

基于耳石的

东太平洋茎柔鱼渔业生态学研究

陈新军 刘必林 易 倩 李建华 / 著



科学出版社

基于耳石的东太平洋茎柔鱼 渔业生态学研究

陈新军 刘必林 易 倩 李建华 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

茎柔鱼在我国远洋鱿钓渔业中占据着极为重要的地位。本书利用耳石微结构、微化学信息以及生物学和渔业生产数据,开展对茎柔鱼的年龄、生长、种群、繁殖、洄游以及适合的产卵场和索饵场等生活史内容的研究,为其资源的可持续利用提供理论基础。全书共分7章:第1章为绪论,分析国内外研究现状和存在的问题;第2章对不同海域茎柔鱼生物学进行比较;第3章对不同海域茎柔鱼种群形态差异进行比较;第4章为基于耳石微结构的茎柔鱼年龄与生长研究;第5章为基于耳石微化学的种群鉴定及洄游路线重建;第6章为基于繁殖特性及生产数据的产卵场与索饵场栖息地研究;第7章给出本书的主要结论以及存在的问题与研究展望。

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。

审图号:GS(2018)6069号

图书在版编目(CIP)数据

基于耳石的东太平洋茎柔鱼渔业生态学研究 / 陈新军等著. — 北京: 科学出版社, 2019.4

ISBN 978-7-03-056371-2

I. ①基… II. ①陈… III. ①柔鱼-海洋渔业-深海生态学-研究-东太平洋 IV. ①Q178.533

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 010386 号

责任编辑: 韩卫军 / 责任校对: 彭 映

责任印制: 罗 科 / 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>

四川煤田地质制图印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2019年4月第 一 版 开本: 720×1000 B5

2019年4月第一次印刷 印张: 10 3/4

字数: 210 000

定价: 96.00 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(NSFC41476129)、
“双一流”学科、上海市高峰学科Ⅰ类(水产学)的资助

前 言

茎柔鱼为大洋性种，广泛分布于东太平洋 $40^{\circ}\text{N}\sim 47^{\circ}\text{S}$ 。它是世界上最主要的头足类资源之一，在我国远洋鱿钓渔业中占据着极为重要的地位，其年产量占我国远洋鱿钓产量的 $1/3$ 以上。了解和掌握茎柔鱼的生活史特性是实现其资源可持续利用的基础，但国际上关于东太平洋公海海域茎柔鱼生活史的研究相当薄弱，为此本书利用耳石微结构、微化学信息以及生物学和渔业生产数据，开展对茎柔鱼的年龄、生长、种群、繁殖、洄游以及适合的产卵场和索饵场等生活史内容的研究，为其资源的可持续利用提供理论基础。

2001 年在中国远洋渔业协会鱿钓工作组的支持下，我国首次对东南太平洋秘鲁外海海域的茎柔鱼资源进行生产性调查；2006~2008 年对智利外海海域茎柔鱼进行探捕调查；2009~2010 年、2013~2014 年分别对哥斯达黎加外海和东太平洋赤道海域的茎柔鱼资源进行探捕调查，取得了大量的一手资料。从 2002 年开始，在中国远洋渔业协会鱿钓工作组的支持下，设立了东南太平洋茎柔鱼资源生产性常规调查项目，每年采集茎柔鱼样本以及生产信息，为茎柔鱼资源监测分析打下了基础。在十多年的茎柔鱼资源开发过程中，上海海洋大学鱿钓课题组在农业部重大专项、国家 863 计划、中国远洋渔业协会资源生产性调查等项目资助下，对东太平洋茎柔鱼渔业生物学进行系统研究，相继发表了相关论文 100 多篇，撰写有关研究生学位论文多篇。本书以上述课题的科研成果为基础，对基于耳石的东太平洋茎柔鱼渔业生态学进行系统总结和归纳，全书分为 7 章。本书的初步研究成果可为该资源的可持续开发和科学管理提供科学依据，丰富头足类学科的内容。

本书可供从事海洋科学、水产和渔业研究的科研人员和研究单位使用。由于时间仓促，覆盖内容广，国内没有同类的参考资料，因此难免会存在不妥之处，希望读者提出批评和指正。

本书得到上海市高峰学科 I 类(水产学)、“双一流”学科国家自然科学基金(编号 NSFC41476129)等项目的资助。同时也得到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的支持，以及农业部科研杰出人才及其创新团队——大洋性鱿鱼资源可持续开发的资助。

