

文章编号: 1000-0615(2018)08-1315-14

DOI: 10.11964/jfc.20170610869

· 综述 ·

东太平洋茎柔鱼生活史研究进展

胡贯宇^{1,2}, 方舟^{1,2,3,4}, 陈新军^{1,2,3,4*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学远洋渔业协同创新中心, 上海 201306;

3. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306;

4. 上海海洋大学国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306)

摘要: 茎柔鱼广泛分布于东太平洋, 其资源量在秘鲁海域最为丰富, 是中国鱿钓渔业最为重要的目标种类之一。而且, 作为捕食者和被捕食者, 茎柔鱼位于食物链的中间环节, 在海洋生态系统中具有重要地位。本文回顾了有关茎柔鱼的种群结构、日龄与生长、繁殖习性、摄食生态学以及洄游路径的研究, 全面归纳和总结了茎柔鱼的生物学特性以及相关研究的发展趋势和最新研究进展, 提出了目前研究所存在的问题和需要努力的方向。此外, 通过对已有研究结果的分析 and 总结, 绘制了茎柔鱼在东太平洋的洄游路线, 为茎柔鱼资源的合理开发、利用及科学管理提供依据。

关键词: 茎柔鱼; 生活史; 渔业资源; 东太平洋

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)隶属头足纲(Cephalopoda), 鞘亚纲(Coleoidea), 十腕总目(Decapoda), 枪形目(Teuthoidea), 开眼亚目(Oegopsida), 柔鱼科(Ommastrephidae), 茎柔鱼属(*Dosidicus*)^[1]。在柔鱼科中, 茎柔鱼是个体最大、资源量最为丰富的种类之一^[2-3]。茎柔鱼广泛分布于东太平洋, 自加利福尼亚(37°N)至智利的南部(47°S), 从南、北美洲的沿岸一直延伸到125°W^[1-2], 茎柔鱼垂直洄游的范围为0~1 200 m, 在气候变化以及捕食者数量减少的情况下, 其分布范围会出现扩张的现象^[4]。在加利福尼亚湾、秘鲁和智利海域, 茎柔鱼是重要的渔业捕捞对象^[5-9]。茎柔鱼种群结构复杂, 洄游范围广, 资源丰度易受环境的影响^[10-11]。

据FAO统计, 2000年茎柔鱼总产量为21.0万t, 随后呈现上升的趋势, 2014年达到历史最高产量, 为116.2万t, 2015年总产量为100.4万t。2014年中国茎柔鱼产量为33.3万t, 为历史最高产量, 2015年中国茎柔鱼产量为32.4万t (图1)。目前, 茎柔鱼已成为中国渔业中重要的目标种

类之一。以往, 国内外学者对茎柔鱼的种群结构^[12]、日龄与生长^[13-14]、繁殖^[15]等生物学特性进行了研究。本文通过分析已有的研究结果, 对茎柔鱼的生活史信息进行归纳和总结, 并提出未来需要努力的方向, 为合理、高效地开发、利用以及科学地管理和保护茎柔鱼资源提供依据。

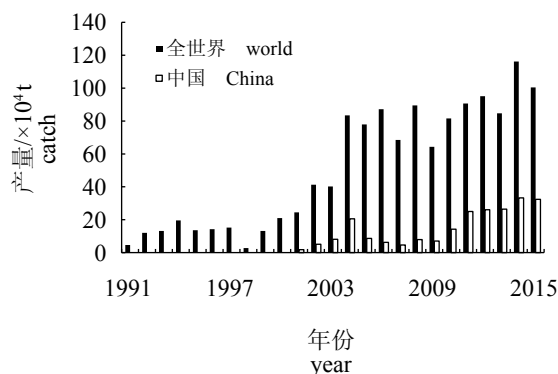


图1 1991—2015年茎柔鱼产量图

Fig. 1 Production of *D. gigas* from 1991 to 2015

收稿日期: 2017-06-13 修回日期: 2018-03-16

资助项目: 国家自然科学基金(41476129, 41276156)

通信作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

1 种群结构

头足类种群结构的研究方法有很多,可以利用形态学对种群进行划分、对不同地理区域的群体进行划分、根据对其日龄的判读来推算出不同的产卵群体以及利用分子生物学来鉴别不同的种群等。

1.1 形态学

Arkhipkin等^[16]研究了厄瓜多尔和秘鲁专属经济区外的茎柔鱼样本,发现2个个体大小不同的群体性成熟时的日龄和个体大小不同。Masuda^[5]通过分析秘鲁外海茎柔鱼耳石微结构,发现茎柔鱼生命周期约1年,并且2个个体大小不同的群体性成熟时的个体大小不同。Argüelles等^[6]通过分析秘鲁茎柔鱼耳石的微结构,可将秘鲁海域的茎柔鱼划分为胴长小于490 mm和大于520 mm的2个群体。Nigmatullin等^[2]根据性成熟个体的胴体大小,将茎柔鱼划分为大、中、小3个群体。易倩等^[17]分析了智利和秘鲁外海茎柔鱼的种群结构,认为2个地理区域的茎柔鱼均由大型群和小型群组成,茎柔鱼外部形态特征判别群体的正确率在60%以上。

1.2 不同地理区域

Liu等^[18]分析了厄瓜多尔、秘鲁和智利外海茎柔鱼及其角质颚的形态变量,发现不同地理群体间存在差异,这些形态变量可以有效地对不同地理群体进行判别。Wormuth^[19]通过研究茎柔鱼的个体大小,发现在赤道以北的海域,胴长大于400 mm的个体很稀少,然而,在赤道以南的海域可以见到胴长大于1 m的个体。Liu等^[20]通过分析不同地理区域的茎柔鱼整个耳石微量元素差异性,认为耳石微量元素可以用于判别不同地理群体的茎柔鱼。同时,通过分析哥斯达黎加、秘鲁和智利外海茎柔鱼生长初期耳石的微量元素,认为早期耳石微量元素可以用来区分不同地理群体和鉴定出生地,并由此发现茎柔鱼至少有2个洄游群体,分别分布在东太平洋的北部和南部^[21]。

1.3 不同的产卵群体

根据产卵日期的不同可以将头足类划分为不同的群体,进而可以研究不同产卵群体的生长模式^[22]。Argüelles等^[6]将秘鲁海域的茎柔鱼划

分为小个体群体和大个体群体,然后根据产卵季节分别对大、小群体茎柔鱼的生长模式进行了分析。Liu等^[23]通过分析秘鲁外海茎柔鱼耳石的微结构,推算其孵化日期,发现茎柔鱼为全年产卵,将其划分为冬春生群体和夏秋生群体。此外,Liu等^[24]对智利外海茎柔鱼不同产卵群体耳石的微量元素进行了分析,发现耳石微量元素可以用来划分不同的产卵群体,并认为耳石微量元素可以用于种群结构和栖息环境的研究。

1.4 分子生物学

进入21世纪以后,随着分子生物学的迅速发展,分子生物技术也越来越多地被应用于头足类种群结构的研究,其中包括微卫星DNA(SSR)、线粒体DNA(mtDNA)以及随机扩增多态性DNA(RAPD)分析等。Sandoval-Catellanos等^[25]利用RAPD法对墨西哥、秘鲁以及智利海域的茎柔鱼进行了分析,发现相同地理区域不同年份茎柔鱼的遗传差异性不显著,根据遗传结构可将茎柔鱼划分为南半球群体和北半球群体。利用线粒体DNA分析得到相同的结论,并认为茎柔鱼南北半球的分化发生在10 000年以内^[26]。

