

基于角质颚的北太平洋柔鱼 渔业生态学研究

Fisheries Ecology of Neon Flying Squid Based
on Beak in North Pacific Ocean

陈新军 方 舟 / 著



科学出版社

基于角质颚的北太平洋柔鱼 渔业生态学研究

陈新军 方 舟 著

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

角质颚是柔鱼的摄食器官,蕴含着极其丰富的生态信息。本书是基于角质颚的微结构和微化学技术在西北太平洋柔鱼渔业生态学研究中的具体应用。本书利用角质颚稳定同位素,比较不同群体柔鱼在摄食生态位上的差异,并利用 GAM 模型建立稳定同位素与相关因子之间的关系;分析角质颚中微量元素组成和含量,比较性别间和不同生长阶段的含量差异,探讨与海洋环境因子的关系,推测并重建柔鱼洄游路径,从而较为系统地掌握北太平洋柔鱼渔业生态学,建立一套基于角质颚的大洋性头足类研究技术体系。

本书可供海洋生物、水产和渔业研究等专业的科研人员、高等院校师生及从事相关专业生产、管理的工作人员使用和阅读。

图书在版编目(CIP)数据

基于角质颚的北太平洋柔鱼渔业生态学研究/陈新军,方舟著. —北京:科学出版社, 2016.11

ISBN 978-7-03-050849-2

I. ①基… II. ①陈… ②方… III. ①北太平洋-柔鱼-生物学-研究 IV. ①Q959.216

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 279940 号

责任编辑:韩卫军/ 责任校对:唐静仪

责任印制:余少力/ 封面设计:墨创文化

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

成都锦瑞印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016年11月第 一 版 开本:B5 (720×1000)

2016年11月第一次印刷 印张:11

字数:220千字

定价:84.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

本专著得到国家自然科学基金项目(基于角质颚的北太平洋柔鱼生态学研究, NSFC41276156)、上海市高峰高原学科建设计划Ⅱ类(水产学)的资助

前 言

北太平洋柔鱼是我国重要的经济捕捞对象之一。该物种在北太平洋海域的海洋生态系统中占有重要的地位。刚刚成立的北太平洋渔业委员会(North Pacific Fisheries Commission, NPFC)已将该种类纳入管理范畴。柔鱼主要由两个地理种群组成,其不同群体的生长、摄食和洄游状况会因不同海域的海洋环境差异而有着很大的不同。因此了解和掌握北太平洋柔鱼的种群划分、年龄生长、摄食生态和洄游路径,有利于人们认识柔鱼在海洋生态学中的意义,对该物种进行科学的评估和管理。

角质颚是头足类的摄食器官,蕴含着极其丰富的生态信息。本专著根据2010~2012年5~11月在北太平洋海域采集的柔鱼样本,根据角质颚的结构特征,对不同群体柔鱼角质颚的形态进行比较,并且结合耳石形态和地标点法进行群体划分;通过研磨观察角质颚微结构,读取生长纹的数量,并与对应的耳石生长纹进行对比分析;补充描述柔鱼角质颚色素沉着特征,并提出新的分级标准,比较不同性别间的差异;利用角质颚稳定同位素比较不同群体柔鱼在摄食生态位上的差异,并利用GAM模型建立稳定同位素与相关因子之间的关系;分析角质颚中微量元素组成和含量,比较性别间和不同生长阶段的含量差异,探讨与海洋环境因子的关系,推测并重建柔鱼洄游路径,从而较为系统地掌握北太平洋柔鱼渔业生态学,建立一套基于角质颚的大洋性头足类研究技术体系。

本专著分为6章。第1章首先阐明本书的研究目的和意义,并总结北太平洋柔鱼渔业生物学、角质颚研究的国内外现状以及存在的问题,为后续研究做铺垫。第2章为不同群体角质颚形态差异及其种群判别分析,重点描述柔鱼角质颚的外部形态特征及其变化,分析不同生长阶段和不同性别间角质颚形态的变化以及与性成熟之间的关系;结合耳石和角质颚两种硬组织的形态参数,尝试建立柔鱼不同产卵-地理群体的判别函数;利用地标点法,模拟不同群体角质颚的形态变化,并分析其他因素对角质颚形态的影响。第3章为角质颚微结构及日龄生长研究,依据前人关于孵化后角质颚的轮纹基本是“一日一轮”的论断,观测角质颚的微结构及其轮纹间距,对角质颚的轮纹数进行鉴别,确定其日龄,并与耳石微结构获得的日龄结果进行比较;同时,将读取的角质颚日龄用于柔鱼的生长分析;通过与前人研究的生长结果比较,探讨角质颚读取日龄应用的可行性。第4章为角质颚色素沉着与摄食生态研究,按前人的分级标准将角质颚色素沉积过程

