

中国经济头足类增养殖现状及展望

宋旻鹏, 汪金海, 郑小东

(海水养殖教育部重点实验室, 中国海洋大学, 山东 青岛 266003)

摘要: 头足类(Cephalopods)是软体动物门的重要组成部分, 在中国海洋渔业中占有重要的经济地位。开展头足类增养殖, 对于保护中国种质资源、提高头足类产量具有重要意义。本文就目前中国主要的经济头足类, 包括金乌贼(*Sepia esculenta*)、拟目乌贼(*S. lycidas*)、虎斑乌贼(*S. pharaonis*)、无针乌贼(*Sepiella japonica*)、长蛸(*Octopus minor*)、真蛸(*O. vulgaris*)以及短蛸(*Amphioctopus fangsiao*)的繁殖习性、幼体培育、成体养成等各阶段生活史的研究进展和存在问题进行阐述, 并对其发展前景进行展望, 旨在为中国头足类养殖产业提供借鉴。

关键词: 头足类; 繁殖习性; 幼体培育; 增养殖

中图分类号: S968.3

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2018)03-0149-08

DOI: 10.11759/hyxx20180128001

头足类(Cephalopods)为软体动物门头足纲动物, 由鹦鹉螺亚纲(Nautiloidea)和鞘亚纲(Coleoidea)组成, 现存种类 800 多种^[1], 广泛分布于太平洋、大西洋、印度洋等海域。2014 年世界头足类总产量超过 470 万 t^[2], 在世界海洋渔业中占据着重要地位。中国拥有丰富的头足类资源^[3], 已知种类 134 种, 包括 35 科、69 属^[4]。2015 年, 中国头足类总产量约为 70 万 t, 其中鱿鱼产量最高, 超过 38 万 t, 蛸类和乌贼类的产量分别为 13 万 t 和 14 万 t^[5], 为中国海洋捕捞业带来了高额经济效益。头足类具有肉质鲜美, 营养丰富, 可食部分占比高的特点, 并具药学价值, 仅靠海洋捕捞已无法满足市场需要, 供需矛盾突出。同时, 头足类多为一年生, 具有生长周期短, 生长速度快等优点^[6], 适宜人工繁养。本文就中国目前养殖的主要经济头足类, 涉及乌贼和章鱼两大类, 包括金乌贼、拟目乌贼、虎斑乌贼、无针乌贼(曼氏无针乌贼是其同物异名)以及长蛸、短蛸、真蛸的繁殖习性、幼体培育及增养殖进行阐述, 列举已取得的成果, 指出存在的问题, 旨在为推动中国头足类养殖产业发展提供借鉴。

1 繁殖习性

1.1 繁殖期

头足类生活周期较短, 一般自受精卵孵化后 4~6 个月即可达到性成熟^[6], 达到性成熟的个体在适宜的外界条件即进入繁殖期。在头足类生活史中, 繁

殖期占有重要地位, 占其生活史的大部分时间^[7](表 1)。头足类的繁殖大多具有明显的季节性, 如乌贼和蛸类多在春季繁殖, 而柔鱼、枪鱿几乎全年都有繁殖个体^[8]。

1.2 求偶

到达性成熟的个体会通过配偶选择、争斗与展示、精子移除和替代、护卫等一系列复杂的求偶行为来完成交配, 在这个过程中所需的能量主要来源于消化腺中消化的食物^[9]。

交配行为中, 头足类动物雌性个体对其配偶具有选择性, 通常会拒绝大多数雄性个体的交配请求。Wada^[10]在对无针乌贼繁殖行为观察中发现, 雄性个体的 82 组交配请求中, 只有 41.4%(34 组)成功。雌性选择行为会加剧雄性个体间的竞争压力, 使体型大、力量强的个体获得更多机会, 有利于提高精子质量, 对提升后代群体质量有显著作用, 如雌性虎斑乌贼通常选择比自己体型大的雄性个体进行交配^[11]。

收稿日期: 2017-11-28; 修回日期: 2017-12-03

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项(201822022); 2016 年山东省重大农业应用创新项目

[Foundation: The Fundamental Research Funds for the Central Universities, No.201822022; Major Agricultural Application Innovation Project of Shandong Province in 2016(Integration and Demonstration of Scale Breeding and Efficient Aquaculture Techniques for Northern Economic Octopuses)]

作者简介: 宋旻鹏(1993-), 男, 山东威海人, 硕士研究生, 主要从事头足类繁育及养殖研究, 电话: 0532-82032873, E-mail: 810914322@qq.com; 郑小东, 通信作者, 教授, E-mail: xdzheng@ouc.edu.cn

