

东太平洋茎柔鱼耳石形态差异性分析

易倩¹, 陈新军^{1,2,3*}, 贾涛¹, 刘必林^{1,2,3}, 李刚^{1,2,3}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学大洋生物资源开发和利用上海市高校重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306)

摘要: 茎柔鱼是大洋性重要经济头足类, 其耳石包含着重要的生态信息。根据2008年5月—2009年10月智利、哥斯达黎加、秘鲁外海采集的茎柔鱼耳石样本, 分析三海区间耳石外部形态特征及生长模式差异。研究认为, 不同海区间耳石形态特征差异显著($P < 0.05$), 耳石长度指标均出现显著性差异, 角度指标中仅背侧区夹角出现显著性差异。主成份分析认为, 耳石总长(TSL)是表征耳石形态特征的最显著指标, 吻区夹角是表征智利、秘鲁外海耳石的显著性角度指标, 吻侧区夹角是表征哥斯达黎加外海耳石的显著性角度指标。在整个生长过程中三海区耳石各部分均异速生长, 其形态变化趋势为整体变得狭长、背区逐渐宽大, 耳石重心不断向背区转移, 符合中上层头足类耳石特征。TSL为1 600 μm 时, 三个海域耳石的长度指标RDL均出现显著变化。哥斯达黎加外海、秘鲁外海茎柔鱼耳石的TSL分别为2 000和1 800 μm 时, 其角度指标吻区夹角出现显著变化, 智利外海茎柔鱼耳石的吻区夹角则没有显著差异。由于角度变化迟于耳石形态长度变化, 因此TSL为1 600 μm 时可作为茎柔鱼栖息水层变化的重要标志。

关键词: 茎柔鱼; 耳石; 形态学; 东太平洋

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)是大洋性浅海种, 个体差异大, 资源量丰富, 广泛分布于东太平洋的加利福尼亚(37°N)到智利(47°S)的海域中^[1-2]。20世纪90年代以来, 茎柔鱼资源得到了大规模的开发, 2004—2008年年产量稳定在 $70 \times 10^4 \sim 90 \times 10^4 \text{ t}$ ^[3]。耳石是头足类生态信息的良好载体^[4], 通过对其微结构和微化学的研究, 可推测其分布与洄游^[5-6]、重建生活史^[7], 耳石也是种类和种群划分的主要依据之一。Argüelles等^[8]对于秘鲁海域、Markaida等^[9]对加利福尼亚海域茎柔鱼的耳石结构进行了相关研究。Clarke等^[10]认为, 同一种类不同种群之间的耳石形态特征也不同。Brutto-Castillo等^[11]、Anderson等^[12]研究认为海洋生产力、海水温度、饵料丰度及洋流等海洋物理、生物、环境因素对茎柔鱼的群体形态特征发

育产生一定影响, 也包括硬组织结构如耳石。为探讨分析东太平洋不同海区茎柔鱼耳石形态特征差异, 根据2008年5月至2009年10月在智利、哥斯达黎加、秘鲁外海海域采集的茎柔鱼耳石样本, 通过对三海区耳石外部形态数据分析, 比较不同海区耳石形态特征以及生长模式差异, 为东太平洋茎柔鱼渔业生物学研究以及种群辨别提供基础。

1 材料与方法

1.1 材料来源

样本收集于2008年5月—2009年10月智利(CH)、哥斯达黎加(CR)、秘鲁外海海域(PE)(图1), 智利外海茎柔鱼样本的采集范围为12°30'S ~ 23°30'S、74°00'W ~ 85°30'W, 时间跨度为2008年5月—2009年2月; 秘鲁海区茎柔鱼样本的采

收稿日期: 2011-08-01 修回日期: 2011-10-11

资助项目: 国家自然科学基金项目(NSFC40876090); 上海市优秀学科带头人计划(10XD1402000); 曙光计划跟踪项目(08GG14); 上海市教委优秀青年基金(B-8101-080-0024); 上海市捕捞学重点学科资助(S30702)

通讯作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

集海域范围为 10°30'S ~ 11°30'S、82°00'W ~ 84°30'W,时间跨度为 2008 年 9 月—2009 年 10 月;哥斯达黎加外海茎柔鱼样本的采集海域范围为 7°30'N ~ 9°00'N、91°30'W ~ 95°00'W,时间跨度为 2009 年 8 月。样本采集的水层为 30 ~ 100 m。样本采集时,从每个站点渔获中随机抽取茎柔鱼 20 尾(不足 20 尾则取所有样本)。根据 Nigmatulln 等^[2]和闫杰等^[13]的研究结果,三个海域的茎柔鱼属于不同地理种群。

1.2 研究方法

耳石样本收集 头足类耳石位于头部后方平衡囊内^[13],三个海区共获得 427 尾茎柔鱼耳石样本。取出的耳石存放于盛有 95% 乙醇溶液的 1.5 mL 离心管中,并对其进行编号。本研究样本的胴长为 22 ~ 50 cm,基本属于同一个生长阶

