

剑尖枪乌贼个体生长年间差异及其影响因素

薛薇, 李楠, 方舟

Interannual variability of the swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) and its relevant impact factors

XUE Wei, LI Nan, FANG Zhou

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12024/jsou.20220303761>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[东海北部外海剑尖枪乌贼渔业生物学特征](#)

Fisheries biology characteristics of *Uroteuthis edulis* off the northern East China Sea
上海海洋大学学报. 2020, 29(4): 622 <https://doi.org/10.12024/jsou.20190802774>

[我国几种常见头足类角质颚碳氮稳定同位素分析](#)

Carbon and nitrogen stable isotopes analysis of the common cephalopods beaks in the offshore of China
上海海洋大学学报. 2019, 28(3): 394 <https://doi.org/10.12024/jsou.20171202187>

[浙江近岸海域春夏季剑尖枪乌贼栖息地分布变化规律](#)

Habitat distribution change pattern of *Uroteuthis edulis* during spring and summer in the coastal waters of Zhejiang Province
上海海洋大学学报. 2021, 30(5): 847 <https://doi.org/10.12024/jsou.20201203245>

[南沙海域鸢乌贼繁殖生物学特性](#)

Reproductive Biology of *Sthenoteuthis oualaniensis* in Nansha Islands, South China Sea
上海海洋大学学报. 2021, 41(3): 20 <https://doi.org/10.3969/j.issn.1673-9159.2021.03.003>

[中国南海西沙群岛海域鸢乌贼角质颚生长特性](#)

Beak growth characteristic of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the waters of Xisha Islands in the South China Sea
上海海洋大学学报. 2019, 28(3): 373 <https://doi.org/10.12024/jsou.20181202465>

文章编号: 1674-5566(2022)03-0658-12

DOI: 10.12024/jsou.20220303761

剑尖枪乌贼个体生长年间差异及其影响因素

薛薇¹, 李楠¹, 方舟^{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. 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306)

摘要: 根据 2017—2020 年拖网渔船在东海北部外海采集的剑尖枪乌贼(*Uroteuthis edulis*) 调查数据, 分析剑尖枪乌贼的生物学特征, 并利用广义加性模型(generalized additive models, GAM) 研究该海域剑尖枪乌贼的生长特性与环境的关系。结果表明, 在 4 年采样期间, 雌性剑尖枪乌贼的优势胴长和体质量组分别为 80~160 mm 和 10~170 g, 年间不存在显著性差异($P>0.05$); 雄性分别为 60~180 mm 和 10~170 g, 存在年间显著性差异($P<0.01$)。协方差分析表明, 2017、2020 年个体体质量-胴长关系差异显著($P<0.05$), 2018、2019 年个体差异不显著($P>0.05$)。性成熟胴长与性腺成熟度存在年间差异, 且雌雄性成熟胴长均随水温增加而增加, 反之则减少。GAM 结果表明, 胴长与 25 m 深处水温交互作用并引入年份和季节因子的模型(M_6) 是最优模型, 雄性生长和性成熟过程较雌性更容易受外界环境的影响, 年份对于雄性的影响更大, 而雌性受 25 m 深处水温的影响较大。剑尖枪乌贼的生长和性成熟与周围环境变动密切相关, 水温是重要的影响因素; 受环境变动影响和个体生存机制的制约, 在 160 mm 胴长处, 剑尖枪乌贼雄性较雌性存在更明显的大小两种体型的群体。本研究有助于剑尖枪乌贼资源的有效养护和可持续利用, 并为其资源评估提供依据。

关键词: 剑尖枪乌贼; 生物学; 广义加性模型; 环境因子

中图分类号: S 931.1 **文献标志码:** A

剑尖枪乌贼(*Uroteuthis edulis*) 属枪形目(Teuthoidea) 枪乌贼科(Loliginidae) 尾枪乌贼属(*Uroteuthis*)^[1], 主要摄食鲭科幼鱼, 同时也摄食小型甲壳类、同属小型鱿鱼^[2-3], 广泛分布于北海道以南的日本海侧和太平洋侧、朝鲜半岛南部、东海、南海、菲律宾海域, 目前已成为东海优势经济头足类^[4]。剑尖枪乌贼生长速度快, 为一年生软体动物, 生命周期短, 繁殖群体在全年均有出现, 产卵后便死亡, 是近海重要的短生命周期物种^[5]。随着人们对剑尖枪乌贼捕捞力度的增加, 近年来其在东海海域的渔获量呈现波动变化^[6], 因此掌握其资源变动规律对于资源评估和保护十分重要。

剑尖枪乌贼作为短生命周期头足类, 会极大地受到周围环境的影响。研究表明, 枪乌贼类群

体存在两种或多种形态, 尤其以雄性较为明显^[7-11]。巴塔哥尼亚枪乌贼(*Doryteuthis gahi*) 雄性受周围水域环境影响, 表现出基因同质而体型不同的现象, 大型群体雄性体形更细长、鳍更重^[7]。福氏枪乌贼(*Loligo forbesi*) 雌、雄群体均存在多种形态^[9-10]。在日本海域和台湾海域的剑尖枪乌贼雄性存在 2 种体型大小不同的群体^[11], 体型较大的雄性通常会比雌性大很多, 且具有支配行为, 小个体雄性的体型通常与雌性相似或小于雌性, 更易受环境的影响, 海水温度较高或较低海域中雄性小型群体较多, 海水温度适中的海域大型群体雄性较多。

很多研究结果反映了不同环境对头足类的生长繁殖存在影响, 然而目前分布于我国东海的剑尖枪乌贼其种群个体大小组成仍然不清楚, 因

收稿日期: 2022-03-09

修回日期: 2022-04-18

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD0901404); 国家自然科学基金(41876141); 上海市自然科学基金(18ZR1449800); 农业农村部外海渔业可持续利用重点实验室开放课题(LOF 2021-01); 农业农村部全球渔业资源调查监测专项(2021 年度)

作者简介: 薛薇(1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源生物学。E-mail: 249144373@qq.com

通信作者: 方舟, E-mail: zfang@shou.edu.cn

本研究根据东海北部海域采集的 4 年生物学数据,分析剑尖枪乌贼的生物学特征,使用广义加性模型(generalized additive models, GAM)构建解释变量(经自然对数变换的雌雄胴长 $\ln L$ 、年份、季节、25 m 深处水温 T_{25})与响应变量(个体性成熟状况 m)之间的非线性关系,进而探究剑尖枪乌贼在不同环境下的个体形态大小和变化规律,以期对剑尖枪乌贼渔业资源的管理保护和可持续利用等提供研究资料。

1 材料与方法

1.1 样本来源

样本来自商业拖网渔船“浙岭渔 23860 号”在东海北部外海作业期间的渔获物,采样时间为 2017—2021 年,采样海域为 123.0°E ~ 127.5°E, 27.5°N ~ 31.5°N,样本相关信息见表 1。每一航次样品采集均保证采样的随机性。样本经冷冻保存运回实验室进行生物学测定。

