

日本海舍氏贝乌贼内壳的生长特性

刘洋^① 陆化杰^{①②*} 赵思宇^① 陈子越^①

① 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306; ② 国家远洋渔业工程技术研究中心, 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 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: 内壳可完整记录头足类的生活信息, 是研究头足类年龄与生长的良好载体。根据 2018 年 12 月中国鱿钓船在日本海采集的 261 尾舍氏贝乌贼 (*Berryteuthis magister shevtsovi*) 样本, 研究了其内壳长、叶轴长与个体生长的关系, 尾锥宽、翼部最大宽度与性腺成熟度的关系以及叶轴、翼部和尾锥的生长特性。结果显示, 舍氏贝乌贼内壳长和叶轴长均与胴长具有线性关系 ($R^2 > 0.76$), 与体重具有幂函数关系 ($R^2 > 0.77$); 尾锥宽和翼部最大宽度均在性腺成熟度达到 III 期后增长明显。舍氏贝乌贼内壳叶轴和翼部生长速率基本相同, 且远大于尾锥的生长速率。研究表明, 舍氏贝乌贼内壳可用于分析个体生长, 尤其在其胴体遭到损伤时更为重要, 内壳宽度生长主要在个体性成熟之后。

关键词: 舍氏贝乌贼; 生长特性; 内壳; 性腺成熟度

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 03-392-09

Growth Characteristics of Gladius of *Berryteuthis magister shevtsovi* in the Japan Sea

LIU Yang^① LU Hua-Jie^{①②*} ZHAO Si-Yu^① CHEN Zi-Yue^①

① China College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306; ② National Distant-water Fisheries Engineering Research Center; Ministry of Education Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources; Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China

Abstract: [Objectives] The growth of the gladius is irreversible throughout the entire life cycle, which can completely record the life information of cephalopod. It is a good material for the study of the age and growth of cephalopod. This study used the gladius to analyze the individual growth of *Berryteuthis magister shevtsovi*, and provided a research basis for the subsequent exploration of its migration route, stock assessment, and rational development and utilization **[Methods]** In December 2018, 261 samples of *B. m. shevtsovi* were collected in the Sea of Japan by the Chinese Jigging fishing fleets. Linear regression or power function regression was used to evaluate the relationships between gladius length, proostracum length and individual

基金项目 国家重点研发计划项目 (No. 2019YFD090402), 国家自然科学基金青年基金项目 (No. 41506184);

* 通讯作者, E-mail: hjlu@shou.edu.cn;

第一作者介绍 刘洋, 男, 本科生; 研究方向: 渔业资源; E-mail: 358770890@qq.com。

收稿日期: 2021-11-18, 修回日期: 2022-03-02 DOI: 10.13859/j.cjz.202203008

growth, and frequency analysis was used to study the relationship between greatest width of conus, greatest width of vanes and sex maturity. We also analyzed the growth characteristics between proostracum, vanes and conus, by the analysis of covariance to test whether there were significant differences in various parameters between males and females. **[Results]** The results showed that gladius length and proostracum length both had a linear relationship with mantle length (ML) ($R^2 > 0.76$), and a power function relationship was best for the growth with body weight (BW) ($R^2 > 0.77$) (Fig. 4, 5). Greatest width of conus and greatest width of vanes both showed a significant increase after sex maturity reaching stage III (Fig. 6, 7). For individuals at stage III, greatest width of conus was not less than 5 mm, and greatest width of vanes was not less than 6 mm. The coefficient of the linear relationship between the standardized vanes length and the standardized length of greatest width of proostracum was slightly less than “1”. The coefficient of the linear relationship between the standardized proostracum length and standardized conus length was much less than “1”. Moreover, the ratio of vanes length to the length of greatest width of proostracum and the ratio of conus length to proostracum length were all similar, about 0.77 and 0.27, respectively. This showed that the growth rate of proostracum and vanes of *B. m. shevtsovi* was basically the same, which was much faster than that of the conus. **[Conclusion]** The study show that it is feasible to use the gladius to analyze the individual growth of *B. m. shevtsovi*, especially when the body ia damaged, and the width of gladius grows mainly after the individual has matured.

