



## 西北太平洋北方拟黯乌贼耳石外部形态特性分析

任品<sup>1</sup>, 陆化杰<sup>1,2,3,4,5\*</sup>, 唐悦<sup>1</sup>, 宁欣<sup>1</sup>,  
刘凯<sup>1</sup>, 陈子越<sup>1</sup>, 陈新军<sup>1,2,3,4,5</sup>

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 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;

4. 上海海洋大学, 农业部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;

5. 上海海洋大学, 农业部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306)

**摘要:** 根据2018年9—11月我国鱿钓船在西北太平洋采集的339尾北方拟黯乌贼样本, 对其耳石外形生长特征进行了研究。结果发现, 北方拟黯乌贼具有长窄的吻区和宽大的翼区。主成分分析表明, 耳石总长(TSL)、吻侧区长(RLL)、侧区长(LDL)、翼区长(WL)和最大宽度(MW)可以作为北方拟黯乌贼耳石外形变化的特征因子。协方差分析表明, MW、LDL和WL与胴长的关系存在性别间显著性差异, TSL和RLL则不存在显著性差异; MW、RLL、TSL、LDL和WL与体质量的关系均存在性别间显著性差异。AIC (Akaike's information criterion)分析表明, TSL、RLL与胴长的生长关系最适合用线性函数表示, 雄性个体的MW、LDL和雌性个体的WL与胴长的关系最适合用幂函数表示, 而雌性个体的LDL则最适合用指数函数表示。雄性个体的LDL和MW与体质量的关系最适合用指数函数表示, 雌性个体的LDL、MW和TSL最适合用线性函数表示, 而其余特征参数则均最适合用幂函数表示。随着胴长增加, 耳石绝对尺寸都逐渐增大, 但耳石的形态结构比例基本不变: 背区、侧区、吻侧区、翼区的长度与耳石总长之比基本保持一致, 分别为35.66%、55.84%、75.23%和85.82%左右。

**关键词:** 北方拟黯乌贼; 耳石形态特征; 生长特性; 西北太平洋

中图分类号: S 931

文献标志码: A

北方拟黯乌贼(*Gonatopsis borealis*)为大洋性冷水种, 寿命较短、生长迅速, 广泛分布在北太平洋、日本北海道、千岛群岛等亚热带海域<sup>[1]</sup>, 其中以白令海周围资源尤为丰富<sup>[2]</sup>。相对于同黯乌贼属的其他种类, 北方拟黯乌贼资源最为丰富, 1975年由日本正式开发, 1976年渔获量达1万t<sup>[3]</sup>, 具有良好的开发潜力。耳石是头足类良好的信息载体, 其外部形态特征常用来进行种类或种群鉴定<sup>[4]</sup>, 生长轮纹常用来年龄估算、孵化日期和群体划分等研究<sup>[5-6]</sup>。国外学者对黯乌

贼科年龄与生长<sup>[2]</sup>、资源分布<sup>[7]</sup>、种群结构<sup>[2]</sup>、资源波动与环境间的关系、摄食特性<sup>[8]</sup>等进行了少量研究, 国内学者仅有宁欣等<sup>[9]</sup>对其角质颚外部形态进行了研究, 而其他渔业生物、生态学研究尚未见报道。鉴于此, 本实验以2018年我国鱿钓船在西北太平洋生产期间采集的北方拟黯乌贼耳石样本为对象, 对其耳石的外部形态特征进行了分析和研究, 以期后续进行种群结构鉴定和年龄鉴别等研究提供参考。

收稿日期: 2019-04-30 修回日期: 2019-10-07

资助项目: 国家自然科学基金(41506184); 浙江省科学技术厅重点研发计划项目(2018C02026)

通信作者: 陆化杰, E-mail: hjlu@shou.edu.cn

## 1 材料与方法

### 1.1 探捕时间和海域

样本采集时间为2018年9月—11月,采集海域为 $41^{\circ}45'N\sim 43^{\circ}45'N$ ,  $154^{\circ}05'E\sim 159^{\circ}43'E$ (图1),调查船为舟山宁泰海洋渔业公司所属的“宁泰79”专业鱿钓渔船。

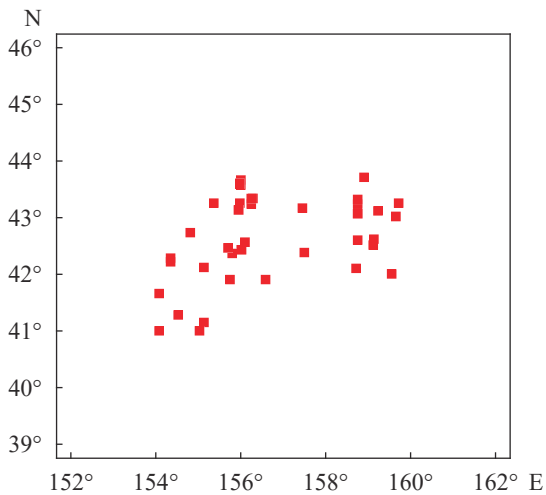


图1 北方拟鳧乌贼采样点分布图

Fig. 1 Distribution of the sampling sites of *G. borealis* in the high seas of the northwestern Pacific Ocean

### 1.2 资料收集

每天从每个调查站位的渔获中随机抽取北方拟鳧乌贼样本10~15尾,共采集北方拟鳧乌贼339尾,其中雌性220尾,雄性119尾。

### 1.3 研究方法

**生物学测定与耳石提取** 实验室解冻后对北方拟鳧乌贼进行生物学测定,包括胴长(mantle length, ML)、体质量(body weight, BW),对其性别、性腺成熟度等进行目测和鉴定,并对耳石进行提取和保存<sup>[5]</sup>。测量时,胴长测定精确至1 mm,体质量精确至1 g<sup>[8]</sup>。

共提取和测量完整耳石样本268对,对应样本胴长范围为212~314 mm,体质量范围为327~859 g。对取出的耳石进行编号并存放于盛有75%乙醇溶液的1.5 mL离心管中,以便清除包裹耳石的软膜和表面的有机物质。