表 1 中国主要经济头足类繁殖期

Tab. 1 Production period of the economic species of cephalopods in China

种名	繁殖期	文献
金乌贼	东海地区金乌贼产卵期为 5 月初~6 月初, 黄海地区为 6~7 月。	52
拟目乌贼	南海地区拟目乌贼产卵期为 10 月至翌年 2 月。其他地区一般于春季海区水温上升到 16~20 °C 时, 开始集群进行产卵。	53
虎斑乌贼	广东、海南沿海地区虎斑乌贼的产卵期为 3~5 月。	3
无针乌贼	无针乌贼的产卵期一般为 4 月中旬~6 月下旬。福建地区的无针乌贼每年有两次产卵期, 分别为 4~5 月和 9~10 月。	28
真蛸	地中海海域真蛸繁殖期为 4~5 月, 日本海域为 10 月前后, 广东南澳海域年呈现 3 个繁殖期, 分别为 5~6 月、7 月底~8 月初及 10~11 月, 对于人工养殖的真蛸没有明显的繁殖周期。	51, 54, 55
短蛸	青岛地区短蛸产卵期为 3~5 月, 4 月最盛。	34
长蛸	长蛸的繁殖期集中于 5 月中旬, 浙江海域为 3~6 月(旺季为 4~5 月), 山东青岛地区约为 4~6 月。	28, 56~57

在繁殖季节期间, 能观察到乌贼具有明显的争斗与展示现象^[10]。雄性拟目乌贼求偶过程中, 会与其他雄性个体发生激烈的争斗行为, 最初表现为双方个体的体色变化和腕的攻击性动作, 对峙通常会持续 5~50 s, 失败的个体离开, 否则对峙行为将升级为肢体接触, 此时双方体色异常艳丽, 并且通过腕互相攻击, 失败者逃离, 胜利者赢得交配权^[11]。蛸类亦存在争斗与展示行为, 其中短蛸争斗行为相对激烈^[12]。有研究者指出蛸类动物的雄性个体喷墨可能是一种求偶信号^[13]。

雄性为提高自身精子占有率, 进而提高受精成功的几率, 通常在交配中采用精子移除、替代和护卫、伴游这两种生殖策略。精子移除与替代是指雄性头足类个体与雌性个体交配前, 会花费大量的时间使用腕清除和漏斗水流冲刷雌性个体纳精囊和输卵管口来清除之前其他雄性个体残留的精子或精英, 并用自己的精英取代先前个体的精英的行为, 这种现象在乌贼和蛸类中均广泛存在^[14-17]。为提高受精率, 雄性头足类个体还存在护卫行为^[13]。金乌贼交配后, 雄性会伴游护卫, 以保护雌性个体不受其他雄性个体干扰。通常, 金乌贼雄性个体与雌性距离在 3~24 cm, 期间雄性会伺机再次进行交配^[17]。

1.3 交配

头足类动物具有多种交配方式, 其中乌贼多为头对头式, 也存在平行式; 蛸类多以距离式交配^[6]。Wada 等^[19]认为乌贼“多夫多妻”交配模式对提高受精率具有显著作用, Hunter 等^[20]和 Arnqvist 等^[21]指出一次交配或许不能保证卵子全部受精, 因此雌性通过“多夫多妻”的交配模式来增加交配次数, 以期提高受精成功率。虎斑乌贼就存在同一雌性与不同雄

性多次交配的现象^[11]。蛸类交配与乌贼类相似, 也没有固定交配伴侣, 存在“多夫多妻”交配现象^[22], 薄其康等^[23]使用微卫星标记发现 10 组长蛸家系中, 6 组具有多父性。

1.4 产卵

头足类怀卵量及卵径大小因种而异, 怀卵量从数百粒到几十万粒不等, 卵径差别亦很大从几毫米到几十毫米都有(表 2)。头足类对产卵环境有一定要求。Choe and Ohshima^[24]发现金乌贼受精卵孵化前, 适当接触淡水, 处于黑暗环境中有助于孵化。Fujita 等^[25]发现不同颜色的附着基和水槽对金乌贼产卵效果均有影响。提供适宜的产卵条件对乌贼繁殖尤为重要。蛸类产卵习性与乌贼存在显著差别, 通常将产出的卵粘黏于巢穴内壁, 具有明显护卵行为, 因此, 蛸类人工繁育应尽量减少对护卵雌蛸的干扰, 避免雌蛸弃卵逃逸, 影响孵化。

