



海洋环境变化对北太平洋柔鱼个体生长的影响

王 岩¹, 陈新军^{1,2,3,4,5*}, 方 舟^{1,3,4,5}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237;
 3. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;
 4. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
 5. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306)

摘要: 海洋环境变化会对海洋生物个体大小及其生长产生影响, 特别是短生命周期的种类。为此根据2009—2012、2015—2016年8—10月采集的6091尾北太平洋柔鱼样本, 对其渔业生物学特征进行了研究, 并分析海洋环境因子对其个体生长的影响。结果显示, 雌雄个体生物学特征在不同海洋环境年均存在显著差异。柔鱼胴长与太平洋年代际涛动指数(Pacific decadal oscillation index, PDOI)呈滞后1年的正相关。PDO冷期厄尔尼诺年(2009年)柔鱼个体较同期拉尼娜年(2010和2011年)柔鱼个体大, 但超强厄尔尼诺年(2015年)柔鱼个体明显偏小。同时, 超强厄尔尼诺年(2015年)出现低SST和Chl. *a*浓度的现象, 不利于柔鱼生长, 并抑制性腺发育。而较高SST和Chl. *a*浓度为柔鱼提供良好的生存环境, 有利于性腺发育, 柔鱼个体相对较大。研究表明, 不同海洋环境年柔鱼生物学特征存在一定的差异, 同时PDO、厄尔尼诺/拉尼娜事件、SST和Chl. *a*浓度的综合作用是影响个体大小的主要因素。

关键词: 柔鱼; 海洋环境变化; 个体生长; 年间差异; 北太平洋

中图分类号: S 931

文献标志码: A

柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)是一种重要的大洋性经济头足类, 主要分布在世界各大洋的热带和亚热带海域^[1-3], 其资源量大, 是我国主要的远洋鱿鱼捕捞种类之一^[4-5]。作为一种短生命周期头足类, 柔鱼资源对如太平洋年代际涛动(Pacific decadal oscillation, PDO), 厄尔尼诺和拉尼娜事件(*El Niño/La Niña*)以及其他海洋环境变化极为敏感^[6-12]。已有研究表明, 厄尔尼诺现象伴随较低的海表面温度(sea surface temperature, SST)会减少柔鱼补充率, 进而影响柔鱼资源丰度, 而拉尼娜事

件则出现相反现象^[7]。同时南方涛动也会使得柔鱼渔场重心发生偏移^[8]。近年来, 大洋性鱿钓渔业发展迅速, 受到较高的国际关注度, 尤其是气候变化日益严重的当下, 柔鱼生活史对环境变化的响应研究变得尤为重要^[13-15]。目前已有的相关研究主要针对生物学特性分析, 仅发现年间差异并提出叶绿素等环境因子可能影响柔鱼生长的假设^[16]。因此, 为了解海洋环境变化对柔鱼个体生长的影响, 本研究根据北太平洋海域采集的柔鱼样本对其进行生物学特征分析, 通过不同海洋环

收稿日期: 2020-10-22 修回日期: 2020-11-30

资助项目: 国家自然科学基金(41876141); 上海市科技创新行动计划(10DZ1207500)

第一作者: 王岩(照片), 从事渔业资源研究, E-mail: 645521693@qq.com

通信作者: 陈新军, 从事渔业资源研究, E-mail: xjchen@shou.edu.cn



境年采集的样本，比较年间生长差异，分析海洋环境信息与柔鱼胴长变化、性成熟等生物学信息之间的相互关系，为全面了解北太平洋柔鱼的个体生长变化、基于环境变化的资源评估以及资源持续开发利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

采样时间为2009—2012年、2015—2016年8—10月，分别代表不同海洋环境的年份。采样基本信息如表1所示，共采样6091尾北太平洋柔鱼。采集后的柔鱼样本直接在鱿钓船上冷冻，随后通过运输船运回实验室进行生物学鉴定。

1.2 环境资料收集

PDO指数(PDO index, PDOI)是反映PDO强弱程度的指标，也是反映PDO相位的重要指标^[17-18]。PDOI值为正表示PDO暖期正相位，与此同时中太平洋海域海表温度较低，美国西海岸SST较高；

反之为PDO冷期负相位，表现为与PDO暖期相反的情况^[9, 17]，数据来自大气和海洋联合研究所(Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean)。厄尔尼诺和拉尼娜现象也是北太平洋海域主要气候事件之一，对北太平洋柔鱼生长有着很大影响^[8]。尼诺指数(Niño index, NI)是反映厄尔尼诺和拉尼娜事件强弱的指标。NI为正表示该阶段发生厄尔尼诺事件，反之为拉尼娜事件，NI数据来源于美国国家海洋和大气管理局(NOAA)(<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>)。

对北太平洋柔鱼主要索饵场(35°~50°N, 150°~175°E)海表面温度(SST)和叶绿素浓度(chlorophyll-a, Chl. a)进行了统计。数据来源于美国国家海洋和大气管理局(NOAA)(<https://oceancatch.pifsc.noaa.gov/erddap/griddap>)，空间分辨率 $0.05^{\circ}\times 0.05^{\circ}$ 。

1.3 研究方法

生物学测定 将北太平洋柔鱼在实验室解

表1 不同海洋环境年北太平洋柔鱼样本信息

Tab. 1 Information of *O. bartramii* samples in different marine environment years

年份 year	经度 longitude	纬度 latitude	月份 month	样本数/尾 samples	胴长范围/mm mantle length range	体质量范围/g body weight range
2009	159°59'~163°31'E	41°11'~44°27'N	8	465	178~400	179~2 082
			9	254	214~483	278~3 496
			10	229	222~402	309~1 876
2010	153°01'~158°35'E	39°03'~44°27'N	8	571	128~352	149~1 436
			9	496	165~381	149~1 633
			10	513	190~433	169~2 503
2011	150°21'~157°42'E	41°21'~43°21'N	8	156	203~382	226~1 624
			9	273	206~386	239~1 649
			10	161	212~377	271~1 724
2012	153°28'~156°37'E	42°01'~45°01'N	8	490	195~329	220~1 035
			9	229	197~380	202~1 648
			10	41	215~354	272~1 329
2015	150°04'~155°37'E	40°32'~43°28'N	8	280	162~338	108~1 195
			9	359	184~333	159~1 162
			10	115	162~352	128~1 243
2016	154°33'~158°45'E	31°30'~45°52'N	8	307	192~360	208~1 205
			9	817	124~548	236~4 566
			10	327	205~395	233~1 782

冻并立即进行生物学测定, 测定数据包括胴长(mantle length, ML)、体质量(body weight, BW), 性别和性腺成熟度。测量时, 使用皮尺测量胴长, 精确到1 mm, 使用电子秤称量体质量, 精确到1 g。性成熟度的划分根据 Lipiński等^[19]的方法, 根据性腺的特征变化划分为I~V共5期, 其中I和II为未成熟, III~V期为成熟个体。

数据分析 利用方差分析(ANOVA)不同海洋环境年不同月份胴长和体质量差异, 分析各个海洋环境年胴长和体质量组成。

采用频度分析法分析不同海洋环境年胴长和体质量分布, 同时分析雌雄间胴长和体质量的年份差异, 以及性腺成熟度组成差异, 组距分别为30 mm和200 g。

采用线性回归法分析不同海洋环境年雌雄个体的胴长-体质量的关系, 同时利用协方差分析(ANCOVA)不同海洋环境年胴长-体质量关系的差异, 为对不同海洋环境年汛期索饵场环境各月变化规律进行分析, 并与柔鱼生长进行关联讨论, 找出海洋环境因子对柔鱼个体生长的影响规律:

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

式中, W 为样本体质量(g); L 为样本胴长(mm); a 和 b 为参数。

所有统计分析采用Microsoft Excel和SPSS statistics 24软件进行, 图表编辑使用Origin 2019b和Microsoft Excel软件进行。

