

东太平洋赤道海域茎柔鱼(*Dosidicus gigas*) 的体型月间变化及环境效应*

连晋欣¹ 臧娜¹ 林东明^{1, 2, 3, 4} 陈新军^{1, 2, 3, 4, 5}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306; 2. 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;
3. 国家远洋渔业工程技术研究中心 上海 201306; 4. 农业农村部大洋渔业开发重点实验室 上海 201306;
5. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266237)

摘要 为了掌握茎柔鱼体型生长变化及其与栖息环境因子的效应关系, 2017 年 2—4 月和 6—8 月, 在东太平洋赤道海域逐月随机采集了 3 628 尾茎柔鱼样本, 进行体质量、胴长的月间变化分析和胴长与海表温、叶绿素 *a* 浓度的效应关系研究。结果显示, 雌性个体胴长分布范围为 163—468 mm, 体质量分布范围为 123—3 034 g; 雄性个体胴长分布范围为 171—475 mm, 体质量分布范围为 145—2 681 g。不同月份之间, 雌性、雄性个体的胴长和体质量均存在显著性差异, 雌雄性个体胴长、体质量均以 2 月份的最大, 6—8 月份的较小。然而, 每个月份雌性、雄性个体的胴长分布均为单峰值区间分布。体质量-胴长幂函数关系显示, 2—4 月份雌雄性个体多倾向于匀速生长、体征较差, 6—8 月份个体则以负变速生长为主、体征较为良好。雌性、雄性个体胴长与采样海域海表温、采样纬度呈显著的正效应关系, 采样海域叶绿素 *a* 浓度对雌性胴长产生正效应影响。研究表明, 东太平洋赤道海域茎柔鱼体型的月间差异性显著, 体型变化与采样海域海表温、采样纬度关系密切, 并且雌性体型与海域叶绿素 *a* 浓度呈正效应关系。

关键词 茎柔鱼; 体型变化; 海表温; 叶绿素 *a* 浓度; 东太平洋

中图分类号 S931; S932; Q958 **doi:** 10.11693/hyhz20201100322

茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 隶属于柔鱼科 (Ommastrephidae)、茎柔鱼属 (*Dosidicus*), 广泛分布在东太平洋海域, 栖息水层深度可达 1200 m (Jereb *et al.*, 2010)。茎柔鱼为重要的大洋性柔鱼种类, 生长速度快、生命周期短 (Nigmatullin *et al.*, 2001; Jereb *et al.*, 2010), 并且因其世代更替快、资源生物量大, 已经成为世界远洋鱿钓渔业的重要捕捞对象, 年产量可达 70 万 t (FAO, 2016; 陈新军, 2019)。在东太平洋海洋生态系统中, 茎柔鱼也起着重要的生态角色作用, 是低营养级生物与高营养级生物之间能量流动的重要链接媒介 (Jereb *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2013)。该种类既是海洋甲壳类、鱼类和头足类的重要捕食者, 也是黄鳍金枪鱼

(*Thunnus albacares*)、剑鱼 (*Xiphias gladius*) 和抹香鲸 (*Physeter macrocephalus*) 等较高等级海洋捕食者的重要饵料生物 (Jereb *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2013)。

自然种群生物个体的体型既是其生长发育、营养状况、群体补充、自然死亡等的综合表现 (Allen *et al.*, 2006; Audzijonyte *et al.*, 2020), 也是其在生态系统中角色作用的重要表征 (Sookias *et al.*, 2012; Clements *et al.*, 2017), 对了解自然物种的环境适应性和种群资源的波动变化尤为关键。大洋性柔鱼类的性腺发育滞后于个体生长, 终生一次繁殖, 产卵结束后不久便死去, 理论上其潜在繁殖力和生殖价值决定于体型大小 (Laptikhovskiy *et al.*, 1993; Hoving *et al.*, 2010; Beasley *et*

* 国家重点研发计划, 2019YFD0901404 号; 国家自然科学基金项目, NSFC41876144 号, NSFC41876141 号; 上海市自然科学基金项目, 16ZR1415400 号, 上海市科技创新行动计划, 19DZ1207502 号。连晋欣, 硕士研究生, E-mail: 3077087588@qq.com

通信作者: 林东明, 博士, 高级工程师, E-mail: dmlin@shou.edu.cn

收稿日期: 2020-11-29, 收修改稿日期: 2021-02-07

al, 2017)。Nigmatullin 等(2009)就曾报道了茎柔鱼的潜在繁殖力与其体型密切相关, 胴长 710 mm 成体的潜在繁殖力是胴长 460 mm 成体潜在繁殖力的 6 倍。目前, 国内外学者对茎柔鱼的年龄与生长(Argüelles *et al*, 2001; Markaida *et al*, 2004; Chen *et al*, 2011)、摄食生态(Markaida *et al*, 2003; Field *et al*, 2013; Rosas-Luis *et al*, 2016)、资源量与海洋环境关系(方学燕等, 2014; 汪金涛等, 2014; Ibáñez *et al*, 2016)等进行了较为广泛的研究, 在肌肉组织能量积累(魏嫣然等, 2018; 韩飞等, 2020)、生殖投入(韩飞等, 2019; Chen *et al*, 2020)等方面也做了一定的研究报道。同时, 茎柔鱼被认为是对环境波动变化敏感性高的大洋性种类, 在其分布海域范围内形成了体型结构复杂的种群结构(Ibáñez *et al*, 2007; Keyl *et al*, 2011)。然而, 茎柔鱼体型生长的月份变化研究则鲜有见诸报道, 并且栖息环境对其体型的影响效应亟需建立数学模型关系。为此, 本研究拟根据 2017 年 2—4 月和 6—8 月在东太平洋赤道公海茎柔鱼资源探捕期间采集的茎柔鱼样本, 结合采样海域海表温、叶绿素 *a* 浓度等环境因子分析, 对其体型的月间变化及体型与环境因子关系进行探索研究, 旨在进一步认知该种类资源体型方面的生长特点, 为可持续开发和利用该种群资源提供生物学基础知识。

1 材料与方法

1.1 样本采集和生物学测定

茎柔鱼样本来自我国远洋鱿钓渔业作业船的渔获物, 采集时间为 2017 年 2—4 月和 6—8 月, 采集海域为纬度 9.33°S—1.35°N、经度 84.11°W—118.60°W (图 1)。本研究随机采集了样本 3 628 尾, 其中雌性 2 636 尾, 雄性 992 尾。样本采集后经 -30 °C 冷冻冷藏运回岸上实验室进行分析。

实验室室温解冻后, 进行体质量(body weight, BW)、胴长(mantle length, ML)等生物学项目测定。其中, 胴长用量鱼板测定, 精确至 1 mm; 体质量用电子天平测定, 精确至 1 g。

1.2 采样海域的海表温、叶绿素 *a* 浓度

采样海域的海表温和叶绿素 *a* 浓度下载自美国 NOAA 海洋观测中心 ERDDAP 数据服务终端(<https://oceanwatch.pifsc.noaa.gov/erddap/index.html>)。其中, 海表温数据库 ID 为 CRW_sst_v1_0_monthly, 叶绿素 *a* 浓度数据库 ID 为 OceanWatch_nasa-viirs_chla_monthly, 两者的时间精度为月, 空间分辨率为 0.05°×0.05°。