Key words: *Berryteuthis magister shevtsovi*; Growth characteristics; Gladius; Sex maturity

舍氏贝乌贼 (*Berryteuthis magister shevtsovi*) 属枪形目 (Teuthoidea) 贍乌贼科 (Gonatidae) 贝乌贼属, 主要分布在日本海 (Katugin et al. 2000, 陈新军等 2009)。舍氏贝乌贼作为一种较稀有头足类, 国内仅有对其渔业生物学特性的相关研究(王洪浩等 2021)。

内壳是头足类具有的特殊硬组织 (贡艺 2015), 生长贯穿整个生命周期且具有不可逆性, 可完整记录头足类的生活信息 (Jackson et al. 2007), 被广泛应用于头足类年龄与生长 (李达等 2017, 瞿俊跃等 2021)、洄游史 (Lorrain et al. 2011) 等研究, 逐渐成为研究头足类渔业生物学的良好载体。本研究根据 2018 年中国鱿钓渔船在日本海生产期间采集的舍氏贝乌贼样本, 对其内壳形态特征参数与胴长、体重和性腺成熟度的关系进行了研究, 分析了内壳不同结构与个体生长的关系, 并对比不同结构的生长特性, 建立了舍氏贝乌贼内壳的生长模型。本文对舍氏贝乌贼生长与发育进行研究分析, 可为后续探究其洄游路线、资源评估以及合理开发和利用舍氏贝乌贼资源提供研究基础。

1 材料与方法

1.1 样本来源

舍氏贝乌贼样本来源于中国鱿钓船 2018 年 12 月在日本海调查作业的鱿钓船渔获物, 采集海域为 $130^{\circ} \sim 134^{\circ} \text{E}$, $36^{\circ} \sim 39^{\circ} \text{N}$ (王洪浩等 2021)。共采集样本 261 尾, 样本采集后冷冻保存运回实验室。由于部分样本内壳损坏, 本研究对其中可判断性别的 255 尾舍氏贝乌贼个体进行生物学测定和相关实验分析。

1.2 生物学指标及内壳测定

在实验室将舍氏贝乌贼样本解冻, 对其基础生物学数据进行测定, 其中胴长 (mantle length, ML) 用皮尺测量, 精确至 1 mm, 体重 (body weight, BW) 用电子秤 (沐美 MT302B 型) 测量, 精确至 1 g; 性腺成熟度依据目测性腺发育状况划分为 I、II、III、IV 和 V 共 5 期, 并以性腺成熟度达到 III 期作为性成熟的标志 (陆化杰 2009, 金岳等 2018)。样本解剖后取出内壳, 用清水冲洗, 去除内壳表面杂质以测量其各结构参数。

舍氏贝乌贼的内壳可分为叶轴、翼部和尾锥三部分 (刘必林等 2015), 测量反映各结构形态特征的长度和宽度参数 (图 1), 均用直尺测量, 精确至 1 mm。

1.3 数据统计与分析

采用线性回归或者幂函数回归分析法, 分别建立内壳长和叶轴长与胴长和体重的关系模型, 分析内壳主要形态学特征参数与舍氏贝乌贼个体生长的关系。线性方程 (郭有俊等 2021): $y = ax + b$, y 为胴长 (mm) 或体重 (g), x 为内壳长或叶轴长 (mm)。幂函数方程 (郭有俊等 2021): $y = ax^b$, y 为胴长 (mm) 或体重 (g), x 为内壳长或叶轴长 (mm)。

对比尾锥长与叶轴长、翼长与叶轴最宽处长之间的关系及其比值, 以分析叶轴、翼部和尾锥的生长特性 (贡艺 2015), 比较尾锥宽和翼部最大宽度随个体性腺发育的变化。

运用 SPSS 软件进行协方差检验 (analysis of covariance, ANCOVA), 分析雌、雄舍氏贝

乌贼内壳形态参数与个体间 (胴长或体重) 的关系是否存在显著差异性 (曹玉茹等 2019)。

2 结果与分析

2.1 生物学数据分析

本研究中舍氏贝乌贼胴长范围为 90 ~ 148 mm, 平均值为 (114.69 ± 8.68) mm; 体重范围为 33 ~ 116 g, 平均值为 (61.72 ± 13.28) g。性腺成熟度介于 I 至 III 期。

协方差检验表明, 舍氏贝乌贼的胴长 (x , 单位 mm) 与体重 (y , 单位 g) 的关系不存在性别间显著性差异 ($F = 0.356, P > 0.05$), 因此将雌雄样本作为整体分析其生长关系 (图 2), 关系式为 $y = 0.0007x^{2.3987}$ ($R^2 = 0.759, P < 0.01, n = 255$)。

