

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.20056

西南大西洋阿根廷滑柔鱼资源及其对环境响应的研究进展

刘赫威¹, 余为^{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. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
3. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
4. 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306

摘要: 阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)是短生命周期的大洋性浅海种, 是西南大西洋重要的经济头足类, 其年间产量差异明显, 波动较大。西南大西洋马尔维纳斯寒流和巴西暖流交汇区复杂多变的海洋结构是引起阿根廷滑柔鱼资源变动的重要因素之一。其中, 海洋环境因素对阿根廷滑柔鱼早期生活史、种群结构、繁殖、年龄与生长、营养级等生物学习性产生重要影响。此外, 阿根廷滑柔鱼的资源丰度与空间位置对中尺度的海洋环境与大尺度气候变化极为敏感, 会因其变动迅速做出响应。经归纳与分析, 本文认为, 探究环境因素对阿根廷滑柔鱼的影响时, 除各尺度的非生物因素外, 还应考虑生物因素的影响和种群内部动力过程, 并建立基于个体的海洋动力学模型, 探究阿根廷滑柔鱼完整生活史以及评估环境对其资源变动的影响, 为其资源的合理开发和管理提供依据。

关键词: 阿根廷滑柔鱼; 渔业生物学; 海洋环境; 种群动态; 西南大西洋

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)10-1254-12

阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)是大洋性浅海种^[1-2], 是西南大西洋重要的经济头足类, 自 1985 年以来每年世界产量在 14 万 t 以上, 最高达 115 万 t。中国内地渔船于 1997 年首次进入西南大西洋公海海域, 对阿根廷滑柔鱼进行大规模的商业性捕捞^[3]。阿根廷滑柔鱼的产量年间变化明显, 波动较大(图 1)^[4], 其原因可能为海洋环境和气候因素的改变对阿根廷滑柔鱼的早期生活史与栖息地环境产生影响, 从而影响了阿根廷滑柔鱼的资源丰度。因此, 本文将从阿根廷滑柔鱼的生活史出发, 探究阿根廷滑柔鱼资源对环境变化的响应过程, 为阿根廷滑柔鱼资源的合理开发及利用提供科学依据。

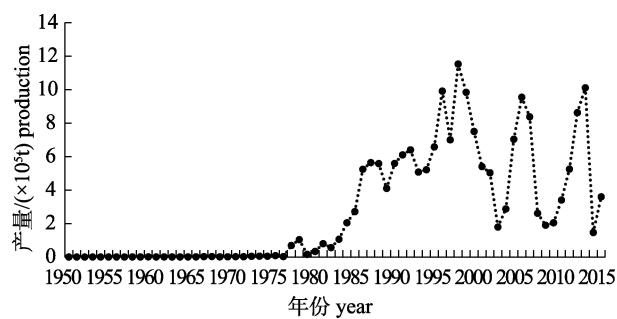


图 1 1950—2017 年世界阿根廷滑柔鱼产量变化^[4]

Fig. 1 Global production of the *Illex argentinus* from 1950 to 2017^[4]

1 阿根廷滑柔鱼的生活史及与环境关联

1.1 早期生活史

栖息地环境变动会对阿根廷滑柔鱼卵及幼体

收稿日期: 2020-03-06; 修订日期: 2020-03-22.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0901405); 国家自然科学基金青年科学基金项目(41906073, 41876141); 上海市自然科学基金项目(19ZR1423000); 上海市科技创新行动计划项目(19DZ1207502).

作者简介: 刘赫威(1997-), 男, 硕士, 研究方向为渔业海洋学. E-mail: hwLiu77@126.com

通信作者: 余为, 讲师, 主要从事渔业海洋学研究. E-mail: wyu@shou.edu.cn

的发育产生影响。阿根廷滑柔鱼的幼体时期一般占寿命的 14% (30 d), 未成熟时期占寿命的 70% (130 d), 而成熟期包括产卵期占寿命最后的 10%~20% (30~60 d)。此外, 根据成熟时的体长估计以及适合其年龄尺寸的一般生长模型, 雄性的成熟时间约为 130 d, 雌性的成熟时间为 140 d^[5-6]。阿根廷滑柔鱼渔场的分布主要受马尔维纳斯寒流 (Malvinas Current, MC) 与巴西暖流 (Brazil Current, BC) 的影响^[7-8], 其产卵活动发生在两海流共同影响的辐合带, 而摄食活动则发生在来自南方温度较低的 MC^[9-10]。Chiu 等^[11]通过 GPS 检测捕捞渔船的行动路线指示阿根廷滑柔鱼的洄游过程, 发现其在北部的巴西—马尔维纳斯汇合处 (Brazil-Malvinas Confluence, BMC) 附近产卵后, 其幼体向南进行索饵运动, 而后再返回北方的产卵场产卵。由于其产卵场与索饵场的纬度差异较大, 在其生活史早期, 会发生由低纬度向高纬度洄游的行为。

阿根廷滑柔鱼在北方产卵后, 卵会被水流带到 BMC 附近的亚热带汇合处, 其生命早期阶段与 BMC 有关^[12]。雌性个体会将卵团释放到温跃层上层, 温跃层水团的中性浮力使卵团漂浮在水中^[13], 避免了它们向底部沉淀而导致死亡。MC 与 BC 相互作用的变化会影响阿根廷滑柔鱼的补充量^[14], 并且对其卵与幼体的有利温度范围是最主要的影响因素之一^[15]。有研究表明, BC 与有利温度的关系更为密切, 当 BC 增强时, 有利温度范围变大, 阿根廷滑柔鱼的补充量增高; 而当 BC 较弱, MC 和其他水团较强时, 阿根廷滑柔鱼的补充量会降低^[16]。当 BC 及与其相关的水体发生强度较高的离岸位移时, 阿根廷滑柔鱼的幼体可能会随水流消失在公海, 而无法到达南方的摄食场^[17]。在 BMC 附近的产卵场, 伴随 BC 和 MC 强度增强而产生的强度较高的水流会阻碍阿根廷滑柔鱼卵及幼体的运输^[18]; BMC 处还可能会产生一个延伸的或更强的锋面区域, 对区域内的卵团和幼体运输起到屏障作用^[17]。除 MC、BC 强度和与海流变化相关的有利温度范围外, BMC 附近的中尺度海洋变化, 如涡流、上升流等也会影响到达南方进行摄食活动的阿根廷滑柔鱼数量^[15]。在 BC 边缘或 BMC 内部形成的涡流可能会将利于产卵的温度的

水流引向产卵场外, 降低阿根廷滑柔鱼的补充量, 但其具体影响还需要更精密的手段进行探究^[19]。

1.2 种群结构

由于空间分布位置及栖息地环境的差异, 阿根廷滑柔鱼会形成有个体差异的种群。Brunetti 等^[20-21]依据阿根廷滑柔鱼体型大小、产卵场的位置与产卵的时间等, 将阿根廷滑柔鱼分为 4 个产卵群, 分别为布宜诺斯艾利斯—巴塔哥尼亚北部群体 (Bonaerensis-north Patagonic stock, BNS)、南部巴塔哥尼亚群体 (south Patagonic stock, SPS)、夏季产卵群体 (summer spawning stock, SSS) 和春季产卵群体 (spring spawning stock, SPSS)。SPS 群体的产卵场主要分布在 42°S~47°S 的巴塔哥尼大陆坡中部, 产卵季节在 4—8 月; SSS 群体的产卵场主要分布在 44°S 附近, 受 MC 影响的陆坡, 产卵季节在 12 月至翌年 2 月; BNS 群体的产卵场主要分布在 38°S 附近, 受 BMC 影响的陆坡, 产卵季节在 7—9 月; SPSS 群体的产卵场主要分布在 24°S~34°S 之间, 受 BC 影响的陆坡, 产卵季节在 7—11 月, 4 种产卵群产卵场的大致分布位置如图 2 所示。

