

DOI: 10.12264/JFSC2021-0598

季风变化对西北印度洋鳶乌贼渔业生物学及渔场学影响的研究进展

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

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 自然资源部海洋生态监测与修复技术重点实验室, 上海 201306;
3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海海洋大学, 上海 201306;
4. 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海海洋大学, 上海 201306

摘要: 西北印度洋海域是世界著名的季风区, 在季风的控制下形成了季节性季风洋流, 洋流的运动改变了水体中各环境因子的分布, 进而对海域中栖息的各种海洋生物造成影响。鳶乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)是一种短生命周期的经济头足类, 在西北印度洋海域资源量巨大, 是中国鱿钓渔业目前重要的开发对象。本文从生长与繁殖特性、种群划分及对环境适应性等方面介绍了西北印度洋鳶乌贼的渔业生物学特性, 分析了西北印度洋季风洋流与渔场的形成机理, 描述了西北印度洋的季风气候特点, 指出了印度洋偶极子对水体中环境因子的影响, 综合归纳了季风变化及异常气候对西北印度洋鳶乌贼生长、繁殖、洄游及资源分布的影响。此外, 还分析了当前研究的不足, 提出了利用耳石、角质颚等硬组织蕴藏的微化学和微结构信息, 深入开展季风变化及异常气候对鳶乌贼渔业生物学及渔场学影响的机制研究的展望, 为后续深入研究季风变化与鳶乌贼生长特性、洄游路线和资源分布的关系探明了方向。

关键词: 西北印度洋; 季风; 鳶乌贼; 生长; 繁殖; 洄游; 资源分布

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)11-1669-10

鳶乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)隶属枪形目(Teuthoidea), 开眼亚目(Oegopsida), 柔鱼科(Ommastrephidae), 鳶乌贼属, 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、摄食数量大、消化能力强、生命周期短、世代更新快、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^[2-6], 许多学者认为, 西北印度洋的鳶乌贼总生物量约为 200~1000 万 t^[7-10], 有很大的开发利用价值。在文献基础上, 本研究分析了印度洋季风气候的形成和分布, 归纳了气候对头足类资源造成的影响,

并推测了印度洋季风变化对鳶乌贼生长的影响机制, 为后续国内外研究印度洋鳶乌贼生长、繁殖、洄游和分布奠定基础。

1 鳶乌贼生物学特性

1.1 种群划分

杨德康^[11]从亚丁湾取了 4 批鳶乌贼, 研究表明其捕捞的胴长范围为 79~321 mm, 优势胴长组为 80~180 mm 和 180~280 mm, 这与 Trotsenko 等^[8]在调查中发现的鳶乌贼胴长 90~180 mm 和 180~270 mm 的个体分别占总数 37.5%和 52.9%的调查结果基本一致。与中东太平洋赤道海域和中西太平洋海域相比, 西北印度洋海域的鳶乌贼主要为大型群体^[12]。

根据胴长组成和形态结构^[7], 部分学者将鳶

收稿日期: 2021-12-29; 修订日期: 2022-01-11.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD090402); 国家自然科学基金青年基金项目(4150618).

作者简介: 陆化杰(1980-), 男, 副教授, 硕士生导师, 研究方向为远洋渔业. E-mail: hjlu@shou.edu.cn

乌贼划分成为 4 个不同的种群: 性成熟雌性胴长在 400~500 mm 左右的为大型群, 主要分布在北印度洋的亚丁湾和阿拉伯海等海域; 中型群体分布最为广泛, 性成熟雌性胴长约 190~250 mm, 在所有鸢乌贼栖息的海域都存在这种个体; 性成熟雌性胴长在 120~160 mm 左右的是小型群, 这个群体与中型群相类似, 只是性成熟个体较中型群略小; 以及分布在东太平洋赤道附近海域的微型群, 该群体内雌雄成熟个体胴长在 90~120 mm 左右^[13-14]。日本学者根据调查结果, 将西北印度洋海域的鸢乌贼分成 3 个种群: 胴长大于 500 mm 的是大型个体; 胴长在 300 mm 左右的是中型个体; 还有胴长最大只有 180 mm 的小型个体^[9], 该结果在陈新军等^[15]的研究中得到了验证。这说明无论是栖息在西北印度洋海域还是其他海域的鸢乌贼个体, 其种群结构都呈现复杂化。

1.2 繁殖特性

西北印度洋鸢乌贼常年产卵, 按照繁殖季节来分可将其分为春生群、夏生群和秋生群, 春生群的产卵期约为 1—5 月, 夏生群的产卵期约为 7—8 月, 秋生群的产卵期约为 10—11 月^[11,15-16]。鸢乌贼性腺发育时间较晚, 从性腺开始发育到繁殖后死亡的时间仅占整个生活史的 1/10~1/5, 交配及产卵的时间可以持续 1—3 个月^[17-20], 在整个繁殖期间, 雌雄性别比例会随繁殖的进行而不断发生变化: 在尚未性成熟的群体中, 雌雄个体数近似相等, 性比约为 1 : 1; 在繁殖初期, 发育较快、性成熟较早的雄性个体先行到达繁殖场与雌性进行交配繁殖, 此时雄性个体的数量会略高于雌性; 到了繁殖后期, 先完成交配的雄性个体又会先行死亡, 导致产卵场内雄性个体数量大幅减少, 此时繁殖场内雌雄性比约为 3 : 1 甚至 4 : 1^[11]。与其他头足类属种类类似, 鸢乌贼为“机会主义者”, 繁殖策略为典型的 r 选择策略, 即产生足够多的后代以适应多变的环境, 在整个生活史中雌性起主导作用^[21]。

1.3 栖息环境

杨德康^[11]和陈新军等^[16]认为, 当海水温度在 27~31 °C 时, 鸢乌贼个体较为密集, 容易形成中心渔场。鸢乌贼喜高盐, 适盐范围超过 35^[1-2,22],