段的个体,进行分析其不同海域的样本耳石形态差异。

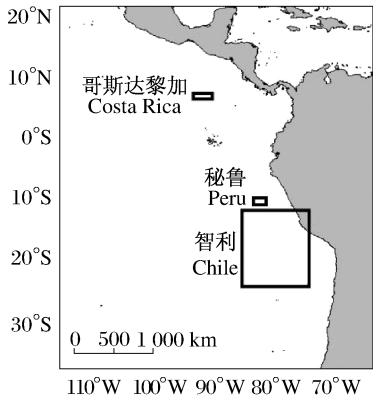


图 1 茎柔鱼采样站点分布图
Fig. 1 Distribution of sampled *D. gigas*

表 1 茎柔鱼样本生物学数据
Tab. 1 The biology statistics of *D. gigas* samples

海区 sea area	样本数 number of samples	胴长/cm mantle length		
		最小 minimum	最大 maximum	平均值 ± 标准差 mean ± SD
智利外海 waters off Chile	107	24	48	32.48 ± 6.00
哥斯达黎加外海 waters off Costa Rica	142	20.49	42.89	30.77 ± 4.16
秘鲁外海 waters off Peru	168	22	49.9	34.90 ± 7.02

耳石形态测量 筛选出完整耳石样本 387 对(智利外海 97 对,哥斯达黎加外海 127 对,秘鲁外海 153 对)。首先,将耳石最大长度沿垂直方向进行校准,然后通过边框工具将耳石整体置于边框中,获得 4 个相切点(图 2-b)。然后,测定耳石总长(total statolith length, TSL)、背区长(dorsal length, DL)、侧区长(lateral dome length, LDL)、吻区外长(rostrum outside length, ROL)、吻区内长(rostrum inside length, RIL)、吻区基线长(rostrum baseline length, RBL)、翼区长(wing length, WL)、背侧区间长(ventral dorsal dome length, DDL)、吻侧区间长(rostrum lateral dome length, RDL)、最大宽度(maximum statolith width, MSW)、背侧区夹角(ventral dorsal dome angle, DDA)、吻侧区夹角(rostrum lateral dome angle, RDA)、吻区夹角(rostrum angle, RA) 13 项形态参数(图 2),精确至 0.1 μm。测量由 2 人独立进行,若两者测量的误差超过 5%,则重新测量,否则取它们的平均值。

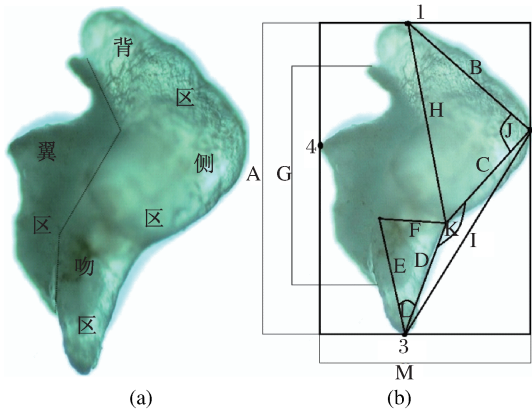


图 2 茎柔鱼耳石各区分布及形态参数示意图
1 号点为垂向最高点,2 号点为背侧区分界点,3 号点为垂向最低点,4 号点为翼区最外侧点。

A:耳石总长; B:背区长; C:侧区长; D:吻区外长; E:吻区内长; F:吻区基线长; G:翼区长; H:背侧区间长; I:吻侧区间长; J:背侧区夹角; K:吻侧区夹角; L:吻区夹角; M:最大宽度。

Fig. 2 Schema of statolith domes and morphologic indices of *D. gigas*

Point 1 for the highest vertical point; Point 2 for the distinction point between the dorsal part and lateral part; Point 3 for the lowest vertical point; Point 4 for the most lateral point in the wing area. A: TSL; B: DL; C: LDL; D: ROL; E: RIL; F: RBL; G: WL; H: DDL; I: RDL; J: DDA; K: RDA; L: RA; M: MSW.