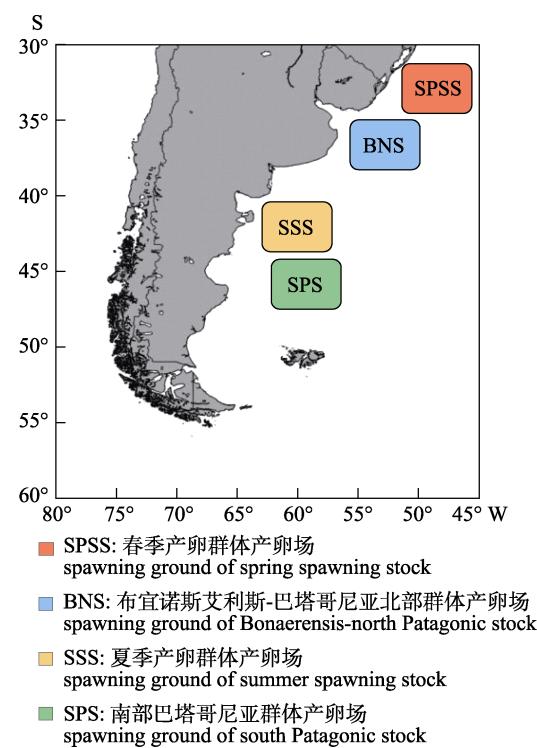


图 2 阿根廷滑柔鱼 4 种产卵群主要产卵场分布位置示意图

Fig. 2 Distribution of main spawning grounds of four spawning groups of *Illex argentinus*

刘岩等^[22]、唐议^[23]等学者指出, 中国鱿钓渔船在西南大西洋公海作业的 1 月至 2 月, 渔场的阿根廷滑柔鱼主要以 SSS 群体为主, 3 月份开始, SPS 群体大量涌入, 成为渔场中的主要种群。

海洋环境因素的变化会对阿根廷滑柔鱼的种群结构产生影响。Crespi-Abril 等^[24]基于海洋表面温度和叶绿素 a 浓度建立了栖息地模型, 探究不同地理区域的生存繁殖条件, 模拟了不同种群运动的方向及速率, 以研究不同种群对环境变化的响应, 并探究海洋表面温度、叶绿素 a 浓度对阿根廷滑柔鱼种群结构的影响。研究结果表明, 不同种群的幼体会由于海洋表面温度和叶绿素 a 浓度的变化进行向岸或离岸方向的运动, 过度的向岸运动会导致幼体的死亡。环境梯度会导致软结构和硬结构的形态发生种内变化, 尤其是在具有宽范围分布的物种中^[25-26]。如果在整个幼年时期以及在幼年期和成年期开始阶段的摄食活动发生

在温度较低的环境, 物种可能会发展到更大的体型才发生性成熟, 从而延长寿命^[27-28]。因此, 栖息在南方的 SSS 种群与栖息在北方的 SPS、BNS 和 SPSS 种群相比, 个体较大, 寿命较长^[29-30]。

1.3 繁殖

对于变化的海洋环境下的海洋生物, 尤其是短生命周期和对环境敏感的头足类物种, 将有限的能量在生殖和体细胞生长之间进行最优分配是至关重要的过程^[30]。雌性阿根廷滑柔鱼生殖过程中的组织能量积累与其栖息地的海洋环境因素密切相关(表 1), 在较低的海洋表面温度、较高的叶绿素 a 浓度、特定的海面高度以及产卵后的一个月中, 雌性个体会在体细胞组织和生殖器官中积累更多的能量^[30]。有研究表明, 阿根廷滑柔鱼的繁殖行为是一个连续过程^[31], 由于其环境敏感型的生长模式^[32-33]和长时间的繁殖行为, 海洋环境因素的相互作用可能导致该物种的能量积累水平更高。

表 1 雌性阿根廷滑柔鱼组织能量与海洋环境因素和采样月份之间的关系^[30]
Tab. 1 The relationship between tissue energy and sea-surface oceanographic variables and sampling months in female *Illex argentinus*^[30]

组织部位 tissue site	海表面温度 sea surface temperature, SST	叶绿素 a 浓度 Chl-a	海表面高度 sea surface height, SSH	月份 month
足腕 head-arm	F=1.32 <i>P</i> =0.0066	F=6.52 <i>P</i> <0.001	F=21.01 <i>P</i> <0.001	F=3.65 <i>P</i> <0.001
胴体 mantle-fin	F=3.70 <i>P</i> <0.001	F=11.58 <i>P</i> <0.001	F=19.89 <i>P</i> <0.001	F=3.98 <i>P</i> <0.001
卵巢 ovary	F=14.41 <i>P</i> <0.001	F=4.41 <i>P</i> =0.0061	F=16.29 <i>P</i> <0.001	F=3.48 <i>P</i> =0.016
输卵管复合体 oviducal complex	—	—	F=7.88 <i>P</i> <0.001	F=4.97 <i>P</i> =0.0040
缠卵腺 nidamental gland	F=2.74 <i>P</i> =0.0079	—	F=15.68 <i>P</i> <0.001	F=6.64 <i>P</i> <0.001

注: — 表示无显著相关性。

Note: — means no significant correlation.

阿根廷滑柔鱼雌性比雄性生长更快, 体型更大^[34]。它的生殖策略被认为是典型的 r-策略, 其中雌性个体拥有超过 75000 个具有潜在生殖能力的卵母细胞, 并在两个月内间歇产卵^[35-36]。巴塔哥尼亞中部和外部大陆架的热锋和浮游生物不仅影响阿根廷滑柔鱼的生长与成熟^[37], 其附近海域海洋环境因素的变化也对其繁殖行为有重要影响^[30]。

1.4 年龄与生长

阿根廷滑柔鱼生长迅速, 整个种群几乎由单一世代组成, 产卵后即死亡^[38]。依据阿根廷滑柔鱼的个体大小、产卵场位置等将其分为 4 类种群, 但没有证据表明这些种群之间存在任何遗传差异^[39-40], 所以海洋环境因素可能是影响其年龄与生长并导致最终个体差别的主要因素之一。