在鸢乌贼资源极为丰富的亚丁湾, 其海水盐度约为 36~38, 陈新军等^[16]研究发现, 西北印度洋海域鸢乌贼中心渔场的平均盐度约为 35.99, 基本符合上述观点。余为等^[23]利用栖息地适宜指数 (habitat suitability index, HSI) 模型, 通过分析捕获数据并结合相关环境资料, 获得西北印度洋鸢乌贼渔场的最适海表温度为 27~29 °C, 最适盐度为 35.6~36.4, 最适叶绿素 a 浓度为 0.5~1.1 mg/m³, 验证了前人的研究结果^[16,24]。除此之外, 鸢乌贼具有明显的昼夜垂直移动现象, 通常在傍晚上浮至表层进行索饵, 因此鸢乌贼的分布与上层水温垂直结构同样存在关联^[25-26]。

2 西北印度洋洋流与渔场

2.1 西北印度洋洋流形成机理

北印度洋海区的洋流被称为季风洋流, 从成因上看属于风海流, 即在盛行风的作用下形成的水体流动, 由于气压带和风带的运动, 其洋流方向会随印度洋季风的更替而产生明显的季节变化。在北半球冬季(10 月至翌年 3、4 月), 太阳直射南半球, 亚欧大陆成为高压中心, 因此北印度洋的海面上盛行由亚欧大陆吹来的东北季风, 形成东北季风洋流; 到了夏季(5—9 月), 太阳直射点移动至北半球, 全球的气压带和风带随之向北移动, 南半球的东南信风向北越过赤道, 在地球自转偏向力的作用下转变成为西南季风, 因此夏季北印度洋海水运动的趋势大致与冬季相反^[27-29]。

2.2 西北印度洋渔场的形成

西北印度洋表层藻类生长茂盛, 这些藻类在海表死亡后会不断下沉到深水层, 下沉过程中伴随着海藻的腐烂, 这些藻类的残渣被分解时会消耗水体中大量的氧气, 因此在阿拉伯海域深 100 m 水层中形成了巨大的缺氧层^[30-32]。在印度洋季风的作用下, 北印度洋海区形成了季风洋流, 海表水体随海面风发生运动, 造成深层较冷水向上运动作为补充, 形成上升流, 使得深海缺氧但营养丰富的海水上涌到表层; 同时, 上涌到表层的冷水与相邻温度较高、含氧较丰富的水团混合, 产生大量有机物和营养物质, 吸引鸢乌贼觅食, 因此有利于渔场的形成^[24,33]。

2.3 季风对西北印度洋环境的影响

北印度洋地理位置极为特殊, 是世界著名的季风区。巨大的海陆温差导致印度洋季风的形成, 进而形成了夏季顺时针流动的西南季风环流系统与冬季逆时针流动的东北季风环流系统(图 1)^[34-35]。在沙漠气候的影响下, 阿拉伯海海水蒸发量较大, 海表净损失淡水, 海水中盐度很高^[36-38], 而孟加拉湾在热带雨林气候的影响下, 降水量十分可观, 再加上地表径流汇入的大量淡水, 导致海水盐度很低^[35,39]。在季风的影响下, 洋流在北半球夏季期间将阿拉伯海的高盐度水体携带至孟加拉湾, 而到了冬季, 洋流又将孟加拉湾的低盐度水体输送回阿拉伯海^[40-42]。季风环流系统还会对阿拉伯海海域的叶绿素浓度产生影响。在西南季风期间, 受季风和海流的影响, 沙尘暴活动频繁, 阿拉伯海西部和非洲东北海岸叶绿素浓度较高^[43]; 到东北季风期间, 阿拉伯海北部上层冷水由于增密效应不稳定, 强大的季风对水体进行混合增加了混合层的厚度, 富含大量营养盐的深层水上涌至表层, 进而引起叶绿素浓度上升^[44-45]。刘鹏等^[46]对阿拉伯海上升流的研究表明, 上升流峰主要存在于阿拉伯海西部, 即阿拉伯半岛的东海岸线, 且在春夏两季较为明显。阿拉伯海是全球海表温最高的海域之一^[47], 在西南季风期间, 沿岸上升流、风驱混合和涡流给海水提供大量新营养盐; 而在东北季风期间, 海表冷却使对流混合水带来的营养盐进入

混合层, 因此阿拉伯海较高的初级生产力水平与上升流、水体交换和水体混合的关系密不可分^[48-50]。

2.4 异常气候对西北印度洋环境的影响

与厄尔尼诺和拉尼娜现象类似, 热带印度洋中也存在气候异常的现象。根据热带印度洋东西海温距平符号分布相反, Saji 等^[51]提出了印度洋偶极子(Indian Ocean dipole, IOD)这一概念, 他将印度洋西部(50°E~70°E, 10°S~10°N)与东部(90°E~110°E, 10°S~0°)区域平均海表温度距平之差定义为 IOD 指数, 当 IOD 指数大于 0.4 时, 热带印度洋发生正偶极子事件, 此时西印度洋海表温度会升高, 降水也会增加; 相反, 当 IOD 指数小于 -0.4 时, 热带印度洋则会发生负偶极子事件, 此时西印度洋海表温度降低, 降水也会减少。研究表明, IOD 作为海气耦合现象具有显著的季节位相锁定的特征, 其通常在春季开始出现, 夏季逐渐发展, 秋季达到鼎盛, 冬季迅速衰亡^[52]。Anderson^[53]发现这种偶极子分布形态不仅仅存在于海表温度的变化中, 次表层海温的变化同样遵循这种规律。除此之外, IOD 还存在明显的年际变化特征, 有研究发现 IOD 指数年际变化周期主要是 4~5 年和准 2 年^[54]。2019 年 9 月是一次极强热带 IOD 正位相事件, 该事件导致热带西印度洋海温增高、降水增加, 东非蝗灾与澳大利亚山火都与这次偶极子事件有很大的关联, 因此对西北印度洋环境的影响也不容小觑(图 2)。