2017 年, 茎柔鱼样本采集海域的海表温(sea surface temperature, SST)分布和叶绿素 *a* 浓度(chlorophyll *a* concentration, chl *a*)分布如图 2 所示。样本采集站点位于海表温 20—27 °C, 叶绿素 *a* 浓度 0.17—0.40 mg/m³ 的海域之间。其中, 2 月份采样站点的月平均海表温为(26.11±0.09) °C, 叶绿素 *a* 浓度为(0.20±0.01) mg/m³; 3 月份采样站点的月平均海表温为(26.78±0.17) °C, 叶绿素 *a* 浓度为(0.19±0.01) mg/m³; 4 月份采样站点的月平均海表温为(27.01±0.19) °C, 叶绿素 *a* 浓度为(0.20±0.01) mg/m³; 6 月份采样站点的月平均海表温为(24.77±0.42) °C, 叶绿素 *a* 浓度为(0.21±0.03) mg/m³; 7 月份采样站点的月平均海表温为(22.57±1.11) °C, 叶绿素 *a* 浓度为(0.23±0.04) mg/m³; 8 月份采样站点的月平均海表温为(20.64±0.52) °C, 叶绿素 *a* 浓度为(0.30±0.04) mg/m³。

1.3 数据处理

(1) 采用频率分布法分析茎柔鱼的胴长组成, 组间距采用 50 mm。计算每个采样月份的平均胴长和平均体质量, 统计分析优势胴长组及其所占比重。

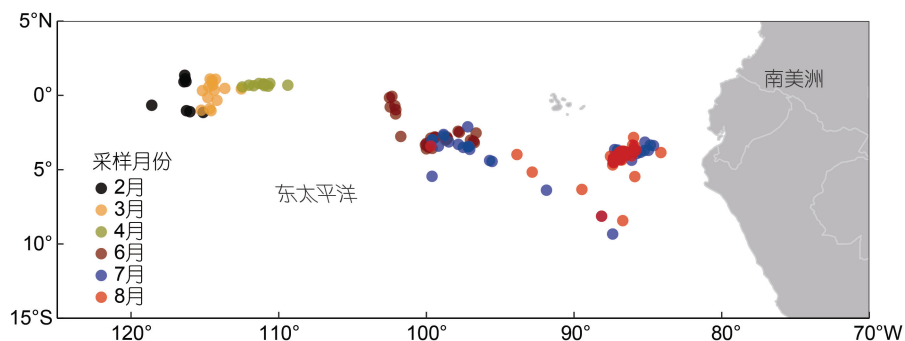


图 1 东太平洋海域茎柔鱼采样站点

Fig.1 The sampling stations of *D. gigas* in the eastern Pacific Ocean

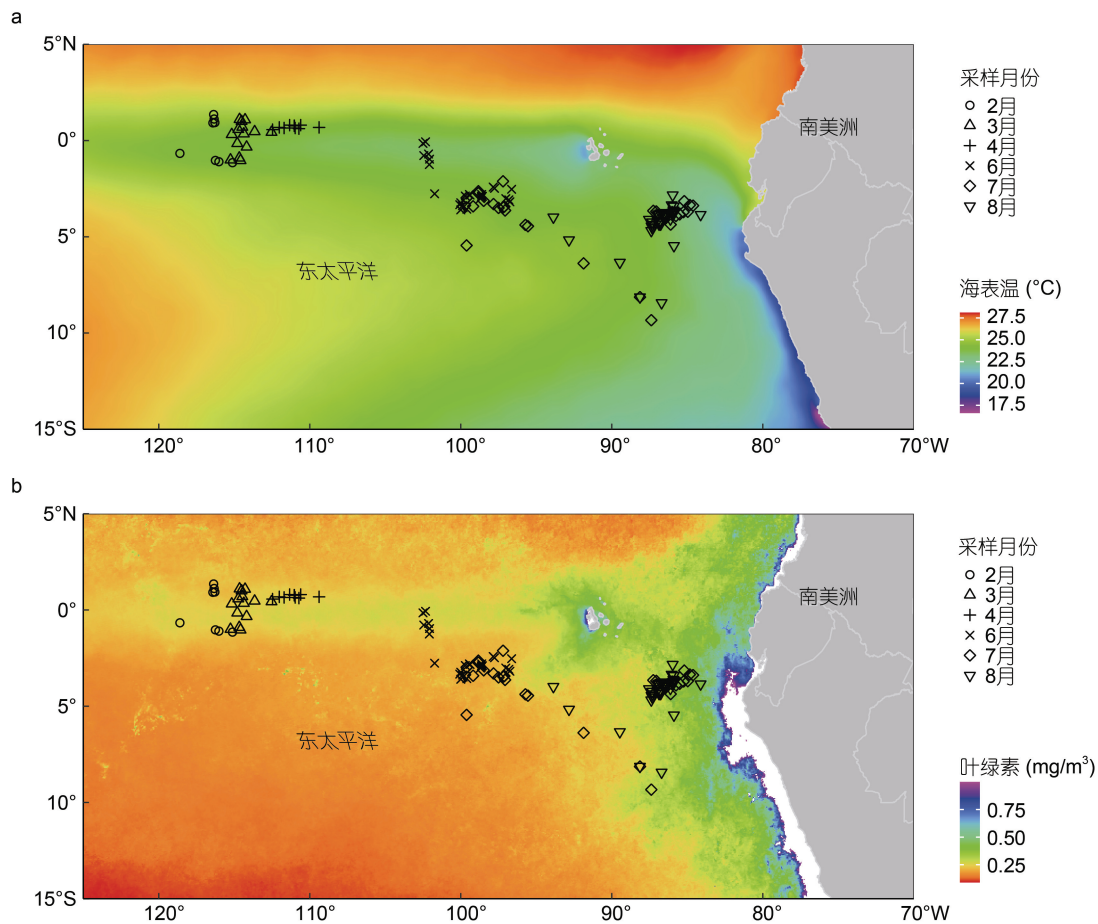


图2 东太平洋茎柔鱼样本采集海域 2017 年的平均海表温(a)和叶绿素 *a* 浓度(b)分布

Fig.2 The average sea surface temperature (a) and chlorophyll *a* concentration (b) in the eastern Pacific Ocean where *D. gigas* were sampled in 2017

(2) 茎柔鱼生命周期短、生长发育快(Jereb *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2013), 为了比较茎柔鱼月份的生长特点, 使用幂函数拟合分析不同月份茎柔鱼体质量与胴长的关系。同时, 求取体质量-胴长幂函数关系残差并标准化, 作为表征个体的体征指标(body condition index, CI) (林东明等, 2017; 韩飞等, 2019), 并比较分析茎柔鱼个体月份间的生长质量变化。体质量-胴长($W-L$)幂函数关系的计算公式(黄真理等, 1999)为:

$$W = a \times L^b, \quad (1)$$

式中, W 为体质量(g), L 为胴长(mm), a 、 b 为待估算参数。

(3) 利用广义线性混合效应模型(generalized linear mixed-effects models, GLMM), 拟合胴长与采样海域海表温、叶绿素 *a* 浓度和采样站点经度、纬度的关系。为了避免出现过参数化(overparameterization), 模型分析中不考虑解析因子的交互作用。方差扩大因