**耳石外部形态测量** 耳石研磨前后分别置于Nikon ZOOM645S体式显微镜(物镜 $\times 0.8$ ,  $\times 1$ ,  $\times 2$ ,  $\times 3$ ,  $\times 4$ ,  $\times 5$ ;目镜 $\times 10$ ) $\times 50$ 倍,

<http://www.scxuebao.cn>

Olympus光学显微镜(物镜 $\times 4$ ,  $\times 10$ ,  $\times 40$ ,目镜 $\times 10$ ) $\times 40$ 倍下采用CCD拍照,然后利用WT2Tiger 3000专业图像分析软件,分别测量出耳石各形态参数值<sup>[10]</sup>,具体包括耳石总长(total statolith length, TSL)、最大宽度(maximum width, MW)、侧区长(lateral dome length, LDL)、背侧区长(ventral dorsal dome length, DLL)、吻侧区长(rostrum lateral dome length, RLL)、吻区长(rostrum length, RL)、吻区宽(rostrum width, RW)、翼区长(wing length, WL)、翼区宽(wing width, WW)(图2),测量结果精确至 $0.1\ \mu\text{m}$ 。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,否则取它们的平均值。

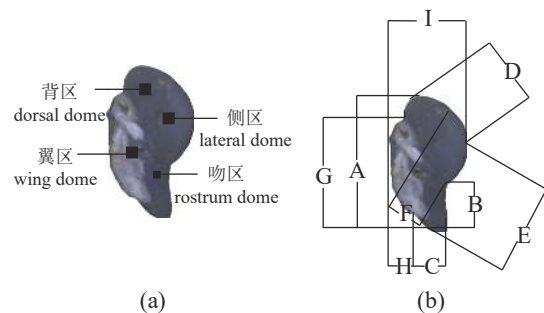


图2 耳石形态参数(a)和各区分布图(b)

Fig. 2 Scheme of morphometric measurements(a) and scheme of each dome (b) of statolith of *G. borealis*  
A: TSL; B: RL; C: RW; D: DLL; E: RLL; F: LDL; G: WL; H: WW; I: MW

**生长模型选取** (1)使用SPSS 21.0统计软件对9个耳石的形态参数进行主成分分析,获得5个综合性指标以及互不关联的4个主成分。

(2)采用线性生长模型<sup>[11-12]</sup>、指数生长模型<sup>[13]</sup>、幂函数生长模型和<sup>[11-12]</sup>对数生长模型<sup>[2]</sup>,拟合北方拟鳧乌贼耳石外部形态参数的生长方程。

(3)采用最大似然法则估计模型生长参数<sup>[14-16]</sup>,应用赤池信息准则(AIC, Akaike's information criterion)<sup>[16-17]</sup>对生长模型进行比较,4个生长模型中,取得最小AIC值的模型为最适生长模型<sup>[8,9,13]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 外部形态参数

观测发现,北方拟鳧乌贼成熟个体耳石具有翼区、侧区、吻区和背区结构,其中吻区长窄,背区窄,吻区基部宽,翼区长宽,背区和侧区界限不明显(图3)。经测量,各形态参数值

分别如下: TSL为1 496.39~1 680.10  $\mu\text{m}$ , RW为127.9~490.70  $\mu\text{m}$ , DLL为329.6~895.10  $\mu\text{m}$ , RLL为1 030.69~1 379.71  $\mu\text{m}$ , WL为1 273.83~1 461.52

$\mu\text{m}$ , MW为842.71~1 046.43  $\mu\text{m}$ , LDL为709.15~1 120.93  $\mu\text{m}$ , RL为299.98~809.24  $\mu\text{m}$ 。

