

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.19010

东太平洋赤道海域茎柔鱼主要生物学特性比较研究

章寒¹, 郑基^{1,2}, 虞聪达^{1,2}, 许永久¹

1. 浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316022;

2. 浙江省海洋渔业装备技术研究重点实验室, 浙江 舟山 316022

摘要: 根据中国远洋鱿钓船于 2018 年 2—4 月在东太平洋赤道(110°W~114°W、2°40'S~2°N)作业期间现场取样的 1200 尾茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)样本进行研究, 利用频率分布法分析了 2—4 月胴长、体重、性腺成熟度和摄食等级的分布, 并通过拟合求出了胴长-体重的关系和初次性成熟胴长。根据采样海域的遥感温度, 讨论了茎柔鱼不同月份雌雄个体生长的差异。结果显示, 2—4 月雄性茎柔鱼优势胴长依次为 26~28 cm (19.33%)、30~32 cm (26.46%)、28~30 cm (31.82%), 雌性分别为 24~26 cm (16.8%)、28~30 cm (24.95%)、26~28 cm (21.79%); 2—4 月雌雄茎柔鱼优势体重均依次为 400~600 g (28%、20.67%)、600~800 g (29.14%、28.25%)、600~800 g (25.64%、31.82%)。协方差表明 3 月雌性茎柔鱼与同月雄性茎柔鱼以及 2 月、4 月的雌性茎柔鱼生长模式均存在显著性差异($P_3 < 0.01$, $P_{2,3} < 0.01$, $P_{3,4} < 0.05$)。2—4 月雌、雄性茎柔鱼摄食等级均以 1~2 级为主, 高摄食等级占比逐月降低。雄性茎柔鱼性腺发育均以 II 期为主, 性成熟比例逐月升高, 初次性成熟胴长为 32.72 cm; 雌性性腺发育缓慢, 各月发育均以 I 期为主, 未成熟比例占 97%以上, 茎柔鱼胴长和体重随性腺等级的提高呈逐级增长状态。综合判断雄性茎柔鱼性成熟比雌性早, 性成熟雄性个体或因交配正在离开赤道海域开始向美洲沿岸洄游。

关键词: 茎柔鱼; 渔业生物学特性; 东太平洋赤道

中图分类号: S92

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)04-0745-11

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)隶属柔鱼科(Ommastrephidae)、茎柔鱼属(*Dosidicus*)^[1], 是柔鱼科中个体最大, 资源最丰富的种类之一^[2-3]。茎柔鱼在东太平洋分布广泛, 北至美国加利福尼亚(30°N)以北, 南至智利圣地亚哥(45°S)南部, 并沿赤道向西延伸到 125°W^[1]。20 世纪 90 年代后, 茎柔鱼资源遭到大规模开发, 主要渔场分布在加利福尼亚湾、哥斯达黎加、秘鲁和智利外海^[4], 中国在 2012 年首次发现了东太平洋赤道海域的茎柔鱼渔场^[5]。自茎柔鱼资源受到大规模开发以来, 国内外学者对东太平洋茎柔鱼的资源与环境^[6-9]、种群与结构^[10-12]、年龄与增长^[5, 13-16]、摄食与繁殖^[6, 17-19]等进行了大量研究, 但对赤道海域茎柔鱼的生物

学进展还欠缺较为详尽的报道^[5, 19]。近年来, 赤道海域茎柔鱼渔场的产量稳定, 其地位日趋重要。本文利用 2018 年 2—4 月中国大陆鱿钓船在东太平洋赤道海域采集的样本, 按月际进行研究, 并结合以往学者在茎柔鱼生物学研究结果加以对比, 为持续开发和利用赤道海域茎柔鱼资源提供基础。

1 材料方法

1.1 调查时间和海域

调查时间为 2018 年 1 月 28 日至 4 月 16 日, 调查海域为 110°W~114°W、2°40'S~2°N(图 1)。采样搭乘的调查船为浙江舟山普陀远洋渔业公司所属的“普远 802 号”专业鱿钓船。渔船总吨位 477 t,

收稿日期: 2019-01-16; 修订日期: 2019-03-24.

基金项目: 舟山市科技计划项目(2017C1203); 2018 浙江省大学生新苗人才计划项目(2018R411058); 浙江省“水产”一流学科 2016 年度开放课题(11034060216); 浙江省“水产”一流学科 2019 年度开放课题(2019006).

作者简介: 章寒(1991-), 男, 硕士研究生, 研究方向为捕捞学. E-mail: frio1231@foxmail.com

通信作者: 郑基(1965-), 男, 副教授, 研究方向为渔具渔法. E-mail: zhengji1965@hotmail.com

净吨位 156 t; 船长 44.98 m, 船宽 8.00 m。主机功率 551 kW, 副机 225 kW×2 台、181.8 kW×1 台; 冷藏鱼舱 301.3 m³, 油舱 201.3 m³; 集鱼灯 130 盏×1 kW。

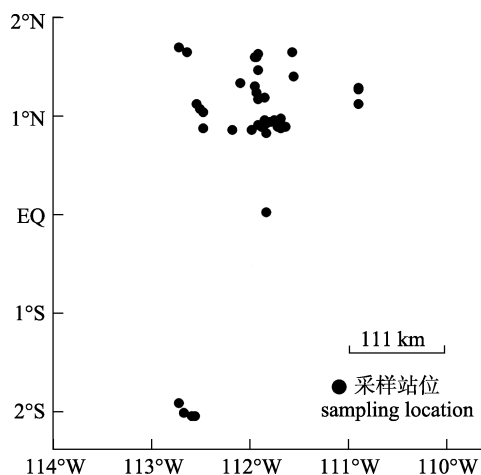


图 1 东太平洋赤道海域茎柔鱼样本采集点
Fig. 1 Sampling locations of *Dosidicus gigas* in equator of eastern Pacific

1.2 生物学采样

每次从捕捞作业的渔获物中随机采样 20 尾以上茎柔鱼, 现场测定其体重(body weight, BW)、纯重(净胴体质量) (somatic body weight, SBW)、胴长(mantle length, ML), 以及对其胃饱满度、性腺成熟度进行目测, 记录其摄食、性腺等级。胴长用卷尺测定, 精确至 1 mm; 体重、纯重用弹簧秤测定, 精确至 10 g。性腺成熟度划分依照茎柔鱼性腺成熟度划分标准^[20], 分为 I 期、II 期(性未成熟), III 期、IV 期(性成熟期), V 期(生殖过)。摄食等级依照茎柔鱼摄食等级标准^[21], 划分为 0~4 级。

1.3 海面温度数据

海洋表面温度(sea surface temperature, SST)数据取自美国 NASA 网站 MODIS 传感器 4 km 分辨率的产品(<https://ladsweb.modaps.eosdis.nasa.gov/search/order/1>), 数据时间为 2018 年的 2 月、3 月和 4 月。