刘连为等^[27]利用线粒体DNA和微卫星DNA标记对秘鲁外海(10°~18°S)茎柔鱼大型群和小型群的遗传变异进行分析,发现这两个群体不存在遗传分化。利用线粒体DNA分子标记进行茎柔鱼群体间遗传多样性分析发现,赤道海域群体(3°N~5°S)和秘鲁外海(10°~11°S)群体不存在显著的遗传差异^[28],然而,对多态性SSR位点进行分析,发现赤道海域群体和秘鲁外海群体均显示出较高的遗传多样性,2个群体间存在显著的遗传分化,认为这可能是因为SSR标记在检验群体间遗传分化时更为敏感,能够检测出线粒体DNA分子标记不能反映的种群遗传结构^[29]。Sanchez等^[12]利用线粒体DNA和微卫星DNA标记研究了秘鲁海域茎柔鱼的群体组成,样本采集于秘鲁北部(4°~10°S)和秘鲁中南部(11°~16°S),同时包括大个体群体和小个体群体的样本,利用SSR标记发现,地理群体间以及个体大小群体间的差异性不显著,利用mtDNA标记发现,大个体群体和小个体群体间存在显著的遗传分化。本研究认为, Sanchez等^[12]与刘连为等^[27-29]的研究结果出现差异的原因可能有2个方面:一方面,在Sanchez等^[12]的研究中,根据茎柔鱼的个

体大小对群体进行划分时, 并没有将不同地理区域的个体分开, 遗传分化可能是个体大小和地理区域共同作用的结果; 另一方面, 可能是因为遗传漂变对mtDNA和SSR的影响不同所造成的。

2 日龄与生长

年龄与生长是研究鱼类生物学最基本的内容之一, 对种群生态学的研究及渔业资源的保护和管理具有重要的作用^[30-31]。头足类日龄与生长早期的研究主要以体长频度法为主^[32], 然而, 体长频度法并不适用于头足类, 因为头足类不仅生长迅速、个体大、生命周期短、常年产卵, 而且其具有洄游习性, 导致不同世代的群体混合在一起, 因而在进行日龄和生长的分析时无法排除不同群体之间的干扰^[33-34]。

耳石是位于平衡囊内的一对钙化组织, 在游动过程中具有探测身体速度的作用, 耳石储存着大量的信息, 被形象地称为生命记录的“黑匣子”^[22]。Young^[35]最先在真蛸(*Octopus vulgaris*)耳石中发现了生长纹, Lipinski^[36]提出了“一日一轮”的假说, 随后, 头足类耳石生长纹的沉积具有日周期性的假说被证实^[37-38], 此后, 耳石便成为最常用的硬组织被应用于头足类的日龄鉴定^[39-40]。

一般认为, 茎柔鱼的生命周期约为1年, 然而, 大个体群体中的一些个体大的茎柔鱼(ML>750 mm), 生命周期可达1.5~2年^[2], 而且不同年份、不同地理区域茎柔鱼的生长也会有所差异(表1)。Liu等^[23]利用耳石微结构研究了秘鲁外海茎柔鱼的日龄和生长, 发现日龄的范围为144~633 d, 冬春季产卵群体的日龄与胴长符合线性模型, 夏秋季产卵群体的日龄与胴长符合幂指数模型。Chen等^[41]利用耳石微结构估算了智利外海茎柔鱼的日龄, 雌性个体的日龄范围为150~307 d, 雄性个体的日龄范围为127~302 d, 春季产卵群体的茎柔鱼日龄与胴长和体质量分别符合线性关系和指数关系, 秋季产卵群体的茎柔鱼日龄与胴长和体质量分别符合幂指数关系和指数关系。在墨西哥加利福尼亚湾, 茎柔鱼的日龄与胴长符合逻辑斯蒂模型, 胴长的绝对生长率(DGR)大于2 mm/d的时间能够超过5个月, 雌性个体在230~250 d达到最大DGR(2.65 mm/d), 雄性个体在210~230 d达到最大DGR(2.44 mm/d)^[42]。Zepeda-Benitez等^[43]研究了加利福尼亚州湾茎柔鱼早期的年龄与生长, 利用耳石估算茎柔鱼的日

龄, 所采集样本的日龄范围为1~59 d, 日龄与胴长的关系最为符合Schnute模型, 绝对生长速率的范围为0.03~1.66 mm/d, 稚鱼的生长速率高于仔鱼。此外, Zepeda-Benitez等^[44]研究了墨西哥加利福尼亚湾日龄范围为1~450 d的茎柔鱼, 通过对多种模型进行比较发现, 日龄与胴长的关系符合Schnute生长模型。在下加利福尼亚西部沿岸海域, 雌性个体在220 d达到最大DGR(2.09 mm/d), 雄性个体在200 d达到最大DGR(2.1 mm/d)^[45]。在哥斯达黎加外海, 茎柔鱼的日龄与胴长符合线性模型, 雌性和雄性个体的年龄与体质量分别符合指数和幂指数关系, 雌性茎柔鱼的胴长在181~210 d生长率达到最大, 最大DGR和最大瞬时生长率(G)分别为1.46 mm/d和0.52, 雄性茎柔鱼的胴长在151~180 d生长率达到最大DGR(2.07 mm/d)和最大G(0.85)^[13]。

Arkhipkin等^[46]研究了外界温度对茎柔鱼成体大小和生命周期的影响, 证实了海表面温度与茎柔鱼生命周期的长短成负相关关系, 即温度高的海域, 茎柔鱼生命周期短, 成体的个体较小; 温度低的海域, 茎柔鱼生命周期长, 成体的个体较大。此外, 小个体群体被发现主要分布在赤道附近, 大个体群体主要分布在高纬度海域, 中个体群体与小个体群体和大个体群体有混合现象^[2]。这可能是因为在温度较高的环境下, 茎柔鱼性成熟加快, 个体较小^[6, 46]; 相反, 在温度较低的环境下, 茎柔鱼性成熟缓慢, 个体较大。Keyl等^[47]利用模态连续分析法研究茎柔鱼生长的年间变化, 发现快速生长的群体出现在适度的较冷的时期, 具有中等的生命周期并且个体较大, 生长慢的群体出现在极端的生态系统条件下(厄尔尼诺和拉尼娜事件), 个体较小。Ferreri^[48]通过研究茎柔鱼胴长和体质量的关系, 发现在不同地理区域、年份、季节、种群以及环境条件下, 茎柔鱼的体长—体质量参数和外形指数具有很大差异, 而且Fulton系数对于茎柔鱼来说是最有效的外形指数。

角质颚是头足类的主要摄食器官, 在角质颚的喙部矢状切面和侧壁上均具有生长纹结构^[49-50]。胡贯宇等^[14]分析了茎柔鱼的耳石、上角质颚和下角质颚的微结构, 并对微结构的生长纹数进行了差异性比较。发现上颚和下颚的轮纹数均与耳石轮纹数呈线性相关关系, 并且直线的斜率与1差异性不显著($P>0.05$), 相关系数均接近1, 表明上、下角质颚的微结构均能用于茎柔鱼日龄的鉴定。Liu等^[50]对角质颚的研磨技术

进行了改进, 茎柔鱼角质颚的研磨成功率为71.7%。并且, 通过利用上角质颚微结构分别对厄瓜多尔和智利外海的茎柔鱼的日龄和生长进行了研究, 发现这2个地理群体茎柔鱼的日龄结构存在显著差异, 但生长纹宽度的差异性不显

著^[51]。Hu等^[52]利用角质颚微结构对秘鲁外海茎柔鱼的日龄进行了估算, 并拟合了茎柔鱼的生长曲线, 发现与Liu等^[23]的研究结果相似, 并认为所采集的样本可能由小个体群体和中个体群体组成。