目 录

第 1 章 绪论	1
1.1 问题提出	1
1.2 国内外研究现状和存在的问题	3
1.2.1 国内外研究现状	3
1.2.2 存在的问题	12
1.3 研究内容	12
第 2 章 不同海域茎柔鱼生物学比较	14
2.1 材料和方法	14
2.1.1 采样的时间和海域	14
2.1.2 生物学测定	15
2.1.3 研究方法	16
2.1.4 统计检验	16
2.2 结果	17
2.2.1 胴长组成	17
2.2.2 胴长与体重的关系	18
2.2.3 性别比例与性腺成熟度	20
2.2.4 初次性成熟	21
2.2.5 摄食等级	24
2.3 分析与讨论	25
2.3.1 种群结构	25
2.3.2 胴长与体重关系	25
2.3.3 性别比例与性腺成熟度	26
2.3.4 性成熟胴长	28
2.3.5 摄食特性	28
第 3 章 不同海域茎柔鱼种群形态差异比较	30
3.1 材料和方法	30
3.1.1 数据来源	30
3.1.2 分析方法	32

3.2 结果	34
3.2.1 群体划分	34
3.2.2 群体结构差异性分析	36
3.2.3 耳石形态差异比较	38
3.3 讨论与分析	44
3.3.1 茎柔鱼群体结构差异	44
3.3.2 耳石形态差异	44
第4章 基于耳石微结构的茎柔鱼年龄与生长研究	47
4.1 材料和方法	47
4.1.1 数据采集	47
4.1.2 实验方法	50
4.1.3 数据分析	51
4.2 耳石微结构及其生长的研究	53
4.2.1 耳石微结构	53
4.2.2 耳石的生长	56
4.3 利用耳石微结构研究茎柔鱼年龄与生长	60
4.3.1 年龄	60
4.3.2 孵化日期推测	61
4.3.3 生长模型	61
4.3.4 生长率	64
4.4 讨论与小结	70
4.4.1 讨论	70
4.4.2 小结	74
第5章 基于耳石微化学的种群鉴定及洄游路线重建	76
5.1 材料和方法	76
5.1.1 数据采集	76
5.1.2 实验方法	79
5.1.3 数据分析与统计检验	80
5.2 茎柔鱼不同生活史时期耳石微量元素的分析	82
5.2.1 微量元素浓度及其与 Ca 元素的比值	82
5.2.2 不同生长期耳石微量元素与 Ca 的比值	83
5.2.3 不同产卵群体的耳石微量元素与 Ca 的比值	83
5.2.4 不同采样区茎柔鱼耳石微量元素与 Ca 的比值	84
5.3 基于生长初期的耳石微量元素分析茎柔鱼种群结构	85

5.3.1 产卵群划分	85
5.3.2 不同地理群体 element/Ca 差异	85
5.3.3 不同产卵群体 element/Ca 差异	87
5.4 利用 Sr/Ca 和 Ba/Ca 重建茎柔鱼的洄游路线	89
5.4.1 温度与微量元素关系	89
5.4.2 各生活史时期取样点的年龄及其对应日期	90
5.4.3 不同生活史时期耳石微量元素含量	91
5.4.4 不同生活史时期茎柔鱼的空间分布	91
5.5 讨论与小结	93
5.5.1 讨论	93
5.5.2 小结	98
第 6 章 基于繁殖特性及生产数据的产卵场与索饵场栖息地的研究	99
6.1 材料和方法	99
6.1.1 数据采集	99
6.1.2 数据分析	102
6.2 繁殖特性分析及产卵场推测	104
6.2.1 雌雄性别比例	104
6.2.2 性腺指标	106
6.3 利用 two-stage GAM 研究茎柔鱼的索饵场栖息地	119
6.3.1 影响因子的选择	119
6.3.2 模型拟合诊断	120
6.3.3 索饵场栖息环境	122
6.3.4 索饵场位置预测	125
6.3.5 模型验证	126
6.4 讨论与小结	127
6.4.1 讨论	127
6.4.2 小结	130
第 7 章 结论与展望	132
7.1 主要结论	132
7.2 存在的问题与讨论	134
7.3 本研究的创新点	135
7.4 下一步研究	136
参考文献	137
附录 基于 Sr/Ca 和 Ba/Ca 茎柔鱼洄游路线重建计算程序	154

第1章 绪 论

1.1 问 题 提 出

茎柔鱼 *Dosidicus gigas* 隶属柔鱼科 Ommastrephidae 茎柔鱼属 *Dosidicus* (图 1-1), 广泛分布于东太平洋北美洲北部至智利南部, $40^{\circ}\text{N}\sim 47^{\circ}\text{S}$ 海域, 在赤道附近向西延伸至 125°W 。近十年来发现, 其分布向北已延伸至阿拉斯加附近海域, 向南延伸至智利南部高纬度海域(图 1-2)。其中, 以加利福尼亚至智利北部的沿岸至 200~250n mile 的资源密度最为丰富, 主要作业渔场有加利福尼亚湾、哥斯达黎加冷水圈、秘鲁沿岸和外海以及智利沿岸和外海等。茎柔鱼现已成为东太平洋最重要的捕捞对象, 它在海洋中上层生态系统中也扮演着关键角色。