1.4 研究方法

1.4.1 确定样本体型分布 采用频率分布法研究茎柔鱼胴长和体重组成, 组间距离分别为 2 cm 和 0.2 kg, 频率计算公式为

$$I_i = \frac{n_i}{n_t} \times 100\% \quad (1)$$

式中, I_i 为每组频率, n_t 为样本总数量, n_i 为满足 i 组区间条件的个体总和。

1.4.2 胴长体重关系的拟合 由于赤道茎柔鱼生命周期短, 生长发育快, 为了便于比较茎柔鱼每个月生长特点, 故使用幂函数分不同月份拟合茎柔鱼胴长和体重之间的关系, 计算公式为

$$BW = cML^b \quad (2)$$

式中, BW 为体重(g), ML 为胴长(mm), c 为条件因子(condition factor, Cf), 幂指数 b 用于判断茎柔鱼发育是否属于等速生长($b=3$)或异速生长($b \neq 3$)^[22]。

1.4.3 环境数据的对比 按照样本采样站位的经纬度, 使用 Wim 软件提取对应月份的卫星遥感温度数据。采用 ODV 5.0 软件绘制茎柔鱼采样站位的海水表温等值线图, 用于讨论温度和当月茎柔鱼生长的关系。

1.4.4 性成熟胴长的拟合 通过频率分布法, 统计各胴长组内性成熟(III~V 期)茎柔鱼的所占比例, 使用 logistic 曲线拟合茎柔鱼胴长-性腺成熟度曲线, 求得初次性成熟胴长, 公式为

$$P_i = \frac{n_j}{n_i} \times 100\% \quad (3)$$

$$P_i = \frac{1}{1 + e^{-(a+dl_i)}} \quad (23) \quad (4)$$

$$ML_{50\%} = \frac{-a}{d} \quad (5)$$

式(3)中, P_i 为 i 组内成熟个体占组内样本百分比, n_j 为 i 组内满足性腺成熟度 III~V 期的个体总和, n_i 为式(1)中胴长满足 i 组区间条件的个体总和; 式(4)中, l_i 为胴长组(cm), a 、 b 为参数; 式(5)中, $ML_{50\%}$ 为茎柔鱼初次性成熟胴长。

1.5 数据分析

使用柯尔莫可洛夫-斯米洛夫检验(Kolmogorov-Smirnov, Kstest2)检验不同月份间和不同性别间胴长和体重分布的差异性。调用协方差(ANCOVA)检验不同月份和不同性别茎柔鱼胴长和体重关系的差异性。分类比较茎柔鱼性腺成熟等级与体重、胴长的关系, 结果使用平均值±标准差($\bar{x} \pm SD$)表

示。分类统计茎柔鱼摄食等级及变动规律。以上统计学分析及关系式建立均采用 Matlab 2017b 和 SPSS 25 进行。

2 结果与分析

2.1 体型与生长

2.1.1 胴长组成 探捕期间共采样茎柔鱼 1200 尾, 胴长范围为 20.0~46.7 cm, 胴长(30.8 ± 4.31) cm。其中, 雌性茎柔鱼的胴长范围为 20.0~46.7 cm, 胴长(30.6 ± 4.47) cm; 雄性茎柔鱼的胴长范围为 22.2~42.5 cm, 胴长为(31.3 ± 3.93) cm。2 月雌性胴长优势组为 24~26 cm, 占总数的 16.8%; 雄性优势

组为 26~28 cm, 占 19.33% (图 2a)。3 月雌性优势组为 28~30 cm, 占总数的 24.95%; 雄性样本优势组为 30~32 cm, 占 26.46% (图 2b)。4 月雌性样本优势组为 26~28 cm, 占雌性的 21.79%。雄性样本优势组为 28~30 cm, 占总数的 31.82% (图 2c)。

分析表明, 2 月、3 月不同性别间茎柔鱼的胴长分布均存在差异性, 4 月不同性别茎柔鱼胴长分布不存在差异性(Kstest2, $P_2=0.014$, $P_3=0.019$, $P_4=0.4656$); 雄性茎柔鱼 2 月与 3 月胴长分布存在显著差异性(Kstest2, $P_{2-3}=0.0027$)。雌性茎柔鱼 2 月与 3 月、2 月与 4 月胴长存在显著差异性(Kstest2, $P_{2-3}=0.0059$, $P_{2-4}=0.0152$)。

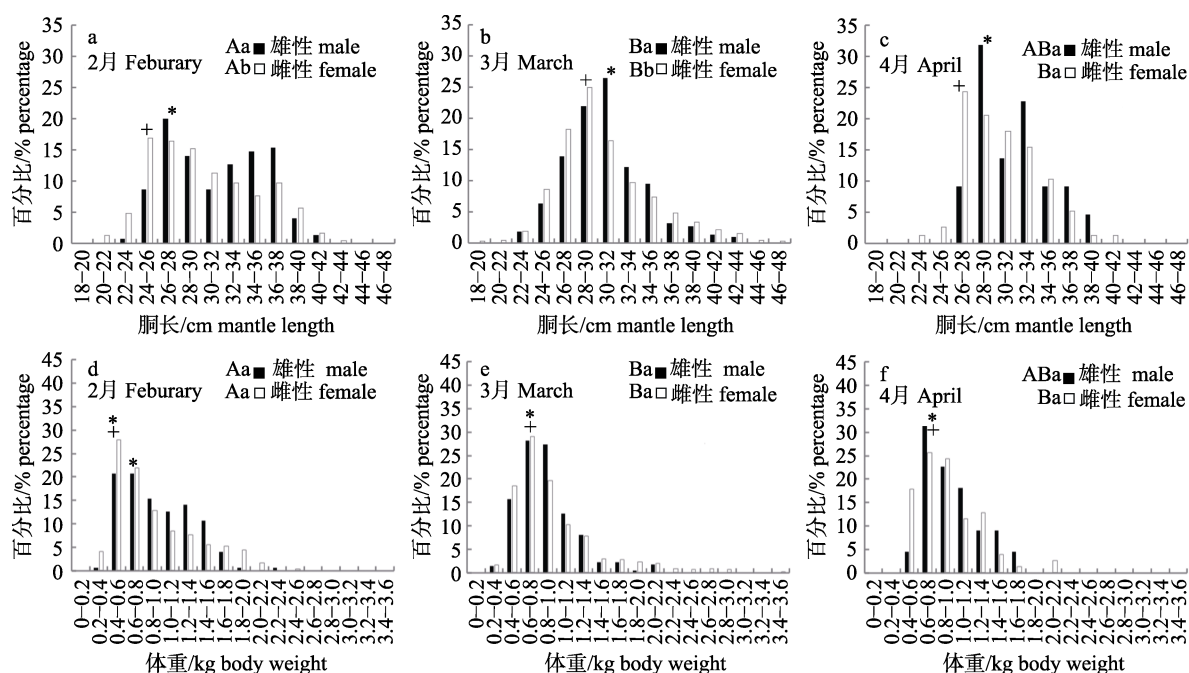


图2 茎柔鱼胴长和体重分布组成

+、*分别为雌雄茎柔鱼优势组; 不同小写字母代表同一月份不同性别组有显著性差异($P<0.05$), 不同大写字母代表在同一性别组不同月份有显著差异($P<0.05$)。

Fig. 2 Mantle length and body weight composition of *Dosidicus gigas*

+, * indicate the dominative ML/BW range, respectively; different lowercases indicate significant differences ($P<0.05$) among different gender in the same month; different uppercases indicate significant differences ($P<0.05$) of the same gender in different months.

