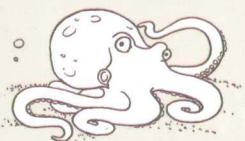
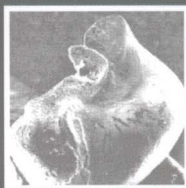
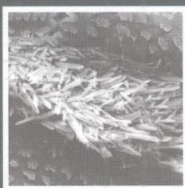


TOUZULEI ERSHI



头足类耳石

刘必林 陈新军 陆化杰 马金 著



科学出版社

头 足 类 耳 石

刘必林 陈新军 陆化杰 马 金 著

科学出版社

北 京

内 容 提 要

本书共分七章,内容包括头足类耳石的类型、形态特征、成分组成与功能机理;耳石的提取、制备与观测;耳石微结构特征、轮纹形成机理与日周期性证实;耳石微化学研究方法、内容及大洋性柔鱼耳石微化学成分;生物和非生物因子对耳石生长的影响;耳石形态、微结构、微化学的应用;耳石在分类学、年龄估算、种群鉴定、孵化日期和生长率推算、生活环境的重建以及生活方式的研究。

本书可作为海洋生物、水产和渔业研究等专业的科研人员,高等院校师生,以及从事相关专业生产、管理部门的工作人员使用和参考。

图书在版编目(CIP)数据

头足类耳石 / 刘必林等著. —北京: 科学出版社,
2010

ISBN 978-7-03-029700-6

I. 头… II. ①刘… III. ①耳石-研究
IV. ①Q954.53

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2010) 第 238693 号

责任编辑: 韩卫军 唐静仪 / 封面设计: 四川胜翔

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

*

2011年1月第一版 开本: B5(720×1000)

2011年1月第一次印刷 印张: 13 1/4

印数: 1—1 000 字数: 250 000

定价: 39.00 元

本书由以下项目联合资助

- 国家自然科学基金项目：智利外海茎柔鱼耳石微结构和微化学研究（批准号：No. 40876090）
- 上海市优秀学科带头人计划：基于耳石信息研究东北太平洋公海茎柔鱼生长、种群和生活史过程（编号：No. 10XD1402000）
- 上海市教委曙光跟踪计划：智利外海茎柔鱼耳石微结构研究（编号：No. 08GG14）
- 上海市教委科研创新计划：利用耳石推测茎柔鱼的年龄、种群及栖息环境（批准号：No. 10YE127）
- 上海市第三期重点学科：捕捞学（批准号：No. S30702）

前 言

头足类被联合国粮农组织确定为人类未来重要的蛋白质来源，资源蕴藏量极大，可分为两个亚纲、8个目、6个亚目、46个科、13个亚科、147个属、756种。它广泛分布于热带、温带和寒带海区，是大型鱼类和海洋哺乳动物的重要食饵，位居海洋营养级金字塔的中层，具有承上启下的作用。随着传统底层鱼类资源的衰退，头足类资源的开发和利用越来越得到各国的重视。因此，研究头足类的基础生物学、渔业生态学等具有极为重要的意义。

近10多年来，由于微化学技术、光学显微技术等新技术的发展，对头足类基础研究的不断深入，其中最为活跃和热点的领域，就是对头足类耳石的研究。由于头足类通常具有生长快、寿命短（产完卵即死）、易受海洋环境影响等特点，其耳石沉积不可逆性且生长贯穿整个生命历程，是一种很好的生态信息载体，因此，研究头足类耳石比鱼类意义更大。目前头足类耳石已被用来研究分析种群结构、生长测定、寿命估计、日轮鉴定、性成熟和产卵期、产卵地的推算等，同时也被用来调查头足类生活史（包括洄游移动的时间、路线和速度等）。

本专著在国家自然科学基金（NSFC40876090）、上海市优秀学科带头人计划（10XD1402000）、上海市教委曙光跟踪计划（08GG14）和上海市教委科研创新计划（10YE127）等项目的科研成果基础上，对头足类耳石的基础研究及其应用现状进行了综合介绍。专著共分7章，第一章对耳石结构、功能、形态和成分组成进行了介绍；第二章描述了耳石的提取、制备与观测；第三章为耳石形态及其应用；第四章为耳石微结构及其年龄与生长的研究；第五章为耳石微化学及其应用；第六和第七章分别为环境对耳石生长的影响，以及耳石信息分析。