子(variance inflation factor, VIF)检验显示, 采样站点经度与其他参数的共线性显著(雌性, VIF=11.89; 雄性, VIF=8.38), 模型分析中将其剔除。模型中以采样月份作为随机效应变量。模型方程(Zuur *et al.*, 2009)如下:

$$\ln(\text{ML}) = \alpha_0 + \alpha_1 \text{SST} + \alpha_2 \text{chl } a + \alpha_3 \text{Lat} + \varepsilon, \quad (2)$$

式中, ML 为胴长(mm); α_0 为采样月份对模型截距的随机影响, α_1 、 α_2 、 α_3 分别为海表温(SST)、叶绿素 *a* 浓度(chl *a*)、纬度(Lat)对胴长的效应, ε 为模型误差项。模型拟合时, 胴长取自然对数 $\ln(\text{ML})$ 以降低数据极值的影响(Zuur *et al.*, 2009)。

利用 R 平台进行数据的处理分析。实验数据以平均值±标准差(mean±SD)表示。 t 检验分析雌性、雄性个体体质量-胴长关系 b 值与匀速生长 $b=3$ 的差异性, 以及不同月份之间 b 值的差异性。利用单样本 Kolmogorov-Smirnoff 分析检验体征数据的正态性,

若符合正态分布则利用单因素方差分析(ANOVA)检验分析体征分布的月份差异, 并进行 Tukey HSD 随后检验; 若不符合正态分布则利用 Kruskal-Wallis 非参数检验分析体征分布的月份差异性, 利用 Games-Howell HSD 进行随后的显著性检验。广义线性混合效应模型使用程序包 lme4 (Bates *et al*, 2015) 进行拟合分析。数据分析的显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 实验样本的个体组成

分析显示, 茎柔鱼雌性个体的胴长范围为 163—468 mm, 体质量范围为 123—3 034 g; 雄性个体的胴长范围为 171—475 mm, 体质量范围为 145—2 681 g。不同采样月份之间, 雌性、雄性个体的胴长和体质量均存在显著性差异(胴长 $F=439.26$, $P < 0.05$; 体质量 $F=487.08$, $P < 0.05$), 并且两者的胴长和体质量均以 2 月份的个体为最大, 6 月、7 月和 8 月的个体较小且三月份之间的胴长、体质量均没有显

著性差异(表 1)。此外, 每个采样月份, 雌性、雄性个体的胴长分布均呈单峰值区间分布(图 3, 4)。

2.2 体质量与胴长关系

茎柔鱼雌性、雄性个体的体质量与胴长的幂函数关系式分别为 $BW=3.68 \times 10^{-5} ML^{2.95}$ 和 $BW=4.45 \times 10^{-5} ML^{2.91}$ (图 5)。 t 检验结果显示, 雌性、雄性个体的体质量-胴长幂函数关系 b 值均与匀速生长假设 $b=3$ 之间存在显著性差异(雌性, $t=-3.46$, $P < 0.05$; 雄性, $t=-4.66$, $P < 0.05$)。同时, 每个采样月份茎柔鱼雌性、雄性个体的体质量与胴长均呈显著的幂函数关系, 拟合 r^2 均在 0.90 以上(表 2)。 t 检验显示, 2 月份雌性个体呈显著的正异速生长($t=2.29$, $P < 0.05$), 6 月份雌性个体则呈显著的负异速生长($t=-3.42$, $P < 0.05$), 其他月份的则与匀速生长假设 $b=3$ 没有显著性差异(表 2)。在雄性个体中, 2 月份、6 月份和 8 月份的个体均表现为显著的负异速生长($P < 0.05$), 其他月份个体的生长则与匀速生长假设 $b=3$ 没有显著性差异($P > 0.05$) (表 2)。

表 1 茎柔鱼样本的胴长和体质量

Tab.1 Summary of mantle length and body weight of *D. gigas*

月份	<i>n</i>	胴长(mm)		体质量(g)	
		范围	平均值±标准差	范围	平均值±标准差
雌性					
2 月份	68	326—452	397.79±31.78 ^a	972—2 983	1 835.59±498.69 ^a
3 月份	169	256—455	334.57±50.38 ^c	428—2 764	1 124.74±560.41 ^c
4 月份	117	270—468	356.78±49.74 ^b	570—3 034	1 352.97±597.46 ^b
6 月份	706	163—380	261.95±36.21 ^d	163—1 815	549.59±254.84 ^d
7 月份	784	168—395	257.76±34.43 ^d	123—1 744	522.62±243.60 ^d
8 月份	792	180—375	259.40±33.35 ^d	148—1 507	519.20±223.07 ^d
总计	2 636	163—468	272.31±49.47	123—3 034	638.15±420.96
雄性					
2 月份	14	352—475	402.29±30.69 ^a	1 191—2 681	1 758.29±366.94 ^a
3 月份	70	268—384	324.93±31.65 ^c	479—1 667	923.90±271.55 ^c
4 月份	43	292—438	344.58±35.81 ^b	633—2 486	1 132.40±440.49 ^b
6 月份	264	195—362	259.42±37.39 ^d	215—1 395	519.43±236.53 ^d
7 月份	221	196—342	249.39±34.20 ^d	202—1 305	456.29±213.94 ^d
8 月份	380	171—376	245.23±30.67 ^d	145—1 337	419.22±176.66 ^d
总计	992	171—475	262.08±46.10	145—2 681	539.58±325.49

注: 平均值±标准差上标示不同字母表示随后检验差异显著($P < 0.05$)

2.3 体征的月份间差异性

不同月份之间, 雌性、雄性个体的体征均存在显著性差异(雌性, $F=7.32$, $P < 0.05$; 雄性, $F=7.89$, $P < 0.05$)。雌性个体在 6—7 月份时体征较佳, 在 4 月份时最差, 3 月份的次之(图 6a); 雄性个体的较佳体征