2.1.2 体重组成 茎柔鱼总样本的体重范围为 240~3420 g, 体重(934.63 ± 429.18) g。其中, 雌性茎柔鱼的体重范围为 240~3420 g, 体重为(939.07 ± 460.02) g; 雄性茎柔鱼的体重范围为 310~2270 g, 体重为(925.57 ± 358.6) g。2 月雌性体重优势组为 400~600 g, 占雌性的 28.00%。雄性为 400~600 g 组和 600~800 g 组, 均占总数的 20.67% (图 2d);

3 月雌性体重优势组为 600~800 g, 占雌性的 29.14%。雄性为 600~800 g, 占总数的 28.25% (图 2e); 4 月雌性胴长优势组为 600~800 g, 占雌性的 25.64%。雄性为 600~800 g, 占总数的 31.82% (图 2f)。

分析表明, 2—4 月不同性别茎柔鱼的体重分布均不存在差异性(Kstest2, $P_2=0.057$, $P_3=0.376$,

$P_4=0.823$); 雄性茎柔鱼 2 月与 3 月体重分布存在显著差异性。(Kstest2, $P_{2-3}=0.0049$), 雌性茎柔鱼 2 月与 3 月、2 月与 4 月体重存在显著差异性(Kstest2, $P_{2-3}=0.0119$, $P_{2-4}=0.0023$)。

2.1.3 胴长与体重的关系 分不同性别及月份拟合结果如图 3, 经协方差分析, 2 月和 4 月不同性

别茎柔鱼胴长与体重不存在差异性($F_2=1.543$, $P=0.215$; $F_4=0.087$, $P=0.769$), 3 月不同性别茎柔鱼胴长与体重, 存在显著性差异($F_3=45.089$, $P<0.01$)。经过协方差分别检验相同性别组、不同月份组, 发现 3 月雌性组与 2 月、4 月雌性组均存在显著性差异($F_{2-3}=37.694$, $P<0.01$; $F_{3-4}=7.259$, $P=0.007$)。

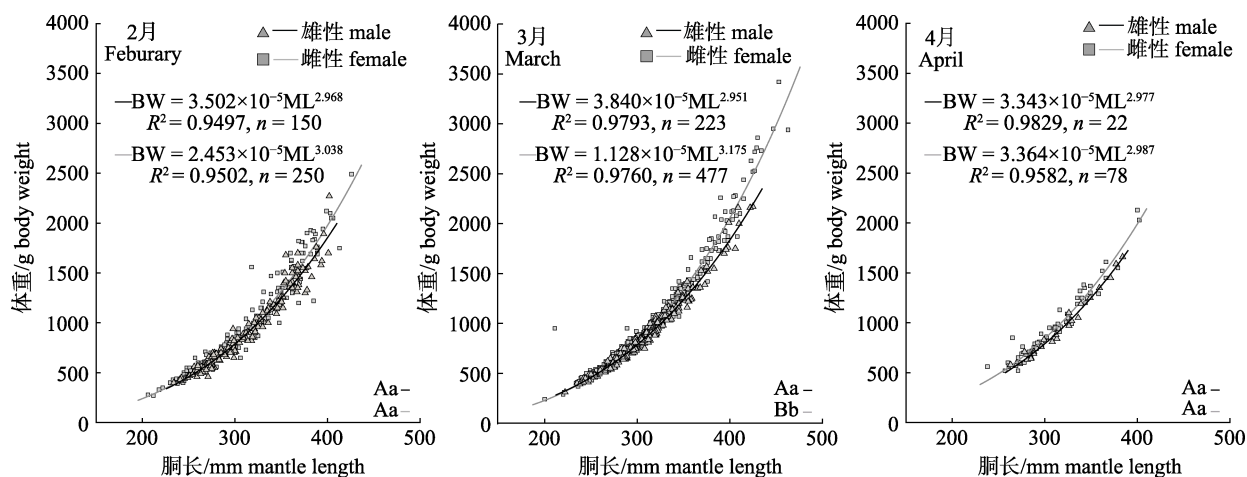


图 3 茎柔鱼胴长和体重的关系

不同小写字母代表同一月份不同性别组有显著性差异($P<0.05$), 不同大写字母代表在同一性别组不同月份有显著差异 $P<0.05$ 。

Fig. 3 Relationships between mantle length and body weight of *Dosidicus gigas*

Different lowercases indicate significant differences ($P<0.05$) among different gender in the same month; different uppercases indicate significant differences ($P<0.05$) of the same gender in different months.

2.2 繁殖与摄食

2.2.1 性别比与分布 采集的总样本中, 雌性 805 尾, 雄性 395 尾。计算总性别比例雌性: 雄性=2.04:1 (图 4), 其中成熟个体(III~IV 期)性别比例为雌性: 雄性=1:7.5。按月份统计 2—4 月样本, 雌雄个体比例依次为 1.67:1、2.14:1、3.55:1、雌雄性成熟个体比例依次为 1:26、1:6.31、1:2.5。

按照不同月份将性腺成熟等级分类后发现 (图 5), 雄性茎柔鱼性腺等级在 2 月、3 月、4 月分布均以 II 级为主, 分别占当月雄性样本的 38.67%、39.91%和 36.36%。雌性茎柔鱼性腺等级在 2 月、3 月、4 月分布均以 I 级为主, 分别占当月雌性样本的 58.40%、62.89%和 57.69%。雌、雄茎柔鱼样本中未见繁殖后个体(V 期), 大多是性腺未成熟个体, 其中雌性尤其明显。雄性茎柔鱼性腺成熟度随着月份有逐渐上升的趋势, 而雌性茎柔鱼性腺发育随月份变化很小。具体体现为雄

性茎柔鱼 I 期、II 期比例明显减少, III 期、IV 期比率逐渐增多; 雌性茎柔鱼性腺成熟缓慢, I 期、II 期占雌性个体总数的 97%以上, 基本没有进入性成熟期的个体。综合分析表明, 2—4 月性成熟比例雄性: 雌性逐月降低, 但雄性个体性成熟占比逐渐升高且明显快于雌性。