1.5 孵化

受精卵孵化时间受环境条件影响较大, 条件适宜方能确保胚胎正常发育(表 2)。蛸类胚胎发育中, 存在 2 次翻转现象^[26-27], 为幼体破膜孵化提供必要的条件, 如短蛸和长蛸^[13, 28]。

2 幼体培育

幼体培育是人工苗种繁育的重要环节, 其关键在于培育的理化条件和饵料体系的构建。中国目前开展的头足类苗种培育情况如表 3 所示。

2.1 环境条件

2.1.1 温度

温度是影响生长发育的重要因素之一, 其主要

表 2 中国主要经济头足类产卵量、卵径大小、孵化条件和天数

Tab. 2 Egg-spawned number, egg size, incubation condition, and hatching time of the economic species of cephalopods in China

种名	产卵量/粒	卵径(长径×短径)/mm	孵化条件及天数			文献
			温度/°C	盐度	孵化/d	
金乌贼	1000~1500	(14.55±2.14)×(10.46±1.69)	22~24	30	21~22	[6, 58-59]
拟目乌贼	354	(39.7±1.7)×(17.1±1.1)	20~23	28	28~30	[53, 58-59]
虎斑乌贼	500~3000	(30.7±2.4)×(13.4±1.3)	23±0.5	28	14~31	[41, 58-59]
无针乌贼	800~2000	(10±0.10)×(5.5±0.05)	20~26	25-32	17~26	[6, 58-59]
真蛸	10 ⁵ ~60.5×10 ⁴	(2.4±0.2)×(1.2±0.1)	17	—	80~87	[39, 42, 60-64]
			18.8	—	65~74	
			17~19	35	47	
			21	—	34 或	
			22~23	—	47~54	
			27	—	29~49	
短蛸	300~500	(5.5±0.2)×(2.3±0.1)	19.46~25.93	28-32	29~41	[12, 34]
			21~25	28-31	72~89	[28]
长蛸	9~125	(13~20)×(4~6)	21~25	28-31	72~89	[28]

是通过控制个体代谢反应来影响个体存活率。温度对幼体影响尤为显著,在一定范围内升高温度会促进其生长发育,反之,超出这个范围则会对幼体的生长发育产生不利影响^[29-31]。如虎斑乌贼幼体在 18~27°C 时正常生长,在此范围内其特定生长率随水温的上升而提高(2.42%至 6.13%);当水温超过 27°C 时,生长率维持在 5%左右,但是存活率会显著下降^[32]。

2.1.2 盐度

盐度对维持水生动物的渗透压发挥着重要作用,当盐度超出自身适宜范围时,会导致体内外渗透压失衡,影响其新陈代谢速率及能量需求,严重时可引起个体死亡^[33]。虎斑乌贼幼体适宜盐度为 24~33,最适为 27~30^[32]。无针乌贼幼体最适为 25~32^[28]。短蛸初孵幼体适宜为 28~30,附底幼体适宜盐度为 30^[34]。

2.2 饵料

乌贼和蛸类幼体具有捕食活体饵料的习性,投喂适宜的活体饵料对幼体,特别是初孵幼体尤为重要。研究表明,多不饱和脂肪酸对虾、蟹等海洋生物幼体发育成活率和生长速度具有重要作用^[35-36],可以尝试投喂多不饱和脂肪酸含量丰富的饵料,来提高头足类幼体的成活率和生长速度。

金乌贼幼体孵化后 24 h 即开始摄食,饵料主要为规格较小的甲壳类动物,其中以糠虾效果最好,可保证初孵幼体较高的成活率^[24, 37],随着幼体生长应更换相应规格的饵料以保证其营养需求。真蛸相关研究最为广泛,Itami 等^[38]发现在水温 24.7°C,以长臂虾(*Palaemon serrifer*)为饵料时,真蛸幼体 60 d 后

的成活率可达 5%。2001 年 Iglesias^[28]以蜘蛛蟹(*Maja brachydactyla*)溞状幼体混合饵料,在水温 22.5°C 条件下,首次完成了真蛸全生活史的培育^[39-40]。钱耀森分别采用卤虫、桡足类和蟹苗作为饵料培育长蛸幼体,经过 1 个月的培养,幼体体质量可以达到 2.2g 左右。

3 养成

目前,中国养殖的乌贼类主要为金乌贼、拟目乌贼、虎斑乌贼和无针乌贼。关于无针乌贼,郑小东等^[28]在 10 m²圆形水泥池内进行养成,前期投喂卤虫和糠虾等活体饵料,后期逐步投喂价值较低的新鲜杂鱼、贝类等饵料,经过 4 个月,成活率可达 60%,平均鲜重可达 100g。