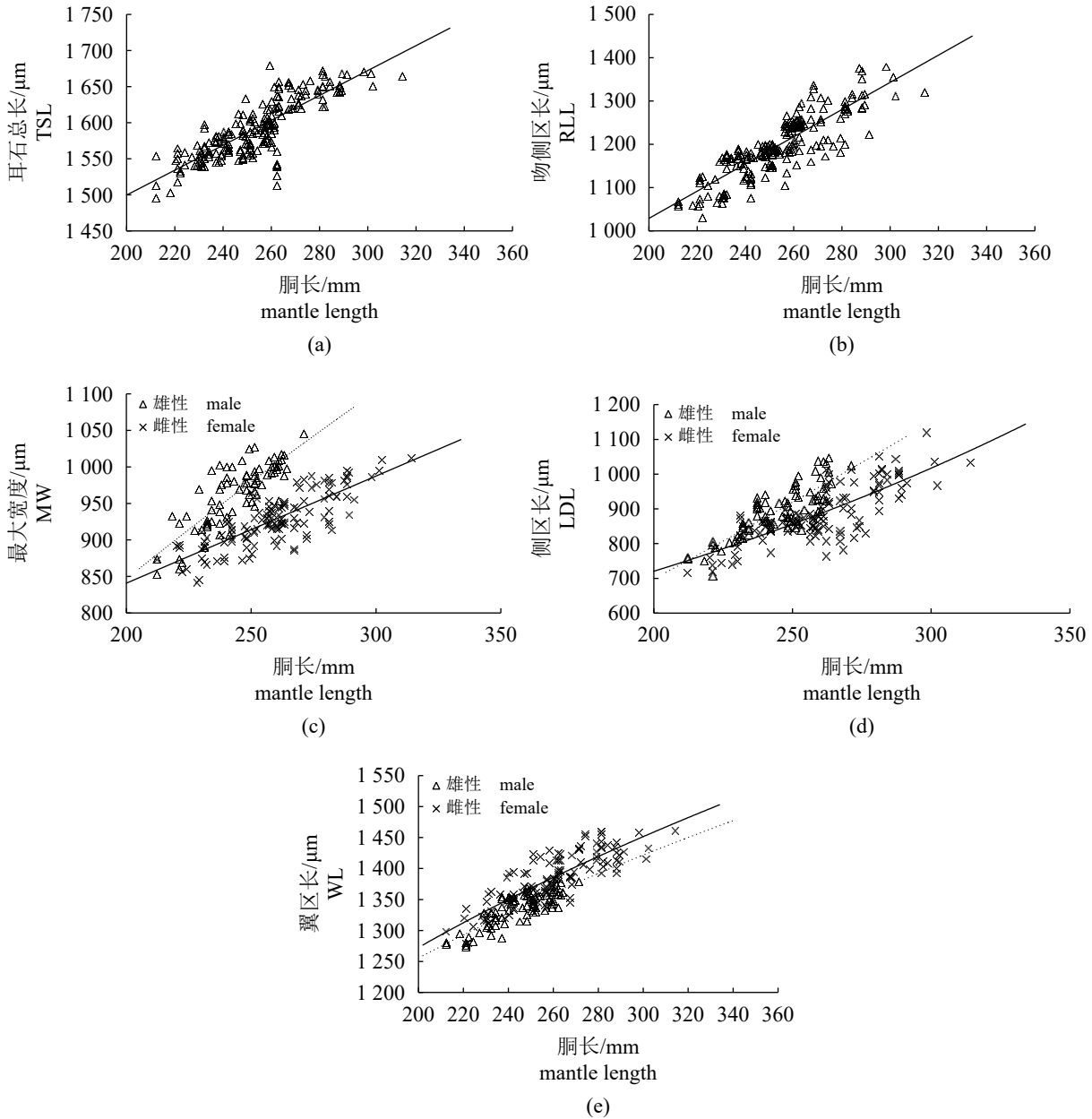


图 3 北方拟贻乌贼耳石各形态参数与胴长关系

Fig. 3 Relationship between main parameters of statolith and mantle length

2.2 主成分分析

对耳石9个形态参数在SPSS 21.0软件中进行主成分分析, 第一、第二、第三、第四和第五因子解释形态参数的贡献率分别为37.44%、17.80%、14.32%、10.17%和8.94%, 累计贡献率约为88.67%。第一主成分与耳石的TSL、WL、RLL、LDL和MW呈正相关, 其中TSL和WL的载

荷系数最大, 达到0.89以上; 第二主成分与RL、DLL和WW正相关, 与LDL呈负相关; 第三主成分与DLL和MW有较大的正相关, 与RL呈负相关; 第四主成分WW呈正相关, 与RW呈较大的负相关; 第五主成分与RW有较大的正相关(表1)。

根据主成分载荷, 北方拟贻乌贼耳石长度参数TSL、RLL、LDL、WL和宽度参数MW可代

表1 北方拟鳔乌贼耳石9个形态参数5个主成分负荷值和贡献率

Tab. 1 Loading values of five principal components for 9 morphologic parameters of *G. borealis* statolith

形态参数 morphologic indices	主成分分析 principal component				
	1	2	3	4	5
TSL	0.931 08	0.195 02	-0.040 64	-0.000 55	-0.080 48
RL	0.486 00	0.623 34	-0.523 72	-0.176 48	-0.098 74
RW	0.461 38	0.019 09	0.139 77	-0.536 35	0.690 39
DLL	0.110 18	0.617 53	0.693 88	-0.076 14	-0.157 40
RLL	0.743 76	-0.411 20	-0.401 39	0.137 89	0.012 86
LDL	0.586 62	-0.534 52	0.305 06	0.280 73	0.124 89
WL	0.894 60	0.089 47	-0.017 14	-0.045 83	-0.266 98
WW	-0.125 92	0.568 75	-0.239 16	0.613 60	0.443 27
MW	0.572 48	0.086 66	0.447 57	0.337 41	0.058 62
贡献率/% contribution rate	37.44	17.80	14.32	10.17	8.94

替9项形态参数来描述耳石的形态特征(表1)。

### 2.3 耳石生长

耳石各区长度与胴长的关系 协方差分析表明,不同性别间,耳石主要外部形态参数MW( $F=2.414$ ,  $P=0.00<0.05$ )、LDL( $F=1.454$ ,  $P=0.044<0.05$ )和WL( $F=10.714$ ,  $P=0.000<0.05$ )与胴长的生长关系均存在性别间显著性差异,因此,分不同性别研究耳石MW、LDL和WL与胴长的关系。而TSL( $F=1.324$ ,  $P=0.091>0.05$ )和RLL( $F=0.984$ ,  $P=0.517>0.05$ )均不存在性别间显著性差异,因此不分性别研究其与胴长的生长关系。通过方程的拟合、优化和AIC的比较得到(表2),雄性个体的MW、LDL和WL与胴长的关系最适合用幂函数表示, TSL和RLL最适合用线性函数表示;雌性个体的WL与胴长的关系最适合用幂函数表示, SL、RLL和MW最适合用线性函数表示, LDL则最适合用指数函数表示(图3)。

体质量与耳石各区长度的关系 协方差分析表明,不同性别间,耳石主要外部形态参数MW、RLL、LDL、TSL和WL与体质量的生长关系均存在性别间显著性差异( $P<0.05$ ),因此,分不同性别研究MW、RLL、LDL、TSL和WL与体质量的关系。通过方程的拟合、优化和AIC的比较(表3),雄性个体的LDL和MW与体质量的关系最适合用指数函数表示,雌性个体的LDL、MW和TSL最适合用线性函数表示,而其他外形参数则最适合用幂函数表示(图4)。

耳石各区长度与其总长之比与胴长的关系 尽管样本胴长逐渐增加,但其DLL(图5-a)、LDL(图5-b)、RLL(图5-c)和WL(图5-d)与TSL的比值基本恒定,分别维持在35.66%、55.84%、75.22%和85.82%左右,即耳石各区的总体形态基本维持不变。