表 1 剑尖枪乌贼样本基础信息

Tab.1 Basic information of *Uroteuthis edulis* sample

采样时间 Sample time	采样数量 Number of samples/ind.	胴长 Dorsal mantle length/ mm	体质量 Body mass/g
2017 年 9 月—2018 年 3 月	284	66~256	15~450
2018 年 9 月—2019 年 3 月	445	62~223	13~354
2019 年 9 月—2020 年 3 月	378	68~284	19~625
2020 年 9 月—2021 年 3 月	369	55~221	12~348

1.2 研究方法

1.2.1 生物学测定

在实验室常温解冻样品后,参照《海洋调查规范-海洋生物调查》(GB/T 12763.6—2007)对解冻后样品进行生物学测定,测定其胴长(dorsal mantle length, L)、体质量(body mass, M)、性别以及性腺成熟度。使用皮尺测量样本胴长,精确到 1 mm,电子秤称量体质量,精确到 0.1 g。以 MACY^[12] 的性腺成熟度划分标准为基础,将剑尖枪乌贼性腺成熟度划分为 I、II、III、IV 和 V 期,并将 III、IV、V 期判定为性成熟期。

1.2.2 数据处理

将剑尖枪乌贼 4 年的样本分雌、雄,并按照不同性腺成熟度进行统计。胴长和体质量组成使用频度分析法,组距分别设为 20 mm 和 40 g。

采用单因素方差分析法(ANOVA),比较不同胴长组下性腺成熟度组成的差异和性成熟期(III、IV、V 期)个体胴长年间差异性。

采用线性回归法,对雌、雄个体的体质量-胴长关系($M-L$)进行年间分析,利用协方差分析法(ANCOVA)比较年间个体体质量-胴长关系的差异,计算公式如下:

$$M = aL^b \quad (1)$$

式中: M 为样本体质量, g; L 为样本胴长, mm; a 为生长条件因子; b 为生长参数。

LI 等^[13] 研究表明 25 m 深处水温对剑尖枪乌贼影响较大,因此采用 25 m 深处水温与 2017—2020 年间各月雌雄平均胴长结合,探究不同性别个体胴长与水温的相关性。

采用广义加性模型(GAM)拟合不同性别的数据,以确定性成熟与个体大小和环境等因素的关系。将所有样本中的性成熟情况分为两大类: I、II 期代表未成熟样本(0), III、IV、V 期代表成熟样本(1)。构建响应变量(个体性成熟状况 m)与解释变量(经自然对数变换的雌雄胴长 $\ln L$ 、年份、季节、25 m 深处水温 T_{25})的非线性关系,在构建模型前对解释变量做共线性检验,在模型拟合中考虑解释变量间的交互作用,模型服从二项分布,其表达式如下:

$$m = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(x_i) + \varepsilon \quad (2)$$

式中: m 为个体性成熟状况; α 为拟合模型的截距; x_i 为各解释变量; $f(x_i)$ 为各个解释变量的任意单变量平滑函数; ε 为残差,服从正态分布。

将不同组合解释变量加入上述表达式得到不同 GAM 模型,利用赤池信息准则(akaike's information criterion, AIC)^[14] 检验不同 GAM 模型的拟合效果, AIC 值越小,则模型拟合效果越好^[15]。

25 m 深处水温(T_{25})数据来源于美国海洋和大气管理局(NOAA)网站(<https://www.ngdc.noaa.gov/>),所有数据分析使用 R 4.0.3 和 Excel 2013 软件完成, GAM 模型在 R 环境中通过“mgcv”包实现^[16-17]。

2 结果

2.1 体质量、胴长组成

2017—2020 年雌性个体胴长范围(图 1a)分

别为 66~256 mm、61~223 mm、74~284 mm、69~221 mm, 优势胴长组分别为 80~160 mm、60~160 mm、80~160 mm、100~180 mm, 优势胴长组占整体样本百分比分别为 75.50%、90.57%、85.88%、70.37%; 雄性个体胴长范围(图 1b)分别为 69~234 mm、54~227 mm、95~206 mm、55~220 mm, 优势胴长组分别为 100~180 mm、60~180 mm、100~160 mm、60~180 mm, 优势胴长组占整体样本百分比分别为 80.45%、81.60%、81.52%、93.16%。

2017—2020 年雌性个体体质量范围(图 1c)分别为 15~450 g、13~354 g、19~625 g、24~348 g, 优势体质量分别为 10~170 g、10~130 g、

10~130 g、10~170 g, 优势体质量占整体样本的百分比分别为 81.46%、84.12%、82.94%、77.78%; 雄性个体体质量范围(图 1d)分别为 17~356 g、12~350 g、41~271 g、12~282 g, 优势体质量分别为 10~170 g、10~170 g、50~170 g、10~170 g, 优势体质量占整体样本的百分比分别为 84.21%、89.15%、85.87%、93.16%。

雌性胴长组、体质量组在 4 年间均不存在显著性差异($P>0.05$), 雄性胴长组、体质量组在 4 年间存在显著性差异($P<0.05$)。2017、2018、2019 年胴长和体质量组成性别间不存在显著性差异($P>0.05$), 2020 年胴长和体质量组成性别间存在显著性差异($P<0.05$)。