蛸类养成中,真蛸取得了较好的效果,通常 750 g 个体经过 3~4 个月的饲养即可成长为 2.5~3 kg 的商品蛸,具有显著的市场前景。西班牙的真蛸成体养殖研究起步较早,通过采用沙丁鱼(*Sardina pilchardus*)、竹荚鱼(*Trachurus trachurus*)、蓝鳕(*Micram esistius*)、牛眼鲷(*Boop boops*)、鲭(*Scamber scambrus*)和贻贝(*Mytilus* sp.)等廉价饵料,可使其生长速度达到 0.3~0.8 kg/月,成活率达到 94.3%^[42],极大的推动了真蛸养殖业的发展,但国外至今仍未实现真蛸成体的规模化养殖。中国的真蛸养成研究起步较晚,但发展迅速、成果可观。目前,中国对于真蛸成体的养成主要还是采用网箱养殖的方法,此类方法不仅可以保证养殖真蛸高的成活率,还可以保证其较高的生长速度。

表 3 幼体培育条件和效果
Tab. 3 Larval rearing conditions and effects

种名	初始大小				饵料条件				饲养效果			文献
	温度 / $^{\circ}\text{C}$	盐度	pH	日龄 /d	胴长 /mm	质量/g	喂养时间/d	种类	终末胴长 /mm	终末质量 /g	成活率	
金乌贼	—	—	—	0	—	—	30	小规格的虾、鱼	20	—	80%	24
拟目乌贼	20~22	30±0.5	7.84~8.03	0	9.8±0.1	0.27±0.011	60	卤虫、活体糠虾、冰鲜小杂鱼条	50.5±2.0	6.86±0.036	—	53
虎斑乌贼	22~23	24~27	7.80~8.10	—	9.4±0.7	0.31±0.01	14	活体糠虾	—	—	96.7%	32
无针乌贼	24~28	25~35	—	0	—	—	3~10	桡足类、枝角类、丰年虫	8	—	84%	28
真蛸	21.2	—	—	0	—	—	60	<i>Maia squinado</i> 幼体、卤虫	—	—	3.4%	39, 42
	22.5	35	—	0	—	(0.34±0.01)×10 ⁻³	40	卤虫、蜘蛛蟹溞状幼体	—	(9.5±1.9)×10 ⁻³	31.5%	
短蛸	25~26	26~28	—	—	—	0.03	9	卤虫、桡足类、虾苗	—	0.18	25%	34
	25~26	26~28	—	—	—	0.1	10	虾苗、贝肉	—	0.353	5/6	
长蛸	10~25	—	7.60~8.60	0	—	0.2	30	轮虫、卤虫、桡足类、蟹苗等	—	2.2	85%	28

4 病害

在养殖条件下,头足类易感染细菌, Hanlon^[43]和 Forsythe^[44]分别报道了头足类养殖过程中出现的细菌性疾病,与弧菌属,气单胞菌属,假单胞菌属和黄杆菌属有关。同时有研究指出,受伤的个体更易感染弧菌属细菌,可导致其皮肤发生病变,严重时可导致死亡。几乎所有的野外和实验室养殖的头足类都被检测含有寄生虫,其主要存在于头足类的表皮、鳃、消化腺、消化道和肾等器官中^[45-47]。寄生虫主要通过减弱头足类的营养吸收能力来影响其生存^[48],具体表现为寄生虫破坏宿主体内大面积的功能组织,耗尽能量储存,影响免疫防御机制。目前,对于养殖过程中出现的病害问题,主要以预防为主,发现病变个体及时隔离、清理,同时在将捕获个体进行人工养殖前,应先进行消毒处理。

5 增殖放流

中国头足类产量主要以捕捞为主,为保证资源可以健康持续利用,需要积极开展其增殖放流工作,确保资源量能显著回升。金乌贼增殖放流效果较好,牛超等^[49]报道了青岛灵山湾金乌贼的增殖放流,通过对胴长 12 mm 幼体跟踪调查,发现 2 个月后个体胴长平均增加 1.8 倍,体质量平均增加 6.1 倍,同时乌贼幼体生长发育良好,资源回升显著。郝振林等^[50]采用荧光标记方法评估放流效果,通过使用荧光染色剂—茜素络合指示剂(Alizarin Complexone, ALC)浸泡金乌贼幼体,可于内壳检测到标记色,并对标记过的幼体进行养殖,210 d 后成活率为 100%,标记检测率为 100%。