也出现在 6—7 月份, 在 3 月份时体征最差, 次之为 2 月份(图 6b)。

2.4 雌性个体体型与环境因子关系

广义线性混合效应模型(GLMM)结果显示, 茎柔鱼雌性个体的胴长与海表温、叶绿素 a 浓度和纬度密

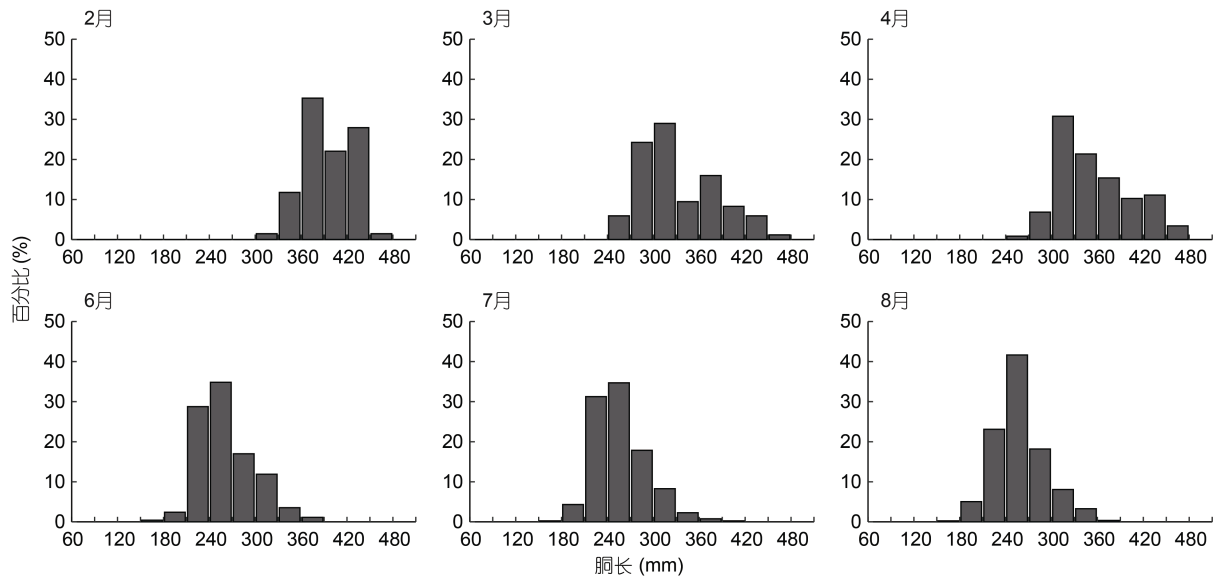


图3 茎柔鱼雌性个体胴长的月份分布

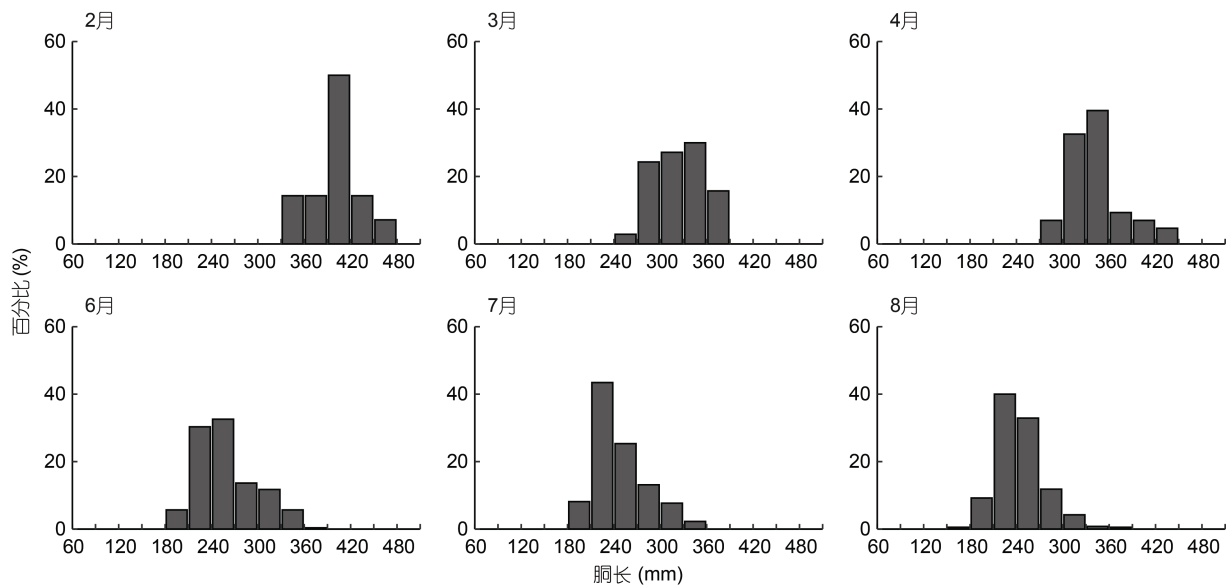
Fig.3 The distribution of mantle length by sampling month for female *D. gigas*

图4 茎柔鱼雄性个体胴长的月份分布

Fig.4 The distribution of mantle length by sampling month for male *D. gigas*

切相关(海表温, $t=4.59$, $P<0.05$; 叶绿素 a 浓度, $t=4.21$, $P<0.05$; 纬度, $t=8.51$, $P<0.05$), 采样月份对个体胴长的效应方差为 0.015, 模型的合计方差解析率为 54% ($R^2=0.54$) (表 3)。同时, GLMM 模型的效应关系图显示, 雌性个体的胴长与海表温、叶绿素 a 浓度和纬度均呈正相关关系(图 7)。

2.5 雄性个体体型与环境因子关系

类似于雌性个体, GLMM 结果显示茎柔鱼雄性个体的胴长与海表温和纬度密切相关(海表温, $t=4.03$, $P<0.05$; 纬度, $t=6.75$, $P<0.05$), 与叶绿素 a 浓度的相

关性不显著($t=0.11$, $P=0.91$), 采样月份对个体胴长的效应方差为 0.013, 模型的合计方差解析率为 63% ($R^2=0.63$) (表 4)。GLMM 效应关系图显示, 雄性个体的胴长随着海表温上升而增大, 并且在纬度较低时具有较大的体型(图 8)。

3 讨论

3.1 个体的体型生长变化

大洋性头足类寿命短、生长快、终生一次繁殖产卵, 在其栖息海域范围内进化了全年生长、全年繁殖

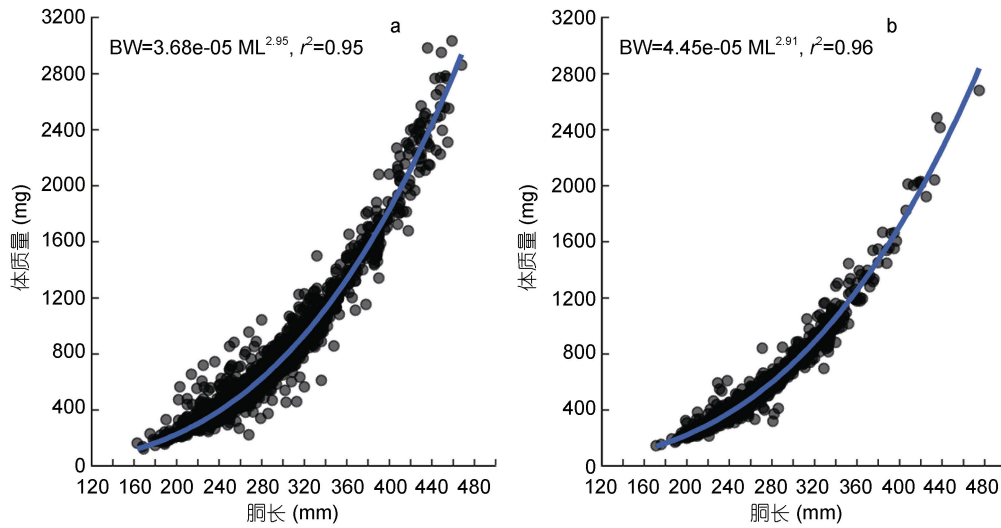


图 5 茎柔鱼雌雄个体体质量与胴长的关系

Fig.5 The relationship between body weight and mantle length for female and male *D. gigas*
注: a. 雌性; b. 雄性

