

文章编号:1000-0615(2009)01-0157-08

· 综述 ·

头足类角质颚的研究进展

刘必林^{1,2,3}, 陈新军^{1,2,3}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 大洋生物资源开发和利用上海市高校重点实验室, 上海海洋大学, 上海 201306;

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

关键词: 角质颚; 头足类; 形态特征; 分类学; 生物学

中图分类号: Q 174; S 917

文献标识码: A

头足类是软体动物门的重要类群, 广泛分布于太平洋、大西洋、印度洋和南极等海域。共有 2 个亚纲 11 目 50 科 154 属 718 种^[1], 主要包括乌贼 (Sepiidae)、枪乌贼 (Loliginidae)、柔鱼 (Ommastrephidae) 和蛸 (Octopodidae) 四大类, 全部海产。大部分头足类种类生命周期短 (通常为 1 年)、生长快速, 是海洋中最具潜力的蛋白质资源之一。它们在海洋生态系统中占有重要地位, 是海洋食物链中重要的一环, 其数量变动对各级海洋生物的数量变动都有着直接或间接的影响。由于世界传统经济鱼类资源的普遍衰退, 头足类资源越来越引起了世界各国和地区的重视。据 FAO 统计, 世界头足类产量由上世纪 70 年代 100×10^4 t 上升到 2004 年的 377×10^4 t^[2] 以上, 在世界海洋捕捞业中的地位越来越重要。

角质颚是头足类的主要摄食器官, 与耳石、内壳等其它硬组织一样, 具有稳定的形态特征、良好的信息储存以及耐腐蚀等特点^[3], 因此, 上世纪 60 年代以来, 越来越多的海洋生物工作者对其产生了浓厚的兴趣, 并进行了大量研究。本文将依据国内外学者的研究成果, 系统描述角质颚的形态特征, 以及分析其在研究头足类生物学和分类地位、估算资源量等方面的应用。

1 形态特征描述

头足类口器为几丁质, 由上下两部分组成, 称

为角质颚, 与鸟嘴的嵌合方式相反, 由下颚盖嵌上颚^[4]。上下颚结构相似, 由喙、肩部、翼部、侧壁、头盖、脊突等主要部分以及隆肋、翼齿、角点等附属部分组成 (图 1)^[4-6]。上颚喙部大, 喙顶端长尖; 而下颚喙部小, 顶端厚短。上颚翼部短, 三角形; 下颚翼部长, 耳垂形。角质颚由细胞分泌而成, 主要由 3 种细胞群组成^[7]: 第一种为长纤维细胞群, 具有收缩功能; 第二种细胞群由内质网和高密度小颗粒组成, 为角质颚的主要成分; 第三种细胞群为纤维细胞和分泌组织形成的混合细胞群。

目前, 对角质颚的形态测量主要有两种方法: (1) 传统两点间距离的径向测量法; (2) 几何形态测量法, 即利用地标点 (landmark) 或周边曲线记录其形状与尺寸。传统的径向测量法主要测定参数有^[8-9]: 头盖长 (Hood length, HL), 即为喙顶端至头盖后缘末端长; 脊突长 (Crest length, CL), 即为喙顶端至脊突后缘末端长; 喙长 (Rostrum length, RL), 即为喙顶端至颚角末端长; 侧壁长 (Lateral wall length, LWL), 即为喙顶端至侧壁后缘末端长; 翼长 (Wing length, WL), 即为颚角至翼部前缘末端长; 基线长 (Base length, BL), 即为翼部末端后缘至侧壁末端前缘长; 颚角 (Degree of jaw angle, JA), 即为喙下缘与翼部前缘的夹角; 侧壁夹角 (Lateral wall angle, LWA), 即为两侧壁间的夹角。几何形态测量法则始于近十几年, 可根据其差异, 来分析种间亲缘关系或种内不同种