6 加工

头足类具有蛋白质含量高的特点,死亡后在内、外部细菌的共同作用下,降解迅速易腐败,可通过冷冻、高压、盐渍、加热等预处理方法以延长其保质期,同时对其加工时应当小心操作,避免对其肌肉蛋白造成破坏^[51]。目前,乌贼的加工方法主要为制成干制品,冷冻制品,以及以怀卵的雌性乌贼的产卵腺为原料制备的乌鱼蛋制品。蛸类的加工方法与乌贼类似,主要为腌制品,冷冻加工以及碳烤章鱼。

7 存在问题和展望

头足类是中国海洋渔业不可或缺的重要经济类

群,近年来随着国际市场需求量和国内人均消费量的提升,存在严重的供不应求现象,导致采捕力度加大,资源量锐减。规模化养殖和增殖放流成为资源修复的必经之路。近十几年来,中国头足类增殖养殖工作稳步发展,取得了喜人成绩。但是,仍有许多关键技术、难关尚未突破,制约着产业发展,如真蛸浮游幼体的培育、长蛸及短蛸幼体的互残现象、乌贼养殖小型化等等。

基于目前头足类养殖行业的发展状况,应集中研究以下工作:首先,加强头足类生态习性和繁殖习性等基础生物学研究,深入开展亲体饲养密度、养殖环境管理等方面工作,以保障培育亲体的成活率和产卵量;其次,开展不同发育阶段幼体营养需求和饵料体系研究,提高幼体孵化率和成活率,实现苗种的大规模生产;再次,开展人工配合饲料研发,逐步替代活体饵料、冷冻饵料的使用,保障其饵料供应的稳定性;最后,应加强病害防治研究,以降低头足类人工养殖中出现的水肿、溃烂等现象,降低其死亡率。针对以上几个方面,我们应该借鉴其他种类海洋生物养殖的成熟经验及国外研究的最新成果,以期能较快的解决上述问题,实现中国头足类养殖健康持续的发展。

参考文献:

- [1] Allcock A L, Lindgren A, Strugnell J M. The contribution of molecular data to our understanding of cephalopod evolution and systematics: a review[J]. *Journal of Natural History*, 2015, 49(21-24): 1373-1421.
- [2] Food and Agriculture Organization. *FAO Yearbook: FAO Annuaire. Fishery and Aquaculture Statistics [Elektronische Resource]: Capture Production, Aquaculture Production, Commodities*[M]. FAO, 2016, 11.
- [3] 董正之. 世界大洋经济头足类生物学[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1991, 27-32, 197-207, 214-216. Dong Zhengzhi. *The resource and Biology of Economic Oceanic Cephalopods in the World*[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1991, 27-32, 197-207, 214-216.
- [4] Lu C C, Zheng X D, Lin X Z. Diversity of Cephalopoda from the waters of the Chinese mainland and Taiwan[C]//*Proceeding of the 1st Mainland and Taiwan symposium on marine biodiversity studies*. Beijing: Ocean Press. 2012, 76-87.
- [5] 农业部渔业渔政管理局, 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2016, 44. The Fishery Office of Agriculture Ministry, *China Fishery Statistical Yearbook*[M]. Beijing: China Agriculture Press,