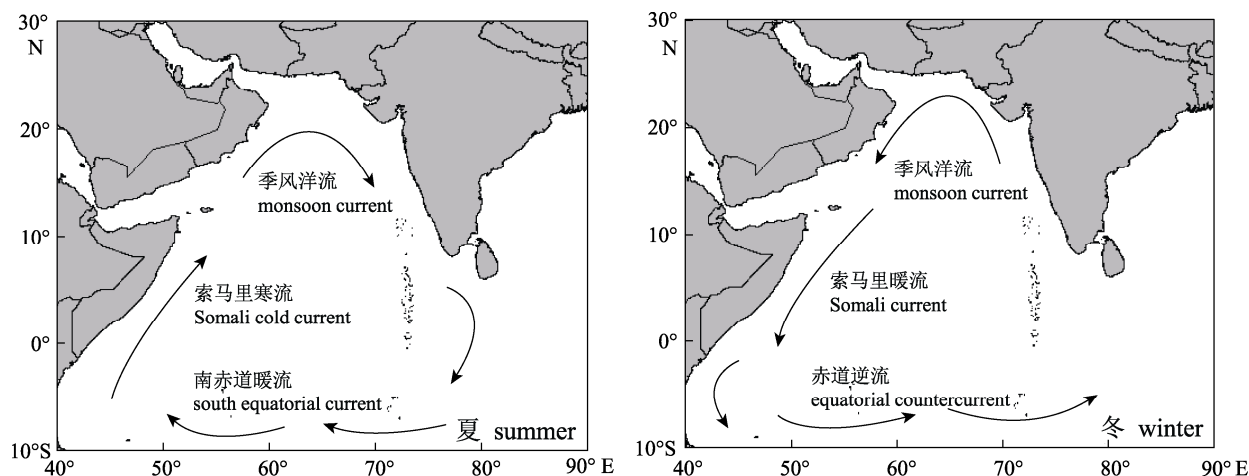


图 1 西北印度洋季风环流系统

Fig. 1 Monsoon circulation system of the northwest Indian Ocean

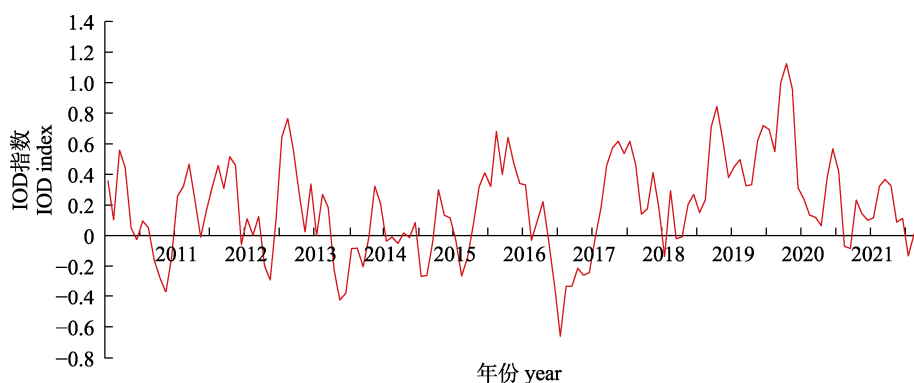


图 2 近年印度洋偶极子指数

Fig. 2 Indian Ocean dipole index in recent years

3 季风对鳶乌贼的影响

3.1 生长

阿拉伯海地处热带印度洋,在周围沙漠气候的影响下,气温高降水少^[36-38],适宜的海洋环境为鳶乌贼的生长提供了优越的栖息条件^[15,55]。在季风环流系统的影响下,也门和阿曼外海海域产生了剧烈的上升流^[8,22,33,56]。许多学者的研究表明^[24,57-63],鱿鱼在上升流较强、温度较高的海域中生长更为迅速。在西北印度洋海域中,季风的的存在导致上升流产生,深层冷水上涌至表层,带来了丰富的营养盐,因此表层藻类生长茂盛,叶绿素浓度和初级生产力水平高。除此之外,海水表层丰富的营养盐还可以吸引大量浮游生物前来觅食,而鳶乌贼正以这些浮游生物为食^[33],因此在该海域内有充足的饵料。Jackson 等^[57]研究发现,相比成熟鱿鱼,幼体鱿鱼对上升流增加的初级生产力更加敏感,更容易受到海洋环境变化的影响,所以季风环流系统对鳶乌贼幼鱼的生长同样起到非常重要的作用。杨晓明等^[24]认为,鱼群容易集中于海表温与叶绿素浓度梯度较大的海域中,西北印度洋强烈的上升流使不同深度的海水交汇,再加上季风风速时快时慢不稳定,水体温度、盐度以及叶绿素浓度变化剧烈,同样对鳶乌贼的生长起到促进的作用^[16]。