## 3 讨论

### 3.1 外部形态

实验发现,不同个体发育阶段北方拟鳔乌贼耳石的外部形态特征不同:早期阶段,耳石延长,吻区呈喙状,耳石中心为核心。随着胴长生长,耳石各区也逐渐生长,背区呈舌状且相对发达,外部轮廓圆形且各区逐步形成,吻区大,并向侧区弯。本实验中样品的ML范围为212~314 mm,且样本几乎全部为成熟个体<sup>[1]</sup>,侧区宽大,呈半月形,背区窄,吻区基部宽,翼区长宽,背区和侧区不明显分开。这与中上层头足类,如西南大西洋阿根廷滑柔鱼(*Illex argentines*)<sup>[18]</sup>、智利外海茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)<sup>[19]</sup>和南沙群岛鸢乌贼(*Stheno euthis oualaniensis*)<sup>[20]</sup>、印度洋西北海域鸢乌贼<sup>[21]</sup>和西北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)<sup>[22]</sup>等耳石所具有的翼区宽大、背区很小、侧区稍大、吻区长窄的外部形态特征结构比较相似,而与一些栖息于底层的柔鱼类耳石所具备的“吻区平短”特性差异较大<sup>[23-25]</sup>。Wiborg等<sup>[26]</sup>对鳔乌贼耳石生长增量研究

表 2 北方拟贻乌贼外形参数与胴长生长模型的生长参数与AIC值比较

Tab. 2 Comparison of parameters and AIC for mantle length growth models and AIC of *G. borealis*

外形参数 morphologic indices	生长模型 growth models	a	b	R <sup>2</sup>	AIC
TSL	线性 linear	1.726 5	1 154.30	0.663 1	2 272.916 3
	指数 exponential	1 210.3	0.001 1	0.661 3	2 273.142 4
	对数 logarithm	438	-831.29	0.659 1	2 272.939 7
	幂 power	349.27	0.274 1	0.658 0	2 272.931 6
MW雌 female	线性 linear	1.465	547.93	0.648 7	2 262.996 5
	指数 exponential	616.13	0.001 6	0.646 9	1 290.378 7
	对数 logarithm	376.39	-1 163.1	0.643 7	1 290.219 4
	幂 power	97.589	0.405 3	0.643 2	1 290.199
LDL雌 female	线性 linear	3.078	89.20	0.613 0	1 292.412 9
	指数 exponential	361.38	0.003 4	0.614 1	1 293.550 6
	对数 logarithm	791.08	-3 507.2	0.608 6	1 292.604 9
	幂 power	6.340 8	0.888 8	0.612 7	1 292.446 8
WL雌 female	线性 linear	1.723 7	936.77	0.682 9	1 403.452 1
	指数 exponential	1 000	0.001 3	0.684 0	1 404.422 2
	对数 logarithm	446.78	-1 098.2	0.689 7	1 403.417 7
	幂 power	228.114	0.324 4	0.691 6	1 403.427 4
RLL	线性 linear	3.142 7	400.10	0.727 3	2 161.391 4
	指数 exponential	614.43	0.002 6	0.714 9	2 161.910 4
	对数 logarithm	801.68	-3 238.6	0.730 9	2 161.277 7
	幂 power	29.298	0.670 2	0.730 9	2 161.344 7
MW雄 male	线性 linear	2.557 9	339.78	0.661 1	772.356 1
	指数 exponential	498.36	0.002 7	0.661 3	772.383 8
	对数 logarithm	618.77	-2 436.6	0.666 5	772.321 1
	幂 power	26.544	0.653 5	0.667 6	772.343 8
LDL雄 male	线性 linear	4.489 7	-202.07	0.688 1	765.599 4
	指数 exponential	256.64	0.005 1	0.698 5	765.646 6
	对数 logarithm	1 082	-5 052.7	0.688 5	765.591 7
	幂 power	1.03	1.230 5	0.700 9	765.607 4
WL雄 male	线性 linear	1.677 8	924.75	0.691 2	820.545 6
	指数 exponential	979.34	0.001 3	0.692 2	820.782 8
	对数 logarithm	406.13	-897.79	0.697 7	820.536 5
	幂 power	247.4	0.306 6	0.699 1	820.539 1

发现其栖息环境过渡到深海时, 耳石生长增量会随着饵料质量而增长, 间接证明了头足类栖息水层对耳石外部形态特征会产生一定的影响<sup>[27]</sup>。

### 3.2 外形特征参数选取

主成分分析表明, TSL、RLL、LDL、MW

表 3 北方拟鳊乌贼外形参数与体质量生长模型的生长参数与AIC值比较

Tab. 3 Comparison of parameters of statolith and body weight growth models of *G. Borealis*

形态参数 morphologic indices	生长模型 growth models	a	b	R <sup>2</sup>	AIC
TSL雌 female	线性 linear	1.882 5	-2 451.20	0.519 1	1 265.860 3
	指数 exponential	2.413 40	0.003 4	0.497 4	1 264.387 3
	对数 logarithm	3 008.5	-21 634	0.517 4	1 266.248 6
	幂 power	2×10 <sup>-15</sup>	5.424 4	0.496 3	1 374.319 2
MW雌 female	线性 linear	2.240 1	-1 523.70	0.515 3	1 266.751 5
	指数 exponential	12.25	0.004 1	0.506 1	1 266.066 5
	对数 logarithm	2 075.2	-13 623	0.513 1	1 267.272 2
	幂 power	3×10 <sup>-9</sup>	3.794 8	0.506 3	1 266.224 2
RLL雌 female	线性 linear	1.008 8	-660.69	0.555 4	1 257.337 3
	指数 exponential	56.071	0.001 9	0.572 3	1 258.896 9
	对数 logarithm	1 204	-7 983.7	0.554 5	1 257.544 9
	幂 power	6×10 <sup>-5</sup>	2.258 5	0.575 8	1 258.285 4
WL雌 female	线性 linear	1.936 1	-2 124.20	0.507 0	1 268.695 4
	指数 exponential	3.720 2	0.003 6	0.517 8	1 270.535 4
	对数 logarithm	2 669.9	-18 754	0.506 9	1 268.720 6
	幂 power	1×10 <sup>-13</sup>	4.974 9	0.519 3	1 582.482 6
LDL雌 female	线性 linear	0.945 9	-284.76	0.429 2	1 286.940 1
	指数 exponential	117.88	0.001 7	0.419 6	1 291.980 9
	对数 logarithm	840.79	-5 149.8	0.425 2	1 287.872 8
	幂 power	0.015 7	1.540 1	0.421	1 287.882 1
TSL雄 male	线性 linear	1.258 7	-1 530.20	0.424 9	698.105 0
	指数 exponential	5.839 3	0.002 8	0.429 4	714.942 3
	对数 logarithm	1 996.5	-14 246	0.425 9	698.035 2
	幂 power	5×10 <sup>-12</sup>	4.371 7	0.430 8	708.663 7
MW雄 male	线性 linear	1.037 6	-535.76	0.432 7	697.380 4
	指数 exponential	50.41	0.002 3	0.445 3	697.157 3
	对数 logarithm	980.33	-6 270.5	0.430 2	697.564 4
	幂 power	0.000 2	2.168 5	0.443 7	962.711 2
RLL雄 male	线性 linear	3.234 1	-3 521.80	0.558 0	688.913 4
	指数 exponential	0.065 7	0.007 2	0.578 5	691.477 7
	对数 logarithm	3 989	-27 924	0.558	688.769 8
	幂 power	2×10 <sup>-25</sup>	8.861	0.580 9	701.617 0
WL雄 male	线性 linear	1.588 2	-1 654.80	0.416 1	3 515.008 6
	指数 exponential	4.037 9	0.003 5	0.438 1	714.830 5
	对数 logarithm	2 106.5	-14 694	0.416 2	698.713 3
	幂 power	9×10 <sup>-13</sup>	4.708 3	0.438 7	699.065 2
LDL雄 male	线性 linear	0.585 4	59.00	0.411 2	919.473 0
	指数 exponential	144.32	0.001 3	0.424 8	699.555 1
	对数 logarithm	521.75	-3 079.6	0.414 1	698.862 3
	幂 power	0.176 9	1.157 5	0.430 0	699.251 3