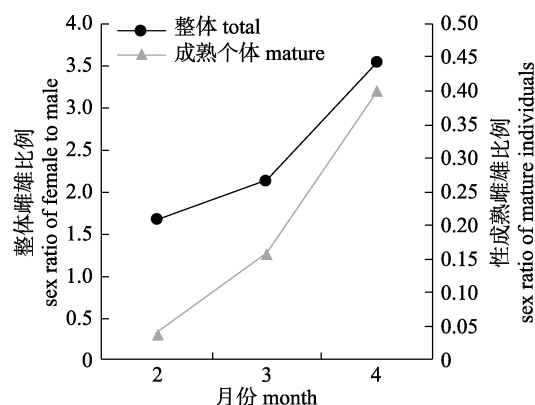


图 4 茎柔鱼总体性别比与性成熟个体性别比

Fig. 4 Monthly sex ratios for all squids and for mature individuals of *Dosidicus gigas*

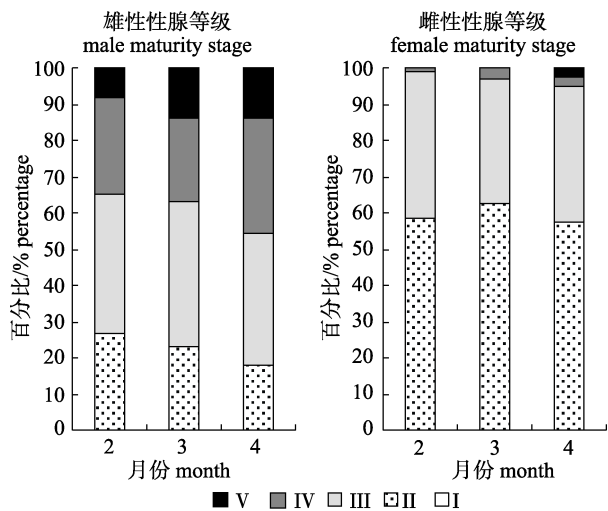


图 5 茎柔鱼性腺等级分布
Fig. 5 Distribution of maturity stages of *Dosidicus gigas*

2.2.2 性腺成熟度与胴长、体重的关系 经统计,在赤道海域茎柔鱼不同性腺成熟度(I~IV 期)个体的胴长和体重范围以及其平均胴长和体重的值见表 1。

表 1 东太平洋赤道海域茎柔鱼性成熟度与胴长、体重之间的关系
Tab. 1 The relationship between maturity stages of *Dosidicus gigas* and mantle length, body weight in equator of eastern Pacific

性别 gender	性腺成熟度 maturity stage	尾数 number	胴长/cm mantle length		体重/g body weight	
			范围 range	$\bar{x}\pm\text{SD}$	范围 range	$\bar{x}\pm\text{SD}$
雄性 male	I	96	22.2–35.9	28.2±2.5	310–1140	665.4±168.3
	II	155	24.2–39.6	31.0±3.1	410–1890	884.8±275.2
	III	98	23.4–40.2	32.9±3.8	400–2270	1080.9±360.8
	IV	46	26.0–42.5	34.8±4.3	510–2170	1274.8±446.0
雌性 female	I	491	20.0–46.7	29.2±3.9	240–3420	804.3±366.8
	II	295	21.8–44.7	32.5±4.2	330–2950	1115.5±475.6
	III	17	26.9–46.3	37.7±4.8	570–2940	1797.6±657.8
	IV	2	23.8–26.5	25.2±1.9	560–850	705.0±205.1

通过 Matlab 调用 logistic 曲线拟合雌、雄茎柔鱼初次性成熟胴长(图 7), 茎柔鱼性成熟与胴长的关系为雄性:

$$P_i = \frac{1}{1 + e^{-(-9.604 + 0.2962I_i)}}$$

($R^2=0.9671$, $\text{SSE}=0.06416$, $\text{RMSE}=0.0677$, $n=144$)。

雌性:

$$P_i = \frac{1}{1 + e^{-(-9.403 + 0.1875I_i)}}$$

($R^2=0.5712$, $\text{SSE}=0.1077$, $\text{RMSE}=0.0877$, $n=19$)。

由表 1 可知, 随着性腺成熟度的增长, 对应的等级内的体重、胴长范围跨度均比较大(雌性 IV 期例外)。雄性的胴长和体重范围随性腺成熟度的增长呈明显上升趋势(图 6); 雌性茎柔鱼 I~III 期的胴长、体重的平均值随性腺等级的增加而上升, 且上升幅度和标准差较雄性略大(图 6), 从而一定程度上表明雌性茎柔鱼性成熟等级每上升一级, 所需要的生长时间比雄性多。由于在 IV 级雌性茎柔鱼只有 2 尾样本且其体型范围很小(表 1) (胴长 23.8 cm、体重 560 g, 以及胴长 26.5 cm、体重 850 g), 从观测值上看, 不服从样本总体发育的规律, 综合 1200 尾样本中未出现 V 期茎柔鱼的情况, 初步判断 2 尾 IV 期雌性茎柔鱼与主体样本可能不属于一个种群。试将 IV 期雌性 2 尾作为离散样本排除, 鉴于雌雄茎柔鱼体重和胴长上升的趋势线较为规律稳定, 判断东太平洋赤道海域茎柔鱼种群结构相对单一, 可能由小型体为主的群体构成。

由于样本中雌性茎柔鱼性成熟个体较少, 雌性性成熟与胴长的关系拟合较差($R^2=0.5712$), 无法反映出初次性成熟胴长。求得雄性茎柔鱼初次性成熟胴长为 32.72 cm, 结合前文雄性茎柔鱼总体平均胴长为(31.3±4.47) cm 的统计结果, 发现东太平洋赤道海域的大部分雄性个体即将进入初次性成熟状态。