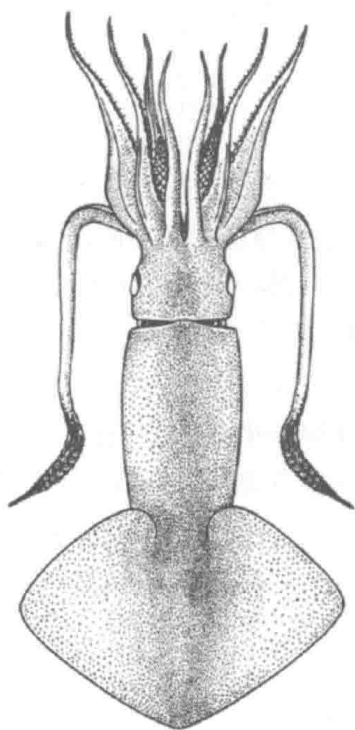


图 1-1 茎柔鱼背视图

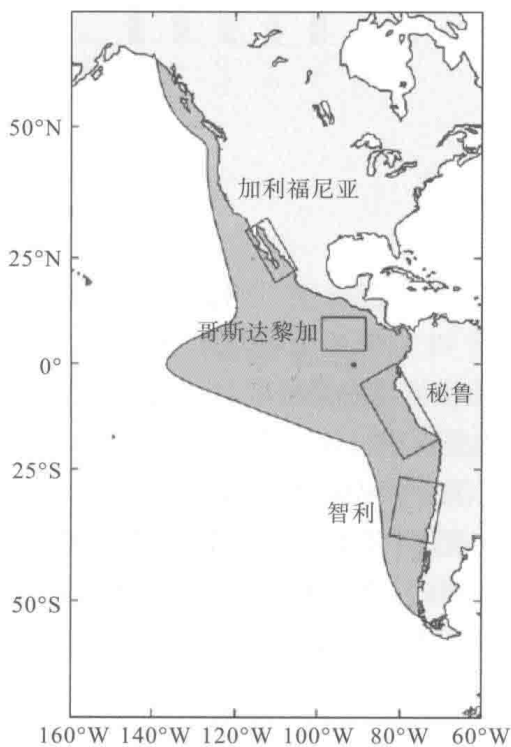


图 1-2 茎柔鱼分布图(长方形中涉海区域为主要作业渔场)

1965年末至1966年初,苏联调查船曾在秘鲁外海、智利近海海域进行调查,发现了大批茎柔鱼群体。茎柔鱼渔业始于1974年,以当地的手钓作业为主,渔获量较少。1991年,日本和韩国鱿钓船在秘鲁水域进行了以茎柔鱼为捕捞对象的试捕与调查工作,并取得了成功。之后,茎柔鱼资源得到大规模的开发。根据联合国粮食及农业组织(Food and Agriculture Organization, FAO)统计,茎柔鱼产量从1991年的 4.6×10^4 t增加到1992年的 11.8×10^4 t,之后至1997年一直维持在 $10 \times 10^4 \sim 20 \times 10^4$ t,1998年受厄尔尼诺事件的影响,其产量下降至历史最低点,仅为 2.7×10^4 t。1999~2002年年产量又逐步恢复至近 40×10^4 t,2004年产量猛增至近 80×10^4 t,之后至2008年基本维持在这个水平(图1-3)。目前,茎柔鱼已成为世界头足类产量最高的种类之一。