阿根廷滑柔鱼的整个生命周期中, 大部分能量用于生长, 小部分能量用于繁殖, 且在整个生命周期中持续生长^[41]。阿根廷滑柔鱼的 4 个种群由于栖息的地理位置不同, 栖息地的海洋环境因素不同, 其生长与年龄也有较大差异。Schroeder 等^[42]采集不同地理位置的样品并根据内壳上的生长纹确定其生长方程, 结果发现采集地不同的样品组生长方程有很大差异, 并得出结论: 处于不同地理环境中的个体所经历的成长条件不同。由于南方较为寒冷的海水温度和丰富的饵料, 南方的 SPS 种群比其他 3 个种群个体大, 寿命较长^[28-29]。研究表明, 热带地区的小型种群寿命多为 6 个月^[42], 而温带和亚极水域的大型种群的寿命通常在 1 年左右, 且在 4 个种群中, 较后出生的个体总是生长较快, 个体较大^[41]。其具体原因为, 位于寒冷、营养丰富的温带水域的种群达到成熟期的时间较长, 且幼体的生存能力较强, 尽管这些南部的种群需要进行长时间的迁徙, 但它们体型较大, 有利于长距离的游泳运动^[43]; 相比之下, 那些食物匮乏, 位于热带和亚热带的种群在温暖的水域往往生长迅速, 但体型较小并且会提前成熟^[44]。Bainy 等^[45]分析了巴西南部冬季与夏季渔获物的差异, 结果表明在温暖季节孵化(在寒冷季节成熟)的阿根廷滑柔鱼比在寒冷季节孵化(在温暖季节成熟)的个体增长得更快, 更大。在寒冷季节, 西南大西洋海表面以西南风为主, 营养丰富的拉普拉塔河水与 MC 水混合, 向北流动并渗透到巴西南部大陆架和上坡; 相反, 在温暖季节, BC 向南流动且大洋海表面风为东北风, 输送至沿海水域的为温暖的贫营养水; 在夏季, BMC 附近形成的混合水团——南大西洋中央水(the South Atlantic Central Water, SACW)的深层海水会向上侵入并带来丰富的营养盐^[46], 这也是寒冷季节生产力较高的原因之一。

1.5 营养级

栖息在不同地理位置, 栖息地海洋环境因素不同的阿根廷滑柔鱼种群, 其捕食对象也有较大差异。阿根廷滑柔鱼在西南大西洋的海洋食物链中处于承上启下的重要位置, 其既为海洋浮游生物和其他小型生物的捕食者, 又为海洋大型食肉

动物的食物^[47]。在其由幼体到成体的过程中, 营养级由第二营养级变为第三营养级^[28]。阿根廷滑柔鱼在一天的 24 h 中都处于进食状态, 进食强度在黎明和黄昏时最高^[2, 48], 繁殖期内白天在海洋底部活动, 在黄昏时向上迁移, 在深夜大量繁殖^[49]。

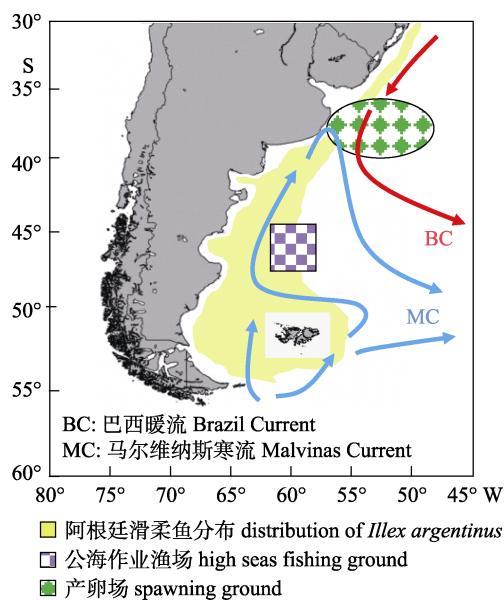
Mouat 等^[48]研究发现, 在马尔维纳斯群岛及公海渔场附近捕获的阿根廷滑柔鱼, 其食物大部分为甲壳类和头足类, 腹足类和鱼类只占很少的一部分, 且随着体长的增加, 头足类比重逐渐增大, 甲壳类比重逐渐减少。而 Crespi-Abril 等^[50]在阿根廷中部圣马蒂亚斯湾(San Matias Gulf)的采样调查发现: 阿根廷滑柔鱼在春季和夏季(寒冷季节)的进食活动更为活跃, 不同性别和成熟阶段的食物没有差异, 且其中最常见的食物是鱼类, 其次是头足类, 最后是甲壳类。在巴西南部的大陆架上(26°S~34°S), 对采集的阿根廷滑柔鱼胃含物进行分析发现: 鱼类占 43.8%, 头足类占 27.5%, 甲壳类占 18.7%^[51](表 2)。相同地理位置的阿根廷滑柔鱼在 32 种鱼类的食物中被发现, 其中包括剑鱼、大眼金枪鱼、长鳍金枪鱼、黄鳍金枪鱼以及美洲多锯鲈, 这 5 个物种占该区域海洋远洋渔业的一半以上。同时, 在阿根廷滑柔鱼的所有种群中, 均发现同类相食的情况, 这可能与长时间迁徙所导致的环境变化及随之而来的食物供应变化有关^[52]。

2 阿根廷滑柔鱼资源对环境的响应

2.1 阿根廷滑柔鱼的栖息地环境

2.1.1 巴西暖流与马尔维纳斯寒流交汇区 阿根廷滑柔鱼广泛分布于 22°S~54°S 的西南大西洋大陆架和大陆坡海域, 其中在 35°S~52°S 间的资源最为丰富^[38]。阿根廷滑柔鱼的产卵场位于南美洲的拉普拉塔河入海口处, 来自北方的 BC 与来自南方的 MC 在该海域交汇, 在河流入海口处形成三流交汇区(图 3)。MC 是大西洋经向翻转环流的重要组成部分^[53], 是南极绕极流(Antarctic Circumpolar Current, ACC)的分支, 其水体大部分来自 ACC。ACC 是由盛行西风驱动, 绕南极大陆一周的东向环流, 是全球洋流系统的重要组成部分。MC 是流速较大, 狹长的正压海流, 分为两条支流: 东支流经大陆斜坡, 流向马尔维纳斯群岛东部;

西支有时被称为巴塔哥尼亚洋流^[54], 在 100~200 m 等深线之间流过大陆架, 把亚南极的富营养冷水向北传送, 并在 38°S 附近遇到 BC 后改变方向, 由从南向北改为从西北至东南, 成为了大西洋副热带大涡一部分。BC 源于南赤道洋流(the South Equatorial Current, SEC)的一个分支^[15], 属于风生流分类中的西边界流, 表现出高的中尺度变化, 弯曲和反气旋暖芯涡旋间歇形成^[6, 55], 它与 MC 相遇后改为东向的海流, 与非洲东海岸的本格拉海流、南赤道流共同组成了大西洋副热带大涡^[56]。



2.1.2 寒暖流交汇对阿根廷滑柔鱼栖息环境的影响 西南大西洋 MC 和 BC 交汇而产生的复杂多变的海洋结构是引起阿根廷滑柔鱼资源变动的重要因素之一。来自南方起源于 ACC 的 MC 与来自北方的 BC 在 40°S 处混合形成 BMC。BMC 的海洋环境非常复杂, 被称为世界海洋中最活跃的地区之一^[18, 57], 具有包括温跃层水(thermocline water, TW)、南极地表水(the subantarctic surface water, SASW)、南极中间水(the Antarctic intermediate water, AAIW)、上环极深水(the upper circumpolar deep water, UCDW)、北大西洋深水(the North Atlantic deep water, NADW)、下环极深水(the lower circumpolar deep water, LCDW)、威德

尔海深水(the Weddell sea deep water, WSDW) 7 种来自不同地理区域的不同深层水源^[58], 不同水团的混合形成了 SACW^[59]。在巴西沿海热带地区的特定位置, 由于盛行的季风强度较高且持续时间很长, SACW 不断上升, 将营养丰富的水从海底带到了浅海区域, 并造成了浮游植物的大量增殖^[60]。由于 BMC 恰好位于南美洲拉普拉塔河的入海口处, 拉普拉塔河通过水体流动的方式将内陆丰富的营养盐带入大洋, 汇集于巴塔哥尼亚大陆架。SACW 与拉普拉塔河使巴塔哥尼亚大陆架处海水营养盐丰富, 浮游动植物大量繁殖, 为阿根廷滑柔鱼等海洋生物的生存繁殖创造了良好的营养条件。