2.2.3 摄食等级组成 东太平洋赤道海域雌雄茎柔鱼摄食等级均以 1 级、2 级为主, 分别占样本数量的 73%和 72%。分月统计表明(图 8), 2 月期

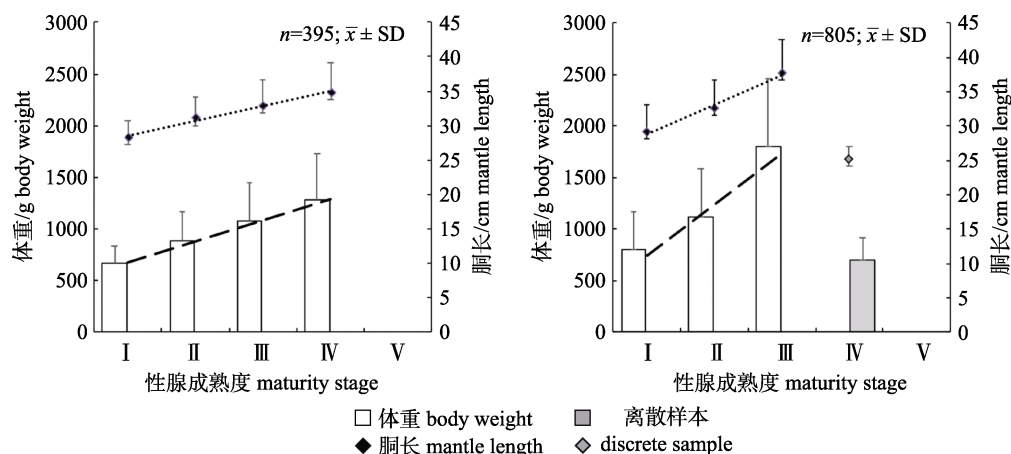


图 6 茎柔鱼性腺等级与体重、胴长的关系

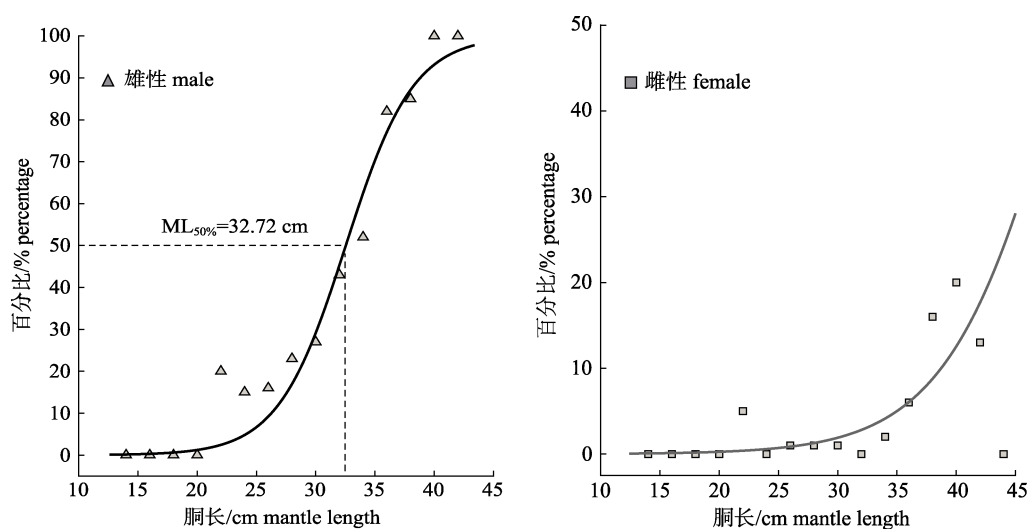
Fig. 6 Relationships between maturity stages and body weight, mantle length of *Dosidicus gigas*

图 7 茎柔鱼初次性成熟胴长

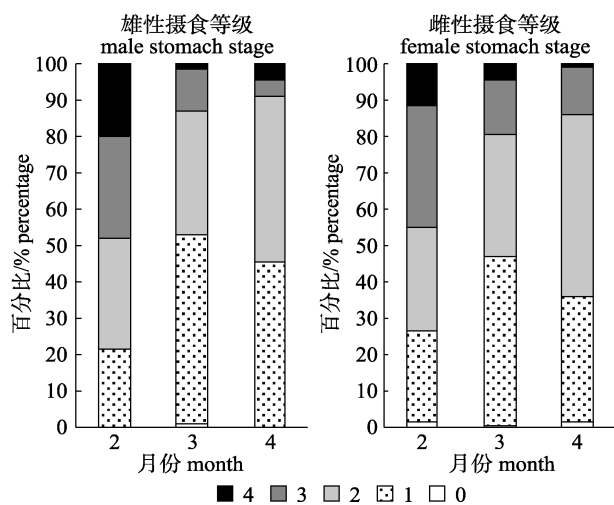
Fig. 7 Mantle length at the first maturity of *Dosidicus gigas*

图 8 茎柔鱼摄食等级分布

Fig. 8 Distribution of stomach stages of *Dosidicus gigas*

间, 雄、雌茎柔鱼摄食等级均以 2 级、3 级为主, 占样本总量的 59% 和 62%。3 月期间, 雄、雌茎柔鱼摄食等级均以 1 级、2 级为主, 分别占样本总量的 86% 和 80%。4 月期间, 雄、雌茎柔鱼摄食等级均以 1 级、2 级为主, 占样本总量的 90% 和 85%。通过对比发现, 随着月份的推移, 雌、雄性茎柔鱼的高摄食等级均呈下降的趋势, 而低摄食等级总占比则大幅上升。

3 讨论

3.1 体型与生长

Nigmatullin^[2]早期对茎柔鱼提出了大、中、小的分类标准。通过采样发现, 东太平洋赤道海域

的茎柔鱼为小型体。Arkhipkin 等^[24]的研究表明, 海表面温度与茎柔鱼生命周期呈负相关: 温度越高, 发育速度越快, 生命周期越短且个体较小。本次研究根据样本频率分布后综合比较发现, 从 2 月至 3 月, 茎柔鱼样本的优势体型组逐渐增大, 胴长和体重的月间分布都存在显著差异性, 且雄性茎柔鱼在高体型组中的占比高于雌性。由此推断 2—3 月为东太平洋赤道茎柔鱼生长发育期, 并且雄性茎柔鱼在此时期发育速度比雌性快。另外, 结果表明 4 月茎柔鱼的体重优势组没有变化, 甚至发生了优势胴长倒退的情况, 结合本文雄性性成熟胴长为 32.72 cm 的拟合结果, 推断可能是雄性生长发育快于雌性, 到达性成熟胴长后开始洄游的结果。

近年来, 众多学者通过茎柔鱼耳石判定了墨西哥、加利福尼亚湾海域^[25]和哥斯达黎加外海^[15]的茎柔鱼生长速率, 发现结果总体呈现雌性最大生长率(DGR)大于雄性(0.01~0.51 mm), 所需时间高于雄性(20~30 d), 这与上述的推论较为接近。Tafur 等^[27]也认为, 雄性茎柔鱼先于雌性个体成熟并发生交配, 且交配后雄性个体先行死亡。

样本中茎柔鱼的胴长与体重存在明显的幂指数关系($R^2>0.9$), 陈新军等^[5]此前得出赤道海域雌性茎柔鱼幂指数参数 c 和 b 分别为: 雌性 2.0×10^{-5} 和 3.07, 雄性 1.0×10^{-5} 和 3.10; 陆化杰等^[19]得出 c 和 b 分别为: 雌性 1.64×10^{-5} 和 3.0926, 雄性 2.32×10^{-5} 和 3.0229。通过与本文结果的对比发现(表 2), 赤道海域茎柔鱼的生长参数 b 值变化微小, 但 c 值却高出之前结果 1 倍左右, 造成 c 值的变化原因很可能是该海域水文和饵料条件产生了较大的变化。由于式(2)也可写成 $c=BW/ML^b$, 当 $b=3$ 茎柔鱼体型等速生长时, c 和体重成正比例关系($c=BW/ML^3$)。因此, 当水文环境较好, 饵料充足的环境时, c 值往往较大^[22]。根据表 2 中 2 月和 4 月赤道海域茎柔鱼的 b 值高度接近 3, 故判定为此月为体型等速生长。在 3 月, 雌、雄茎柔鱼的 b 值与 3 的正负偏离达到最大值, 此现象表明雌雄个体分别向负异速、正异速生长(雄性 $b<3$, 胴长生长快于体重、雌性 $b>3$, 体重生长快于胴长)。通过温度与采样点叠加图(图 9a)可知, 2 月采样点