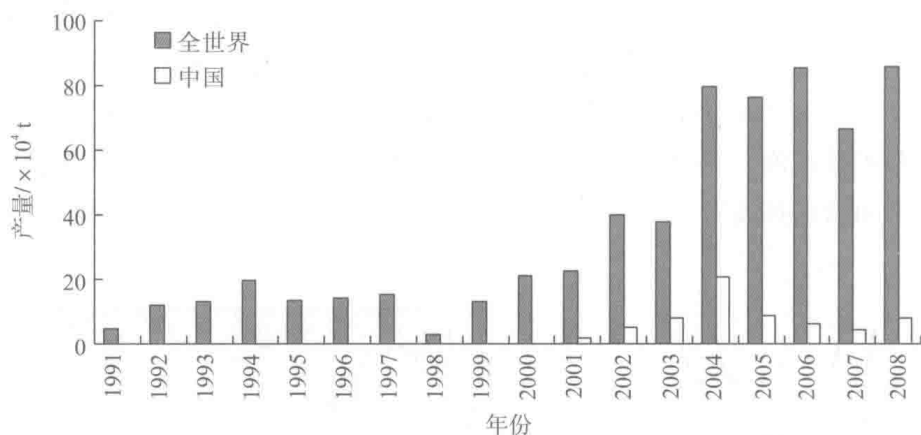


图 1-3 东太平洋茎柔鱼产量图

我国于2001年6~9月在秘鲁外海对茎柔鱼资源进行了首次生产性调查,并取得了成功,当年就有几十艘鱿钓船在秘鲁外海进行生产,其产量达到 1.8×10^4 t。2002年有11家渔业公司共43艘渔船进入该海域生产,年产量达到 5×10^4 t。2004年我国鱿钓船猛增至119艘,产量突破 20×10^4 t。之后,2005~2009年由于茎柔鱼渔获价格较低,经济效益不佳,捕捞产量有所下降,年产量维持在 $4 \times 10^4 \sim 8 \times 10^4$ t,作业渔船减少至50艘左右。其间,2006~2009年在农业部探捕项目的支持下,我国鱿钓渔船分别对智利和哥斯达黎加外海茎柔鱼资源进行了探捕,取得了探捕期间平均日产量超过5 t的好成绩。目前,东太平洋茎柔鱼渔业在我国远洋鱿钓渔业中占据着极为重要的地位,其年产量约占我国远洋鱿钓产量的1/3以上。

茎柔鱼曾是经济鱼类的优良钓饵,也可做鱼粉,现已成为人们食用的重要海产品,市场需求量大。其资源量、补充量、渔获个体大小受海洋环境影响明显。研究认为,在哥斯达黎加外海,厄尔尼诺年份茎柔鱼产量高,拉尼那年份则产量

低。在智利海域,2000年以后才出现大量茎柔鱼资源量,2005年产量达到 30×10^4 t。在秘鲁海域,温暖的年份茎柔鱼以小型和中型个体为主,大型个体很少。这些现象的发生目前还难以合理地解释。

为了确保东太平洋渔业资源的可持续利用,世界各国一方面加强对公海主要经济种类的基础研究和资源调查,另一方面通过成立区域性国际渔业组织对资源进行管理。东南太平洋等区域性国际渔业管理组织已着手对茎柔鱼、竹筴鱼等资源进行管理,对生产统计数据进行规范,今后趋势是对茎柔鱼等资源实行基于生态系统的渔业管理。为了充分了解东太平洋茎柔鱼种群资源的变动,增强我国在国际性管理组织中的话语权,需要对其年龄、生长、种群、繁殖、洄游特性以及适合的产卵场和索饵场等生活史内容进行系统的研究。为此,本书期望利用耳石微结构和微化学等技术,对茎柔鱼生活史过程及其主要栖息地特性进行研究,以便能够了解其种群动力学特性,为确保该资源的合理开发和科学管理提供基础。

1.2 国内外研究现状和存在的问题

1.2.1 国内外研究现状

1.2.1.1 年龄与生长的研究

年龄与生长是研究鱼类生活史的最基本内容之一,其研究方法主要包括体长频度法、实验室饲养法、标记重捕法和硬组织生长纹研究法。

体长频度法认为,头足类的生长与鱼类一样,属于渐近式生长,适合用 Von Bertalanffy 生长方程来描述(Jarre et al., 1991)。Jackson 等(2000)根据枪乌贼 *Loligo* spp. 的生物学特性和胴长数据,利用 ELEFAN 软件模拟得出其寿命大于 35 个月,而实际上枪乌贼生命周期仅 200d。大多数头足类产卵期长,如科氏滑柔鱼 *Illex coindetii* (González, 1994),且存在较大规模的洄游现象,导致不同世代的群体混居在一起,因而在做年龄和生长分析时无法排除群体之间的干扰。鉴于头足类这种常年产卵、生长迅速、生命周期短的特性(Alford and Jackson, 1993; Jackson, 1994),一些学者认为体长频度法不适合用来研究头足类的年龄和生长(Caddy, 1991; Jackson and Choat, 1992; Jackson et al., 1997)。

实验室饲养法研究头足类年龄始于 20 世纪 60 年代(Itami et al., 1963; Choe, 1966)。尽管在实验室内可以通过控制实验环境以达到其生长要求,但是

该方法还是存在诸多不足之处。头足类尤其是重要大洋性柔鱼类很难在实验室条件下饲养,其幼体死亡率极高,存活时间短,且在实验室控制条件下所得的生长曲线不能完全适合野生条件下的多变环境(Boletzky and von Hanlon, 1983)。

标记重捕法避免了实验室饲养法引起的环境不匹配的缺点。头足类的首次标记重捕实验是 Soeda 于 1927 年在太平洋褶柔鱼 *Todarodes Pacificus* 上进行的 (Soeda, 1950), 他通过该实验成功分析了太平洋褶柔鱼的洄游路线。自此之后, 机械、化学以及电子标记被应用到一些头足类的标记研究当中。然而, 该方法最大的缺点是回捕率极低, 往往几千尾的标记鱼只能回捕几尾。此外, 这些不同种类的标记或多或少会干扰标记对象的生理活动, 也可能使它们受到感染, 因而更容易被捕食者攻击。尽管如此, 标记重捕法还是成功地估算了一些头足类自然生长条件下的生长状况。