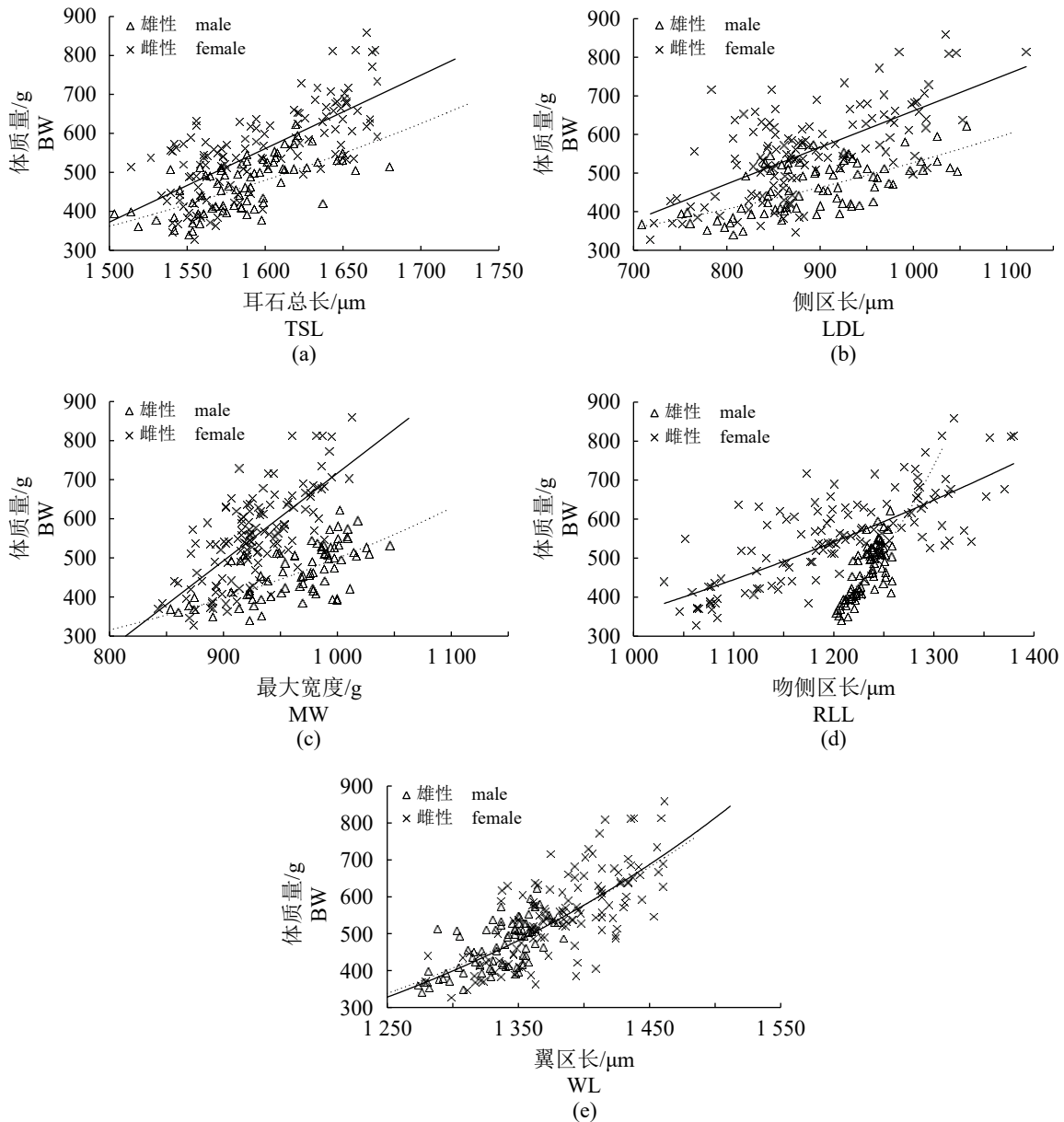


图 4 主要形态参数与体质量关系

Fig. 4 Relationships between main parameters and body weight

和WL可作为北方拟贻乌贼耳石形态特征的特征参数研究其外形变化特性, 其中TSL、RLL、LDL和WL是耳石长度形态的特征参数, MW是宽度的特征参数, 这与其他头足类耳石的特征参数不完全相同, 如TSL、DLL、RW和MW是布宜诺斯艾利斯-巴塔哥尼亚群体阿根廷滑柔鱼耳石形态特征参数<sup>[28]</sup>, TSL、RW、WW和DDL南巴塔哥尼亚群体阿根廷滑柔鱼耳石形态特征参数<sup>[28]</sup>。而西北太平洋柔鱼耳石形态特征参数则分别是TSL、WL、RL、RW和WW<sup>[22]</sup>, 南海鸢乌贼耳石形态特征参数则是TSL、MW、LDL、WL和