表1 不同地理区域茎柔鱼的生长模式

Tab. 1 The growth pattern of *D. gigas* from different geographic regions

地理区域 geographic region	材料 material	采样时间 sampling date	性别 sex	胴长 mantle length	生长模型 growth model	文献 reference
加利福尼亚湾 gulf of California	耳石	1995–1997	M, F	108–875	Logistic	[42]
	耳石	2000–2002	M, F	210–930	Gompertz	[53]
	耳石	2006–2007	M, F	3.4–910	Schnute	[44]
	耳石	2006–2007	M, F	2.8–67.8	Schnute	[43]
下加利福尼亚沿岸 coast of Baja California	耳石	2004	M, F	210–830	Logistic	[45]
哥斯达黎加外海 off Costa Rica	耳石	2009-07—2009-08	M, F	205–429	线性	[13]
赤道海域 equatorial waters	角质颚	2013-04—2013-06	M, F	221–380	线性	[51]
秘鲁外海 off Peru	耳石	2008–2010	M, F (冬春季产卵群体)	159–700	线性	[23]
	耳石	2008–2010	M, F (夏秋季产卵群体)	159–1149	指数	[23]
	角质颚	2013-07—2013-10	M, F	205–405	指数	[52]
智利外海 off Chile	耳石	2007–2008	M, F (春季产卵群体)	206–702	线性	[41]
	耳石	2007–2008	M, F (秋季产卵群体)	206–702	幂函数	[41]
	角质颚	2010-04—2010-06	M, F	225–529	线性	[51]

3 繁殖

3.1 性成熟

在不同的地理区域, 由于海洋环境不同, 茎柔鱼的生长和性成熟的情况也会有所不同, 通过分析不同地理区域的性成熟胴长可以发现, 与其他海域相比, 在纬度较高的海域(加利福尼亚湾和智利海域), 茎柔鱼的性成熟胴长较大(表2), 这与Nigmatullin等^[2]的研究结果相似, 而且温度被认为可能是影响性成熟胴长的主要环境因素^[6, 46]。

3.2 交配和产卵

茎柔鱼的产卵场主要分布在加利福尼亚湾中部海域^[42, 63-64]、下加利福尼亚半岛西部沿岸^[45, 65]、秘鲁沿岸的北部区域(3°~8°S)和南部区域(12°~17°S)^[58]。

茎柔鱼是多次产卵的物种, 在整个生命周期中只有一个产卵季节^[2, 15]。其交配方式为头对

头拥抱式, 交配时雄性个体将精荚放入雌性个体的口腔黏膜中, 交配时间约50 s。茎柔鱼在近表水层进行产卵, 产卵周期较长, 而且为分批产卵。大的雌性个体在头足类中的繁殖力最高, 可达3 200万粒卵, 潜在繁殖力通常在30万~1 300万粒^[2]。

茎柔鱼受精卵的形状为椭圆形, 其最大直径为0.8~1.0 mm^[2], 受精卵的发育可分为5个阶段共26期, 所能够发育并孵化的温度范围为15~25 °C, 在此温度范围内, 温度越高, 卵的发育速率越快^[66], 茎柔鱼的成体所能适应的温度范围为7~30 °C^[67]。

Staa等^[68]在加利福尼亚湾深度为16 m的海水中发现了茎柔鱼的卵块, 海水温度为25~27 °C, 卵包被在湿润的凝胶状的基质中, 并单独地被绒毛膜外的包膜所包裹, 然而, 该包膜不出现在人工繁殖的受精卵中。通过观察野生茎柔鱼仔鱼, 发现孵化后的前3天, 野生仔鱼的胴长、胴宽、头宽和吻部生长迅速, 3天后, 仔鱼的大

表 2 不同地理区域茎柔鱼的性成熟胴长及雌雄比例

Tab. 2 Size at maturity and sex ratio of female to male of *D. gigas* from different geographic regions

地理区域 geographic region	采样时间 sampling time	性成熟胴长/mm mature mantle length	雌雄比例 sex ratio	文献 reference
加利福尼亚湾 gulf of California	1995-2002	♀ 370-790, ♂ 330-670	1.8-2.3 : 1	[42,53-54]
下加利福尼亚半岛西部沿岸 west coast of Baja California	2004-01—2004-10	♀ 240-820, ♂ 220-680	2.9 : 1	[45]
哥斯达黎加外海 off Costa Rica	2009-2010	♀ >297, ♂ >211	3.75 : 1	[13]
厄瓜多尔专属经济区 Ecuadorian EEZ	2013-2014	♀ >324	7 : 1	[55]
厄瓜多尔外海 off Ecuador	2011-2012	♀ >397	2.59 : 1	[56]
秘鲁专属经济区 Peruvian EEZ	1991-1995	♀ >282, ♂ >213	0.99-2.85 : 1	[57-58]
秘鲁外海 off Peru	2001-2010	♀ >374, ♂ >228	2.52-3.99 : 1	[59-60]
智利专属经济区 Chilean EEZ	2003-2005	♀ >710, ♂ >660	1.25-4.5 : 1	[61-62]
智利外海 off Chile	2006-2008	♀ >638, ♂ >565	2.48 : 1	[9]

部分形态保持不变, 胴长稍有减小(表3)。刚开始的生长所需要的能量主要来源于卵黄, 随后可能由于饥饿而导致生长缓慢。

表 3 野生仔鱼的形态(引自Staa等^[68])

Tab. 3 The wild paralarval dimension through development of *D. gigas* (Cited from Staa et al.^[68])

日龄 age	样本数 sample size	胴长/mm mantle length	胴宽/mm mantle width	吻长/mm proboscis length	头宽/mm head width
0	10	1.02±0.08	0.80±0.04	0	0.60±0.05
3	4	1.55±0.17	1.29±0.13	0.55±0.06	0.79±0.06
6	4	1.36±0.08	1.27±0.05	0.55±0.08	0.75±0.09

Yatsu等^[69]对秘鲁海域的茎柔鱼进行人工受精, 发现受精后6~9 d开始孵化, 将刚孵化的个体放置在18 °C的海水中, 仔鱼在孵化后不摄食的状态下可以存活10 d以上。刚孵化个体的胴长为0.9~1.3 mm, 孵化后7 d增长到1.1~1.5 mm(图2), 日龄(x)与胴长的关系为 $ML=0.34x+1.1429$ 。

4 摄食生态学

在海洋生态系统中, 茎柔鱼处于食物链的中间位置, 既是许多大型鱼类、海鸟以及海洋哺乳动物的重要捕食对象, 又是主动的捕食者, 主要捕食的种类为浮游动物、甲壳类、鱼类和头足类, 在海洋生态系统中具有重要地位^[2]。研究头足类摄食生态学的方法主要包括胃含物分析和稳定同位素分析。

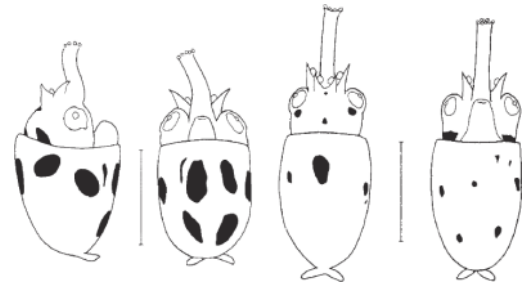


图 2 两尾6日龄茎柔鱼仔鱼姿态和色素体模式

Fig. 2 The different posture and chromatophore patterns of two *D. gigas* 6-day-old paralarvae

Bar=1 mm

4.1 胃含物分析

作为传统的生物食性的分析方法, 胃含物分析法广泛应用于茎柔鱼食性的研究, 主要是通过胃含物中残留的耳石、角质颚、鳞片、骨骼以及其他硬组织进行分析来鉴定被捕食者的种类^[70]。