1.3 数据处理

由于耳石形态包括长度和角度等不同量纲数据,因此需要对其数据进行标准化处理。

$$X_{ij} = \frac{x_{ij} - \bar{x}_j}{S_j} \tag{1}$$

式中, $\bar{x}_j$ 为样本平均值, S_j 为样本标准差。通过标准化处理,每列数据的平均值为 0,方差为 1。

采用典型相关分析理论,分析耳石形态参数整体及各部分间相关关系,探究耳石各部分生长关系及形态变化模式。

采用 DPS 软件拟合相关变量线性模型,运用预测区间及标准残差选择最佳拟合模型。通过模型导函数分析耳石生长速度变化模式。

采用完全随机方差分析理论、多重比较方法(LSD 法),分析不同生长阶段主要形态参数间显著性变化及差异性对比,同时检验线性模型拟合效果。

2 结果

2.1 形态特征分析

观察发现(图 3),三海区耳石外部形态相似,外部轮廓不规则,整体结构凸凹不平,背区与侧区无明显分界,背区轮廓较为平滑,表面分布不规则结晶体;侧区与背区过度平滑,侧区中部有凸起,背面凹陷;侧区与吻区分界明显,吻区呈船桨状,吻区内侧基点位置不统一;吻区与翼区存在重叠,两部分不在同一平面上。

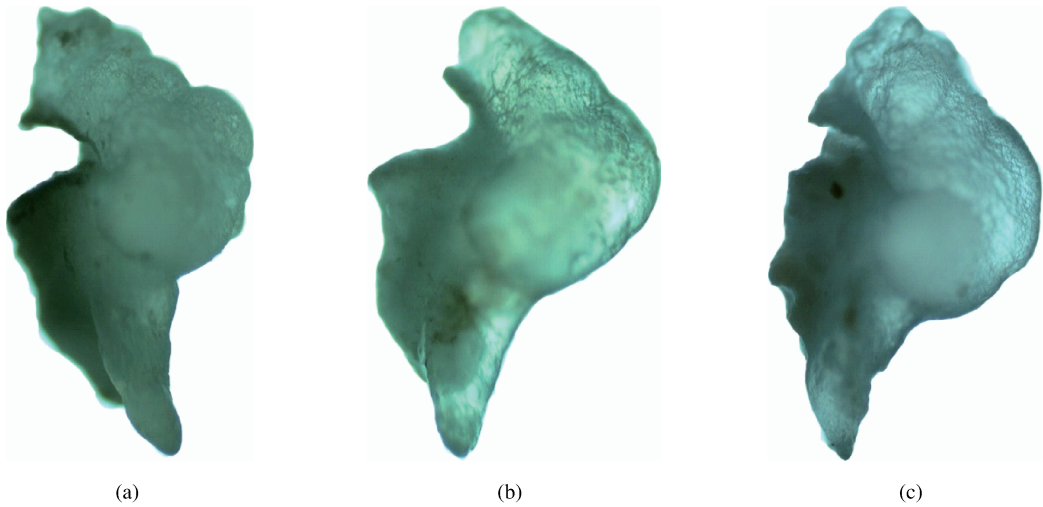


图 3 三海区茎柔鱼耳石形态示意图
(a) 智利外海; (b) 哥斯达黎加外海; (c) 秘鲁外海。
Fig. 3 The statolith morphology schematic of *D. gigas* from three sea areas
(a) waters off Chile; (b) waters off Costa Rica; (c) waters off Peru.

对各形态参数标准化后,发现三个海区茎柔鱼耳石整体性差异显著(卡方分量 62.90, $P = 0.00$)。通过对各形态参量差异性检验可知(表 2),10 个耳石形态长度参数在三海区间均呈现出显著性差异($P < 0.01$),3 个角度参数对比中,仅 DDA 出现显著性差异($P = 0.03$)。

2.2 主成分分析

主成分分析可知,三个海区耳石形态参数前 5 个主成分的累计贡献率均大于 85%(表 3)。第一主成分中最大权重系数均为 TSL,表现为耳石的整体性特征;第二主成分最大权重系数均为角度参数,智利、秘鲁外海茎柔鱼为 RA,哥斯达黎加外海为 RDA,分别表征吻区形态变化及吻区与

侧区间距变化特征。后 3 个主成分最大权重系数各海区间未出现一致性。

2.3 耳石生长模式分析

根据主成分分析可知,TSL 是表征耳石形态的最佳指标,为分析耳石生长模式变化,选用 TSL 与耳石其它各部分与其比值进行相关分析(表 4)。分析可知,TSL 与各比值之间存在显著的相关关系(智利外海:卡方值 66.84, $P = 0.00$;哥斯达黎加外海:卡方值 41.61, $P = 0.00$;秘鲁外海:卡方值 103.50, $P = 0.00$)。三海区耳石中与 TSL 最相关指标均为 RDL/TSL,与 TSL 间表现为负相关,对于智利外海茎柔鱼耳石该相关系数最大,其次为秘鲁外海茎柔鱼,哥斯达黎加外海相关性最小。

表 2 三海区茎柔鱼耳石形态数据
Tab. 2 The morphological statistics of *D. gigas* statolith from three areas

