

头足类生态学是研究头足类的生活方式及其与周围环境相互关系的一门学科。它的主要内容包括繁殖、生长、行动、摄食、种内和种间关系、洄游集群、群体变动及其与非生物环境的关系等。虽然与海洋鱼类生态学相比，头足类生态学在广度和深度上均有不少差距，但是，由于头足类独特的结构与机能，它们在海洋食物网(链)和海洋渔业生产中占的重要地位，加上几十年来生态研究发展迅速，积累了大量资料，使头足类生态学成为海洋生态学中的一个分支。

从十九世纪末到现在，头足类生态学大体是沿着两个研究方向发展的。

一个是基础性研究。或在实验室中，或在自然海域中观察并记述头足类的生态习性和生活规律，近期研究多与环境因子相联系，成果大都属实验生态性质，以英、美、法等国为主。近年来，也结合潜水观察、试捕调查，开展自然海域中头足类的垂直分布、种间关系和发光的研究。

另一个是应用性研究。主要围绕渔场调查，通过试捕、标识放流、音响探测等手段，测定头足类的胴长、性比、饱满度、性腺成熟度等，研究繁殖、生长、摄食、渔场渔期、洄游集群、渔获量变动及其与海洋环境的关系等；因其密切结合渔业生产，有人称之为“渔业生物学”或“资源生物学”或“资源生态学”，成果大都属自然生态性质，以日本为主。近年来，也注意与室内工作相结合，进行繁殖、行动等方面的实验性研究。

以下分别概略地综述头足类生态学在这两

方面的研究进展，最后并结合研究动向和我国情况谈几点粗浅的看法。

头足类繁殖生态的研究，首先是从观察其交配活动开始的。章鱼、枪乌贼、乌贼和柔鱼几种主要类型的交配、产卵和受精，分别由法、美、中、日四国研究者所做。Drew(1911)首次提出枪乌贼以口膜交配为主要方式，明确了精子传递的细微过程。我国的宗训民(1961)细致地研究了乌贼精英的构造及精子放射过程，并与枪乌贼精英的结构作了比较，同时还指出温度对乌贼精英放射速度的影响；此项工作不仅充实了头足类生殖生态研究的基础资料，而且具有重要的实际意义。近年来，Nixon(1969)，Boletzky(1975)，Laubier et al(1975)等有关头足类性成熟与内、外环境关系的基础性研究，也均有实际意义。Haven(1977)在菲律宾沿海观察了鸚鵡螺的繁殖习性，使各种类型头足类的繁殖资料日臻完整。

乌贼内壳横纹面上的旋纹是生长情况的反映。一些研究者试图从生长纹上来测定乌贼的年龄和寿命，他们注意到营养和海况条件对生长纹形成的影响，也测定过一个阶段中乌贼内壳生长纹形成的速度，可是这项工作未能持续下去。Clark(1965)在对桑椹乌贼\* (Moroteuthis) 角质颚下颚旋纹的研究中，发现旋纹的生长周期为

\* 一种大洋性的大型头足类，胴长可达2米。体重可达20公斤。



董正之 (中国科学院海洋研究所)

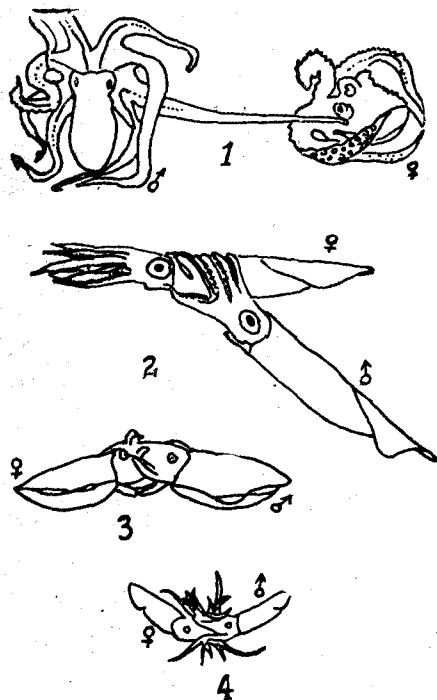


图1 头足类的交配活动

1. 章鱼; 2. 枪乌贼; 3. 乌贼; 4. 柔鱼。

或12个月,作者在假设一年形成一旋的条件下,推测 *Moroteuthis ingens* 至少活10年,这种假设是否成立,尚未见进一步的论证。总的看来,仅仅从形态上特别是仅从单一测定对象的旋纹形态上,来确定头足类的年龄和寿命,是难以得到完善结果的。