DLL<sup>[27]</sup>, 智利外海茎柔鱼耳石形态特征参数则是TSL、WL、RLL和MW<sup>[29]</sup>。南海中部和西北印度洋鸢乌贼耳石形态特征参数分别是TSL、RSL(吻区长)、WL、MW和DLL<sup>[30]</sup>和TSL、MW、LDL、DLL、RLL和WL<sup>[21]</sup>(表4)。其中, 对于同属于柔鱼科的阿根廷滑柔鱼<sup>[28]</sup>、西北太平洋柔鱼<sup>[22]</sup>、南海鸢乌贼<sup>[27]</sup>、印度洋西北海域鸢乌贼<sup>[21]</sup>、南海中部鸢乌贼<sup>[30]</sup>和智利外海茎柔鱼<sup>[29]</sup>外形特征参数也不同, 但鸢乌贼耳石外形特征参数都包含DLL、TSL、MW和WL, 说明这些参数对耳石外形生长特性具有较好的代表性, 同时也说明不

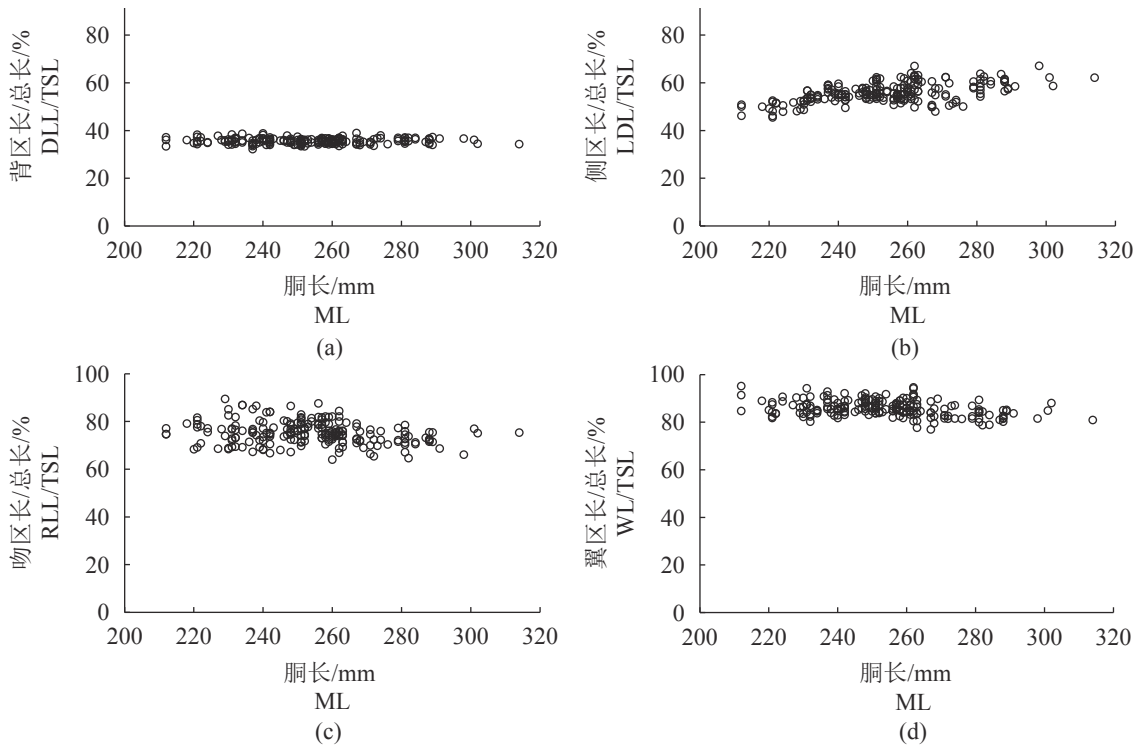


图 5 相对耳石总长的耳石各区长度与胴长关系

Fig. 5 Relationships between relative length of each dome in respect to the total statolith length and mantle length

表 4 不同头足类耳石外形特征参数

Tab. 4 Morphological characteristic parameters of statolith for different Cephalopods

种类 species	耳石外形代表参数 representative parameters
北方拟鬚乌贼 <i>Gonatopsis borealis</i>	TSL、RLL、LDL、MW、WL
阿根廷滑柔鱼(BNS) <sup>[28]</sup> <i>Illex argentine</i>	TSL、DLL、RW、MW
阿根廷滑柔鱼(SPS) <sup>[28]</sup> <i>Illex argentine</i>	TSL、RW、WW、DDL
西北太平洋柔鱼 <sup>[22]</sup> <i>Ommastrephes bartramii</i>	TSL、WL、RL、RW、WW
南海鸢乌贼 <sup>[27]</sup> <i>Sthenoethis oualaniensis</i>	TSL、MW、LDL、WL、DLL
印度洋西北海域鸢乌贼 <sup>[21]</sup> <i>Sthenoethis oualaniensis</i>	TSL、MW、LDL、DLL、RLL、WL
南海中部鸢乌贼 <sup>[30]</sup> <i>Sthenoethis oualaniensis</i>	TSL、RSL、WL、MW、DLL
智利外海茎柔鱼 <sup>[29]</sup> <i>Dosidicus gigas</i>	TSL、WL、RLL、MW

注：南巴塔哥尼亚群体；布宜诺斯艾利斯-巴塔哥尼亚群体  
 Notes: SPS. South Patagonic Stock; BNS. Bonaerensis-Northpatagonic Stock

同海域，不同群体或不同头足类的耳石外形特征参数具有一定的差异性<sup>[27]</sup>，间接反映了利用耳石外部形态参数进行头足类种群鉴定的科学性和可行性。

### 3.3 耳石生长

本研究表明，北方拟鬚乌贼DLL、LDL、RLL和WL与TSL的比值分别维持在35.66%、

55.84%、75.22%和85.82%左右。Akipkin等<sup>[2]</sup>对同属于鬚乌贼科的鬚乌贼耳石外形研究表明，DLL、LDL和WL与TSL的比例分别是52%、36%和52%，而西南大西洋阿根廷滑柔鱼耳石的对应比例为34%、64%和81%<sup>[18]</sup>，西北印度洋鸢乌贼则为42%、57%和75%<sup>[21]</sup>(表4)。即不同头足类耳石各区比例也相同，可能与头足类内在的