形态参量 morphological parameter	智利外海 waters off Chile	哥斯达黎加外海 waters off Costa Rica	秘鲁外海 waters off Peru	F-值 F-value	P
TSL/ μm	2.04 $\pm$ 0.19	1.83 $\pm$ 0.16	2.06 $\pm$ 0.18	66.56	0.00
MW/ μm	1.30 $\pm$ 0.14	1.15 $\pm$ 0.11	1.32 $\pm$ 0.12	73.25	0.00
DL/ μm	1.11 $\pm$ 0.15	0.97 $\pm$ 0.13	1.11 $\pm$ 0.14	46.76	0.00
LDL/ μm	0.79 $\pm$ 0.09	0.71 $\pm$ 0.10	0.82 $\pm$ 0.08	51.10	0.00
ROL/ μm	0.71 $\pm$ 0.08	0.66 $\pm$ 0.08	0.72 $\pm$ 0.08	22.33	0.00
RIL/ μm	0.74 $\pm$ 0.11	0.65 $\pm$ 0.11	0.75 $\pm$ 0.11	28.54	0.00
WL/ μm	1.41 $\pm$ 0.20	1.22 $\pm$ 0.13	1.40 $\pm$ 0.17	52.10	0.00
RBL/ μm	0.41 $\pm$ 0.06	0.39 $\pm$ 0.06	0.44 $\pm$ 0.07	20.90	0.00
DDL/ μm	1.43 $\pm$ 0.13	1.24 $\pm$ 0.12	1.43 $\pm$ 0.14	86.92	0.00
RDL/ μm	1.47 $\pm$ 0.11	1.35 $\pm$ 0.13	1.51 $\pm$ 0.11	72.02	0.00
RA/ $^{\circ}$	32.64 $\pm$ 6.24	34.02 $\pm$ 4.88	34.23 $\pm$ 5.36	2.76	0.06
DDA/ $^{\circ}$	95.43 $\pm$ 4.77	93.46 $\pm$ 5.47	94.00 $\pm$ 6.07	3.59	0.03
RDA/ $^{\circ}$	163.04 $\pm$ 13.87	161.50 $\pm$ 8.16	162.71 $\pm$ 9.23	0.73	0.48

表 3 左耳石各形态参数权重系数及贡献率
Tab. 3 Weight coefficient and contribution rate of morphologic indices of *D. gigas* left statolith

海区 sea area	主成分 principal component					累计百分率/% cumulative percentage
	1	2	3	4	5	
智利外海 waters off Chile	TSL	RA	ROL	LDL	DDA	87.77
哥斯达黎加外海 waters off Costa Rica	TSL	RDA	RA	DDA	ROL	87.24
秘鲁外海 waters off Peru	TSL	RA	LDL	ROL	WL	85.35

表 4 耳石总长与耳石各部分长度与其比值相关系数
Tab. 4 The correlation coefficient between total length and the ratios of the length of statolith various parts to total length

	MW/TSL	DL/TSL	LDL/TSL	ROL/TSL	RIL/TSL	WL/TSL	RBL/TSL	DDL/TSL	RDL/TSL
CH	(0.46)	0.06	(0.61)	(0.33)	(0.09)	(0.06)	(0.48)	(0.44)	(0.65)
CR	(0.33)	0.27	(0.32)	0.07	0.22	(0.30)	(0.05)	(0.08)	(0.43)
PE	(0.45)	0.13	(0.55)	(0.20)	0.07	(0.15)	(0.12)	0.06	(0.60)

注:括号内数据表示负相关。
Notes: The values in the brackets are negative correlation.

三个海区中茎柔鱼耳石各形态参数与 TSL 均出现正相关、负相关关系,耳石各部分生长模式均表现为异速生长的特性。其中,智利外海仅 DL/TSL 与 TSL 为正相关,与 TSL 同步生长;哥斯达黎加外海茎柔鱼中共有 DL/TSL、ROL/TSL、RIL/TSL 3 个参数与 TSL 为正相关;秘鲁外海与哥斯达黎加外海相似,分别有 DL/TSL、RIL/TSL、DDL/TSL 3 个参数与 TSL 出现正相关关系(表 4)。

MW/TSL、DL/TSL、LDL/TSL、WL/TSL、

RBL/TSL、RDL/TSL 等 6 个参数与 TSL 的相关关系三海区间相同,其它 3 个参数不同海区之间出现正相关、负相关差异(表 4)。其中表征吻区自身形态特征的 ROL/TSL、RIL/TSL 三海区间均出现差异;而智利、哥斯达黎加外海茎柔鱼的 DDL/TSL 表现为负相关,秘鲁外海则表现为正相关。

2.4 主要形态参数的关系式

TSL 与 RDL 的关系 三个海区中,与 TSL 相关关系最为显著的均为 RDL/TSL,所以分别建

立三个海区 TSL 与 RDL 关系式,以分析三海区间耳石形态变化特征的差异。

智利外海 TSL 与 RDL 关系符合逻辑斯蒂方程,其关系式(图 4-a)为

$$RDL = \frac{2.37}{[1 + \text{EXP}(1.31 - 0.88 \cdot \text{TSL})]} \quad (R^2 = 0.73, P = 0.00) \quad (2)$$