相比以上方法, 基于硬组织生长纹的年龄和生长研究方法开始得相对较晚 (Young, 1960)。头足类的硬组织, 如耳石 (statolith)、柔鱼类的角质内壳 (gladius)、乌贼类的石灰质内壳 (sepion)、蛸类退化的骨针 (vestigial shell)、角质颚 (beaks) 甚至眼睛晶体 (crystalline lens) 都具有生长纹, 而其中的一些组织已在年龄和生长中得到了应用 (Sifner, 2008)。

角质内壳可用来研究柔鱼类的年龄和生长。它由角质层 (periostracum)、介壳层 (ostracum)、内壳层 (hypostracum) 三部分组成, 每一层都有生长纹。对不同种类而言, 能够反映实际年龄的壳层有所不同, 如科达乌贼 *Kondakovia longimana* 的角质层 (Arkhipkin and Bizikov, 1991) 和贝乌贼 *Berryteuthis magister* 的内壳层 (Bizikov, 1991) 生长纹数与实际年龄相符, 而鸢乌贼 *Sthenoteuthis oualaniensis* (Bizikov, 1995) 的介壳层生长纹数接近实际年龄。尽管科达乌贼和阿根廷滑柔鱼等种类生长纹的日周期已得到了验证, 但是相对于整个柔鱼类来说还是很少, 需要在今后的研究中不断完善。

乌贼类的石灰质内壳中存在明显的生长薄片 (lamellae), 但是有关生长薄片的日周期性存在着争议。一些学者认为生长薄片具有日周期性, 一些学者认为薄片数与乌贼的生长相关, 但是其沉积不具有周期性 (Ré and Narciso, 1994), 更多学者认为生长薄片的沉积周期性与其生活环境的温度息息相关 (Richard, 1969; Bettencourt and Guerra, 2001)。Bettencourt 和 Guerra (2001) 通过对比试验发现, 乌贼在饲养水温为 13~15℃ 和 18~20℃ 的条件下, 形成一个生长薄片分别约需要 8 天和 3 天。因此, 只有在水温恒定情况下, 用乌贼类内壳鉴定年龄才是可靠的。

蛸类、柔鱼类均与乌贼类不同, 它们没有角质内壳和石灰质内壳, 然而学者们在其角质颚和退化的骨针中发现了生长纹结构, 并用来研究其年龄与生长

(Raya and Hernández-González, 1998; Hernández-López et al., 2001; Doubleday et al., 2006; Hermosilla et al., 2010)。Hernández-lópez 等(2001)研究发现,在真蛸 *Octopus vulgaris* 的样本中,有 48.1% 的仔鱼角质颚轮纹与其生长天数相等,22.2% 和 29.6% 的样本分别多于和少于生长天数,因此孵化后角质颚的轮纹基本符合一日一轮。Barratt 和 Allock(2010)研究了球形深海多足蛸 *Bathypolypus sponsalis*、尖盘爱尔斗蛸 *Eledone cirrhosa*、塞特巨爱尔斗蛸 *Megaleledon setebos* 和苍白蛸 *O. pallidus* 四种蛸类骨针的生长纹结构。Doubleday 等(2006)和 Hermosilla 等(2010)先后证明了苍白蛸和真蛸骨针生长纹的日周期性。

耳石是位于平衡囊内起平衡作用的一对硬组织,其信息储存稳定,是研究头足类年龄和生长最为广泛和有效的硬组织材料。基于耳石生长纹的年龄与生长的研究需要以日龄鉴定的准确性(轮纹数的测量值接近真实值)和精确性(同样实验条件和测量方法下轮纹的测量值可重复性高)作为基础(刘必林,2006),其影响的因素有:①轮纹计数方法的科学性。一般情况下,每一个耳石的轮纹由不同观察者分别计数一次,如果两者计数的轮纹数目与均值的差值低于 10%,则认为计数准确,否则再分别计数一次然后取四次平均值。②日轮与亚日轮的鉴别。头足类研究者们常在耳石中观察到亚日轮,如莱氏拟乌贼 *Sepioteuthis lessoniana* (Jackson, 1990)、贝乌贼(Arkhipkin et al., 1996)、安哥拉褶柔鱼 *Todarodes angolensis* (Villanueva, 1992)和鸢乌贼等(刘必林,2006),温度的波动可能是影响其形成的主要原因,因此在日龄的鉴定过程中需要注意区分亚日轮,以免影响年龄鉴定的准确性。③初始轮纹(零轮)的确定。闭眼亚目如乌贼类零轮形成于胚胎发生时,即在胚胎发育期已有轮纹沉积,诞生轮则形成于幼体孵化时,因此零轮早于诞生轮(Morris, 1991a);而多数开眼亚目如柔鱼类胚胎发育期没有轮纹沉积,因此零轮即诞生轮(Balch et al., 1988)。