本专著针对性和系统性强，内容丰富。可供从事水产界、海洋界的科研、教学等科学工作者和研究单位参考使用。由于时间仓促，覆盖内容广，国内没有同类的参考资料，因此难免会存在一些错误。望各读者提出批评和指正。

上海海洋大学海洋科学学院
大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室
作者

目 录

前 言

第一章 耳 石	(1)
第一节 平衡囊	(1)
一、平衡囊结构和类型	(1)
二、平衡囊功能	(3)
第二节 耳石外部形态特征	(5)
一、耳石外部形态	(5)
二、耳石形态变化	(7)
三、部分鳉乌贼科 <i>Gonatidae</i> 仔鱼耳石形态变化	(9)
四、部分头足类成鱼耳石形态特征	(11)
第三节 耳石成分	(16)
一、无机物和有机大分子	(16)
二、微量元素	(18)
三、同位素	(19)
第四节 耳石功能	(20)
一、耳石相对总长与胴长关系	(20)
二、耳石调节运动机制	(20)
第二章 耳石提取、制备与观测	(23)
第一节 耳石的提取、保存与制片	(23)
一、实验工具、材料、试剂和仪器	(23)
二、耳石的提取、保存与制片	(25)
第二节 耳石切片观测	(31)
一、观测方法	(31)
二、日龄鉴定与计数	(34)
第三章 耳石形态学	(36)
第一节 耳石形态学研究内容与方法	(36)
一、研究方法	(36)

二、研究内容	(41)
第二节 耳石形态学的应用	(48)
一、耳石形态在头足类分类和种类判定中的应用	(49)
二、耳石形态在头足类种群识别中的应用	(55)
三、耳石形态在渔业生态方面的应用	(56)
第三节 个体大小和性成熟对耳石形态的影响	(58)
一、个体大小对耳石形态的影响	(58)
二、性成熟对耳石形态的影响	(61)
第四节 印度洋西北海域鸢乌贼耳石形态特征分析	(64)
一、形态特征	(64)
二、耳石生长	(65)
三、讨论与分析	(68)
第五节 东南太平洋智利外海茎柔鱼耳石形态特征分析	(68)
一、形态特征	(69)
二、耳石生长	(70)
三、讨论与分析	(74)
第六节 东太平洋哥斯达黎加外海茎柔鱼	(75)
一、耳石形态特征	(75)
二、耳石生长	(78)
三、讨论与分析	(80)
第七节 西北太平洋海域柔鱼耳石形态特征分析	(82)
一、耳石形态特征	(82)
二、耳石生长	(83)
三、分析与讨论	(84)
第八节 西南大西洋阿根廷外海阿根廷滑柔鱼	(85)
一、形态特征	(85)
二、耳石生长	(86)
三、讨论与分析	(90)
第四章 耳石微结构	(91)
第一节 耳石微结构特征	(91)
一、耳石晶体结构	(91)
二、轮纹结构特征	(94)
第二节 耳石轮纹形成机理	(101)
一、耳石轮纹形成机理	(101)
二、影响轮纹清晰度因素	(105)

三、初始轮纹的确定	(106)
第三节 轮纹日周期性证实	(107)
一、连续采样法	(107)
二、实验室饲养法	(111)
三、化学标记法	(113)
四、天然标记法	(118)
五、讨论与分析	(119)
第四节 耳石轮纹在年龄和生长研究中的应用	(120)
一、年龄鉴定与寿命估算	(121)
二、生长模型	(126)
三、生长与生长率	(127)
四、孵化期	(132)
五、分析与讨论	(136)
第五节 印度洋西北海域鸢乌贼年龄和生长	(136)
一、耳石微结构	(137)
二、群体组成	(137)
三、年龄与孵化日期	(138)
四、生长	(138)
五、分析与讨论	(141)
第六节 东南太平洋智利外海茎柔鱼年龄和生长	(143)
一、耳石微结构	(143)
二、群体组成	(143)
三、年龄结构	(144)
四、孵化日期和产卵群体推算	(145)
五、生长模型与生长参数估算	(145)
六、分析与讨论	(149)
第七节 西北太平洋柔鱼年龄和生长	(150)
一、微结构特征	(150)
二、群体组成	(151)
三、年龄结构	(152)
四、孵化日期	(153)
五、生长	(153)
六、分析与讨论	(158)
第五章 耳石微化学	(161)
第一节 耳石微化学的研究内容与方法	(161)