收稿日期: 2007-10-14 修回日期: 2008-04-08

资助项目: 国家自然科学基金 (NSFC40876090); 2006 年度教育部新世纪优秀人才计划 (NCET-06-0437); 国家科技支撑计划 (2006BAD09A05) 和上海市捕捞学重点学科 (S30702)

通讯作者: 陈新军, Tel: 021-61900340, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

群、性别之间关系。许嘉锦^[10]利用几何形态测量法,分析发现台湾产砂蛸(*Octopus aegina*)与边蛸(*O. marginatus*)雌雄个体的角质颚没有明显差

异。研究还发现,几何形态测量法在鉴别已知种类上的效果良好,正确归类机率为 92.7%,而径向测量法则为 86.1%^[10]。

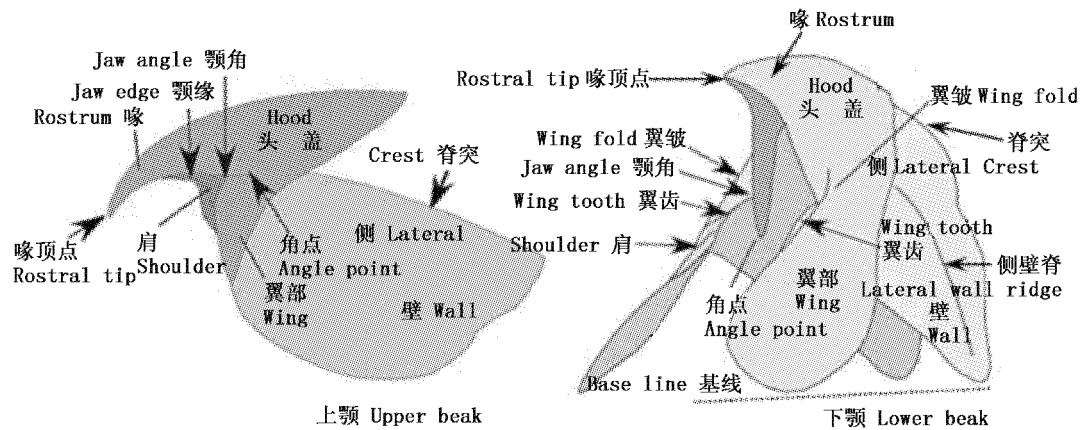


图1 头足类角质颚形态描述

Fig.1 Morphological description of beaks of Cephalopod

2 在分类学上的应用

大洋沉积物中以及大洋捕食动物胃中留存的头足类角质颚可用作属级介元(包括属)以上种类的鉴定。各大类角质颚的结构有所差异^[4,6]: 柔鱼类的上颚头盖弧度较平,下颚颚角较小,头盖和侧壁较宽;枪乌贼类的上颚头盖弧度较圆,下颚颚角较大,头盖和侧壁均较狭窄;乌贼类的上颚颚角比较平直,下颚颚角更大,头盖和侧壁均较狭窄;蛸类的上颚喙和头盖均甚短,脊突尖狭,下颚喙也甚短,顶端钝,侧壁更为狭窄(图2)。Ogden等^[11]对蛸科的角质颚进行了形态测量,结合分子生物学的研究结果,探讨了角质颚在亲缘关系上扮演的角色,认为角质颚形态特征分析可用作属级分类鉴定。

有学者认为,头足类角质颚在种类鉴定上也具有一定的价值,其形态特征是寻找头足类种间差异和物种鉴定良好手段。Iverson等^[12]根据角质颚喙部和侧壁形态特征将太平洋地区乳光枪乌贼(*Loligo opalescens*)与其它鱿鱼区分开来。Clark

等^[13]根据角质颚各部形态特征区分西班牙临比戈湾(Vigo Bay)的头足类。Smale等^[14]认为角质颚表面形态特征可用作种的鉴定,研究发现,根据角质颚表面的刻痕可以辨别 11 种分布在南非海域的章鱼。Lu等^[6]分析了澳大利亚南部海域 75 种头足类角质颚的形态特征和色素沉着状况,并依此建立了角质颚分类检索表,分类级别至种。Kubodera等^[5,15]对分布在西北太平洋的 100 种头足类下颚分类特征进行了描述。因此,尽管头足类角质颚没有很明显的结构变化,在野外工作或者缺少其他分类性状,特别是在对捕食动物胃含物分析时,角质颚形态特征可用作头足类分类的重要依据。