3.2 洄游

季风变化可以通过改变海洋环境因子,间接对头足类生物的洄游产生影响。近年来,随着微

化学技术的发展,微量元素分析法被广泛应用于头足类洄游特征的研究中^[64]。Ikeda 等^[65-66]和 Secor 等^[67]研究发现,生活在温带的柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)耳石中 Sr 含量明显高于生活在亚热带的茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)和鳶乌贼;生活于亚热带的柔鱼和太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)耳石中 Sr 含量高于热带的杜氏枪乌贼(*Uroteuthis duvaucelii*)、中国枪乌贼(*Uroteuthis chinensis*)、剑尖枪乌贼(*Uroteuthis edulis*)和莱氏拟乌贼(*Sepioteuthis lessoniana*),这说明头足类耳石中 Sr 含量与水温呈负相关。除此之外,还有研究表明^[67-69],阿拉伯海、印度洋和太平洋 3 个不同盐度海区中鳶乌贼耳石 Sr 含量不同;分布在高盐度的秘鲁海区的茎柔鱼耳石 Sr 含量明显高于低盐度的哥斯达黎加海区,这说明头足类耳石中 Sr 含量与盐度也存在正相关关系。季风环流系统不仅带来了海洋环境的变化,还促使印度洋北海岸形成了广泛的上升流^[8,22,33,56],上升流海域内丰富的饵料可以吸引鳶乌贼前来索饵洄游。陈新军等^[15,70-71]通过调查阿拉伯海鳶乌贼渔场发现,随纬度的增大,鳶乌贼个体与性腺成熟度均有增加的趋势,对上述观点进行了验证。以上说明,季风变化可以通过海洋环境因子的变化以及上升流的产生,间接对头足类的洄游产生影响。

3.3 资源分布

研究表明,鳶乌贼的中心渔场通常分布在冷暖水域的交汇处,且更偏向于冷水涡的一侧^[70,72],在季风的影响下,洋流的运动导致水域中产生了

广泛的上升流, 大量深层冷水上涌^[24,33], 与表层热量高的水体充分融合, 加速了中心渔场的形成, 陈新军等^[16,71]在 2003—2005 年的 3 次西北印度洋鳶乌贼中心渔场调查中均证实了这一观点。杨晓明等^[24]认为, 当季风较弱时, 表层海水流动缓慢, 上下层水体交换程度低, 深层冷水缓慢上涌, 因此海表温会迅速上升, 容易形成高温区; 相反, 当季风较强时, 表层海水随风迅速流动, 深层海水上涌补充量增强, 海表高温区域的水温会迅速降低, 底层温度相对较为稳定。杨晓明等^[24]在阿拉伯海生产调查的结果证实了这一观点: 10 月 12—14 日在阿曼湾东北部有 7 m/s 的东北风, 此时阿曼湾沿岸形成了 24.5 °C 的低温海域, 尚未形成中心渔场; 10 月 15—25 日季风风速降至 4~5 m/s, 低温海域的温度上升至 26~27 °C, 出现了海表温较高的暖水区, 此时渔船在风速更小、水温梯度更大的位置发现了中心渔场, 并获得了稳定的高产; 10 月 26—29 日中心渔场海域变为单一稳定的西南季风, 风速 6.5 m/s, 水温梯度逐渐降低, 渔场也开始消失。可见, 阿拉伯海强烈的上升流使不同深度和不同温度的海水交汇, 再加上季风风速时快时慢不稳定, 在各方面因素的影响下, 冷水区与暖水区交替出现, 有利于鱼群的聚集, 加速了渔场的形成。

4 研究不足与展望

4.1 研究不足

柔鱼科鱼类是十分重要的渔业资源, 尤其是西北印度洋海域的鳶乌贼, 在海洋浮游食物网中居于核心地位, 对生态系统起着十分重要的作用^[73]。本文综合了当前国内外研究结果, 分析了西北印度洋季风的年季变化特性及其对鳶乌贼生长、洄游和资源分布存在的影响: 季风引起了广泛的上升流, 提高了海域的初级生产力, 推动了海水温度、盐度和叶绿素浓度的变化, 进而对鳶乌贼产生影响。但从目前的研究来看, 还存在一些不足: (1) 印度洋季风风向会随季节发生变动, 现在还不能准确得出不同季节的季风变化如何对鳶乌贼产生影响; (2) 偶极子事件等异常气候的发生, 会对海洋环境因子造成一定的影响,

进而对研究结论造成一定的干扰; (3) 目前气候变化对西北印度洋海域鳶乌贼的影响主要集中在温度变化方面, 而对其他因素(海水密度、酸度以及海水中微量元素)变化的影响研究涉及较少, 分析不够全面。

4.2 研究展望

(1) 耳石是头足类重要的硬组织, 其中包含了大量的生物学信息, 目前已有学者对西北印度洋海域鳶乌贼耳石的外形^[74]、生长^[75]及色素沉积^[76]进行了初步研究, 因此以后可以基于鳶乌贼耳石等硬组织结构, 利用微量元素分析等研究方法, 结合海洋环境数据, 深入探讨季风变化对其产生的影响。

(2) 澳大利亚巨乌贼的研究表明, 当海水温度不发生剧烈变化时, 其精子一般不会受到影响^[77], 而当温度升高时, 雌性个体会通过减少产卵的数量来保证卵粒的尺寸^[78]。除此之外, 还有研究发现成体头足类的体型与卵粒的大小有明显的相关性^[79], 因此后续可以尝试通过鉴定鳶乌贼卵粒尺寸及数量, 结合性腺成熟度分析季风变化对其繁殖行为造成的影响。

(3) 印度洋异常气候 IOD 具有年际变化的特性, 其通常每隔几年发生一次^[54], 而季风变化每年都会对海洋造成影响, 且对夏冬季海域的影响不同, 但无论是季风变化还是异常气候, 都需通过改变海洋环境因子, 进而对海域内的鳶乌贼产生影响。因此在后续的研究调查中除了要继续采样和完善数据外, 还要注意不同季度和年度间数据的分析和比较, 并结合 IOD 指数, 综合分析季风变化和异常气候对鳶乌贼资源产生的影响。