在整个生长过程中,RDL 随 TSL 生长而生长,但增长速度不断减慢。不同 TSL 组之间 RDL 分布整体差异性显著(卡方值 145.96, $P = 0.00$), TSL 小于 1 600 μm 时,不同 TSL 组间 RDL 差异性不显著,之后出现显著性差异。TSL 与 RDL/TSL 间不存在显著线性关系,但各 TSL 组随对应的 RDL/TSL 变化显著(卡方值 65.50, $P = 0.00$)。在整个生长过程中,RDL/TSL 值不断减小,TSL 小于 1 600 μm 时,RDL/TSL 变化显著;TSL 为 1 400 ~ 1 600 μm 组与 1 600 ~ 1 800 μm 组之间 RDL/TSL 变化不显著,大于 1 800 μm 后 RDL/TSL 又发生显著性变化。

哥斯达黎加外海茎柔鱼 TSL 与 RDL 关系符合逻辑斯蒂方程,其关系式(图 4-b)为

$$RDL = \frac{1.60}{[1 + \text{EXP}(2.54 - 2.33 \cdot \text{TSL})]} \quad (R^2 = 0.49, P = 0.00) \quad (3)$$

随 TSL 增长,RDL 的生长速度不断减慢,整个生长过程未出现显著性变化。TSL 与 RDL/TSL 间不存在显著线性关系,但各 TSL 组随对应的 RDL/TSL 变化显著(卡方值 13.76, $P = 0.01$)。TSL 小于 1 600 μm 时,RDL/TSL 上升;大于 1 600 μm 时,RDL/TSL 持续下降。

秘鲁外海茎柔鱼 TSL 与 RDL 关系符合逻辑斯蒂方程,其关系式(图 4-c)为

$$RDL = \frac{2.14}{[1 + \text{EXP}(1.17 - 0.99 \cdot \text{TSL})]} \quad (R^2 = 0.65, P = 0.00) \quad (4)$$

秘鲁外海茎柔鱼耳石 RDL 变化模式与智利外海相同。

TSL 与 RA 的关系 主成分分析可知,RA 表征智利、秘鲁外海茎柔鱼耳石形态特征的最佳角度指标,对于哥斯达黎加外海茎柔鱼虽然 RDA 是最佳指标,但是 RA 的权重系数仅次于 RDA。所以我们选用 RA 通过角度变化特征分析三海区耳石形态特征变化。

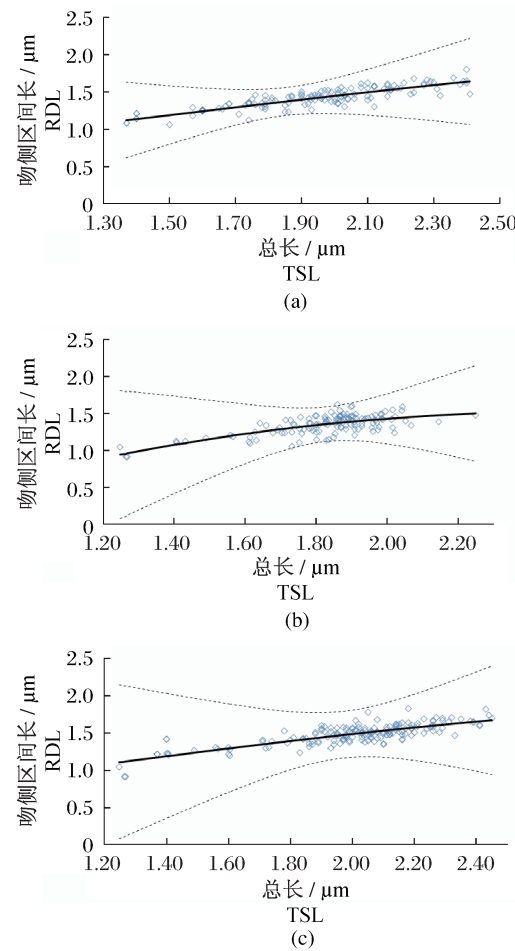


图 4 三海区茎柔鱼左耳石总长与吻侧区间长的生长关系

(a) 智利外海; (b) 哥斯达黎加外海; (c) 秘鲁外海。方框表示测量值;实线表示拟合值;虚线表示预测区间。

Fig. 4 The growth relations between TSL and RDL of left statolith of *D. gigas* from three areas

(a) waters off Chile; (b) waters off Costa Rica; (c) waters off Peru. The box represents the measured value; The solid lines represents the fitted value; The dotted line represents the prediction interval.