一、研究方法	(161)
二、研究内容	(163)
第二节 耳石微化学的应用	(165)
一、种群划分	(166)
二、生活史分析	(166)
三、栖息环境重建	(166)
第三节 柔鱼耳石微量元素组成	(168)
一、耳石元素种类及组成	(168)
二、耳石核心至背区边缘各元素与钙元素的比值变化	(169)
三、温度对微量元素沉积的影响	(171)
四、不同孵化月份的柔鱼的耳石核心处微量元素比较	(173)
五、标记轮微量元素分析	(173)
第六章 环境对耳石生长的影响	(175)
一、温度	(175)
二、盐度	(176)
三、光周期	(176)
四、食物	(176)
五、分析与讨论	(177)
第七章 耳石信息分析	(179)
一、年龄	(179)
二、孵化日期	(180)
三、生长率	(180)
四、耳石生长纹月周期性	(181)
五、个体发育期转变	(182)
六、意外事件	(183)
七、交配事件	(183)
八、栖息环境	(184)
九、微化学元素指纹	(185)
十、分类学	(185)
十一、生活方式鉴定	(185)
参考文献	(187)

第一章 耳 石

第一节 平衡囊

头足类的平衡囊(Statocyst)位于头部后腹部,为头软骨(Cephalic cartilage)所包围(图 1-1),其内包含耳石(Statolith),是感应直线(重力)加速度、角加速度和低频声音的感觉器官(陈新军等, 2009),它操纵和控制着头足类生物的身体平衡和运动行为(Arkhipkin et al., 2000)。

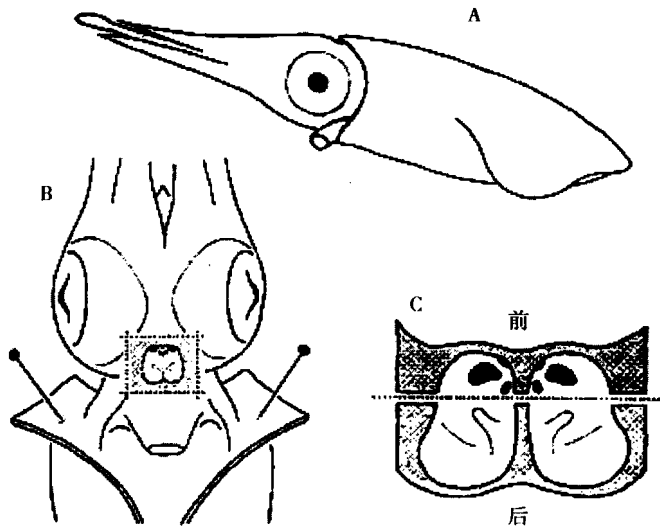


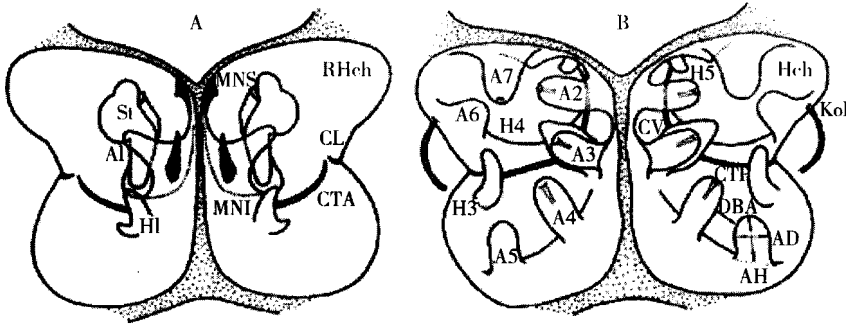
图 1-1 头足类平衡囊位置示意图(引自 Budelmann, 1990)

一、平衡囊结构和类型

头足类的平衡囊研究开始于 140 多年前(Ovsjannikow et al., 1867)。平衡囊可分为 3 种最基本的类型(Budelmann, 1988): ①鹦鹉螺型, 其结构简单, 为鹦鹉螺类特有; ②八腕型, 其结构复杂, 为蛸类特有, 种间特征变化明显; ③十腕型, 其结构复杂, 为十腕类 Decapodiformes(乌贼类和鱿鱼类)特有, 种间特征变化明显。