2.2 内壳形态学特征

舍氏贝乌贼内壳形态特征如图 1 所示, 内壳前部为叶轴部分, 后部为尾锥部分。叶轴和尾锥相连, 构成内壳的总长度。翼部位于叶轴

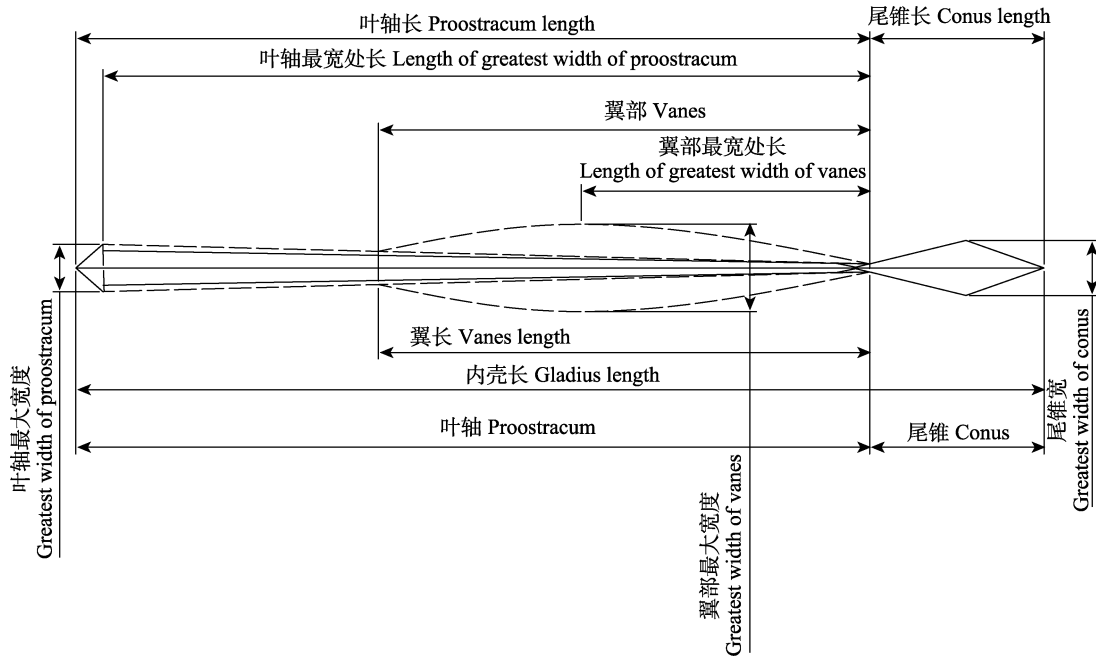


图 1 舍氏贝乌贼内壳参数示意图

Fig. 1 Diagram of parameters of *Berryteuthis magister shevtsovi* gladius

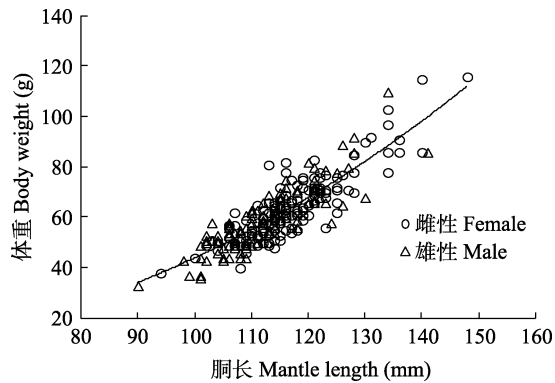


图2 舍氏贝乌贼胴长与体重的关系

Fig. 2 Relationship between mantle length and body weight of *Berryteuthis magister shevtsovi*

较细处的外部两侧, 似对称的月牙形突起。除去末端的叶轴部分也如一个对称的三角形。

通过测量内壳的9个形态学特征参数, 可了解其结构和生长特性。测量的9项内壳形态学数据见表1, 因部分结构损坏而无法测量导致表中各形态学参数的样本量存在稍许差异。

2.3 内壳长、叶轴长与个体生长的关系

经协方差检验, 舍氏贝乌贼的内壳长与胴长 ($F = 1.319, P > 0.05$)、内壳长与体重 ($F = 0.042, P > 0.05$) 间均不存在性别间显著性差异, 因此将雌雄样本作为整体分析。经拟合, 内壳长与胴长和体重间分别最适合用线性 (图3a) 和幂函数方程表示 (图3b)。内壳长 (x ,

表1 舍氏贝乌贼内壳形态学分析

Table 1 Analysis of morphometric parameters of *Berryteuthis magister shevtsovi* gladius

参数 Parameters	样本量 Sample size	最大值 (mm) Maximum	最小值 (mm) Minimum	平均值 (mm) Mean	标准偏差 Standard Deviation
内壳长 Gladius length	219	137	90	110.03	7.144
尾锥长 Conus length	226	29	19	23.44	1.670
尾锥宽 Greatest width of conus	224	8	3	4.79	0.682
叶轴长 Proostracum length	223	109	72	86.66	6.025
翼长 Vanes length	219	80	54	64.41	4.814
叶轴最宽处长 Length of greatest width of proostracum	223	105	70	83.96	5.956
翼部最宽处长 Length of greatest width of vanes	217	77	37	48.95	5.791
叶轴最大宽度 Greatest width of proostracum	221	5	2	3.07	0.369
翼部最大宽度 Greatest width of vanes	216	12	4	7.74	1.015

