新军, 马金, 刘必林, 等. 性成熟和个体大小对西北太平洋柔鱼耳石形态的影响[J]. 水产学报, 2010, 34(6): 748-754.
- Chen X J, Ma J, Liu B L, et al. Effects of sexual maturity and body size on statolith shape of *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(6): 748-754(in Chinese).
- [21] 江艳娥, 陈作志, 林昭进, 等. 南海中部海域鳶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).
- [22] Arkhipkin A I. Towards identification of the ecological lifestyle in nektonic squid using statolith morphometry[J]. Journal of Molluscan Studies, 2003, 69(3): 171-178.
- [23] 李波, 阳秀芬, 邱星宇, 等. 基于耳石形态特征的南海鳶乌贼群体判别分析[J]. 广东海洋大学学报, 2019, 39(2): 58-66.
- Li B, Yang X F, Qiu X Y, et al. Discriminant analysis of purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*) groups based on statolith morphology in the South China Sea[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2019, 39(2): 58-66(in Chinese).
- [24] 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).
- [25] 陈新军, 马金, 刘必林, 等. 基于耳石微结构的西北太平洋柔鱼群体结构、年龄与生长的研究[J]. 水产学报, 2011, 35(8): 1191-1198.
- Chen X J, Ma J, Liu B L, et al. Population structure, age and growth of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwest Pacific Ocean based on statolith microstructure[J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(8): 1191-1198(in Chinese).
- [26] 陆化杰, 陈新军, 刘必林. 个体差异对西南大西洋阿根廷滑柔鱼耳石形态的影响[J]. 水产学报, 2011, 35(2): 247-254.
- Lu H J, Chen X J, Liu B L. Effects of individual difference on statolith morphology of *Illex argentinus* in the southwest Atlantic Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(2): 247-254(in Chinese).
- [27] Zumholz K. The influence of environmental factors on

- the micro-chemical composition of cephalopod statoliths[D]. Kiel: University of Kiel, 2005.
- [28] Trotsenko B G, Pinchukov M A. Mesoscale distribution features of the purpleblack squid *Sthenoteuthis oualaniensis* with reference to the structure of the upper quasi-homogeneous layer in the West India Ocean[J]. *Oceanology*, 1994, 34(3): 380-385.
- [29] 陈新军, 陆化杰, 刘必林, 等. 性成熟和个体大小对智利外海茎柔鱼耳石生长的影响[J]. *水产学报*, 2010, 34(4): 540-547.
- Chen X J, Lu H J, Liu B L, *et al.* Effect of sexual maturity and size on statolith growth of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the high sea waters off Chile[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2010, 34(4): 540-547(in Chinese).
- [30] Mitsuo S, Norma B, Marcela I, *et al.* Interpretation of statolith microstructure in reared hatchling paralarvae of the squid *Illex argentinus*[J]. *Marine & Freshwater Research*, 2004, 55(4): 403-413.
- [31] Forsythe J W. A working hypothesis of how seasonal temperature change may impact the field growth of young cephalopods[C]//Okutani T, O 'Dor R K, Kubodera T. *Recent Advances in Fisheries Biology*. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 133-143.
- [32] Villanueva R. Effect of temperature on statolith growth of the European squid *Loligo vulgaris* during early life[J]. *Marine Biology*, 2000, 136(3): 449-460.
- [33] Durholtz M D, Lipinski M R. Influence of temperature on the microstructure of statoliths of the thumbstall squid *Lolliguncula brevis*[J]. *Marine Biology*, 2000, 136(6): 1029-1037.
- [34] Jackson G D, Moltschanivskyj N A. The influence of ration level on growth and statolith increment width of the tropical squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae): An experimental approach[J]. *Marine Biology*, 2001, 138(4): 819-825.

Effects of sexual maturity and body size on statolith shape of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Northwest Indian Ocean

WANG Honghao¹, HE Tao¹, LU Huajie^{1,2,3,4,5,6*}, LIU Kai¹,
CHEN Xuanyu¹, HE Jingru¹, CHEN Xinjun^{1,2,3,4,5,6}

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

2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China;

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

4. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

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

Abstract: In this paper, the effects of sexual maturity and body size on the statolith shape of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the northwest Indian Ocean were studied, the growth inflection points of statolith shape were evaluated, which would provide a basis for the subsequent studies on the population identification and life history of *S. oualaniensis*. Statolith, which is mainly composed of dorsal dome, lateral dome, rostrum dome and wing region, is one of the most important hard tissues of Cephalopods to study the age, growth, population structure and life history. According to the samples of *S. oualaniensis* totaled 1 009 in number collected in the northwest Indian Ocean from February to May of 2019 by the Chinese light falling-net fishery fleets, the total statolith length (TSL), lateral dome length (LDL), wing length (WL) and maximum width (MW) are considered as the indicators of external form growth, and the ratio of MW to TSL is considered as the indicator of changes in statolith shape. The external form growth and statolith shape changes affected by sex, gonad maturity and individual size are analyzed by the analysis of variance (ANOVA) and Least-significant difference (LSD). The results indicated that the changes of TSL, LDL, WL and MW between different sexes were statistically significant. For both female and male samples, the changes of TSL, LDL, WL and MW between different gonad maturity and different mantle length ranges were also statistically significant. However, changes of ratio of MW to TSL in different sexes showed no significant differences but changes in different gonad maturity and different mantle length ranges showed very significant differences. The study showed that sexual maturation and size of *S. oualaniensis* had an obvious effect on its statolith growth in both males and females. Stage III gonadal maturity and 300-500 mm mantle length are the growth inflection points of statolith shape of female individuals, while there is no distinct inflection point in male individuals. The characteristic parameters of statolith increased rapidly with the growth of gonad and mantle length before the inflection point, while increased slowly after the inflection point.

Key words: *Sthenoteuthis oualaniensis*; morphology characteristics of statolith; sex; gonad maturity; body size

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

Funding projects: National Key R&D Program of China(2019YFD0901404, 2019YFD090402); National Natural Science Foundation of China (41506184, 41876141)