头足类耳石的生长纹由明纹和暗纹两部分组成,明纹主要成分为碳酸钙,暗纹主要成分为有机物质(Bettencourt and Guerra, 2000)。成体耳石背区轮纹根据宽度可分成后核心区(postnuclear)、暗区(dark zone)和外围区(peripheral zone)三个部分(Arkhipikn, 2005),各区的形成与个体主要发育期相关。耳石暗区(轮纹最宽)和外围区(轮纹最窄)可能是性腺开始发育到性成熟时期摄入的食物量降低所致(Kristensen, 1980; Morris and Aldrich, 1985)。Arkhipkin 和 Perez(1998)分析认为,耳石暗区与外围区的过渡区与性成熟开始无关,但可能与食性变化有关,暗区形成时期以甲壳类为食,外围区形成时期以鱼类和其他头足类为食。有些学者则认为,暗区与外围区域的过渡区与浮游时期转移到深水生活有关(Jackson, 1993; Arkhipikn, 1997)。

影响生长纹清晰度的因素有很多,主要可以概括为以下三种观点:①离子作用观点认为,耳石晶体规律性沉积与离子作用相关,离子种类与浓度变化影响轮纹的清晰度(Morris, 1991b)。②有机蛋白调控观点认为,生长纹沉积与蛋白质分泌明显相关(Kristensen, 1980),有机物含量差异影响轮纹的清晰度(Bettencourt and Guerra, 2000),其中不溶性蛋白是主导因素(Durholtz et al., 1999)。③钙/蛋白质比值观点认为,生长纹及其附近不连续区域中钙/蛋白质的比值决定了其清晰度,减小该比值可使清晰度增加(Durholtz and Lipinski, 2000)。

Young(1960)首先在真蛸 *Octopus vulgaris* 耳石中发现生长纹结构,直到1979年 Lipinski(1979)才正式提出“一生长纹等于一天”的假说,为了证明这一假说的可靠性需要对头足类耳石轮纹日周期性沉积进行证实。目前关于头足类耳石生长纹日周期性证实主要有三种方法:①连续采样法,记录每次样品的平均轮纹数,该方法已应用于滑柔鱼 *Illex illecebrosus*、阿根廷滑柔鱼、新西兰双柔鱼 *Nototodarus sloanli* 等的年龄研究,其结论基本支持“一日一轮”的假说(Uozumi and Ohara, 1993),缺陷在于连续取样的时间间隔不好把握,迁移、死亡等因素带来的偏差无法避免。②实验室饲养法,通过生长纹数与已知年龄对照,是其周期性的证实最直接的方法,该方法已证实了三角钩腕乌贼 *Abralia trigonura*、莱氏拟乌贼生长纹具有日周期性(Bigelow, 1992; Jackson et al., 1993)。由于只有少数种类可在实验室饲养,且饲养环境与野生环境存在差异,所以生长纹日周期性结果可能产生偏差。③化学标记法,通过计数标记后或标记间的生长纹数与已知饲养天数对照,该方法使枪乌贼、夜光枪乌贼 *Loliolus nocticula*、普氏枪乌贼 *Doryteuthis plei*、好望角枪乌贼的生长纹日周期性得到了证实(Lipinski et al., 1998; Villanueva, 2000; Durholtz et al., 2002; Jackson and Forsythe, 2002)。

自从在头足类耳石中发现生长纹结构以来,基于耳石轮纹计数的年龄估算在头足类中得到了广泛应用,其中以柔鱼科 Ommastrephidae 和枪乌贼科两经济科类为研究重点,少数见于乌贼科 Sepiidae、微鳍乌贼科 Idiosepiidae、武装乌贼科 Enoploteuthidae、火乌贼科 Pyroteuthidae、菱鳍乌贼科 Thysanoteuthidae、爪乌贼科 Onychoteuthidae、黯乌贼科 Gonatidae、大王乌贼科 Architeuthidae、狼乌贼科 Lycoteuthidae、鱼钩乌贼科 Ancistrocheiridae, 它们的寿命一般为1年左右,很少大于2年。

目前,头足类常用生长模型有线性、指数、幂函数、逻辑斯谛(Logistic)等多种。然而,由于头足类的年龄和生长受生物(饵料、敌害、空间竞争等)、非生物(温度、光照、盐度等)以及地理环境等多方面因素的影响,因此同种头足类的