Camarillo-Coop等^[71]对加利福尼亚湾茎柔鱼早期生长阶段的消化系统进行了分析, 并把食物分为可辨别的物质和不可辨别的物质。发现在仔鱼的消化系统中只有不可辨别的物质, 而且这些食物主要存在于盲肠而不是胃中; 在稚鱼的消化系统中, 可辨别的物质主要在胃中, 而且, 随着茎柔鱼个体的增大, 被捕食者的数量和种类也逐渐增加。在加利福尼亚湾的茎柔鱼所有胴长组中, 灯笼鱼在胃含物中的出现频率最高(40%~70%), 头足类的出现频率较低

(20%~30%); 胴长小于31 cm时, 甲壳类的出现频率为40%~60%, 随后急剧下降^[72]。茎柔鱼的食性在时间和空间上具有很大差异, 但不同个体大小和性别间的差异较小^[73]。

在加利福尼亚海流系统, 茎柔鱼在离岸海域主要摄食中上层鱼类和头足类, 在沿岸海域摄食的种类更广, 包括大量的近岸上层鱼类和底层鱼类^[74]。而且, Field等^[70]研究发现, 随着茎柔鱼个体的增大, 其最主要的被捕食者的大小组成变化小, 而被捕食者个体大小的范围增大, 表明茎柔鱼可捕食的食物范围更广, 适应能力更强。随着个体的生长和性腺成熟度等级的增大, 茎柔鱼角质颚的长度以及色素沉着等级也逐渐增大, 表明茎柔鱼具有更大、更坚硬的角质颚来捕食更多种类以及更大个体的被捕食者, 使其变得更加强壮以应对和适应复杂的生态环境^[75-76]。

在厄瓜多尔沿岸海域, 茎柔鱼主要摄食鱼类和头足类, 其中真灯鱼(*Lampanyctus* sp.)和粗鳞灯笼鱼(*Myctophum* sp.)是最重要的食物, 在不同性别、个体大小和性成熟度间茎柔鱼的食物资源没有差异。

在秘鲁外海, 胴长为200~250 mm的茎柔鱼胃含物中未发现鱼类, 然而, 胴长为250~600 mm的茎柔鱼胃中鱼类的比重最高^[77]。

Ibáñez等^[78]研究发现, 茎柔鱼的食物组成与不同渔业的目标种有关, 会导致过高地估计食物中目标种的出现频率, 如捕捞竹筴鱼(*Trachurus murphyi*)的围网船, 茎柔鱼被捕食者主要是竹筴鱼; 捕智利无须鳕(*Merluccius gayi*)的拖网船, 茎柔鱼被捕食者主要是智利无须鳕, 因此, 应该分析鱿钓渔业在拖网和围网作业相同的时间和地点所采集的样本来消除误差。

4.2 稳定同位素分析

与胃含物分析法相比, 稳定同位素技术具有诸多优势, 不仅能够反映生物的长期的食性, 还能够更加快捷地进行定量研究, 正确地指示食物的来源^[79]。在水生生态系统中, 碳稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)可用于分析食物的来源和食性的转化, 而氮稳定同位素比值($\delta^{15}\text{N}$)可以确定研究对象在食物链中的营养层级^[80-81]。

Ruiz-Cooley等^[82]测定了茎柔鱼肌肉和角质颚的碳、氮稳定同位素, 发现大个体成熟的茎柔

鱼有更高的营养位置, 肌肉和角质颚的稳定同位素比值显著相关, 肌肉的稳定同位素比值高于角质颚。而且, Ruiz-Cooley等^[83]研究发现, 加利福尼亚湾不同站点所采集的茎柔鱼内壳的 $\delta^{15}\text{N}$ 存在差异, 认为这可能是因为不同地理区域的生化循环存在差异, 稳定同位素可以用于区分不同的地理群体。Lorrain等^[84]对茎柔鱼内壳进行连续取样, 发现 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 在个体生长过程中均有较大的差异, 表明茎柔鱼在整个生命周期中经历一次或几次洄游, 其食性在个体水平上也具有较高的多样性。Li等^[85]对内壳进行连续取样, 通过分析内壳稳定同位素研究了秘鲁外海茎柔鱼营养模式的年间差异, 认为厄尔尼诺事件可能减小了茎柔鱼在摄食和洄游中营养模式的变化, 在时间序列上对内壳进行连续取样可以追溯茎柔鱼个体生长过程中营养模式以及洄游模式的变化。

5 洄游路径

头足类洄游研究方法主要包括标志重捕法、电子标记、化学标记、自然标记和追踪渔船^[86], 目前, 茎柔鱼洄游特性研究主要是利用标志重捕法^[87]、电子标记^[67]和自然标记^[11, 84]来实现。

在加利福尼亚湾, 茎柔鱼的产卵场主要分布在圣佩德罗罗马蒂尔岛与圣罗萨莉亚以及圣罗萨莉亚与瓜伊马斯中间的海域(图3)^[63]。Markaida等^[87]利用传统的标志重捕实验并结合渔场位置的变化, 证实了加利福尼亚湾茎柔鱼在圣罗萨莉亚海域和瓜伊马斯海域的季节性洄游, 11—翌年5月, 茎柔鱼主要栖息在瓜伊马斯沿岸海域, 5—11月, 茎柔鱼主要分布在圣罗萨莉亚沿岸海域(图3)。茎柔鱼在加利福尼亚湾中部海域东、西岸分布的变化与季节性的风生上升流有关^[88]。然而, 茎柔鱼从太平洋到加利福尼亚湾以及从加利福尼亚湾返回到太平洋的洄游模式仍不可知。Gilly等^[67]利用电子标记法研究茎柔鱼的水平和垂直洄游, 发现茎柔鱼游泳速度大于30 km/d, 白天大部分时间在250 m以下, 黄昏时分游向表层进行摄食, 茎柔鱼会持续在表层和最小含氧水层进行摄食。

在加利福尼亚海流系统, 茎柔鱼在下加利福尼亚半岛西部沿岸产卵^[65], 在夏、秋季向北加利福尼亚海流系统进行索饵洄游, 在秋季末或

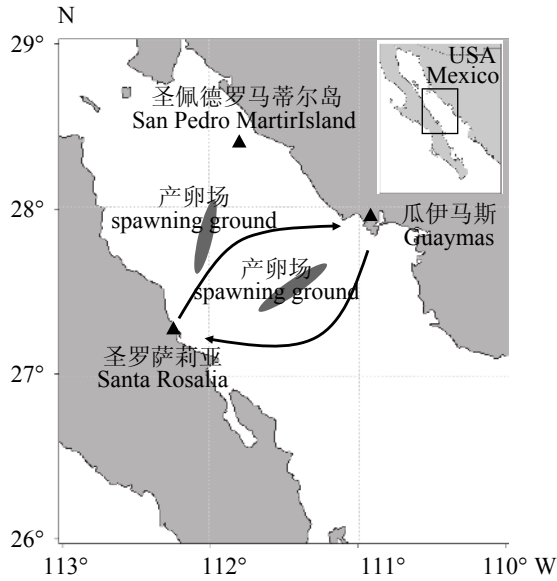


图3 加利福尼亚湾茎柔鱼的洄游路径

黑色箭头代表洄游路线

Fig. 3 The migration path of *D. gigas* in Gulf of California
The black arrows stand for the migration routes