表 2 茎柔鱼体质量和胴长的幂函数拟合回归参数表

Tab.2 Results of the power regression between body weight and mantle length for *D. gigas*

月份	n	拟合参数			拟合 b 值与 b=3 的 t 检验	
		a 值	b 值	r ²	t	P
雌性						
2 月份	68	5.45e-06	3.28	0.92	2.29	0.025
3 月份	169	2.04e-05	3.05	0.96	1.07	0.286
4 月份	117	3.61e-05	2.96	0.95	-0.65	0.519
6 月份	706	5.38e-05	2.89	0.92	-3.42	0.001
7 月份	784	3.14e-05	2.98	0.90	-0.46	0.644
8 月份	792	3.50e-05	2.96	0.92	-1.27	0.204
总计	2 636	3.68e-05	2.95	0.95	-3.46	0.001
雄性						
2 月份	14	5.76e-04	2.49	0.87	-1.91	0.040
3 月份	70	6.71e-05	2.89	0.92	-1.62	0.110
4 月份	43	8.21e-06	3.10	0.96	1.92	0.062
6 月份	264	5.95e-05	2.86	0.94	-3.01	0.003
7 月份	221	2.12e-05	3.05	0.95	1.02	0.311
8 月份	380	5.44e-05	2.87	0.92	-2.96	0.003
总计	992	4.45e-05	2.91	0.96	-4.66	0.000

的生活史特性(Jereb *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2013; 刘必林等, 2016); 而且, 这些种类的生长发育具有季节特性, 且以体型大小变化为主要表现特征(Nigmatullin *et al.*, 2001)。本研究结果显示, 2017 年 2—4 月和 6—8 月在东太平洋赤道海域采集的茎柔鱼体型(胴长和体质量)以 2 月份的个体为最大($P < 0.05$), 其他月份呈趋小变化。结果与智利中南部海域(Ibáñez *et al.*, 2007)和秘鲁外海(Keyl *et al.*, 2011)茎柔鱼群体体型大小的季节性

变化结果相一致。研究还发现, 采集的样本体型在 3 月份和 4 月份之间, 6 月份、7 月份和 8 月份之间均没有显著性差异, 且 6—8 月份样本体型较小。同时, 每个采样月份的样本体型均呈单峰值区间分布。这些结果表明, 随着月份推移东太平洋赤道海域可能存在不同孵化季节的茎柔鱼补充群体, 也一定地佐证了该种类全年生长、全年繁殖的生活史特性(Nigmatullin *et al.*, 2001; Jereb *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2013)。

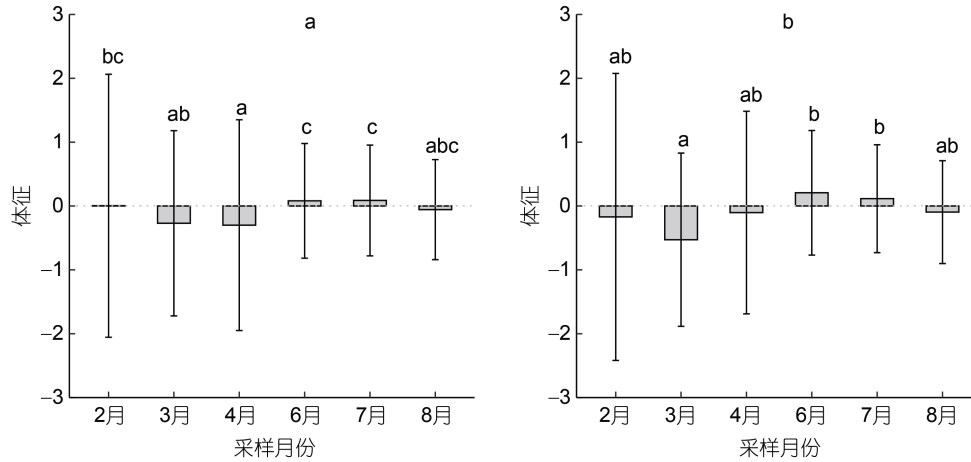


图 6 茎柔鱼雌性、雄性个体体征的采样月份分布

Fig.6 Distribution of body condition by sampling months for female and male *D. gigas*
注: a. 雌性; b. 雄性。各组平均值上标示的不同字母表示随后检验差异显著($P < 0.05$)

表 3 茎柔鱼雌性个体胴长与环境因子、纬度的广义线性混合效应模型结果

Tab.3 Results of generalized linear mixed-effects model of mantle length regression on environments and latitude for female *D. gigas*

随机效应				
因子	效应方差			
采样月份	0.015			
残差	0.016			
固定效应				
参数	估计	标准误差	<i>t</i>	<i>P</i>
截距	5.04	0.16	31.34	$< 2.00 \times 10^{-16}$
海表温	0.02	0.01	4.59	4.80×10^{-6}
叶绿素 <i>a</i> 浓度	0.45	0.11	4.21	2.64×10^{-5}
纬度	0.02	0.002	8.51	$< 2.00 \times 10^{-16}$
模型统计				
R^2	0.54			

注: R^2 为模型固定效应和随机效应的合计方差解析率

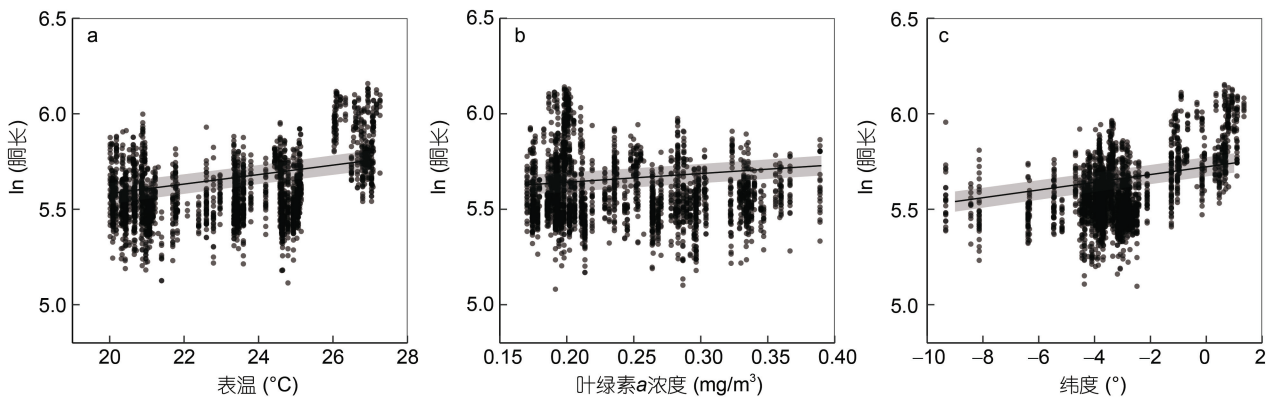


图 7 茎柔鱼雌性个体胴长与海表温(a)、叶绿素 *a* 浓度(b)和纬度(c)的线性混合效应模型关系

Fig.7 The relationships between mantle length and sea surface temperature (a), chlorophyll-*a* (b) and latitude (c) for female *D. gigas* using generalized linear mixed-effects model