表 2 不同海域阿根廷滑柔鱼摄食饵料组成情况^[48, 50-51]

Tab. 2 Prey composition of *Illex argentinus* in different regions^[48, 50-51]

区域 region	头足类 cephalopods	甲壳类 crustaceans	鱼类 fish	%
马尔维纳斯群岛及公海海域 Malvinas Islands and high seas	≈45	≈50	≈2	
阿根廷中部圣马蒂亚斯湾 San Matias Gulf, Central Argentina	18	9	79	
巴西南部 Southern Brazil	27.5	18.7	43.8	

BMC 附近的特殊温度结构与不断产生的中尺度海洋现象也有利于阿根廷滑柔鱼的生长与繁殖。较寒冷的 MC 与较温暖的 BC 在相遇混合后会出现明显的温度梯度, 形成特殊的水温结构并产生强热盐线锋^[8]。还有研究表明, 由于其复杂的海洋环境与水体组成, 在 BMC 处会形成涡旋、上升流^[45]等海洋现象, 这些中尺度海洋现象的形成, 会将海底丰富的营养盐带上浅水层, 形成大洋中的富营养区域^[61-62], 为阿根廷滑柔鱼等海洋生物提供更适宜的环境和营养条件^[45]。Olson 等^[8]描述了 BC 的温水在 38°S~46°S 之间波动, 并会间歇性地形成暖芯反气旋涡。Willson 等^[15]在 33°S~38°S 观测到了在南美大陆架上形成的涡流, 并且涡流水体中含有拉普拉塔河河水。寒暖流交汇与河口的特殊地理位置为阿根廷滑柔鱼提供了丰富的营养和良好的栖息环境。

2.2 资源丰度与环境的关联

海洋环境因素的变化会导致渔场环境发生改

变，并进一步影响物种的资源丰度^[63]。由于资源丰度难以测量计算，在调查研究中，通常用单位捕捞努力量渔获量(catch per unit effort, CPUE)来表征资源丰度^[64]。西南大西洋阿根廷滑柔鱼渔场的形成主要受 BC 以及 MC 影响^[10]，有研究表明，BC 与 MC 的变化会引起水域海水温度的变化^[65]，而海水温度则是影响阿根廷滑柔鱼资源丰度的主要因素之一^[66]，其最适海表面温度范围为 7~15 °C^[9]。有研究表明，巴塔哥尼亞大陆架北部产卵场的海温在产卵期(尤其是 6 月和 7 月)与下一季节的渔获量呈负相关^[67]。陈新军等^[68-69]和刘必林等^[70]探究了海表面温度与叶绿素 a 浓度对阿根廷滑柔鱼渔场的影响，还有研究应用栖息地指数模型^[68]、最大熵模型^[10]、神经网络与 GAM 综合模型^[71]对影响阿根廷滑柔鱼资源丰度的环境因素进行分析，探究对阿根廷滑柔鱼资源丰度影响最大的环境条件。

由于地理位置、气候等原因，海表面温度与资源丰度的关系会体现在不同的月份。海表面温度的月分布模式与西南大西洋海流系统一致，在 45°S 以南，阿根廷滑柔鱼资源丰度与 3—7 月海表面温度呈负相关；在 45°S 以北，4—5 月期间和 7—8 月期间，其资源丰度与海表面温度呈负相关^[72]。在 BMC 区域内，海洋中不同水团之间的表面热反差有助于在海洋与大气层之间产生强烈的动量梯度和能量垂直通量，这些通量会影响海洋和大气的动力学和热力学结构^[73]。除此之外，在较小的时空尺度上发生的湍流过程可能诱发大规模的海洋变化^[74]，大规模过程直接影响南美沿海地区的气象和海洋学过程^[75]。研究表明^[73]，海表面温度与海洋表面风速之间存在正相关关系，因此大尺度的大气变化也会影响阿根廷滑柔鱼的资源丰度。Chang 等^[76]的研究结果表明南极涛动(Antarctic oscillation, AAO)会在滞后两年的条件下影响阿根廷滑柔鱼的资源丰度。Chen 等^[72]探究了南方涛动指数(Southern Oscillation index, SOI)与巴塔哥尼亞大陆架南北部海表面温度之间的关系，发现其与南部和北部海表面温度分别存在着滞后 2 年和滞后 3 年的相关关系。这说明大尺度大气变化并不会直接作用于一年生的头足类，而是通过

影响其他生物及非生物因素，对头足类产生间接影响。

2.3 空间位置与环境的关联

随着环境、季节等因素的改变，阿根廷滑柔鱼栖息地的空间位置也会发生变化。头足类整个生命周期与它们栖息的水团的运动是密切同步的^[77-78]，并且会对水流中产生的中尺度海洋过程产生激烈反应^[79]。阿根廷滑柔鱼的生命周期与 BC、MC、BMC 区域密切相关，在夏季，BMC 锋面处在密度场和温度场上梯度平缓，而在盐度场上则表现出一定的梯度；在秋季，不同环境因素的梯度较为明显且相对最强^[80]。温盐梯度的改变会对 BMC 锋面处物种的分布产生影响^[17]。锋面的地理位置可能因 MC 的动力学而有所不同，并且会产生周期性的变化(包括半年期、年期和两年期)^[81]。在阿根廷-乌拉圭共同渔业区(Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone, AUCFZ)，阿根廷滑柔鱼空间位置的分布与深度与海底温度相关性显著^[37]。在 3—4 月、5—6 月和 7—8 月的出海调查中发现，区域内阿根廷滑柔鱼主要分布在较深的深度(80~280 m)和较低的底部温度(4~10 °C，亚南极水)；相比之下，在 11—12 月的调查结果显示，其主要分布在较浅的深度(70~90 m)和较高的底部温度。阿根廷滑柔鱼的分布与底层温度之间的显著相关性可能与研究区域内存在的强热梯度有关。

阿根廷滑柔鱼分布的空间位置还与不同水域海水的密度有关。阿根廷滑柔鱼与其他肌肉运动的头足类相同，其体密度大于水，因此有轻微的负浮力^[82]。在南半球的秋季(4—5 月)，巴塔哥尼亞大陆架东北部的低密度暖水向大洋扩散，陆架附近水域的海水密度降低，在水深为 50 m 时，阿根廷滑柔鱼的丰度呈现下降趋势并向 SACW 的过渡区域转移^[83]。在 SACW 附近，阿根廷滑柔鱼在白天下降到密度更高的深水区，然后可能沿着大陆坡向北迁移到产卵场^[14]。因此，陆架水的低密度水流出可以作为确定阿根廷滑柔鱼从陆架向大陆坡迁移的标志。一些学者基于海洋表面温度和生产力条件建立的栖息地模型，评估了南美南部不同海域对阿根廷滑柔鱼产卵和育苗的适宜性，并基于适宜指数值的变化认为，阿根廷滑柔鱼种

群的空间位置变动方向与上述两个因子具有显著关联^[24]。此外, 近些年的全球变暖现象或 BC 温度的上升, 会使阿根廷滑柔鱼栖息地的海洋表面温度升高, 最后导致其渔场南移^[47, 84]。