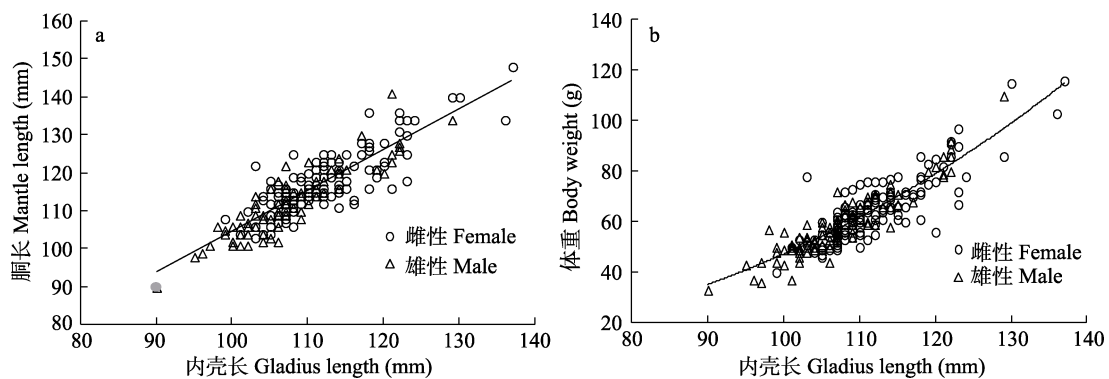


图3 舍氏贝乌贼内壳长与个体生长的关系

Fig. 3 Relationship between gladius length and individual growth of *Berryteuthis magister shevtsovi*

a. 内壳长与胴长的关系; b. 内壳长与体重的关系。

a. Relationship between gladius length and mantle length; b. Relationship between gladius length and body weight.

单位 mm) 与胴长 (y , 单位 mm): $y = 1.0627x - 1.5085$ ($R^2 = 0.761$, $P < 0.05$, $n = 219$); 内壳长 (x , 单位 mm) 与体重 (y , 单位 g): $y = 0.0001x^{2.8324}$ ($R^2 = 0.777$, $P < 0.05$, $n = 219$).

经协方差检验, 舍氏贝乌贼的内壳叶轴长与胴长 ($F = 1.155$, $P > 0.05$)、内壳叶轴长与体重 ($F = 0.020$, $P > 0.05$) 间均不存在性别间显著性差异, 因此将雌雄样本作为整体分析。经拟合与胴长和体重间分别最适合用线性 (图 4a) 和幂函数方程表示 (图 4b)。叶轴长 (x , 单位 mm) 与胴长 (y , 单位 mm): $y = 1.2825x + 4.1432$ ($R^2 = 0.790$, $P < 0.05$, $n = 223$); 叶轴长 (x , 单位 mm) 与体重 (y , 单位 g): $y = 0.0003x^{2.7208}$ ($R^2 = 0.802$, $P < 0.05$, $n = 223$).

2.4 尾锥宽、翼部最大宽度与性腺成熟度的关系

舍氏贝乌贼内壳尾锥宽和翼部最大宽度的变化范围分别为 3 ~ 8 mm 和 4 ~ 12 mm。经测定, 绝大部分内壳尾锥宽介于 4 ~ 6 mm 之间, 占总体样本的 98.18%, 仅有 2 尾、1 尾和 1 尾个体的内壳尾锥宽分别为 3 mm、7 mm 和 8 mm。I 期和 II 期个体的内壳尾锥宽介于 3 ~ 6 mm, III 期个体的内壳尾锥宽不低于 5 mm, 且仅有 III 期个体的内壳尾锥宽达到 7 mm 和 8 mm。内壳尾锥宽在个体达到性成熟的 III 期后

有明显增长 (图 5)。

经测定, 绝大部分内壳翼部最大宽度介于 6 ~ 9 mm 之间, 占总体样本的 91.82%, 仅有 10 尾个体的内壳翼部最大宽度位于 4 ~ 5 mm 和 10 ~ 12 mm 之间。I 期个体的内壳翼部最大宽度介于 4 ~ 9 mm, II 期和 III 期个体仅出现于内壳翼部最大宽度不低于 6 mm 的个体中, 且仅有 III 期个体的内壳翼部最大宽度达到 10 mm 以上。内壳翼部最大宽度在个体达到性成熟的 III 期后有明显增长 (图 6)。

2.5 叶轴、翼部和尾锥的生长特性

根据内壳的形态特征 (图 1), 翼部与除去末端的叶轴部分共同组成一个对称的图形, 因此以翼长和叶轴最宽处长作为分析翼部和叶轴生长特性的长度参数。协方差分析表明, 内壳翼长与叶轴最宽处长不存在性别间差异 ($F = 0.017$, $P > 0.05$), 因此将雌雄样本作为整体分析。经拟合, 内壳翼长 (x , 单位 mm) 与叶轴最宽处长 (y , 单位 mm) 间最适合用线性方程表示 (图 7), 关系式为 $y = 1.0768x + 14.712$ ($R^2 = 0.790$, $P < 0.05$, $n = 219$)。