分为 7 个等级, 分析不同性别色素沉着等级与相关因子关系的差异; 结合其摄食习性, 探讨角质颞色素沉着与柔鱼个体及角质颞生长的关系; 分析不同生长阶段角质颞中稳定同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 含量及其变化; 结合其摄食习性等, 探讨其摄食生态及其在海洋食物网中的地位。第 5 章为角质颞微量元素及其生活过程推测, 对不同角质颞区域进行打点, 分析不同生活阶段中角质颞微量元素种类组成、含量及其变化(包括栖息海域水质的微量元素); 结合相关的海洋环境因子, 尝试推测其生活过程及栖息环境。第 6 章为存在的问题和展望, 对本书研究中存在的问题进行分析, 并对将来需要进行深入研究的方向进行展望。

本书可认为是基于角质颞的微结构和微化学技术在西北太平洋柔鱼渔业生态学研究中的具体应用。本书的出版有利于国内外大洋性头足类研究方法和研究手段的发展, 也将进一步加强对北太平洋柔鱼渔业生态学的认识。

由于时间仓促, 且本书覆盖内容广, 国内没有同类的参考资料, 因此难免会存在一些错误。望读者提出批评和指正。

作者

2016 年 6 月 16 日

目 录

第1章 绪论	1
1.1 研究目的和意义	1
1.2 国内外研究现状	2
1.2.1 北太平洋柔鱼渔业概况	2
1.2.2 北太平洋柔鱼渔业生物学研究进展	2
1.2.3 头足类角质颚研究现状	7
1.3 研究内容、框架和技术路线	20
1.3.1 研究内容和框架	20
1.3.2 技术路线	21
第2章 北太平洋柔鱼角质颚形态学研究	22
2.1 不同群体柔鱼角质颚形态差异分析	22
2.1.1 材料与方法	22
2.1.2 结果	25
2.2 不同硬组织对柔鱼群体判别结果差异分析	33
2.2.1 材料与方法	33
2.2.2 结果	35
2.3 利用地标点法对柔鱼不同群体和性别判别分析	41
2.3.1 材料与方法	41
2.3.2 结果	42
2.4 讨论与分析	49
2.4.1 不同群体角质颚形态差异	49
2.4.2 不同性别角质颚形态差异	50
2.4.3 性成熟对角质颚形态的影响	51
2.4.4 色素沉着对不同群体角质颚形态的影响	52
2.4.5 不同硬组织和方法对群体判别的影响	52
2.5 小结	53
第3章 基于柔鱼角质颚微结构的日龄与生长研究	54
3.1 角质颚生长纹及其与耳石生长纹比较	54
3.1.1 材料与方法	54

3.1.2	结果	55
3.2	角质颚生长纹特点及其在柔鱼日龄估算中的应用	59
3.2.1	材料与方法	59
3.2.2	结果	61
3.3	讨论与分析	64
3.3.1	角质颚微结构	64
3.3.2	角质颚研磨平面的选择	65
3.3.3	角质颚生长纹的验证	65
3.3.4	柔鱼角质颚的生长及性别差异	65
3.3.5	柔鱼生长方程的年间差异	66
3.4	小结	67
第4章	柔鱼角质颚色素沉着及其摄食生态的研究	69
4.1	柔鱼角质颚色素沉着等级判定及性别差异	69
4.1.1	材料与方法	69
4.1.2	结果	70
4.2	柔鱼角质颚色素沉着与个体大小的关系	76
4.2.1	材料与方法	76
4.2.2	结果	77
4.3	柔鱼不同群体的角质颚稳定同位素变化	83
4.3.1	材料与方法	83
4.3.2	结果	85
4.4	讨论与分析	91
4.4.1	色素沉着等级判定的改进	91
4.4.2	色素沉着与柔鱼食性变化的关系	91
4.4.3	色素沉着与控制肌肉变化的关系	92
4.4.4	色素沉着的性别差异	92
4.4.5	角质颚稳定同位素与生态位的关系	93
4.4.6	稳定同位素与 $\delta^{13}\text{C}$ 的关系	94
4.4.7	稳定同位素与 $\delta^{15}\text{N}$ 的关系	94
4.4.8	上下角质颚稳定同位素的差异	95
4.5	小结	96
第5章	柔鱼角质颚微量元素的研究	97
5.1	柔鱼角质颚不同生长阶段微量元素组成和差异分析	97
5.1.1	材料与方法	97
5.1.2	结果	100