的海水表面温度为 24.6~25.2℃(图 9b); 3 月采样点海水表面温度为 24.6~25.6℃(图 9c); 4 月采样点海水表面温度为 26.8~27.2℃(图 9d)。对比每月 SST 的标准差和茎柔鱼的 b 、 c 值(表 2)可见, 当温度波动显著时(3 月)雌、雄茎柔鱼的参数 c 分别到达了 3 个月中的极小值和极大值。由此猜想雌、雄性茎柔鱼可能对相同温度环境有不同的应激反应。但由于统计样本不足, 无法准确得出温度与胴长体重关系中参数 c 和 b 的相关性, 还有待结合长期的温度和生物学数据进行研究。此次样本纯重/体重的均值为 72.89%, 较之前赤道海域 62.73%的结果^[19]增加了 10.16%, 侧面反映了可能由于环境因子 c 值变化造成的实际生长发育上的区别。当然, 造成此差异的原因也可能是种群的改变、饵料或不同世代茎柔鱼的干扰共同作用的结果。

根据东太平洋茎柔鱼大范围的分布情况, 茎柔鱼是适应性和自主洄游性相对较强的头足类生物, 往往会洄游至最适宜温度下进行摄食、繁殖行为^[2]。但也应结合考虑茎柔鱼的昼夜垂直洄游特性, Gilly 等^[27]、Sakai 等^[28]研究表明, 茎柔鱼白天大部分时间在 250 m 以下水深活动, 而黄昏时游向表层进行摄食。此特性可能会一定程度上削弱 SST 对茎柔鱼生长发育的影响, 而赤道地区水温高, 总体变化趋势相对较小, 所以饵料的丰富度也可能是影响赤道海域茎柔鱼参数 c 的首要因素。

3.2 繁殖与摄食

李纲等^[29]认为, 哥斯达黎加外海茎柔鱼的雌雄比例为 3.76 : 1。而秘鲁外海^[30]和智利外海^[31]茎柔鱼雌雄比例分别为 3.99 : 1 和 3 : 1。本次研究发现样本的雌雄性别比为 2.04 : 1。较之早前 1.61 : 1 的结果^[19]有所上升。刘必林等^[32]通过统计各茎柔鱼分布海域的茎柔鱼性别比, 发现其随时空波动显著, 从 1 : 1 至 1 : 24 均有出现。从赤道海域茎柔鱼性别比月变化情况来看, 雌雄性别比也表现出随时空波动显著的特点, 并且还出现了随月份单调递增的现象。陈新军等^[5]在 2012 年测得赤道海域茎柔鱼成熟个体性别比为 9.75 : 1, 推测赤道海域为茎柔鱼索饵场、生产期间 1—4

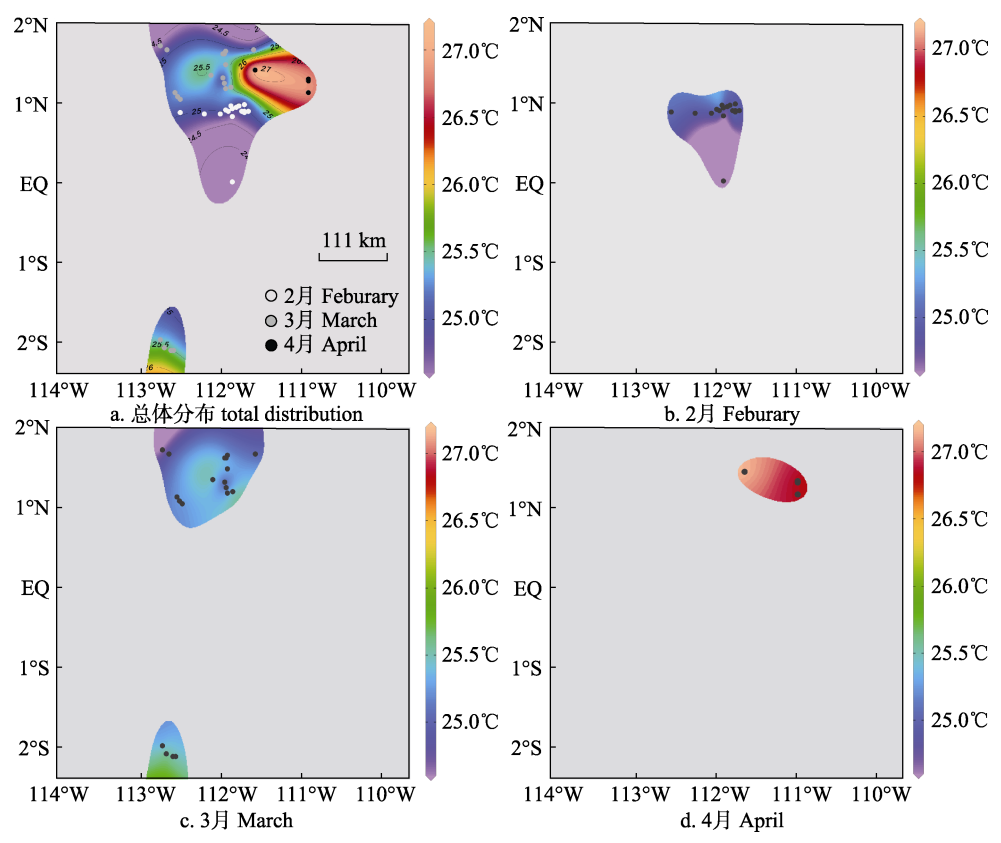


图 9 生物学采样站点海表温度图
Fig. 9 SST of sampling locations of *Dosidicus gigas*

表 2 不同性别茎柔鱼 2—4 月 SST 与环境变量 *c* 和生长参数 *b* 的比较
Tab. 2 Comparison of SST and environmental condition factor *c* & growth parameter *b* for different genders of *Dosidicus gigas* from February to April

月份 month	SST 范围/℃ SST range	SST 标准差 SST SD	性别 gender	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i> -3
2 月 February	24.6–25.2	24.95±0.14	雄性 male	3.502×10 ⁻⁵	2.968	0.032
			雌性 female	2.453×10 ⁻⁵	3.038	-0.038
3 月 March	24.6–25.6	25.26±0.25	雄性 male	3.840×10 ^{-5*}	2.951*	0.049*
			雌性 female	1.128×10 ^{-5*}	3.175*	-0.175*
4 月 April	26.8–27.2	26.93±0.15	雄性 male	3.343×10 ⁻⁵	2.977	0.023
			雌性 female	3.364×10 ⁻⁵	2.987	0.013

注: *为所在列数据的极值。
Note: * indicates the maximum and the minimum value in the column.

