

文章编号: 1674 - 5566(2013)05 - 0755 - 08

## 北太平洋柔鱼早期生活史研究进展

余 为<sup>1</sup>, 陈新军<sup>1,2,3</sup>, 易 倩<sup>1</sup>, 李曰嵩<sup>1,2,3</sup>

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 国家远洋渔业工程技术研究中心, 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)

**摘 要:** 柔鱼是一种短生命周期的种类, 具有产完卵后即死亡等特点, 其种群资源量的大小完全取决于补充量的多少, 而其补充量主要取决于其早期生活史阶段的死亡率。柔鱼作为重要的经济头足类, 广泛分布在北太平洋海域, 深入了解柔鱼早期生活史过程对于预测其来年资源补充量具有重要的作用。为此, 主要回顾柔鱼早期生活史研究进展, 重点讨论了柔鱼仔幼鱼的分布、摄食、年龄和生长、自然死亡率以及补充量与环境之间的关系, 简单介绍了柔鱼胚胎生长发育过程和仔鱼形态变化。分析认为, 柔鱼早期生活史中从产卵孵化、胚胎发育到仔稚鱼是一个非常重要也是最不被了解的生活史阶段, 未来研究的重点应放在该阶段中仔鱼的生长死亡以及环境变化对柔鱼孵化成功率和资源补充量的影响。

**研究亮点:** 本文对北太平洋柔鱼早期生活史研究进展进行系统的归纳与分析, 重点探讨了柔鱼仔幼鱼的地理分布、年龄与生长以及补充量与环境之间的关系, 并提出了未来耦合物理模型(FVCOM)和生物模型(IBM)构建北太平洋柔鱼早期生活史生态动力学模型。

**关键词:** 柔鱼; 早期生活史; 摄食; 生长和死亡; 补充量

**中图分类号:** S 931

**文献标志码:** A

每年渔业资源可利用量的多少直接依赖于每年补充到成年群体的鱼类数量。鱼类死亡集中发生在仔鱼浮游生活阶段和幼体早期阶段, 这一阶段的数量变化决定着补充量的多少<sup>[1]</sup>。许多海洋的鱼类早期生活史和补充机制具有相似性<sup>[2]</sup>。鱼类早期生活史的研究, 主要涉及到卵和仔鱼发育, 成活率是引起种群数量变动和年龄结构变化的主要原因<sup>[3]</sup>, 这一研究可为鱼类资源保护和可持续发展提供基础<sup>[4]</sup>。因此, 掌握鱼类早期生活史中仔鱼群体动态变化的影响因子对于资源开发和渔业管理至关重要。在全球气候变化日益严重的情况下, 更好地理解并认知鱼类早期生活史过程及其环境对该过程的影响显得尤为重要。

柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)是一种具有生态机会主义的大洋性种类, 广泛分布在北太平洋

海域, 其资源状况易受海洋环境的影响<sup>[5]</sup>。短生命周期的柔鱼在生活史过程和种群动力学上与长生命周期种类有着很大的不同, 其中最主要的差别在于柔鱼亲体在产完卵后随即死亡, 其资源量完全取决于补充量的多少<sup>[6-7]</sup>, 而每年补充量主要是由其早期的存活率决定的。柔鱼在胚胎和仔鱼发育阶段易产生高的自然死亡率, 海洋环境任何的细微变化都有可能影响到仔幼鱼的生长、成活以及对种群的补充<sup>[8]</sup>。已有研究表明, 柔鱼资源量不仅与黑潮和亲潮的变化<sup>[9]</sup>有关, 而且还受到厄尔尼诺、拉尼娜等现象<sup>[10]</sup>, 以及产卵场适宜表层水温范围<sup>[11]</sup>和水温垂直结构<sup>[12]</sup>等的影响。因此, 开展西北太平洋柔鱼从鱼卵孵化到仔幼鱼早期生活史阶段的研究极为重要。为了对柔鱼早期生活史研究有一个清楚的认识, 本文总结了国内外有关学者的研究成果, 提出了存在

收稿日期: 2013-03-26 修回日期: 2013-05-17

基金项目: 国家自然科学基金(NSFC41276156); 国家高技术研究发展计划(2012AA092303); 国家发改委产业化专项(2159999); 上海市科技创新行动计划(12231203900); 大文科学术新人培育计划(B-5201-12-0023)

作者简介: 余 为(1989—), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源评估。E-mail: yuwei806326@163.com