生长特性有关,有研究表明,不同头足类个体生长不同,可能导致耳石总体和各区生长不同<sup>[18-20]</sup>;也可能与不同头足类经历的不同生长条件有关:水温、盐度、食物的变化会对耳石的生长<sup>[31-32]</sup>。

研究表明,北方拟贻乌贼耳石主要形态参数与胴长的生长关系不完全相同(表5)。WL和雄性个体的MW、LDL与胴长呈幂函数关系,且指数明显小于1,由此判定WL和雄性个体的MW、LDL的生长较胴长的生长稍慢,这与加利福尼亚茎柔鱼<sup>[33]</sup>、南海北部枪乌贼<sup>[34]</sup>、南海西沙鸢乌贼耳石的<sup>[20]</sup>和印度洋鸢乌贼<sup>[21]</sup>研究结果相同。TSL、RLL和MW与ML呈线性函数关系,这与陆化杰<sup>[29]</sup>、韩青鹏等<sup>[34]</sup>对智利外海茎柔鱼和南海北部枪乌贼的研究结果相同。根据线性关系式( $L=a \times ML+b$ )分析,雄性个体RLL与ML关系中系

数 $a$ 最大,且大于1,说明RLL的生长速率快于ML。而雄性个体LDL与ML关系中系数 $a$ 为最小,说明其生长速度较慢。不同性别间,北方拟贻乌贼耳石主要形态参数与体质量的生长关系存在性别间显著性差异,其中雄性个体LDL和MW与BW呈指数关系,雌性个体LDL、MW和TSL则呈线性关系,其它则呈幂函数关系。这与其他学者对西南大西洋阿根廷滑柔鱼耳石的TSL、MW、FDL和RLL的研究结果存在一定的相似性<sup>[18, 35]</sup>。不同头足类耳石外形生长模型不同,是由于其本身不同的生物学特性决定的,还是受到不同的生长环境影响,还是两者兼而有之,还需要结合耳石微结构和微化学继续开展深入研究。

表5 头足类耳石形态参数与耳石总长比值

Tab. 5 Ratio of morphological parameters of cephalopod statolith to TSL

头足类 Cephalopoda	形态参数 morphology parameters	比值/% ratio
贻乌贼 <sup>[2]</sup> <i>Gonatus fabricii</i>	DLL、LDL、WL	52、36、52
西南大西洋阿根廷滑柔鱼 <sup>[18]</sup> <i>Illex argentinus</i>	DLL、LDL、WL	34、64、81
西北印度洋鸢乌贼 <sup>[21]</sup> <i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	DLL、LDL、WL	42、57、75

#### 参考文献:

- [1] 王尧耕,陈新军,刘必林. 世界头足类[M]. 北京:海洋出版社,2005:237-238.  
Wang Y G, Chen X J, Liu B L. The resources and biology of economic oceanic squid in the world[M]. China Ocean Press, Beijing, China, 2005: 237-238(in Chinese).
- [2] Arkhipkin A I, Bjørke H 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.
- [3] 董正之. 世界大洋经济头足类经济生物学[M]. 山东科学技术出版社, 1991: 47-48.  
Dong Z Z. Biology of the economic species of cephalopods in the world oceans[M], Shandong science & Technology Press, China, 1991: 47-48(in Chinese).
- [4] Díaz-Santana-Iturríos M S C A. Description of the statolith shape of two sympatric ommastrephids in the Mexican Pacific obtained from geometric morphometrics as a tool for identification at the species level[J]. *Senckenberg*, 2018(48): 1667-1671.
- [5] Arkhipkin A I. Statoliths as 'Black Boxes' (Life Recorders) in squid[J]. *Marine & Freshwater Research*, 2005, 56(5): 573-583.
- [6] Radtke R L. Chemical and structural characteristics of statoliths from the short-finned squid *Illex illecebrosus*[J]. *Marine Biology*, 1983, 76(1): 47-54.
- [7] Bower J R, Takagi S. Summer vertical distribution of paralarval *gonatid* squids in the northeast Pacific[J]. *Journal of Plankton Research*, 2004, 26(8): 851-857.
- [8] 陆化杰,王从军,陈新军. 4-6月东太平洋赤道公海鸢乌贼生物学特性初步研究[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(3): 441-447.  
Lu H J, Wang C J, Chen X J. Preliminary study on the biological characteristics of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the high seas nearby the equator of eastern Pacific during April to June[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, 23(3): 441-447(in Chinese).
- [9] 宁欣,陆化杰,张旭,等. 西北太平洋北方拟贻乌贼角质颚外部形态生长特性[J/OL]. 应用生态学报: 1-11. (2019-09-26).  
Ning X, Lu H J, Zhang X, et al. Beak morphological