5.2 角质颚微量元素重建柔鱼洄游路径	103
5.2.1 材料与方法	103
5.2.2 结果	104
5.3 讨论与分析	109
5.3.1 角质颚微量元素组成	109
5.3.2 微量元素性别和群体差异	109
5.3.3 洄游路径的重建	110
5.4 小结	111
第6章 主要结论与展望	112
6.1 主要结论	112
6.2 研究创新点	114
6.3 存在问题及展望	114
参考文献	116
附录	131
附录1 利用 maps 和 ggplot2 绘制站点图	131
附录2 利用 geomorph 包分析不同群体和性别角质颚形态差异	134
附录3 利用 mgcv 包绘制 GAM 模型及相关图例	148
附录4 利用 ggplot2 包绘制 C/N 稳定同位素图和箱型图	152
附录5 利用 reshape2 和 dplyr 包整合环境数据及转换分辨率	157
附录6 利用 geoR 包推算柔鱼在不同阶段某海域可能出现的概率推算 洄游路径	159

第1章 绪 论

1.1 研究目的和意义

柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)广泛分布于三大洋的亚热带海域,是目前世界大洋性头足类中重要的资源之一^[1]。目前针对柔鱼的生产开发主要集中在太平洋北部海域,即 $150^{\circ}\sim 165^{\circ}\text{E}$ 、 $35^{\circ}\sim 45^{\circ}\text{N}$ 海域。我国于 1993 年开始对北太平洋海域柔鱼进行商业性捕捞,目前是该鱼种的最大产量国家^[2]。2010~2015 年年产量为 $3\times 10^4\sim 6\times 10^4\text{t}$,有着较大的经济效益。柔鱼在北太平洋海洋生态系统中也扮演着重要的角色,国内外学者已从个体日龄与生长^[3-6]、摄食和生活史^[7,8]、海洋环境与资源量的关系^[9]、资源评估与管理^[10-12]等方面对柔鱼进行了较为广泛的研究。为确保柔鱼资源的可持续开发利用,对柔鱼的群体分布及其差异和洄游路径的探究,是包括我国在内的各国和地区学者所关注的问题,也是柔鱼资源量评估与管理的最基础工作。

作为西北太平洋海域最重要的头足类之一,针对柔鱼的资源评估与管理已被刚刚成立的北太平洋渔业委员会提上议程。柔鱼有 2 个地理种群和 4 个地理—产卵种群,分布区域都有所重叠。不同种群之间的外形差异较小,用肉眼无法直接辨别,因此正确判断和区分不同柔鱼种群也是研究的难点和重点之一。柔鱼的洄游范围极为广泛,最大可达上千公里,而洄游也受到海洋环境的影响,尽管多年来通过多种方法对柔鱼的洄游路径有所了解,但是仍然需要更加透彻完整地推断其每个阶段的栖息环境,掌握其生活史规律。为此,本书根据我国鱿钓船不同年份在北太平洋所采集的柔鱼样本,基于角质颚这一硬组织,通过外形参数来比较不同群体的差异,从而进行种群判别分析。通过观察角质颚的微结构,验证和读取柔鱼的日龄,为研究日龄生长提供新的思路;通过角质颚的色素沉着和稳定同位素的变化,更好地了解其在海洋生态系统所处营养级的位置;根据角质颚中微量元素的组成,分析不同生长阶段的分布差异,结合环境因子推断其洄游路径,从而比较全面地了解 and 掌握柔鱼的基础生物学以及生活史规律,为科学管理该资源奠定基础;建立一套基于角质颚的北太平洋柔鱼渔业生态学研究技术体系,为其他大洋性头足类研究提供一种新的途径。