冬季初返回墨西哥沿岸进行产卵(图4)^[74, 89]。Stewart等^[89]对5尾加利福尼亚中部的成鱼进行了电子标记, 在整个标记过程中(2.7~17.6 d), 所有的茎柔鱼表现出昼夜垂直洄游和向南或向西(离岸)洄游, 并利用模型估算了茎柔鱼每一天可能的位置。Stewart等^[90]利用声学标记探测了茎柔鱼在华盛顿大陆架的近岸—离岸移动, 证实了声学标记可以用于研究茎柔鱼沿大陆架的水平移动。Ruiz-Cooley等^[91]采集了北加利福尼亚海流系统的茎柔鱼样本, 并对茎柔鱼内壳的氨基酸稳定同位素进行了分析, 小个体的茎柔鱼内壳的苯丙氨酸 $\delta^{15}N$ 具有高度的差异性, 表明小个体的茎柔鱼存在高度洄游, 从2个或2个以上不同的地理区域洄游到北加利福尼亚海流系统。

在哥斯达黎加邻近海域, 自西向东的赤道逆流使仔鱼滞留下来, 在此区域由上升流形成的高生产力的海洋环境为稚鱼提供食物资源, 从而形成了渔场(图4)^[92]。Ichii等^[93]研究发现, 茎柔鱼的资源丰度与上升流密切相关, 哥斯达黎加海域良好的上升流使茎柔鱼资源量丰富, 反之, 上升流较弱时茎柔鱼的资源丰度也较小。

在南半球, 茎柔鱼的产卵场主要分布在秘鲁沿岸的北部区域(3°~8°S)和南部区域(12°~17°S)(图4)^[58]。很大一部分茎柔鱼的卵和仔鱼随洪堡海流向北流去, 洪堡海流向西偏移, 稚鱼在循

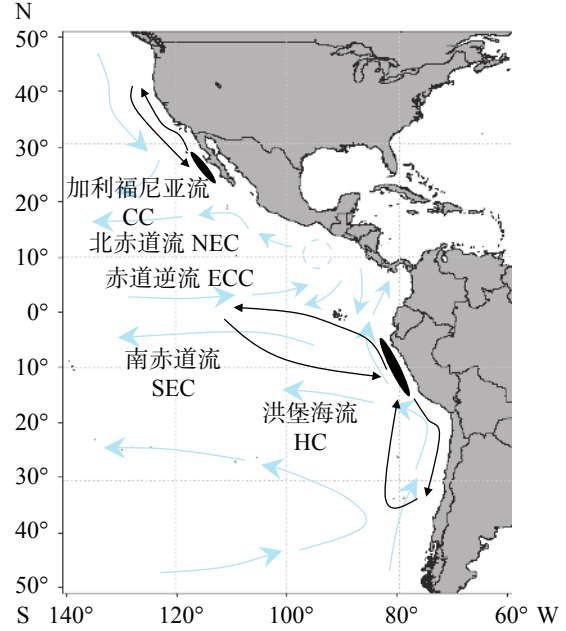


图4 东太平洋茎柔鱼的洄游路径

蓝色箭头代表海流方向: 加利福尼亚流, 北赤道流, 赤道逆流, 南赤道流和洪堡海流; 黑色箭头代表茎柔鱼的洄游路线

Fig. 4 The migration path of *D. gigas* in the Eastern Pacific Ocean

The blue arrows stand for the current direction: California Current (CC), North Equatorial Current (NEC), Equatorial Counter Current (ECC), South Equatorial Current (SEC) and Humboldt Current (HC); the black arrows stand for the migration routes of *D. gigas*

环的涡流中生长, 随后茎柔鱼被输送到西边的南赤道流, 一部分成鱼停留在赤道海域, 个体较小, 而另一部分成鱼向南洄游, 到达秘鲁海域, 最终所有的茎柔鱼将回到秘鲁沿岸进行产卵(图4)^[92, 94]。Liu等^[11]建立了海表温和耳石微量元素的关系, 重建了茎柔鱼稚鱼到成鱼的洄游路径, 在秘鲁南部海域孵化的一部分茎柔鱼可能向南游去, 并在稚鱼期洄游至智利北部沿岸海域, 随后继续向南洄游并伴随着东西向的洄游, 最终将返回秘鲁沿海进行产卵(图4)。Sakai等^[95]利用声学标记和电子标记对秘鲁外海茎柔鱼的垂直洄游行为进行了探测, 认为茎柔鱼夜间的洄游与摄食有关, 白天向氧最小层(OMZ)以下更深的水层移动是为了躲避捕食者。

6 分析与展望

6.1 种群结构

茎柔鱼的种群结构复杂, 目前为止, 仍没有定论, 但各国学者普遍认为可将茎柔鱼划分

为北半球群体和南半球群体^[21, 25-26]。然而,种群内部可能会有亚种群的存在,例如茎柔鱼的南半球群体,又可划分为秘鲁和智利群体^[18],每个地理群体的茎柔鱼又有可能由不同的个体大小群体组成^[2]。因此,在研究茎柔鱼的种群结构时,应利用形态学、微化学以及分子生物学等多种方法并结合海洋学进行综合分析。

6.2 日龄与生长

茎柔鱼の日龄鉴定主要是通过分析耳石微结构来实现的^[45],近年来,茎柔鱼角质颞喙部矢状切面生长纹的日周期性也被证实^[14, 51]。在其他头足类种类的研究中,Hernández-López等^[49]研究了真蛸角质颞侧壁上的生长纹,发现上角质颞侧壁内表面生长纹的沉积具有规律性,并通过养殖实验证实了上角质颞侧壁生长纹的沉积具有日周期性。在内壳生长纹的研究中,滑柔鱼(*Illex illecebrosus*)^[96]和普氏枪乌贼(*Loligo plei*)^[97]介壳层生长纹的日周期性已被证实。与耳石和角质颞微结构的生长纹相比,角质颞侧壁内表面和内壳介壳层的生长纹更容易获得,处理过程更加简单快捷,因此,在今后的研究中,应探讨角质颞侧壁内表面和内壳介壳层的生长纹用于估算茎柔鱼日龄的可行性。

6.3 摄食生态学

近年来,稳定同位素技术越来越多地被用于茎柔鱼摄食生态学的研究,然而,仅通过测定茎柔鱼各组织的稳定同位素并不能准确地确定其食性,需要结合传统的胃含物分析法来分析茎柔鱼的摄食习性^[79]。在已有的研究中,硬组织稳定同位素的分析被广泛用于茎柔鱼的食性研究^[84-85],其优点在于通过对硬组织的连续取样可以分析茎柔鱼在时间序列上的食性的转变,然而,到目前为止,硬组织日龄水平上的精确取样并没有解决,不能精确地研究茎柔鱼的食性变换,因此,在今后的研究中,应尝试解决硬组织精确取样的问题。此外,应确定不同栖息地稳定同位素的基线信息,并结合脂肪酸分析以及特定化合物稳定同位素来研究茎柔鱼的食性。

6.4 洄游路径

茎柔鱼广泛分布于东太平洋,并进行大范围的洄游^[11],本研究根据已有的研究结果绘制出

茎柔鱼的洄游路径,然而并不能得到茎柔鱼精确的洄游路线。在以往的研究中,电子标记被广泛应用于茎柔鱼洄游的研究^[67, 98],然而,电子标记只能记录起点和终点的位置,并不能实时记录茎柔鱼的位置,而且由于电子标记设备的体积较大,只能用于标记大个体的成鱼,不能对仔、稚鱼进行标记。此外,电子标记所能记录的时间短,并不能对茎柔鱼进行长时间的记录。因此,在今后的研究中,应对电子标记设备进行改进,使其更加小型化,能够长时间并实时记录所标记对象的位置。