2.4 资源评估与海洋环境

对包括阿根廷滑柔鱼在内的 r-策略一年生头足类进行资源评估较为困难, 其准确程度也并不理想, 其原因为这些头足类的资源丰度受环境影响较大, 但环境因素难以预测且很难用于渔业管理^[85], 而且其资源丰度与前一年资源丰度的关联较小。因海洋栖息地的动态性质可能对阿根廷滑柔鱼的迁徙模式和摄食行为产生重大影响, 所以进行资源评估时, 每年可能需要使用不同的模型^[86]。例如对马尔维纳斯群岛(福克兰群岛)周围的福克兰群岛临时养护管理区(Falkland Islands Interim Conservation and Management Zone, FICZ)与福克兰群岛外部保护区(Falkland Islands Outer Conservation Zone, FOCZ), 其阿根廷滑柔鱼资源需要使用不同的资源评估模型进行资源评估^[86]。

目前已存在部分研究将资源评估模型纳入环境因素来评估阿根廷滑柔鱼的资源状态。例如, Chang 等^[85]将地统计方法用于阿根廷滑柔鱼的资源评估中, 将渔场内的时空动态与种群内的空间动力融入了资源评估中, 得到了较好的结果。Wang 等^[87]对阿根廷滑柔鱼进行资源评估时, 在传统的剩余产量模型中加入了环境因素, 结果表明, 加入环境条件后, 剩余产量模型的评估结果更为准确。资源评估结果均显示目前阿根廷滑柔鱼资源状况良好, 每年的产量没有超过最大可持续产量(maximum sustainable yield, MSY), 未出现过度捕捞的情况^[88]。

3 总结与展望

作为短生命周期的一年生头足类, 阿根廷滑柔鱼的整个生命周期受海洋环境因素影响显著。海洋环境因素对阿根廷滑柔鱼整个生活史包括资源丰度与资源评估的影响受到广泛关注, 虽然研究成果可以在一定程度上解释其变化机制, 但很难通过环境与资源的关系来准确阐述阿根廷滑柔

鱼的完整生命过程和预测其资源变动情况。对阿根廷滑柔鱼渔情渔场的准确预报不仅可以对资源的合理开发与科学管理提供帮助, 更能帮助政府对现有的渔业政策作出适当调整, 并贯彻渔业可持续发展的理念^[89]。

在研究环境因素对阿根廷滑柔鱼繁殖及早期生活史的影响时, 通常只考虑季节引起的环境变化的影响, 而对年间环境变化的横向对比研究较少。除季节更替所引起的温度等环境因素的改变外, 年际间栖息地环境的变化也会对阿根廷滑柔鱼的繁殖及早期生活史产生影响^[17], 但其具体机制与作用原理还有待探究。BC 与 MC 的相互作用及其相对强度是影响阿根廷滑柔鱼繁殖与早期生活史的重要因素之一^[12], BMC 处的有利水温会影响下一年的资源丰度^[17], 但目前还缺少对于 BC、MC 强度与有利水温及其年间变化情况的定量研究。阿根廷滑柔鱼的种群划分主要依据其产卵场及索饵场的位置^[20-21], 而栖息地位置的不同又导致其体型变化^[29-30]和对环境变化的响应方式发生改变。目前为止的大部分研究只探究环境因素对单一种群的影响, 而很少把 4 种产卵群结合起来, 分析环境变化作用于不同种群的结果。分析比较 4 种产卵群的资源变动情况和栖息地变化情况有利于阿根廷滑柔鱼种群的科学管理。

探究环境因素对阿根廷滑柔鱼资源丰度的影响时, 关于海表面温度、叶绿素 a 浓度、海表面高度等因素的影响机制研究较多, 但关于不同深层海水温度、海洋酸碱度、海水钙含量等中尺度因素, AAO、南方涛动、南极海冰变化等大尺度气候变化研究较少。阿根廷滑柔鱼在整个生命周期的不同阶段或每天的不同时间内会栖息在不同水深的海水中^[37, 49], 因此, 海表面温度可能不能作为衡量温度对阿根廷滑柔鱼的影响的标准, 但目前对其栖息地不同水深海水温度的研究较少, 且无法准确得知阿根廷滑柔鱼在不同生命阶段生活的水深。基于阿根廷滑柔鱼个体建立动力学模型, 模拟其完整生命周期并探究其在不同生命阶段所处的水深, 根据不同水深的海水温度建立栖息地指数模型, 评估长时间尺度下阿根廷滑柔鱼栖息地的变化, 可能会得到更科学的结论。曾有学者

对生活在南极大陆附近的南大洋头足类进行生物与环境的关系探究, 研究指出海洋酸化可能会对包括头足类^[90-91]在内的海洋生物^[92]产生较大影响, 尤其是头足类夏季产卵时的孵化率^[93]。而南大洋冷水层的扩张和海冰面积的增大将增加南大洋的碳吸收能力^[94], 并减少大气与海洋间的二氧化碳交换^[95], 导致海洋酸性增强。大尺度的大气变化也会对头足类的资源丰度产生影响, 例如, 北大西洋涛动(North Atlantic Oscillation, NAO)会对栖息在北大西洋的短鳍鱿鱼(*Illex illecebrosus*)产生影响^[96]; 而 AAO^[76]与南方涛动^[72]也会在滞后的情况下导致阿根廷滑柔鱼的资源变动。Waluda 等^[67]利用太平洋和西南大西洋海温异常资料, 研究了这些地区之间的遥相关。结果发现厄尔尼诺海温异常通过南极绕极波列(Antarctic Circumpolar Wave, ACW)在全球传播, 通过太平洋和大西洋海温异常间的遥相关可以预测冷事件, 并似乎有可能预测西南大西洋阿根廷滑柔鱼的补充量。由于西南大西洋距南极半岛较近, 其生态环境可能会受到南极海冰变化的影响^[97]。南极海冰变化作为大尺度气候变化, 通过 ACW 影响全球气候的同时^[67], 还会使海洋盐度结构发生变化, 并导致热盐线的改变^[98], 热盐线的改变会对部分海洋生物的分布及洄游等产生巨大影响。探究南极海冰变动对阿根廷滑柔鱼种群的影响是研究其对大尺度气候变化响应的一部分。

在探究环境因素对物种的影响时, 除研究非生物的环境因素外, 还应探讨生物因素对物种的影响及其响应机制。Arkhipkin 等^[99]探究了在马尔维纳斯群岛附近的两种头足类——阿根廷滑柔鱼和巴塔哥尼亚枪乌贼(*Loligo gahi*)资源丰度之间的联系, 并得出了两物种互相影响, 在每年 4—5 月的资源丰度呈负相关的结果。Dawe 等^[100]探究了北大西洋中北大西洋短鳍鱿鱼和北大西洋长鳍鱿鱼(*Loligo pealeii*)两种头足类的相互联系, 结果发现两者间直接竞争关系不大, 两者资源变动的主要原因是其对大气海洋等气候变化的相反响应。本文认为, 探究环境因素对阿根廷滑柔鱼的影响时, 除各尺度的非生物因素与生物因素的影响外, 还应考虑种群内部动力过程, 并建立基于

个体的海洋动力学模型, 探究其完整生活史及环境对其的作用, 根据研究成果建立适合阿根廷滑柔鱼资源评估及预测的模型, 为合理开发和管理该资源提供科学基础。

参考文献:

- [1] Brunetti N E, Elena B, Rossi G R, et al. Summer distribution, abundance and population structure of *Illex argentinus* on the Argentine shelf in relation to environmental features[J]. South African Journal of Marine Science, 1998, 20(1): 175-186.
- [2] Ivanovic M L, Brunetti N E. Food and feeding of *Illex argentinus*[J]. Antarctic Science, 1994, 6(2): 185-193.
- [3] Yue D D, Wang L M, Fan W, et al. *Illex argentinus* fishery resources management in Argentina and its enlightenment for China[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2014, 16(6): 124-131. [岳冬冬, 王鲁民, 樊伟, 等. 阿根廷滑柔鱼渔业资源管理及对我国的启示[J]. 中国农业科技报, 2014, 16(6): 124-131.]
- [4] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food and Agriculture Organization of the United Nations' fisheries database: Global Production Statistics 1950-2017 [DB/OL]. <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-production/query/en>.
- [5] Alvarez Perez J A, Nascimento Silva T, Schroeder R, et al. Biological patterns of the Argentine shortfin squid *Illex argentinus* in the slope trawl fishery off Brazil[J]. Latin American Journal of Aquatic Research, 2009, 37(3): 409-428.
- [6] Schwarz R, Perez J A A. Growth model identification of short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths[J]. Fisheries Research, 2010, 106(2): 177-184.
- [7] Legeckis R, Gordon A L. Satellite observations of the Brazil and Falkland currents—1975 1976 and 1978[J]. Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers, 1982, 29(3): 375-401.
- [8] Olson D B, Podestá G P, Evans R H, et al. Temporal variations in the separation of Brazil and Malvinas currents[J]. Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers, 1988, 35(12): 1971-1990.
- [9] Sacau M, Pierce G J, Wang J J, et al. The spatio-temporal pattern of Argentine shortfin squid *Illex argentinus* abundance in the southwest Atlantic[J]. Aquatic Living Resources, 2005, 18(4): 361-372.
- [10] Chen P, Chen X J. Analysis of habitat distribution of Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*) in the southwest Atlantic Ocean using maximum entropy model[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(6): 893-902. [陈芃, 陈新军. 基于最大熵模型分析西南大西洋阿根廷滑柔鱼栖息地分布[J]. 水产学报, 2016, 40(6): 894-902.]
- [11] Chiu T Y, Chiu T S, Chen C S. Movement patterns determine the availability of Argentine shortfin squid *Illex argentinus* to fisheries[J]. Fisheries Research, 2017, 193: 71-80.

- [12] Brunetti N E, Ivanovic M L. Distribution and abundance of early life stages of squid (*Illex argentinus*) in the south-west Atlantic[J]. ICES Journal of Marine Science, 1992, 49(2): 175-183.
- [13] Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, et al. Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions[J]. ICES Journal of Marine Science, 2000, 57(1): 24-30.
- [14] Haimovici M, Brunetti N E, Rodhouse P G, et al. *Illex argentinus*[R]/FAO. Squid Recruitment Dynamics. Rome, 1998: 27-58.
- [15] Willson H R, Rees N W. Classification of mesoscale features in the Brazil-Falkland Current confluence zone[J]. Progress in Oceanography, 2000, 45(3-4): 415-426.
- [16] Garzoli S L, Giulivi C. What forces the variability of the southwestern Atlantic boundary currents?[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 1994, 41(10): 1527-1550.
- [17] Waluda C W, Rodhouse P R, Podestá G P, et al. Surface oceanography of the inferred hatching grounds of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) and influences on recruitment variability[J]. Marine Biology, 2001, 139(4): 671-679.
- [18] Piola A R, Matano R P. Brazil and Falklands (Malvinas) currents[M]/Encyclopedia of Ocean Sciences. New York: Elsevier, 2001: 340-349.
- [19] Bakun A, Csirke J. Environmental processes and recruitment variability[R]/FAO. Squid Recruitment Dynamics. Rome, 1998: 105-124.
- [20] Brunetti N E, Ivanovic M, Rossi G, et al. Fishery biology and life history of *Illex argentinus*[C]/Proceedings of the International Symposium on Large Pelagic Squids, 1998: 217-232.
- [21] Brunetti N E, Ivanovic M L, Louge E, et al. Reproductive biology and fecundity of two stocks of the squid (*Illex argentinus*)[J]. Frente Mariatimo, 1991, 8: 73-84.
- [22] Liu Y, Zhang X M, Zhou Y, et al. An analysis of biological characteristics of Argentine shortfin squid *Illex argentinus* collected by trawl in southwest Atlantic in 2011[J]. South China Fisheries Science, 2012, 8(3): 39-47. [刘岩, 张秀梅, 周游, 等. 2011年西南大西洋拖网渔获物阿根廷滑柔鱼生物学分析[J]. 南方水产科学, 2012, 8(3): 39-47.]
- [23] Tang Y. Analysis on biological characteristics of the catch of squid jigging in the southwest Atlantic[J]. Marine Fisheries, 2002, 24(1): 14-19. [唐议. 西南大西洋鱿钓作业渔获物——阿根廷滑柔鱼生物学分析[J]. 海洋渔业, 2002, 24(1): 14-19.]
- [24] Crespi-Abril A C, Barón P J. Revision of the population structuring of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) and a new interpretation based on modelling the spatio-temporal environmental suitability for spawning and nursery[J]. Fisheries Oceanography, 2012, 21(2-3): 199-214.
- [25] Darwin C. The Origin of Species: By Means of Natural Selection[M]. London: Cambridge University Press, 2005.
- [26] Mangold K. Reproduction[C]/Cephalopod Life Cycles. Comparative Reviews. London: Academic Press, 1987: 157-200.
- [27] Arkhipkin A I, Scherbich Z N. Intraspecific growth and structure of the squid, *Illex argentinus* (Ommastrephidae) in winter and spring in the southwestern Atlantic[J]. Scientia Marina, 1991, 55(4): 619-627.
- [28] Schroeder R, Schwarz R, Crespi-Abril A C, et al. Analysis of shape variability and life history strategies of *Illex argentinus* in the northern extreme of species distribution as a tool to differentiate spawning groups[J]. Journal of Natural History, 2017, 51(43-44): 2585-2605.
- [29] Schroeder R, Perez J A A. The study of intra-specific growth variability of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Teuthida) in Brazilian waters as reconstructed from the gladius microstructure[J]. Fisheries Research, 2010, 106(2): 163-170.
- [30] Lin D M, Chen X J, Wei Y R, et al. The energy accumulation of somatic tissue and reproductive organs in post-recruit female *Illex argentinus* and the relationship with sea surface oceanography[J]. Fisheries Research, 2017, 185: 102-114.
- [31] Lin D M, Chen X J, Chen Y, et al. Ovarian development in Argentinean shortfin squid *Illex argentinus*: Group-synchrony for corroboration of intermittent spawning strategy[J]. Hydrobiologia, 2017, 795(1): 327-339.
- [32] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods: Ecology and Fisheries[M]. London: Wiley-Blackwell, 2005.
- [33] Vitti J J. Cephalopod cognition in an evolutionary context: Implications for ethology[J]. Biosemiotics, 2013, 6(3): 393-401.
- [34] Jereb P, Roper C F E. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date[R]/FAO. Myopsid and Oegopsid Squids. Rome, 2010.
- [35] Laptikhovsky V V, Nigmatullin C M. Egg size, fecundity, and spawning in females of the genus *Illex* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. ICES Journal of Marine Science, 1993, 50(4): 393-403.
- [36] Rocha F, Guerra Á, González Á F. A review of reproductive strategies in cephalopods[J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2001, 76(3): 291-304.
- [37] Bazzino G, Quiñones R A, Norbis W. Environmental associations of shortfin squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern Patagonian shelf[J]. Fisheries Research, 2005, 76(3): 401-416.
- [38] Wang Y G, Chen X J. The Resource and Fishery of World Oceanic Economic Squid [M]. Beijing: China Ocean Press, 2005: 240-264. [王尧耕, 陈新军. 世界大洋性经济柔鱼类资源及其渔业[M]. 北京: 海洋出版社, 2005: 240-264.]
- [39] Carvalho G R, Thompson A, Stoner A L. Genetic diversity and population differentiation of the shortfin squid *Illex argentinus* in the south-west Atlantic[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1992, 158(1): 105-121.
- [40] Adcock G J, Shaw P W, Rodhouse P G, et al. Microsatellite analysis of genetic diversity in the squid *Illex argentinus* during a period of intensive fishing[J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 187: 171-178.
- [41] Rodhouse P G, Hatfield E M C. Dynamics of growth and maturation in the cephalopod *Illex argentinus* de Castellanos,