近年来,角质颚形态特征在新种的确立过程中也起到了一定的作用。Allcock等^[16]、Allcock等^[17]分析认为多形艾爱尔斗蛸(*Pareledone polymorpha*)、艾爱尔斗蛸(*P. adeliaana*)角质颚特征明显不同于近爱尔斗蛸属(*Pareledone*)其他种类,并依此将它们归结为新属艾爱尔斗蛸属(*Adelieledone*)。

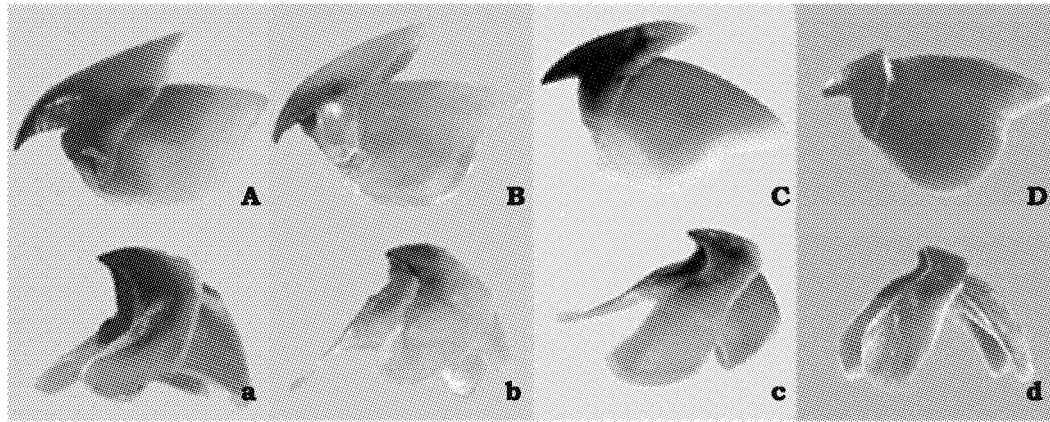


图2 四种头足类角质颚

A. 柔鱼类上颚, a. 柔鱼类下颚; B. 枪乌贼类上颚, b. 枪乌贼类下颚; C. 乌贼类上颚, c. 乌贼类下颚; D. 蛸类上颚, d. 蛸类下颚 (引自 Lu 等^[6])

Fig. 2 Beaks of four kinds of Cephalopod

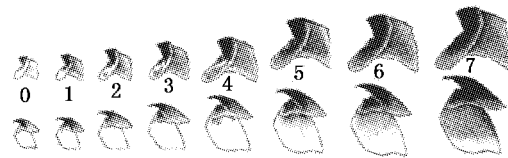
A, a: Upper and lower beak of Teuthoidea respectively; B, b: Upper and lower beak of Loliginidae respectively; C, c: Upper and lower beak of Octopodidae respectively; D, d: Upper and lower beak of Sepiidae respectively (Cited Lu 等^[6])