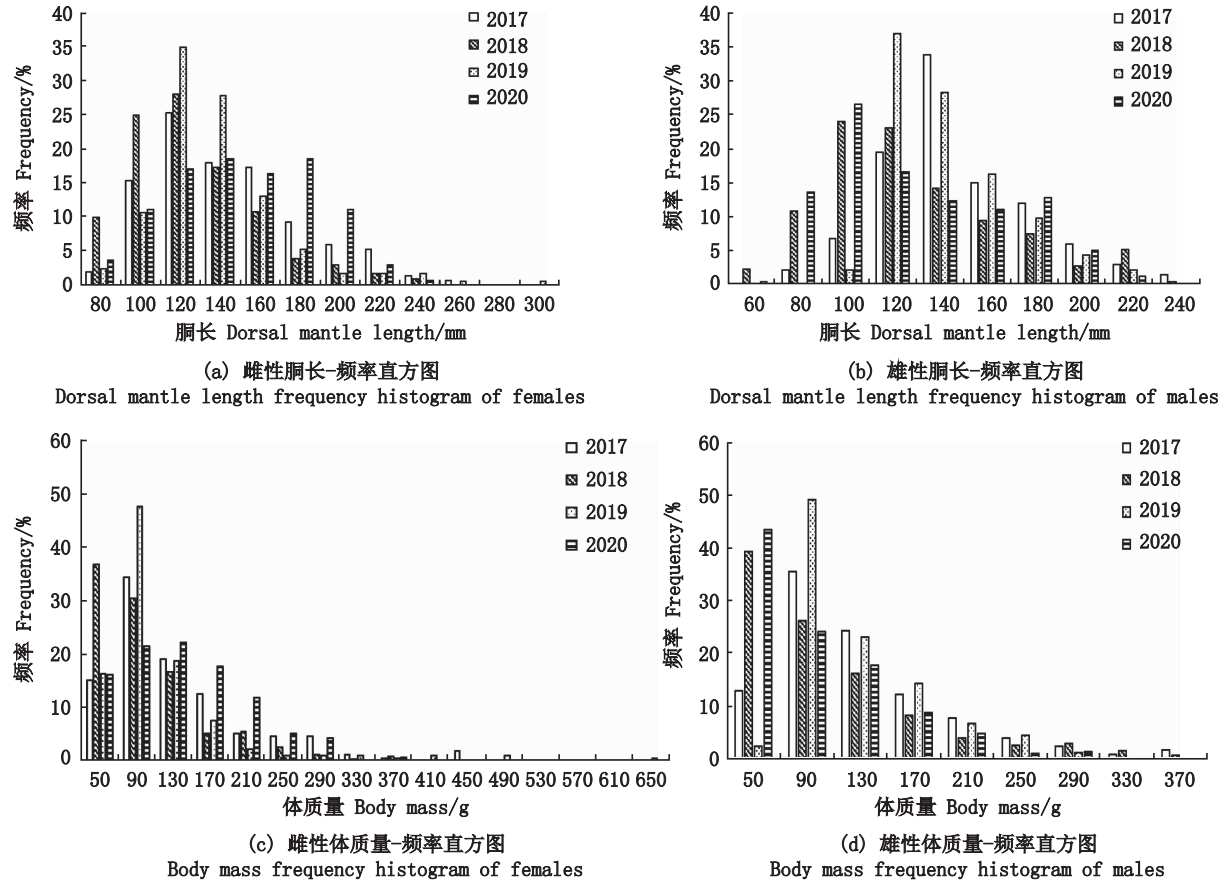


图 1 2017—2020 年剑尖枪乌贼胴长与体质量组成分布

Fig.1 Distribution of dorsal mantle length and body mass of *Uroteuthis edulis* from 2017 to 2020

2.2 体质量-胴长关系

协方差分析表明,4 年间,2017、2020 年个体体质量-胴长关系差异显著($P<0.05$),2018、2019

年个体差异不显著($P>0.05$),2017—2020 年雌雄个体间体质量-胴长关系差异均显著($P<0.05$)。因此,对 2017—2020 年 4 年间雌雄个体

体质量-胴长关系进行拟合,其结果为雌性:2017 年为 $M = 0.0009L^{2.3649}$ ($R^2 = 0.9170, P < 0.01, n = 151$);2018 年为 $M = 0.0005L^{2.4847}$ ($R^2 = 0.9533, P < 0.01, n = 233$);2019 年为 $M = 0.0005L^{2.4847}$ ($R^2 = 0.9533, P < 0.01, n = 170$);2020 年为 $M = 0.0019L^{2.2118}$ ($R^2 = 0.8277, P < 0.01, n = 135$);雄性:

2017 年为 $M = 0.0011L^{2.3241}$ ($R^2 = 0.9323, P < 0.01, n = 133$);2018 年为 $M = 0.0011L^{2.3255}$ ($R^2 = 0.9606, P < 0.01, n = 212$);2019 年为 $M = 0.0005L^{2.4884}$ ($R^2 = 0.9615, P < 0.01, n = 208$);2020 年为 $M = 0.0029L^{2.1035}$ ($R^2 = 0.8416, P < 0.01, n = 234$)。见图 2。

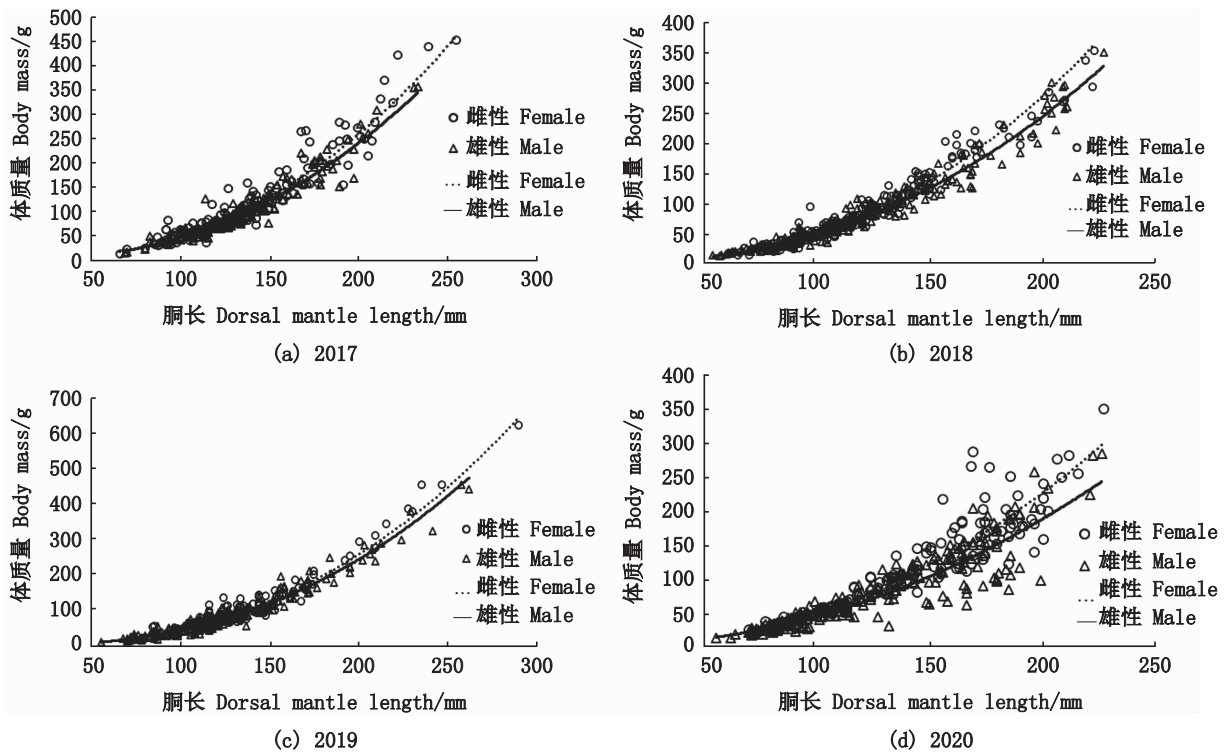


图 2 剑尖枪乌贼体质量-胴长关系

Fig.2 Relationships between dorsal mantle length and body mass of *Uroteuthis edulis*

2.3 性腺成熟度组成

在 2017—2020 年间,雌雄个体性成熟胴长均大于 60 mm,且性成熟胴长与性腺成熟度存在年间差异(图 3)。性成熟个体年间差异性显著($P < 0.05$)。

在雌性样本中,2017 年优势性成熟胴长范围为 140~160 mm 和 200~220 mm;2018 年个体优势性成熟胴长组为 80~160 mm,其中 100~120 mm 最多;2019 年全年未捕到性成熟度为 V 期的个体,优势性成熟胴长组为 100~140 mm,在大于 180 mm 的个体中 91% 是性成熟个体;2020 年同样未捕到性成熟度为 V 期的个体,性成熟度为 III 期个体在胴长大于 140 mm 时出现,其优势胴长为 100~200 mm,其中 160~180 mm 占比

最大。

在雄性个体中,2017 年优势性成熟胴长为 100~180 mm,占比最大为 120~140 mm 个体,性成熟个体主要集中在 III 期,性成熟度为 IV、V 期时未出现胴长为 60~120 mm 的个体;2018 年优势性成熟胴长集中在 80~100 mm,100~180 mm 为次优势性成熟胴长范围;2019 年雄性样本中没有出现性成熟度为 IV、V 期的个体,其中,60~180 mm 胴长范围内,未成熟个体占比 97.9%,而在 180~260 mm 胴长范围内,未成熟个体占比 58.8%。2020 年,性成熟度为 V 期的个体数为 0,性未成熟个体占比 90.2%,性成熟个体占比 9.8%,其优势性成熟胴长分别为 120~140 mm 和 200~220 mm。