舍氏贝乌贼内壳叶轴与尾锥相连并构成内壳的总长度, 可将叶轴长和尾锥长作为分析叶轴和尾锥生长特性的长度参数。协方差分析表明, 舍氏贝乌贼的内壳叶轴长与尾锥长不存在

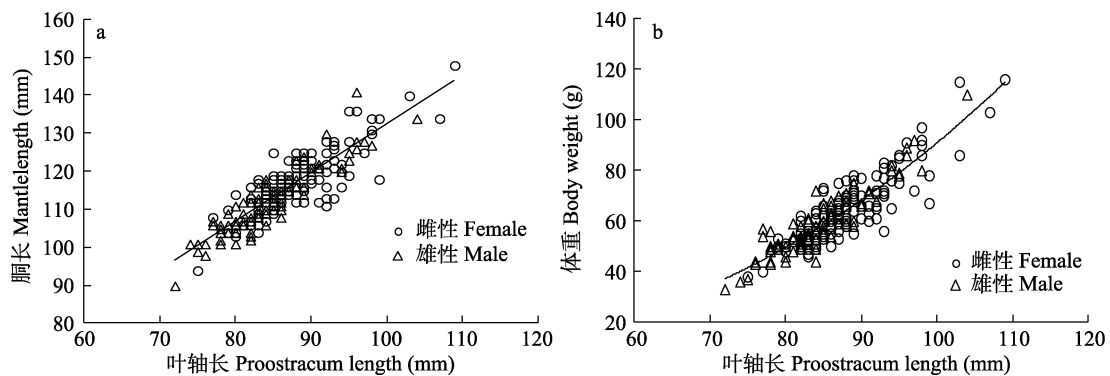


图 4 舍氏贝乌贼内壳叶轴长与个体生长的关系

Fig. 4 Relationship between gladius proostracum length and individual growth of *Berryteuthis magister shevtsovi*

a: 叶轴长与胴长的关系; b: 叶轴长与体重的关系

a: Relationship between gladius proostracum length and mantle length; b: Relationship between gladius proostracum length and body weight

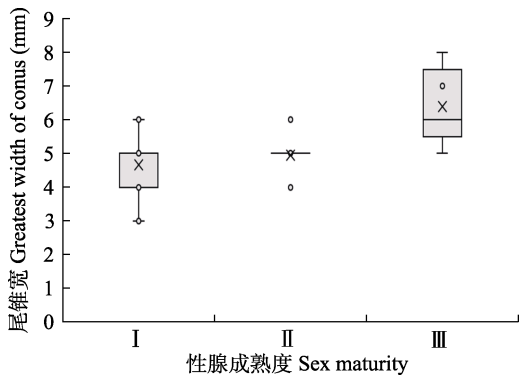


图 5 不同性腺成熟度舍氏贝乌贼的内壳尾锥宽分布

Fig. 5 The greatest width of conus composition at different sex maturity stages of *Berryteuthis magister shevtsovi*

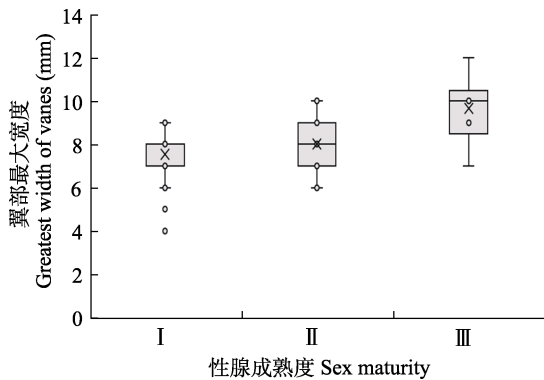


图 6 不同性腺成熟度舍氏贝乌贼的内壳翼部最大宽度分布

Fig. 6 The greatest width of vanes composition at different sex maturity stages of *Berryteuthis magister shevtsovi*

性别间显著性差异 ($F = 0.198, P > 0.05$), 因此将雌雄样本作为整体分析。经拟合, 内壳叶轴长 (x , 单位 mm) 与尾锥长 (y , 单位 mm) 间最适合用线性方程表示 (图 8), 关系式为 $y = 0.2411x + 2.5866 (R^2 = 0.755, P < 0.05, n = 223)$ 。

考虑到叶轴、翼部和尾锥不同结构的差异, 将翼长、叶轴最宽处长、叶轴长和尾锥长数据均除以胴长作标准化处理。标准化后的翼长和叶轴最宽处长具有线性关系 ($R = 0.70, P <$