3 在生物学研究方面的应用

3.1 色素沉着

角质颚为头足类的主要摄食器官,头足类食性的转变与其角质颚形态结构变化息息相关^[18-19]。在生长过程中,角质颚的一个重要变化就是黑色素的沉着^[20]。一般情况下,随着个体的生长,其色素沉着逐渐加深,角质颚硬度逐渐增大。生长早期,头足类以体格较软的小型浮游动物为主要饵料;生长后期,随着角质颚硬度增大,饵料转变成体格较硬、个体较大的鱼虾蟹类^[19]。通常,头足类在性成熟之前食性变化比较大,而性成熟后食性基本不变,这与性成熟后角质颚色素不再沉着有很大关系。角质颚色素沉着不仅影响头足类对食物的选择性,而且将进一步影响到头足类的行为学^[18-19]。不同地理区域的同种头足类,其角质颚黑色素沉着程度也存在差异,这可能与小生境不同有关^[3]。角质颚色素沉着同样能够反应头足类栖息水层的变化,海底生活的种类(如蛸类)角质颚侧壁与翼部色素沉着往往较深,而中上层水域生活种类(如枪乌贼类)角质颚侧壁与翼部则较透明(图2)。García^[21]对短柔鱼(*Todaropsis eblanae*)角质颚色素沉积过程进行了研究,并将其分为8个等级,研究结果认为,色素沉积过程类似科氏滑柔鱼(*Illex coindetii*)^[18]和褶

柔鱼(*Todarodes sagittatus*)^[22](图3)。

图3 色素沉着过程(引自 García^[21])Fig. 3 Darkening process in beaks of *Todaropsis eblanae* (Cited García^[21])

3.2 年龄与生长估算

根据角质颚的径向测量值和重量可以推算头足类的个体大小。Clark^[3]较早建立了下颚脊突长与体重的回归方程。Nixon^[23-24]建立了角质颚重量与体重的关系。Kashiwada 等^[25]分析加利福尼亚中南部水域乳光枪乌贼角质颚径测值与体重、胴长的关系,结果发现上颚头盖长、下颚脊突长与体重、胴长的相关性最好,雌雄个体间没有显著差异。Jackson 等^[26]以分布在新西兰南部海域的新西兰双柔鱼(*Nototodarus sloanii*)为研究对象,对其上颚喙长、下颚喙长与其胴长、体重进行了回归分析,发现取对数值后的上下颚喙长与胴长、体重关系显著,其结论认为角质颚的长度增长可反应其生长情况。Gröger 等^[27]同样建立了寒海乌贼(*Psychroteuthis glacialis*)的胴长、体重和下颚喙长之间的关系,所得模型相关性极显著。

Jackson 等^[28]认为,分布在福克兰岛附近海域强壮桑椹乌贼(*Moroteuthis ingens*)的上下颚长度很好地反映了其生长状况,与新鲜的角质颚长相比,干燥后的角质颚长更能反映强壮桑椹乌贼的生长。同时,有研究发现,强壮桑椹乌贼雌雄个体的角质颚存在一定的差异,建议将雌雄个体分开建立胴长或体重与角质颚长度之间的关系,其相关性可能会更好些^[29]。郑小东等^[30]利用角质颚研究了曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)的生长,研究认为上颚头盖长、脊突长、吻长、翼长随体重、胴长呈线性增长,一定程度上反映了个体的生长情况。

角质颚轮纹位于角质颚内侧并呈同心圆分布,中心在角质颚的顶端^[31]。它反映了其活动规律和内源节律^[32]。一般情况下,顶端的一些轮纹在生长过程中经常被腐蚀,第一轮通常看不到,顶端部分轮纹不连续且不清晰,而分布在边缘附近的轮纹色素沉积少,清晰可见^[31]。Clarke^[33]在研究强壮桑椹乌贼的角质颚中,发现了同心生长纹的结构。Raya 等^[34]在真蛸(*Octopus vulgaris*)角质颚中也发现生长纹存在。Hernández-lópez 等^[31]研究真蛸的样本时发现,有 48.1% 的幼体角质颚轮纹与其生长天数相等,22.2% 和 29.6% 的幼体稍微分别多于或少于生长天数,因此,孵化后角质颚的轮纹基本是“一日一轮”,轮纹数与胴长和体重的相关系数 R^2 分别达到 0.858 和 0.766,统计检验显著。此外,研究表明,雌雄个体对角质颚的轮纹沉积没有差异,但温度影响着轮纹的间距,夏季的轮纹间距大于冬天轮纹间距^[32-34]。尽管角质颚存在明显的生长纹结构,但是由于色素沉着、化学腐蚀等因素影响,角质颚生长纹仅适合作为幼体期以及中上层生活色素沉着浅的头足类的生长研究。