- 2016, 44.
- [6] 郑小东, 韩松, 林祥志, 等. 头足类繁殖行为学研究现状与展望[J]. 中国水产科学, 2009, 16(3): 459-465.
Zheng Xiaodong, Han Song, Lin Xiangzhi, et al. Research progress in Cephalopod reproductive behaviors, Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(3): 459-465.
- [7] Moltschanivskyj N A, Pecl G T. Spawning aggregations of squid (*Sepioteuthis australis*) populations: a continuum of 'microcohorts'[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2007, 17(2-3): 183.
- [8] Natsukari Y, Tashiro M. Neritic squid resources and cuttlefish resources in Japan[J]. Marine Behaviour and Physiology, 1991, 18(3): 149-226.
- [9] Otero J, González Á F, Sieiro M P, et al. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic[J]. Fisheries Research, 2007, 85(1): 122-129.
- [10] Wada T, Takegaki T, Mori T, et al. Reproductive behavior of the Japanese spineless cuttlefish *Sepiella japonica*[J]. Venus: journal of the Malacological Society of Japan, 2006, 65(3): 221-228.
- [11] 陈道海, 郑亚龙. 虎斑乌贼 (*Sepia pharaonis*) 繁殖行为谱分析[J]. 海洋与湖沼, 2013, 44(4): 931-936.
Chen Daohai, Zheng Yalong. The Reproduction Ethogram of Cuttlefish *Sepia pharaonis*[J]. Oceanologia and Limnologia Sinica, 2013, 44(4): 931-936.
- [12] 王卫军, 杨建敏, 周全利, 等. 短蛸繁殖行为及胚胎发育过程[J]. 中国水产科学, 2010, 17(6): 1157-1165.
Wang Weijun, Yang Jianmin, Zhou Quanli, et al. Reproductive behavior and process of embryonic development of *Octopus ocellatus*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(6): 1157-1165
- [13] Hanlon R T, Messenger J B. Cephalopod behaviour [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, 91-97, 101-110, 125-127, 135.
- [14] Wada T, Takegaki T, Mori T, et al. Sperm displacement behavior of the cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae) [J]. Journal of ethology, 2005, 23(2): 85-92.
- [15] Naud M J, Havenhand J N. Sperm motility and longevity in the giant cuttlefish, *Sepia apama* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Marine Biology, 2006, 148(3): 559-566.
- [16] Wodinsky J. Reversal and transfer of spermatophores by *Octopus vulgaris* and *O. hummelincki*[J]. Marine Biology, 2008, 155(1): 91.
- [17] 王亮, 张秀梅, 丁鹏伟, 等. 金乌贼繁殖行为与交配策略[J]. 生态学报, 2017, 37(6): 1-10.
Wang Liang, Zhang Xiumei, Ding Pengwei, et al. Reproductive behavior and mating strategy of *Sepia esculenta*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(6): 1-10.
- [18] 郝振林, 张秀梅, 张沛东. 金乌贼的生物学特性及增殖技术[J]. 生态学杂志, 2007, 26 (4): 601-606.
Hao Zhenlin, Zhang Xiumei, Zhang Peidong. Biological characteristics and multiplication of *sepia esculenta*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26(4): 601- 606.
- [19] Wada T, Takegaki T, Mori T, et al. Sperm removal, ejaculation and their behavioural interaction in male cuttlefish in response to female mating history[J]. Animal Behaviour, 2010, 79(3): 613-619.
- [20] Hunter F M, Petrie M, Otronen M, et al. Why do females copulate repeatedly with one male? [J]. Trends in Ecology & Evolution, 1993, 8(1): 21-26.
- [21] Arnqvist G, Nilsson T. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects[J]. Animal Behaviour, 2000, 60(2): 145-164.
- [22] Wells M J, Wells J. Sexual displays and mating of *Octopus vulgaris* Cuvier and *O. cyanea* Gray and attempts to alter performance by manipulating the glandular condition of the animals[J]. Animal Behaviour, 1972, 20(2): 293-308.
- [23] Bo Q K, Zheng X D, Gao X L, et al. Multiple paternity in the common long armed octopus *Octopus minor* (Sasaki, 1920) (Cephalopoda: Octopoda) as revealed by microsatellite DNA analysis[J]. Marine Ecology, 2016, 37(5): 1073-1078.
- [24] Choe S, Ohshima Y. Rearing of cuttlefishes and squids[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 1963, 29: 307-327.
- [25] Fujita T, Hirayama I, Matsuoka T, et al. Spawning behavior and selection of spawning substrate by cuttlefish *Sepia esculenta*[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries (Japan), 1997.
- [26] Joll L M. Mating, egg-laying and hatching of *Octopus tetricus* (Mollusca: Cephalopoda) in the laboratory[J]. Marine Biology, 1976, 36(4): 327-333.
- [27] Vanheukelem W F. Laboratory maintenance, breeding, rearing, and biomedical research potential of the Yucatan octopus (*Octopus maya*)[J]. Laboratory Animal Science, 1977, 27(5 Pt 2): 852-859.
- [28] Iglesias J, Fuentes L, Villanueva R. Cephalopod culture[M]. Springer Science & Business Media, 2014, 241-252, 415-426.
- [29] Fauconneau B, Choubert G, Blanc D, et al. Influence of environmental temperature on flow rate of foodstuffs through the gastrointestinal tract of rainbow trout[J]. Aquaculture, 1983, 34(1-2): 27-39.
- [30] Doroudi M S, Southgate P C, Mayer R J. The combined effects of temperature and salinity on embryos and larvae of the black lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.)[J]. Aquaculture Research, 1999, 30(4): 271-277.
- [31] Lushchak V I, Bagnyukova T V. Temperature increase results in oxidative stress in goldfish tissues. 1. Indices