近年来,耳石微量元素以及硬组织的同位素标记被用于研究头足类的洄游路径^[99-100]。然而,在以往的研究中,并没有对茎柔鱼进行实验室饲养来研究茎柔鱼耳石微量元素与环境因子的关系,因此,在今后的研究中,应进行控制实验,建立茎柔鱼耳石微量元素与温度、盐度等环境因子的关系,从而利用耳石微量元素重建茎柔鱼的洄游路径。

综上所述,在今后的研究中,应改进电子标记设备,优化研究方案,结合标志重捕法、电子标记以及自然标记等多种手段来研究茎柔鱼的洄游路径。

参考文献:

- [1] 陈新军,刘必林,王尧耕.世界头足类[M]:海洋出版社,2009.
Chen X J, Liu B L, Wang Y G. Cephalopod in the World[M]: Ocean Press, 2009(in Chinese).
- [2] Nigmatullin C M, Nesis K, Arkhipkin A. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 9-19.
- [3] Taïpe A, Yamashiro C, Mariategui L, et al. Distribution and concentrations of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off the Peruvian coast between 1991 and 1999[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 21-32.
- [4] Zeidberg L D, Robison B H. Invasive Range Expansion by the Humboldt Squid, *Dosidicus gigas*, in the Eastern North Pacific[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2007, 104(31): 12948-12950.
- [5] Masuda S. Growth and population structure of *Dosidicus gigas* in the Southeastern Pacific Ocean[J]. Large Pelagic Squids, 1998: 107-118.

- [6] Argüelles J, Rodhouse P, Villegas P, *et al.* Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 51-61.
- [7] Morales-Bojórquez E, Cisneros-Mata M A, Nevárez-Martí M O. Review of stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 83-94.
- [8] Markaida U. Population structure and reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California after the 1997-1998 El Niño event[J]. *Fisheries Research*, 2006, 79(1): 28-37.
- [9] Liu B, Chen X, Lu H, *et al.* Fishery biology of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters[J]. *Scientia Marina*, 2010, 74(4): 687-695.
- [10] Waluda C M, Yamashiro C, Rodhouse P G. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru Current: an analysis of remotely sensed data[J]. *Fisheries Research*, 2006, 79(1): 56-63.
- [11] Liu B L, Cao J, Truesdell S B, *et al.* Reconstructing cephalopod migration with statolith elemental signatures: a case study using *Dosidicus gigas*[J]. *Fisheries Science*, 2016, 82(3): 425-433.
- [12] Sanchez G, Tomano S, Yamashiro C, *et al.* Population genetics of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern Humboldt Current system based on mitochondrial and microsatellite DNA markers[J]. *Fisheries Research*, 2016, 175: 1-9.
- [13] Chen X, Li J, Liu B, *et al.* Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, off the Costa Rica Dome[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2013, 93(02): 567-573.
- [14] 胡贯宇,陈新军,刘必林,等. 茎柔鱼耳石和角质颚微结构及轮纹判读[J]. *水产学报*, 2015, 39(3): 361-370.
Hu G Y, Chen X J, Liu B L, *et al.* Microstructure of statolith and beak for *Dosidicus gigas* and its determination of growth increments[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(3): 361-370(in Chinese).
- [15] Hernández-Muñoz A T, Rodríguez-Jaramillo C, Mejía-Rebollo A, *et al.* Reproductive strategy in jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835): A new perspective[J]. *Fisheries Research*, 2016, 173: 145-150.
- [16] Arkhipkin A, Murzov S. Age and growth patterns of *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae)[J]. Present state of fishery for squids and prospects of its development VNIRO Press, Moscow, 1986: 107-123.
- [17] 易倩,陈新军,贾涛,等. 基于外部形态特征的东南太平洋茎柔鱼种群结构研究[J]. *海洋湖沼通报*, 2012(4): 96-103.
Yi Q, Chen X J, Jia T, *et al.* Population structure of *Dosidicus gigas* based on the morphological analysis in the Southeastern Pacific[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2012(4): 96-103(in Chinese).
- [18] Liu B, Fang Z, Chen X, *et al.* Spatial variations in beak structure to identify potentially geographic populations of *Dosidicus gigas* in the Eastern Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2015, 164: 185-192.
- [19] Wormuth W. Morphometry of two species of the family Ommastrephidae[J]. *The Veliger*, 1970, 13: 139-144.
- [20] Liu B, Chen X, Chen Y, *et al.* Geographic variation in statolith trace elements of the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in high seas of Eastern Pacific Ocean[J]. *Marine biology*, 2013, 160(11): 2853-2862.
- [21] Liu B L, Chen Y, Chen X J. Spatial difference in elemental signatures within early ontogenetic statolith for identifying Jumbo flying squid natal origins[J]. *Fisheries Oceanography*, 2015, 24(4): 335-346.
- [22] Arkhipkin A I. Statoliths as 'black boxes'(life recorders) in squid[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 573-583.
- [23] Liu B, Chen X, Chen Y, *et al.* Age, maturation, and population structure of the Humboldt squid *Dosidicus gigas* off the Peruvian Exclusive Economic Zones[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2013, 31: 81-91.
- [24] Liu B, Chen X, Fang Z, *et al.* A preliminary analysis of trace-elemental signatures in statoliths of different spawning cohorts for *Dosidicus gigas* off EEZ waters of Chile[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2015, 14(6): 1059-1067.
- [25] Sandoval-Castellanos E, Uribe-Alcocer M, Diaz-Jaimes P. Population genetic structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) evaluated by RAPD analysis[J]. *Fisheries Research*, 2007, 83(1): 113-118.
- [26] Sandoval-Castellanos E, Uribe-Alcocer M, Diaz-Jaimes

- P. Population genetic structure of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) inferred by mitochondrial DNA analysis[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2010, 385(1): 73-78.
- [27] 刘连为, 陈新军, 许强华, 等. 秘鲁外海茎柔鱼大型群与小型群的遗传变异分析[J]. *海洋渔业*, 2014, 36(3): 216-223.
- Liu L W, Chen X J, Xu Q H, *et al.* Genetic variation analysis on large-sized group and small-sized group of *Dosidicus gigas* off Peru Exclusive Economic Zones[J]. *Marine Fisheries*, 2014, 36(3): 216-223(in Chinese).
- [28] 刘连为, 许强华, 陈新军, 等. 基于线粒体DNA分子标记的东太平洋茎柔鱼群体遗传多样性比较分析[J]. *水产学报*, 2013, 37(11): 1618-1625.
- Liu L W, Xu Q H, Chen X J, *et al.* Comparative analysis of genetic diversity of *Dosidicus gigas* from eastern Pacific Ocean based on molecular markers of mitochondrial DNA[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(11): 1618-1625(in Chinese).
- [29] 刘连为, 陈新军, 许强华, 等. 基于微卫星标记的茎柔鱼赤道海域群体与秘鲁外海群体遗传变异分析[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2015, 45(7): 53-57.
- Liu L W, Chen X J, Xu Q H, *et al.* Genetic variation analysis of *Dosidicus gigas* from equatorial waters and off the Peruvian Exclusive Economic Zones Using Microsatellite Markers[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2015, 45(7): 53-57(in Chinese).
- [30] Thorrold S R, Latkoczy C, Swart P K, *et al.* Natal homing in a marine fish metapopulation[J]. *Science*, 2001, 291(5502): 297-299.
- [31] Gillanders B. Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries?[J]. *Marine Ecology-Progress Series*, 2002, 240: 215-223.
- [32] Nesis K. Biology of the Peru-Chilean giant squid, *Dosidicus gigas*[J]. *Oceanology*, 1970, 10: 140-152.
- [33] Jackson G D, Choat J H. Growth in tropical cephalopods: an analysis based on statolith microstructure[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1992, 49(2): 218-228.
- [34] Jackson G D, Alford R A, Choat J H. Can length frequency analysis be used to determine squid growth?-An assessment of ELEFAN[J]. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 2000, 57(4): 948-954.
- [35] Young J. The statocysts of *Octopus vulgaris*[J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 1960, 152(946): 3-29.
- [36] Lipinski M. The information concerning current research upon ageing procedure of squids[J]. *ICNAF Working Paper*, 1979, 40: 4.
- [37] Hurley G V, Odense P H, O'Dor R K, *et al.* Strontium labelling for verifying daily growth increments in the statolith of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*)[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1985, 42(2): 380-383.
- [38] Odense P. Validation and Application of an Ageing Technique for Short-finned Squid (*Illex illecebrosus*)[J]. *J Northw Atl Fish Sci*, 1985, 6: 107-116.
- [39] Bettencourt V, Guerra A. Growth increments and biomineralization process in cephalopod statoliths[J]. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 2000, 248(2): 191-205.
- [40] Semmens J M, Moltschaniwskij N A. An examination of variable growth rates in the tropical squid *Sepioteuthis lessoniana*: a whole animal and reductionist approach[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 193: 135-141.
- [41] Chen X, Lu H, Liu B, *et al.* Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2011, 91(01): 229-235.
- [42] Markaida U, Quiñónez-Velázquez C, Sosa-Nishizaki O. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. *Fisheries Research*, 2004, 66(1): 31-47.
- [43] Zepeda-Benitez V Y, Morales-Bojórquez E, Quinonez-Velazquez C, *et al.* Age and growth modelling for early stages of the jumbo squid *Dosidicus gigas* using multi-model inference[J]. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 2014, 55: 197-204.
- [44] Zepeda-Benitez V Y, Morales-Bojórquez E, López-Martínez J, *et al.* Growth model selection for the jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California, Mexico[J]. *Aquatic Biology*, 2014, 21(3): 231-247.