- growth characteristic of *Gonatopsis borealis* in the northwestern Pacific Ocean[J/OL]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1-11. (2019-09-26)(in Chinese). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1253.Q.20190925.1149.002.html>.
- [10] 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): 74-81.  
Lu H J, Chen X J, Liu B L, *et al.* Effects of individual difference on statolith morphology of *Illex argentinus* in the southwest Atlantic Ocean[J]. Journal of fisheries of China, 2011, 35(2): 74-81(in Chinese).
- [11] Yatsu A, Midorikawa S, Shimada T, *et al.* Age and growth of the neon flying squid, *Ommastrephes bartrami*, in the north Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 1997, 29(3): 257-270.
- [12] Yatsu A, Mori J. Early growth of the autumn cohort of neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the north Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2000, 45(2): 189-194.
- [13] 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).
- [14] Haddon M. Modelling and quantitative methods in fisheries[M]. Boca Raton, Florida: Chapman and Hall/CRC, 2001.
- [15] Hiramatsu K. Application of maximum likelihood method and aic to fish population dynamics[M]. Matsumiya Y: Fish Population Dynamics and Statistical. 1997.
- [16] Cerrato R M. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the Von Bertalanffy Equation[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990, 47(7): 1416-1426.
- [17] Imai C, Sakai H, Katsura K, *et al.* Growth model for the endangered cyprinid fish *tribolodon nakamurai* based on otolith analyses[J]. *Fisheries Science*, 2010, 68(4): 843-848.
- [18] 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, <http://www.sxuebao.cn> 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).
- [19] 陆化杰, 陈新军, 刘必林. 智利外海茎柔鱼耳石生长特性的性别差异研究[J]. 广东海洋大学学报, 2012, 32(3): 55-63.  
Lu H J, Chen X J, Liu B L. Sexual differences in growth characteristics of statolith from *Dosidicus gigas* in the high sea waters off Chile[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2012, 32(3): 55-63(in Chinese).
- [20] 张旭, 陆化杰, 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/OL]. 水产学报: 1-12 [2019-10-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.s.20190706.1146.004.html>.  
Zhang X, Lu H J, Tonh Y H, *et al.* Statolith microstructure and growth characteristics of *Sthenoethis oualaniensis* in the Xisha islands waters of the south China Sea[J/OL]. Journal of fisheries of China, : 1-12[2019-10-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.s.20190706.1146.004.html>(in Chinese).
- [21] 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]. 上海海洋大学学报, 2008, 17(5): 604-609.  
Liu B L, Chen X J, Zhong J S. Statolith morphology of the purpleback flying squid *Sthenoethis oualaniensis* in the northwest Indian Ocean[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2008, 17(5): 604-609(in Chinese).
- [22] 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(自然科学版), 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).
- [23] Clarke M R. The Cephalopoda statolith- an introduction to its form[J]. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, 1978, 58: 701-712.
- [24] Arkhipkin A I, Bizikov V A. Statolith in accelerometers of squid and cuttlefish[J]. *Ruthenica*, 1998, 8: 81-84.
- [25] Arkhipkin A I. Towards identification of the ecological life style in nektonic squids using statolith morphometry[J]. *The Journal of Molluscan Studies*, 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 2003(69): 171-178.
- [26] Wiborg K F, Gjosæter, Jakob, Beck I M. The squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein): investigations in the Norwegian sea and western Barents Sea 1982-1983[J]. International Council for the Exploration of the Sea 1982, 19: 1-14.
- [27] 李波, 阳秀芬, 邱星宇, 等. 基于耳石形态特征的南海鸢乌贼群体判别分析[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 (*Stheno euthis oualaniensis*) groups based on statolith morphology in the south China Sea[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2019, 39(2): 58-66(in Chinese).
- [28] 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 argentines*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(19): 5986-5997(in Chinese).
- [29] 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).
- [30] 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, Liu Z J, et al. Statolith morphology of purpleback flying squid *Stheno euthis oualaniensis* in the central south China Sea[J]. *South China Fisheries Science*, 2014, 10(4): 85-90(in Chinese).
- [31] Jackson G D. Growth zones within the statolith microstructure of the deepwater squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae): Evidence for a habitat shift?[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50(11): 2366-2374.
- [32] Jackson G D, Moltshaniwskyj 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.
- [33] Unai M C I Q V. Maturation, age, and growth estimation of the Jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central region of the gulf of California[J]. *Journal of Shellfish Research*, 2013, 32(2): 351-359.
- [34] 韩青鹏, 陆化杰, 金岳, 等. 南海北部海域中国枪乌贼耳石的形态学分析[J]. 广东海洋大学学报, 2017, 37(1): 1-6.
- Han Q P, Lu H J, Jin Y, et al. Morphological Analysis of Statoliths for *Uroteuthis chinensis* in the North Area of South China Sea[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2017, 37(1): 1-6(in Chinese).
- [35] Uozumi Y, Shiba C. Growth and age composition of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Oegopsida) based on daily increment counts in statolith[C]//Okutani T, O'Dor R K, Kubodera T. Recent advances in cephalopod fish biology, Tokyo: Tokai University Press, 1993: 591-605.

## Statolith morphology of *Gonatopsis borealis* in the northwest Pacific Ocean

REN Pin<sup>1</sup>, LU Huajie<sup>1,2,3,4,5\*</sup>, TANG Yue<sup>1</sup>, NING Xin<sup>1</sup>,  
LIU Kai<sup>1</sup>, CHEN Ziyue<sup>1</sup>, CHEN Xinjun<sup>1,2,3,4,5</sup>

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

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

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

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

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

**Abstract:** The morphology and microstructure of statolith of *Gonatopsis borealis* were studied for the 339 samples, which were collected by Chinese jigging fleets in the northwest Pacific Ocean from September to November 2018. The study indicated that the statolith has the structure with a wide wing and long, narrow rostrum domes. The principal component analysis showed that the total statolith length (TSL), rostrum lateral dome length (RLL), lateral dome length (LDL), wing length (WL) and maximum width (MW) could be used as the morphological characteristic parameters to study the morphological changes of statolith. The analysis of covariance (ANCOVA) showed that there were significant differences in the relationships between MW, LDL and WL versus mantle length (ML) between males and females, but no significant difference was found in other characteristic parameters. The relationships between all of the statolith characteristic parameters and body weight (BW) differed significantly. The relationships between TSL, RLL and ML were optimally described by the linear growth models, and power functions were optimal for WL, MW of males and LDL of males, however, exponential function was optimal for LDL of females. The exponential functions were optimal for the relationship between the LDL, MW of males, and linear functions were optimal for LDL, MW, TSL of females, and power function for the other parameters. With the squid growth, the size of statolith gradually increased, but the ratios of DLL, LDL, RLL, WL to TSL almost remain at the same level, corresponding to 35.66%, 55.84%, 75.23% and 85.82%, respectively.

**Key words:** *Gonatopsis borealis*; morphology characteristics of statolith; growth; northwest Pacific Ocean

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

**Funding projects:** Natural Science Foundation of China (41506184); the Key R & D Project from Science and Technology Department of Zhejiang Province (2018C02026)