3.3 种群鉴定

有研究表明:头足类硬组织(包括角质颚)由于结构相对稳定,因此在群体鉴定过程中要比传统的软体部形态更有效^[35-36]。许嘉锦^[10]研究发现,台湾大溪与东港两地边蛸地理种群的角质颚形态分化明显。郑小东等^[30]研究了我国华南莆田、南澳、深圳、湛江 4 个海域曼氏无针乌贼角质颚形态,其头盖长 a、冠部长 b、吻长 c、翼状部长 e 以及吻端至翼状部下端的距离 g 随体重、胴体长的增长而呈明显的线性增长趋势;b/a 可以作为

一种遗传标记,区分不同种群。因此,角质颚喙、头盖、翼、脊突等各部的特征以及各部之间比值的稳定性可用作区分不同地理种群,这在群体资源的管理和可持续利用打下了基础。

4 在其他方面的应用

4.1 资源评估

通过对大洋底层角质颚的鉴定,可以了解头足类的资源分布^[37]。大洋底层角质颚密度是头足类资源评估的一个重要依据。利用角质颚估算头足类资源量通常分为两步:首先对角质颚形态进行鉴定以确定头足类的种类;第二步,根据角质颚径向测量值与体重的关系方程来确定消耗的头足类量,据此推算某个时期内总消耗量。Kubodera^[5], Lu 等^[6]分别建立了西北太平洋和澳大利亚南部海域头足角质颚径向测量值与体重的关系式,为以后该海域头足类资源评估提供了重要依据。Jackson^[29]利用角质颚估算了新西兰水域强壮桑椹乌贼的资源量。

4.2 食物组成分析

头足类在海洋食物链中占有重要地位,是鲸^[38]、海豹^[39]、海豚^[40]等海洋哺乳动物,金枪鱼^[41]、鲨鱼^[42]、箭鱼^[43]等大型鱼类以及海鸟^[44]的重要食物。头足类角质颚的一个重要特点就是不易被消化^[3,8,43],因此海洋生物学家可通过对角质颚的鉴定,分析其捕食者的食物组成。根据胃含物中残留的角质颚,Klages 等^[45]认为 Gough 岛大西洋海燕(*Pterodroma incerta*)食物组成中有 12 种头足类;Piatkowski 等^[46]认为福克兰群岛帝王企鹅(*Aptenodytes patagonicus*)胃含物中有头足类 6 科 10 种;Evans 等^[47]认为分布在澳大利亚水域的抹香鲸(*Physeter macrocephalus*)胃含物中包括了 50 种头足类。

5 展望

迄今为止,有关头足类角质颚的研究涵盖了形态特征描述、分类学应用、种群划分、食性分析、资源评估和年龄与生长研究等多方面。角质颚作为头足类少数硬组织之一,具有结构稳定、耐腐蚀、储存信息良好等特点,是研究头足类分类及其生物学等的重要材料之一。

有关角质颚的形态学结构描述已趋于成熟,各部形态结构已形成固定的术语。传统的径向测

量法在分类鉴定、生长估算、资源评估等方面得到了广泛应用。最近发展起来的几何形态测量法在分析种间亲缘关系或种内不同种群、性别之间区别上明显较径向测量法可靠。径向测量法和几何形态测量法各有利弊,前者比较直观、测量方法简单,但在描述角质颚外部形态方面精确度较低;后者测量方法复杂,更适合确定角质颚外部形态,因此在分类鉴定方面要比径向测量法好。