不同性别、种群、地理区域之间,甚至不同生长阶段,适合的生长方程常会有异。根据耳石估算的年龄建立生长方程时要灵活运用,应针对不同情况选用适合的生长模型,尤其在研究头足类整个生命周期内的生长时需采用多种生长模型相结合的方式。

1.2.1.2 种群结构的研究

头足类种群结构的研究已经取得了很大的进展,传统的形态学和生态学方法为头足类种群鉴定提供了基本的手段,运用头足类耳石的生长轮,对其年龄、生长和产卵期、产卵地等进行推算是当前研究的主要手段,分子生物技术和分子遗传学标记是研究头足类种群的新兴手段。

形态学方法是鉴别种群的传统方法,它通过对分节特征、体型特征和解剖学特征进行测量和鉴定,依据这些特征的差异程度来划分种群。但是,研究认为头足类硬组织(如内壳、角质颚和耳石等)因其具有稳定形态特征,要比利用软组织(如腕足、触腕和外套部等)来研究种群可靠。Nigmatullin(1989)认为,外套膜厚度、鳍长、腕长、触腕吸盘直径,以及茎化腕等软体部位的特征不适合用来鉴定阿根廷滑柔鱼种群,而 Bruneti 等(1992)发现,阿根廷滑柔鱼夏生群和北巴塔哥尼亚群的耳石形态差异显著,可用来划分群体。耳石的微结构特征也常被看作种群划分的依据。Natsukari 等(1988)根据耳石推算的孵化期将剑尖枪乌贼分为暖水性和冷水性两个种群。Argüelles 等(2001)根据耳石的日增长量及其亮纹带等,将秘鲁海域的茎柔鱼划分为胴长小于 490mm 和大于 520mm 的两个种群。Arkhipkin(1993)认为,分布在大洋和大陆架的阿根廷滑柔鱼,它们的耳石生长纹的颜色、清晰度等存在着显著的差异。

生态学种群鉴定方法通常包括不同生态条件下种群的生活史及其参数的差异性比较,如生殖指标、生长指标、年龄指标、洄游分布、寄生虫以及种群数量变动等。这些生态离散性和差异性产生于时间和空间的不均匀性,其中生殖及分布区的隔离往往成为判别种群的最重要标志。Segawa 等(1993)根据产卵模式对冲绳浅海海域莱氏拟乌贼种群结构进行了研究,认为该海域的莱氏拟乌贼不止 1 个种群。分布在新西兰南部海域的新西兰双柔鱼和分布在新西兰北部海域的澳洲双柔鱼 *Nototodarus gouldi*, 被认为是由于地理分布隔离所形成的。

近年来,随着分子生物学技术的迅速发展,随机扩增多态性 DNA(RAPD)、微卫星 DNA、线粒体 DNA 序列多态性等分子遗传学标记已经逐渐应用于头足类的种群结构及遗传多样性的研究之中。尽管目前已在 20 多种头足类物种中进行了研究,但是绝大多数种类的遗传变异性都相当低,往往只适合于种或者种以上头足类的鉴定。Sandoval-Castellanos 等(2007)通过 RAPD 法分析,将智利、秘

鲁和墨西哥海域的茎柔鱼分为南半球和北半球两个种群,但是无法进一步细分。闫杰等(2011)通过分子生物学方法分析了哥斯达黎加和秘鲁外海茎柔鱼的遗传变异情况,结果只有部分个体存在差异。

1.2.1.3 繁殖特性的研究

头足类繁殖生物学已渐渐地成为头足类生物研究的热点。Rocha 等(2001)综述了头足类的繁殖策略,将头足类产卵模式分为:瞬时终端产卵(simultaneous terminal spawning)型、多轮产卵(polycyclic spawning)型、多次产卵(multiple spawning)型、间歇性终端产卵(intermittent terminal spawning)型和持续产卵(continuous spawning)型 5 种,茎柔鱼属于多次产卵型。近年来,我国学者也相继开展了有关头足类种群遗传、增养殖及繁殖行为等研究。施慧雄等(2008)从繁殖习性、性腺发育及配子发生、性腺激素、生殖系统的特异性蛋白等方面综述了头足类动物的基础繁殖生物学。

茎柔鱼繁殖力强,雌性最大怀卵量可达 320 万枚,一般为 30 万~130 万枚,卵径 0.8~1.0mm;胴长 250~350mm 的成熟雄性精荚 300~1200 个。茎柔鱼全年产卵,南半球高峰期在春季和夏季,产卵场通常位于大陆架斜坡及其临近的大洋水域。茎柔鱼通常夜间在表层水域交配,交配时,雌雄头对头,雄性个体将精荚排在雌性的纳精囊内。胚胎在 18℃ 时孵化需要 6~9d,初孵幼体体长 1.1mm 左右,仔鱼胴长 1~10mm,稚鱼胴长 15~100mm,亚成鱼胴长 150~350mm,成鱼胴长 400mm 以上(Nigmatullin et al., 2001)。茎柔鱼的性别比例、初次性成熟胴长等繁殖生物学指标时间和空间波动明显(Keyl, 2009)。