- [45] Mejia-Rebollo A, Quiñónez-Velázquez C, Salinas-Zavala C A, *et al.* Age, growth and maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) off the western coast of the Baja California Peninsula[J]. CalCOFI Rep, 2008, 49: 256-262.
- [46] Arkhipkin A, Argüelles J, Shcherbich Z, *et al.* Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2014, 72(3): 400-409.
- [47] Keyl F, Argüelles J, Tafur R. Interannual variability in size structure, age, and growth of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis[J]. Ices Journal of Marine Science, 2011, 68(3): 507-518.
- [48] Ferreri G A B. Length-Weight Relationships and Condition Factors of the Humboldt Squid (*Dosidicus gigas*) from the Gulf of California and the Pacific Ocean[J]. Journal of Shellfish Research, 2014, 33(3): 769-780.
- [49] Hernández-López J L, Castro-Hernández J J, Hernández-García V. Age determined from the daily deposition of concentric rings on common octopus (*Octopus vulgaris*) beaks[J]. Fishery Bulletin-National Oceanic and Atmospheric Administration, 2001, 99(4): 679-684.
- [50] Liu B L, Chen X J, Chen Y, *et al.* Determination of squid age using upper beak rostrum sections: technique improvement and comparison with the statolith[J]. Marine Biology, 2015, 162(8): 1685-1693.
- [51] Liu B L, Chen X J, Chen Y, *et al.* Periodic increments in the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beak: a potential tool for determining age and investigating regional difference in growth rates[J]. Hydrobiologia, 2016: 1-10.
- [52] Hu G, Fang Z, Liu B, *et al.* Age, growth and population structure of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off the Peruvian Exclusive Economic Zone based on beak microstructure[J]. Fisheries Science, 2016: 1-8.
- [53] Velázquez C Q, Herrera A H, Velázquezabunader I, *et al.* Maturation, Age, and Growth Estimation of the Jumbo Squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Central Region of the Gulf of California[J]. Journal of Shellfish Research, 2013, 32(2): 351-359.
- [54] Markaida U, Sosa-Nishizaki O. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 63-82.
- [55] MoralesBojórquez E, PachecoBedoya J L. Population Dynamics of Jumbo Squid *Dosidicus gigas* in Pacific Ecuadorian Waters[J]. Journal of Shellfish Research, 2016, 35(1): 211-224.
- [56] 陈新军, 李建华, 易倩, 等. 东太平洋赤道附近海域茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)渔业生物学的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(6): 1233-1238.
- Chen X J, Li J H, Yi Qian, *et al.* Preliminary study on fisheries biology of *Dosidicus gigas* in the waters near the equator of Eastern Pacific Ocean[J]. Oceanologia ET Limnologia Sinica, 2012, 43(6): 1233-1238(in Chinese).
- [57] Tafur R, Rabi M. Reproduction of the jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835)(Cephalopoda: Ommastrephidae) off Peruvian coasts[J]. Scientia Marina, 1997, 61: 33-37.
- [58] 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.
- [59] 刘必林, 陈新军, 陈海刚, 等. 秘鲁外海茎柔鱼繁殖生物学研究[J]. 上海海洋大学学报, 2016, 25(3): 445-453.
- Liu B L, Chen X J, Chen H G, *et al.* Reproduction of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) off Peru[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2016, 25(3): 445-453(in Chinese).
- [60] 叶旭昌, 陈新军. 秘鲁外海茎柔鱼胴长组成及性成熟初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(4): 347-350.
- Ye X C, Chen X J. Study of mantle length composition and sexmaturity of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in fishing ground off Peru[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2007, 16(4): 347-350(in Chinese).
- [61] Ulloa P, Fuentealba M, Ruiz V. Feeding habits of *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Teuthoidea) in the central-south coast off Chile[J]. Revista Chilena De Historia Natural, 2006, 79(4): 475-479.
- [62] Ibáñez C M, Cubillos L A. Seasonal variation in the length structure and reproductive condition of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) off

- central-south Chile[J]. *Scientia Marina*, 2007, 71(1): págs. 123-128.
- [63] Camarillo-Coop S, Salinas-Zavala C A, Manzano-Sarabia M, *et al.* Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2011, 91(4): 807-814.
- [64] Gilly W F, Elliger C A, Salinas C A, *et al.* Spawning by jumbo squid *Dosidicus gigas* in San Pedro Mártir Basin, Gulf of California, Mexico[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 313: 125-133.
- [65] Ramoscastillejos J E, Salinaszavala C A, Camarillo-coop S, *et al.* Paralarvae of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*[J]. *Invertebrate Biology*, 2010, 129(2): 172-183.
- [66] Staaf D J, Zeidberg L D, Gilly W F. Effects of temperature on embryonic development of the Humboldt squid *Dosidicus gigas*[J]. *Marine Ecology Progress*, 2011, 441(441): 165-175.
- [67] Gilly W, Markaida U, Baxter C, *et al.* Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 324: 1-17.
- [68] Staaf D, Camarillo-Coop S, Haddock S, *et al.* Natural egg mass deposition by the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California and characteristics of hatchlings and paralarvae[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2008, 88(4): 759-770.
- [69] Yatsu A, Tafur R, Maravi C. Embryos and Rhynchoteuthion Paralarvae of the Jumbo Flying Squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian Waters[J]. *Fisheries Science*, 1999, 65(6): 904-908.
- [70] Field J C, Baltz K, Phillips A J, *et al.* Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current[J]. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 2008, 48: 131-146.
- [71] Camarillo-Coop S, Salinas-Zavala C A, Lavaniegos B E, *et al.* Food in early life stages of *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2013, 93(7): 1903-1910.
- [72] Markaida U. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-98 El Niño event[J]. *Fisheries Research*, 2006, 79(1): 16-27.
- [73] Markaida U, Sosa-Nishizaki O. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2003, 83(3): 507-522.
- [74] Field J C, Elliger C, Baltz K, *et al.* Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System[J]. *Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography*, 2013, 95(6): 37-51.
- [75] 胡贯宇, 陈新军, 方舟. 个体生长对秘鲁外海茎柔鱼角质颚形态变化的影响[J]. *水产学报*, 2016, 40(1): 36-44.
- Hu G Y, Chen X J, Fang Z. Effect of individual growth on beak morphometry of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* off the Peruvian Exclusive Economic Zone[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(1): 36-44(in Chinese).
- [76] 胡贯宇, 陈新军, 方舟. 秘鲁外海茎柔鱼角质颚色素沉积及影响因素的初步研究[J]. *海洋湖沼通报*, 2017, 155(2): 72-80.
- Hu G Y, Chen X J, Fang Z. Beak pigmentation development of *Dosidicus gigas* and its affecting factors off the Peruvian Exclusive Economic Zone[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2017, 155(2): 72-80(in Chinese).
- [77] 贾涛, 李纲, 陈新军, 等. 9-10月秘鲁外海茎柔鱼摄食习性的初步研究[J]. *上海海洋大学学报*, 2010, 19(5): 663-667.
- Jia T, Li G, Chen X J, *et al.* Preliminary study on feeding behavior of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off Peruduring September and October[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2010, 19(5): 663-667(in Chinese).
- [78] Ibáñez C M, Arancibia H, Cubillos L A. Biases in determining the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835)(Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern-central Chile (34 S-40 S)[J]. *Helgoland Marine Research*, 2008, 62(4): 331.