1.2 国内外研究现状

1.2.1 北太平洋柔鱼渔业概况

西北太平洋是日本等东亚国家重要的渔区之一,在其近岸海域有丰富的太平洋褶柔鱼(*Todarodes sagittatus*)分布。20世纪70年代初,太平洋褶柔鱼的产量急剧下降,但鱿鱼加工制品需求量日增,因此分布在西北太平洋外海海域的柔鱼成为该海域鱿钓渔业的主要捕捞对象。1974年日本开始利用鱿钓船对柔鱼进行产业性开发。1975年渔获量为 4.1×10^4 t,渔场主要在北海道和本州东北部海域。1976年和1977年渔场伸展到 157°E 、离岸200 n mile(1 n mile=1.852 km)外的公海海域,渔获量分别达到 8.4×10^4 t和 12.0×10^4 t,此间韩国、我国台湾地区也开始针对此鱼种进行开发。1978年日本渔民根据长期从事大马哈鱼流刺网作业的经验,发展了高效率、低成本的柔鱼流刺网作业,并将渔场进一步扩大到 165°E 以外的海域,年产量迅速增长到 15.3×10^4 t。到1980年作业方式基本上都已采用流刺网,年产量也增加到 20.3×10^4 t。从此,柔鱼流刺网作业成为日本、韩国和我国台湾地区重要的外海渔业^[13]。由于当时作业渔场不受国际上各种条件的限制,作业范围不断扩大,流刺网作业渔场也伸展到 145°W 。1993年以后,公海大型流刺网被全面禁止^[14],鱿钓成为唯一的作业方式。

我国大陆地区于1993年开始对北太平洋柔鱼资源进行调查,1994年开始有一定规模的鱿钓船进行生产。之后作业规模和作业渔场不断扩大。特别是1996~1998年,每年向东部海域拓展约8个经度,1998年作业渔场已到达 175°E ,1999年、2000年和2001年又分别向西经海域进行探捕和调查,开发了原流刺网作业渔场,作业渔场向东最远拓展到 165°W 。1998年年产量超过 12×10^4 t,1999年达到历史最高产量,为 13.2×10^4 t。之后,我国鱿钓船稳定在250~300艘,年产量在 10×10^4 t左右^[15]。但是,2009年由于海洋环境变化,柔鱼资源补充量发生了很大变化,产量骤降至 3×10^4 t^[16]。虽然近几年来产量有所提升,但我国、韩国和日本等在北太平洋捕捞柔鱼的产量累计不足 8×10^4 t,处在历史的最低水平^[2,16]。

1.2.2 北太平洋柔鱼渔业生物学研究进展

1.2.2.1 分类地位及其分布

柔鱼(*Ommastrephes bartramii*),英文名为 Neon flying squid,外形见

图 1-1。柔鱼属头足纲、鞘亚目、枪形目、开眼亚目、柔鱼科、柔鱼属^[1]，世界范围的分布如图 1-2 所示。在北太平洋广泛分布于日本沿岸至加拿大近海的广阔海域。