1.2.1.4 耳石微化学的研究

近年来,基于生物体钙化组织中微量元素和同位素等微化学成分的分析,已成为研究和分析海洋生物种群结构与栖息环境的一种新兴手段,它在珊瑚骨骼、双壳类贝壳、腹足类和鱼类的耳石研究中得到了广泛应用。头足类耳石与鱼类耳石享有许多相似的地球化学和微结构特性,主要成分为碳酸钙,均具有由蛋白质和文石交替形成的周期性生长纹,两者的相似性使其微化学成分在头足类研究中的应用具有了可能性。

目前用于头足类耳石微量元素分析的方法主要有:质子 X 射线荧光分析(proton-induced X-ray emission, PIXE)法、电子探针微区分析(electron probe microanalysis, EPMA)法、电感耦合等离子体质谱(inductively coupled plasma mass spectrometry, ICP-MS)法、激光剥蚀-电感耦合等离子体质谱(laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry, LA-ICP-MS)法等。

PIXE法可用来分析耳石不同截面的元素分布情况,一次测量可同时分析几种元素,空间分辨率为 $3\mu\text{m}$,一般用来分析含量较高的微量元素,如Sr、Ca、Fe等。EMPA法分析时不会对样品造成较大程度损伤,空间分辨率 $1\sim 3\mu\text{m}$,它可从时间序列上准确探测出浓度大于 300ppm ($1\text{ppm}=1\times 10^{-6}$)的微量元素,在头足类中一般用于分析Sr/Ca。LA-ICP-MS近年来被广泛应用于头足类耳石微区的元素分析,该方法优点在于样品制备和测试简单、空间分辨率高、检测限低,可从时间序列上分析耳石断面上绝大多数元素。ICP-MS法与以上几种方法不同,不能从时间序列上测试耳石不同微区的微量元素,但是它不仅可测试耳石整体的微量元素,而且可分析头足类生活的水环境以及食物样本中的微量元素,其优点是敏感度高,可同时测量出多种含量极低的痕量元素。

头足类耳石记录了头足类整个生命周期内所生活的水环境特征,而水环境的变化导致耳石微量元素的改变。由于耳石的非细胞性和代谢惰性,水环境中沉积在耳石中的化学元素基本上是永久性的。通过周围水环境和耳石中微量元素的相关信息分析,不仅可以有效地划分头足类群体,而且对头足类的洄游、繁殖、产卵等生活史分析,以及温度、盐度、食物等栖息环境的重建起着重要作用。

Arkhipkin等(2004)研究发现,巴塔哥尼亚枪乌贼*Loligo gahi*的不同地理群和不同季节产卵群,其耳石的微量元素变化明显。秘鲁海域头足类的耳石Mn/Ca、Sr/Ca和Ba/Ca较大西洋的低,而Mg/Ca较大西洋的高;秋生群的耳石Ba/Ca和Cd/Ca随着个体性成熟度增加而增大,而春生群的耳石Ba/Ca和Cd/Ca随着个体性成熟度增加而减小;秋生群的Mg/Ca和Mn/Ca随着性成熟度增加而减小,春生群的Sr/Ca和Ba/Ca随着性成熟度增加而增大。Ikeda等(1996a)研究不同地理区域的两种太平洋褶柔鱼种群发现其耳石Sr/Ca存在明显差异;而Rodhouse等(1994)研究分别采自南极锋面区(Antarctic polar frontal zone, APFZ)和巴塔哥尼亚陆架外缘区同一种群的七星柔鱼*Martialia hyadesi*则发现耳石Sr/Ca无明显差异。

Ikeda等(1996a)根据耳石微量元素的分析,不仅重建了太平洋褶柔鱼的生活水温,而且还得出亚北极大型群与对马岛小型群产卵场和洄游路线完全不同。Yatsu等(1998)通过对耳石不同生长阶段Sr元素的分析,推断柔鱼幼体生活水温较成体要高。福氏枪乌贼*Loligo forbesi*不同生长阶段耳石中Sr元素变化明显,推断其生命周期内可能经历不同水环境下的大范围移动。Arkhipkin等(2004)根据耳石Cd/Ca和Ba/Ca的变化推断冬季巴塔哥尼亚枪乌贼在深水生活。Zumholz(2005)运用LA-ICP-MS法从时间序列上分析了贻乌贼*Gonatus fabricii*耳石中的9种微量元素,一方面从Ba/Ca的变化证实了贻乌贼幼年期生活在表层水域而成年期生活在深层水域,另一方面根据耳石中心至外围区U/Ca和Sr/Ca