通信作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

的问题和今后需要努力的方向,以便为柔鱼资源的评估和资源补充量的预测提供理论基础。

## 1 仔幼鱼的分布

### 1.1 产卵场位置与水平分布

柔鱼是柔鱼科中在三大洋广泛分布的一种鱼类,但主要分布在日本东海岸和美国的西岸海域。柔鱼是高度洄游种类,目前关于北太平洋柔鱼产卵场位置的准确信息很少<sup>[13-14]</sup>。从 MURAKAMI 等<sup>[15]</sup>、YOUNG 和 HIROTA<sup>[14]</sup>提供的资料认为,根据雌性成熟个体的分布,在北太平洋柔鱼存在 3 个产卵场,即 140°~150°E,170°E 附近和 160°~180°W 海域。OKUTANI<sup>[16]</sup>分别调查了柔鱼仔鱼和成熟雌性个体的分布,并证实了这些产卵场的存在。此外,HAYASE<sup>[17]</sup>根据 1989 年、1993 年 4-5 月柔鱼仔鱼和雌性成熟个体的分布,推测柔鱼产卵场广泛分布在 25°~26°N、143°E~164°W 海域,特别是分布在 143°~150°30'E,161°~165°30'E 和 164°~170°E 海域,这些产卵场的分布位置与 YOUNG 和 HIROTA<sup>[14]</sup>推断的基本一致。

柔鱼生活在大洋中,繁殖透明的卵团,直径 1~4 m,包含了无数个卵,卵的大小为 0.9 mm × 1.1 mm,几乎全年产卵。这些卵团分布在大洋中,在温跃层至少漂浮约 5 d,研究者很难探测和接近它们<sup>[18]</sup>。目前已知柔鱼仔鱼主要分布在两个地理海域:日本本州岛东南部<sup>[16]</sup>和夏威夷群岛沿海<sup>[13-14]</sup>。日本调查船曾在 29°~34°N,140°~164°E 海域表层采集到柔鱼 351 个稚仔鱼样本,另有日本学者<sup>[19]</sup>在夏威夷群岛海域采集了 10 375 个头足类仔鱼,包括了 21 科 57 种,其中柔

鱼仔鱼占了总量的 18%。从仔鱼的分布来看,其孵化温度的主要范围为 21~25 °C<sup>[13]</sup>,但是其温度范围随着纬度发生季节性变化,其分布位置从秋生群的 29°~34°N 到冬春生群的 21°~30°N<sup>[20]</sup>。

### 1.2 垂直分布

柔鱼垂直分布随着其生长和地理的变化而改变。通常昼夜都能在海表面收集到仔鱼幼体<sup>[14]</sup>。仔鱼在 25 m 水深处分布广泛,大量胴长在 14~18 cm 的幼鱼白天与晚上穿过海表面在空气中滑行,这表明它们也栖息在海表面<sup>[21]</sup>。YOUNG 和 HIROTA<sup>[14]</sup>利用浮游生物网在海表面采集了大量的柔鱼仔鱼,SAITO 与 KUBODERA<sup>[22]</sup>使用拖曳网在水深 25 m 处捕获到仔鱼,同时 50~75 m 和 75~100 m 水层处也有少量的仔鱼分布。在亚北极锋区,成年柔鱼夜间多栖息在 0~40 m 水层,白天在 150~350 m 水深处;在营养不足的南部海域,柔鱼成体晚上分布在 0~100 m 海域,白天栖息在 400 m 以下水深<sup>[21]</sup>。

## 2 摄食

### 2.1 仔鱼阶段的摄食

柔鱼在早期生活史阶段,其摄食是一个连续过程,包括了吸收卵黄、基于吻部的滤食性摄食、触腕捕食和触手捕食生物等阶段(表 1)。这种摄食模式的演替包含了 3 个过渡时期并伴随着形态和行为的变化。每个过渡期对仔鱼存活至关重要,由于从滤食性摄食到捕食生物时发生了食物组成、形态和摄食行为的变化,因此具有很高的自然死亡率。

表 1 基于柔鱼仔鱼个体变化的食物种类、摄食模式和形态学变化

Tab.1 Prey type, feeding mode, and morphology based on the ontogenetic changes of the paralarvae of *O. bartramii*

日龄/d	0~4	4~7	13~20	30~38
食物	卵黄	微生物	甲壳类浮游动物	甲壳类浮游动物 小型生物
摄食模式	吸收卵黄	基于吻部滤食	触腕捕食	触手捕食
个体形态学变化	幼体	幼体	角质颚突起 吻基部分裂	吻部完全分裂
胴长/mm	1.4	2~3	4~9	9~13

鱼孵化时胴长约 1.4 mm,并开始吸收内部卵黄,孵化后 4~7 d 卵黄消失<sup>[23]</sup>,一周内开始摄

食。胴长 3~4.3 mm 时的仔鱼,其角质颚开始发挥作用,喙部突起和开口捕食同时发生,因此角

质颚喙部发生突起可能是仔鱼开口捕食动物的信号。KAZUHISA 等<sup>[24]</sup>采集了夏威夷群岛北部海域的 174 个柔鱼仔鱼样本,胴长范围为 1.1 ~ 13.2 mm,对其进行食性研究,发现 72 个仔鱼(占总数的 41%)的消化道为空;11 尾胴长为 4.2 ~ 13.2 mm 的仔鱼,其消化道中有 12 种桡足类(桡足幼体),包括桡足类游泳足、触角、下颚、颚肢、头胸部等。WATANABE 等<sup>[25]</sup>研究认为,五月份柔鱼冬春生群体的幼鱼(胴长 15 ~ 25 cm)主要摄食甲壳类如磷虾、端足类和小型头足类等,食物中磷虾体长为 1.3 ~ 1.5 cm,皇穆氏暗光鱼体长为 2.0 ~ 5.2 cm,其它头足类胴长在 1.4 ~ 7.0 cm。

## 2.2 摄食器官的发育

### 2.2.1 吻部的发育

柔鱼在头足类十足目中较为独特,其仔鱼有两个触腕融合而成的吻部。吻在柔鱼幼体胴长 3 ~ 4 mm 时开始分裂,分裂时最小胴长为 3.1 mm (日龄 12 d)。胴长 9.0 ~ 9.3 mm 时吻部分裂完成,拥有两个触腕的最小仔鱼胴长为 12 mm (日龄 28 d)。有人认为,吻部是用来捕食猎物的,但是近来通过形态学分析认为它的作用不是用来捕食<sup>[26]</sup>。O'DOR 等<sup>[27]</sup>则认为吻部可能是用来滤食性摄食。尽管其在摄食行为中的作用尚未清楚,但是可以推测出其分裂与摄食行为的变化有关联。

### 2.2.2 角质颚的个体发育

头足类另一个重要的摄食器官是角质颚,与耳石、内壳等其他硬组织一样,具有稳定的形态特征、良好的信息储存以及耐腐蚀等特点<sup>[28]</sup>。角质颚在仔鱼卵黄吸收完后发挥着重要的作用,但是很少了解其发育过程。一般胴长小于 3 mm (日龄 < 13 d) 的所有仔鱼,上下角质颚的喙部透明且嵌入膜状组织。胴长 3 ~ 4 mm (13 ~ 16 d) 时角质颚喙部开始突起,到 20 mm 时角质颚发育较为完整。角质颚的一个重要特点就是不易被消化,因此海洋生物学家可通过对柔鱼仔鱼角质颚的鉴定,分析捕食者的食物组成。根据胃含物中残留的角质颚,可以分析柔鱼仔鱼的生态地位和营养级水平。另外,角质颚中稳定同位素 C、N 可被用于摄食生态的研究<sup>[29]</sup>。

### 2.3 仔鱼的形态发育

色素体分布模式是鉴别柔鱼仔鱼重要的特

征之一,已经被用来鉴别柔鱼科的种类<sup>[14,30]</sup>。仔鱼胴体外表面前腹侧边缘的色素细胞为外部色素细胞,胴体内表面色素细胞称为内部色素细胞。YOUNG 和 HIROTA<sup>[14]</sup>描述了柔鱼仔鱼特征,特别是色素体的分布(图 1)。柔鱼仔鱼侧边吸盘比中间吸盘大,且整个仔鱼阶段没有发光器官。

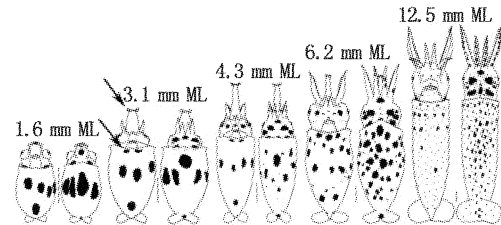


图 1 柔鱼仔鱼示意图

Fig. 1 The illustration of paralarvae for *Ommastrephes bartramii*

各阶段仔鱼的特征为<sup>[14]</sup>: 1 mm 胴长的幼体,吻端窄短,约 0.14 mm,吻尖端未超过腕长。胴体背部中间分布 4 个色素细胞,末端分布一个; 1.6 mm 胴长的幼体,吻短,后端吸盘是前段吸盘的 2 倍大。第 1、2 腕分别有一个大的吸盘,3、4 腕未发育。头腹部中间一对大的色素体,胴体背部八个色素细胞,鳍上一个; 4.3 mm 胴长的幼体,吻部未分离,后端吸盘直径是前段吸盘的 2 倍。3 腕与 1 腕等长,4 腕很小。头背部分布 8 个色素细胞,腹部 3 个。胴体分布 2 个外部色素细胞,3 个内部色素细胞体,胴体中间 19 个,鳍上 1 个; 6.2 mm 胴长的幼体,吻端基部分裂,与 3 腕等长。4 腕小,长能够达到 3 腕基部的吸盘。头背部分布 12 个较大和 8 个较小的色素体,头腹部 8 个。胴体中间分布 63 个色素体; 12.5 mm 胴长的幼体,吻部演变为触腕,比 4 腕稍短。胴体有大量的色素细胞分布,连在一起不能清楚识别。

## 3 年龄与生长

柔鱼的年龄和生长已通过耳石微结构开展研究。北太平洋柔鱼秋生群体的仔鱼在孵化后的头 30 d 内指数生长(胴长达到 7 mm),随后几乎是线性生长<sup>[31]</sup>。YATSU 和 MORI<sup>[31]</sup>认为这种改变是因为摄食行为的改变。柔鱼在 7 ~ 10 个月左右成熟,一年生命周期<sup>[32]</sup>。雄性成熟时大小约为 30 ~ 33 cm,雌性 40 ~ 55 cm<sup>[32]</sup>。YATSU<sup>[33]</sup>

报道的最大的雄性柔鱼胴长为 45 cm, 最大雌性胴长 60 cm。柔鱼幼体在胴长为 150 ~ 170 mm 时即补充进入渔场<sup>[14]</sup>, 生长率随着性别、孵化季节和地理区域不同; 雌性比雄性生长更快, 且夏季孵化的个体比冬季孵化的个体生长更快, 西北太平洋的个体比中东部区域生长快。秋生群 (ML 38 ~ 46 cm) 和冬春生群 (ML 16 ~ 28 cm) 尽管是连续的孵化期间, 存在明显的大小间隔, 秋生群达到最大的胴长。ICHH 等<sup>[34]</sup> 提出个体大小差异是由过渡区叶绿素锋区和海表温季节性改变引起的。

KEITH 等<sup>[35]</sup> 基于生长模型评估了柔鱼在至少 35 d 内呈指数生长, 柔鱼仔鱼刚孵化时的长度为 0.33 mm, 15、25、35 d 大小的仔鱼胴长分别是 1.6、4.3、12.1 mm。孵化后 15 d 的仔鱼生长率为 0.16 mm/d; 35 天的仔鱼生长率为 1.25 mm/d。雄性个体生长率 1.1 ~ 2.1 mm/d, 雌性个体生长率 1.1 ~ 2.5 mm/d。CHEN 与 CHIU<sup>[36]</sup> 基于耳石反演推算出秋生群和冬生群孵化后的日生长率分别为 10 mm/d 和 8 mm/d。YATSU 和 MORI<sup>[31]</sup> 利用耳石轮纹分析了北太柔鱼的年龄和生长, 样本包括秋生群野生幼体和人工培育的仔鱼, 样本数 104, 胴长范围 1.0 ~ 164.0 mm, 日龄 1 ~ 120 d。得到仔鱼在孵化后 33 天内胴长与年龄呈指数关系, 关系式为  $L_M = 1.139 \exp(0.063x)$  ( $R^2 = 0.919$ ), 幼体年龄与胴长呈线性关系。结果与 BOWER<sup>[37]</sup> 估算的冬春生年龄与胴长关系一致。SAKAI 等<sup>[38]</sup> 推断出柔鱼仔鱼胴长与日龄和温度值关系式为  $L_M = 0.89 \exp[(0.006T - 0.060) \times d]$ ,  $R^2 = 0.928$ 。

## 4 影响早期生活史过程的环境因子与死亡率

### 4.1 影响资源补充量的因子

北太平洋柔鱼群体经历着南北方向的季节性洄游, 包括冬春生和秋生群体, 两个群体在早期生活史阶段的生长、死亡与环境的关系密切<sup>[18]</sup>, 通过对环境变化的适应选择不同的产卵时间将仔鱼分散在不同的栖息地。ICHH<sup>[34]</sup> 通过对北太平洋柔鱼两个群体早期生活史的研究, 认为产卵场位置随叶绿素浓度的变化而变化。秋生群的产卵场一般出现在亚热带锋区, 接近叶绿素锋区, 浓度为 0.2 mg/m<sup>3</sup>, 此时亚热带海域生产力

高, 饵料丰富, 仔鱼补充量多; 而冬春生群体的产卵场分布在亚热带海域, 生产力低, 到夏季或者秋季时向叶绿素浓度较高的海域洄游, 导致的结果是在生活史阶段前半期秋生群相对冬春生群生长较快, 随后反之。ICHH 等<sup>[39]</sup> 分析北太平洋柔鱼丰度变化时认为过渡区叶绿素锋区高生产力海域是两个群体最有利的育肥场和索饵场, 适合仔鱼生长, 柔鱼幼体的高捕食率使资源补充成功。

北太平洋柔鱼仔鱼的分布和丰度受水温和盐度的影响强烈, 海表温决定了最适产卵场, 而水温对评估丰度则具有更高的预测能力<sup>[13]</sup>。BOWER<sup>[40]</sup> 在表温为 21 ~ 24 °C 的夏威夷群岛海域采集到仔鱼, 温度在 22 ~ 22.5 °C 时仔鱼丰度最多。YOUNG 等<sup>[41]</sup> 调查发现柔鱼仔鱼主要分布在 22 °C 的海域, 23.4 ~ 23.8 °C 时孵化率高。MURATA 与 NAKAMURA<sup>[21]</sup> 报道了 1978 年 7、9 与 10 月份日本东南部沿海资源量, 100 m 水深处温度分别为 5 ~ 10 °C, 5 °C 和 5 ~ 15 °C 丰度比较高。CAO 等<sup>[42]</sup> 也利用北太平洋柔鱼产卵场与索饵场的适合水温解释了冬春生群体西部群体补充量的变化。YATSU 等<sup>[43]</sup> 报告了 7 月份在亚北极边界海域处在 11 °C 与 15 °C 等温线之间较大梯度处资源量较高, 并认为柔鱼在向北洄游时聚集在此。YATSU 和 WATANABE<sup>[43]</sup> 也报道了 7 月末 200 m 水深大的雌性个体 (ML 大于 32 cm) 在水温为 6 ~ 9 °C, 盐度为 33.75 ~ 34 时资源丰富; 小的雌性个体在温度为 8 °C 时资源丰富。夏季 38° ~ 42°N 水深 200 m 处, 在 9 ~ 10 °C 等温线暖水向北突出的舌尖处丰度高。

总结前人关于柔鱼资源量与环境因子的研究, 分析认为柔鱼产卵场最适宜温度范围为 21 ~ 25 °C, 主要分布在海表面附近水层; 而在 100 m 以下水层则分布在 9 ~ 15 °C 的海域, 位置从北向南季节性移动。在适宜温度范围内, 仔鱼的丰度分布趋向于亚热带锋区海域, 盐度范围为 34.6 ~ 35.2。特别是柔鱼在西北太平洋资源量高, 黑潮暖流和亲潮寒流的交汇, 使得柔鱼资源量的变动与海洋环境有着密切的关系, 黑潮势力的强弱、路径变化及其与亲潮交汇的此消彼长、厄尔尼诺或拉尼娜等反常天气现象对柔鱼资源状况及其产卵场与索饵场的分布均会产生一定的影响<sup>[10,12]</sup>。环境条件对柔鱼的影响几乎贯穿其整

个生命活动过程,同时也影响到柔鱼的资源量。在柔鱼生活史过程中,从卵孵化、胚胎发育到仔稚鱼是一个非常重要也是最不被了解的阶段<sup>[44]</sup>,研究该阶段环境变化对柔鱼孵化成功率以及仔稚鱼生长死亡补充的影响有着重要的意义。

#### 4.2 自然死亡率

柔鱼在胚胎和仔鱼发育阶段极易受到自然死亡率的影响,而自然死亡率主要与生长率、年龄、性成熟、环境温度以及捕食等相关,且相同的种类在不同海域死亡率不同<sup>[45]</sup>,主要是因为捕食竞争对象不同和影响其生长发育的环境因子改变。北太平洋具有秋生和冬春生两个群体,其自然死亡率不同。目前研究柔鱼仔鱼早期生活史阶段的自然死亡率文献较少。MURATA 和 SHIMAZU<sup>[46]</sup>推算了柔鱼冬春生群体的自然死亡率大约为 0.07/10 d, ICHII 等<sup>[47]</sup>估算出柔鱼秋生群的死亡率为 0.089/10 d。SAKAI 等<sup>[38]</sup>利用了瞬间死亡系数估算了柔鱼稚仔鱼的种群数量,其方程式为  $N_t = N_0 \times e^{-zt}$  ( $N_0$  为加入种群的补充量,  $z$  为瞬间死亡系数,  $t$  为时间), 而其中的瞬间死亡系数  $z$  是根据海表温进行估算, 关系式为  $z = 0.0256 + 0.0123T$  ( $T$  为温度)。而目前柔鱼的资源评估中主要依赖于假设恒定的自然死亡率, 对于柔鱼早期生活史阶段来说这种假设误差很大, 主要是缺乏准确评估自然死亡率的科学方法。

引发早期生活史中自然死亡率的主要因素是密度依赖型因子如饥饿<sup>[8]</sup>和捕食<sup>[2]</sup>以及温度和海洋输运到环境不良的海域<sup>[48]</sup>。仔鱼生长率特别影响补充量, 决定仔鱼阶段的时间, 仔鱼生长率小幅度降低可以导致更长时间的浮游生活, 死亡率变高。仔鱼死亡率严重影响着鱼类和柔鱼的补充量, 特别是在早期发育较短的时间内死亡较为集中, 影响仔鱼存活的过程相当复杂, 鱼类在发育阶段经历很多转变, 这些变化往往迅速, 且一般都是形态、生理和行为的改变<sup>[49]</sup>。

## 5 分析与展望

综上所述, 已有大量的资料对北太平洋柔鱼进行了研究, 但是大部分都是集中在柔鱼的渔业生物学、渔场分布和资源评估等方面, 对于柔鱼早期生活史和生态学研究甚少。针对早期生活史在生态中的时空分辨率以及相应的补充变化研究严重欠缺, 特别是洄游过程中, 从早期生活

阶段的产卵场与育肥场相距千里, 研究其洄游过程极具挑战性。柔鱼仔鱼在时机成熟、个体大小适宜, 外界环境条件具备时从产卵场向育肥场输运, 输运时需要合适的海流和充足合适的饵料。气候和海洋因素影响食物利用率和输运方向, 这些因子发生细微改变都可以极大程度地影响到柔鱼资源补充量。而目前耦合产卵场与海洋输运系统以及环境因子研究北太柔鱼仔幼鱼被动输运与主动洄游过程的文献甚少, 未来研究可以深入到这些细节, 包括产生生殖行为的环境诱因、被动与主动输运过程等。北太柔鱼具有不同时空分布产卵场与育肥场, 每一个栖息地对于柔鱼仔鱼存活与补充的相对重要性未知, 因此辨别有效的栖息地有助于了解仔幼鱼生长和存活, 建立仔幼鱼的栖息地与各环境因子的关联式, 利用有效的幼鱼栖息地信息帮助资源管理和提供保护决策<sup>[50]</sup>。

柔鱼早期生命阶段生存是生长和死亡平衡关系的结果, 卵与仔鱼在早期生活阶段很容易死亡<sup>[51]</sup>, 因此柔鱼在早期生活史阶段死亡率的高低决定了补充量的多少。柔鱼栖息于复杂多变的海洋环境中, 胚胎的生长与发育受到各种环境因子的影响, 包括温度、盐度、叶绿素浓度、海流等, 自然死亡率也受到这些因子的制约, 因此准确估算仔稚鱼的自然死亡率是科学评估柔鱼资源补充量的前提条件。全球气候变化对柔鱼仔鱼死亡率的影响是一个复杂的过程, 利用环境因子定量估算资源补充量的研究正处于初步阶段, 因此迫切需要准确量化自然死亡率, 进行海上环境调查、采集样本以及实验室模拟海上环境分析研究仔稚鱼的生长与死亡。通过准确利用海上调查和实验研究结果, 可以利用模型将柔鱼早期生活史阶段的生长发育以及死亡参数化研究资源补充过程, 如个体生态模型 (individual-based model)。

近几十年来, 自然条件变化已经严重影响了海洋生态系统, 气候引发的环境变化给海洋生态学家、渔业科学家和管理者带来了新的问题和挑战。环境改变极易影响柔鱼的早期生活史阶段, 从而对其补充量和资源大小产生不利的影 响, 需要针对生活史过程提出有效的管理策略。我国学者已经开始注意研究仔稚鱼的生物学和生态学, 但是还未有描述北太柔鱼鱼卵和仔稚鱼的分

类、分布、形态习性以及环境影响资源补充量等方面的文献,除了这些生物学研究外,探究资源变动对柔鱼早期生活史的影响,首要研究气候变化导致的海洋物理环境变化对柔鱼早期生活史的影响的动力学的基础科学问题,为此,我们需要更加细节地了解海洋环境作用于柔鱼早期生活的过程,同时考虑仔幼鱼对于环境改变的敏感性和产生的响应机制。为充分了解柔鱼资源补充及其变动机制,确保其渔业资源的可持续利用,开展柔鱼早期生活史的生态动力学研究迫在眉睫,为此建议今后的工作重点有以下几个方面:(1)在充分了解柔鱼早期生活史和基本生物学的基础上,依据体长和年龄将柔鱼早期生活分为5个生长阶段,精确参数化早期生活史过程的时空变化,耦合物理模型(FVCOM)与生物模型(IBM),初步构建北太平洋柔鱼初期生态动力学模型;(2)利用多年平均气候场和台风风场等分别驱动海洋模型进行模拟,得到具有时间序列、高分辨、三维的流场、温盐场以及混合扩散系数等物理场;(3)利用物理场来驱动IBM生物模型,模拟出柔鱼的鱼卵仔鱼生长、死亡和漂移,得出柔鱼仔幼鱼的丰度分布以及输运路径,并找出影响柔鱼鱼卵仔鱼分布和输运的动力学因子。研究鱼卵仔鱼的连通性,补充量关系,以及资源种群变动等问题;(4)进行敏感性试验,将模拟结果与观测资料和实验室试验结果比较,确定柔鱼从产卵到仔鱼早期生命阶段的生物控制参数和它们的可信度范围;(5)北太平洋资源量和栖息地分布易受全球海洋环境等因素影响,利用耦合模型反演柔鱼仔鱼的成活率和时空分布,预测未来资源的变化趋势。

#### 参考文献:

- [1] HOUDE E D. Patterns and trends in larval stage growth and mortality of teleost fish [J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, 51(S-A): 52-83.
- [2] HOUDE E D. Fish early life dynamics and recruitment variability [J]. *American Fisheries Society Symposium Series*, 1987, 2(10): 17-29.
- [3] CHAMBERS R C, TRIPPEL E A. Early life history and recruitment in fish populations [M]. Chapman&Hall, London, 1997: 78-81.
- [4] 郑怀平. 鱼类早期生活史的营养与摄食[J]. *盐城工学院学报*, 1999, 12(3): 36-464.
- [5] RODHOUSE P G. Managing and forecasting squid fisheries invariable environments [J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 3-8.
- [6] 曹杰, 陈新军, 刘必林, 等. 鱿鱼类资源量变化与海洋环境关系的研究进展[J]. *上海海洋大学学报*, 2010, 19(2): 111-122.
- [7] RODHOUSE P G. Trends and assessment of cephalopod fisheries [J]. *Fisheries Research*, 2006, 78(3): 1-3.
- [8] LASKER R. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding [J]. *Fishery Bulletin*, 1975, 73: 453-462.
- [9] CAIRISTIONA I H, RODHOUSE P G. Life cycles, oceanography and variability: Ommastrephid squid in variable oceanographic environments [J]. *Fisheries Research*, 2001, 54: 133-143.
- [10] CHEN X J, ZHAO X H, CHEN Y. El Nino/La Nina Influence on the Western Winter-Spring Cohort of Neon Flying Squid (*Ommastrephes bartamii*) in the northwestern Pacific Ocean [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2007, 64(6): 1152-1160.
- [11] 陈新军, 田思泉, 许柳雄. 西北太平洋海域柔鱼产卵场和作业渔场的水温年间比较及其与资源丰度的关系[J]. *上海水产大学学报*, 2005, 14(2): 168-175.
- [12] CHEN X J, TIAN S Q, CHEN Y, et al. A modeling approach to identify optimal habitat and suitable fishing grounds for neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean [J]. *Fishery Bulletin*, 2010, 108: 1-14.
- [13] HAYASE S. Cruise report of flying squid spawning survey by the Hokuho-maru in the North Pacific in April-May, 1989 [R]. Document submitted to the annual meeting of the International North Pacific Fisheries Commission, 1989: 1-21.
- [14] YOUNG R E, HIROTA J. Description of *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae with evidence for spawning in Hawaiian waters [J]. *Pacific Science*, 1990, 44(1): 71-80.
- [15] MURAKAMI K, WATANABE Y, NAKARA J. Growth, distribution and migration of flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the North Pacific [M]. *Research Institution North Pacific Fishery, Hokkaido Univ*, 1981: 161-179.
- [16] OKUTANI T. Systematics and distribution of larvae of decapod cephalopods collected from the sea surface on the Pacific coast of Japan, 1960-1965 [J]. *Bulletin Tokai Regional Fisheries Research Institution*, 1968, 55(2): 9-57.
- [17] HAYASE S. Distribution of Spawning Grounds of Flying Squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean [J]. *Japan International Research Center for Agricultural Science*, 1995, 29(1): 65-72.
- [18] YATSU A, TANAKA H, MORI J. Population structure of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific [J]//OKUTANI T. *Contributed Papers to*

- International Symposium on Large Pelagic Squids. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, 1998, 25 (2):31-48.
- [19] BOWER J R, PSEKI M, YOUNG R E, et al. Cephalopod paralarvae assemblages in Hawaiian Islands waters [J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 185(2):203-212.
- [20] YATSU A, MIDORIKAWA S, SHIMADDA T, et al. Age and growth of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean [J]. Fisheries Research, 1997, 29 (3): 257-270.
- [21] MURATA M, NAKAMURA Y. Seasonal migration and diel vertical migration of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific [J]. Contributed Papers to International Symposium on Large Pelagic Squids. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo, 1998, 25:13-30.
- [22] SAITO H, KUBODERA T. Distribution of ommastrephid rhynchoteuthion paralarvae (Mollusca, Cephalopoda) in the Kuroshio Region [M]//OKUTANI T, O'DOR R K, KUBODERA T. Recent advances in cephalopod fisheries biology. Tokai Univ. Press, Tokyo, 1993: 457-466.
- [23] SAKURAI Y, YOUNG R E, HIROTA J, et al. Artificial fertilization and development through hatching in the oceanic squids *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. Veliger, 1995, 38 (3):185-191.
- [24] KAZUHISA U, SAKAI M, WAKABAYASHI T, et al. The relationship between paralarval feeding and morphological changes in the proboscis and beaks of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii* [J]. Fisheries Science, 2009, 75 (2):317-323.
- [25] WATANABE H, KUBODERA T, ICHII T, et al. Seasonal change in feeding habits of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the transitional region of the Central North Pacific [J]. Marine Ecology Progress Series, 2004, 266:173-184.
- [26] SHEA E K. Ontogeny of the fused tentacles in three species of *Ommastrephid* squids (Cephalopoda, Ommastrephidae) [J]. Invertebrate Biology, 2005, 124:25-38.
- [27] O'DOR R K, HELM P, BALCH N. Can rhynchoteuthions suspension feed? (Mollusca: Cephalopoda) [J]. Vie Milieu, 1985, 35:267-271.
- [28] 刘必林, 陈新军. 头足类角质颚的研究进展 [J]. 水产学报, 2009, 33(1):157-164.
- [29] CHEREL Y, HOBSON K A. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids [J]. Proceedings Royal Society Biological Sciences, 2005, 272 (1572):1601-1607.
- [30] YOUNG R E, HARMAN R F. Early life history stages of enoploteuthin squids (Cephalopoda: Teuthoidea: Enoploteuthidae) from Hawaiian waters [J]. Vie Milieu, 1985, 35:181-201.
- [31] YATSU A, MORI J. Early growth of the autumn cohort of neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean [J]. Fisheries Research, 2000, 45 (2): 189-194.
- [32] CLARKE M R. A review of the systematics and ecology of oceanic squids [J]. Advances in Marine Biology, 1966(4): 91-300.
- [33] YATSU A. The World of the Japanese Common Squid (*Todarodes pacificus*) Resources, Fishery and Utilization [M]. Seizando Shoten Publishing Company, Tokyo, 2003: 93-109.
- [34] ICHII T, MAHAPATRA K, SAKAI M, et al. Life history of the neon flying squid; effect of the oceanographic regime in the North Pacific Ocean [J]. Marine Ecology Progress Series, 2009, 378:1-11.
- [35] KEITH A, BIGELOW, KEVIN C, et al. Hatch dates and growth of *Ommastrephes bartramii* paralarvae from hawaiian waters as determined from statolith analysis [J]. Recent Advances in fisheries Biology, 1993: 15-24.
- [36] CHEN C, CHIU T. Variations of life history parameters into two geographical groups of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, from the North Pacific [J]. Fisheries Research, 2003, 63:349-366.
- [37] BOWER J R. Estimated paralarval drift and inferred hatching sites for *Ommastrephes bartrami* (Cephalopoda: Ommastrephidae) near the Hawaiian Archipelago [J]. Fishery Bulletin, 1996, 94:398-411.
- [38] SAKAI M, OKAMURA H, ICHII T. Mortality of *Ommastrephes bartramii* paralarvae of autumn cohort in northern waters of Hawaiian Islands [R]. Report of the 2004 meeting on squid resources. Japan Sea National Fisheries Research Institute, Niigata, 2004:35-48.
- [39] ICHII T, MAHAPATRA K, SAKAI M, et al. Changes in abundance of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in relation to climate change in the central North Pacific Ocean [J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 441:151-164.
- [40] BOWER J R. Spawning Grounds of the Neon Flying Squid, *Ommastrephes bartramii* near the Hawaiian Archipelago [J]. Pacific Science, 1994, 48(2):201-207.
- [41] YOUNG R E, HIROTA J, PARRY M. Aspects of the ecology of the red squid *Ommastrephes bartramii*, a potential target for a major Hawaiian fishery [R]. FY2000 progress report. Pelagic Fisheries Research Program, JIMAR, University of Hawaii. 2000.
- [42] CAO J, CHEN X J, CHEN Y. Influence of surface oceanographic variability on abundance of the western winter spring cohort of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the NW Pacific Ocean [J]. Marine Ecology Progress Series, 2009, 381(5):119-127.
- [43] YATSU A, WATANABE T. Interannual variability in neon

- flying squid abundance and oceanographic conditions in the central North Pacific, 1982 – 1992 [J]. Bulletin National Research Institution Far Seas Fishery, 1996:123 – 138.
- [44] PIERCE G J, BZOYLE P R. Empirical modelling of interannual trends in abundance of squid (*Loligo forbesi*) in Scottish waters [J]. Fisheries Research, 2003, 59(3):305 – 326.
- [45] SPARRE P E, URSIN S C, VENEM A. Introduction to tropical fish stock assessment [J]. FAO Fisheries Technical Paper, 1989, 306(1):1 – 337.
- [46] MURATA M, SHIMAZU Y. On some population parameters of flying squid *Ommastrephes bartramii* (Lesueur) in the northwest Pacific [J]. Bull Hokkaido Reg Fish Res Lab, 1982, 47:1 – 10.
- [47] ICHII T, MAHAPATRA K, OKAMURA H, et al. Stock assessment of the autumn cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the North Pacific based on past large – scale high seas driftnet fishery data [J]. Fisheries Research, 2006, 78(2/3): 286 – 297.
- [48] BAILEY K M. Larval transport and recruitment of Pacific hake *Merluccius productus* [J]. Fisheries Research, 1981, 6:1 – 9.
- [49] PECHENIK J A, WENDT D E, JARRET J N. Metamorphosis is not a new beginning: larval experience influences juvenile performance [J]. Bioscience, 1998, 48(11): 901 – 910.
- [50] DAHLZGREN C P, KELLISON G T, ADAMS A J, et al. Marine nurseries and effective juvenile habitats: concepts and applications [J]. Marine Ecology Progress Series, 2006, 312: 291 – 295.
- [51] CUSHING D. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis [J]. Advances in Marine Biology, 1990, 26: 249 – 293.

## Review on the early life history of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the North Pacific

YU Wei<sup>1</sup>, CHEN Xin-jun<sup>1,2,3</sup>, YI Qian<sup>1</sup>, LI Yue-song<sup>1,2,3</sup>

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** *Ommastrephes bartramii* is a kind of short life cycle species which has the characteristics of dying immediately after spawning, and the stock size entirely depends on the recruitment, while the recruitment mainly depends on its mortality in the early life stage. *Ommastrephes bartramii* is an important economic cephalopod, and is widely distribute in the North Pacific Ocean, therefore understanding the progress of the early life history of *Ommastrephes bartramii* thoroughly can play an important role in predicting the changes of recruitment in the next year. For this purpose, this paper mainly reviews and discusses the distribution of paralarvae and juveniles of *Ommastrephes bartramii*, feeding, age and growth, natural mortality, and also the correlation between the environment and recruitment. This paper also gives a brief introduction to the progress of embryonic development and morphological changes of larvae. The early life history which is from spawning to hatching and embryonic development to grow to be larvae is a very important and least understood stage. Future research should focus on this stage by studying the growth and death of the larvae and the influence of environment changes on the squid hatching success, as well as the stock recruitment.

**Key words:** *Ommastrephes bartramii*; the early life history; feeding; growth and mortality; recruitment