由于浮力 (Buoyancy) 而造成的浮动 (Floatation), 是头足类一种重要的生活方式。早在距今一千三百多年前,我国唐朝的《艺文类聚》一书中就记载过“乌贼有矜,遇浪便虬其一须下矜而住”的习性,我国浙江沿海的渔谚中也有“立夏打一暴,乌贼抛老”的说法;这都指出乌贼能营浮动生活以适应不利环境。国外关于头足类贝壳浮力的研究始于本世纪六十年代。研究的主要内容有:乌贼壳内壳各壳室中液体、气体的调整机制和渗透机制,环境因子的影响以及与乌贼昼夜活动性的联系;不同类型浮动机制的比较,各种大洋性头足类在空气中和海水中重量的比较、脂肪、体液、气体间隙与浮力的关系等。近来

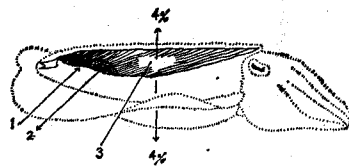


图2 乌贼壳的浮力

1. 流体静压力; 2. 渗透压; 3. 气体空隙。  
4% — 乌贼在海水中所受的浮力为其在空气中重量的4%, 此时乌贼所受的浮力与其在海水中重量相等, 两力平衡, 乌贼就不再上浮或下沉, 而停留在水层中。

更注意到现代生态学和古生态学的结合, 进行现代头足类和化石头足类浮动机制的比较研究, 并联系头足类演化的历程。这些研究大部分为英国所做, 研究者结合了流体动力学、光学、形状学、组织学等, 工作细致深入, 已经进入生态生理范畴, 既有理论意义, 也有实用价值, 所欠缺的是, 与鱼类浮力的比较生态研究工作很少, 与海兽浮力的比较生态研究甚至全无, 从而影响了头足类种间关系和洄游行为研究的深入发展。值得注意的是, 苏联近年来积极开展对头足类运动力学的研究, 进行模拟试验, 测定与分析头足类的主要行动器官——漏斗的结构与机能。

发光也是头足类的重要生态习性。早在1834年法国的Verany就观察到大洋性头足类——帆乌贼 (*Histioteuthis*) 的发光现象。以后, 德、日、美等陆续发表报告, 阐明头足类的两种发光类型: 细胞内发光 (大洋性种类) 和细胞外发光 (浅海性种类) 并结合探讨了头足类发光的通讯、御敌、诱饵和求偶等生态学意义。目前研究的重点集中在大洋深水性种类上, 对一些浅海性种类, 如双喙耳乌贼 (*Sepi-ola birostrata*) 和剑尖枪乌贼 (*LoliGo edulis*) 的发光, 还缺乏专题研究。

抹香鲸、金枪鱼等是积极捕食头足类者, 特别是抹香鲸大量捕食头足类, 这种情况在世界许多海域均有发现; 1978年, 我国山东胶南海域搁浅了一只抹香鲸, 从它的胃中也找到不少头足类的角质颚。这种相互关系对研究被食者双方的洄游集群, 甚至数量变动均有重要意

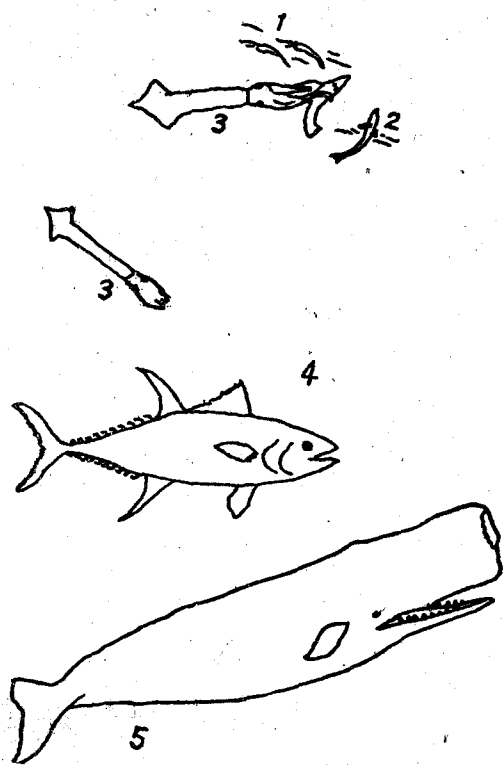


图3 头足类与其他海洋动物的关系

- 1.大型浮游甲壳类；2.沙丁鱼；  
3.头足类；4.金枪鱼；5.抹香鲸。

义。英国的Clarke, Rees, 日本的奥谷, 苏联的Акимущкин 等都研究过抹香鲸胃中的头足类, Clarke还根据这种情况估计过头足类的资源, 也探讨过抹香鲸的洄游路线。

其他如垂直移动、掘穴、自食、稚仔的生活、变色与喷墨等, 均有一些研究工作, 这里不再一一分述。

## 二

头足类渔业生物学的研究工作, 以日本做的最多, 其中重点对象为构成日本主要渔业之一的太平洋柔鱼 (*Ommastrephes sloani pacificus*)。据作者的不完全统计, 从上世纪末到现在, 日本关于太平洋柔鱼的调查研究报告共约300篇。

早期的报告虽然简单, 但渔况与海况紧密结合, 是一个重要特点。值得提出的是, 佐佐木在本世纪二十年代里就全面研究过太平洋柔鱼

的生态习性: 他不仅注意到柔鱼的垂直移动, 探讨了海流、水团对渔获状况的影响, 而且研究了柔鱼的摄食、生长、人工受精和水温与卵子发育的关系。

在30—50年代里, 围绕太平洋柔鱼的种群问题进行过讨论。一些研究者认为, 日本近海的太平洋柔鱼存在不同种族的地方种群, 而藤田 (1945, 1950) 则认为, 从不同渔场捕到的柔鱼群是同一个种族中的种群。这场讨论促进了日本头足类生态学者对海况的综合指标——海流、水团更加注意。近年来的研究结果表明, 日本近海的太平洋柔鱼分成冬生群、夏生群和秋生群三个系统群, 它们与黑潮、亲潮和对马海流的消长进退的关系错综复杂, 各群在繁殖、生长方面也均有特性; 而有些研究者过去曾经认为, 太平洋柔鱼的种群结构简单、生态习性单纯。

太平洋柔鱼的繁殖生态研究在六十年代里有了进一步开展: 增添了室内水槽中的实验生态工作, 加强了自然海域中卵、稚仔的调查。浜部 (1966) 对日本海中太平洋柔鱼的性成熟、产卵群、稚仔的昼夜分布和产卵场的水系特征等作了全面考察, 并再次确立太平洋柔鱼的寿命只有一年的论点。此外, 利用水声学原

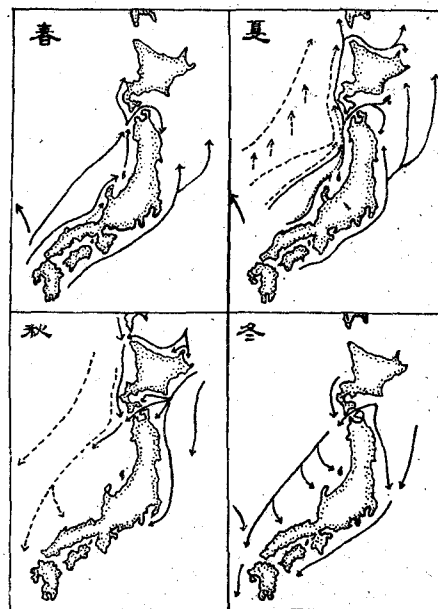


图4 太平洋柔鱼在日本近海的季节洄游

理,从深水散射层(DSL)的分布来探索太平洋柔鱼的活动规律,是六十年代里一项很有意义的工作。浮游动物\*、温跃层、水下照度等生物和非生物环境因子的综合分析,对太平洋柔鱼的垂直移动常能提供良好的侦察资料。Suzuki(1963)对此曾有详细记述,但目前似未引起充分重视。

在七十年代里,综合性的工作增多,零散的资料经过整理和归纳,扩大了视野,集中了论点。浜部(1975)综合分析了太平洋柔鱼索饵成长和产卵繁殖各个阶段的适温情况,特别是繁殖期中狭温、狭高温的不同适应,提出整个生活周期总的适温范围为5—27°C,并指出中心渔场的形成与潮隔、极前峰等水系特征的关系。奥谷(1977)对日本近海太平洋柔鱼的群体进行了估计和分析,从单位捕捞强度(CPUE)的降低上,判断冬生群似乎因捕捞过重而衰退;而日本东北海域的枪柔鱼(*Ommastrephes bartrami*)却蕴藏着很大潜力。在对群体大小(在数目上)的估算上,奥谷运用了数学分析。

以上仅是日本关于太平洋柔鱼渔业生物学研究的一个梗概。对于其他捕捞对象,日本也有不少工作。

### 三

综上所述,可以看出头足类生态学发展的两个趋势:一个是基础研究和应用研究结合日益加强,与生产实际的联系日趋紧密;一个是各门学科相互渗透,生态生理、生态地理、生物力学等边缘学科性质的研究逐渐增多;这些都对头足类生态学的迅速发展起着重要的推动作用。

我国的头足类资源十分丰富,过去十几年中,我国的科研、教学和生产各部门在头足类生态的研究上做了不少工作。为了发展我国的头足类生态学,积极开发和利用我国的头足类资源,今提出几点粗浅的看法,请大家指正。

**1. 迅速填补种类研究欠缺** 我国的经济头足类以青浜无针乌贼(*Sepiella maindro-*

*ni*)和中国枪乌贼(*Loligo chinensis*)最重要。关于前一种的专题渔场调查、繁殖、发育、生长、摄食等均有研究成果,而后一种闻名世界海味市场的中国鱿鱼,则在专题生态学研究,特别是在基础生态研究方面更需大大加强。对于资源状况出现过一些良好苗头的种类,如黄海中的太平洋柔鱼,也应注意积累资料。

**2. 开展生活史的研究** 在室内、室外工作的密切配合下,积累生命周期全过程及其与周围循环关系的资料,对寿命短促的中、小型头足类具有特别重要的意义。要加强注意稚仔的生活、移动规律和数量变动,这对第二年产卵群体的估计有密切关系。头足类的稚仔一般均有浮游生活阶段,目前一般的浮游网采到不多,这可能与头足类的稚仔具有主动的行动能力有关。美国的Roper使用了大口径的浮游网,采到不少种类。目前,对大洋性头足类稚仔的浮游结构、垂直分布、移动与扩散等,研究得很不够。

**3. 开展种间食物关系研究** 充分利用有关动物的生态资料,综合研究头足类与抹香鲸、金枪鱼以及与沙丁鱼、大型浮游甲壳类之间的被食与捕食关系。生物性和非生物联系是互相制约的,这些完整资料对了解头足类垂直移动、洄游集群和数量变动的全貌会有很大帮助。

**4. 开展生理生态的研究** 内容可包括趋光行为、导航定向、浮动机制等,最好能和生理工作者协作进行。

**5. 重视种类鉴别在生态工作中的作用** 头足类的种类虽然不多,但近似种的比例不少,常需根据细微征状和综合征状才能鉴别;特别是在一些大洋性种类中,它们的稚仔和成体之间的形态差异颇大,需要审慎研究。这里不是让生态工作者分出很多精力去搞分类,而是说分类资料是生态工作的一个基础,它甚至会直接影响生态研究结果的可靠性,是值得引起重视的。国外有的生态学者因为不大注意种类情况,结果所研究的洄游状况便混淆了。

\* 主要为磷虾(*Euphausia*)和拟健将鱿(*Parathemisto*),为太平洋柔鱼的摄食对象。