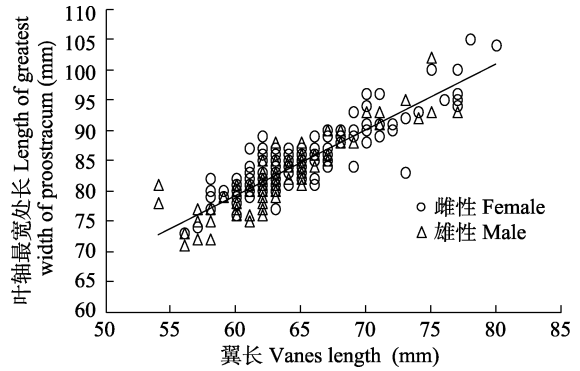


图 7 舍氏贝乌贼内壳翼部与叶轴的生长特性

Fig. 7 Growth characteristics of gladius vanes and proostracum of *Berryteuthis magister shevtsovi*

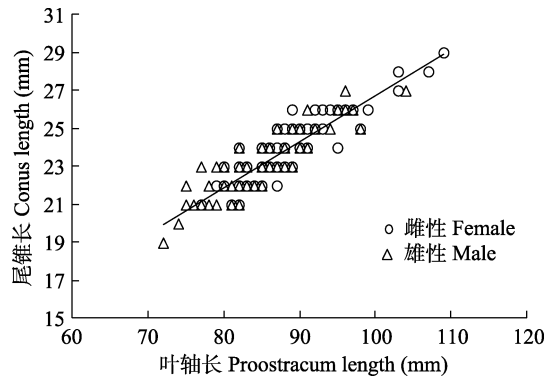


图 8 舍氏贝乌贼内壳叶轴与尾锥的生长特性

Fig. 8 Growth characteristics of gladius proostracum and conus of *Berryteuthis magister shevtsovi*

0.05), 且关系式方程系数略小于“1”。表明舍氏贝乌贼内壳叶轴的生长速率略低于其翼部, 但两者之间又可能存在相对稳定的生长关系。对翼长与叶轴最宽处长比值分析后发现, 该比值在雌雄个体间均相近, 约为 0.77 (图 9)。经回归分析检验, 其比值在胴长和体重不同的舍氏贝乌贼个体间不存在显著差异 (胴长: $P > 0.05$; 体重: $P > 0.05$)。

标准化后的结果表明, 叶轴长和尾锥长具有线性关系 ($R = 0.72, P < 0.05$), 且关系式方程系数远小于“1”。对尾锥长与叶轴长的比值分析后发现, 该比值在雌雄个体间均相近, 约

为 0.27 (图 10)。表明舍氏贝乌贼内壳叶轴和尾锥之间存在相对稳定的生长关系, 但尾锥的生长速率远低于其叶轴。

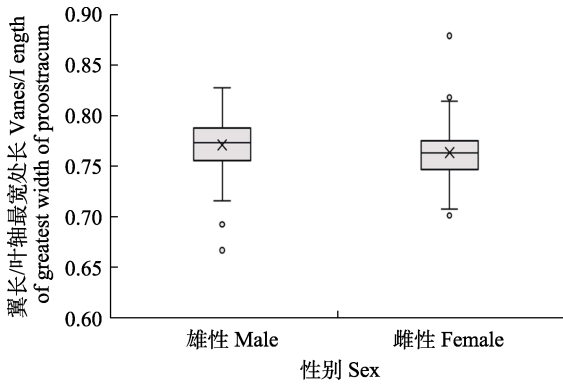


图 9 舍氏贝乌贼内壳翼长与叶轴最宽处长的比值

Fig. 9 Ratios of gladius vane length to the length of greatest width of proostracum of *Berryteuthis magister shevtsovi*

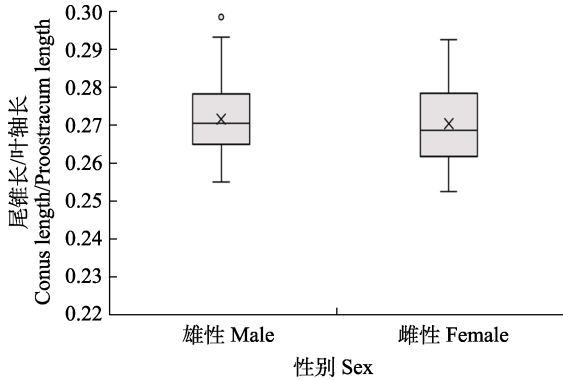


图 10 舍氏贝乌贼内壳尾锥长与叶轴长的比值

Fig. 10 Ratios of gladius conus length to proostracum length of *Berryteuthis magister shevtsovi*