- [79] 李云凯, 贡艺, 陈新军. 稳定同位素技术在头足类摄食生态学研究中的应用[J]. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1541-1546.
Li Y K, Gong Y, Chen X J. Applications of stable isotope analysis in the trophic ecology studies of cephalopods[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(5): 1541-1546(in Chinese).
- [80] Post D M, Pace M L, Jr H N. Ecosystem size determines food-chain length in lakes[J]. Nature, 2000, 405(6790): 1047-1049.
- [81] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions[J]. Ecology, 2002, 83(3): 703-718.
- [82] Ruiz-Cooley R, Markaida U, Gendron D, *et al.* Stable isotopes in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes[J]. Marine Biological Association of the United Kingdom Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2006, 86(2): 437.
- [83] Ruiz-Cooley R, Villa E C, Gould W R. Ontogenetic variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ recorded in the gladius of the jumbo squid *Dosidicus gigas*: geographic differences[J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 399: 187-198.
- [84] Lorrain A, Argüelles J, Alegre A, *et al.* Sequential isotopic signature along gladius highlights contrasted individual foraging strategies of jumbo squid (*Dosidicus gigas*)[J]. PLoS One, 2011, 6(7): e22194.
- [85] Li Y, Gong Y, Zhang Y, *et al.* Inter-annual variability in trophic patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off the exclusive economic zone of Peru, implications from stable isotope values in gladius[J]. Fisheries Research, 2017, 187: 22-30.
- [86] Semmens J M, Pecl G T, Gillanders B M, *et al.* Approaches to resolving cephalopod movement and migration patterns[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2007, 17(2): 401-423.
- [87] Markaida U, Rosenthal J J C, Gilly W F. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico[J]. Fishery Bulletin- National Oceanic and Atmospheric Administration, 2005, 103(1): 219-226.
- [88] Roden G, Groves G. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California[J]. Journal of Marine Research, 1959, 18(1): 10-35.
- [89] Stewart J S, Hazen E L, Foley D G, *et al.* Marine predator migration during range expansion: Humboldt squid *Dosidicus gigas* in the northern California Current System[J]. Marine Ecology Progress, 2012, 471(4): 135-150.
- [90] Stewart J S, Gilly W F, Field J C, *et al.* Onshore-offshore movement of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) on the continental shelf[J]. Deep Sea Research Part II: topical studies in oceanography, 2013, 95: 193-196.
- [91] Ruiz-Cooley R I, Ballance L T, McCarthy M D. Range expansion of the jumbo squid in the NE Pacific: $\delta^{15}\text{N}$ decrypts multiple origins, migration and habitat use[J]. PLoS One, 2013, 8(3): e59651.
- [92] Anderson C I, Rodhouse P G. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 133-143.
- [93] Ichii T, Mahapatra K, Watanabe T, *et al.* Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña[J]. Marine Ecology Progress Series, 2002, 231: 151-166.
- [94] Keyl F, Argüelles J, Mariátegui L, *et al.* A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean[J]. CalCOFI Report, 2008, 49: 119-128.
- [95] Sakai M, Tsuchiya K, Mariátegui L, *et al.* Vertical Migratory Behavior of Jumbo Flying Squid (*Dosidicus gigas*) off Peru: Records of Acoustic and Pop-up Tags[J]. Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ, 2017, 51(2): 171-179.
- [96] Perez J A A, O'Dor R K, Beck P, *et al.* Evaluation of gladius dorsal surface structure for age and growth studies of the short-finned squid, (*Illex illecebrosus*)(Teuthoidea: Ommastrephidae)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1996, 53(12): 2837-2846.
- [97] Perez J A A, Aguiar D C d, Santos J A T d. Gladius and statolith as tools for age and growth studies of the squid *Loligo plei* (Teuthida: Loliginidae) off southern Brazil[J]. Brazilian Archives of Biology and Techno-

- logy, 2006, 49(5): 747-755.
- [98] Stewart J, Hazen E, Foley D, *et al.* Marine predator migration during range expansion: Humboldt squid *Dosidicus gigas* in the northern California Current System[J]. Marine Ecology Progress Series, 2012, 471: 135-150.
- [99] Ruizcooley R I, Koch P L, Fiedler P C, *et al.* Carbon and Nitrogen Isotopes from Top Predator Amino Acids
- Reveal Rapidly Shifting Ocean Biochemistry in the Outer California Current[J]. PLoS ONE, 2014, 9(9): e110355.
- [100] Yamaguchi T, Kawakami Y, Matsuyama M. Migratory routes of the swordtip squid *Uroteuthis edulis* inferred from statolith analysis[J]. Aquatic Biology, 2015, 24(1): 53-60.

Review on the life history of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean

HU Guanyu^{1,2}, FANG Zhou^{1,2,3,4}, CHEN Xinjun^{1,2,3,4*}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Collaborative Innovation Center for Distant-water Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: The jumbo squid *Dosidicus gigas* is widely distributed throughout the Eastern Pacific Ocean. It is most abundant in Peruvian waters. *D. gigas* is now one of the most important target species in Chinese squid jigging fishery. In addition, *D. gigas* whose trophic level is in the middle of the food chain plays an important role in marine ecosystem, as both a predator and prey. In this study, the research on population structure, age, growth, reproduction habit, feeding ecology and migration path of *D. gigas* was reviewed. The fisheries biology, the trend of the relevant studies and the latest research progress were comprehensively summarized. We also discussed the issues of previous researches and proposed the future research directions, which includes more effective methods for age validation, amino acid stable isotope analysis for foraging ecology and a synthetic method consisting of mark-recapture, electronic tag, and natural marker for migration path. Meanwhile, the migration routes of *D. gigas* in the Eastern Pacific Ocean were plotted by analyzing and concluding the results of previous studies. This study will provide the basis for the rational exploitation and utilization and scientific management of *D. gigas*.

Key words: *Dosidicus gigas*; life history; fishery resource; the Eastern Pacific Ocean

Corresponding author: CHEN Xinjun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (41476129, 41276156)