头足类资源波动与海洋环境变化相关性高, 鳶乌贼作为西北印度洋海域一种重要的渔获物, 完成产卵活动后亲体即死亡, 资源量大小基本取决于补充量的多少, 因此更容易受到海洋环境变化的影响^[80]。在以后的研究中, 团队将持续对西北印度洋鳶乌贼进行采样, 不断丰富和完善数据, 通过积累多年的数据, 综合分析季风变化对鳶乌贼渔业生物学及渔场的影响。除此之外, 2019 年是一次极强热带 IOD 正相位事件, 对各海洋环境因子的正常分布造成极大的干扰。后续团队将通

过对比 2019 年与非 IOD 年份的鸢乌贼渔业生物学数据, 利用耳石等硬组织并结合海洋环境数据, 分析 IOD 事件对鸢乌贼资源造成的影响。

参考文献:

- [1] Chen X J, Han B P, Liu B L, et al. Cephalopod Resources in the World and Its Fishery[M]. Beijing: Science Press, 2013. [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.]
- [2] Wang Y G, Chen X J. World Oceanic Economic Soft Fish Resources and Their Fisheries[M]. Beijing: Ocean Press, 2005. [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.]
- [3] Zuev G V, Nesis K N. Kal'mary (Biologiya i Promysel) (squids [Biology and Fishery])[M]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost, 1971: 360.
- [4] Voss G L. Cephalopod Resources of the World[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1973
- [5] Nesis K N. Population structure of the squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830) in the tropical West Pacific Ocean[J]. Trudy IO AN SSSR, 1977, 107: 15-29.
- [6] Zuev G V, Nigmatullin C M, Nikol'skii V N. Nektonnye Okeanicheskie Kal'mary (Nectonic Oceanic Squids)[M]. Moscow: Agropromizdat, 1985: 244.
- [7] Nesis K N. Population structure of oceanic ommastrephids, with particular reference to *Sthenoteuthis oualaniensis*: a review[C].//Okutani T, O'Dor R K, Ku-Bodera T. Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 375-383.
- [8] Trotsenko B G, Pinchukov M A. Mesoscale distribution features of the purpleback 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.
- [9] Yatsu A. Biology of flying squid (*Todarodes pacificus*) in the Indian Ocean and its potential as a new resource[R]. Tokyo: Ocean, 1997, 101: 6-9.
- [10] 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. [陈新军, 钱卫国. 印度洋西北部海域鸢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.]
- [11] Yang D K. The resources and its exploitation and utilization of two species of squid[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2002, 11(2): 176-179. [杨德康. 两种鱿鱼资源和其开发利用[J]. 上海水产大学学报, 2002, 11(2): 176-179.]
- [12] Li J H, Chen X J, Fang Z, et al. Comparison of fishery biology of *Sthenoteuthis oualaniensis* in three fishing areas[J]. Marine Fisheries, 2016, 38(6): 561-569. [李建华, 陈新军, 方舟, 等. 3个不同海区鸢乌贼渔业生物学的初步比较[J]. 海洋渔业, 2016, 38(6): 561-569.]
- [13] Roeleveld M A C, Lipinski M R. The giant squid *Architeuthis* in southern African waters[J]. Journal of Zoology, 1991, 224(3): 431-477.
- [14] Yatsu A, Watanabe T, Mori J T, et al. Interannual variability in stock abundance of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean during 1979-1998: Impact of driftnet fishing and oceanographic conditions[J]. Fisheries Oceanography, 2000, 9(2): 163-170.
- [15] Chen X J, Liu J L. Morphological analysis on population structure of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the northwestern Indian Ocean[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2007, 16(2): 174-179. [陈新军, 刘金立. 利用形态学方法分析印度洋西北部海域鸢乌贼种群结构[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(2): 174-179.]
- [16] Chen X J, Ye X C. Preliminary study on the relationship between fishing ground of *Symlectoteuthis oualaniensis* and environmental factors in northwestern Indian Ocean[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2005, 14(1): 55-60. [陈新军, 叶旭昌. 印度洋西北部海域鸢乌贼渔场与海洋环境因子关系的初步分析[J]. 上海水产大学学报, 2005, 14(1): 55-60.]
- [17] Lin D M, Zhu G P, Chen X J, et al. Reproductive characteristics of Patagonian longfin squid (*Doryteuthis gahi*) in the southwest Atlantic Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(5): 795-805. [林东明, 朱国平, 陈新军, 等. 西南大西洋巴塔哥尼亚枪乌贼的繁殖生物学特性[J]. 水产学报, 2017, 41(5): 795-805.]
- [18] Jereb P, Roper C F E. Cephalopods of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2005
- [19] Schwarz R, Perez J A A. Age structure and life cycles of the Argentine shortfin squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in southern Brazil[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2013, 93(2): 557-565.
- [20] Boyle P R, Pierce G J, Hastie L C. Flexible reproductive strategies in the squid *Loligo forbesi*[J]. Marine Biology, 1995, 121(3): 501-508.
- [21] Pecl G T, Moltschaniwskyj N A. Life history of a short-lived squid (*Sepioteuthis australis*): Resource allocation as a function of size, growth, maturation, and hatching season[J].