3 讨论

3.1 利用内壳分析个体生长

头足类具有身体柔软的生物特性, 在生长和发育的过程中其胴体不可避免地受到各种损伤而变得残缺, 导致精确测量其主要生物学参数——胴长和体重存在一定困难 (Ruiz-Cooley

et al. 2012), 进而无法准确估算头足类的生长 (贡艺 2015)。近年来, 基于头足类特有的硬组织来研究个体生长越来越受到关注, 且获得了有效的成果 (刘必林等 2010, 陆化杰等 2012)。硬组织结构稳定, 比较常见的有耳石和角质颚 (Cuccu et al. 2013, 陆化杰等 2020), 内壳也逐渐获得重视。舍氏贝乌贼内壳属于柔鱼类的角质结构 (Field et al. 2013), 形态稳定, 其生长变化贯穿舍氏贝乌贼整个生活史周期, 与个体的生长关系密切 (Lorrain et al. 2011)。因此建立舍氏贝乌贼内壳的形态学特征参数与胴长和体重的函数模型, 可为分析舍氏贝乌贼个体生长提供新的途径 (王晓华 2012)。

多年来, 已有不少学者对内壳与头足类的生长关系作了研究。Perez 等 (1996)、王晓华 (2012) 和郭有俊等 (2021) 分别对滑柔鱼 (*Illex illecebrosus*)、金乌贼 (*Sepia esculenta*) 和鸢乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 内壳进行研究, 三种头足类的内壳长度与个体生长均存在相关关系, 与本研究中的舍氏贝乌贼内壳长与胴长具有线性关系, 与体重具有幂函数关系相似。此外, 本研究中, 舍氏贝乌贼内壳叶轴长同样与胴长具有线性关系, 与体重具有幂函数关系, 与内壳长与胴长和体重的相关关系一致, 进一步说明了内壳与个体生长存在关系。另有研究发现, 在阿根廷滑柔鱼 (*Illex argentinus*) 的不同生活史阶段, 内壳结构生长存在差异 (Schroeder et al. 2010)。本研究表明, 利用内壳分析舍氏贝乌贼的个体生长具有可行性, 通过测量内壳长或叶轴长并参考有关函数模型得出舍氏贝乌贼个体胴长或体重, 从而利用内壳分析其个体生长。

3.2 内壳宽度参数与性腺成熟度

本研究发现, 当舍氏贝乌贼个体的性腺成熟度低于 III 期时, 内壳尾锥宽和翼部最大宽度均介于稳定状态, 个体变化不明显。而性腺成熟度达到 III 期后, 内壳宽度参数均有较大的增长, 且尾锥宽大于 6 mm 和翼部最大宽度大于 10 mm 的舍氏贝乌贼均为性成熟个体。研究表

明，头足类存在个体生长早于性腺发育的生活史策略 (Jereb et al. 2010)，而成熟个体摄入能量大多投入于性腺发育 (Rodhouse et al. 1992)。有研究发现，性腺发育影响了茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 的内壳生长，且这与能量分配有关 (Gong et al. 2018)。本研究分析认为，舍氏贝乌贼成熟后胴体的生长放缓，从而影响了内壳沿胴体方向的生长，内壳生长更多地转向沿宽度方向的生长，导致性腺成熟度达到 III 期的个体内壳宽度有明显增长。另有研究指出，内壳的生长存在两个方向，即其长度和宽度都在生长 (Miserez et al. 2008)，结合本研究中内壳宽度参数与性腺成熟度的关系推测，头足类内壳的宽度生长主要在个体性成熟之后发生。

3.3 内壳各结构的生长特性

根据内壳的形态特征，舍氏贝乌贼的内壳可分为叶轴、翼部和尾锥三部分 (刘必林等 2015)，不同结构的生长特性有所不同。本研究发现，标准化处理后舍氏贝乌贼的翼部和叶轴的长度特征参数间、叶轴和尾锥的长度特征参数间均具有显著的线性关系 ($R > 0.7$, $P < 0.05$)，且两者比值在雌雄舍氏贝乌贼个体中均相近，表明翼部与叶轴和叶轴与尾锥之间均存在稳定的相对生长速率，三者的生长存在关联。叶轴、翼部和尾锥的相对生长关系，反映了内壳形态在个体生长的不同阶段具有相似性，进一步说明了内壳可作为分析舍氏贝乌贼个体生长的材料。

对线性关系的系数分析后发现，翼长与叶轴最宽处长关系式方程的系数略小于“1”，而叶轴长与尾锥长关系式方程的系数远小于“1”，说明内壳不同结构的绝对生长速率存在较大差异。舍氏贝乌贼内壳翼部生长最快，叶轴略慢于翼部，两者的生长速率基本相同，但尾锥的生长却远远慢于其翼部和叶轴。从内壳形状上看，从内壳最窄处向前后两端分别为叶轴和尾锥，翼部位于叶轴近尾锥端外部，叶轴沿胴体向头部的长度生长可能对翼部的长度生长有促进作用，但不能直接影响尾锥的生长。有研究