角质颚可用作属级(包括属)以上介元的分类已被广泛接受,但在种水平上的分类存还在一些不确定。在分类学上,随着几何形态测量法与径向测量法的结合应用,角质颚在种水平上的分类应用必将得到广泛发展。尽管角质颚在种群划分上弥补了传统软组织结构不稳定的不足,但是还应根据耳石、内壳、齿舌等其它硬组织特征,同时结合分子生物学方法,才能更好地对种群进行划分。角质颚的色素沉着是目前研究比较少的一个领域,尽管如此,它仍为分析头足类食物组成、饵料转变、栖息地生态环境变化提供了新的思路 and 方向,发展和应用潜力很大。

年龄与生长和资源评估一直是渔业资源研究的重点,因此,角质颚在这两方面的应用前景也越来越被国内外学者看好。与耳石一样,角质颚具有明显的生长纹结构,且其生长纹的观察要比耳石便捷得多,后者需要繁琐的加工程序,但是角质颚的黑色素沉着影响了其在年龄鉴定方面的广泛应用,因此,解决这一难题显得尤为重要。资源评估是渔业资源开发和利用的重要基础,是渔业工作者尤其感兴趣的话题,角质颚作为头足类资源评估的新手段具有简洁、直观等特点,我们应当在现有研究基础上,尽快建立世界各大洋、各海区角质颚分类特征的检索,以及径向测量值与胴长和体重的关系,这将为以后世界头足类资源的估算及其管理与合理开发提供一个基础资料。

参考文献

- [1] Nesis K N. Distribution of recent cephalopod and implications for plio-pleistocene events [R]// Warnke K, Keupp H, Boletzky S V, eds. *Coleoid Cephalopods through time*, 2003: 199–224.
- [2] Food and Agriculture Organization [EB/OL]. <http://www.fao.org>
- [3] Clarke M R. The identification of cephalopod “beaks” and the relationship between beak size and total body weight [J]. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology*, 1962, 8: 419–480.
- [4] 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, 1991:3–4.
- [5] Kubodera T. Manual for the identification of Cephalopod beaks in the Northwest Pacific [OL]. <http://research.kahaku.go.jp>.
- [6] Lu C C, Ickeringill R. Cephalopod beak identification and biomass estimation techniques: tools for dietary studies of southern Australian finfishes [R]. Victoria, Australia: Museum Victoria Science Reports, 2002, 6: 1–65.
- [7] Dilly P N, Nixon M. The cells that secrete the beaks in octopods and squids (Mollusca: Cephalopoda) [J]. *Cell and Tissue Research*, 1976, 167(2): 229–241.
- [8] Clarke M R. A hand book for the identification of cephalopod beaks [M]. Oxford: Clarendon Press, 1986: 273.
- [9] Wolff G A. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean [R]. NOAA Technical Report NMFS 17, 1984, 50.
- [10] 许嘉锦. *Octopus* 与 *Cistpous* 属章鱼口器地标点之几何形态学研究[D]. 台湾: 国立中山大学海洋生物研究所, 2003.
- [11] Ogden R S, Allcock A L, Watts P C, *et al.* The role of beak shape in Octopodid taxonomy [J]. *South Africa Journal of marine Science*, 1998, 20: 29–36.
- [12] Iverson I L K, Pinkas L. A pictorial guide to beaks of certain eastern Pacific cephalopods [J]. *Calif Dept Fish Game, Fish Bull*, 1971, 152: 83–105.
- [13] Clark M R, Macleod N. Cephalopod remains from a sperm whale caught off Vigo, Spain [J]. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 1974, 54: 959–968.
- [14] Smale M J, Clarke M R, Klages N T, *et al.* Octopus beak identification-resolution at a regional level (Cephalopoda, Octopoda: Southern Africa) [J]. *South Africa Journal of marine Science*, 1993, 13: 269–293.
- [15] Kubodera T, Furuhashi M. Manual for the identification of cephalopods and myctophids in the stomach contents [M]. Japanese: the Fisheries Agency of Japan, 1987: 65.
- [16] Allcock A L, Piernety S B. Evolutionary