表 4 茎柔鱼雄性个体胴长与环境因子、纬度的广义线性混合效应模型结果

Tab.4 Results of generalized linear mixed-effects model of mantle length regression on environments and latitude for male *D. gigas*

随机效应				
因子	效应方差			
采样月份	0.013			
残差	0.015			
固定效应				
参数	估计	标准误差	<i>t</i>	<i>P</i>
截距	4.89	0.29	21.33	$<2.00 \times 10^{-16}$
海表温	0.03	0.01	4.28	2.00×10^{-5}
叶绿素 <i>a</i> 浓度	0.04	0.16	0.26	0.79
纬度	0.02	0.004	6.66	4.71×10^{-11}
模型统计				
R^2	0.63			

注: R^2 为模型固定效应和随机效应的合计方差解析率

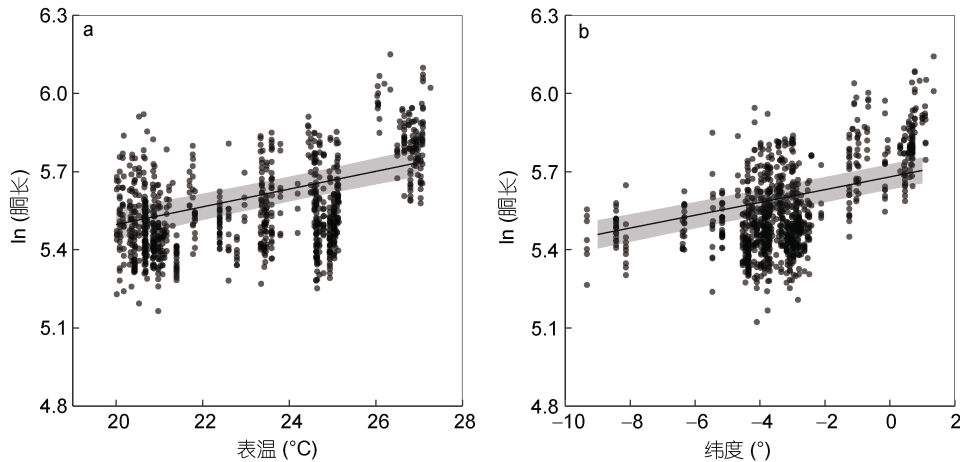


图 8 茎柔鱼雄性个体胴长与海表温(a)和纬度(b)的线性混合效应模型关系

Fig.8 The relationships of the mantle length to sea surface temperature (a) and to latitude (b) for male *D. gigas* using generalized linear mixed-effects model

水生动物的生长发育具有不均匀性,表现在体质量、体长的不均匀增长(Economato *et al.*, 2005; Froese, 2006)。一般来说,体质量-胴长体长($W-L$)幂函数关系式 $W=a \times L^b$ 的参数 b 值可以直观地反映这些生物个体从幼体到成体生长发育的不均匀性: 异速生长→等速生长→异速生长,并且幼体阶段 b 值多低于 3,成体时接近或者大于 3(黄真理等, 1999)。本实验的茎柔鱼雌性、雄性个体,不分月份统计时其体质量-胴长幂函数关系的 b 值均与匀速生长假设 $b=3$ 存在显著性差异、且均小于 3,说明这些实验样本中的大部分个体处于性腺成熟前的生长发育期。然而,不同采样月份样本个体的体质量-胴长幂函数关系分析显示,雌性个体的幂函数关系式 b 值在 2—4 月份逐月变小,并且 2 月份的 b 值显著大于匀速生长 $b=3$ 假设($P<0.05$),

3 月和 4 月份的 b 则与匀速生长 $b=3$ 假设一致 ($P>0.05$)。相反,雄性个体幂函数关系式 b 值在 2—4 月份逐月趋大,且在 4 月份时 $b>3$ 。这些结果表明,2—4 月份茎柔鱼雌性、雄性个体可能处于不同的生长发育阶段,即雌性中的大部分个体可能处于成体阶段,而雄性个体则可能随着月份推移逐渐发育成熟。然而,大洋性头足类多表现为雄性个体性腺先行发育成熟,随后先行离开索饵场洄游至产卵场所(Boyle *et al.*, 2005; Rosa *et al.*, 2013)。陈新军等(2012)曾报道,在东太平洋赤道海域(与本研究 2—4 月份采样海域相同)12 月至翌年 4 月份采集的茎柔鱼成熟个体中雄性个体数量仅为雌性个 1/10,认为是成熟雄性个体先行离开的原因所致。因此在 2—4 月份,茎柔鱼雄性个体体质量-胴长幂函数关系式 b 值随着月份

推移趋大的情况,也有可能是逐月发育成熟的雄性成体已先行离开采样海域所致。

与 2—4 月份不同,雌性茎柔鱼样本的体质量-胴长幂函数关系式 b 值在 6—8 月份时均小于 3, 雄性个体在 6 月份和 8 月份的 b 值显著小于 $b=3$, 而在 7 月份的 b 值符合匀速生长 $b=3$ 假设。Tafur 等(2001)和 Rosa 等(2013)曾报道,东太平洋秘鲁近海是茎柔鱼在南半球的重要产卵场和孵化场,孵化个体会沿着洪堡海流和南赤道流输入赤道水域快速育肥生长。结合 6—8 月份采集样本体型偏小、采集海域较 2—4 月份的更加靠近秘鲁近海产卵孵化场等,可以说明 6—8 月份茎柔鱼样本中的大部分个体可能正处于生长发育期。此外,茎柔鱼的生殖投入策略为收入-资本混合型,在生理性发育期和成熟期将转化部分肌肉存储能量以供给性腺发育所需(韩飞等, 2019; Chen *et al.*, 2020)。理论上,肌肉组织存储能量的转化将降低个体的体征,并影响其体质量-胴长的函数关系(黄真理等, 1999; Green, 2001)。本研究的茎柔鱼体征在 2—4 月份时均为负值,体征较差; 6—8 月份时体征为正值,体征较佳。该结果可进一步表明 2—4 月份和 6—8 月份采集的茎柔鱼个体处于不同的发育时期。

3.2 体型与环境的效应关系

大洋性头足类对海洋环境变化的敏感性高,且具有较高的环境适应性(Jereb *et al.*, 2010)。通常,水温是影响头足类生长发育的重要环境因子,决定着个体的生长速率进而影响体型大小(Forsythe, 2004; Boyle *et al.*, 2005)。本研究结果显示,茎柔鱼雌性、雄性个体的胴长均与采样海域的海表温呈正相关关系,表明茎柔鱼的体型随着水温升高而趋大,与 Keyl 等(2011)的较大体型多出现在水温较为暖和水域的研究结果相近。同时,本研究海域的月均水温在 20—27 °C 之间(图 2a),处于茎柔鱼生长发育的耐热范围之内(Gilly *et al.*, 2006; Stewart *et al.*, 2013)。Staaf 等(2011)和 Velázquez 等(2013)研究发现,在适宜的水温条件下茎柔鱼的生长速率随着栖息海域水温升高而显著增大。因而,茎柔鱼体型随水温趋大的现象可能是在适温范围内较高的水温促进个体生长发育,随之形成了较大的体型结构。