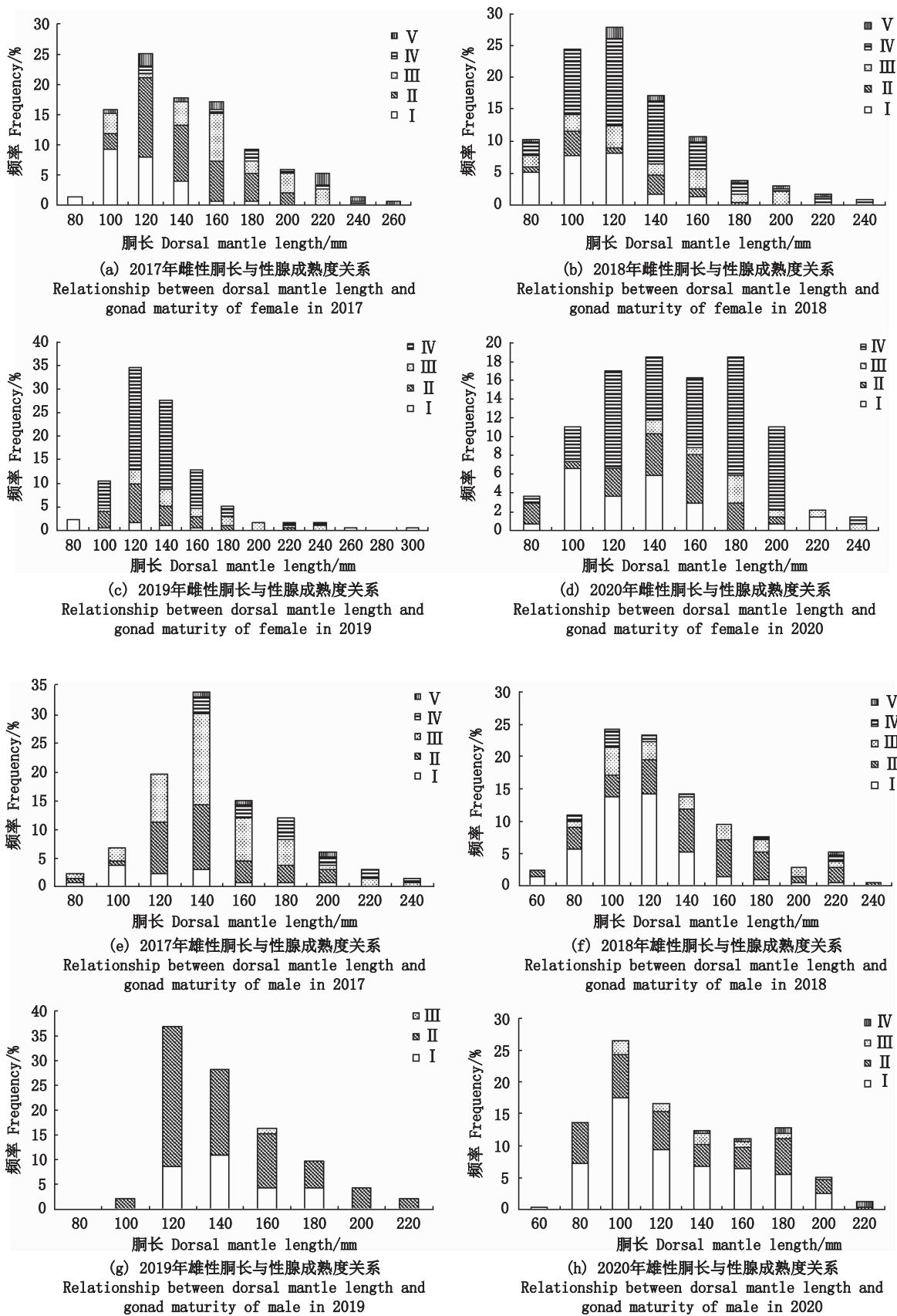


图3 剑尖枪乌贼胴长与性腺成熟度关系

Fig.3 Relationships between sexual maturity and dorsal mantle length of *Uroteuthis edulis*

2.4 胴长与 25 m 深处水温的关系

雌、雄个体平均胴长随 25 m 深处水温 (T_{25}) 呈现相同的年际变化趋势,从图 4 波动情况可以看出,当 T_{25} 上升或下降时,雌、雄个体胴长均表

现出相应上升或下降的趋势 ($R^2=0.38, P<0.01$)。另外,2019 年雌、雄个体平均胴长值均比 2017、2018、2020 年个体大,且雌、雄平均胴长的最大值分别为 206.67 mm 和 222.50 mm。

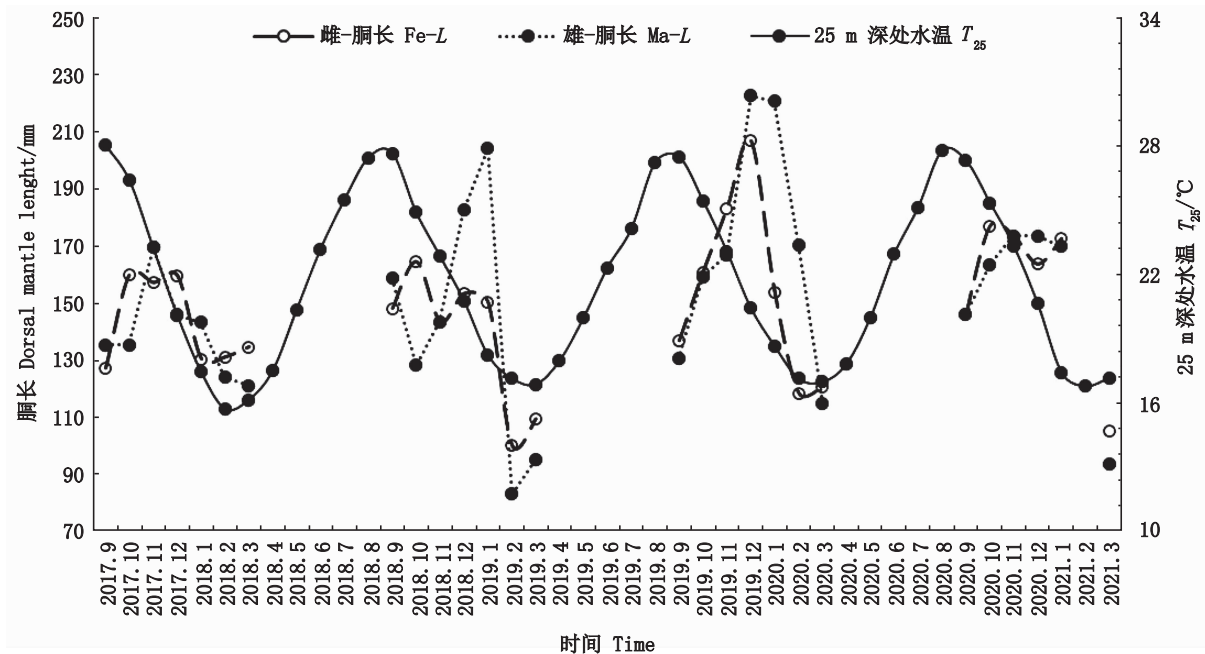


图 4 剑尖枪乌贼胴长随水温的变化关系

Fig.4 Variation of dorsal mantle length of *Uroteuthis edulis* with sea temperature