1. 平衡囊结构

十腕类的平衡囊分为前、后两室：前室有 3 个被称作感觉平衡斑(Maculae)的感觉上皮细胞块(Sensory epithelium plates)，即主听斑(Macula statica princeps, MSP)、上方小听斑(Macula neglecta superior, MNS)和下方小听斑(Macula neglecta inferior, MNI)，前者上方覆盖耳石(Statolith)，后两者上方各覆盖一个平衡锥(Statoconial layers)(图 1-2)(Budelmann et al., 1973; Ferguson et al., 1994)，耳石仅翼部与听斑相连，而平衡锥完全与听斑相连(Budelmann, 1990)；后室约有 12 个软骨质突起，直的突起称为脊(Anticrista/trabecula)，弯的突起称为钩(Hamulus)(Dilly et al., 1975)。一般认为，十腕类平衡囊包括两个不同的感官系统：一个为重力感应系统(Gravity receptor system)，另一个为角加速度感应系统(Angular acceleration receptor system)(Budelmann, 1990)。两者可提供头足类的位置和运动信息(Budelmann, 1977)。Statolith-MSP、Statoconial-MNP 和 Statoconial-MNS 三者联合形成重力加速度感应系统。角加速度感应系统由一系列顶部覆盖感觉平衡细胞/听脊(Sensory epithelium cell/Crista)的软骨质的矮脊组成，脊沿囊壁向前、侧、后三个方向分布。听脊分为纵听脊(Crista longitudinalis, CL)、前横听脊(Crista transversalis anterior, CTA)、后横听脊(Crista transversalis posterior, CTP)和垂直听脊(Crista verticalis, CV)四部分(图 1-2)(Budelmann et al., 1973; Ferguson et al., 1994)。



A: 前室; B: 后室

图 1-2 十腕类平衡囊形态特征示意图(引自 Dilly et al., 1975)

2. 平衡囊类型

Young(1989)根据鞘亚纲头足类习性和运动模式将其平衡囊划分成 8 个主要类型:①八腕目(Octopoda)型。平衡囊由大量包裹血管的组织带悬于充满外淋巴液的组织空间内,囊内充满内淋巴液,软骨质矮脊仅 1 个,囊由大量组织带固定于软骨中,带内含大量血管;②须蛸(Cirroctopoda)型;③幽灵蛸(Vampyroteuthis)型;④无浮力枪形目(Non-buoyant teuthids)型;⑤浮力枪形目(Buoyant teuthids)型;⑥小头乌贼科(Cranchiidae)型;⑦乌贼目(Sepiida)型;⑧无浮力耳乌贼(Non-buoyant sepiolids)型。

董正之(1993)根据平衡囊形态结构将其分为3种类型(图1-3): ①蝴蝶型。具翼部, 突起10余个, 结构较复杂, 如太平洋褶柔鱼 *Todarades pacificus* (图1-3A)、日本枪乌贼 *Lololus japanica* (图1-3B)。这种结构型式是受中上层水域主动游泳生活方式的影响, 发生类似变异的结果。②眼镜型。边缘较圆, 不具翼部, 突起3~4个, 结构较简单, 如玄妙微鳍乌贼 *Idiosepius paradora* (图1-3C)、后耳乌贼 *Sepiadarium kockii* (图1-3D)。这种结构型式是在底栖生活方式的影响下, 发生类似变异的结果。③眼睛型。边缘圆, 不具翼部, 突起仅有一个, 结构简单, 如锦葵船蛸 *Argonaua hians* (图1-3E)、印太水孔蛸 *Tremoctopus violaceus* (图1-3F)。这种结构型式是在上层水域浮游生活方式的影响下, 发生类似变异的结果。从以上3种平衡器结构式型的比较发现, 在游泳、底栖和浮游3种不同生活方式的长期影响下, 头足类的平衡器结构发生较大的分化。游泳生活类群要求较强的平衡和导航, 以适应洄游的需要, 平衡器的结构趋于复杂。底栖和浮游生活类群对平衡和导航的需求较低, 平衡器结构趋于简单。