- ICES Journal of Marine Science, 2006, 63(6): 995-1004.
- [22] Dong Z Z. Biology of the Economic Species of Cephalopods in the World Oceans[M]. Jinan: Shandong Science & Technology Press, 1991. [董正之. 世界大洋经济头足类生物学[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1991.]
- [23] Yu W, Chen X J. Analysis on habitat suitability index of *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwestern Indian Ocean from September to October[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2012, 32(6): 74-80. [余为, 陈新军. 印度洋西北海域鳶乌贼 9-10 月栖息地适宜指数研究[J]. 广东海洋大学学报, 2012, 32(6): 74-80.]
- [24] Yang X M, Chen X J, Zhou Y Q, et al. A marine remote sensing-based preliminary analysis on the fishing ground of purple flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the north-west Indian Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2006, 30(5): 669-675. [杨晓明, 陈新军, 周应祺, 等. 基于海洋遥感的西北印度洋鳶乌贼渔场形成机制的初步分析[J]. 水产学报, 2006, 30(5): 669-675.]
- [25] Yan L, Zhang P, Yang B Z, et al. Relationship between the catch of *Symplectoteuthis oualaniensis* and surface temperature and the vertical temperature structure in the South China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(2): 469-477. [晏磊, 张鹏, 杨炳忠, 等. 南海鳶乌贼产量与表温及水温垂直结构的关系[J]. 中国水产科学, 2016, 23(2): 469-477.]
- [26] Li J, Zhang P, Yan L, et al. Factors that influence the catch per unit effort of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the central-southern South China Sea based on a generalized additive model[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(8): 906-915. [李杰, 张鹏, 晏磊, 等. 南海中南部海域鳶乌贼 CPUE 影响因素的 GAM 分析[J]. 中国水产科学, 2020, 27(8): 906-915.]
- [27] Shankar D. Seasonal cycle of sea level and currents along the coast of India[J]. Current Science, 2000, 78(3): 279-288.
- [28] Swapna P, Jyoti J, Krishnan R, et al. Multidecadal weakening of Indian summer monsoon circulation induces an increasing northern Indian Ocean Sea level[J]. Geophysical Research Letters, 2017, 44(20): 10560-10572.
- [29] Zhao P P, Tian Si Q, Ma Q Y, et al. Stock assessment for bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the Indian Ocean using JABBA[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(5): 579-588. [赵蓬蓬, 田思泉, 麻秋云, 等. 应用贝叶斯状态空间剩余产量模型框架评估印度洋大眼金枪鱼的资源状况[J]. 中国水产科学, 2020, 27(5): 579-588.]
- [30] Morrison J M, Codispoti L A, Smith S L, et al. The oxygen minimum zone in the Arabian Sea during 1995[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 1999, 46(8-9): 1903-1931.
- [31] Shi W, Morrison J M, Böhm E, et al. The *Oman* upwelling zone during 1993, 1994 and 1995[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2000, 47(7-8): 1227-1247.
- [32] Shi W, Morrison J M, Böhm E, et al. Remotely sensed features in the US JGOFS Arabian Sea Process Study[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 1999, 46(8-9): 1551-1575.
- [33] Qian W G, Chen X J, Liu B L, et al. The relationship between fishing ground distribution of *Symplectoteuthis oualaniensis* and zooplankton in the northwestern Indian Ocean in autumn[J]. Marine Fisheries, 2006, 28(4): 265-271. [钱卫国, 陈新军, 刘必林, 等. 印度洋西北海域秋季鳶乌贼渔场分布与浮游动物的关系[J]. 海洋渔业, 2006, 28(4): 265-271.]
- [34] Fu C, Luo Y, Yang L, et al. Variations of extreme wave climate of tropical ocean and monsoon region in the north Indian Ocean-South China Sea[J]. Journal of Nanjing University of Information Science & Technology (Natural Science Edition), 2018, 10(3): 379-385. [傅晨, 罗耀, 杨磊, 等. 北印度洋-南海季风区热带海洋极端波候变化特征[J]. 南京信息工程大学学报(自然科学版), 2018, 10(3): 379-385.]
- [35] Jayarathna W, Du Y, Zhang Y H, et al. Seasonal and interannual variability of sea surface salinity in the central north Arabian Sea based on satellite and Argo observations[J]. Journal of Nanjing University of Information Science & Technology (Natural Science Edition), 2018(3): 311-323. [Jayarathna W, 杜岩, 张玉红, 等. 基于卫星和 Argo 观测的阿拉伯海中北部海表盐度季节和年际变化[J]. 南京信息工程大学学报(自然科学版), 2018(3): 311-323.]
- [36] Beal L M, Hormann V, Lumpkin R, et al. The response of the surface circulation of the Arabian Sea to monsoonal forcing[J]. Journal of Physical Oceanography, 2013, 43(9): 2008-2022.
- [37] Xu J D, Gao L, Qiu Y, et al. Seasonal variation characteristics of freshwater transport in the Arabian Sea[J]. Haiyang Xuebao, 2019, 41(7): 1-14. [许金电, 高璐, 邱云, 等. 阿拉伯海淡水输运量的季节变化特征研究[J]. 海洋学报, 2019, 41(7): 1-14.]
- [38] Xu J D, Gao L. The temporal-spatial features of evaporation and precipitation and the effect on sea surface salinity in the tropical Indian Ocean[J]. Haiyang Xuebao, 2018, 40(7): 90-102. [许金电, 高璐. 热带印度洋降水、蒸发的时空特征及其对海表盐度的影响[J]. 海洋学报, 2018, 40(7): 90-102.]
- [39] Wu L J, Wang F, Yuan D L, et al. Evolution of freshwater plumes and salinity fronts in the northern Bay of Bengal[J].