2.5 GAM 模型分析

使用二项分布 GAM 研究剑尖枪乌贼性成熟与个体大小和环境等因素的关系(表 2)。本研究中各个解释变量均不存在共线性。对于雄性个体,最简单的模型 (M_1) 拟合度最低,胴长和性腺成熟度没有明显的相关性 ($R^2=0.082$);其次是引入季节因素 (M_3)、25 m 深处水温因素 (M_4)、年份因素 (M_2) 的模型拟合度稍高;拟合度最高是胴长与 25 m 深处水温进行交互作用并引入年份和季节因子 (M_9)。将解释变量(年份、季节、25 m 深处水温)全部引入的模型 (M_6) 拟合度明显高于引入 1~2 个因子的模型 ($M_1 \sim M_5$)。当解释变量其中之一与胴长交互,其他解释变量加入模型

中时,与 25 m 深处水温 (T_{25}) 交互的模型 (M_9) 解释率最高,与年份交互的模型 (M_7) 解释率次之,与季节交互的模型 (M_8) 解释率最低。

对于雌性个体,与雄性类似,最简单的模型 (M_1) 拟合度最低 ($R^2=0.064$),但在引入单因素模型中,可以明显看出雄性性成熟对年份因子十分敏感,而雌性则表现出单因素 25 m 深处水温引入的模型拟合度最好 (M_4),另外发现,解释变量 25 m 深处水温引入的模型的解释率与全部引入的模型 (M_6) 解释率相差不大。引入非单因素的模型解释率均超过 20%,但雌性个体拟合模型的最高解释率小于雄性的最高解释率 (M_9)。

表 2 剑尖枪乌贼性成熟度的二项广义加性模型

Tab.2 Binomial generalized additive models applied to *Uroteuthis edulis* maturity data

模型 Model	表达式 Expression	雄性 ($n=787$) Males ($n=787$)			雌性 ($n=689$) Female ($n=689$)		
		df	DE/%	AIC	df	DE/%	AIC
M ₁	$m \sim f(L) + \varepsilon_i$	5.347	7.790	743.512	4.056	5.550	883.964
M ₂	$m \sim f(L) + \text{year} + \varepsilon_i$	6.338	21.500	638.200	4.070	6.970	872.826
M ₃	$m \sim f(L) + \text{season} + \varepsilon_i$	5.449	9.610	731.205	3.767	7.640	866.036
M ₄	$m \sim f(L) + T_{25} + \varepsilon_i$	5.379	18.400	661.338	3.284	24.300	710.783
M ₅	$m \sim f(L) + T_{25} + \text{season} + \varepsilon_i$	5.474	19.900	651.774	1.000	25.300	700.474
M ₆	$m \sim f(L) + \text{year} + \text{season} + T_{25} + \varepsilon_i$	6.730	31.900	560.487	1.002	27.400	682.860
M ₇	$m \sim f(L) ; \text{year} + \text{season} + T_{25} + \varepsilon_i$	7.731	31.900	560.468	2.002	27.400	682.870
M ₈	$m \sim f(L) ; \text{season} + \text{year} + T_{25} + \varepsilon_i$	6.840	30.500	570.122	3.337	26.400	693.929
M ₉	$m \sim f(L) ; T_{25} + \text{year} + \text{season} + \varepsilon_i$	7.853	32.200	558.114	2.000	28.500	672.287

注: $f(L)$ 为一个平滑函数; df 为自由度; DE 为解释偏差百分比; AIC 为赤池信息标准; m 是成熟度; 误差项服从正态分布 $\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$ 。
Notes: $f(L)$ is a smoothing function; df is degrees of freedom; DE is percentage deviance explained; AIC is akaike information criterion; m is the maturity; $\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$.

3 讨论

3.1 基础生物学分析

有学者研究表明,同一时期不同海域剑尖枪乌贼优势胴长组和体质量组均不同,南海北部近海、北部湾及海南岛南部近海、海南岛以东近海、闽东渔场的优势胴长分别为 40~130 mm、50~130 mm、40~110 mm、81~120 mm,优势体质量分别为 4~60 g、10~80 g、4~30 g、31~70 g^[2,18]。本研究发现,2017—2020 年东海剑尖枪乌贼的优势胴长和体质量与上述研究有所不同。可见,该物种的种群结构波动较明显,这可能是由于不同海域、洋流、复杂环境因子不同^[5,19-27],导致剑尖枪乌贼个体间的差异性。也可能是由于资源受到伏季休渔制度的影响,其优势胴长、体质量均比以往有所增加^[11]。

体质量-胴长生长方程可以大致反映生物生长状况,条件因子(a)越大表明生物受外界环境影响越大^[28];生长参数(b)可以表示生物的生长方式($b=3$ 为等速生长; $b<3$ 为负异速生长; $b>3$ 为正异速生长),一般认为幼体阶段 b 值小于 3^[29-30]。有研究表明,北太平洋东部柔鱼 (*Ommastrephes bartramii*)^[31]、东太平洋赤道茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*)^[32]、台湾浅滩渔场和北部湾中国枪乌贼 (*Uroteuthis chinensis*)^[33-35] 均表现出显著的负异速生长;而秘鲁外海^[36]、智利外海^[37] 茎柔鱼则表现为正异速生长。在本研究中,2017—2020 年剑尖枪乌贼雌雄体质量-胴长关系中参数 b 均小于 3,表现为负异速生长,随着胴长的不断

增加,肥满度呈下降的趋势,表明剑尖枪乌贼的体型随着不断生长偏向于细长状。另外,雌性个体 a 值均小于雄性个体,表明雄性个体较雌性个体更容易受环境的影响,臧娜等^[38] 认为阿根廷滑柔鱼的参数 a 均表现为雄性大于雌性,与本研究的结果一致。雌性个体的 b 值均大于雄性个体,这与西部群体柔鱼^[39]、茎柔鱼^[40] 的研究结果一致,这可能与雌性个体将更多的能量投入性腺发育有关。

在一定范围内,性腺成熟度随胴长的增加而增加,可直接反映种群的繁殖情况。本研究结果表明 4 年中雌性个体的性腺成熟度 2019 年较高,2017 年较低。优势性成熟胴长范围以 160 mm 为分界点,存在性成熟大、小个体群,此分段现象在 2017 年和 2019 年较为明显;且对于所有雌性个体,当胴长大于 220 mm 时,均表现为性成熟。这可能与产卵群体有关,有研究表明,剑尖枪乌贼存在复杂的种群结构和洄游路线^[22-23,41];在东海其孵化高峰期 3—5 和 8 月,春、夏产卵群体为优势群体^[22];巴塔哥尼亚枪乌贼的不同大小形态取决于不同的产卵群体以及受环境影响后的孵化时间^[42];其迁移和性成熟度与海洋环境尤其是寒冷水团有关^[43]。本研究 2018 年雄性样本呈现小型群体性成熟增多且性成熟持续的现象,推测高温对剑尖枪乌贼的生长繁殖起到促进作用。PANG 等^[11] 认为剑尖枪乌贼雄性存在两个群体,大型群体生长较为稳定,小型群体雄性极易受到环境的影响,当温度升高或降低时,小型群体占比较大,小型群体雄性把更多的能量投入到繁殖

策略中,这与本研究结果类似。在本次研究中,存在性未成熟大型群体和性成熟小型群体,且分界点较为明显。这可能与剑尖枪乌贼为了适应外界多变的环境而做出适应性机制有关。

3.2 对环境变化的响应

剑尖枪乌贼是短生命周期物种,极易受到周围生活环境的影响,即使在一年中,其生长变化也很明显。研究表明,海洋环境的变化在不同的时间和空间尺度上极大影响着一年生的头足类资源丰度^[20,44]。已有研究认为水温是影响中上层渔业资源生长发育的主要环境因子^[45],雌性剑尖枪乌贼在春季的成熟个体数较多,其繁殖策略与雄性不同,即使在寒冷水域也能继续生长、性成熟^[46];不同海域如东海北部的冷水、台湾暖流以及黑潮主干水温的变化会影响剑尖枪乌贼的渔场分布^[19]。

本研究对剑尖枪乌贼雌雄平均胴长与25 m深处水温(T_{25})的关系进行分析,考虑到物种的寿命^[47]、洄游路径^[48]和休渔期^[49]等影响因素,其胴长数值并非连续,4年的雌雄个体的胴长均与25 m深处水温(T_{25})有相同的变化趋势,2018、2020年存在很多小型个体且覆盖范围广,2019年优势胴长最大。根据美国NOAA气候预测中心^[50]对厄尔尼诺和拉尼娜年份的报告,2017、2020年存在拉尼娜现象,2018年存在厄尔尼诺现象,2019年2种现象均不存在。可见,本研究中温度正常的年份优势胴长较大,温度较高或较低的年份均有大量小型个体出现。该现象与PANG等^[11]的研究结果一致,温度适中更适合剑尖枪乌贼的生长,较高或较低温度均影响其生长发育。另外,在2019年1—4月期间,当温度下降到一定程度后,剑尖枪乌贼的胴长不再减小,推测该物种雌雄个体均存在自身调节能力。可见,剑尖枪乌贼有自身的生长策略,极端温度确实会对该物种的生长产生影响。

广义加性模型(GAM)的限制条件少且应用灵活,目前已被大量应用于渔业资源与环境关系的研究中^[51-54]。本研究表明,雄性对年份的解释率高于其他因子,其次是25 m深处水温(T_{25}),可见,不同年份的剑尖枪乌贼生长繁殖极大地受到外部环境的影响,而水温又是外界环境影响因子中的重要因子之一。研究表明,剑尖枪乌贼生活在水深较浅的近海海域,摄食及活动水层主要集

中在25 m水层^[13];同时其季节分布、洄游和成熟度均会受到我国东海南部复杂的黑潮和大陆沿岸流影响^[20]。这些研究均与本文的研究结果一致。本研究表明,雌性个体所有拟合效果均同低于雄性。这可能与剑尖枪乌贼的生存机制有关,雌性个体除了要用一部分能量进行生长外,还需要保留一部分能量进行性腺的发育,因此,在生长过程中雌性比雄性更多地受到自身基因的调控,而较少地受到外界的影响。同时,25 m深处水温是解释率最高的因子,年份、季节对雌性生长影响不大,这表明即使雌性个体生长部分受自身的调控,但环境仍对其生长有着不可忽视的影响,且25 m深处水温对其影响较大。BOAVIDA-PORTUGAL等^[55]研究表明,剑尖枪乌贼雌性个体的繁殖策略还受到环境条件,特别是水温的影响,上一代的繁殖产出极大地影响了枪乌贼类等短生命周期的种群动态,这一结果与本文的研究结论一致。

综上所述,2017—2020年剑尖枪乌贼的生长受外界环境的影响而表现出分段的特点,在性成熟群体中,优势胴长大于160 mm为大型群体,小于160 mm为小型群体。另外,研究发现水温是影响剑尖枪乌贼生长最重要的因素,尤其对于雄性个体影响更加明显。可以推测剑尖枪乌贼对多变的环境做出了一定的适应性机制,且海水温度已成为影响头足类生长繁殖的重要海洋环境因素之一。但是剑尖枪乌贼如何适应外界环境变化以及海洋环境是如何具体影响其不同阶段生长繁殖尚未明了,今后仍需结合生物学分析并运用更优模型,加强对剑尖枪乌贼生长状况和周围环境变化关系的研究。

参考文献:

- [1] 陈新军,刘必林,王尧耕. 世界头足类[M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 54-63.
CHEN X J, LIU B L, WANG Y G. Cephalopod of the world [M]. Beijing: Ocean Press, 2009: 54-63.
- [2] 李建柱,陈丕茂,贾晓平,等. 中国南海北部剑尖枪乌贼资源现状及其合理利用对策[J]. 中国水产科学, 2010, 17(6): 1309-1318.
LI J Z, CHEN P M, JIA X P, et al. Resources status and conservation strategy of *Loligo edulis* Hoyle in the northern South China Sea [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(6): 1309-1318.
- [3] 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: 152-160.
- DONG Z Z. Biology of the economic species of cephalopods in the world oceans [M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1991: 152-160.
- [4] 丁天明, 宋海棠. 东海剑尖枪乌贼生物学特征[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2000, 19(4): 371-374.
- DING T M, SONG H T. Biological characteristics of *Loligo edulis* Hoyle in the East China Sea [J]. Journal of Zhejiang Ocean University, 2000, 19(4): 371-374.
- [5] WANG K Y, CHANG K Y, LIAO C H, et al. Growth strategies of the swordtip squid, *Uroteuthis edulis*, in response to environmental changes in the Southern East China Sea: a cohort analysis [J]. Bulletin of Marine Science, 2013, 89(3): 677-698.
- [6] 依田真里, 高橋素光. 令和2(2020)年度ケンサキイカ日本海・東シナ海系群の資源評価[R]. 日本: 水産研究・教育機構, 2020: 1-19.
- MARI Y, TAKAHASSHI M. Stock assessment of the Japan Sea and East China Sea stocks of *Uroteuthis edulis* in 2020 [R]. Japan: Fisheries Research and Education Agency, 2020: 1-19.
- [7] JONES J B, PIERCE G J, SABORIDO-REY F, et al. Size-dependent change in body shape and its possible ecological role in the Patagonian squid (*Doryteuthis gahi*) in the Southwest Atlantic [J]. Marine Biology, 2019, 166: 54.
- [8] MORENO A, PEREIRA J, CUNHA M. Environmental influences on age and size at maturity of *Loligo vulgaris* [J]. Aquatic Living Resources, 2005, 18(4): 377-384.
- [9] GUERRA A, ROCHA F. The life history of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Galician waters (NW Spain) [J]. Fisheries Research, 1994, 21(1/2): 43-69.
- [10] COLLINS M A, BOYLE P R, PIERCE G J, et al. Resolution of multiple cohorts in the *Loligo forbesi* population from the west of Scotland [J]. ICES Journal of Marine Science, 1999, 56(4): 500-509.
- [11] PANG Y M, CHEN C S, KAWAMURA T, et al. Environmental influence on life-history traits in male squid *Uroteuthis edulis* with alternative reproductive tactics [J]. Marine Biology, 2022, 169(3): 33.
- [12] MACY W K III. Development and application of an objective method for classifying long-finned squid, *Loligo pealei*, into sexual maturity stages [J]. Fishery Bulletin, 1982, 80(3): 449-459.
- [13] LI N, FANG Z, CHEN X J, et al. Preliminary study on the migration characteristics of swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) based on the trace elements of statolith in the East China Sea [J]. Regional Studies in Marine Science, 2021, 46: 101879.
- [14] AKAIKE H. Factor analysis and AIC [M]//PARZEN E, TANABE K, KITAGAWA G. Selected Papers of Hirotugu Akaike. New York: Springer, 1987: 371-386.
- [15] IITAKA Y. Model experiments on the sardine purse seine operating in Hyuganada-VI [J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1958, 24(6/7): 407-410.
- [16] WOOD SN. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models [J]. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology), 2011, 73(1): 3-36.
- [17] The R Core Team. R: a language and environment for statistical computing [Z]. R Foundation for Statistical Computing 2015, Vienna.
- [18] 王友喜. 东海南部剑尖枪乌贼渔业生物学特性[J]. 海洋渔业, 2002, 24(4): 169-172.
- WANG Y X. Fishery biological characteristics of swordtip squid *Loligo edulis* in the southern part of the East China Sea [J]. Marine Fisheries, 2002, 24(4): 169-172.
- [19] 陈峰, 李楠, 方舟, 等. 浙江近岸海域春夏季剑尖枪乌贼栖息地分布变化规律[J]. 上海海洋大学学报, 2021, 30(5): 847-855.
- CHEN F, LI N, FANG Z, et al. Habitat distribution change pattern of *Uroteuthis edulis* during spring and summer in the coastal waters of Zhejiang province [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2021, 30(5): 847-855.
- [20] LIAO C H, LEE M A, LAN Y C, et al. The temporal and spatial change in position of squid fishing ground in relation to oceanic features in the northeastern waters of Taiwan [J]. Journal of the Fisheries Society of Taiwan, 2006, 33(2): 99-113.
- [21] 陈新军, 王尧耕, 钱卫国. 中国近海重要经济头足类资源与渔业[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 44-51.
- CHEN X J, WANG Y G, QIAN W G. Important cephalopod resources and fisheries in the coast of China [M]. Beijing: Science Press, 2013: 44-51.
- [22] 李楠, 俞骏, 方舟, 等. 基于耳石日龄信息的东海海域剑尖枪乌贼日龄、生长及种群结构研究[J]. 水产学报, 2021, 45(6): 887-898.
- LI N, YU J, FANG Z, et al. Age, growth and population structure of swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) in the East China Sea based on statolith age information [J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(6): 887-898.
- [23] 刘宗裙. 利用形态测量法探讨剑尖枪与台湾锁管族群分布结构之研究[D]. 基隆: 台湾海洋大学, 2005: 23-36.
- LIU Z Q. Studies on the Population structure of swordtip (*Loligo edulis*) and mitre (*Loligo chinensis*) squids by using morphometric method [D]. Keelung: Taiwan Ocean University, 2005: 23-36.
- [24] 覃涛, 俞存根, 陈全震, 等. 舟山渔场及邻近海域头足类(Cephalopod)种类组成和数量分布[J]. 海洋与湖沼, 2011, 42(1): 124-130.
- QIN T, YU C G, CHEN Q Z, et al. Species composition and quantitative distribution study on cephalopod in the Zhoushan fishing ground and adjacent waters [J]. Oceanologia Limnologia Sinica, 2011, 42(1): 124-130.

- [25] 廖正信. 台湾东北部海域声光遥测资料结构特征的模糊划分与应用的一例[D]. 基隆: 台湾海洋大学, 2000: 14-17.
LIAO Z X. An example of fuzzy classification and application of structural features of acoustic and optical telemetry data in northeastern Taiwan waters [D]. Keelung: Taiwan Ocean University, 2000: 14-17.
- [26] 朱文斌, 薛利建, 卢占晖, 等. 东海南部海域头足类群落结构特征及其与环境关系[J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(2): 436-442.
ZHU W B, XUE L J, LU Z H, et al. Cephalopod community structure and its relationship with environmental factors in the Southern East China Sea [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2014, 45(2): 436-442.
- [27] AGNEW D J, HILL S, BEDDINGTON J R. Predicting the recruitment strength of an annual squidstock; *Loligogahi* around the Falkland Islands [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2000, 57(12): 2479-2487.
- [28] RICKER W E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations [J]. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 1975, 191(4): 1-382.
- [29] FROESE R. Cubelaw, condition factor and weight-length relationships; History, meta-analysis and recommendations [J]. Journal of Applied Ichthyology, 2006, 22(4): 241-253.
- [30] 黄真理, 常剑波. 鱼类体长与体重关系中的分形特征[J]. 水生生物学报, 1999, 23(4): 330-336.
HUANG Z L, CHANG J B. Fractal characteristics of length-weight relationship in fish [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1999, 23(4): 330-336.
- [31] 韩霏武, 李楠, 方舟, 等. 基于线性混合模型的不同群体柔鱼胴长体质量关系的异质性研究[J]. 南方水产科学, 2020, 16(6): 12-20.
HAN P W, LI N, FANG Z, et al. Heterogeneity of mantle length-body mass relationship in different *Ommastrephes bartramii* populations based on linear mixed model [J]. South China Fisheries Science, 2020, 16(6): 12-20.
- [32] 连晋欣, 臧娜, 林东明, 等. 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[J]. 海洋与湖沼, 2021, 52(4): 1007-1018.
LIAN J X, ZANG N, LIN D M, et al. Monthly variation in body size of *Dosidicus gigas* and environmental responses in the equatorial waters of eastern Pacific Ocean [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2021, 52(4): 1007-1018.
- [33] 刘梦娜, 王雪辉, 刘玉, 等. 汕头—台湾浅滩渔场中国枪乌贼形态学初步分析[J]. 应用海洋学学报, 2021, 40(2): 208-219.
LIU M N, WANG X H, LIU Y. Preliminary analysis of morphology of *Uroteuthis chinensis* in Shantou-Taiwan Strait Bank fishing ground [J]. Journal of Applied Oceanography, 2021, 40(2): 208-219.
- [34] 李渊, 孙典荣. 北部湾中国枪乌贼生物学特征及资源状况变化的初步研究[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(13): 2716-2719, 2735.
LI Y, SUN D R. Biological characteristics and stock changes of *Loligo chinensis* Gray in Beibu Gulf, South China Sea [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2011, 50(13): 2716-2719, 2735.
- [35] BAT N K, VINH C T, FOLKVORD A, et al. Age and growth of mitre squid *Photololigo chinensis* in the Tonkin Gulf of Vietnam based on statolith microstructure [J]. La Mer, 2009, 47(3): 57-65.
- [36] 叶旭昌, 陈新军. 秘鲁外海茎柔鱼胴长组成及性成熟初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(4): 347-350.
YE X C, CHEN X J. Study of mantle length composition and sex maturity of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in fishing ground off Peru [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2007, 16(4): 347-350.
- [37] 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.
LIU B L, CHEN X J, QIAN W G. Biological characteristic of *Dosidicus gigas* off Chile waters [J]. Journal of Zhanjiang Ocean University, 2009, 29(1): 1-5.
- [38] 臧娜, 连晋欣, 陈新军, 等. 阿根廷滑柔鱼年间生长及体征变化[J]. 水生生物学报, 2021, 45(4): 906-916.
ZANG N, LIAN J X, CHEN X J, et al. The yearly growth and body condition of Argentinean shortfin squid, *Illex argentinus* [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2021, 45(4): 906-916.
- [39] 韩霏武, 王岩, 方舟, 等. 基于耳石信息的北太平洋东西部群体柔鱼日龄和生长特征[J]. 生态学杂志, 2022, 41(2): 393-403.
HAN P W, WANG Y, FANG Z, et al. Age and growth of *Ommastrephes bartramii* in eastern and western cohorts in North Pacific based on statolith information [J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(2): 393-403.
- [40] 章寒, 郑基, 虞聪达, 等. 东太平洋赤道海域茎柔鱼主要生物学特性比较研究[J]. 中国水产科学, 2019, 26(4): 745-755.
ZHANG H, ZHENG J, YU C D, et al. 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 [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(4): 745-755.
- [41] PANG Y M, CHEN C S, IWATA Y. Variations in female swordtip squid *Uroteuthis edulis* life history traits between southern Japan and northern Taiwan (Northwestern Pacific) [J]. Fisheries Science, 2020, 86(6): 1005-1017.
- [42] ARKHIPKIN A I, MIDDLETON D A J. *In-situ* monitoring of the duration of embryonic development in the squid *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) on the Falkland shelf [J]. Journal of Molluscan Studies, 2003, 69(2): 123-133.
- [43] POSTUMA F A, GASALLA M A. On the relationship between squid and the environment: artisanal jigging for *Loligo pleiat* São Sebastião Island (24°S), southeastern Brazil

- [J]. ICES Journal of Marine Science, 2010, 67 (7): 1353-1362.
- [44] LIAO C H, LAN K W, HO H Y, et al. Variation in the catch rate and distribution of swordtip squid *Uroteuthis edulis* associated with factors of the oceanic environment in the southern East China Sea [J]. Marine and Coastal Fisheries, 2018, 10(4): 452-464.
- [45] RODHOUSE P G. Managing and forecasting squid fisheries in variable environments [J]. Fisheries Research, 2001, 54 (1): 3-8.
- [46] YAMAGUCHI T, TAKAYAMA K, HIROSE N, et al. Relationship between empirical water temperature and spring characteristics of swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) caught in the eastern Tsushima Strait [J]. Marine Biology Research, 2020, 16(2): 93-102.
- [47] YAMAGUCHI T, KAWAKAMI Y, MATSUYAMA M. Migratory routes of the swordtip squid *Uroteuthis edulis* inferred from statolith analysis [J]. Aquatic Biology, 2015, 24(1): 53-60.
- [48] YAMAGUCHI T, TAKAYAMA K, HIROSE N, et al. The Sea of Amakusa playing the role of a distributor of swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) migrating from the East China Sea to the east and west sides of Japan [J]. Fisheries Research, 2020, 225: 105475.
- [49] 卢昌彩, 赵景辉. 东海伏季休渔制度回顾与展望 [J]. 渔业信息与战略, 2015, 30(3): 168-174.
- LU C C, ZHAO J H. The review and prospect on fish moratorium policy in the East China Sea [J]. Fishery Information & Strategy, 2015, 30(3): 168-174.
- [50] NOAA Climate Prediction Center. Cold & Warm Episodes by Season [EB/OL]. https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php
- [51] LI B, CAO J, CHANG J H, et al. Evaluation of effectiveness of fixed-station sampling for monitoring American lobster settlement [J]. North American Journal of Fisheries Management, 2015, 35(5): 942-957.
- [52] 马金, 黄金玲, 陈锦辉, 等. 基于 GAM 的长江口鱼类资源时空分布及影响因素 [J]. 水产学报, 2020, 44(6): 936-946.
- MA J, HUANG J L, CHEN J H, et al. Analysis of spatiotemporal fish density distribution and its influential factors based on generalized additive model (GAM) in the Yangtze River estuary [J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(6): 936-946.
- [53] 吴建辉, 戴黎斌, 戴小杰, 等. GAM 模型和 BRT 模型在长江口鱼类群落多样性预测中的比较 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(2): 644-652.
- WU J H, DAI L B, DAI X J, et al. Comparison of generalized additive model and boosted regression tree in predicting fish community diversity in the Yangtze River Estuary, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(2): 644-652.
- [54] 万荣, 张同征, 李增光, 等. 黄海近岸海域短吻红舌鲷夏季产卵场的空间分布及其年际变化 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 1023-1032.
- WAN R, ZHANG T Z, LI Z G, et al. Spatial distribution and inter-annual variability of spawning grounds of *Cynoglossus joyneri* in the Yellow Sea coastal waters in summer [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(3): 1023-1032.
- [55] BOAVIDA-PORTUGAL J, MORENO A, GORDO L, et al. Environmentally adjusted reproductive strategies in females of the commercially exploited common squid *Loligo vulgaris* [J]. Fisheries Research, 2010, 106(2): 193-198.

Interannual variability of the swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) and its relevant impact factors

XUE Wei¹, LI Nan¹, FANG Zhou^{1,2,3,4,5}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China; 4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploitation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China; 5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

Abstract: Based on the survey data of swordtip squid (*Uroteuthis edulis*) collected by trawlers off the northern East China Sea from 2017 to 2020, we analyzed the biological characteristics of *U. edulis*, and studied the relationship between the growth characteristics of *U. edulis* and the environment by using generalized additive models (GAM). The results showed that during the four-year sampling period, the dominant dorsal mantle length and body weight groups of the *U. edulis* were 80–160 mm and 10–170 g for females respectively, with no significant differences ($P>0.05$); while the figures were 60–180 mm and 10–170 g for males respectively, with significant differences among years ($P<0.01$). Covariance analysis showed that there were significant differences in body weight-dorsal mantle length relationship in 2017 and 2020 ($P<0.05$), but no significant differences in 2018 and 2019 ($P>0.05$). The GAM showed that the M_9 model, in which dorsal mantle length interacted with sea temperature at 25 m depth and year and seasonal factors were introduced, was the optimal model. Overall, males were more susceptible than females to external environmental influences on growth. The year has a greater impact on males, while the sea temperature at 25 m depth has a greater impact on females. These results indicate that the growth of squid is closely related to environmental variation, with sea temperature being an important influence factor; and males have a more pronounced group of both sizes than females at 160 mm dorsal mantle length, as a result of environmental variation and individual survival mechanisms. The biological characteristics of the squid and the influence of the environment on the squid will facilitate the management and conservation of fishery resources and provide a basis for the assessment of fishery resources.

Key words: *Uroteuthis edulis*; biology; generalized additive models; environmental factors