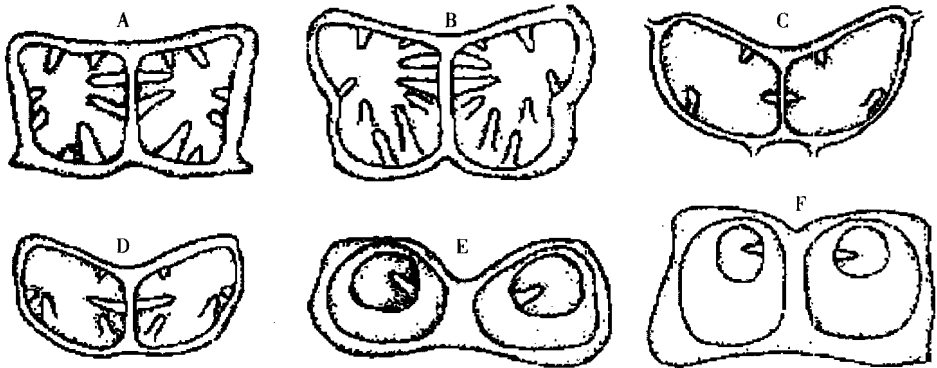


图1-3 头足类平衡器结构的型式(引自董正之, 1993)

二、平衡囊功能

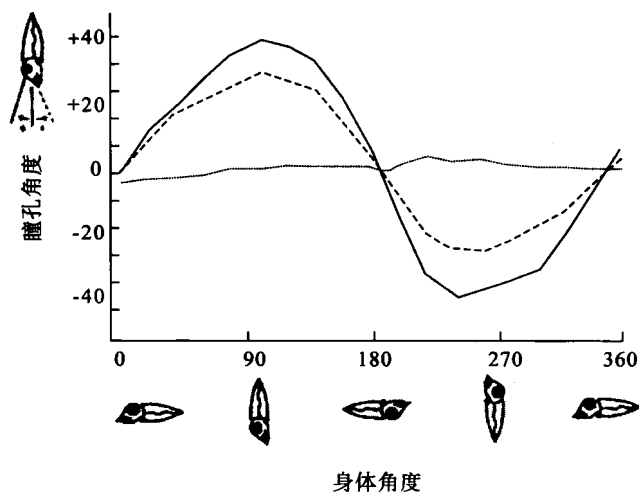
平衡囊是提供重力加速度、角加速度的感觉器官, 具有保持平衡, 补偿头部、眼和身体运动方向的功能。它还可控制反阴影反射, 并能够感觉震动引起的次声。人工手术破坏平衡囊的结构后发现, 实验动物运动方向混乱, 呈盘旋或Z字形游动(Boycott, 1960; Dijkgraaf, 1961), 并且改变了眼睛的方向(Budelmann, 1970)。平衡囊包括两个不同的感官系统: 一个为重力感应系统, 另一个为角加速度感应系统。Statolith-MSP、Statoconial-MNP 和 Statoconial-MNS 三者联合形成重力加速度感应系统, 角加速度感应系统由一系列顶部覆盖感觉平衡细胞/听脊的软骨质的矮脊组成。

Budelmann(1990)详细分析了3种补偿运动: 眼睛反旋转(Counterrolling of the eyes)、旋转后眼球震颤(Post-rotatory nystagmus)和头部运动补偿(Compensation of head movements)。

satory head movements)。

1. 眼睛反旋转

对于非旋转型瞳孔的头足类，如蛸 *Octopus* 和乌贼 *Sepia*，眼睛反旋转补偿很明显：当它们沿着身体横轴转动时，无论身体处于什么方位，瞳孔始终保持接近水平。反旋转是一种迅速的补偿反射，在蛸类中一旦身体有转动，反旋转补偿立即发生。当然，眼睛自身的形态和结构会限制瞳孔的运动。研究发现，乌贼沿身体横轴转动时，眼睛反旋转角度可达 45° (图 1-4)。Budelmann(1975)对比分析正常、一个平衡囊重力加速度系统破坏、两个平衡囊重力加速度系统都破坏的乌贼眼睛反旋转补偿实验，结果证明：眼睛反旋转补偿由重力加速度系统控制(图 1-4)。



实线为正常、虚线为 1 个平衡囊的重力加速度系统破坏、点线为 2 个平衡囊的重力加速度系统都破坏

图 1-4 乌贼沿其身体横轴转动与瞳孔旋转关系(引自 Budelmann, 1975)

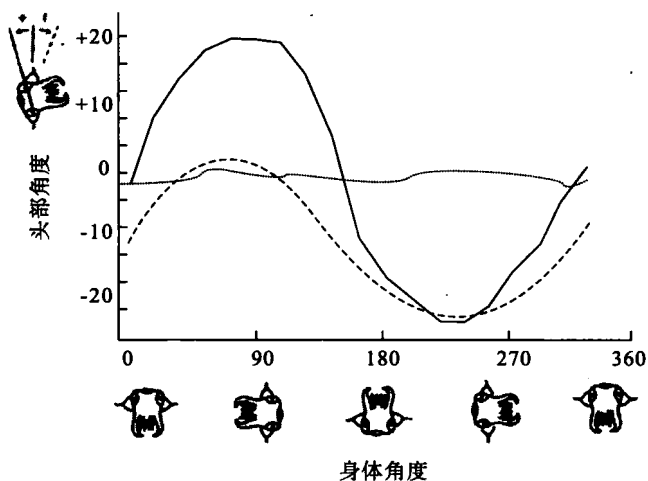
2. 旋转后眼球震颤

旋转后眼球震颤由角加速度系统控制。头足类以稳定的速度水平旋转然后突然停止时会发生旋转后眼球震颤。因为当水平旋转停止后，由于惯性平衡囊内淋巴液继续旋转一段时间，因此造成对垂直听脊的刺激。实验动物视觉恢复后补偿作用才完全停止，而当两个平衡囊的角加速度系统完全破坏后该补偿作用完全失效(Collewijn, 1970; Messenger, 1970)。

3. 头部运动补偿

当头足类沿其身体纵轴旋转时会产生头部运动补偿，运动方向与身体相反(图 1-5)。研究发现，乌贼沿身体纵轴转动时，头部反转角度可达 30° (图 1-5)。Budelmann(1975)对比分析正常、一个平衡囊重力加速度系统破坏、两个平衡囊重力加速度系统都破坏的乌贼头部补偿实验，结果证明：头部运动补偿由重力加

速度系统控制(图 1-5)。



实线为正常、虚线为一个平衡囊的重力加速度系统破坏、点线为两个平衡囊的重力加速度系统都破坏

图 1-5 乌贼沿其身体纵轴转动与头部运动关系(引自 Budelmann, 1975)

第二节 耳石外部形态特征

现生头足类动物分为鹦鹉螺亚纲 Nautiloidea 和鞘亚纲 Coleoidea 两亚纲，两者的耳石形态差异十分明显。

一、耳石外部形态

1. 鹦鹉螺亚纲耳石形态

鹦鹉螺亚纲耳石结构松散，由一系列 $1.7 \sim 17.2 \mu\text{m}$ 长的松散扁圆形或圆形耳砂(Statoconia)排列而成(MacDonald, 1855; Morris, 1989)(图 1-6)。



图 1-6 鹦鹉螺耳石(引自 MacDonald, 1855)

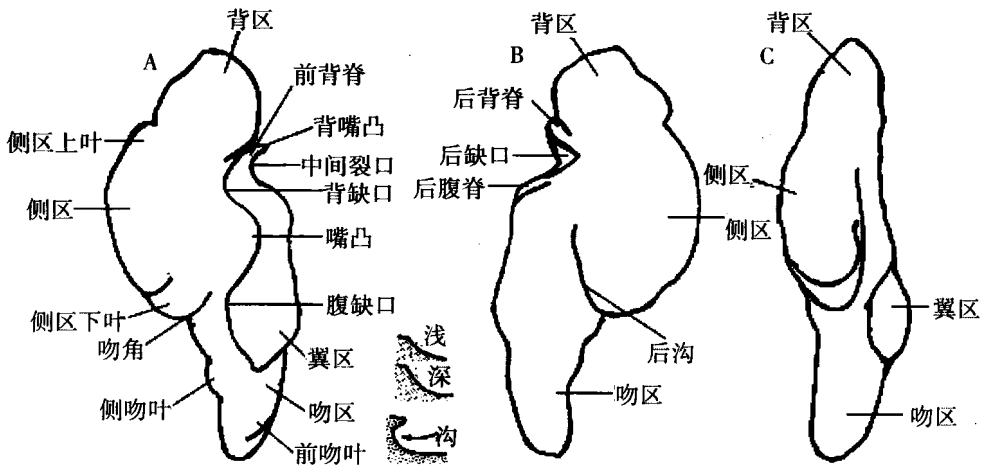
2. 鞘亚纲耳石形态

鞘亚纲包括十腕类和八腕类(Octopodiformes)。耳石有 3 对：其中一对较大，位于主听斑上，即通常所指的耳石(下文所述均指此耳石)；另外两对较小，为分别位于上、下小听斑上的平衡锥(Dilly, 1976)。两者耳石形态差异明显。

(1) 十腕类耳石形态

十腕类成体耳石外部形态结构复杂，由背区(Dorsal dome)、侧区(Lateral dome)、吻区(Rostrum)和翼区(Wing)4 个主要部分组成，同时进一步细分为侧区上叶(Superior lobe of lateral dome)、侧区下叶(Inferior lobe of lateral dome)、吻角(Rostrual angle)、侧吻叶(Lateral rostral lobe)、前吻叶(Anterior rostral lobe)、前背脊(Anterior dorsal ridge)、后背脊(Posterior dorsal ridge)、后腹脊(Posterior ventral ridge)、嘴凸(Spur)、背嘴凸(Dorsal spur)、中间裂口(Medial fissure)、背缺口(Dorsal indentation)、腹缺口(Ventral indentation)、后缺口(Posterior indentation)、后沟(Posterior dome groove)等部分(图 1-7)。耳石背区、侧区和吻区的质地硬，略透明，光折射率与水相似；翼区后部的质地和透明度与其他 3 区相似，但与主听斑相连的翼区前部，质地软，不透明，白色，晶体结构松软(Clarke, 1978; Dilly, 1976)。

背区大或小，与侧区明显分开或不分开，前后扁平，侧视显示背区一般前后扁平，背部末端尖或圆，略向前弯曲，并与侧区及吻区沿线形成一定的夹角；侧区一般背腹延长，侧视几乎呈环形，一般由不同侧叶组成，侧叶根据部位不同名称也不同，整个侧区或较背端的侧区部分的表面粗糙或呈多块状；吻区长，生小的吻叶，吻区腹部末端尖、圆或宽平，整个吻区腹端向前或向后弯曲，吻区较背端部分的表面粗糙或呈多块状；翼区背部和腹部通常具缺口，缺口浅、深或沟状(图 1-7)。

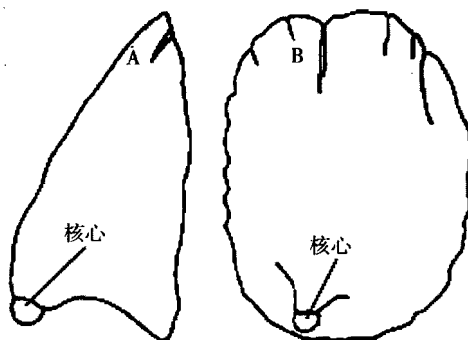


A: 前视图; B: 后视图; C: 侧视图

图 1-7 十腕类耳石形态示意图(引自 Clarke, 1978)

(2) 八腕类耳石形态

鞘亚纲八腕类耳石为简单的圆锥形或帽贝状，无复杂的背区、侧区、翼区和吻区结构(图 1-8)。



A: 前视图; B: 侧视图

图 1-8 八腕类耳石形态示意图(引自坂口秀雄等, 2003)

二、耳石形态变化

1. 十腕类耳石形态结构变化

随着个体发育，十腕类耳石由仔鱼期简单的水滴状，逐渐生长为成鱼期具有背区、侧区、翼区和吻区的复杂结构，长度通常小于 2 mm (Clarke, 1978; Morris, 1988)。Morris 等(1984)、Arkhipkin 等(1984)先后将滑柔鱼 *Illex illecebrosus* 和其他部分柔鱼科 Ommastrephidae 种类的耳石分为 5 个生长期。

Arkhipkin 等(1998)研究了大西洋乌柔鱼 *Ornithoteuthis antillarum* 不同生长时期的耳石形态，并将其分为 5 期(图 1-9)：