然而,茎柔鱼体型与水温的正相关关系似乎与温度-体型法则(temperature-size rule)所阐述的变温动物体型随着温度升高而缩小的论点(Atkinson, 1994)有所相悖。其实不然,茎柔鱼类似于其他大洋性头足类,在其较为短暂的生命周期里进行着索饵-产卵洄

游习性(Jereb *et al.*, 2010)。在东太平洋海域,茎柔鱼季节性地进行秘鲁外海→赤道海域的索饵育肥洄游,并在赤道海域附近发育成熟,随后进行赤道海域→秘鲁外海的繁殖产卵洄游(Rosa *et al.*, 2013)。茎柔鱼雌性、雄性个体体型随采样海域纬度显著增大的结果(图 7c, 图 8b),也一定程度地佐证了茎柔鱼在赤道海域附近发育成熟的情况。因而在赤道海域,同一年份采集的样本中来自于水温较高水域的茎柔鱼个体也将具有较大的体型结构,而温度-体型法则在此应用可能存在一定的局限性。此外,最近 Audzijonyte 等(2020)研究发现在全球气候变暖下,澳大利亚近海的珊瑚礁鱼类近 55%左右的体型趋小型化,而余下的则体型趋大,表明海洋生物体型因水温升高的变化趋势可能存在属种特殊性。东太平洋赤道海域处于热带太平洋次表层异常(subsurface ocean temperature anomaly, SOTA)与厄尔尼诺与南方涛动(El Niño-Southern Oscillation, ENSO)循环系统作用下,导致海域表面温度变化波动较为频繁(陈永利等, 2020)。因此,后续需要加强同海域、多年份的较长时期的实验观察,以验证温度-体型法则在茎柔鱼生长发育上的应用。

东太平洋赤道海域因丰富的上升流系统形成了高营养盐、低溶解氧水域环境,然而叶绿素 a 浓度处于较低水平(Fiedler *et al.*, 2006)。本研究采样海域的叶绿素 a 浓度在 0.17—0.40 mg/m³ 之间(图 2b),处于茎柔鱼适宜且集中分布时的叶绿素 a 浓度范围之内(0.06—0.50 mg/m³) (方学燕等, 2014)。然而,本研究的茎柔鱼体型与采样海域的叶绿素 a 浓度关系具有雌雄差异性,雌性个体体型随着叶绿素 a 浓度增加而趋大,而雄性个体体型则与叶绿素 a 浓度没有显著的效应关系。这可能与茎柔鱼雌性和雄性个体的生长发育特性不同有关。类似于其他柔鱼类,茎柔鱼的体型为雌雄二态型,雌性个体的生长速率、体型均比雄性个体的为大(Argüelles *et al.*, 2001; Markaida *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 2011),并且捕食能力随体型增大而提升(Field *et al.*, 2013; Rosas-Luis *et al.*, 2016)。因此,在适宜的叶绿素 a 浓度范围之内,雌性个体可能更倾向于在叶绿素 a 浓度较高、生产力较好的区域觅食生长,以获得更大的体型结构。

4 结论

本研究根据 2017 年 2—4 月和 6—8 月在东太平洋赤道公海采集的茎柔鱼样本,分析茎柔鱼体型生

长的月间变化, 并利用广义线性混合模型研究分析体型与环境因子之间关系, 结果表明茎柔鱼体型的月间变化显著, 2—4 月份个体体型较大, 体质量、胴长生长接近于匀速生长; 6—8 月份个体体型较小, 体质量、胴长生长则为变速生长。茎柔鱼体型与海表温呈显著的正效应关系, 在赤道附近海域体型趋大。此外, 雌性个体体型随着海域叶绿素 *a* 浓度增大而趋大。在后续的研究中, 我们还需要通过较长时期的数据采集、实验观察与数据分析等更全面地了解东太平洋茎柔鱼体型的月间变化及其与海域环境因子的效应关系, 为掌握该种类资源的生长发育特性、资源可持续开发提供参考资料。

参 考 文 献

- 方学燕, 陈新军, 丁 琪, 2014. 基于栖息地指数的智利外海茎柔鱼渔场预报模型优化. 广东海洋大学学报, 34(4): 67—73
- 刘必林, 林静远, 陈新军等, 2016. 西北太平洋柔鱼角质颚微结构及其生长纹周期性研究. 海洋与湖沼, 47(4): 821—827
- 汪金涛, 陈新军, 高峰等, 2014. 基于环境因子的东南太平洋茎柔鱼资源补充量预报模型研究. 海洋与湖沼, 45(6): 1185—1191
- 陈永利, 官 聪, 赵永平等, 2020. ENSO 相联系的热带太平洋上层海洋异常环流. 海洋与湖沼, 51(5): 967—977
- 陈新军, 2019. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策. 上海海洋大学学报, 28(3): 321—330
- 陈新军, 李建华, 易 倩等, 2012. 东太平洋赤道附近海域茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)渔业生物学的初步研究. 海洋与湖沼, 43(6): 1233—1238
- 林东明, 陈新军, 魏嫣然等, 2017. 阿根廷滑柔鱼雌性个体肌肉和性腺组织能量积累及其生殖投入. 水产学报, 41(1): 70—80
- 黄真理, 常剑波, 1999. 鱼类体长与体重关系中的分形特征. 水生生物学学报, 23(4): 330—336
- 韩 飞, 陈新军, 林东明, 2020. 东太平洋赤道海域茎柔鱼组织能量积累及其与海表面环境因子的关系. 中国水产科学, 27(4): 427—437
- 韩 飞, 陈新军, 林东明等, 2019. 东太平洋赤道海域茎柔鱼体特征生长及生殖投入. 水产学报, 43(12): 2511—2522
- 魏嫣然, 陈新军, 林东明等, 2018. 秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织的能量积累. 中国水产科学, 25(2): 444—454
- Allen C R, Garmestani A S, Havlicek T D *et al*, 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecol Lett*, 9(5): 630—643
- Argüelles J, Rodhouse P G, Villegas P *et al*, 2001. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. *Fish Res*, 54(1): 51—61
- Atkinson D, 1994. Temperature and organism size—a biological law for ectotherms?. *Adv Ecol Res*, 25: 1—58
- Audzijonyte A, Richards S A, Stuart-Smith R D *et al*, 2020. Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming. *Nat Ecol Evol*, 4(6): 809—814
- Bates D, Mächler M, Bolker B *et al*, 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1): 1—48
- Beasley A L, Hall K C, Latella C I *et al*, 2017. Reproductive characteristics of three small-bodied cuttlefish in subtropical waters. *Mar Freshw Res*, 69(3): 403—417
- Boyle P, Rodhouse P, 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Oxford: Blackwell Science Ltd, 464
- Chen X J, Han F, Zhu K *et al*, 2020. The breeding strategy of female jumbo squid *Dosidicus gigas*: energy acquisition and allocation. *Sci Rep*, 10(1): 9639
- Chen X J, Lu H J, Liu B L *et al*, 2011. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters. *J Mar Biol Assoc UK*, 91(1): 229—235
- Clements C F, Blanchard J L, Nash K L *et al*, 2017. Body size shifts and early warning signals precede the historic collapse of whale stocks. *Nat Ecol Evol*, 1(7): 0188
- Economio E P, Kerkhoff A J, Enquist B J, 2005. Allometric growth, life-history invariants and population energetics. *Ecol Lett*, 8(4): 353—360
- FAO, 2016. *The state of world fisheries and aquaculture 2016: contributing to food security and nutrition for all*. Rome: FAO, 200
- Fiedler P C, Talley L D, 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review. *Prog Oceanogr*, 69(2/4): 143—180
- Field J C, Elliger C, Baltz K *et al*, 2013. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System. *Deep Sea Res II Top Stud Oceanogr*, 95: 37—51
- Forsythe J W, 2004. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. *Mar Freshw Res*, 55(4): 331—339
- Froese R, 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J Appl Ichthyol*, 22(4): 241—253
- Gilly W F, Markaida U, Baxter C H *et al*, 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Mar Ecol Prog Ser*, 324: 1—17
- Green A J, 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results?. *Ecology*, 82(5): 1473—1483
- Hoving H J T, Lipiński M R, Dam L, 2010. The male reproductive strategy of a deep-sea squid: sperm allocation, continuous production, and long-term storage of spermatophores in *Histioteuthis miranda*. *ICES J Mar Sci*, 67(7): 1478—1486
- Ibáñez C M, Argüelles J, Yamashiro C *et al*, 2016. Population dynamics of the squids *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephidae) and *Doryteuthis gahi* (Myopsida: Loliginidae) in northern Peru. *Fish Res*, 173: 151—158
- Ibáñez C, Cubillos L A, 2007. Seasonal variation in the length