由图 5 可知,智利外海茎柔鱼 RA 在不同 TSL 组存在波动,方差分析表明:不同 TSL 组间 RA 整体变化不显著(卡方值 9.02, $P = 0.11$)。哥斯达黎加外海茎柔鱼 RA 整体变化显著(卡方值 14.83, $P = 0.01$), TSL 小于 2 000 μm 时变化不显著,大于 2 000 μm 后显著变小。秘鲁外海茎柔鱼 RA 整体变化显著(卡方值 11.60, $P = 0.04$), TSL = 1 800 μm 前后发生显著性变化。

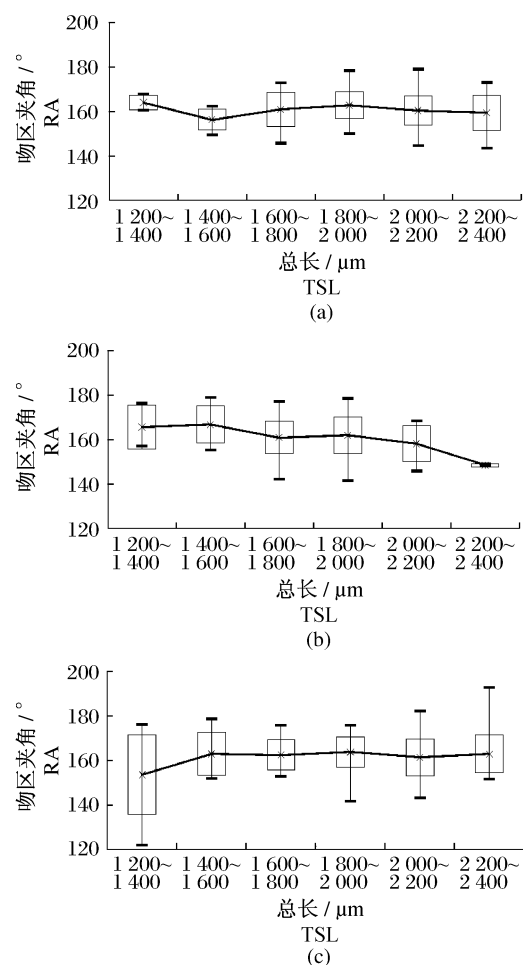


图5 三海区茎柔鱼耳石总长与吻区夹角的关系

(a) 智利外海; (b) 哥斯达黎加外海; (c) 秘鲁外海。线段表示 RA 变化范围, 方框表示方差范围, 曲线表示平均值变化。

Fig. 5 Relationship between TSL and RA of *D. gigas* from three areas

(a) waters off Chile; (b) waters off Costa Rica; (c) waters off Peru. The segments are the rang of RA changes, the boxes are the range of standard deviation, the curve is the change of mean value.

3 讨论

3.1 外部形态差异性分析

三海区耳石外部形态特征视觉上无明显差异,但统计学上差异性显著($P < 0.01$),10个长度数据均出现显著性差异,角度数据中仅 DDA 出现显著性差异。三海区表征耳石外部形态最重要指标均为 TSL,表现的为耳石外部形态的整体性变化。表征耳石角度变化的重要指标中,智利、秘鲁外海茎柔鱼为 RA,哥斯达黎加外海为 RDA,但

均为吻区相关性指标,这可能与吻区在调节淋巴液中的重要作用有关^[15]。形态学的特征是受遗传因子和环境因子共同影响的^[16]。秘鲁外海和智利外海茎柔鱼耳石 RDL 变化模式相同,其原因可能与所处的海洋环境基本相同有一定的关系。

3.2 外部形态变化模式

三海区耳石各部分形态变化与 TSL 之间存在显著的相关关系,三海区耳石中 RDL/TSL 均为相关性最佳指标。在整个生长过程中,三海区耳石各部分都出现生长,但呈现异速特性。MW/TSL、DL/TSL、LDL/TSL、WL/TSL、RBL/TSL、RDL/TSL 等 6 个参数与 TSL 的相关关系三海区间相同,其它 3 个参数不同海区之间出现差异。三海区耳石形态变化趋势均为整体变得狭长、背区逐渐宽大,耳石重心不断向背区转移,该特征与栖息中上层头足类耳石特征相符^[17-19]。

3.3 生长过程分析

三海区茎柔鱼耳石 TSL 与 RDL 生长关系均符合逻辑斯蒂方程,这表明随着耳石生长 RDL 不断增大,但生长速度不断下降,这与本研究中 RDL/TSL 与 TSL 表现为负相关相一致。Arkhipkin 等^[20]认为头足类耳石在幼体阶段生长迅速,外部形态由最初呈水滴状发育完整,随着栖息水层的变化,生长速度迅速下降^[21],该结论与本研究结果相似。不同 TSL 组间 RDL、RDL/TSL 整体发生显著性变化,该显著性变化均发生在 TSL = 1 600 μm 前后,这与 Wiborg^[22]和 Arkhipkin 等^[23]认为的耳石生长存在两个阶段的结论一致。