- I 期(胴长 0.18~0.95 mm, 耳石总长 < 0.35 mm)：耳石呈水滴状，无翼区，I 期末耳石腹部尖小的吻区开始出现。
- II 期(胴长 10~14 mm, 耳石总长 0.35~0.56 mm)：耳石背区、侧区、吻区已开始形成，吻区内侧翼区原基开始出现。
- III 期(胴长 15~39 mm, 耳石总长 0.56~0.91 mm)：耳石翼区生长至背区，并与背区内侧相连，形成哑铃状裂缝。
- IV 期(胴长 28~90 mm, 耳石总长 0.8~1.4 mm)：耳石背区、侧区和吻区基本停止生长，形态接近 V 期，翼区与吻区相连处留有小的裂缝。
- V 期(胴长 53~103 mm, 耳石总长 1.2~1.86 mm)：耳石背区、侧区和吻区的形态已稳定，翼区与吻区完全相连。

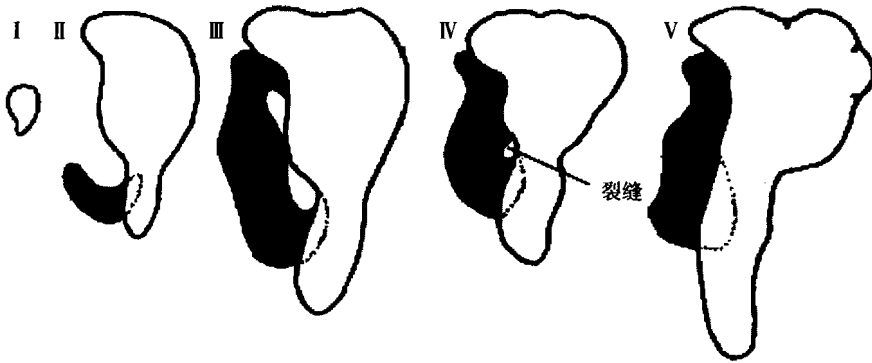


图 1-9 大西洋乌柔鱼耳石发育期形态视图(Arkhipkin et al., 1998)

研究认为,大西洋乌柔鱼耳石的生长与柔鱼科其他种类略有不同:大西洋乌柔鱼耳石翼区生长时背端首先与背区内侧相连,之后才与耳石中部相连(与爪乌贼 *Onychoteuthis banksi* 耳石相似, Arkhipkin et al., 1997),而柔鱼科其他种类的耳石则先与耳石中部相连,耳石腹端常游离(例如,翼柄柔鱼 *Ommastrephes pteropus* 耳石, Arkhipkin et al., 1992)。

Nigmatullin 等(1995)研究了菱鳍乌贼 *Thysanoteuthis rhombus* 不同生长期耳石形态:

- 早期稚鱼(胴长 27 mm)耳石翼区窄弯,近腹端与吻区相连(图 1-10A)。
- 未成熟个体(胴长 200~400 mm)耳石翼区与背区和吻区相连部分均无裂缝,各区形态趋于稳定,但是其吻角为钝角,而成体耳石为直角(图 1-10B)。
- 成体耳石延长,背区和侧区不明显分开;背区发达,表面光滑;侧区略不发达,表面光滑,延长;吻角约 90°。吻区短,为耳石总长的 27%~30%;背嘴凸十分发达,延伸超出背区;翼区宽厚,腹端与耳石平面成 70°~80°角;耳石宽约为总长的 60%(图 1-10C)。

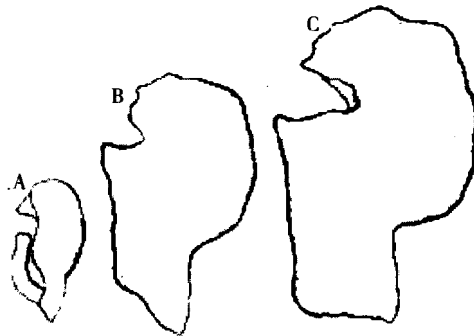


图 1-10 菱鳍乌贼不同生长期耳石形态特征示意图(引自 Nigmatullin et al., 1995)

Arkhipkin(2003)研究了魷乌贼不同生长时期耳石形态的变化:

- 胴长 7.1 mm 的仔鱼耳石呈水滴状,吻区直。