- structure and reproductive condition of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) off central-south Chile. *Sci Mar*, 71(1): 123—128
- Jereb P, Roper C F E, 2010. *Cephalopods of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date: Volume 2: Myopsid and Oegopsid Squids*. Rome: FAO, 605
- Keyl F, Argüelles J, Tafur R, 2011. Interannual variability in size structure, age, and growth of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis. *ICES J Mar Sci*, 68(3): 507—518
- Laptikhovsky V V, Nigmatullin C M, 1993. Egg size, fecundity, and spawning in females of the genus *Illex* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *ICES J Mar Sci*, 50(4): 393—403
- Markaida U, Quiñónez-Velázquez C, Sosa-Nishizaki O, 2004. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Fish Res*, 66(1): 31—47
- Markaida U, Sosa-Nishizaki O, 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J Mar Biol Assoc UK*, 83(3): 507—522
- Nigmatullin C M, Markaida U, 2009. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephinae). *J Mar Biol Assoc UK*, 89(4): 789—801
- Nigmatullin C M, Nesis K N, Arkhipkin A I, 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish Res*, 54(1): 9—19
- Rosa R, Yamashiro C, Markaida U *et al*, 2013. *Dosidicus gigas*, Humboldt squid. In: Rosa R, Pierce G, O'Dor R K eds. *Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II - Oegopsid Squids*. New York: Nova Science Publishers, 169—206
- Rosas-Luis R, Chompoy-Salazar L, 2016. Description of food sources used by jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) in Ecuadorian waters during 2014. *Fish Res*, 173: 139—144
- Sookias R B, Benson R B J, Butler R J, 2012. Biology, not environment, drives major patterns in maximum tetrapod body size through time. *Biol Lett*, 8(4): 674—677
- Staaf D J, Zeidberg L D, Gilly W F, 2011. Effects of temperature on embryonic development of the Humboldt squid *Dosidicus gigas*. *Mar Ecol Prog Ser*, 441: 165—175
- Stewart J S, Gilly W F, Field J C *et al*, 2013. Onshore-offshore movement of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) on the continental shelf. *Deep Sea Res II Top Stud Oceanogr*, 95: 193—196
- Tafur R, Villegas P, Rabí M *et al*, 2001. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters. *Fish Res*, 54(1): 33—50
- Velázquez C Q, Herrera A H, Velázquez-Abunader I *et al*, 2013. Maturation, age, and growth estimation of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Central Region of the Gulf of California. *J Shellfish Res*, 32(2): 351—359
- Zuur A F, Ieno E N, Walker N J *et al*, 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer, 574

MONTHLY VARIATION IN BODY SIZE OF *DOSIDICUS GIGAS* AND ENVIRONMENTAL RESPONSES IN THE EQUATORIAL WATERS OF EASTERN PACIFIC OCEAN

LIAN Jin-Xin¹, ZANG Na¹, LIN Dong-Ming^{1,2,3,4}, CHEN Xin-Jun^{1,2,3,4,5}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 3. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai 201306, China; 4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China; 5. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China)

Abstract The jumbo squid *Dosidicus gigas* is endemic to the eastern Pacific Ocean and plays a critical role being prey or predator, and it is an important species in the world invertebrate fishery. To understand the body size changes of *D. gigas* and the environmental responses, we randomly collected 3 628 specimens from the equatorial waters of eastern Pacific Ocean during February-April and June-August 2017. The specimens were analyzed for the monthly changes of body weight (BW) and dorsal mantle length (ML), and the generalized linear mixed-effects relationships between ML and sea surface temperature and chlorophyll *a* concentration. The results show that female squids ranged between 163 mm and 468 mm ML and between 123 g and 3 034 g BW, and males ranged between 171 mm and 475 mm ML and between 145 g and 2 681 g BW. Both female and male squids varied significantly in dorsal mantle length and body weight among the sampling months, in which females and males both were found in the largest size in February and relatively smaller size in June to August. Specimens from each sampling month exhibited a unimodal distribution of dorsal mantle length consistently. As the power regression of BW-ML revealed, both female and male squids sampled during February to April showed likelihood of isometric growth but in a poorer body condition, while those sampled from June to August were mostly found allometric growth with a better body condition. In addition, to understand the relationships of dorsal mantle length to environmental variables and sampling latitudes, the generalized linear mixed-effect models using sampling month as random effect were performed, and a positive and significant effect of sea surface temperature on the attainment of dorsal mantle length was found in both sexes. Meanwhile, the effect of sampling latitudes on the dorsal mantle length of both sexes was also significant, showing an increase trend of ML towards the equator. The effect of chlorophyll *a* concentration on the dorsal mantle length was found significant in female squids only. Therefore, the monthly change of body size of *D. gigas* was significant in the equatorial waters of eastern Pacific Ocean, and was correlated with the sea surface temperature and chlorophyll *a* concentration.

Key words *Dosidicus gigas*; size change; sea surface temperature; chlorophyll *a* concentration; eastern Pacific Ocean