月雄性成熟个体已离开渔场开始洄游。本次样本统计得出雌雄成熟个体性别比为 1 : 7.57, 表面与五年前的统计结果相反, 其实不然。此结果很大程度上反映出陈新军推论中性成熟雄性个体开始洄游的初期渔场状态: 在雌性茎柔鱼性腺尚未发育成熟时, 总体雄性茎柔鱼性腺发育就已逐渐接近成熟状态, 故此阶段茎柔鱼的雌雄成熟性别比例为雄性远大于雌性(2 月性成熟比 1 : 26), 这

个比例将经历雄性成熟个体的减少(洄游)、雌性个体的性腺发育而逐渐向等比例靠近, (3 月、4 月性成熟比为 1 : 6.31、1 : 2.5), 而后又向相反方向发展(9.75 : 1^[5])。Argüelles 等^[10]、Arkhipkin 等^[24]的研究结果表明, 温度是影响茎柔鱼性成熟和交配的重要因素, 不同性别茎柔鱼各有适合自己性腺发育的最适温度, 从而印证了本次研究结果中雌性茎柔鱼性腺发育缓慢而雄性茎柔鱼发育较快

的现象。Anderson 等^[33]、Keyl 等^[34]的研究表明,赤道附近海域的茎柔鱼可能由秘鲁、智利外海的稚体随洋流漂流而来,而最终所有的茎柔鱼将回到秘鲁沿岸进行产卵。综合本次生物学研究结果,雌性个体性腺未发育成熟(>97%),总体样本中未见性成熟期的茎柔鱼存在(表明2—4月赤道海域较难达到茎柔鱼在当地交配的条件);雄性性成熟快于雌性但雌雄性别比和性成熟比却逐月升高(表明此海域性成熟雄性数量在逐月减少),均可能是雄性茎柔鱼已经发育成熟、正在离开赤道海域进行洄游所引起的。

由于体型分布大的特点,茎柔鱼在海洋食物链中扮演承上启下的角色,既是浮游动物、甲壳类、鱼类和头足类的捕食者,也是许多大型鱼类、海鸟以及海洋哺乳动物的重要捕食对象,在海洋生态系统中具有重要生态学地位^[2, 35]。赤道地区的茎柔鱼为小型体,其摄食对象多为浮游生物和小型鱼类。在本次现场测定中也发现其胃含物中多为不可辨物质和小型鱼类碎屑。另外,由于茎柔鱼在鱿钓船的灯光下自相残食的行为会加剧^[2],这在一定程度上也会影响摄食等级实际评估结果。由于本文数据通过东太平洋赤道渔场现场生物学实验测得,规避了以往研究中样本长时间冰冻运输造成的误差,但也存在采样地点局限于单船作业区域,采样区域不够大的缺点。鉴于本次探捕中赤道茎柔鱼海域未见其他目标物种的大型捕捞生产船,可以忽略相关因素对茎柔鱼摄食等级的干扰^[36]。但因为茎柔鱼黄昏时期会前往表层海域捕食,故生物学采样的时间点对摄食等级评估结果有很大影响^[37]。总体上说,茎柔鱼是凶猛的捕食者,其捕食能力应随生长发育逐渐增强。但实际摄食统计结果显示,茎柔鱼总体的摄食水平随着月份的推移呈现出高等级减少,中低等级平稳的态势。结合实际采样中茎柔鱼中心渔场逐月向东偏移的现象,可能由于饵料匮乏或不足以支撑自身快速增长,茎柔鱼开始向东洄游,或是在茎柔鱼洄游时,胃部食物消化较快造成实际测得的摄食等级降低。而在洄游过程中,高性腺等级的雄性个体逐渐成熟,最后到达秘鲁沿岸进行交配,此猜想也恰好与上文的中心推论相呼应。

参考文献:

- [1] Chen X J, Liu B L, Wang Y G. Cephalopod in the World[M]. Beijing: China Ocean Press, 2009: 190-194. [陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类[M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 190-194.]
- [2] Nigmatullin C M, Nesis K, Arkhipkin A. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 9-19.
- [3] Taipei A, Yamashiro C, Mariategui L, et al. Distribution and concentrations of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off the Peruvian coast between 1991 and 1999[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 21-32.
- [4] FAO. Capture production 2010, FAO Yearbook of Fishery Statistics[R]. Rome: FAO Fishery Information, Data and Statistics Unit, 2012.
- [5] Chen X J, Li J H, Yi Q, et al. Preliminary study on fisheries biology of *Dosidicus gigas* in the waters near the equator of eastern Pacific Ocean[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2012, 43(6): 1233-1238. [陈新军, 李建华, 易倩, 等. 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[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(6): 1233-1238.]
- [6] Markaida U. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-98 El Niño event[J]. Fisheries Research, 2006, 79(1-2): 16-27.
- [7] Waluda C M, Yamashiro C, Rodhouse P G. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru Current: An analysis of remotely sensed data[J]. Fisheries Research, 2006, 79(1-2): 56-63.
- [8] Chen X J, Zhao X H. Catch distribution of jumbo flying squid and its relationship with SST in the offshore waters of Chile[J]. Marine Fisheries, 2005, 27(2): 173-176. [陈新军, 赵小虎. 智利外海茎柔鱼产量分布及其与表温的关系[J]. 海洋渔业, 2005, 27(2): 173-176.]
- [9] Chen X J, Zhao X H. Preliminary study on catch of *Dosidicus gigas* and its relationship with sea surface temperature in the offshore waters of Peru[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2006, 15(1): 65-70. [陈新军, 赵小虎. 秘鲁外海茎柔鱼产量分布及其与表温关系的初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2006, 15(1): 65-70.]
- [10] Argüelles J, Rodhouse P G, Villegas P, et al. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 51-61.
- [11] Markaida U. Population structure and reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California after the 1997-1998 El Niño event[J]. Fisheries Research, 2006, 79(1-2): 28-37.
- [12] Sanchez G, Tomano S, Yamashiro C, et al. Population genetics of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern Humboldt Current system based on mitochondrial and microsatellite DNA markers[J].