- relationships of Southern Ocean Octopodidae (Cephalopoda: Octopoda) and a new diagnosis of *Pareledone* [J]. *Marine Biology*, 2002, 140: 129 - 135.
- [17] Allock A L, Hochberg F G, Rodhouse P G K, *et al.* *Adelieledone*, a new genus of octopodid from the Southern Ocean [J]. *Atlantic Science*, 2003, 15(4): 415 - 424.
- [18] Hernández-García V. Contribución al conocimiento bioecológico de la familia Ommastrephidae Steenstrup, 1857 en el Atlántico Centro-Oriental [D]. Las Palmas de Gran Canaria: Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 1995.
- [19] Castro J J, Hernández-García V. Ontogenetic changes in mouth structures, foraging behaviour and habitat use of *Scomber japonicus* and *Illex coindetii* [J]. *Scientia Marina*, 1995, 59(3 - 4): 347 - 355.
- [20] Mangold K, Fioroni P. Morphologie et biométrie des mandibules de quelques cephalopods Méditerranéens [J]. *Vie Milieu*, 1966, 17: 1139 - 1196.
- [21] García V H. Growth and pigmentation process of the beaks of *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. *Berliner Paläobiol Abh*, Berlin, 2003, 03: 131 - 140.
- [22] Hernández-García V, Piatkowski U, Clarke M R. Development of the darkening of the *Todarodes sagittatus* beaks and its relation to growth and reproduction [J]. *South Africa Journal of Marine Science*, 1998, 20: 363 - 373.
- [23] Nixon M. Growth of the beak and radula of *Octopus vulgaris* [J]. *Journal of Zoology*, 1969, 159: 363 - 379.
- [24] Nixon M. Beak and radula growth in *Octopus vulgaris* [J]. *Journal of Zoology*, 1973, 170: 451 - 462.
- [25] Kashiwada J, Recksiek C W, Karpov K A. Beaks of the market squid, *Loligo opalescens*, as tools for predators studies [R]. *Cal COFI Rep*, 1979, XX: 65 - 69.
- [26] Jackson G D, McKinnon J F. Beak length analysis of arrow squid *Nototodarus sloanii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in southern New Zealand waters [J]. *Polar Biology*, 1996, 16: 227 - 230.
- [27] Gröger J, Piatkowski U, Heinemann H. Beak length analysis of the Southern Ocean squid *Psychroteuthis glacialis* (Cephalopoda: Psychroteuthidae) and its use for size and biomass estimation [J]. *Polar Biology*, 2000, 23: 70 - 74.
- [28] Jackson G D, Buxton N G, George M J A. Beak length analysis of *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae) from the Falkland Islands region of the Patagonian shelf [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1997, 77(4): 1235 - 1238.
- [29] Jackson G D. The use of beaks as tools for biomass estimation in the deepwater squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae) in New Zealand waters [J]. *Polar Biology*, 1995, 15: 9 - 14.
- [30] 郑小东, 王如才, 刘维青. 华南沿海曼氏无针乌贼 *Sepiella maindroni* 表型变异研究 [J]. *青岛海洋大学学报*, 2002, 32(5): 713 - 719.
- [31] Hernández-Lopez J L, Castro-Hernández J L, Hernández-García V. Age determined from the daily deposition of concentric rings on common octopus (*Octopus vulgaris*) beaks [J]. *Fishery Bulletin*, 2001, 99(4): 679 - 684.
- [32] Cobb C S, Pope S K, Williamsson R. Circadian rhythms to light-dark cycles in the lesser octopus, *Eledone cirrhosa* [J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 1995, 26: 47 - 57.
- [33] Clarke M R. "Growth Rings" in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida: Onychoteuthidae) [J]. *Malacologia*, 1965, 3(2): 287 - 307.
- [34] Raya C P, Hernández-González C L. Growth lines within the beak microstructure of the *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 [J]. *South African Journal of Marine Science*, 1998, 20: 135 - 142.
- [35] Borges T C. Discriminant analysis of geographic variation in hard structures of *Todarodes sagittatus* (Lamarck 1798) from North Atlantic Ocean [C]. *ICES Shell Symposium Paper*, 1990, 44.
- [36] Carvalho G R, Nigmatullin C. Stock structure analysis and species identification [R] // Rodhouse P G. *Squid Recruitment Dynamics*, Rome: FAO Fisheries Technical Paper, 376. 1998: 199 - 232.
- [37] Clarke M R. Cephalopoda in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology [R]. *Discovery Rep*, 1980, 37: 1 - 324.
- [38] Sekiguchi K, Klages N T W, Best P B. The diet of strap-toothed whales (*Mesoplodon layardii*) [J]. *Journal of Zoology*, 1996, 239: 453 - 63.
- [39] Clark M R, Trillmich F. Cephalopods, in the diet

- of fur seals of the Galapagos Islands[J]. *Journal of Zoology*, 190: 211–215.
- [40] Kuramochi T, Kubodera T, Miyazaki N. Squids eaten by Dall's porpoises, *Phocoenoides dalli* in the northwestern North Pacific and in the Bering Sea [R]//Recent advances in fisheries biology. (Okutani T, O'Dor R K Kubodera T eds). Tokyo: Tokai University Press, 1993: 229–240.
- [41] Perrin W F, Warner R R, Fiscus C H, et al. Stomach contents of porpoise, *Stenella* spp., and yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in mixed-species aggregations[J]. *Fishery Bulletin*, 1973, 71(4): 1077–1091.
- [42] Dunning M C, Clarke M R, Lu C C. Cephalopods in the diet of oceanic sharks caught off eastern Australia [R]//Okutani T, O'Dor R K and Kubodera T eds. Recent advances in fisheries biology. Tokyo: Tokai University Press, 1993: 119–131.
- [43] Hernández-García V. The diet of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the central east Atlantic with emphasis on the role of cephalopods [J]. *Fishery Bulletin*, 1995, 93: 403–411.
- [44] Furness B L, Laugksch R C, Duffy D C. Cephalopod beaks and studies of seabird diets[J]. *Auk*, 1984, 101: 619–620.
- [45] Klages N T W, Cooper J. Diet of the Atlantic Petrel *Pterodroma incerta* during breeding at South Atlantic Gough Island[J]. *Marine Ornithology*, 1997, 25: 13–16.
- [46] Piatkowski U, Pütz K, Heinemann H. Cephalopod prey of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) breeding at Volunteer Beach, Falkland Islands, during austral winter 1996[J]. *Fisheries Research*, 2001, 52: 79–90.
- [47] Evans K, Hindell M A. The diet of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in southern Australian waters[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2004, 61: 1313–1329.

Review on the research development of beaks in Cephalopoda

LIU Bi-lin^{1,2,3}, CHEN Xin-jun^{1,2,3}

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

2. *The Key Laboratory of Oceanic Fisheries Resources Exploitation of Shanghai Education*

Commission, 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; With the decline of traditional world economic fisheries resources, the exploitation and utilization of cephalopod resources have been recognized generally in the world and many researches on cephalopod resources and biology were made. Beak with the features of steady structure, erosion-resistant and better information storing, is one of hard and main predation organs of cephalopods, and it not only plays an important role in taxonomy but also as a good material to study cephalopod biology and taxonomy. Based on the studies conducted by the authors at home and abroad, the paper described the morphological characteristics of beak and the studies of beaks were reviewed, which were applied in cephalopod biology, taxonomy, stock estimation and feeding habits of predators. The results show that the fixed term "beak" has been formed in the morphology, and has played an important role in cephalopod taxonomy. A new approach on analyzing food composition and diet change was also provided by the analysis of pigmentation in the beak, and analyzing pigmentation has become one of the key problems in studying age and growth of cephalopod. The results show that some problems still exist in age identifying and stock estimating, which should be solved in the future, although certain progress has been made.

Key words: beak; Cephalopod; morphological characteristics; taxonomy; biology