- of oxidative stress[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 2006, 143(1): 30-35.
- [32] 乐可鑫, 蒋霞敏, 彭瑞冰, 等. 4种生态因子对虎斑乌贼幼体生长与存活的影响[J]. *生物学杂志*, 2014, 31(4): 33-37.
Le Kexing, Jiang Xiaming, Peng Ruibing, et al. Effects of four ecological factors on the growth and survival of *Sepia pharaonis* larvae[J]. *Journal of Biology*, 2014, 31(4): 33-37.
- [33] Choi C Y, An K W, An M I. Molecular characterization and mRNA expression of glutathione peroxidase and glutathione S-transferase during osmotic stress in olive flounder (*Paralichthys olivaceus*)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2008, 149(3): 330-337.
- [34] 董根. 短蛸人工繁育过程中的基础生物学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014, 15-18, 46-52, 68-70.
Dong Gen. The Basic Biological Studies on the Artificial Reproduction of *Octopus ocellatus* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014, 15-18, 46-52, 68-70.
- [35] Bell J G, Mcevoy L A, Estevez A, et al. Optimising lipid nutrition in first-feeding flatfish larvae[J]. *Aquaculture*, 2003, 227(1): 211-220.
- [36] Ibeas C, Cejas J, Gomez T, et al. Influence of dietary n-3 highly unsaturated fatty acids levels on juvenile gilthead seabream (*Sparus aurata*) growth and tissue fatty acid composition[J]. *Aquaculture*, 1996, 142(3): 221-235.
- [37] Domingues P, Sykes A, Sommerfield A, et al. Growth and survival of cuttlefish (*Sepia officinalis*) of different ages fed crustaceans and fish. Effects of frozen and live prey[J]. *Aquaculture*, 2004, 229(1): 239-254.
- [38] Itami K. Notes on the laboratory culture of the octopus larvae[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1963, 29(6): 514-520.
- [39] Iglesias J, Otero J J, Moxica C, et al. The completed life cycle of the octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) under culture conditions: paralarval rearing using *Artemia* and zoeae, and first data on juvenile growth up to 8 months of age[J]. *Aquaculture International*, 2004, 12(4): 481-487.
- [40] Carrasco J F, Rodríguez C, Rodríguez M. Cultivo intensivo de paralarvas de pulpo (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797), utilizando como base de la alimentación zoeas vivas de crustáceos[C]//IX Congreso Nacional de Acuicultura, Cádiz. 2003: 12-16.
- [41] Nabhitabhata J, Nilaphat P. Life cycle of cultured pharaoh cuttlefish, *Sepia pharaonis* Ehrenberg, 1831[J]. Phuket Marine Biological Center Special Publication, 1999, 19(1): 25-40.
- [42] Vaz-pires P, Seixas P, Barbosa A. Aquaculture potential of the common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797): a review[J]. *Aquaculture*, 2004, 238(1): 221-238.
- [43] Hanlon R T, Forsythe J W. Diseases caused by microorganisms[J]. *Diseases caused by microorganisms*. 1990, 3: 23-46.
- [44] Ford L A. Host defense mechanisms of cephalopods[J]. *Annual Review of Fish Diseases*, 1992, 2: 25-41.
- [45] Hochberg F G. Diseases caused by protistans and mesozoans[J]. *Diseases of Marine Animals*, 1990, 47-202.
- [46] Pascual S, Gestal C, Estévez J M, et al. Parasites in commercially-exploited cephalopods (Mollusca, Cephalopoda) in Spain: an updated perspective[J]. *Aquaculture*, 1996, 142(1): 1-10.
- [47] Gestal C, Belcari P, Abollo E, et al. Parasites of cephalopods in the northern Tyrrhenian Sea (western Mediterranean): new host records and host specificity[J]. *Scientia Marina*, 1999, 63(1): 39-43.
- [48] Pascual S, González A, Guerra A. Parasites and cephalopod fisheries uncertainty: towards a waterfall understanding[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2007, 17(2-3): 139-144.
- [49] 牛超, 张秀梅, 丁鹏伟, 等. 胶南近海金乌贼生长特性、资源分布及增殖放流效果初步评价[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2017, 47(7): 36-45.
Niu Chao, Zhang Xiumei, Ding Pengwei, et al. Preliminary Assessments on Growth Characteristics, Resource Distribution and *Sepia esculenta* Releasing Effect in Jiaonan Coastal Water[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2017, 47(7): 36-45.
- [50] 郝振林, 张秀梅, 张沛东, 等. 金乌贼荧光标志方法的研究[J]. *水产学报*, 2008, 32(4): 577-583.
Hao Zhenlin, Zhang Xiumei, Zhang Peidong, et al. Fluorescent marking method in golden cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2008, 32(4): 577-583.
- [51] 林祥志, 郑小东, 苏永全, 等. 蛸类养殖生物学研究现状及展望[J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2006, 45(A02): 213-218.
Lin Xiangzhi, Zheng Xiaodong, Su Yongquan, et al. The Status and Prospect of Octopus Culture Biology: a Review[J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 2006, 45(A02): 213-218.
- [52] Seikai R. Fishes of the east China sea and the yellow sea[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1976, 41: 101-112.
- [53] 唐锋. 拟目乌贼繁殖生物学特性及人工育苗技术初步研究[D]. 宁波: 宁波大学, 2014, 17-25, 39-46.
Tang Feng. Preliminary Study on Reproductive Biology and Artificial Breeding Technology of *Sepia lycidas*[D]. Ningbo: Ningbo University, 2014, 17-25, 39-46.
- [54] Wamke K. Observations on the embryonic development of *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) from northern Chile[J]. *The Veliger*, 1999, 42(3): 211-217.