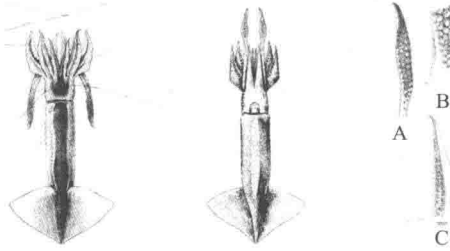


图 1-1 柔鱼

A. 触腕穗; B. 触腕穗基部; C. 茎化腕

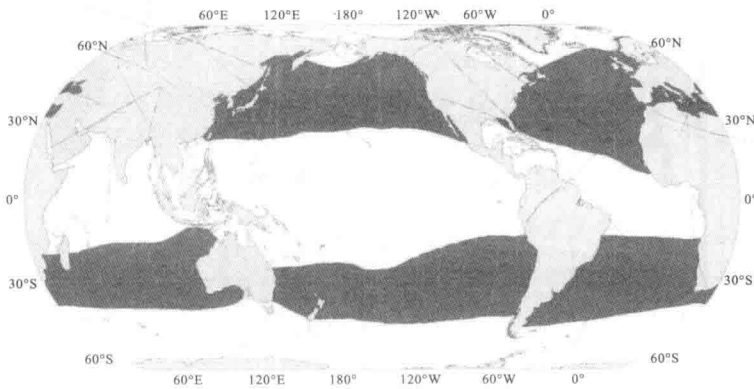


图 1-2 柔鱼世界分布示意图

1.2.2.2 种群结构

柔鱼的种群结构较为复杂。Murakami 等依据体型的大小，将柔鱼分为特大型群(LL)、大型群(L)、小型群(S)和特小型群(SS)4 个群体^[17]。陈新军依据体型大小，利用灰色系统聚类判定在 165°E 以西海域捕捞的柔鱼可分为小型和大型群体 2 个种群^[18]，其优势胴长组分别为 19~21cm 和 26~31cm。根据柔鱼个体感染的不同种类的寄生虫^[19]，将 170°E~160°W 海域和 147°E~170°E 海域的柔鱼分为两个类群。目前被大多数学者认可的群体分类方法是结合孵化高峰期和分布海域，以 170°E 为界，将柔鱼分为 2 个地理种群，即东部群体和西部群体，同时结合产卵时期不同，可细分为 4 个地理—产卵种群：秋生群体中部亚群、秋生群体东部亚群、冬春生群体西部亚群和冬春生群体中东部亚群(图 1-3)^[18-21]。

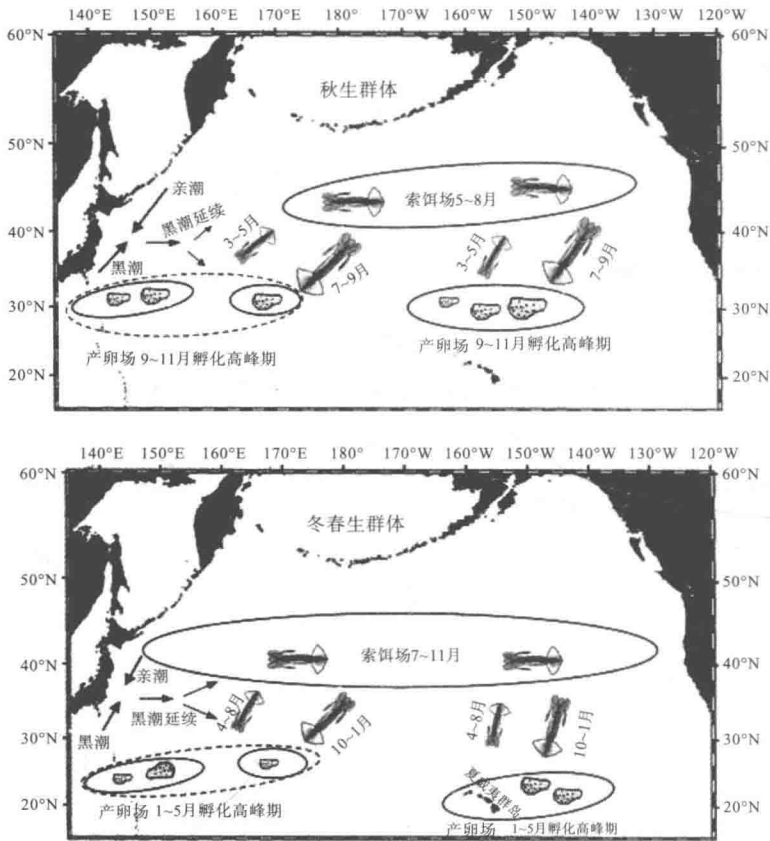


图 1-3 柔鱼不同群体分布及洄游路径示意图^[22]

近年来,许多学者利用分子生物学的方法对柔鱼进行种群鉴别。Katugin 对多年采集的 750 尾柔鱼样本进行基因分析,结果发现冬春生群体和秋生群在多个等位基因点上存在差异^[23],因此认为不同种群的柔鱼可以通过分子生物学的方式进行比较和区分。而刘连为等^[24]通过线粒体 DNA 的 *COI* 和 *Cytb* 基因序列分析方法对柔鱼不同产卵季节群体的遗传多样性和遗传结构进行研究。结果认为,北太平洋柔鱼 2 个产卵季节群体间的遗传差异不显著,不存在显著的群体遗传结构。随后又根据筛选出的 8 个微卫星位点对北太平洋柔鱼 6 个不同地理位置的遗传多样性及遗传结构进行分析^[25]。分析结果均表明,群体间遗传分化不显著,遗传差异主要来自于个体间。由于两个种群所处的海域缺乏地理上的障碍,加之北太平洋海流的作用以及柔鱼个体较强的游泳能力,使得群体之间具有较强的基因流。