- 1960 (Teuthoidea: Ommastrephidae)[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 1990, 329(1254): 229-241.
- [42] Schroeder R, Perez J A A. Individual growth of the squid *Illex argentinus* off Brazil as reconstructed from the gladius microstructure[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2013, 93(6): 1653-1662.
- [43] O'Dor R K. The energetic limits on squid distributions[J]. Malacologia, 1988, 29(1): 113-119.
- [44] O'Dor R K, Coelho M L. Big Squid, Big Currents and Big Fisheries[M]. Tokyo: Tokay University Press, 1993: 385-396.
- [45] Bainy M C R S, Haimovici M. Seasonality in growth and hatching of the Argentine short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) inferred from aging on statoliths in southern Brazil[J]. Journal of Shellfish Research, 2012, 31(1): 135-143.
- [46] Piola A R, Campos E J D, Möller O O Jr, et al. Subtropical shelf front off eastern south America[J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 2000, 105(C3): 6565-6578.
- [47] Queirós J P, Phillips R A, Baeta A, et al. Habitat, trophic levels and migration patterns of the short-finned squid *Illex argentinus* from stable isotope analysis of beak regions[J]. Polar Biology, 2019, 42(12): 2299-2304.
- [48] Mouat B, Collins M A, Pompert J. Patterns in the diet of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Falkland Islands jigging fishery[J]. Fisheries Research, 2001, 52(1-2): 41-49.
- [49] Koronkiewicz A. Growth and life cycle of squid *Illex argentinus* from (the) Patagonian and Falkland shelf and Polish fishery of squid for this region: 1978-1985[C]// ICES Council Meeting Papers, 1986, 27: 1-16.
- [50] Crespi-Abril A C, Trivellini M M. Diet of spring and summer spawning groups of *Illex argentinus* inhabiting coastal waters in San Matías Gulf (northern Patagonia, Argentina)[J]. Aquatic Biology, 2011, 14(1): 99-103.
- [51] Santos R A, Haimovici M. Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil[J]. Fisheries Research, 1997, 33(1-3): 139-147.
- [52] Santos R A, Haimovici M. The Argentine shortfin squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the food webs off southern Brazil[J]. Sarsia North Atlantic Marine Science, 2000, 85: 49-60.
- [53] Friocourt Y, Drijfhout S, Blanke B, et al. Water mass export from drake passage to the Atlantic, Indian, and Pacific Oceans: A Lagrangian model analysis[J]. Journal of Physical Oceanography, 2005, 35(7): 1206-1222.
- [54] Fedulov P P, Remeslo A V, Burykin S N, et al. Variabilidad de la Corriente de Malvinas[J]. Frente Mantimo, 1990, 6: 121-130.
- [55] Gordon A L, Greengrove C L. Geostrophic circulation of the Brazil-Falkland confluence[J]. Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers, 1986, 33(5): 573-585.
- [56] Fan X M, Fan W, Tang F H, et al. Research on the variability of Brazil-Malvinas confluence and its cause[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2019, 41(9): 86-93. [范秀梅, 樊伟, 唐峰华, 等. 巴西暖流和马尔维纳斯寒流交汇点的变动及其影响机制的探讨[J]. 海洋学报, 2019, 41(9): 86-93.]
- [57] Chelton D B, Schlax M G, Witter D L, et al. Geosat altimeter observations of the surface circulation of the Southern Ocean[J]. Journal of Geophysical Research, 1990, 95(C10): 17877-17903.
- [58] Maamaatauaiahutapu K, Garçon V C, Provost C, et al. Brazil-Malvinas confluence: Water mass composition[J]. Journal of Geophysical Research, 1992, 97(C6): 9493-9505.
- [59] Pezzi L P, de Souza R B, Acevedo O, et al. Multiyear measurements of the oceanic and atmospheric boundary layers at the Brazil-Malvinas confluence region[J]. Journal of Geophysical Research, 2009, 114(D19): D19103.
- [60] Castro B M, Lorenzetti J A, Silveira I C A, et al. Estrutura termohalina e circulação na Região entre Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (Rs)[C]// Rossi-Wongtschowski C L D B, Madureira L S O ambiente oceanográfico da plataforma continental e do talude na região sudeste-sul do Brasil. São Paulo: Universidade de São Paulo, 2006: 11-120.
- [61] Tranter D J, Leech G S, Airey D. Edge enrichment in an ocean eddy[J]. Marine and Freshwater Research, 1983, 34(4): 665-680.
- [62] Olson D B, Hitchcock G, Mariano A, et al. Life on the edge: Marine life and fronts[J]. Oceanography, 1994, 7(2): 52-60.
- [63] Rodhouse P G. Managing and forecasting squid fisheries in variable environments[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 3-8.
- [64] 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: 119-127.
- [65] Leta H R. Abundance and distribution of rhynchoteuthion larvae of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the south-western Atlantic[J]. South African Journal of Marine Science, 1992, 12(1): 927-941.
- [66] Chen C S, Haung W B, Chiu T S. Different spatiotemporal distribution of Argentine short-finned squid (*Illex argentinus*) in the southwest Atlantic during high-abundance year and its relationship to sea water temperature changes[J]. Zoological Studies, 2007, 46(3): 362-374.
- [67] Waluda C M, Trathan P N, Rodhouse P G. Influence of oceanographic variability on recruitment in the *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) fishery in the South Atlantic[J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 183: 159-167.
- [68] Chen X J, Lu H J, Liu B L, et al. Forecasting fishing ground of *Illex argentinus* by using habitat suitability model in the southwest Atlantic[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(3): 431-438. [陈新军, 陆化杰, 刘必林, 等. 利用栖息地指数预测西南大西洋阿根廷滑柔鱼渔场[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(3): 431-438.]
- [69] Chen X J, Liu J L. Preliminary analysis on the relationship