2 结果

2.1 胴长、体质量组成

2009年雌性个体胴长范围为178~483 mm, 优势胴长组为220~340 mm, 占整体样本85.2%; 2010年分别为182~402 mm、190~310 mm和91.1%; 2011年分别为208~386 mm、220~340 mm和88.8%; 2012年分别为182~402 mm、190~310 mm和89.8%; 2015年分别为162~352 mm、190~310 mm和93.9%; 2016年分别为124~548 mm、220~370 mm和94.9% (图1-a)。对应的优势体质量组分别为200~1 000 g(占比83.1%)、200~800 g(占比88.0%)、200~1 000 g(占比78.5%)、200~800 g(占比84.0%)、400~800 g(占比78.1%)和200~1 200 g(占比90.8%) (图1-b)。不同海洋环境年汛期(8—10月)雌性柔鱼胴长和体质量存在显著差异($P<0.05$), 2016年

雌性个体胴长和体质量最大, 2010和2015年雌性个体胴长和体质量均小于其他各个年份雌性个体。除2009年9—10月体质量变化外, 各海洋环境年雌性柔鱼8—10月胴长和体质量均逐渐增加, 平均胴长和体质量增幅各个海洋环境年均不同。2016年增幅最大, 月平均胴长增幅20.8~32.9 mm, 月平均体质量增幅99.0~277.1 g。2009年和2015年增幅最小, 月平均胴长增幅分别为1.3~16.1和8.6~16.1 mm, -42.9~166.9和43.2~50.7 g。

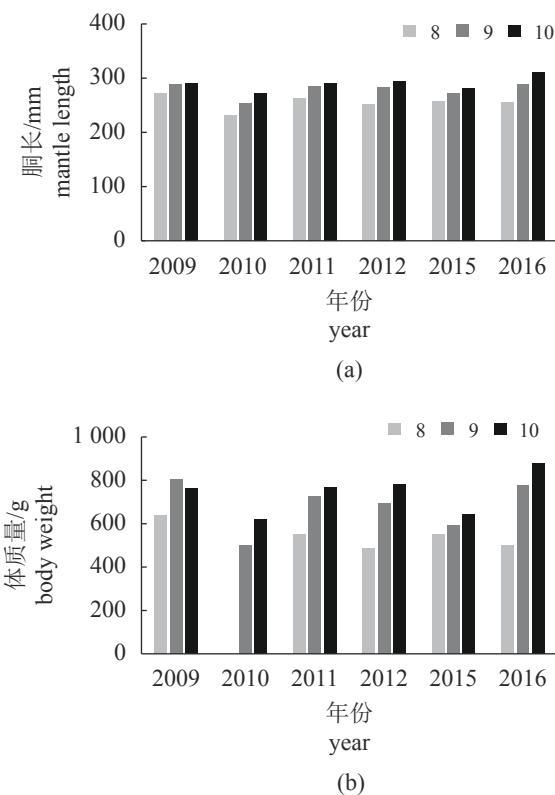


图1 不同海洋环境年雌性柔鱼8—10月
胴长(a)和体质量(b)组成

Fig. 1 Composition of mantle length (a) and body weight (b) for the female of *O. bartramii* from August to October in different marine environment years

不同海洋环境年雄性个体胴长和体质量也存在显著差异($P<0.05$)(图2)。其中2009年雄性个体优势胴长组为220~340 mm, 占总样本数的92.6%; 2010年分别为190~280 mm和85.4%; 2011年分别为220~310 mm和82.2%; 2012年分别为220~310 mm和83.4%; 2015年分别为190~310 mm和91.7%; 2016年分别为220~340 mm和93.7%。2009—2012年、2015—2016年雄性个体优势体质量组分别为400~1 000 g(占比78.9%)、200~800 g(占比93.6%)、200~800 g(占比79.2%)、200~800 g

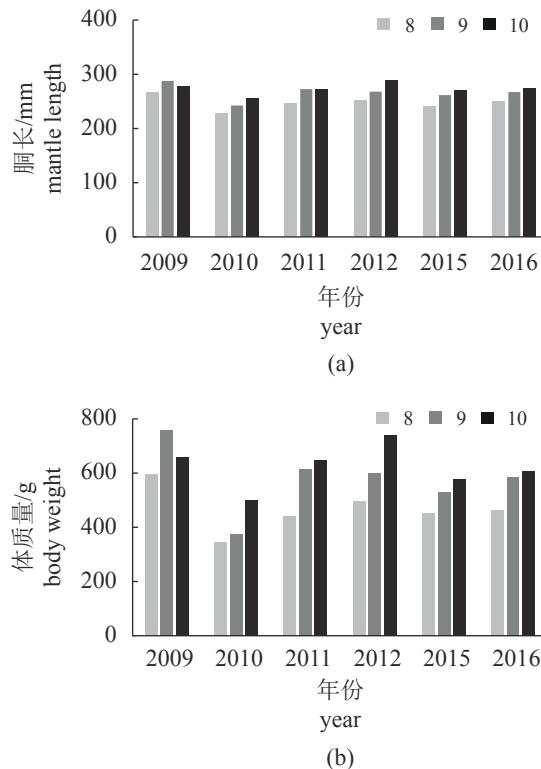


图2 不同海洋环境年雄性柔鱼8—10月
胴长(a)和体质量(b)组成

Fig. 2 Composition of mantle length (a) and body weight (b) for the male of *O. bartramii* from August to October in different marine environment years

(占比 86.2%)、200~800 g(占比 88.1%) 和 200~800 g(占比 88.5%)。2009 年雄性个体较其他年份大, 2010 年和 2015 年雄性个体胴长较小。除 2009 年雄性柔鱼外, 其他各海洋环境年雄性柔鱼胴长和体质量均逐渐增加, 其中 2016 年增幅最小, 月平均胴长增幅为 8.0~16.5 mm, 月平均体质量增幅为 20.4~124.5 g。2012 年增幅最大, 月平均胴长和体质量增幅分别为 16.3~21.8 mm 和 102.3~141.4 g。2009 年 8—9 月雄性柔鱼平均胴长和体质量增幅为 20.0 mm 和 162.8 g, 但在 9—10 月平均胴长和体质量增幅为负, 分别为 -9.5 mm 和 -100.0 g。

2.2 胴长-体质量关系

通过协方差分析发现, 各海洋环境年雌雄个体胴长-体质量关系均存在显著差异($P<0.05$), 根据 t 检验的结果显示, 所有海洋环境年样本均为异速生长($b\neq 3$), 其中 2009 年雄性个体、2012 年全部个体和 2016 年全部个体为正异速生长, 其余年份个体均为负异速生长(图 3, 图 4)。

2.3 性腺成熟度组成

在雌性个体中, 2010 年雌性个体最早出现Ⅱ期个体, 对应胴长为 200.0 mm(图 5)。2009、2011 和 2015 年均在 250.0 mm 胴长时出现性成熟个体, 而 2010 和 2016 年在 340.0 mm 胴长时出现性成熟个体, 2012 年未见雌性成熟个体。2009 年较大胴长组中低性腺成熟度的个体出现频率较大, 而 2010 年较小胴长组中高性腺成熟度个体出现频率较大。

雄性与雌雄个体性腺成熟度组成存在显著差异($P<0.05$)。各年间均有Ⅲ期及以上成熟个体存在(图 6), 除 2010 年外, 其他各年份雄性个体均在胴长 250.0~280.0 mm 时出现性成熟个体, 而 2010 年雄性首次出现性成熟个体时胴长为 206.0 mm。同 2009 年雌性个体, 2009 年雄性个体中较大胴长组中出现低性腺成熟度个体的频率最大。

2.4 海洋环境变化与胴长的关系

PDO、厄尔尼诺和拉尼娜事件是影响太平洋渔业资源的主要气候变化。2013—2014 年发生了一次 PDO 相位转变, 从冷相位转至暖相位(图 7)。同时在 2009—2016 年, 厄尔尼诺事件共发生 2 次, 分别为 2009 年 7 月—2010 年 3 月、2014 年 11 月—2016 年 5 月, 拉尼娜事件共发生 3 次, 分别为 2010 年 12 月—2011 年 5 月、2011 年 7 月—2012 年 3 月和 2016 年 8—12 月。分析发现, 雌性个体胴长与 PDOI 呈显著正相关($P<0.05$), 滞后时间为 1 年时, 二者相关性最大, 对应的相关系数为 0.514(图 8-a); 雄性个体胴长与 PDOI 相关性不显著, 但在某些年份, 二者存在滞后 1 年的相关性(图 8-b)。

由于作业海域主要分布在北太平洋柔鱼的索饵场($35^{\circ}\sim 50^{\circ}\text{N}$, $150^{\circ}\sim 175^{\circ}\text{E}$)范围内, 因此对索饵场海域汛期(7—10 月)的 SST 和 Chl. a 浓度进行统计分析。各海洋环境年 7—10 月 SST 变化趋势一致, 7 月的 SST 最低, 8 月和 9 月温度有所升高, 9—10 月开始下降(图 9-a)。各年月平均 SST 范围分别为 $14.6\sim 17.6^{\circ}\text{C}$ 、 $14.8\sim 17.8^{\circ}\text{C}$ 、 $14.5\sim 18.8^{\circ}\text{C}$ 、 $15.2\sim 19.2^{\circ}\text{C}$ 、 $14.3\sim 17.0^{\circ}\text{C}$ 和 $14.4\sim 18.6^{\circ}\text{C}$, 2015 年各月平均 SST 为全部样本年最低。厄尔尼诺事件(2009 和 2015 年)发生时, 索饵场 SST 较拉尼娜事件(2010、2011 和 2016 年)发生时低。索饵场 7—10 月 Chl. a 浓度变化各不相同(图 9-b),

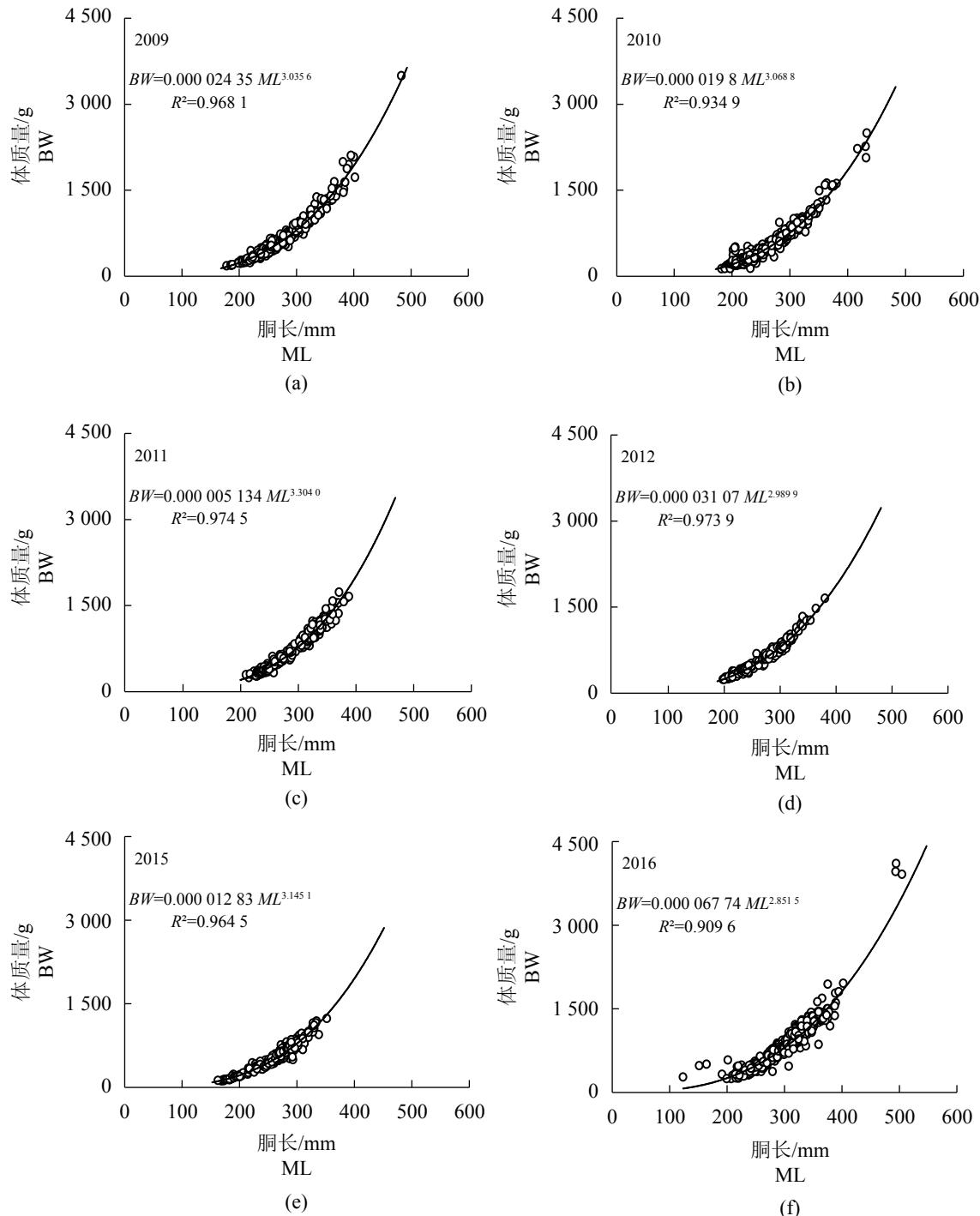


图3 北太平洋柔鱼雌性胴长和体质量关系

Fig. 3 Relationship between mantle length and body weight of female *O. bartramii*

2009、2011 和 2012 年呈逐渐上升趋势, Chl. *a* 浓度变化范围为 0.296~0.476、0.394~0.519 和 0.191~0.449 mg/m³。2010 年 7—9 月 Chl. *a* 浓度逐渐增大, 从 0.261 mg/m³ 增长到 0.568 mg/m³, 到 10 月降低为 0.521 mg/m³。2015 和 2016 年 Chl. *a* 浓度变化趋势一致, 呈先降低后增加的趋势, 其变化范围

分别为 0.347~0.474 和 0.289~0.525 mg/m³。

3 讨论

3.1 胴长和体质量组成

本研究对不同海洋环境年柔鱼的胴长和体质

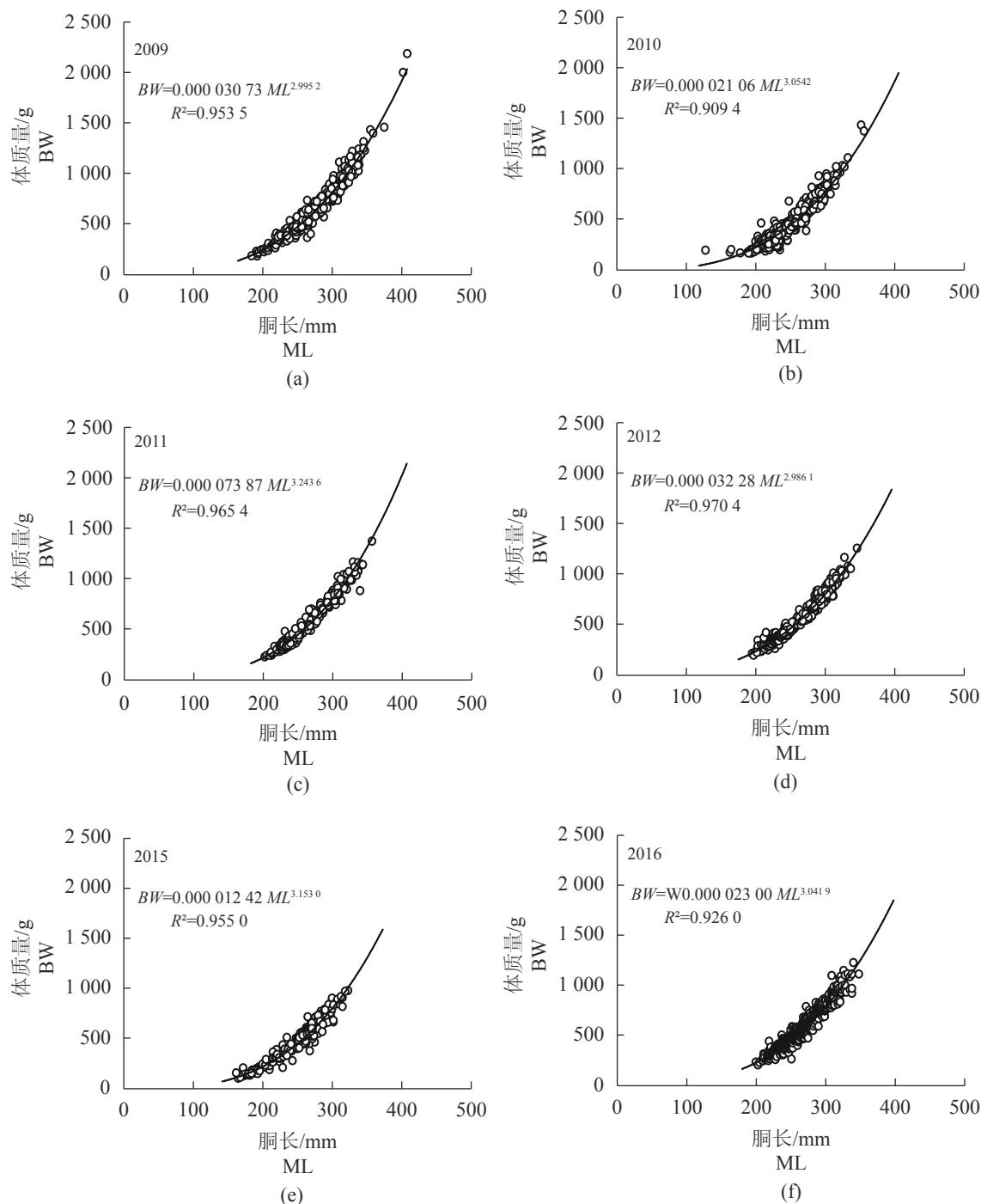


图4 北太平洋柔鱼雄性胴长和体质量的关系

Fig. 4 Relationship between mantle length and body weight of male *O. bartramii*

量组成进行了分析，发现不同海洋环境年间差异明显，各年间雌性个体的平均胴长均大于雄性个体，这与其他学者的研究结果一致^[16, 20-21]。杨铭霞等^[16]发现，2007年柔鱼胴长范围为200.0~440.0 mm，优势胴长组为240.0~310.0 mm；2009年胴长范围为160.0~430.0 mm，优势胴长组为220.0~

280.0 mm。这与本研究结果不完全相同，本研究发现，同为2009年柔鱼胴长范围为178.0~483.0 mm，优势胴长组为220.0~340.0 mm，对比发现两组柔鱼样本采样地点不同，这种现象可能是由于补充群体孵化时间不同和柔鱼生长环境差异而导致。2009年2月柔鱼产卵场(20°~30°N, 130°~170°E)

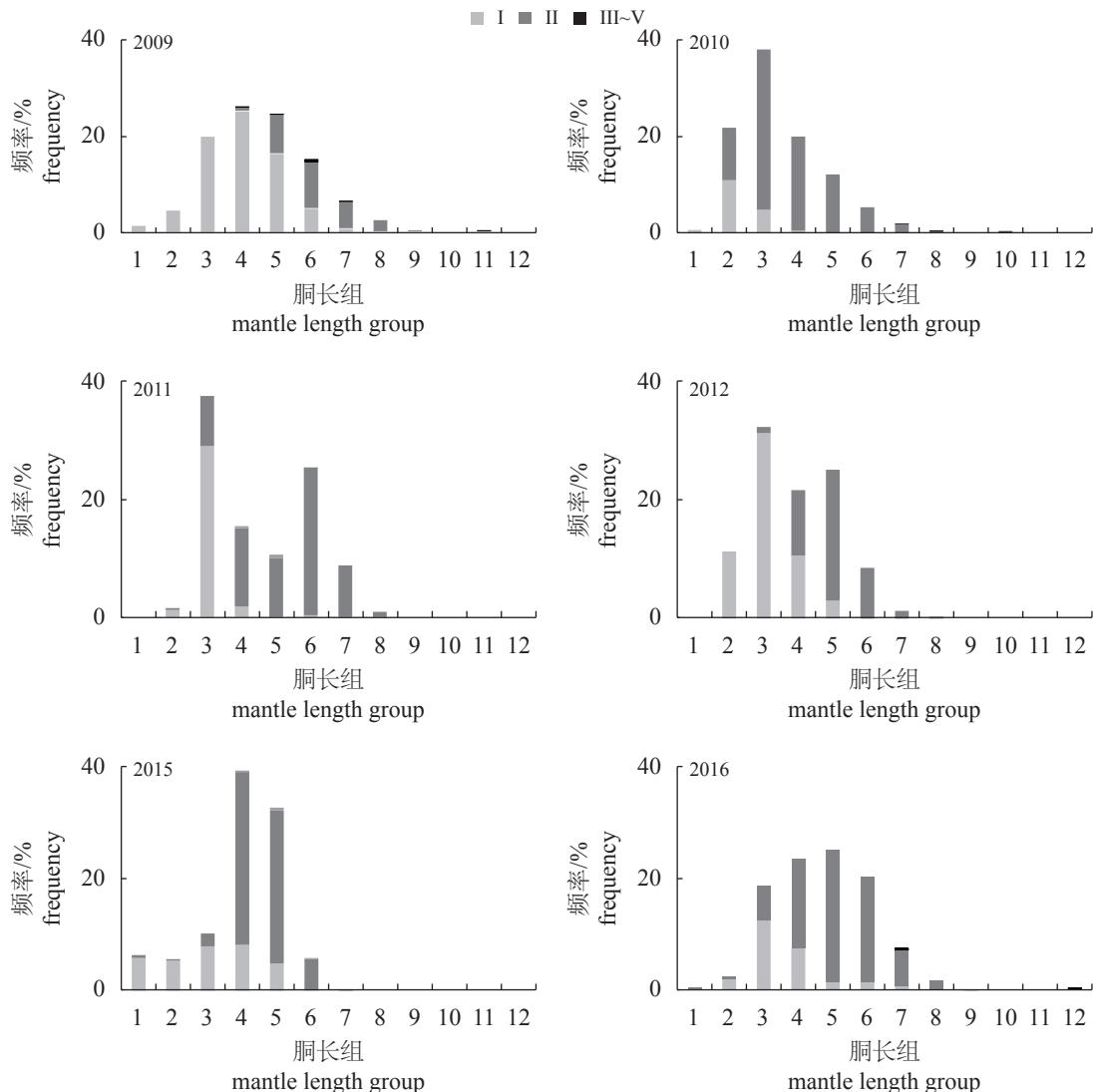


图 5 不同海洋环境年不同性腺发育程度雌性柔鱼(I期、II期、III~V期)的胴长频率分布

Fig. 5 Mantle length frequency distribution by different gonadal maturation (Stage I, II, III-V) of female *O. bartramii* in different marine environmental years

1. <190.0 mm, 2. 191.0~220.0 mm, 3. 221.0~250.0 mm, 4. 251.0~280.0 mm, 5. 281.0~310.0 mm, 6. 311.0~340.0 mm, 7. 341.0~370.0 mm, 8. 371.0~400.0 mm, 9. 401.0~430.0 mm, 10. 431.0~460.0 mm, 11. 461.0~490.0 mm, 12. >490.0 mm, the same below

发生黑潮弯曲，等温线向南偏移，柔鱼的生境发生改变，从而导致柔鱼个体大小上的差异^[22-23]，这也进一步验证了杨铭霞等^[16]的汛期出现L群和S群的观点。也有研究发现，不同海洋环境年北太平洋柔鱼优势胴长和体质量存在差异：1999年和2007年分别为190.0~360.0 mm和230.0~320.0 mm^[22-23]。这一结论与本研究结果相同，浮游动植物的分布受黑潮弯曲的影响，使得柔鱼索饵场饵料生物丰度发生变化，这直接对柔鱼的生长率及胴长和体质量组成造成影响^[22]。同时黑潮的变化可能会影响SST的变化，进而影响柔鱼等中上层

渔业资源补充量的变化和渔场的分布^[24]。

3.2 海洋环境变化对胴长和体质量的影响

短生命周期的头足类种群会受到大尺度气候变化和海洋环境变化的影响，致使栖息地、渔场重心、资源丰度和空间分布发生变化^[6, 25-27]。研究发现，PDOI与胴长存在滞后1年的相关性，余为^[28]认为，PDOI与CUPE之间存在滞后1年的相关性，说明PDO对柔鱼资源的影响存在滞后性，然而本研究采样年份的PDO滞后1年冷暖期保持不变，因此PDO滞后性对下述分析讨论不造成影响。本研究发现，PDO暖期拉尼娜年(2016年)柔

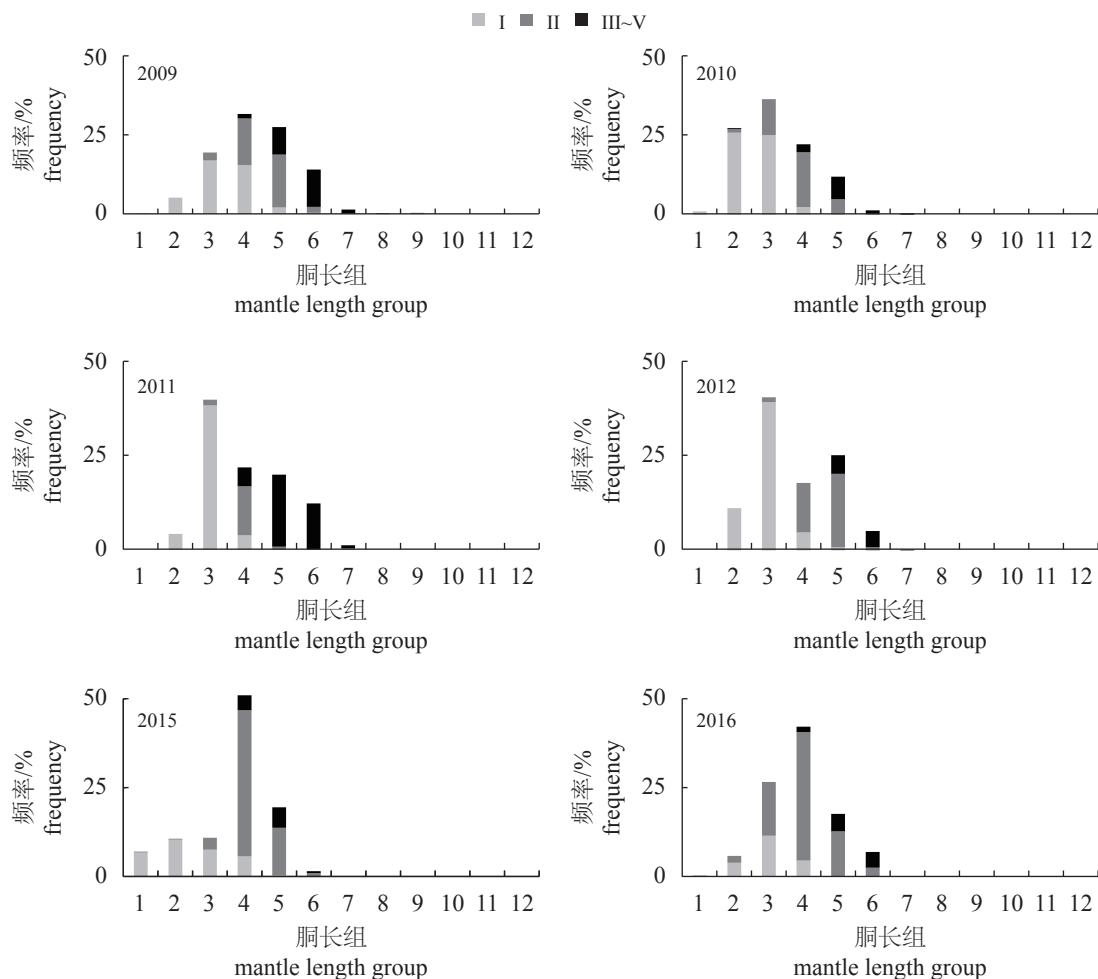


图 6 不同海洋环境年不同性腺发育程度雄性柔鱼(I期、II期、III~V期)的胴长频率分布

Fig. 6 Mantle length frequency distribution by different gonadal maturation (Stage I, II, III-V) of male *O. bartramii* in different marine environmental years

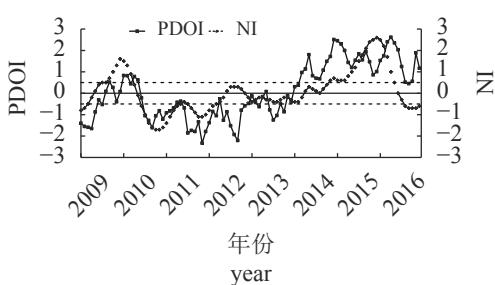


图 7 2009—2016 年月平均 PDOI 和 NI

Fig. 7 Monthly PDOI and NI in the fishing area from 2009 to 2016

鱼个体较 PDO 冷期拉尼娜年(2010 和 2011 年)略大, 说明 PDO 暖期的北太平洋柔鱼渔场更有利于柔鱼生长, 柔鱼生长速率变快, 渔获个体较大, 而 PDO 冷期可能会抑制柔鱼的生长, 使该年柔鱼个体较小。有研究发现, PDO 暖期渔场具有良好

的环境条件, 柔鱼产量增加; 反之 PDO 冷期渔场不利于柔鱼存活^[29]。这一结论与本研究相呼应, 说明柔鱼个体大小变化可能是影响柔鱼产量变化的原因之一。同为 PDO 冷期, 厄尔尼诺年(2009 年)柔鱼个体最大, 正常年份(2012 年)次之, 拉尼娜年份(2010 年和 2011 年)最小。东海太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)也发现类似结论, 即拉尼娜事件发生期间个体较小, 厄尔尼诺事件发生期间个体较大^[30]。这一结论与鸢乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)研究结果不同, 南海鸢乌贼个体大小呈现出拉尼娜年最大, 正常年份次之, 厄尔尼诺年最小^[31-33]。东海黑潮中层水主要来源于北太平洋中层水^[34], 同时赤道两侧自东向西的东太平洋水也进入东海^[35-36], 使得东海水域环境在一定程度上与北太平洋一致, 可能是导致这种差异的主要原因。

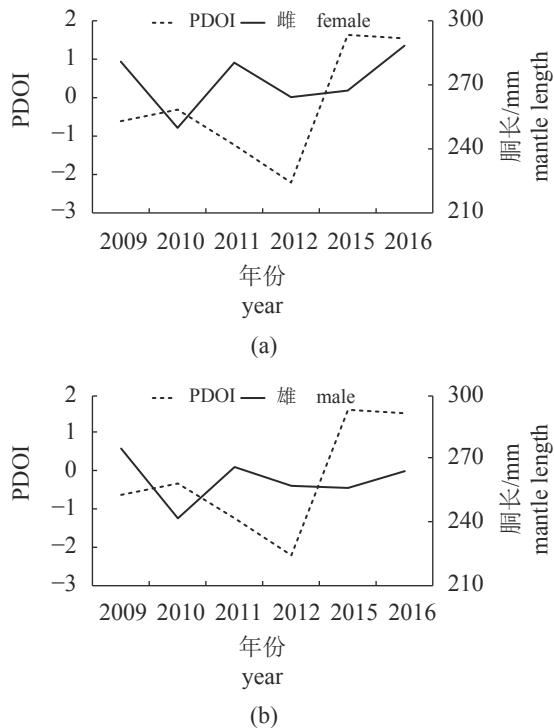


图 8 PDOI 与胴长的变化关系

Fig. 8 Relationship between PDOI and mantle length

然而, PDO 冷期厄尔尼诺年(2009 年)柔鱼个体大于 PDO 暖期厄尔尼诺年(2015 年), 这可能是柔鱼的适宜生存环境的限制。已有研究表明, SST 和 Chl. *a* 浓度可以分别表征柔鱼资源栖息地环境和饵料丰度^[11, 37-38]。已有学者发现, 柔鱼索饵场适宜的 SST 范围为 17~22 °C, Chl. *a* 适宜浓度为 0.2~0.5 mg/m³^[39], 并且随着月份推移, 适宜 SST 范围逐渐减小^[40-41]。2015 年索饵场 SST 较其他年份低, 使得柔鱼的生长受到温度限制, 生长速率减慢, 胴长和体质量相比其他年份小。与此同时, 索饵场低 SST 还会影响到柔鱼硬组织的生长^[2]。除温度外, 食物来源也是影响头足类生长的重要因素^[42-43]。2010 年索饵场 7 月 Chl. *a* 浓度较其他年份低, 而随后增加至适宜范围外, 较低和过高的 Chl. *a* 浓度可能是导致该年柔鱼个体较小的原因之一。即使 2015 年处于较为适宜的 Chl. *a* 浓度内, 但由于 SST 过低, 导致该年个体较小。综上所述, SST 和 Chl. *a* 浓度均对柔鱼个体有影响, 但需要进一步分析。

本研究发现, 不同海洋环境年生长关系差异明显。所有海洋环境年样本均为异速生长 ($b \neq 3$), 2009 年雄性个体、2012 年全部个体和 2016 年全部个体为正异速生长, 其余年份均为负异速

生长。宁欣等^[30]发现, 不同海洋环境年东海太平洋褶柔鱼的生长参数存在显著差异, 拉尼娜年生长速率快于厄尔尼诺和正常年份。然而单一的胴长-体质量关系不能很好地解释生长快慢, 后续需要依据年龄等生物学信息做进一步分析。

3.3 海洋环境变化对柔鱼性腺发育的影响

研究发现, 各年雌雄柔鱼性腺成熟度主要集中在Ⅱ期, 同一胴长组内雌性柔鱼性成熟个体比重较雄性少, 说明雌性柔鱼达到性成熟时体长较雄性大, 雌性柔鱼生长较雄性快。已有学者研究发现, 雄性柔鱼在较小胴长时达到性成熟, 是为完成与不同时期性成熟雌性柔鱼生殖交配这一繁殖策略^[44-45]。PDO 从冷相位转至暖相位的过程中, 雌雄柔鱼均出现性腺发育由慢到快, 再由快到慢的过程。PDO 冷期时, 厄尔尼诺年(2009 年)比拉尼娜年(2010 和 2011 年)性成熟晚, 相同胴长组下厄尔尼诺年Ⅱ期个体和Ⅲ期以上成熟个体占比其他两年少, 这一现象在 PDO 暖期也有发现。已有学者研究表明, 高环境温度会使同科的茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)出现性早熟的现象, 而低环境温度会延缓茎柔鱼性成熟^[46]。这与本研究结果一致, PDO 冷期时, 拉尼娜年(2010 和 2011 年)具有较高的 SST, 使得该时段柔鱼个体发生性早熟现象, 同样在 PDO 暖期, 较高 SST 的 2016 年(拉尼娜事件)柔鱼个体较 2015 年(厄尔尼诺事件)性成熟早。同时 Arkhipkin 等^[46]还发现, 生境中高 Chl. *a* 浓度会延缓茎柔鱼性腺发育, 低 Chl. *a* 浓度会加速茎柔鱼性腺发育, 然而这一结果与本研究不同。本研究表明, PDO 暖期时高 Chl. *a* 浓度的年份(2010 年、2011 和 2016 年)相对于低 Chl. *a* 浓度年份(2009 和 2015 年)柔鱼由有性早熟的现象。造成这种差异的可能原因是由于不同头足类对 Chl. *a* 浓度偏好范围不同, 综上所述, 过高和过低的 Chl. *a* 浓度都会对柔鱼的性成熟造成影响, 在适宜的 Chl. *a* 浓度范围内, 高 Chl. *a* 浓度会促进柔鱼性腺发育; 反之则会抑制性腺发育。

4 总结和展望

通过对不同海洋环境年北太平洋柔鱼的个体大小、性腺发育等生物学特性的研究, 分析了 PDO 和厄尔尼诺/拉尼娜事件发生年份海洋气候变化对柔鱼资源造成的影响, 探明了 PDO 冷期、拉

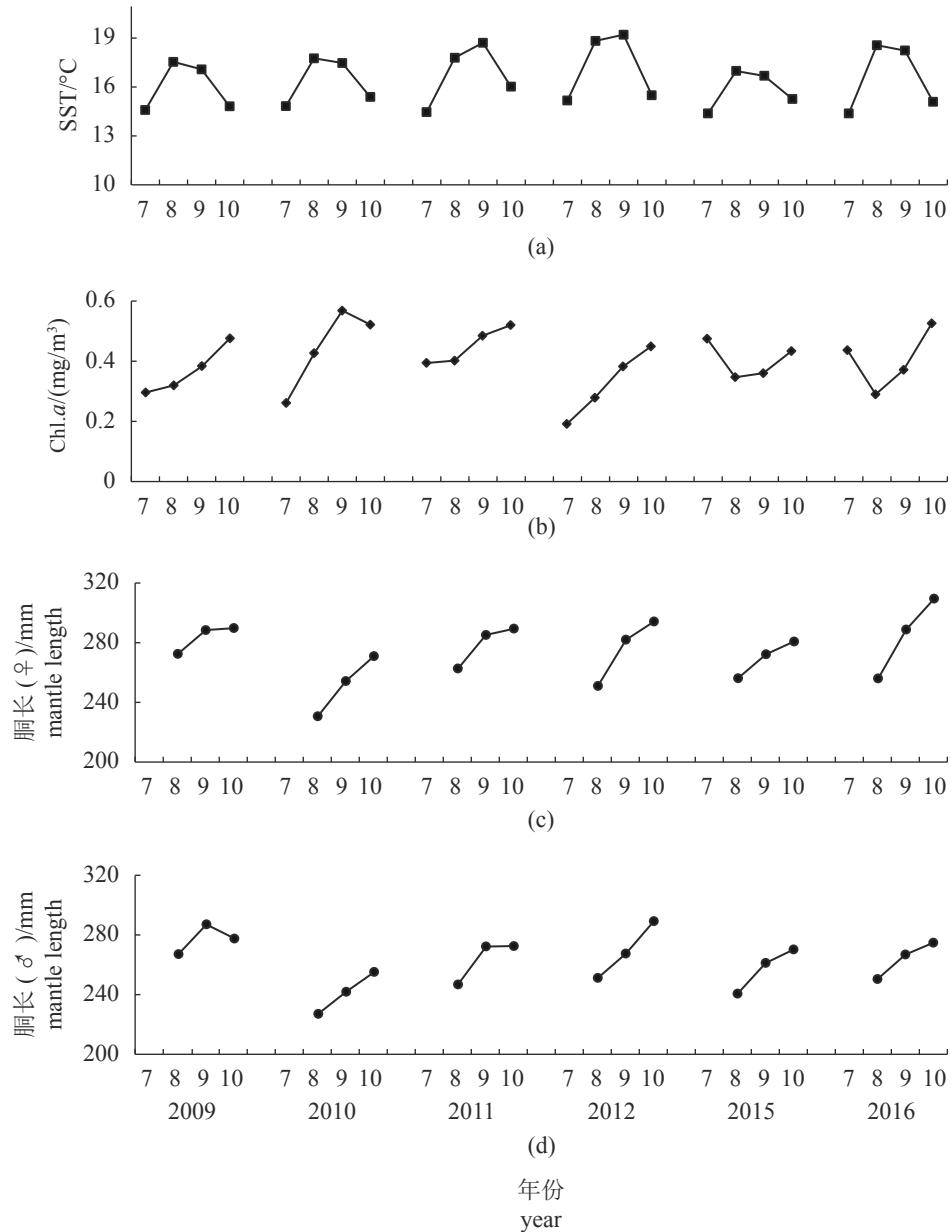


图9 不同海洋环境年7—10月平均SST(a)、Chl. a浓度(b)与汛期雌性柔鱼(c)、雄性柔鱼(d)胴长的关系

Fig. 9 Scheme of mantle length of females (c) and males (d) of *O. bartramii* with monthly SST (a) and Chl. a (b) from July to October

尼娜现象以及较低 SST 和 Chl. a 浓度会抑制柔鱼生长，导致个体偏小；而 PDO 暖期、厄尔尼诺现象以及较高 SST 和 Chl. a 浓度为柔鱼提供良好的生存环境，个体相对较大。今后需要借助耳石微化学等技术手段，通过推测洄游路线，更精准地找出柔鱼生活史各阶段经历的生境，深入开展气候变化对其个体生长、洄游路径等影响的研究。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 60-69.
Chen X J, Liu B L, Wang Y G. World Cephalopod[M]. Beijing: China Ocean Press, 2009: 60-69 (in Chinese).
- [2] 方舟, 陈新军, 瞿俊跃, 等. 北太平洋柔鱼角质颤形态及生长年间差异[J]. 上海海洋大学学报, 2020, 29(1): 109-120.
Fang Z, Chen X J, Qu J Y, et al. Annual variation of beak morphology and growth models for neon flying

- squid (*Ommastrephes bartramii*) in North Pacific Ocean[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2020, 29(1): 109-120 (in Chinese).
- [3] 解明阳, 陈新军. 西北太平洋柔鱼丰度的灰色灾变预测[J]. 海洋学报, 2020, 42(4): 40-46.
- Xie M Y, Chen X J. Grey catastrophe year prediction for the abundance of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific[J]. *Haiyang Xuebao*, 2020, 42(4): 40-46 (in Chinese).
- [4] 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: 152-153.
- Wang Y G, Chen X J. The resource and biology of economic oceanic squid in the world[M]. Beijing: China Ocean Press, 2005: 152-153 (in Chinese).
- [5] Chen X J, Liu B L, Chen Y. A review of the development of Chinese distant-water squid jigging fisheries[J]. *Fisheries Research*, 2008, 89(3): 211-221.
- [6] Chen X J, Zhao X H, Chen Y. Influence of *El Niño* or *La Niña* on the western winter-spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwestern Pacific Ocean[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2007, 64(6): 1152-1160.
- [7] Yu W, Chen X J, Chen Y, et al. Effects of environmental variations on the abundance of western winter-spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2015, 34(8): 43-51.
- [8] Yu W, Chen X J, Yi Q, et al. Impacts of climatic and marine environmental variations on the spatial distribution of *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific Ocean[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2016, 35(3): 108-116.
- [9] Yu W, Chen X J, Yi Q. Interannual and seasonal variability of winter-spring cohort of neon flying squid abundance in the Northwest Pacific Ocean during 1995-2011[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2016, 15(3): 480-488.
- [10] Vijai D, Sakai M, Wakabayashi T, et al. Effects of temperature on embryonic development and paralarval behavior of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 529: 145-158.
- [11] Nishikawa H, Igarashi H, Ishikawa Y, et al. Impact of paralarvae and juveniles feeding environment on the neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) winter-spring cohort stock[J]. *Fisheries Oceanography*, 2014, 23(4): 289-303.
- [12] Brunetti N E, Ivanovic M L, Aubone A, et al. Reproductive biology of red squid (*Ommastrephes bartramii*) in the southwest Atlantic[J]. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 2006, 18: 5-19.
- [13] 陈新军. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 321-330.
- Chen X J. Development status of world cephalopod fisheries and suggestions for squid jigging fishery in China[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(3): 321-330 (in Chinese).
- [14] 刘金立, 陈新军. 世界大洋性鱿钓渔业研究评述[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 331-343.
- Liu J L, Chen X J. Bibliometrics research of document on the theme of oceanic squid jigging fishery in the world[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(3): 331-343 (in Chinese).
- [15] 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.
- 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 (in Chinese).
- [16] 杨铭霞, 陈新军, 刘必林, 等. 西北太平洋柔鱼渔获群体组成及生长率的年间比较[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(5): 872-877.
- Yang M X, Chen X J, Liu B L, et al. Comparison of catch composition and growth rate for *Ommastrephes bartramii* between different years in the Northwest Pacific[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2012, 21(5): 872-877 (in Chinese).
- [17] Mantua N J, Hare S R. The pacific decadal oscillation[J]. *Journal of Oceanography*, 2002, 58(1): 35-44.
- [18] Zhang Y, Wallace J M, Battisti D S. ENSO-like Interdecadal Variability: 1900-93[J]. *Journal of Climate*, 1997, 10(5): 1004-1020.
- [19] Lipiński M R, Underhill L G. Sexual maturation in squid: quantum or continuum?[J]. *South African Journal of Marine Science*, 1995, 15(1): 207-223.
- [20] 黄洪亮, 郑元甲, 程家骅. 北太平洋海区柔鱼生物学特征研究[J]. *海洋渔业*, 2003, 25(3): 126-129, 135.