1.2.2.3 日龄与生长

柔鱼生长速度快。根据耳石生长纹的结果,一般认为其生命周期约为 1

年^[26]。柔鱼雌性的寿命略大于雄性^[27]，且雌性个体比雄性生长快^[5]；夏季孵化的个体要比春季孵化的个体生长快^[5]，冬春生群体和秋生群体在不同阶段的生长情况也不相同^[8]。柔鱼生活史早期海水温度的不同可能是造成后期个体生长差异的原因^[3]，幼体时期的海洋环境因子对柔鱼的生长和资源量有着较大的影响^[28]。Forsythe 对头足类幼体时期所处的环境分析后认为，西太平洋柔鱼比中东太平洋柔鱼生长快^[29]。海流交汇区的食物组成和饵料条件也对日龄和生长有着很大的影响^[30]。

目前大多数针对柔鱼生长方程的研究都是基于耳石生长纹数目和胴长的关系而确定的。柔鱼的日龄和生长会受到多方面因素的影响(如食物^[7]、温度^[28]和地理环境等)，因此不同性别、群体、地理区域和不同生长阶段，生长方程的选择和拟合也会有差异。

Yatsu 等分性别、孵化季节、地理区域对柔鱼的日龄和生长进行研究，发现柔鱼生活史中后期(胴长 158~510mm，稚鱼期至成体)的生长模型为线性^[3]；Yatsu 对不同群体的柔鱼生长进行研究，发现秋生群体的幼体生长(胴长约 12mm)符合指数生长方程，随着个体的增长，其生长方程较适合线性^[4,5]；冬春生群体的幼体生长也符合指数生长。

Chen 等对北太平洋海域不同群体柔鱼的日龄生长进行研究，认为不同性别的生长模式存在差异^[6]。其中雄性西部群体符合 Gompertz 生长方程，而东部群体符合幂函数生长方程；雌性西部小型群体和东部大型群体符合 Gompertz 生长方程，西部大型群体和东部小型群体符合幂函数生长方程。此外，不同季节温度的变化也会影响柔鱼的生长情况。

马金等也基于耳石轮纹对北太平洋柔鱼的日龄生长特征进行了研究，结果认为所研究的样本均为冬春生群体，雌雄个体的生长方程均符合线性^[26]：

$$\text{雌性: } ML = 50.149 + 1.272t$$

$$\text{雄性: } ML = 73.048 + 1.06t$$

式中，ML 为胴长(mm)； t 为日龄。

不同年份柔鱼渔获物样本及其日龄组成不同，一方面可能是不同地区、不同时间所采集的样本具有局限性造成的，另一方面也可能是不同年份海洋环境的差异所导致。Arkhipkin 对厄尔尼诺前、发生中和后期三个时间段的茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)样本的日龄生长情况进行分析，发现茎柔鱼在海表温(SST)较低的年份寿命明显较短，而在温度较高的年份寿命较长。因此，今后的研究中对日龄生长情况也应考虑周边环境因子的变化情况^[31]。

1.2.2.4 洄游特征

柔鱼为高度洄游性种类，分布范围十分广泛。目前针对柔鱼洄游的研究仍处

在推断阶段。一般认为^[10]，冬春生群体的早期幼体生活在 35°N 以南的黑潮逆流海区，随后稚鱼向北洄游至黑潮锋面，个体也随之生长，至成熟时期，个体或东北洄游进入 35°~40°N 黑潮和亲潮交汇区。8~10 月柔鱼个体主要分布在 40°~46°N 海域(图 1-3)，由于该群体在北部海域滞留的时间很长，因而该时期也是主要的捕捞时期，8~10 月也成为主要的捕捞季节。10~11 月以后，大量的柔鱼达到性成熟，伴随着亲潮冷水域的扩展向南洄游。雄性相比雌性而言，性成熟的时期早，因此洄游的开始阶段也比较早^[32,33]。

秋生群体中，雌雄个体的洄游路径有着很大的不同。雌性个体的洄游方式与冬春生群体的洄游方式类似，先向北洄游(从亚北极边界再到亚北极锋区)，待个体成熟后再往南洄游至产卵场产卵；雄性个体在整个生长过程中一直栖息于北太平洋副热带海域，直到 7 月份开始向南产卵洄游^[10](图 1-3)。