RA 在三个海区中耳石生长过程中存在巨大差异,在整个生长过程中智利外海茎柔鱼耳石 RA 为发生显著性变化,哥斯达黎加外海、秘鲁外海茎柔鱼耳石 RA 分别在 TSL = 2 000 μm 及 1 800 μm 前后发生显著性变化。Alexander 等^[14]认为吻区在调节淋巴液中具有重要作用,是头足类运动的重要加速度感受器。吻区形态的变化反应了头足类由于栖息水层不同导致的运动类型的改变,由于三海区不同海洋环境导致了 RA 形态变化的差异。同时,在本研究中表征吻区自身形态特征的 ROL/TSL、RIL/TSL 两指标与 TSL 相关分析中三海区间均出现差异,这也证明了吻区在形态变化中重要作用。

贾涛等^[24]在对哥斯达黎加外海茎柔鱼耳石

的研究中,发现各种长度指标及 RDA 均是以 TSL 1 600 μm 为分界点发生显著变化,在本研究中哥斯达黎加外海茎柔鱼耳石长度是以 1 600 μm 为分界点,但 RA 是以 TSL 2 000 μm 为分界点发生显著性变化,说明在耳石形态随栖息水层改变的过程中各长度数据最为灵敏,角度变化迟于长度变化。所以对于东南太平洋茎柔鱼, TSL = 1 600 μm 可以作为栖息水层变化的重要标志。

3.4 今后的研究工作

Arkhipkin 等^[18]认为个体生长对耳石形态产生重要影响,性成熟个体中耳石结构稳定,各部分比例保持不变。Arkhipkin 等^[25]认为头足类形态的变化可以反应个体性成熟过程。茎柔鱼个体生长与耳石形态间的关系需要在以后工作中深入。由于目前样本数量相对有限,将来样本充足的情况下,进一步研究相同海域同一群体不同生长阶段的耳石外部形态和生长模式的差异。

在本次研究中采用的是形态测量法^[26]与角度法^[27],该方法存在无法消除环境或生物对短生命周期生物生长产生的平行演化及异速生长弊端^[28]。同时由于背侧区分界点难以确定,使 LDL 较其他数据存在较大波动。以后研究需要借助地标点法^[28-29]提高头足类硬组织的形态学研究准确性。

参考文献:

- [1] 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,2005:240-264.
- [2] Nigmatullin C M, Nesis K N, Arkhipkin A I. A review of the biology of the Jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 9-19.
- [3] Food and Agriculture organization. FAO yearbook. Fishery and aquaculture statistics [M]. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations, 2008:12.
- [4] Arkhipkin A I. Statoliths as 'black boxes' (life recorders) in squid [J]. Marine and Freshwater Research, 2004, 56(5): 573-583.
- [5] Ikeda Y, Arai N, Kidokoro H, et al. Strontium: calcium ratios in statoliths of Japanese common squid *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) as indicators of migratory behavior [J]. Marine Ecology Progress Series, 2003, 251(1): 169-179.
- [6] Yatsu A, Mochioka N, Morishita K, et al. Strontium/calcium ratios in statoliths of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda), in the North Pacific Ocean [J]. Marine Biology, 1998, 131(2): 275-282.
- [7] 肖述,郑小东,王如才,等. 头足类耳石轮纹研究进展[J]. 中国水产科学, 2003, 10(1): 73-76.
- [8] Argüelles J, Rodhouse P G, Villegasa P. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters [J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 51-61.
- [9] Markaida U, Quinonez V C, Sosa N 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.
- [10] Clarke M R, Maddock L. Statolith from living species of Cephalopods and Evolution [C] // (Clarke M R, Trueman E R, eds). The Mollusca, Paleontology and Neontology of Cephalopods. San Diego: Academic Press, 1988: 169-184.
- [11] Brito-Castillo L, Alcantara-Razo E, Morales-Azpeitia R, et al. Water temperatures in the gulf of California in May and June 1996 and their relation to the capture of Giant squid (*Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835) [J]. Ciencias Marinas, 2000, 26(3): 413-440.
- [12] Anderson C I H, Rodhouse P G. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments [J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 133-143.
- [13] 闫杰,许强华,陈新军,等. 东太平洋公海茎柔鱼种群遗传结构初步研究 [J]. 水产学报, 2011, 35(11): 1617-1623.
- [13] Ferguson G, Messenger J, Budelmann B. Gravity and light influence the countershading reflexes of the cuttlefish *Sepia officinalis* [J]. Journal of Experimental Biology, 1994, 191(1): 247-256.
- [14] Alexander I, Arkhipkin, Vyacheslav A, et al. Role of the statolith in functioning of the acceleration receptor system in squids and sepioids [J]. Journal of Zoology, 2000, 250(1): 31-55.
- [15] Mayr E, Linsley E G, Usinger R L. Methods and principles of system at iczoology [M]. New York and London: McGraw Hill, 1953: 23-39, 125-154.
- [16] O'Dor R K, Coelho M L. Big squid, big currents and big fisheries [C] // Okutani T, O'Dor R K, Kubodera T (Eds). Recent advances in fisheries biology. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 385-396.