- between the distribution of fishing ground of *Illex argentinus* and SST in the Patagonian shelf[J]. *Marine Fisheries Research*, 2004, 25(6): 19-24. [陈新军, 刘金立. 巴塔哥尼亚大陆架海域阿根廷滑柔鱼渔场分布及与表温的关系分析[J]. 海洋水产研究, 2004, 25(6): 19-24.]
- [70] Liu B L, Chen X J. Preliminary study on the relationship between the distribution of production of *Illex argentinus* and SST in the Southwest Atlantic Ocean in 2001[J]. *Marine Fisheries*, 2004, 26(4): 326-330. [刘必林, 陈新军. 2001 年西南大西洋阿根廷滑柔鱼产量分布与表温关系的初步研究[J]. 海洋渔业, 2004, 26(4): 326-330.]
- [71] Wang J T, Chen X J, Chen Y. Projecting distributions of Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*) in the Southwest Atlantic using a complex integrated model[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 37(8): 31-37.
- [72] Chen C S, Chiu T S, Haung W B. The spatial and temporal distribution patterns of the Argentine short-finned squid, *Illex argentinus*, abundances in the southwest Atlantic and the effects of environmental influences[J]. *Zoological Studies*, 2007, 46(1): 111-122.
- [73] Hashizume H, Xie S P, Liu W T, et al. Local and remote atmospheric response to tropical instability waves: A global view from space[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2001, 106(D10): 10173-10185.
- [74] Pezzi L, Richards K J. Effects of lateral mixing on the mean state and eddy activity of an equatorial ocean[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2003, C12: 3371-3386.
- [75] Gan M A, Rao V B. Surface cyclogenesis over south America[J]. *Monthly Weather Review*, 1991, 119(5): 1293-1302.
- [76] Chang K Y, Chen C S, Wang H Y, et al. The Antarctic Oscillation index as an environmental parameter for predicting catches of the Argentine shortfin squid (*Illex argentinus* Cephalopoda: Ommastrephidae) in southwest Atlantic waters[J]. *Fishery Bulletin*, 2015, 113(2): 202-212.
- [77] Rodhouse P G, Symon C, Hatfield E. Early life cycle of cephalopods in relation to the major oceanographic features of the southwest Atlantic Ocean[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, 89(2-3): 183-195.
- [78] Anderson C I H, Rodhouse P G. Life cycles, oceanography and variability: Ommastrephid squid in variable oceanographic environments[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 133-143.
- [79] González A F, Trathan P N, Yau C, et al. Interactions between oceanography, ecology and fishery biology of the ommastrephid squid *Martialia hyadesi* in the South Atlantic[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 152(1-3): 205-215.
- [80] Martos P, Piccolo M C. Hydrography of the Argentine continental shelf between 38° and 42°S[J]. *Continental Shelf Research*, 1988, 8(9): 1043-1056.
- [81] Acha E M, Mianzan H W, Guerrero R A, et al. Marine fronts at the continental shelves of austral South America[J]. *Journal of Marine Systems*, 2004, 44(1-2): 83-105.
- [82] Wells M J, O'Dor R K. Jet propulsion and the evolution of the cephalopods[J]. *Bulletin of Marine Science (Miami)*, 1991, 49(1-2): 419-432.
- [83] Arkhipkin A I, Gras M, Blake A. Water density pathways for shelf/slope migrations of squid *Illex argentinus* in the Southwest Atlantic[J]. *Fisheries Research*, 2015, 172: 234-242.
- [84] Waluda C M, Rodhouse P G, Trathan P N, et al. Remotely sensed mesoscale oceanography and the distribution of *Illex argentinus* in the South Atlantic[J]. *Fisheries Oceanography*, 2001, 10(2): 207-216.
- [85] Chang K Y, Chen C S, Chiu T Y, et al. Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*) stock assessment in the southwest Atlantic using geostatistical techniques[J]. *Terrestrial, Atmospheric, and Oceanic Sciences*, 2016, 27(2): 281-292.
- [86] Basson M, Beddington J R, Crombie J A, et al. Assessment and management techniques for migratory annual squid stocks: The *Illex argentinus* fishery in the Southwest Atlantic as an example[J]. *Fisheries Research*, 1996, 28(1): 3-27.
- [87] Wang J T, Chen X J, Staples K W, et al. A stock assessment for *Illex argentinus* in Southwest Atlantic using an environmentally dependent surplus production model[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 37(2): 94-101.
- [88] Waluda C M, Griffiths H J, Rodhouse P G. Remotely sensed spatial dynamics of the *Illex argentinus* fishery, Southwest Atlantic[J]. *Fisheries Research*, 2008, 91(2-3): 196-202.
- [89] Chen X J, Gao F, Guan W J, et al. Review of fishery forecasting technology and its models[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(8): 1270-1280. [陈新军, 高峰, 官文江, 等. 渔情预报技术及模型研究进展[J]. 水产学报, 2013, 37(8): 1270-1280.]
- [90] Xavier J C, Raymond B, Jones D C, et al. Biogeography of cephalopods in the southern ocean using habitat suitability prediction models[J]. *Ecosystems*, 2016, 19(2): 220-247.
- [91] Rodhouse P G K. Role of squid in the southern ocean pelagic ecosystem and the possible consequences of climate change[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 95: 129-138.
- [92] Constable A J, Melbourne-Thomas J, Corney S P, et al. Climate change and Southern Ocean ecosystems I: How changes in physical habitats directly affect marine biota[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(10): 3004-3025.
- [93] Rosa R, Trubenbach K, Pimentel M S, et al. Differential impacts of ocean acidification and warming on winter and summer progeny of a coastal squid (*Loligo vulgaris*)[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(4): 518-525.
- [94] Bakker D C E, De Baar H J W, Bathmann U V. Changes of carbon dioxide in surface waters during spring in the Southern Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1997, 44(1-2): 91-127.
- [95] Stephens B B, Keeling R F. The influence of Antarctic sea ice on glacial-interglacial CO₂ variations[J]. *Nature*, 2000, 404(6774): 171-174.
- [96] Dawe E G, Colbourne E B, Drinkwater K F. Environmental effects on recruitment of short-finned squid (*Illex illecebrosus*)[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57(4): 1002-1013.
- [97] Massom R A, Stammerjohn S E. Antarctic sea ice change

- and variability—physical and ecological implications[J]. Polar Science, 2010, 4(2): 149-186.
- [98] Shin S I, Liu Z Y, Otto-Bliesner B L, et al. Southern ocean sea-ice control of the glacial North Atlantic thermohaline circulation[J]. Geophysical Research Letters, 2003, 30(2): 1096.
- [99] Arkhipkin A I, Middleton D A J. Inverse patterns in abundance of *Illex argentinus* and *Loligo gahi* in Falkland waters: Possible interspecific competition between squid?[J]. Fisheries Research, 2002, 59(1-2): 181-196.
- [100] Dawe E G, Hendrickson L C, Colbourne E B, et al. Ocean climate effects on the relative abundance of short-finned (*Illex illecebrosus*) and long-finned (*Loligo pealeii*) squid in the northwest Atlantic Ocean[J]. Fisheries Oceanography, 2007, 16(4): 303-316.

A review of *Illex argentinus* resources and the responses to environmental variability in the southwest Atlantic Ocean

LIU Hewei¹, YU Wei^{1, 2, 3, 4}, CHEN Xinjun^{1, 2, 3, 4}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China;
3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China

Abstract: *Illex argentinus* is a short-lived and economically important squid species inhabiting shallow waters in the southwest Atlantic Ocean. The annual production of *I. argentinus* fluctuates and varies between years. Complex oceanographic structuring due to the confluence of the Malvinas cold current and the Brazilian warm current in the southwest Atlantic Ocean is a crucial factor driving the spatial and temporal variations in *I. argentinus* resources. The marine environmental conditions have profound effects on the biological characteristics of *I. argentinus*, influencing the early life history, population structure, reproduction, age and growth, and trophic level. Also, the abundance and spatial distribution of *I. argentinus* are sensitive to meso-scale oceanic environmental changes and large-scale climate variability, so squids respond quickly to climatic and environmental variations. This study suggests that the biological factors and internal dynamic processes of the population and the abiotic factors at various spatio-temporal scales need to be considered when evaluating the effects of the environmental factors on *I. argentinus*. To provide a scientific basis for the development and management of *I. argentinus* resources, an individual-based model of *I. argentinus* life history and the oceanographic processes should be developed.

Key words: *Illex argentinus*; fishery biology; oceanic environment; population dynamics; southwest Atlantic Ocean

Corresponding author: YU Wei. E-mail: wyu@shou.edu.cn