- Fisheries Research, 2016, 175: 1-9.
- [13] Chen X J, Lu H J, Liu B L, et al. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2011, 91(1): 229-235.
- [14] Markaida U, Quiñónez-Velázquez C, Sosa-Nishizaki O. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. Fisheries Research, 2004, 66(1): 31-47.
- [15] Chen X J, Li J H, Liu B L, et al. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, off the Costa Rica Dome[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2013, 93(2): 567-573.
- [16] Hu G Y, Chen X J, Liu B L, et al. Microstructure of statolith and beak for *Dosidicus gigas* and its determination of growth increments[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(3): 361-370. [胡贯宇, 陈新军, 刘必林, 等. 茎柔鱼耳石和角质颚微结构及轮纹判读[J]. 水产学报, 2015, 39(3): 361-370.]
- [17] Markaida U, Sosa-Nishizaki O. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2003, 83(3): 507-522.
- [18] Hernández-Muñoz A T, Rodríguez-Jaramillo C, Mejía-Rebollo A, et al. Reproductive strategy in jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835): A new perspective[J]. Fisheries Research, 2016, 173(Pt 2): 145-150.
- [19] Lu H J, Wang C J, Chen X J. Study on the biological characteristics of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the high seas nearby the equator of eastern Pacific[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2014, 34(4): 1-8. [陆化杰, 王从军, 陈新军. 东太平洋赤道公海茎柔鱼生物学特性[J]. 广东海洋大学学报, 2014, 34(4): 1-8.]
- [20] Ehrhardt N M, Jacquenmin P S, Garcia B F, et al. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico[R]//Advances in Assessment of World Cephalopod Resources. FAO Fisheries Technical Paper. Rome, 1983(231): 306-339.
- [21] Chen X J, Liu B L, Tian S Q, et al. Fishery biology of purple back squid, *Sthenoteuthis oualaniensis*, in the northwest Indian Ocean[J]. Fisheries Research, 2007, 83(1): 98-104.
- [22] Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2006, 22(4): 241-253.
- [23] Tafur R, Villegas P, Rabi M, et al. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 33-50.
- [24] Arkhipkin A, Argüelles J, Shcherbich Z, et al. Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2015, 72(3): 400-409.
- [25] Mejía-Rebollo A, Quiñónez-Velázquez C, Salinas-Zavala C A, et al. Age, growth and maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) off the western coast of the Baja California Peninsula[J]. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 2008, 49: 256-262.
- [26] Tafur R, Villegas P, Rabi M, et al. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 33-50.
- [27] Gilly W F, Markaida U, Baxter C H, et al. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging[J]. Marine Ecology Progress Series, 2006, 324: 1-17.
- [28] Sakai M, Tsuchiya K, Mariategui L, et al. Vertical migratory behavior of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off Peru: Records of acoustic and pop-up tags[J]. Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ, 2017, 51(2): 171-179.
- [29] Li G, Jia T, Liu B L, et al. Biological characteristics of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in waters off Costa Rica[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2011, 20(2): 270-274. [李纲, 贾涛, 刘必林, 等. 哥斯达黎加外海茎柔鱼生物学特性初步研究[J]. 上海海洋大学学报, 2011, 20(2): 270-274.]
- [30] Ye X C. Fishing results and analysis of *Dosidicus gigas* off the Peruvian waters and the Costa Rica of 2001[J]. Marine Fisheries, 2002, 24(4): 165-168. [叶旭昌. 2001 年秘鲁外海和哥斯达黎加外海茎柔鱼探捕结果及其分析[J]. 海洋渔业, 2002, 24(4): 165-168.]
- [31] Liu B L, Chen X J, Qian W G. Biological characteristic of *Dosidicus gigas* off Chile waters[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2009, 29(1): 1-5. [刘必林, 陈新军, 钱卫国. 智利外海茎柔鱼生物学特性的初步研究[J]. 广东海洋大学学报, 2009, 29(1): 1-5.]
- [32] Liu B L, Chen X J, Chen H G, et al. Reproduction of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) off Peru[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2016, 25(3): 445-453. [刘必林, 陈新军, 陈海刚, 等. 秘鲁外海茎柔鱼繁殖生物学研究[J]. 上海海洋大学学报, 2016, 25(3): 445-453.]
- [33] Anderson C I, Rodhouse P G. Life cycles, oceanography and variability: Ommastrephid squid in variable oceanographic environments[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 133-143.
- [34] Keyl F, Argüelles J, Mariategui L, et al. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean[J]. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 2008, 49: 119-128.
- [35] Neira S, Arancibia H. Food web and fish stock changes in central Chile: Comparing the roles of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predation, the environment, and fisheries[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography,

- 2013, 95: 103-112.
- [36] Ibáñez C M, Arancibia H, Cubillos L A. Biases in determining the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern-central Chile (34°S–40°S)[J]. Helgoland Marine Research, 2008, 62: 331.
- [37] Chen X J, Li J H, Liu B L, et al. Comparison of fishery biology for *Dosidicus gigas* from three different areas in the eastern Pacific Ocean[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(2): 280-287. [陈新军, 李建华, 刘必林, 等. 东太平洋不同海区茎柔鱼渔业生物学的初步研究[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(2): 280-287.]

A comparative study of the main biological characteristics of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the waters near the equator of the eastern Pacific Ocean

ZHANG Han¹, ZHENG Ji^{1,2}, YU Congda^{1,2}, XU Yongjiu¹

1. School of Fisheries, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China;

2. The Key Laboratory of Marine Fishery Equipment and Technology of Zhejiang, Zhoushan 316022, China

Abstract: The aim of this study was to obtain the most recent data and investigate the biological characteristics under a changing environment for jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*. This study involved 1200 samples of *D. gigas* collected by a Chinese squid jigging vessel from February to April 2018 in the eastern equatorial Pacific Ocean (110°W–114°W, 2°40'S–2°N). The distribution of mantle length (ML), body weight (BW), maturity stages, and stomach stages from February to April was studied using the frequency distribution method. The relationship between ML to BW and the first mature ML was obtained by best power exponent fit. The differences in the growth of female and male squids among different months were discussed based on the remote sensing temperature that was dependent on sampling location. Ranges of ML and BW of female squid were 20–46.7 cm and 240–3420 g, respectively, and averages were (30.6±4.47) cm and (939.07±460.02) g, respectively, whereas for males, ranges of ML and BW were 22.2–42.5 cm and 310–2270 g, and the averages were (31.3±3.93) cm and (925.57±358.6) g, respectively. The dominate ML of males in February, March, and April was 26–28 cm, 30–32 cm, and 28–30 cm, whereas females were 24–26 cm, 28–30 cm, and 26–28 cm, respectively. The dominate BW of males and females in February, March, and April was 400–600 g, 600–800 g, and 600–800 g, respectively. The equation of the relationship between ML and BW was fitted with the power exponent. The effect of sex on the exponent “*b*” of the BW-ML relationship was significant in March, thus there was a significant difference in body growth between female and male individuals as revealed the analysis of covariance ($P_3 < 0.01$). There were also significant differences in body growth among the three months for the same sex ($P_{2,3} < 0.01$ and $P_{3,4} < 0.05$). From February to April, the stomach stages of males and females were mainly 1 to 2 with the ratio of higher stomach stages decreasing with each month. The sexual ratio of females to males was 2.04 : 1. The maturity stages of males were mainly II with the ratio of maturity stage increasing with each month. The ML at first maturity of males was 32.72 cm. The maturity stages of females were mainly I with the ratio of the immature stage accounting for greater than 97%. A linear relation was found for ML and BW and maturity stages for both male and female squid. From February to March was a period of rapid growth and development, especially for males. However, in April, the dominant group no longer grew. Thus, the maturity stages of males develop earlier than the maturity stages of females, and the mature males leave the equatorial waters and begin to migrate.

Key words: *Dosidicus gigas*; fisheries biology; equator of eastern Pacific Ocean

Corresponding author: ZHENG Ji. E-mail: zhengji1965@hotmail.com