- [17] Clarke M R. The cephalopod statolith: An introduction to its form [J]. Marine Biological Association of the United Kingdom, 1978, 58 (1) : 701 – 712.
- [18] Arkhipkin A I, Bizikov V A. Statolith in accelerometers of squids and cuttlefish [J]. Ruthenica, 1998, 8(1) : 81 – 84.
- [19] Arkhipkin A I. Towards identification of the ecological lifestyle in nektonic squid using statolith morphometry [J]. The Journal of Molluscan Studies, 2003, 69(3) : 171 – 178.
- [20] Arkhipkin A I, Bjørke H. Statolith shape and microstructure as indicators of ontogenetic shifts in the squid *Gonatus fabricii* (Oegopsida, Gonatidae) from the Norwegian sea [J]. Polar Biology, 2000, 23: 1 – 10.
- [21] Wiborg K F, Gjøsæter J, Beck I M. The squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein), investigations in the Norwegian Sea and the Western Barents Sea, February-September 1980 and July-September 1981 [J]. Fisker Havet, 1982, 19(1) : 13 – 25.
- [22] Wiborg K F. *Gonatus fabricii* (Lichtenstein), a possible fishery resource in the Norwegian Sea [J]. Fisker Havet, 1979, 26(1) : 33 – 46.
- [23] Arkhipkin A I, Bizikov V A, Krylov V V. Distribution, stock structure and growth of the squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) (Cephalopoda, Gonatidae) during summer and fall in the western Bering Sea [J]. Fishery Bulletin, 1995, 94 (1) : 10 – 30.
- [24] 贾涛, 陈新军. 哥斯达黎加外海茎柔鱼耳石形态学分析 [J]. 水产学报, 2010, 34(11) : 1744 – 1752.
- [25] Arkhipkin A I, Bjørke H. Ontogenetic changes in morphometric and reproductive indices of the squid *Gonatus fabricii* (Oegopsida, Gonatidae) in the Norwegian Sea [J]. Polar Biology, 1999, 22 (6) : 357 – 365.
- [26] 马金, 陈新军, 刘必林, 等. 西北太平洋柔鱼耳石形态特征分析 [J]. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2009, 39(2) : 215 – 220.
- [27] Arkhipkin A I, Bizikov V A. Statolith shape and microstructure in studies of systematics, age and growth in planktonic paralarvae of gonatid squids (Cephalopoda, Oegopsida) from the Western Bering Sea [J]. Journal of Plankton Research, 1997, 19 (12) : 1993 – 2030.
- [28] 许嘉锦. Octopus 与 Cistopus 属章鱼口器地标点之几何形态测量学研究 [D]. 台湾: 国立中山大学海洋生物研究所, 2003.
- [29] Koueta N, Andrade J P, Boletzky S V, et al. Morphometrics of hard structures in cuttlefish [J]. Vie Et Milieu-life and Environment, 2006, 56 (2) : 121 – 127.

Morphological variation of statolith of the jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the eastern Pacific Ocean

YI Qian¹, CHEN Xin-jun^{1,2,3*}, JIA Tao¹, LIU Bi-lin^{1,2,3}, LI Gang^{1,2,3}

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

2. Key Laboratory of Shanghai Education Commission for Oceanic Fisheries Resources Exploitation,
Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

Abstract: The jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) is one of important economic cephalopods with statolith providing important ecological information. According to the statolith morphology of the squid caught in waters off Chile, Peru and Costa Rica from May, 2008 to Oct, 2009, the differences of statolith morphology and growth patterns were analyzed. It was found that the statolith morphological characteristics in different areas had statistically significant differences ($P < 0.05$). The length index and only the ventral dorsal dome angle (DDA) angle index had significant differences. The result of the principal component analysis was that total statolith length (TSL) was the most significant indicator of statolith morphology. The significant indicator of statolith angle was rostrum angle (RA) in waters off Chile and Peru, and rostrum lateral dome angle (RDA) in waters off Costa Rica. The growth of various parts was synchronized and allometric during the growth process, and the changing tendency of morphology was narrow body, long and narrow rostrum and large dorsal tallied with the characteristics of pelagic cephalopods statolith. Statolith growth consisted of two phases. According to the data of rostrum lateral dome length (RDL), there were marked differences in morphology between TSL smaller and larger than 1 600 μm . Based on the data of the angle, there were marked differences in RA between TSL smaller and larger than 2 000 μm in waters off Costa Rica, and 1 800 μm in waters off Peru, and there were marked differences in RA in waters off Chile. The angle increased later than the length of statolith, so TSL of 1 600 μm might be regarded as a valid indicator of changes in water layer.

Key words: *Dosidicus gigas*; statolith; morphology; the eastern Pacific Ocean

Corresponding author: CHEN Xin-jun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn