

文章编号: 1674-5566(2024)03-0715-13

DOI: 10.12024/jsou.20230604255

## 金乌贼生长与性腺发育特征及初次性成熟胴长估算

薛薇<sup>1</sup>, 徐海龙<sup>2,3,4</sup>, 郭荣佩<sup>1</sup>, 方舟<sup>1,5,6,7,8</sup>

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 天津农学院 水产学院, 天津 300384; 3. 天津农学院 天津市水产生态及养殖重点实验室, 天津 300384; 4. 天津农学院 水产生态与养殖国家级实验教学示范中心, 天津 300384; 5. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306; 6. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 7. 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306; 8. 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:** 金乌贼作为我国重要的头足类资源, 具有较高的经济价值和营养价值。本文基于2017—2021年当年9月到翌年3月在东海中部(123.0°E~127.5°E, 27.5°N~31.5°N)拖网调查采集的金乌贼样本, 分析其胴长和体质量组成、性腺发育以及初次性成熟胴长 $L_{50}$ 。结果显示, 金乌贼雌雄个体优势胴长组分别为81~120 mm、81~140 mm; 优势体质量组分别为41~280 g、41~200 g。金乌贼性腺发育低的个体生长快于性腺发育高的个体; 且雌性生长快于雄性。调查期间, 性腺随时间发育, 161 mm以上的胴长组中未有I期个体被发现。应用逻辑斯蒂方程和多项式胴长体质量模型估算 $L_{50}$ 结果: 雌性124.30和127.98 mm、雄性129.18和142.44 mm, 基于多项式胴长体质量方程估算的 $L_{50}$ 拟合效果更好。金乌贼存在明显的季节性生殖特征, 在采样时间内繁殖期为1—3月; 雌性在性成熟期间能量更多地从身体生长转变为性腺发育且生长模式的转变明显早于雄性; 为便于渔民捕捞且保证捕捞个体均已达到性成熟, 建议东海中部海域金乌贼最小开捕胴长应当大于142 mm。

**关键词:** 金乌贼; 初次性成熟胴长; 逻辑斯蒂方程; 多项式模型; 东海

**中图分类号:** S 917.4 **文献标志码:** A

头足类作为典型的短生命周期生物在性未成熟期迅速生长, 性腺发育成熟后进行产卵, 繁殖后即死亡。性成熟是头足类生命史的重要阶段, 对于了解资源生物学特征<sup>[1]</sup>、形态学特性<sup>[2]</sup>、群体划分<sup>[3]</sup>等具有重要意义。初次性成熟胴长( $L_{50}$ )通常作为表征头足类初次性成熟的重要指标, 量化发育阶段, 为确定最小可捕捞规格<sup>[4]</sup>、优化资源管理与利用<sup>[5]</sup>等提供了科学依据。目前关于初次性成熟胴长的估算已有诸多报道, 研究多采用逻辑斯蒂方程拟合性成熟比例与胴长的关系, 研究过程中性成熟的判定方法主要有两种: 一种是通过观察头足类性腺发育特征以确定性腺成熟度<sup>[6-8]</sup>, 该方法因其操作简单而被广泛使用; 另一种是通过计算性腺指数(Gonadosomatic

index, GSI)以表征性腺成熟度<sup>[9-10]</sup>。性腺指数虽然可以展现性成熟过程中能量在性腺和肌肉组织间的分配<sup>[11]</sup>, 但基于性腺指数的判断会出现较大的范围重叠误差, 因此不被推荐应用于头足类初次性成熟胴长估算<sup>[12]</sup>。FONTOURA等<sup>[13]</sup>认为性成熟过程中的能量分配及消耗形式会改变生物体的生长模式, 这种改变可通过多项式胴长体质量关系展现, 并可用于初次性成熟胴长( $L_{50}$ )估算<sup>[13-14]</sup>。不同类型的函数适用于不同的物种<sup>[13-15]</sup>。

金乌贼(*Sepia esculenta*)隶属于头足纲(Cephalopoda)乌贼目(Sepioidea)乌贼科(Sepiidae)乌贼属(*Sepia*), 主要分布于我国黄渤海、东海、南海、俄罗斯远东海域、日本北海道以

收稿日期: 2023-06-17 修回日期: 2023-10-30

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(42306117); 上海市科技创新行动计划(19DZ1207502); 农业农村部海外渔业开发重点实验室开放课题(LOF 2018-02)

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

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

南海域、朝鲜西南海域及菲律宾群岛海域<sup>[16-17]</sup>, 栖息于中下层水域, 主要摄食甲壳类和幼鱼<sup>[16]</sup>。有资料记载, 我国东海金乌贼会在冬季分别向黄海中部、舟山近海和对马海峡洄游<sup>[18]</sup>, 幼体在越冬期主要分布于70 m 水层<sup>[19]</sup>, 金乌贼繁殖期由北部黄海到南部东京湾逐渐提前<sup>[20]</sup>。20世纪70~80年代金乌贼资源量呈现严重衰退趋势<sup>[21-22]</sup>, 20世纪90年代政府为有效恢复资源, 开展增殖放流, 后期资源量逐渐恢复<sup>[23]</sup>, 成为优势经济头足类<sup>[24]</sup>。目前众多学者对黄、渤海水域的金乌贼在渔业生物学<sup>[21]</sup>、形态学<sup>[24]</sup>、繁殖策略<sup>[25]</sup>、空间分布和洄游迁徙<sup>[26]</sup>、增殖技术<sup>[23]</sup>等方面展开了研究。但对于东海金乌贼生长发育情况研究甚少、使用何种方法能更好估算初次性成熟胴长以及金乌贼的最小可捕规格的制定等尚未有研究。作为重要的经济物种, 了解金乌贼的胴长生长特征和初次性成熟胴长是可持续利用该资源的重要前提。本文利用2017—2021年当年9月到翌年3月在东海中部海域捕捞的金乌贼样品进行胴长生长分析, 分别基于性腺成熟度的逻辑斯蒂方程和生长模式变化的多项式胴长体质量模型进行初次性成熟胴长估算, 旨在丰富东海金乌贼的生物学信息, 提供最小可捕尺寸。

## 1 材料与方法

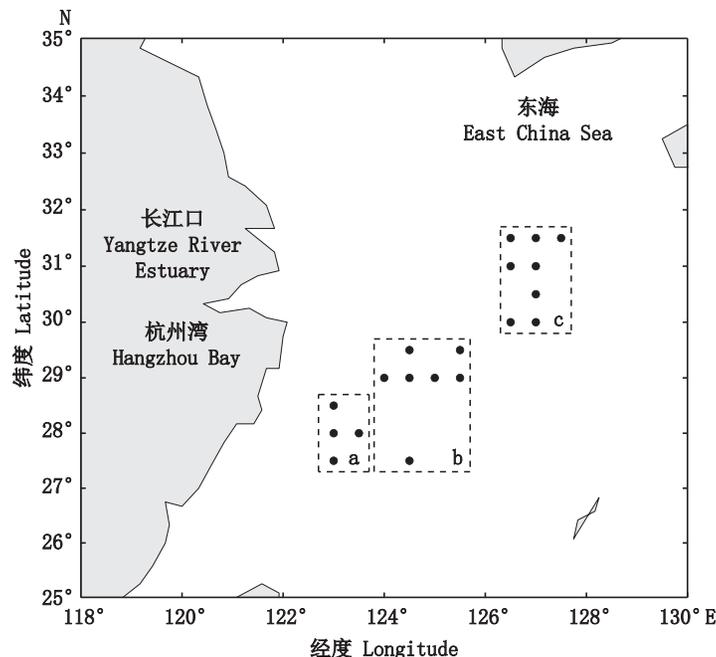
### 1.1 数据来源

金乌贼样本来源于拖网渔船“浙岭渔23860号”在东海中部海域(图1)捕捞作业期间获得的渔获物, 采样时间为2017—2021年当年9月到翌年3月, 采样信息见表1。不同区域和季节个体性成熟存在差异, 因此将采样点划分为3个区域(图1)。

随机采集样品经冷冻保存运回实验室, 常温条件下进行实验样品解冻, 参照《海洋调查规范—海洋生物调查》(GB/T12763.6—2007)对解冻后的样品开展生物学性状观测, 包括胴长(Mantle length, L)、体质量(Body mass, M)、性别(Fe/Ma)和性腺成熟度。使用皮尺测量样本胴长, 精确到0.1 cm; 电子秤称量体质量, 精确到1 g, 观察性腺成熟度并划分为6期<sup>[27]</sup>。

### 1.2 胴长和体质量组成

使用频度分析法<sup>[8]</sup>分性别对金乌贼胴长和体质量数据进行统计, 以确定优势组。组距分别为20 mm和40 g, 采用 $t$ 检验分析样本总体和年际内胴长、体质量的性别间差异, 方差分析年际间的胴长、体质量差异。



a区冬季、春季的性腺成熟群体较多; b区为过渡区域, 冬季、春季性成熟群体较多, 秋季未成熟群体较多; c区秋季的性腺未成熟群体较多。  
There are more gonadal mature population in winter and spring in area a; area b is a transitional area, with more mature population in winter and spring, and more immature population in autumn; there are more immature gonadal populations in autumn in area c.

图1 金乌贼采样站分布

Fig. 1 Sampling stations distribution of *S. esculenta* for 5 years

表 1 金乌贼样本信息  
Tab. 1 Sample information of *S. esculenta*

采样年份/季节 Sample year/Season	数量 Number/尾		采集海域 Acquisition sea area
	雌 Fe	雄 Ma	
2017.9—2018.3	134	115	
2018.9—2019.3	235	172	
2019.9—2020.3	228	154	
2020.9—2021.3	285	202	123.0°E~127.5°E
2021.9—2022.3	223	217	27.5°N~31.5°N
春季 Spring	130	94	
秋季 Autumn	569	431	
冬季 Winter	406	335	

### 1.3 性腺发育特征

观察性腺发育特征,将金乌贼性腺成熟度划分为 0、I、II、III、IV 和 V 共 6 期<sup>[27]</sup>,其中,0 期为肉眼无法区分性别, I 期为性腺未发育期, II~IV 期为性腺发育至成熟并产卵的阶段, V 期为排卵结束期。对金乌贼的性腺成熟度进行时间(月份)、空间(捕捞经纬度)的分布统计,绘制频率直方图,分析每月金乌贼性腺成熟度的年际间差异和胴长组间差异。采用单因素方差分析,比较雌、雄个体在各年际间的性腺成熟度。

### 1.4 胴长体质量关系

以幂函数模型分别对金乌贼样本总体、雌性、雄性和基于两种性成熟判定标准的雌、雄个体建立胴长与体质量关系,通过最小化损失函数进行参数估计<sup>[14]</sup>。采用  $F$  检验,分析金乌贼总体、雌性、雄性个体的胴长体质量关系在性别间和年际间的差异性。应用  $Z$  检验比较性别间、不同发育阶段间的生长差异。为更详细地揭示金乌贼发育过程中生长模式的转变特征,并为基于多项式胴长体质量关系估算初次性成熟胴长的模型参数初始赋值提供参考,采取 2 种数据处理方式研究不同发育阶段间的胴长与体质量关系差异,第 1 种是分别建立性腺发育 0~I 期和 II~V 期个体的胴长和体质量关系;第 2 种是分别建立性腺发育 0~II 期和 III~V 期个体的胴长和体质量关系。幂函数关系和损失函数分别为

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

$$L(y, \hat{y}) = \omega(\theta) \left( \frac{M_{\text{obs}} - M_{\text{pre}}}{M_{\text{pre}}} \right)^2 \quad (2)$$

式中:  $M$  为体质量, g;  $L$  为胴长, cm;  $a$  为生长条件因子;  $b$  为异速生长系数;  $L(y, \hat{y})$  为损失函数;

$\omega(\theta)$  为体质量测量值权重;  $M_{\text{obs}}$  为体质量测量值, g;  $M_{\text{pre}}$  为体质量预测值, g。

## 1.5 初次性成熟胴长 $L_{50}$ 的估算

### 1.5.1 基于性腺成熟度估算 $L_{50}$

头足类性腺从发育阶段 II 期开始便存在持续生长现象,以往研究<sup>[28]</sup>中关于头足类性成熟的判别标准因人而异。根据调查实践中观察到 II 期性腺未发育完成的现实,本研究中采取将性腺发育 0~II 期和 III~V 期分别判定为性未成熟和性成熟的标准,基于该标准对金乌贼雌、雄个体的性成熟进行判别。统计雌、雄样本各胴长组的性成熟比例和对应的胴长组中值<sup>[29]</sup>,应用逻辑斯蒂方程估算初次性成熟胴长。模型表达如下:

$$P_i = \frac{A}{1 + e^{-(c + dL_i)}} \quad (3)$$

$$L_{50} = -c/d \quad (4)$$

式中:  $P_i$ 、 $L_i$  为第  $i$  个胴长组的性成熟比例和相应的胴长组中值;  $A$  为性成熟比例渐近值;  $L_{50}$  为初次性成熟胴长;  $c$ 、 $d$  为待估计参数。

### 1.5.2 基于多项式胴长体质量关系估算 $L_{50}$

基于比例残差随胴长分布模式的变化,建立雌、雄个体的多项式胴长体质量关系模型<sup>[13]</sup>,对生长模式改变前后分别拟合胴长与体质量的幂函数关系,引入中断因子(0-1)作为两部分函数的控制开关,通过最小化损失函数进行参数估算。多项式胴长与体质量关系式为

$$M = (a_1 L^{b_1}) S_M + (a_2 L^{b_2})(1 - S_M) \quad (5)$$

$$S_M = \left[ 1 + e^{T_x(L - L_{50})} \right]^{-1} \quad (6)$$

式中:  $M$  为体质量, g;  $L$  为胴长, cm;  $a_1$ 、 $a_2$  分别为前后两段幂函数的生长条件因子;  $b_1$ 、 $b_2$  分别为前后两段幂函数的异速生长系数;  $S_M$  为中断因子;  $T_x$  为两段胴长体质量关系的转变速率;  $L_{50}$  为初次性成熟胴长。

运用 Microsoft Excel 软件、SPSS Statistics 25 软件和 R 4.2.2 软件完成制图和统计分析。

## 2 结果

### 2.1 胴长和体质量结构特征

共采集到金乌贼样本 1 965 尾,胴长和体质量分别为 41~190 mm 和 6~674 g,雌雄性比为 1.29:1。金乌贼雌、雄个体优势胴长组分别为 81~120 mm、81~140 mm(图 2a、2b),占样本总数百分

比分别为 79.82%~90.58%、83.48%~89.60%;雌、雄个体优势体质量组均为 41~280 g(图 2c、d),占样本总数百分比分别为 78.25%~91.79%和 75%~86.96%。其中,2020年雌、雄优势体质量集中在 0~160 g、0~200 g。 $t$  检验显示样本总体和各

年际的胴长、体质量均不存在性别间的显著性差异( $P>0.05$ ),方差分析显示胴长和体质量均存在年际间的极显著差异( $P<0.01$ ),其中 2020 年的金乌贼胴长和体质量明显小于其他年份(图 3)。

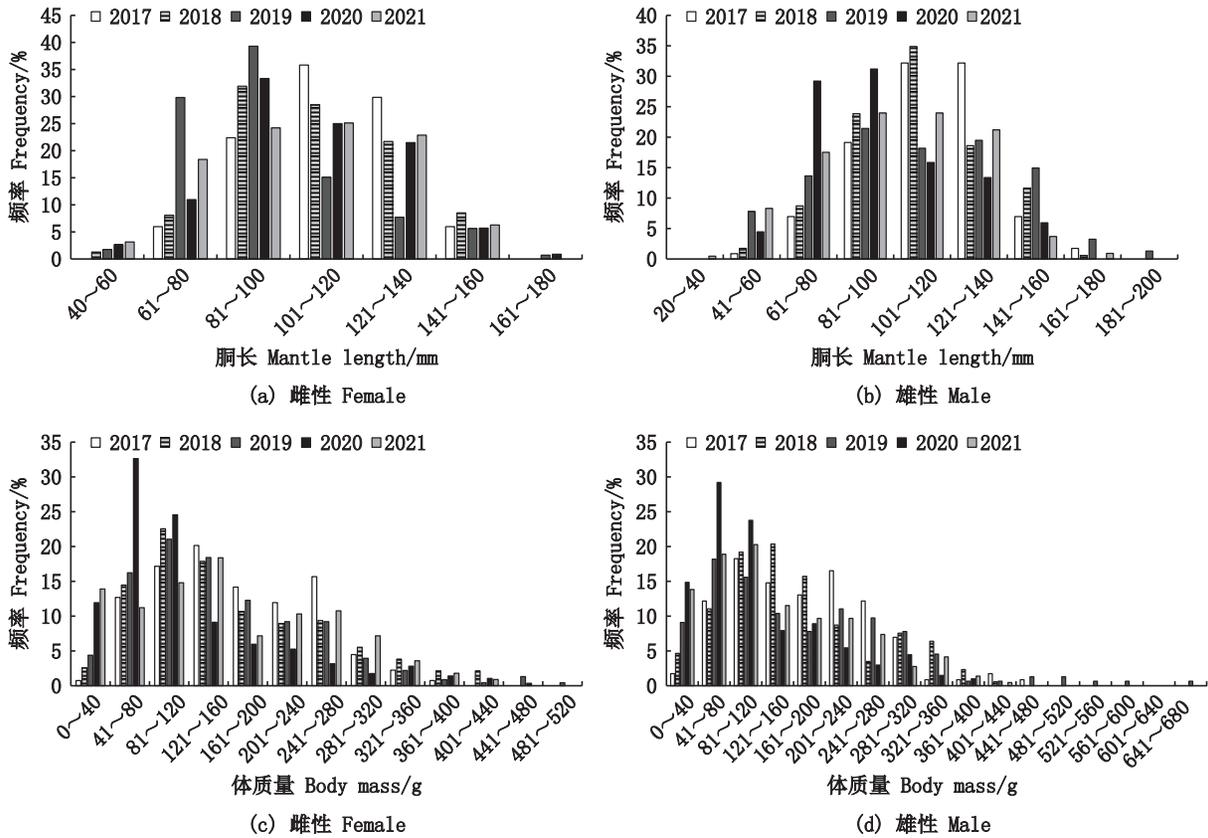


图 2 金乌贼胴长与体质量分布图

Fig. 2 Distribution of mantle length and body mass of *S. esculenta*

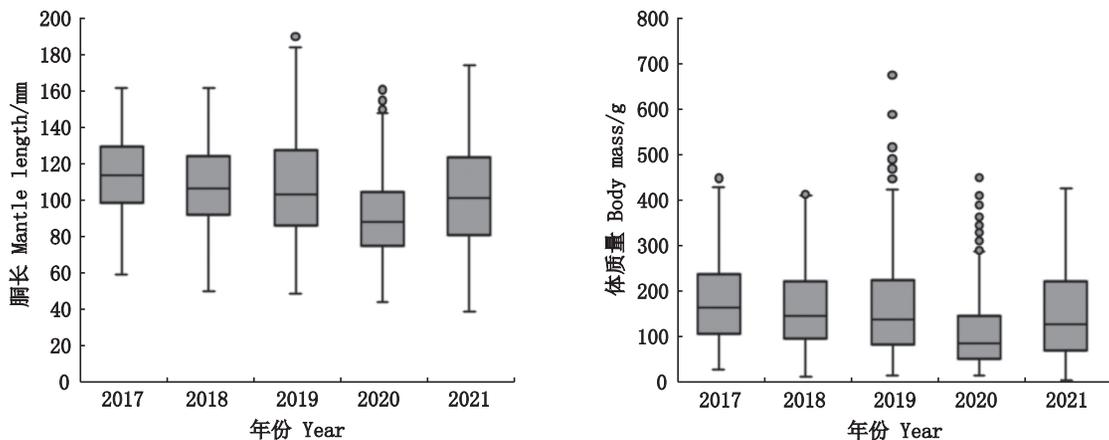


图 3 金乌贼胴长与体质量的箱型图

Fig. 3 Box-plot of mantle length and body mass of *S. esculenta*

## 2.2 性腺发育

### 2.2.1 性腺发育特征

金乌贼性腺成熟度分析表明,9—11月以性

腺发育 I 期和 II 期个体为主,III~V 期个体主要出现在 1—3 月,12 月为转变期(图 4)。性腺成熟度组成在年间存在不同,其中,2019 年雌性较其

他年份更早成熟,且在10月其性腺Ⅳ期个体已占41.51%;2021年次之,且在11月其性腺Ⅳ期个体占27.27%;而2017年的雌性个体性腺发育最晚,2017年12月,I期和Ⅱ期个体占比达到96.43%,至2018年1—3月,该比例仍为50.00%~58.82%(图4a)。雄性于2018、2019年10月和2017、2020年11月均出现了较多数量的性腺成熟度较高的

个体,在5年间,12月的性腺成熟度呈现年间逐渐趋晚,且1—3月性腺发育度较高的个体数量占比少于同时间的雌性(图4b)。单因素方差分析可知,雌性个体的性腺成熟度在2017年和其余4年存在极显著性差异( $P < 0.01$ ),雄性在2020年和其余4年存在极显著性差异( $P < 0.01$ )。

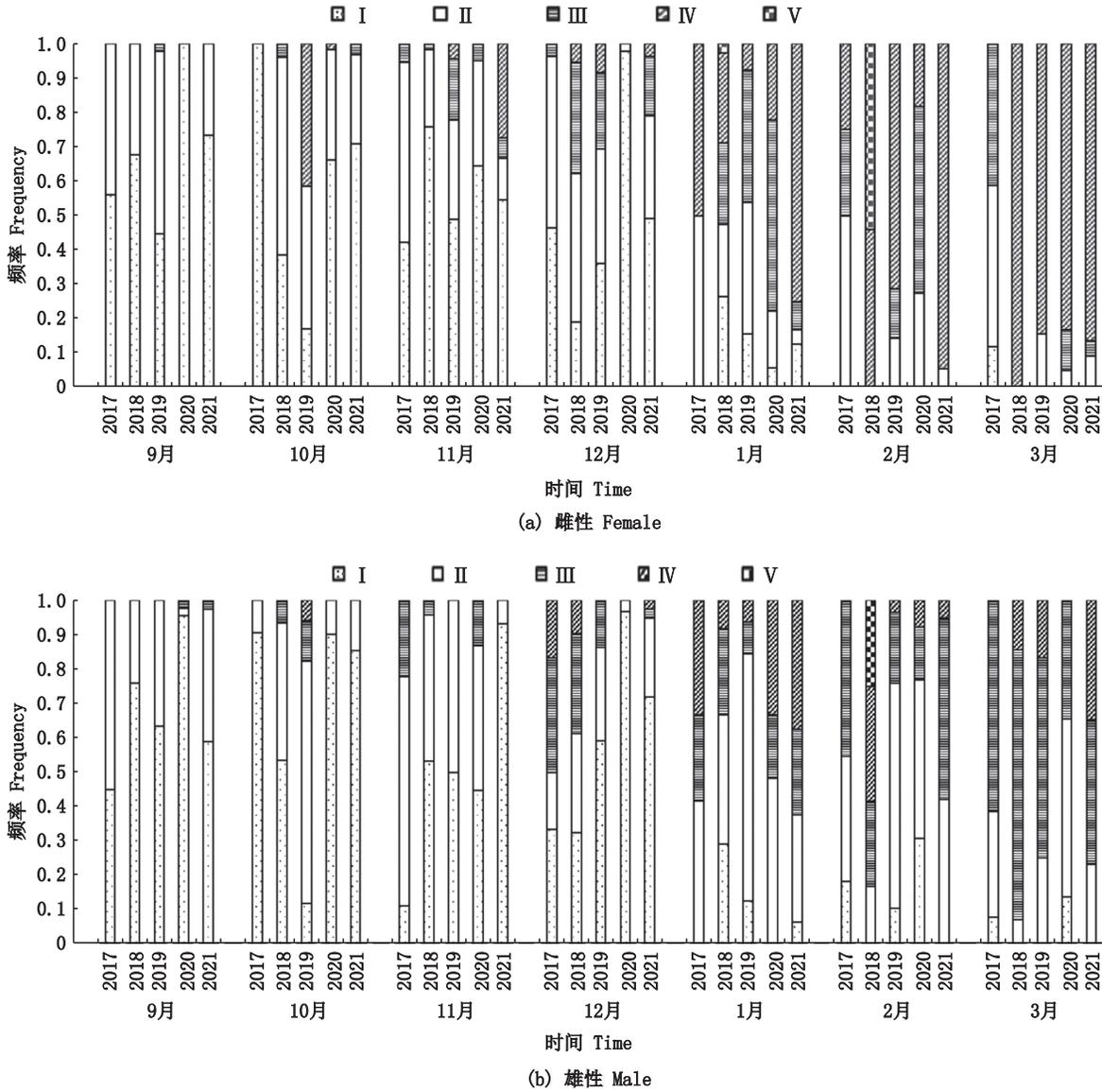


图4 金乌贼性腺发育的时间特征  
Fig. 4 Temporal characteristics of gonadal development in *S. esculenta*

2.2.2 性腺发育与胴长关系

对每月金乌贼性腺成熟度进行胴长组间分析(图5),月间优势胴长组显示9—12月为81~120 mm,1月为101~120 mm,2月为121~160 mm,3月为61~80 mm和121~160 mm。此外,161 mm以上的胴长组中未有I期个体被发现。雌、雄个

体在9—12月均主要为I、Ⅱ期,雌性个体在1—3月主要为Ⅳ期,雄性个体在1—2月主要为Ⅱ期、在3月主要为Ⅲ期。9—11月,雌性在较小的胴长组范围存在性腺成熟度较高的个体,且数量占比大于同月份雄性的数量占比;1—3月,性腺成熟度较高的个体占比雌性远大于雄性。

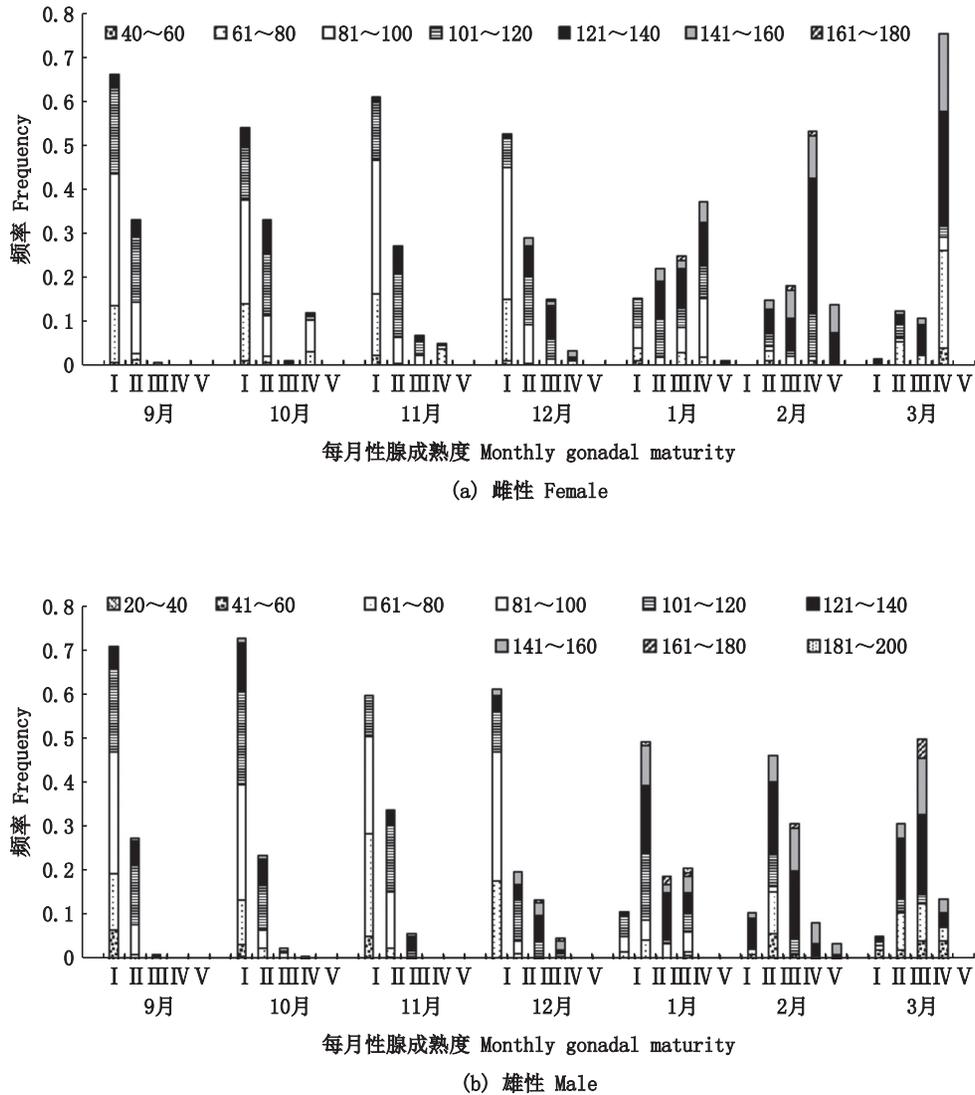


图5 金乌贼性腺发育的胴长特征

Fig. 5 Mantle length characteristics of gonadal development of *S. esculenta*

### 2.3 胴长-体质量关系

$F$ 检验表明,金乌贼总体胴长-体质量关系在性别间存在极显著性差异( $P < 0.01$ ),在2018、2020和2021年中,胴长-体质量关系在性别间差异极显著( $P < 0.01$ ),2017和2019年中不存在显著性差异( $P > 0.05$ )。本文分别对5年不区分发育阶段的总体、雌、雄个体进行幂函数关系拟合(表2)。

对两种划分方式下的金乌贼雌、雄个体的胴长体质量关系研究结果见表2。在两种划分方式下,雌性的 $a$ 值均表现为性腺发育等级较低个体大于性腺发育等级较高个体, $b$ 值恰好相反;雄性的 $a$ 、 $b$ 值在性腺发育等级较低个体几乎等于较高个体。在同一划分阶段,雌性 $a$ 值小于雄性,雌性 $b$ 值大于雄性。各阶段 $b$ 值均小于3(负异速生长),决定系数 $R^2$ 均大于0.9。 $Z$ 检验表明,不区分阶段

的金乌贼雌、雄个体间生长差异显著( $P < 0.05$ );两种划分方式下雌性个体均差异极显著( $P < 0.01$ );雄性个体在性腺发育0~I期和II~V期个体间差异不显著( $P > 0.05$ ),雄性个体在性腺发育0~II期和III~V期个体间差异极显著( $P < 0.01$ ),见表2。

### 2.4 初次性成熟胴长

以性腺发育0~II期和III~V期分别判定为性未成熟和性成熟的标准,基于逻辑斯蒂方程估算雌、雄个体初次性成熟胴长( $L_{50}$ );采用多项式胴长体质量关系模型估算雌、雄个体 $L_{50}$ (表3)。两种估算结果有所不同,基于多项式胴长体质量方程估算的初次性成熟胴长值较大, $R^2$ 更大(均大于0.90),拟合效果更好;两种方法下,雌性的估算结果差异不大,雄性的估算结果差异较大;两种估算结果均为雄性大于雌性。

表2 金乌贼胴长体质量幂函数关系  
Tab. 2 Parameters of power function relationship between mantle length and body mass of *S. esculenta*

样本 Sample	类型 Types	参数 Parameter			Z
		a	b	R <sup>2</sup>	
总体 Total	不区分性别	0.000 4	2.739 6	0.932 3	2.37**
	雌性	0.000 3	2.813 1	0.928 6	
	雄性	0.000 5	2.671 5	0.945 4	
雌性 Female	0~I期	0.000 5	2.685 0	0.906 9	3.15***
	II~V期	0.000 2	2.863 2	0.909 9	
雄性 Male	0~I期	0.000 6	2.635 3	0.928 6	0.11
	II~V期	0.000 7	2.628 4	0.931 9	
雌性 Female	0~II期	0.000 4	2.731 9	0.920 5	3.26***
	III~V期	0.000 2	2.928 4	0.907 7	
雄性 Male	0~II期	0.000 6	2.632 7	0.942 4	2.61***
	III~V期	0.000 3	2.794 5	0.915 7	

注:“-”表示未进行差异性检验;“\*\*”表示差异性检验显著,“\*\*\*”表示差异性检验极显著。

Notes:“-” indicates that no difference test has been conducted; “\*\*” indicates significant difference in test, “\*\*\*” indicates extremely significant difference in test.

表3 基于3种方法估算金乌贼的初次性成熟胴长  
Tab. 3 Estimating the first sexual maturity mantle length of *S. esculenta* based on three methods

估算方法 Estimation method	雌性 Female		雄性 Male	
	L <sub>50</sub> /mm	R <sup>2</sup>	L <sub>50</sub> /mm	R <sup>2</sup>
逻辑斯蒂方程 Logistic equation	124.30	0.78	129.18	0.75
两段式胴长体质量方程 Two-stage L-M equation	127.98	0.93	142.44	0.95

### 3 讨论

#### 3.1 性腺发育

本研究中金乌贼存在明显的季节性生殖特征。BEASLEY等<sup>[1]</sup>认为物种明显的季节性生殖特征与其繁殖策略相关,温带海域的生物更容易呈现季节性模式,与本文结论一致。本研究中,金乌贼性腺发育等级较高个体多出现在冬、春季,且多集中于近岸;性腺发育等级较低个体多出现在秋季。以进入IV~V期的个体定义为繁殖期个体,本研究中金乌贼的繁殖期为1—3月。众多学者研究表明,一年生金乌贼的繁殖期由北到南逐渐提前:在黄海<sup>[20]</sup>为6—7月,在朝鲜西海岸<sup>[30]</sup>为5—6月,在日本三河湾<sup>[31]</sup>、朝鲜南海岸<sup>[30]</sup>为4—5月,在日本东京湾<sup>[32]</sup>为3—6月。可见,金乌贼在不同海域的繁殖期不同,且纬度越低繁殖

期越早,本文所得金乌贼的繁殖期与该结论一致。2019年雌性较其他年份更早成熟,2017年雌性成熟则最晚。这可能与此海域存在多个产卵群体有关<sup>[33]</sup>,也可能随着环境变化其生活习性、繁殖策略也发生了变化<sup>[34]</sup>。雌雄个体分别在2017年、2020年与其余4年存在极显著差异,这可能与不同性别的繁殖策略差异有关<sup>[35]</sup>。

根据经纬度信息将捕捞海域划分为a、b、c等3个海区(图1),发现在相同胴长组下,离岸较近的a海区金乌贼雌雄个体的性成熟较另外两海区早;在同一海区中,性成熟个体比例随着胴长的增加而增加,且雌性的趋势更强(图6),这与繁殖期乌贼(*Sepia officinalis*)栖息于近岸的研究结果一致<sup>[36]</sup>。性腺发育优势胴长特征显示,随时间(9月—翌年3月)推移,金乌贼优势胴长组逐渐增加,但在3月出现性成熟小个体优势胴长组,雌性尤为明显。这可能是由于外界影响而表现出的新的繁殖策略,体型较小即性成熟可以节省能量消耗,同时可以加速下一代的繁殖。巴塔哥尼亚枪乌贼(*Doryteuthis gahi*)<sup>[37]</sup>和剑尖枪乌贼(*Uroteuthis edulis*)<sup>[38]</sup>雄性个体均已被证明因受栖息环境影响而表现出不同的大小形态,本文金乌贼是否由于环境变化、繁殖策略等而使得其出现大、小型群个体值得进一步探究。

#### 3.2 胴长-体质量关系

胴长-体质量频率分布直方图结果表明,雌、雄个体的优势胴长在年间存在差异,这可能是由于渔获物由多个产卵群体组成<sup>[33]</sup>、年间环境差异<sup>[39]</sup>等导致;也可能是为减少种内捕食竞争,而采取一种分散分布的生活史策略<sup>[40]</sup>。本文金乌贼样本性别间不存在显著性差异,而年间差异性显著,这可能是由于金乌贼两性间胴长的均值相近,而不同年间胴长组成差异较大导致。

胴长-体质量关系是分析资源生物生长规律的重要环节,同一物种存在多个生长节点<sup>[41]</sup>,若忽略这些拐点将会导致斜率被高估或者低估<sup>[42]</sup>。本文金乌贼胴长-体质量幂函数关系结果中,a、b值在雌性的不同生长阶段存在差异,而在雄性各生长阶段几乎相等,这可能由于雌性在繁殖前后的生长模式、能量分配不同以及性别差异所致。虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)<sup>[43]</sup>雌、雄个体的生长模式存在差别,随着雌性个体逐渐成熟,其生长侧重方向逐渐由胴长转变为性腺;金乌贼的能量分

配在孵化后的一个月内存量优先用于器官发育,一个月后能量主要用于个体生长<sup>[44]</sup>;粉红乌贼(*Sepia orbignyana*)和雅乌贼(*Sepia elegans*)<sup>[45]</sup>在相同胴长下雌性较雄性拥有更大的胴宽和腕长,从而体质量也较大。性别间对比发现,同一阶段的雌性的 $a$ 值较雄性小, $b$ 值相反,表明同一阶段雄性的肥满度大于雌性;雌性生长快于雄性。以往研究中,乌贼<sup>[46]</sup>胴长体质量关系中雄性 $a$ 值较大;黄海金乌贼<sup>[19]</sup>、嵊泗海域曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)<sup>[47]</sup>、英吉利海峡乌贼(*S. officinalis*)<sup>[48]</sup>均为雌性 $b$ 值大于雄性,可见,乌贼类在成熟前体型需要更快地长大,并且由于卵子

发育期能量需求更高,因此雌性在成熟后比雄性体质量增加更多。本文5年的金乌贼样本均为负异速生长,与其他研究结果<sup>[49-50]</sup>一致,这可能与采样时间及生长阶段的划分有关。在不同划分标准下,雌性个体均为差异极显著,雄性个体仅以Ⅲ期为性成熟标准时差异极显著,这表明雌性个体的生长在性腺开始发育(Ⅱ期)时便开始转变,雄性个体生长到性腺发育较为成熟时(Ⅲ期)才开始转变。可见,较单相生长模式而言,多相生长模式允许生物在不同的生长阶段发生变化,更贴合生物生长变化的现实。

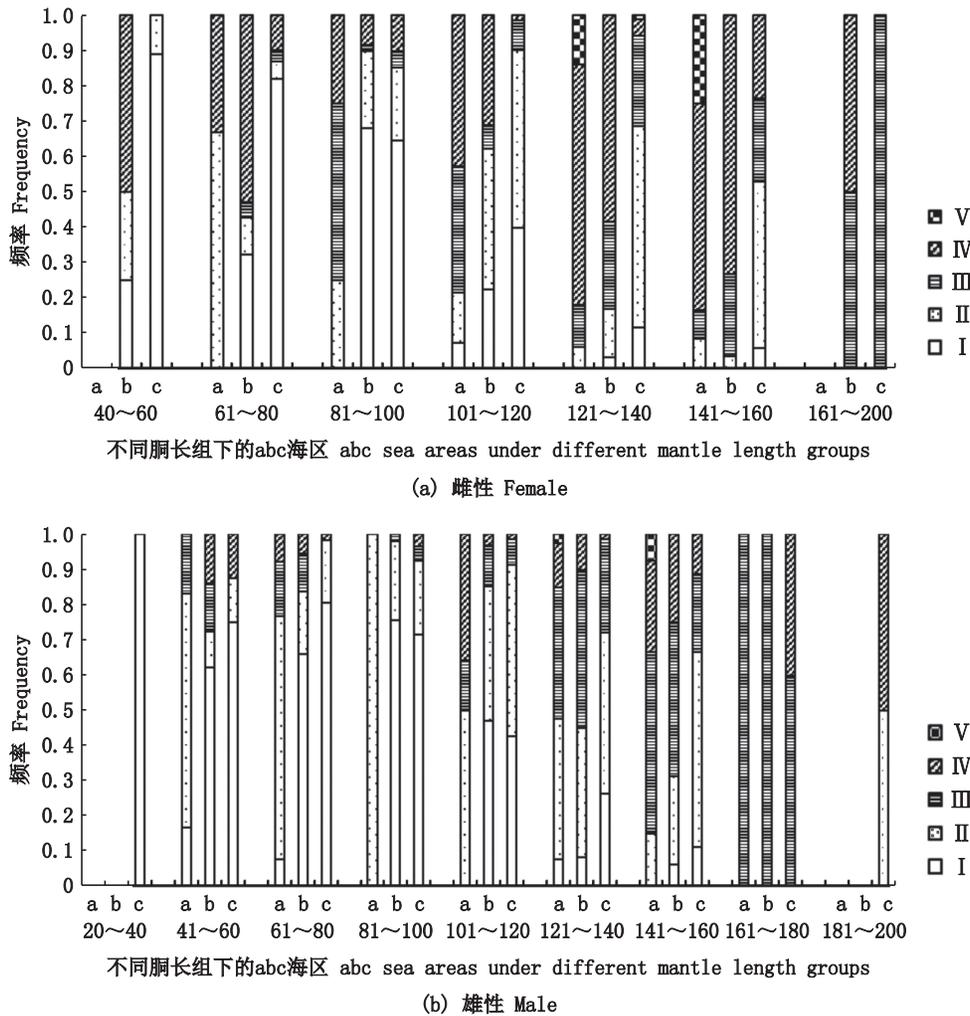


图6 金乌贼在不同胴长组下三海区中的性腺发育分布直方图

Fig. 6 Histogram of gonadal development and distribution of *S. esculenta* in the three sea areas under different mantle length groups

### 3.3 初次性成熟胴长

大多研究普遍通过性腺发育等级来划分性成熟阶段,但实际性腺发育等级划分标准尚不

统一,同时,不同观察者也存在一定的观测误差,导致所获取的数据因标准不同进而影响性成熟阶段的判别结果,因此这种定性方法带有

一定的主观性。基于生长模式的多项式胴长-体质量关系估算  $L_{50}$  的测量数据来源为金乌贼胴长、体质量,结果均为定量数据,相对较客观,更符合实际生长模式。HASHIGUTI 等<sup>[51]</sup>比较 3 种估算初次性成熟体长的方法,认为基于多项式生长模型的方法更为实用;徐海龙等<sup>[14]</sup>研究表明多项式胴长-体质量模型不仅可以改善拟合效果,还可以进一步揭示相关生物学信息。本研究表明,基于生长模式的多项式胴长-体质量方程估算的初次性成熟胴长拟合效果更好,这与现有观点一致。本研究中,2 种方法估算的  $L_{50}$  均表现为雄性高于雌性,与西非毛里塔尼亚沿岸乌贼的研究结果一致<sup>[52]</sup>,而与印度西北海岸无针乌贼(*Sepiella inermis*)的研究结果相反<sup>[53]</sup>,这可能由于雌性个体为应对复杂的环境问题而表现出的“小胴长即性成熟”的繁殖策略<sup>[54]</sup>,且前文雌性生长快于雄性的结果亦证明雌性较小个体便性成熟的推测。性成熟阶段通常被分为生理学性成熟和形态学性成熟,前者是生物可以进行繁殖的前提,后者是生物为完成繁殖行为的保障<sup>[28]</sup>。本文基于逻辑斯蒂估算的  $L_{50}$  小于基于多项式胴长-体质量模型估算的  $L_{50}$ ,符合  $L_{50}$  在生理学方面小于形态学的组织发育特征<sup>[55]</sup>。基于逻辑斯蒂方程和基于生长模式的多项式胴长-体质量模型所估算的初次性成熟胴长的原理不同,估算结果反映着生长发育模式。

本文基于多项式估算的初次性成熟胴长更大,意味着性未成熟发育到性成熟的过程中,性腺发育较生长模式转变发生得更早,即仅从表型特征难以得到性腺是否发育的初步判断;另外,该值也更适于作为捕捞限制的参考。20 世纪 70 年代以来,我国近海由于过度捕捞、产卵场被破坏等导致资源衰退、补充量锐减<sup>[21-22]</sup>。为保障资源的可持续利用、合理设定最小可捕规格,初次性成熟胴长已被认为是可捕捞的最小胴长<sup>[56]</sup>。因此基于本研究结果认为,东海中部海域的金乌贼雌、雄个体最小开捕胴长应当分别大于 127.98 mm、142.44 mm,为便于渔民捕捞且保证捕捞个体均已达到性成熟,建议东海中部海域金乌贼最小开捕胴长应当大于 142 mm。外界环境变化、饵料丰度、捕捞压力等因素均会导致生物  $L_{50}$  的改变<sup>[57]</sup>,因此,在后续的研究中,应进一步探究金乌贼雌、雄个体性成熟与外界生物以及非生物因素的关系。

## 参考文献:

- [1] BEASLEY A L, HALL K C, LATELLA C I, et al. Reproductive characteristics of three small-bodied cuttlefish in subtropical waters[J]. Marine and Freshwater Research, 2018, 69(3): 403-417.
- [2] 王超, 方舟, 陈新军. 基于几何形态测量法的剑尖枪乌贼角质颚形态变化研究[J]. 渔业科学进展, 2023, 44(1): 58-69.  
WANG C, FANG Z, CHEN X J. Beak morphology variation of *Uroteuthis edulis* based on geometric morphometrics[J]. Progress in Fishery Sciences, 2023, 44(1): 58-69.
- [3] 朱凯. 南海中南部鸢乌贼形态学与繁殖生物学研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.  
ZHU K. A study on morphology and reproductive biology of purple flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the central and southern South China Sea [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017.
- [4] MESQUITA C, DOBBY H, SWEETING S, et al. Size-at-maturity of Brown Crab (*Cancer pagurus*) in Scottish waters based on gonadal and morphometric traits [J]. Fisheries Research, 2020, 229: 105610.
- [5] 王森娣. 基于长度频率法的北部湾大头白姑鱼与竹筴鱼资源状况评估[D]. 上海: 上海海洋大学, 2021.  
WANG M D. Stock assessment of *Pennahia macrocephalus* and *Trachurus japonicus* in Beibu Gulf based on length frequency method [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2021.
- [6] GABR H R, HANLON R T, HANAFY M H, et al. Maturation, fecundity and seasonality of reproduction of two commercially valuable cuttlefish, *Sepia pharaonis* and *S. dollfusi*, in the Suez Canal [J]. Fisheries Research, 1998, 36(2/3): 99-115.
- [7] 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.
- [8] 李楠, 方舟, 陈新军. 东海北部外海剑尖枪乌贼渔业生物学特征[J]. 上海海洋大学学报, 2020, 29(4): 622-631.  
LI N, FANG Z, CHEN X J. Fisheries biology characteristics of *Uroteuthis edulis* off the northern East China Sea [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2020, 29(4): 622-631.
- [9] HAMED O, CHAKROUN-MARZOUK N. Aspects of the reproductive biology of *Trachinus radiatus* Cuvier, 1829 (Pisces: Trachinidae) in the Gulf of Tunis [J]. Cahiers de Biologie Marine, 2017, 58(4): 435-441.
- [10] SARMIENTO-LEZCANO A N, TRIAY-PORTELLA R, GUERRA-MARRERO A, et al. Contribution to the

- reproductive ecology of *Notoscopelus resplendens* (Richardson, 1845) (Myctophidae) in the Central-Eastern Atlantic[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 15821.
- [11] 刘伟, 冯艺璇, 宋维, 等. 阿根廷滑柔鱼雄性成熟个体的体征和生殖投入[J]. 渔业科学进展, 2023, 44(5): 11-20.
- LIU W, FENG Y X, SONG W, et al. Body condition and reproductive investment of mature male Argentinean shortfin squid *Illex argentinus* [J]. Progress in Fishery Sciences, 2023, 44(5): 11-20.
- [12] LIPÍŃSKI M R, UNDERHILL L G. Sexual maturation in squid: quantum or continuum?[J] South African Journal of Marine Science, 1995, 15(1): 207-223.
- [13] FONTOURA N F, JESUS A S, LARREG G, et al. Can weight/length relationship predict size at first maturity? A case study with two species of Characidae[J]. Neotropical Ichthyology, 2010, 8(4): 835-840.
- [14] 徐海龙, 薛薇, 谷德贤, 等. 基于两段式模型研究口虾蛄体长-体质量关系及估算初次性成熟体长[J]. 水产学报, 2022, 46(2): 207-214.
- XU H L, XUE W, GU D X, et al. Establishing length-weight relationship and predicting size at first maturity of *Oratosquilla oratoria* based on polyphasic model [J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(2): 207-214.
- [15] GRAS M, SAFI G, LEBREDONCHEL H, et al. Stock structure of the English Channel common cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) during the reproduction period [J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2016, 96(1): 167-176.
- [16] 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.
- DONG Z Z. Biology of the economic species of cephalopods in the world oceans [M]. Ji' nan: Shandong Science and Technology Press, 1991.
- [17] NATSUKARI Y, TASHIRO M. Neritic squid resources and cuttlefish resources in Japan [J]. Marine Behaviour and Physiology, 1991, 18(3): 149-226.
- [18] 王林龙, 张秀梅, 王展, 等. 青岛近岸金乌贼繁殖群体形态特征及遗传分化[J]. 中国水产科学, 2019, 26(2): 342-352.
- WANG L L, ZHANG X M, WANG Z, et al. Morphological characteristics and genetic differentiation of a breeding population of *Sepia esculenta* in Qingdao [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(2): 342-352.
- [19] 韦柳枝. 山东日照近海金乌贼生物学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005.
- WEI L Z. Biology of *Sepia esculenta* in the coastal waters of Rizhao[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2005.
- [20] YAMADA U, TAGAWA M, KISHITAS, et al. Fishes of the East China Sea and the Yellow Sea [M]. Nagasaki: Seikai National Fisheries Research Laboratory, 1986: 208-461.
- [21] 郝振林, 张秀梅, 张沛东. 金乌贼的生物学特性及增殖技术[J]. 生态学杂志, 2007, 26(4): 601-606.
- HAO Z L, ZHANG X M, ZHANG P D. Biological characteristics and multiplication techniques of *Sepia esculenta* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26(4): 601-606.
- [22] 费云乐. 日照市岚山头近海金乌贼生长特征初步研究[J]. 水产养殖, 2020, 41(3): 35-38.
- FEI Y L. Preliminary study on the growth characteristics of *Sepia esculenta* from the coastal waters of Lanshantou, Rizhao City [J]. Journal of Aquaculture, 2020, 41(3): 35-38.
- [23] 张秀梅, 王林龙, 张宇洋, 等. 基于繁殖群体与补充群体结构特征的金乌贼资源增殖策略优化[J]. 水产学报, 2019, 43(9): 1890-1899.
- ZHANG X M, WANG L L, ZHANG Y Y, et al. Strategy optimization of stock enhancement of golden cuttlefish, (*Sepia esculenta*) based on structural characteristics of reproductive and recruitment populations [J]. Journal of Fisheries of China, 2019, 43(9): 1890-1899.
- [24] 李战军, 李伟亚, 王四杰, 等. 山东省金乌贼增殖放流现状与资源养护对策[J]. 水产学杂志, 2019, 32(6): 64-68.
- LI Z J, LI W Y, WANG S J, et al. The enhancement & releasing status and maintenance countermeasure of golden cuttlefish (*Sepia esculenta*) in coastal Shandong province [J]. Chinese Journal of Fisheries, 2019, 32(6): 64-68.
- [25] 王亮, 张秀梅, 丁鹏伟, 等. 金乌贼繁殖行为与交配策略[J]. 生态学报, 2017, 37(6): 1871-1880.
- WANG L, ZHANG X M, DING P W, et al. Reproductive behavior and mating strategy of *Sepia esculenta* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(6): 1871-1880.
- [26] 严利平, 李圣法, 凌建忠, 等. 东海区经济乌贼类资源结构和空间分布的分析[J]. 海洋科学, 2007, 31(4): 27-31.
- YAN L P, LI S F, LING J Z, et al. Study on the resource alteration of commercial cuttlefish in the East China Sea [J]. Marine Sciences, 2007, 31(4): 27-31.
- [27] ICES. Report of the workshop on sexual maturity staging of cephalopods (WKMSCEPH) [R]. Livorno: ICES, 2010: 18-22.
- [28] 徐海龙, 赵荣荣, 梁茜, 等. 基于性腺发育阶段估算渤海湾雌性口虾蛄初次性成熟体长[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(3): 721-728.
- XU H L, ZHAO R R, LIANG Q, et al. Length at first sexual maturity of female mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*) in Bohai Bay based on gonadal development [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(3): 721-

- 728.
- [29] SOMERTON D A. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in Crabs [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1980, 37 (10) : 1488-1494.
- [30] YAMAMOTO T. On the embryonal development of *Sepia esculenta* Hoyle [J]. Botany and Zoology, 1942, 10: 443-448.
- [31] YASUDA J. Some ecological notes on the cuttlefish, *Sepia esculenta* Hoyle [J]. NIPPON Suisan Gakkaishi, 1951, 16 (8): 350-356.
- [32] KOIDO Y, KURATA Y, KAWAKAMI T. Ecology on *Sepia esculenta* and *Sepiella japonica* caught in Tokyo Bay [J]. Aquaculture, 1956, 3(3): 10-50.
- [33] WANG LL, LIUY, ZHANGX M. Stable isotope analysis revealed ontogenetic changes in trophic ecology and migration patterns of *Sepia esculenta* in the northern coastal waters of China [J]. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 818088.
- [34] FLAMENT S, KUNTZ S, CHESNEL A, et al. Effect of cadmium on gonadogenesis and metamorphosis in *Pleurodeles waltl* (urodele amphibian) [J]. Aquatic Toxicology, 2003, 64(2): 143-153.
- [35] 徐晓萱, 谢玉, 刘姝含, 等. 基于GAM模型的浙江近海曼氏无针乌贼时空分布研究 [J]. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2022, 41(5): 400-407.
- XU X X, XIE Y, LIU SH, et al. Spatial-temporal distribution of *Sepiella maindroni* in Zhejiang coastal waters based on GAM model [J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2022, 41(5): 400-407.
- [36] PAWSON M G. Biogeographical identification of English channel fish and shellfish stocks [R]. Lowestoft: Directorate of Fisheries Research, 1995.
- [37] 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 (5): 54.
- [38] 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.
- [39] 陆化杰, 王洪浩, 何静茹, 等. 季风变化对西北印度洋鳶乌贼渔业生物学及渔场学影响的研究进展 [J]. 中国水产科学, 2022, 29(11): 1669-1678.
- LU H J, WANG H H, HE J R, et al. The mechanism of influence of monsoon changes on the fisheries biology and oceanography of *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwest Indian Ocean [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2022, 29(11): 1669-1678.
- [40] MABLOUKÉC, KOLASINSKI J, POTIER M, et al. Feeding habits and food partitioning between three commercial fish associated with artificial reefs in a tropical coastal environment [J]. African Journal of Marine Science, 2013, 35(3):323-334.
- [41] FULTON T W. The rate of growth of fishes [C]// Proceedings of the 22nd Annual Report of the Fishery Board of Scotland. Fisheries Board of Scotland, 1904.
- [42] 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.
- [43] SASIKUMAR G, MOHAMED K S, BHAT U S. Inter-cohort growth patterns of pharaoh cuttlefish *Sepia pharaonis* (Sepioidea: Sepiidae) in Eastern Arabian Sea [J]. Revista de Biología Tropical, 2013, 61(1): 1-14.
- [44] 雷舒涵, 张秀梅, 张沛东, 等. 金乌贼的早期生长发育特征 [J]. 中国水产科学, 2014, 21(1): 37-43.
- LEI S H, ZHANG X M, ZHANG P D, et al. Early development of golden cuttlefish *Sepia esculenta* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(1) : 37-43.
- [45] BELLO G. Length-weight relationship in males and females of *Sepia orbignyana* and *Sepia elegans* (Cephalopoda: Sepiidae) [J]. Rapports et Procès-verbaux des Réunions de la Commission Internationale Pour L'exploration Scientifique de la Mer Méditerranée, 1988, 31 (2): 254.
- [46] JARDAS I, PALLAORO A, CETINIĆ P, et al. Cuttlefish, *Sepia officinalis* L., 1758, in the trammel bottom set catches along the eastern Adriatic coast (Croatia) [J]. Rapport Commission Internationale Mer Méditerranée, 2001, 36: 277.
- [47] 倪正雅, 徐汉祥. 浙江近海曼氏无针乌贼年龄和生长的初步研究 [J]. 海洋渔业, 1985, 7(3): 102-105.
- NI Z Y, XU H X. A preliminary study on the age and growth of the *Sepiella maindroni* in the Zhejiang Coast [J]. Marine Fisheries, 1985, 7(3): 102-105.
- [48] MANFRIN PICCINETTI G, GIOVANARDI O. Données sur la biologie de *Sepia officinalis* L. dans l'Adriatique obtenues lors de expéditions Pipeta [R]. FAO, 1984: 135-138.
- [49] 韦柳枝, 高天翔, 韩志强, 等. 日照近海金乌贼生物学的初步研究 [J]. 中国海洋大学学报, 2005, 35(6): 923-928.
- WEI L Z, GAO T X, HAN Z Q, et al. Biology of *Sepia esculenta* from the coastal waters of Rizhao [J]. Periodical of Ocean University of China, 2005, 35(6) : 923-928.
- [50] TORRES M A, VILA Y, SILVA L, et al. Length - weight relationships for 22 crustaceans and cephalopods from the Gulf of Cadiz (SW Spain) [J]. Aquatic Living Resources, 2017, 30(6) : 12.

- [51] HASHIGUTI D T, SOARES B E, WILSON K L, et al. Comparing three methods to estimate the average size at first maturity: a case study on a Curimatid exhibiting polyphasic growth[J]. Ecology of Freshwater Fish, 2019, 28(2): 266-273.
- [52] 瞿俊跃, 周敏华, 韩需武, 等. 基于内壳的西非乌贼日龄与生长特性[J]. 应用生态学报, 2021, 32(5): 1873-1880.
- QU J Y, ZHOU M H, HAN P W, et al. Age and growth characteristic of *Sepia officinalis* in the West Africa based on cuttlebones [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(5): 1873-1880.
- [53] MADHU V R. Selectivity estimates for *Sepiella inermis* (Van Hasselt, 1835) in 40 mm diamond mesh codend trawl net [J]. Indian Journal of Geo-Marine Sciences (IJMS), 2021, 50(5): 397-402.
- [54] GUEDIOURA A, BOUKROUFA F, REBZANI-ZAHAF C. Fishery biology of *Sepia orbignyana* (Férussac in d'Orbigny, 1826) (Cephalopoda: Sepiidae) from Algerian coast (Southwestern Mediterranean Sea) [J]. Cahiers de Biologie Marine, 2016, 57(2): 125-136.
- [55] BODIGUEL X, MAURY O, MELLON-DUVAL C, et al. A dynamic and mechanistic model of PCB bioaccumulation in the European hake (*Merluccius merluccius*) [J]. Journal of Sea Research, 2009, 62(2/3): 124-134.
- [56] GOUGH C L A, DEWAR K M, GODLEY B J, et al. Evidence of overfishing in small-scale fisheries in Madagascar [J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 317.
- [57] TRIPPEL E A. Age at maturity as a stress indicator in fisheries: biological processes related to reproduction in northwest Atlantic groundfish populations that have undergone declines [J]. Bioscience, 1995, 45(11): 759-771.

## Characteristics of growth and gonadal development and estimation of first sexual maturity mantle length of *Sepia esculenta*

XUE Wei<sup>1</sup>, XU Hailong<sup>2,3,4</sup>, GUO Rongpei<sup>1</sup>, FANG Zhou<sup>1,5,6,7,8</sup>

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Department of Fishery Sciences, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China; 3. Tianjin Key Laboratory of Aquaculture and Aquaculture Education, Tianjin 300384, China; 4. National Demonstration Center for Experimental Aquaculture Education, Tianjin 300384, China; 5. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 6. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China; 7. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploitation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China; 8. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** *Sepia esculenta* as an important cephalopod resource in China, has high economic and nutritional value. This paper was based on a trawl survey of *Sepia esculenta* samples collected in the central part of the East China Sea (123.0° E–127.5° E, 27.5° N–31.5° N) from September of the same year to March of the following year from 2017 to 2021, and analyzed their mantle length and body mass composition, gonadal development, and the first sexual maturity mantle length  $L_{50}$ . The results showed that the dominant mantle length groups of both female and male individuals in the *Sepia esculenta* are 81–120 mm and 81–140 mm, respectively; the dominant body mass groups are 41–280 g and 41–200 g, respectively. Individuals with low gonadal development in the *Sepia esculenta* grow faster than individuals with high gonadal development; and females grow faster than males. During the investigation period, the gonads developed over time; no I stage individuals were found in the group with a mantle length of over 161 mm. The results using the logistic equation and polynomial mantle length and body mass model to estimate  $L_{50}$  are: 124.30 mm and 127.98 mm for females, 129.18 mm and 142.44 mm for males, respectively. The  $L_{50}$  estimated based on the polynomial mantle length and body mass equation has a better fitting effect. The *Sepia esculenta* has obvious seasonal reproductive characteristics, with a breeding period of 1–3 months during the sampling period; during maturity, females transit more energy from body growth to gonadal development, and their change in growth mode is significantly earlier than males; to facilitate fishing by fishermen and ensure that all individuals have reached maturity, it is recommended that the minimum opening length of the *Sepia esculenta* in the central waters of the East China Sea should be greater than 142 mm.

**Key words:** *Sepia esculenta*; first sexual maturity mantle length; logistic equation; polynomial model; the East China Sea