- Journal of Geophysical Research, 2007, 112(C8017): 1-13.
- [40] Han W Q, McCreary J R. Modeling salinity distributions in the Indian Ocean[J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 2001, 106: 859-877.
- [41] Jensen T G. Cross-equatorial pathways of salt and tracers from the northern Indian Ocean: Modelling results[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2003, 50(12-13): 2111-2127.
- [42] Du Y, Zhang L Y, Zhang Y H. Review of the tropical gyre in the Indian Ocean with its impact on heat and salt transport and regional climate modes[J]. Advances in Earth Science, 2019, 34(3): 243-254. [杜岩, 张涟漪, 张玉红. 印度洋热带环流圈热盐输运及其对区域气候模态的影响[J]. 地球科学进展, 2019, 34(3): 243-254.]
- [43] Yoder J A. An overview of temporal and spatial patterns in satellite-derived chlorophyll-a imagery and their relation to ocean processes[M]//Elsevier Oceanography Series. Amsterdam: Elsevier, 2000: 225-238.
- [44] Zhao H, Qi Y Q, Wang D X, et al. Study on the features of chlorophyll-a derived from SeaWiFS in the South China Sea[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2005, 27(4): 45-52. [赵辉, 齐义泉, 王东晓, 等. 南海叶绿素浓度季节变化及空间分布特征研究[J]. 海洋学报, 2005, 27(4): 45-52.]
- [45] Dey S, Singh R P. Comparison of chlorophyll distributions in the northeastern Arabian Sea and southern Bay of Bengal using IRS-P4 Ocean Color Monitor data[J]. Remote Sensing of Environment, 2003, 85(4): 424-428.
- [46] Liu P, Zhang Y G, Liu J B. Analysis on the temporal and spatial distribution characteristics of the upwelling front in the Arabian Sea[J]. Journal of Ocean Technology, 2017, 36(3): 13-17. [刘鹏, 张永刚, 刘建斌. 阿拉伯上升流温度锋面时空分布特征分析[J]. 海洋技术学报, 2017, 36(3): 13-17.]
- [47] Gao L. Research on double-peak feature of the annual variation of sea temperature of upper layer in Arabian sea[D]. Xiamen: Third Institute of Oceanography (TIO) of the Ministry of Natural Resources, 2018. [高璐. 阿拉伯海上层海温年变化双峰特征的研究[D]. 厦门: 国家海洋局第三海洋研究所, 2018.]
- [48] Liu H X, Ke Z X, Song X Y, et al. Primary production in the Bay of Bengal during spring intermonsoon period[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(23): 22-27. [刘华雪, 柯志新, 宋星宇, 等. 春季季风转换期间孟加拉湾的初级生产力[J]. 生态学报, 2011, 31(23): 22-27.]
- [49] Gao L B. A comparative study of the local dynamic processes of seasonal changes in the Arabian Sea, the Bay of Bengal and the south China Sea[D]. Qingdao: The First Institute of Oceanography, 2007. [高立宝. 阿拉伯海、孟加拉湾和南中国海季节变化的局地动力过程比较研究[D]. 青岛: 国家海洋局第一海洋研究所, 2007.]
- [50] Barber R T, Marra J, Bidigare R C, et al. Primary productivity and its regulation in the Arabian Sea during 1995[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2001, 48(6-7): 1127-1172.
- [51] Saji N H, Goswami B N, Vinayachandran P N, et al. A dipole mode in the tropical Indian Ocean[J]. Nature, 1999, 401(6751): 360-363.
- [52] Li C Y, Mu M Q. The dipole in the equatorial Indian Ocean and its impacts on climate[J]. Chinese Journal of Atmospheric Sciences, 2001, 25(4): 433-443. [李崇银, 穆明权. 赤道印度洋海温偶极子型振荡及其气候影响[J]. 大气科学, 2001, 25(4): 433-443.]
- [53] Anderson D. Extremes in the Indian Ocean[J]. Nature, 1999, 401(6751): 337-338.
- [54] Li C Y, Mu M Q, Pan J. Indian ocean SST dipole and Pacific SST anomaly[J]. Chinese Science Bulletin, 2001, 46(20): 1747-1751. [李崇银, 穆明权, 潘静. 印度洋海温偶极子和太平洋海温异常[J]. 科学通报, 2001, 46(20): 1747-1751.]
- [55] Liu B L, Chen X J, Zhong J S. Age, growth and population structure of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwest Indian Ocean by statolith microstructure[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2009, 24(3): 206-212. [刘必林, 陈新军, 钟俊生. 采用耳石研究印度洋西北海域鳶乌贼的年龄、生长和种群结构[J]. 大连水产学院学报, 2009, 24(3): 206-212.]
- [56] Zhou J G, Chen X J, Liu B L. Notes on the present status of exploitation and potential of cephalopod resources on the world[J]. Marine Fisheries, 2008, 30(3): 268-275. [周金官, 陈新军, 刘必林. 世界头足类资源开发利用现状及其潜力[J]. 海洋渔业, 2008, 30(3): 268-275.]
- [57] Jackson G D, Domeier M L. The effects of an extraordinary El Niño/La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off Southern California[J]. Marine Biology, 2003, 142(5): 925-935.
- [58] Forsythe J W. A working hypothesis of how seasonal temperature change may impact the field growth of young cephalopods[M]//Okutani T, O'Dor R K, Kubodera T. Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 133-143.
- [59] Forsythe J W, Walsh L S, Turk P E, et al. Impact of temperature on juvenile growth and age at first egg-laying of the Pacific reef squid *Sepioteuthis lessoniana* reared in captivity[J]. Marine Biology, 2001, 138(1): 103-112.
- [60] Hatfield E M C. Do some like it hot? Temperature as a

- possible determinant of variability in the growth of the Patagonian squid, *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae)[J]. Fisheries Research, 2000, 47(1): 27-40.
- [61] Hatfield E M, Hanlon R T, Forsythe J W, et al. Laboratory testing of a growth hypothesis for juvenile squid *Loligo pealeii* (Cephalopoda: Loliginidae)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2001, 58(5): 845-857.
- [62] Jackson G D, Forsythe J W, Hixon R F, et al. Age, growth, and maturation of *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda: Loliginidae) in the northwestern Gulf of Mexico with a comparison of length-frequency versus statolith age analysis[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1997, 54(12): 2907-2919.
- [63] Jackson G, Moltschaniwskyj N. Spatial and temporal variation in growth rates and maturity in the Indo-Pacific squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae)[J]. Marine Biology, 2002, 140(4): 747-754.
- [64] Han P W, Wang Y, Fang Z, et al. Review on Cephalopoda migration characteristics based on the microchemistry technology of hard tissues[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2021, 41(4): 142-152. [韩霏武, 王岩, 方舟, 等. 基于硬组织微化学技术的头足类洄游特征研究进展[J]. 广东海洋大学学报, 2021, 41(4): 142-152.]
- [65] Ikeda Y, Arai N, Sakamoto W, et al. Relationship between statoliths and environmental variables in cephalopod[J]. International Journal of PIXE, 1996, 6(1n02): 339-345.
- [66] Ikeda Y, Arai N, Sakamoto W, et al. Pixe analysis of trace elements in squid statoliths: Comparison between Ommastrephidae and Loliginidae[J]. International Journal of PIXE, 1996, 6(3n04): 537-542.
- [67] Ikeda Y, Arai N, Sakamoto W, et al. Comparison on trace elements in squid statoliths of different species' origin: As available key for taxonomic and phylogenetic study[J]. International Journal of PIXE, 1997, 7(3n04): 141-146.
- [68] Secor D H, Rooker J R. Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes?[J]. Fisheries Research, 2000, 46(1-3): 359-371.
- [69] Yang J, Jiang T, Liu H B. Are there habitat salinity markers of the Sr: Ca ratio in the otolith of wild diadromous fishes? A literature survey[J]. Ichthyological Research, 2011, 58(3): 291-294.
- [70] Chen X J, Shao F. Study on the resource characteristics of *Symlectoteuthis oualaniensis* and their relationships with the sea conditions in the high sea of the northwestern Indian Ocean[J]. Periodical of Ocean University of China, 2006, 36(4): 611-616. [陈新军, 邵锋. 印度洋西北部公海鳶乌贼资源特征及其与海况的关系[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2006, 36(4): 611-616.]
- [71] Chen X J, Qian W G, Liu B L, et al. Productive survey and fishery for major pelagic economic squid in the world[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 344-356. [陈新军, 钱卫国, 刘必林, 等. 主要经济大洋性鱿鱼资源渔场生产性调查与渔业概况[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 344-356.]
- [72] Shao F, Chen X J. Relationship between fishing ground of *Symlectoteuthis oualaniensis* and sea surface height in the northwest Indian Ocean[J]. Marine Sciences, 2008, 32(11): 88-92. [邵锋, 陈新军. 印度洋西北海域鳶乌贼渔场分布与海面高度的关系[J]. 海洋科学, 2008, 32(11): 88-92.]
- [73] Young J W, Olson R J, Rodhouse P G K. The role of squids in pelagic ecosystems: An overview[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2013, 95: 3-6.
- [74] Lu H J, Wang H H, Liu K, et al. Growth characteristics of statolith of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Northwest Indian Ocean in spring and winter in the El Nino year[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(11): 3694-3703. [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.]
- [75] Wang H H, He T, Lu H J, et al. Effects of sexual maturity and body size on statolith shape of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Northwest Indian Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(8): 1350-1360. [王洪浩, 何涛, 陆化杰, 等. 性成熟和个体大小对西北印度洋鳶乌贼耳石形态的影响[J]. 水产学报, 2021, 45(8): 1350-1360.]
- [76] Chen X Y, Lu H J, Wang H H, et al. Analysis of pigmentation character on beak for *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwest Indian Ocean[J]. Chinese Journal of Zoology, 2020, 55(4): 468-476. [陈炫妤, 陆化杰, 王洪浩, 等. 西北印度洋鳶乌贼角质颚色素沉积特性分析[J]. 动物学杂志, 2020, 55(4): 468-476.]
- [77] Naud M J, Havenhand J N. Sperm motility and longevity in the giant cuttlefish, *Sepia apama* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Marine Biology, 2006, 148(3): 559-566.
- [78] Pecl G T, Jackson G D. The potential impacts of climate change on inshore squid: Biology, ecology and fisheries[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2008, 18(4): 373-385.
- [79] Ichii T, Mahapatra K, Sakai M, et al. Changes in abundance of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in relation to climate change in the central North Pacific Ocean[J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 441: 151-164.
- [80] Wei G E, Chen X J. Review on Neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) resources and fishing ground in the north

Pacific Ocean[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2016, 36(6): 114-122. [魏广恩, 陈新军. 北太平洋柔鱼

(*Ommastrephes bartramii*)资源渔场研究进展[J]. 广东海洋大学学报, 2016, 36(6): 114-122.]

The mechanism of influence of monsoon changes on the fisheries biology and oceanography of *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwest Indian Ocean

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

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

2. Key Laboratory of Marine Ecological Monitoring and Restoration Technologies, Shanghai 201306, China;

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

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

Abstract: The northwest Indian Ocean is a famous monsoon region. The seasonal monsoon ocean current forms under the control of the monsoon. Current movement changes the distribution of sea environmental factors, affecting various living creatures in the ocean. *Sthenoteuthis oualaniensis* is a kind of economic cephalopod with a short life history. It is the main species of exploitation in the northwest Indian Ocean with huge resources. Based on growth and reproductive characteristics, population division, and adaptation to the environment, this paper analyzes the northwest Indian Ocean monsoon currents and the formation mechanism of fisheries, describes the characteristics of monsoon climate, points out the influence of the Indian Ocean Dipole on the environmental factors in the water, and summarizes the influence of monsoon change and abnormal climate on the growth, reproduction, migration, and resource distribution of *S. oualaniensis* in northwest Indian Ocean. This paper analyzes the deficiency of the current study; proposes to use the microchemical and microstructure information contained in hard tissues such as statoliths and beaks to conduct research on the influence mechanism of Indian Ocean monsoon changes and abnormal climate on squid fishery biology, and proves the direction of the growth characteristics, migration route, and resource distribution of *S. oualaniensis* for further study.

Key words: Northwest Indian Ocean; monsoon; *Sthenoteuthis oualaniensis*; growth; reproduction; migration; resource distribution

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