指出，茎柔鱼鳍向胴体两侧的生长会阻碍内壳尾锥的长度生长，导致茎柔鱼内壳叶轴的生长速率高于尾锥 (贡艺 2015)。这与本研究的结果相近，表明不同柔鱼种类的内壳各结构的生长特性相似，均存在叶轴生长快于尾锥的现象。

参 考 文 献

- Cuccu D, Mereum, Cau A, et al. 2013. Reproductive development versus estimated age and size in wild Mediterranean population of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopodidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3): 843–849.
- Field J C, Elliger C, Baltz K, et al. 2013. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 95(6): 37–51.
- Gong Y, Li Y K, Chen X J, et al. 2018. Gladius growth pattern and increment of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the tropical Pacific Ocean. *Aquaculture and Fisheries*, 3(4): 156–162.
- Jackson G D, Bustamante P, Chelver Y, et al. 2007. Applying new tools to cephalopod trophic dynamics and ecology: perspectives from the Southern Ocean Cephalopod Workshop, February 2–3, 2006. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 17(2/3): 79–99.
- Jereb P, Roper C F E. 2010. *Cephalopods of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids*. Rome: FAO, 269–318.
- Katugin O N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Berryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea. *The Veliger*, 43(1): 82–97.
- Lorrain A, Argüelles J, Alegre A, et al. 2011. Sequential isotopic signature along gladius highlights contrasted individual foraging strategies of jumbo squid (*Dosidicus gigas*). *PLoS One*, 6(7): e22194.
- Miserez A, Schneberk T, Sun C, et al. 2008. The transition from stiff to compliant materials in squid beaks. *Science*, 319(5871): 1816–1819.
- Perez J A A, O'Dor R K, Beck P, et al. 1996. Evaluation of gladius dorsal surface structure for age and growth studies of the short-finned squid, *Illex illecebrosus* (Teuthoidea: Ommastrephidae).

- Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53(12): 2837–2846.
- Rodhouse P G, Hatfield E M C. 1992. Production of soma and gonad in maturing male *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72(2): 293–300.
- Ruiz-Cooley R I, Engelhaupt D T, Ortega-Ortiz J G. 2012. Contrasting C and N isotope ratios from sperm whale skin and squid between the Gulf of Mexico and Gulf of California: effect of habitat. *Marine Biology*, 159(1): 151–164.
- Schroeder R, Perez J A A. 2010. The study of intra-specific growth variability of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Teuthida) in Brazilian waters as reconstructed from the gladius microstructure. *Fisheries Research*, 106(2): 163–170.
- 曹玉茹, 杨年华. 2019. 基于 SPSS 最优尺度的回归方法. *统计与决策*, 35(12): 72–74.
- 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 2009. 世界头足类. 北京: 海洋出版社, 273–306.
- 贡艺. 2015. 基于内壳稳定同位素信息的秘鲁外海茎柔鱼摄食与洄游研究. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文, 13–24.
- 郭有俊, 张丽姿, 刘毅, 等. 2021. 基于内壳生长纹的秋季东印度洋鸢乌贼生长特性. *水产学报*. [J/OL]. [2021-09-04]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.S.20210810.1640.004.html>.
- 金岳, 陈新军, 陈芃. 2018. 东黄海秋季短蛸渔业生物学特性的初步研究. *广东海洋大学学报*, 38(5): 15–20.
- 李达, 刘长琳, 李昂, 等. 2017. 金乌贼(*Sepia esculenta*)早期发育阶段内壳形态学指标的主成分分析. *渔业科学进展*, 38(5): 41–49.
- 刘必林, 陈新军, 李建华. 2015. 内壳在头足类年龄与生长研究中的应用进展. *海洋渔业*, 37(1): 68–76.
- 刘必林, 陈新军. 2010. 头足类贝壳研究进展. *海洋渔业*, 32(3): 332–339.
- 陆化杰. 2009. 利用耳石微结构研究智利外海茎柔鱼的年龄、生长和种群组成. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文, 29.
- 陆化杰, 陈新军. 2012. 利用耳石微结构研究西南大西洋阿根廷滑柔鱼的日龄、生长与种群结构. *水产学报*, 36(7): 1049–1056.
- 陆化杰, 张旭, 童玉和, 等. 2020. 中国南海西沙群岛海域鸢乌贼耳石微结构及生长特性. *水产学报*, 44(5): 767–776.
- 瞿俊跃, 周敏华, 韩霏武, 等. 2021. 基于内壳的西非乌贼日龄与生长特性. *应用生态学报*, 32(5): 1873–1880.
- 王洪浩, 何涛, 陆化杰, 等. 2021. 日本海舍氏贝乌贼渔业生物学特性. *生态学杂志*, 40(8): 2478–2484.
- 王晓华. 2012. 金乌贼角质颚、内壳与生长的关系及染色体研究. 青岛: 中国海洋大学硕士学位论文, 26–29.