柔鱼一般在夜晚栖息于 0~70m 水层，白天则下潜至 150~700m 水层，具有垂直洄游的习性。仔稚鱼基本都出现在海水表层^[34-36]。对于不同栖息场所，柔鱼的垂直洄游方式也不同。在索饵场(36°~45°N、164°W~160°E)的夜晚，柔鱼成体分布在海表面和温跃层(40m 左右)之间，随着日出后海表面光线不断增强，柔鱼个体也不断下潜，至日落时又开始上浮至海表面^[37]。而产卵场(27°~30°N、140°~145°E)附近的柔鱼个体，无论在白天还是夜晚，其栖息的水层都较深，这与光强有着密切关系^[37,38]，索饵和逃避敌害也对此分布有着一定的影响^[39,40]。

1.2.2.5 摄食与繁殖

柔鱼在仔稚鱼时期主要捕食浮游动物以及甲壳类，随着日龄的增长，捕食其他鱼类和鱿鱼的比例不断增大。秋生群在 5 月份主要栖息于亚北极边界和副热带锋面之间的过渡区，主要摄食对象为灯笼鱼类和鱿鱼类。7 月份，秋生群体主要以亚北极锋面和亚北极边界之间过渡区的鱼类(*Symbolophorus californiensis*)和其他几种鱿鱼类(*Onychoteuthis borealijaponicus*、*Abraliopsis pfefferi*)为食^[10]。对于冬春生群而言，其栖息环境均在过渡区。5 月份主要以浮游甲壳类(磷虾类、端足类)为食，7 月份则主要摄食皇穆氏暗光鱼(*Maurolicus imperatorius*)^[10]。与此同时其自相残食(Cannibalism)的比例也随着个体生长而不断提高^[10]。

柔鱼雌雄个体在性成熟胴长上差异显著，雄性性成熟胴长为 30~33cm，雌性性成熟胴长为 40~55cm^[41]；Rcoha 等根据排卵类型、产卵式样等特征，认为柔鱼属于“多次产卵型”的产卵策略，即单轮产卵、卵分批产出的类型^[42]；Laptikhovsky 针对在大西洋捕获的柔鱼，估算其繁殖力为 $3.7 \times 10^6 \sim 4.9 \times 10^6$ 怀卵量^[43]。Vijai 等根据在夏威夷海域采集的柔鱼样本，对其性腺成熟等指标进行分析^[44]。对于雌性胴长大于 400mm 的个体，在其卵巢中均发现了卵子。缠卵腺的生长情况也是性腺发育的重要指标之一。由于柔鱼属多次产卵型，因此其输卵

管的饱满度可以被认为是重复产卵的指标之一。也有研究认为^[27,44], 雌性柔鱼首次产卵的胴长应该在 520~540mm, 且其产卵时间较长, 这可能是因为有较多不同种群个体聚集在一起, 也可能是多次产卵现象所造成的。

总的来说, 柔鱼的产卵模式与茎柔鱼、鳶乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)类似^[45,46]。在性未成熟的雌性个体中, 已有大量的卵母细胞存在。随着性腺的发育, 这些卵母细胞的数量大致保持不变, 但是它们之间的发育程度不尽相同。当卵母细胞成熟时, 该细胞从囊泡中通过输卵管释放到性腺中。与此同时, 缠卵腺和输卵管腺也在不断生长。当输卵管中有大量的卵子存在时, 雌性个体就会选择合适的环境(表温 SST 在 21~25℃)产卵^[44]。分批产卵也说明了柔鱼对不稳定环境的高度适应, 因为幼体的存活主要取决于偶然短暂的最适海洋环境^[42]。分批产卵也是热带和亚热带头足类的常见繁殖策略^[47]。

1.2.3 头足类角质颚研究现状

1.2.3.1 角质颚的形态及其发生

头足类的口器位于腕和头部连接的基部, 其肌肉质球体称为口球(buccal mass), 下端连接着消化腺^[48]。口球内部有各种腺体和齿舌(radula)等组织, 角质颚也被包裹在其中。Clarke 在 1962 年对头足类角质颚的外形进行研究, 并且对各个部位进行命名, 确定了专业术语, 对角质颚的测量进行了标准化^[49]。头足类的角质颚分为上颚(upper beak)和下颚(lower beak)两个部分, 为不对称结构, 镶嵌模式由下颚嵌盖上颚, 与鸟嘴的镶嵌模式相反。具体结构术语参考文献^[50]。不同头足类的角质颚形态也各有不同。