- [55] 徐实怀, 马之明, 贾晓平. 人工养殖条件下真蛸的生物学特性及胚胎发育[J]. 南方水产科学, 2009, 5(2): 63-68.
Xu Shihuai, Ma Zhiming, Jia Xiaoping. Biological Characteristics and embryonic development of *Octopus Vulgaris* under artificial farming Condition[J]. South China Fisheries Science, 2009, 5(2): 63-68.
- [56] 董正之. 中国动物志软体动物门头足纲[M]. 北京: 科学出版社, 1988, 182.
Dong Zhengzhi. Chinese Journal of Animal (Mollusca: Cephalopoda)[M]. Beijing: Science press, 1988, 182.
- [57] 吴常文, 吕永林. 浙江北部沿海长蛸(*Octopus Variabilis*)生态分布初步研究[J]. 浙江水产学院学报, 1995, 14(2): 148-150.
Wu Changwen, Lü Yonglin. A preliminary study of ecological distribution of *Octopus Variabilis* in Northern part of Zhejiang Sea[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1995, 14(2): 148-150.
- [58] 蒋霞敏, 唐锋, 罗江, 等. 拟目乌贼的胚胎发育[J]. 水产学报, 2013, 37(5): 711-718.
Jiang Xiamin, Tang Feng, Luo Jiang, et al. The embryonic development of *Sepia lycidas*[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 15-18, 46-52, 68-70.
- [59] 陈道海, 郭永平, 文菁, 等. 不同盐度下拟目乌贼(*Sepia lycidas*)胚胎发育过程研究[J]. 海洋与湖沼, 2013, (5): 1282-1287.
Chen Dao Hai, Guo Yongping, Wen Jing, et al. Salinity Impact on Embryonic Development of Cuttlefish *Sepia lycidas*[J]. Oceanologia ET Limnologia Sinica, 2013, (5): 1282-1287.
- [60] 郑小东, 刘兆胜, 赵娜, 等. 真蛸(*Octopus Vulgaris*)胚胎发育[J]. 海洋与湖沼, 2011, 42(2): 317-323.
Zheng Xiaodong, Liu Zhaosheng, Zhao Na, et al. Embryonic Development and paralarval growth of *Octopus Vulgaris*[J]. Oceanologia and Limnologia Sinica, 2011, 42(2): 317-323.
- [61] Sakaguchi H, Hamano T, Nakazono A. Relationship between incubation days and rearing temperature of *Octopus vulgaris* eggs[J]. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography (Japan), 1999, 63(4): 188-191.
- [62] Caverivière A, Domain F, Diallo A. Observations on the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris*(Senegal)[J]. Aquatic Living Resources, 1999, 12(2): 151-154.
- [63] Villanueva R. Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1995, 52(12): 2639-2650.
- [64] Nixon M, Mangold K. The early life of *Sepia officinalis*, and the contrast with that of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda)[J]. Journal of Zoology, 1998, 245(4): 407-421.

Present Situation and Prospect of Economic Cephalopod Aquaculture in China

SONG Min-peng, WANG Jin-hai, ZHENG Xiao-dong

(The Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Received: Nov. 28, 2017

Key words: Cephalopods; reproductive habit; larval cultivation; culture and proliferation

Abstract: Cephalopods are a type of important members of Mollusca, which occupy an integral economic status in marine fisheries of China. The development of cephalopod aquaculture is important for germplasm protection and increasing production. This review elaborates the research progress and challenges of the current economic cephalopod aquaculture, including *Sepia esculenta*, *S. lycidas*, *S. pharaonis*, *Sepiella japonica*, *Octopus minor*, *O. vulgaris*, and *Amphioctopus fangsiao*. The reproductive habit, larval cultivation, adult nurturance, and other stages of life history are also described in detail. Furthermore, the prospect of the development of these species is expected to provide a reference for future industrial aquaculture.

(本文编辑: 梁德海)