- Huang H L, Zheng Y J, Cheng J H. Study on the biological characteristics of *Ommastrephes bartrami* in the North Pacific[J]. *Marine Fisheries*, 2003, 25(3): 126-129, 135 (in Chinese).
- [21] 李建华, 陈新军, 刘必林, 等. 夏秋季西北太平洋柔鱼渔业生物学的初步研究[J]. 上海海洋大学学报, 2011, 20(6): 890-894.
- Li J H, Chen X J, Liu B L, et al. Biological characteristics of *Ommastrephes bartramii* in Northwest Pacific Ocean[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2011, 20(6): 890-894 (in Chinese).
- [22] 范江涛, 陈新军, 曹杰, 等. 西北太平洋柔鱼渔场变化与黑潮的关系[J]. 上海海洋大学学报, 2010, 19(3): 378-384.
- Fan J T, Chen X J, Cao J, et al. The variation of fishing ground of *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific concerning with Kuroshio current[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2010, 19(3): 378-384 (in Chinese).
- [23] 陈峰, 陈新军, 钱卫国, 等. 水温变动对2009年西北太平洋柔鱼产量下降的影响[J]. *广东海洋大学学报*, 2010, 30(1): 65-71.
- Chen F, Chen X J, Qian W G, et al. Influence of variability of temperature on decline of catch for *Ommastrephes bartramii* in the northwestern Pacific Ocean in 2009[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2010, 30(1): 65-71 (in Chinese).
- [24] Watanabe Y. Recruitment variability of small pelagic fish populations in the Kuroshio-Oyashio transition region of the western north Pacific[J]. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 2009, 41: 197-204.
- [25] Bower J R, Ichii T. The red flying squid (*Ommastrephes bartramii*): a review of recent research and the fishery in Japan[J]. *Fisheries Research*, 2005, 76(1): 39-55.
- [26] Yu W, Chen X J, Yi Q, et al. Spatio-temporal distributions and habitat hotspots of the winter-spring cohort of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in relation to oceanographic conditions in the Northwest Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2016, 175: 103-115.
- [27] Nishikawa H, Toyoda T, Masuda S, et al. Wind-induced stock variation of the neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) winter-spring cohort in the subtropical North Pacific Ocean[J]. *Fisheries Oceanography*, 2015, 24(3): 229-241.
- [28] 余为. 西北太平洋柔鱼冬春生群对气候与环境变化的响应机制研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
- Yu W. Response mechanism of winter-spring cohort of neon flying squid to the climatic and environmental variability in the Northwest Pacific Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016 (in Chinese).
- [29] Yu W, Chen X J, Chen C S, et al. Impacts of oceanographic factors on interannual variability of the winter-spring cohort of neon flying squid abundance in the Northwest Pacific Ocean[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2017, 36(10): 48-59.
- [30] 宁欣, 陆化杰, 刘凯, 等. 2018年春季拉尼娜发生期东海太平洋褶柔鱼的渔业生物学特性[J]. 水产学报, 2020, 44(10): 1676-1684.
- Ning X, Lu H J, Liu K, et al. Fisheries biological characteristics of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in spring in the La Niña a year of 2018 in the East China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(10): 1676-1684 (in Chinese).
- [31] 颜云榕, 冯波, 卢伙胜, 等. 南沙群岛北部海域鸢乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*)夏季渔业生物学研究[J]. *海洋与湖沼*, 2012, 43(6): 1177-1186.
- Yan Y R, Feng B, Lu H S, et al. Fishery biology of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in northern sea areas around NanSha Islands in summer[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(6): 1177-1186 (in Chinese).
- [32] 朱凯, 王雪辉, 杜飞雁, 等. 南海中南部鸢乌贼中型群与微型群形态指标的分析比较[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2019, 49(1): 43-54.
- Zhu K, Wang X H, Du F Y, et al. A study on morphological indicators variations and discrimination of medium and dwarf forms of purple flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the central and southern South China Sea[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2019, 49(1): 43-54 (in Chinese).
- [33] 陆化杰, 童玉和, 刘维, 等. 厄尔尼诺年春季中国南海中沙群岛海域鸢乌贼的渔业生物学特性[J]. 水产学报, 2018, 42(6): 912-921.
- Lu H J, Tong Y H, Liu W, et al. Fisheries biological characteristics of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the spring season in the El Nino year of 2016 in the Zhongsha Islands waters of South China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(6): 912-921 (in Chinese).

- [34] Mensah V, Jan S, Chang M H, et al. Intraseasonal to seasonal variability of the intermediate waters along the Kuroshio Path East of Taiwan[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2015, 120(8): 5473-5489.
- [35] 张启龙, 王凡, 赵卫红, 等. 舟山渔场及其邻近海域水团的季节特征[J]. *海洋学报*, 2007, 29(5): 1-9.
Zhang Q L, Wang F, Zhao W H, et al. Seasonal characteristics in the water masses in Zhoushan fishing ground and adjacent region[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2007, 29(5): 1-9 (in Chinese).
- [36] 林志坚, 王晓春, 吴琼. 东海黑潮及其上游硝酸盐输送年际变化的模拟研究[J]. *海洋预报*, 2020, 37(2): 60-72.
Lin Z J, Wang X C, Wu Q. Numerical study on the interannual variation of the nitrate transport by the Kuroshio in the East China Sea[J]. *Marine Forecasts*, 2020, 37(2): 60-72 (in Chinese).
- [37] Alabia I D, Saitoh S I, Mugo R, et al. Seasonal potential fishing ground prediction of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the western and central North Pacific[J]. *Fisheries Oceanography*, 2015, 24(2): 190-203.
- [38] Alabia I D, Saitoh S I, Mugo R, et al. Identifying pelagic habitat hotspots of neon flying squid in the temperate waters of the central North Pacific[J]. *PLoS One*, 2015, 10(11): e0142885.
- [39] Wang J T, Yu W, Chen X J, et al. Detection of potential fishing zones for neon flying squid based on remote-sensing data in the Northwest Pacific Ocean using an artificial neural network[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 2015, 36(13): 3317-3330.
- [40] 魏广恩, 陈新军. 基于产卵场和索饵场适宜性的西北太平洋柔鱼丰度预测[J]. *海洋学报*, 2020, 42(12): 14-25.
- [41] Wei G E, Chen X J. Forecasting Northwest Pacific Ocean neon flying squid abundance based on suitability of spawning and feeding grounds[J]. *Haiyang Xuebao*, 2020, 42(12): 14-25 (in Chinese).
- [42] 王韫沛, 陈新军, 余为. 西北太平洋柔鱼渔场重心变化及其与环境的关系[J]. *上海海洋大学学报*, 2020, 29(6): 899-909.
Wang Y P, Chen X J, Yu W. Variations of gravity centers of fishing ground for neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the northwest Pacific Ocean and its relation with marine environment[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2020, 29(6): 899-909 (in Chinese).
- [43] Jackson G D, Moltschanivskyj N A. The influence of ration level on growth and statolith increment width of the tropical squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae): an experimental approach[J]. *Marine Biology*, 2001, 138(4): 819-825.
- [44] Forsythe J W. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2004, 55(4): 331-339.
- [45] Pierce G J, Boyle P R, Hastie L C, et al. The life history of *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Scottish waters[J]. *Fisheries Research*, 1994, 21(1-2): 17-41.
- [46] 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.
- [47] 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): 1-10.

Effects of marine environment variation on the growth of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the north Pacific Ocean

WANG Yan¹, CHEN Xinjun^{1,2,3,4,5*}, FANG Zhou^{1,3,4,5}

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

2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes,

Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237;

3. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs,
Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries,
Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

Abstract: The neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) is a dominate economic species in the north Pacific Ocean. Marine environment variation has a profound impact on the marine organisms and their growth. As a short lifespan oceanic cephalopod, *O. bartramii* is highly susceptible to the climate change in different degrees, such as the Pacific Decadal Oscillation (PDO), *El Niño* and *La Niña*. Consequently, investigation on growth of *O. bartramii* affected by variable marine environment becomes an important and basic part for cephalopod research. Based on 6 091 samples of *O. bartramii* collected in fishing season (from August to October) from 2009 to 2012 and 2015 to 2016 in the north Pacific Ocean, the growth of *O. bartramii* was studied combined with the marine environmental factors in the present study. The results indicated that significant difference of fishery biological characteristics was found between different gender and marine environment years. Viewed from the difference of the dominated mantle length (ML) and body weight (BW) group, maximum values of both ML and BW occurred in 2016, while minimum values occurred in 2010 and 2015. The *b* values of ML-BW relationship in all sampling years were significantly different with 3, which showed allometric growth. The mature stage of both female and male squids concentrated in stage II, and the proportion of mature female squid was less than that of male squids. The maturation of ML of *O. bartramii* was positively correlated with the Pacific Decadal Oscillation index with one-year lag. Samples in *El Niño* years were greater than those in *La Niña* years, and individuals in *El Niño* year with very strong intensity were the smallest. The *El Niño* event with very strong intensity caused low sea surface temperature (SST) and low Chlorophyll *a* (Chl. *a*) concentration which was not beneficial to the growth and their gonad development of *O. bartramii*. Higher SST and Chl. *a* concentration provided favorable environment for *O. bartramii*, resulting in a greater body size and early maturation. The present study suggested that the growth and gonad development had significant difference among different marine environment years, and the synthetic actions of PDO, *El Niño/La Niña*, SST and Chl. *a* concentration were the dominate factors that affected the growth of *O. bartramii*.

Key words: *Ommastrephes bartramii*; marine environment variation; body growth; annual variation; the north Pacific Ocean

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

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (41876141); Innovation Programme of Science and Technology (10DZ1207500)