由于角质颚的形态不易发生变化, 因此人们开始对它的形态中较为固定的一些径向长度进行测量。目前主要对上下角质颚一共 12 个参数进行测量(图 1-4)。这种测量方法快速简便, 通过相应的分析就能得出结果, 已经广泛应用于种类鉴别及角质颚相应的生长规律等研究中。而径向测量法受到人为和测量工具的影响很大, 同时所测量的结果只能反映出角质颚大小(size)的变化, 而无法对其具有弧度的形状(shape)进行准确的描述。20 世纪 80 年代后期出现的几何形态测量法(geometrics morphometric)不再仅仅关注物体大小的变化, 而更注重对形状的分析 and 重构^[51]。该方法摒弃了传统测量法大量的多余数据(redundant data), 在找出相应的几个地标点(landmark)后, 通过统计方法分析其形状结构发生变化的内在原因, 并且能重新描绘出物体的形状, 使得结果更直观准确。这种新方法在近十几年已经广泛应用于各个领域, 被称为形态测量学的革命(evolution of morphometric)^[52,53]。Neige 等对 16 种鞘亚纲头足类的耳石和角质颚形态进行了

分析比较^[54]，确定了角质颚的地标点(图 1-5)，并且对每个地标点做了相应的定义(表 1-1)。Crespi-abril 研究了角质颚的三维结构，将其放置于四面环绕呈 45°角倾斜的镜子中，在上方进行拍照，将图片导入软件中而获得相应的地标点，并利用地标点之间距离组成的 58 条直线框架来估算 13 个地标点的三维笛卡尔坐标(Cartesian coordinate)，从而对不同群体的阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)角质颚形态进行分析^[55]。许嘉锦也曾用类似的装置对台湾近岸的砂蛸(*Octopus aegina*)与边蛸(*Octopus marginatus*)的角质颚形态进行分析，结果认为几何形态测量法比传统形态测量法更能表现出不同种类间的差异，也可以探讨相关环境对形态的影响^[56]。

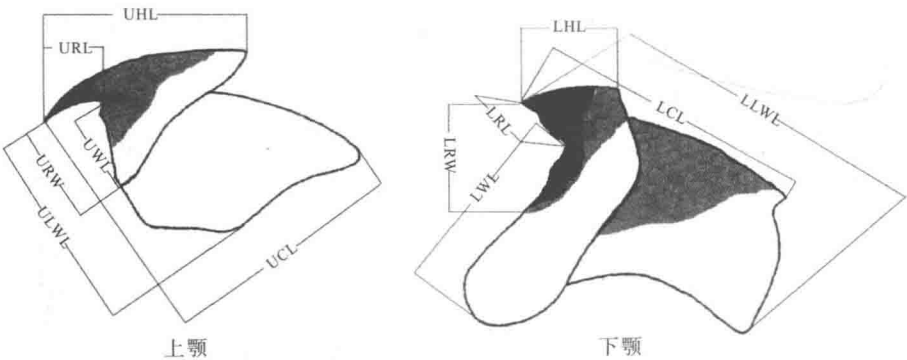


图 1-4 角质颚外部形态测量示意图

UHL. 上头盖长; UCL. 上脊突长; URL. 上喙长; URW. 上喙宽; ULWL. 上侧壁长; UWL. 上翼长; LHL. 下头盖长; LCL. 下脊突长; LRL. 下喙长; LRW. 下喙宽; LLWL. 下侧壁长; LWL. 下翼长

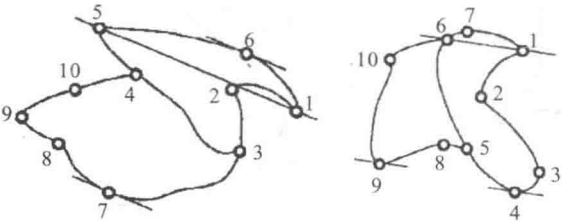


图 1-5 角质颚几何形态测量地标点

表 1-1 角质颚 10 个地标点的定义

上颚		下颚	
地标点	描述	地标点	描述
1	喙的端点	1	喙的端点
2	颚角所在的位置	2	颚角所在的位置
3	翼部与侧壁前端连接处	3	肩部最大弯曲处
4	翼部与侧壁背部交点	4	翼部最低点