

文章编号: 1674-5566(2024)02-0452-12

DOI: 10.12024/jsou.20230404160

阿根廷滑柔鱼肌肉组织的能量密度及能量积累

李晓燕¹, 林东明^{1,2,3,4}

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 4. 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306)

摘要: 为了探究阿根廷滑柔鱼肌肉组织能量积累特性及对生殖能量投入的影响, 利用组织能量密度测定技术测定胴体、头腕和肉鳍等肌肉组织能量密度, 分析雌性个体肌肉组织相对能量积累及与性腺指数关系, 用于验证肌肉组织能量积累变化及其在生殖投入上的雌雄差异。结果显示, 雌雄个体肌肉组织能量密度平均值均以肉鳍组织最高, 分别为(21.32±1.13)和(21.56±0.97) kJ/g; 胴体次之, 分别为(21.15±0.69)和(21.13±0.79) kJ/g; 头腕最低, 分别为(20.64±0.73)和(20.66±0.70) kJ/g; 雌性个体的胴体、头腕和肉鳍平均能量积累占比分别为51.37%±4.77%、37.42%±4.44%和11.21%±1.62%; 雄性个体的分别为46.80%±5.42%、42.67%±6.05%和10.53%±2.03%。仅雌性个体胴体和头腕的相对能量积累在不同性腺成熟度之间存在显著差异。线性混合模型结果显示, 雌性个体胴体和头腕的相对能量积累分别与性腺指数呈显著的负相关和正相关关系, 而雄性个体各肌肉组织的相对组织能量与性腺指数没有显著函数关系。结果表明, 阿根廷滑柔鱼雌性个体的肌肉组织能量密度均以肉鳍的最高, 胴体是最大的能量积累单元; 雌性个体肌肉组织能量可能参与性腺组织的生长发育, 雄性个体则保持稳定的肌肉组织能量。

关键词: 阿根廷滑柔鱼; 肌肉组织; 能量密度; 能量积累; 性腺指数

中图分类号: S 917.4 **文献标志码:** A

组织能量积累是生物摄食后通过各脏器消化和转化吸收的结果, 体现了生物个体的储能水平^[1], 而组织能量密度是组织中各类营养物质存储的共同体现^[2]。理论上, 两者共同反映生物体对生活环境的适应和不同生活史策略的选择^[3], 对个体的繁殖潜能及后代存活率具有重要作用^[4-5]。比如, 在栖息水域温度、酸化、盐度等环境因子的波动胁迫下, 部分物种可适应性地通过改变摄食水平、代谢方式, 甚至是生殖策略等优化能量积累及其分配利用, 以实现生长发育和后代繁殖的最大化^[6-8]。头足类是高等级的海生软体动物, 除鸚鵡螺种类之外均表现为生长速度快, 终生一次繁殖产卵^[9-10]。最近的研究^[2, 10-11]发现, 胴体、头腕、肉鳍等肌肉组织是这些种类的最大能量存储器官, 且能量积累随不同的生长阶段、栖息环境和生殖策略等因素存在差异。因此, 开

展组织能量密度及其能量积累的研究有利于掌握这些生物个体的生长发育及环境选择适应过程。

阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)隶属柔鱼科(Ommastrephidae)滑柔鱼属(*Illex*), 广泛分布在西南大西洋22°S~55°S的大陆架和大陆坡海域^[12]。阿根廷滑柔鱼寿命短、世代更替快、资源量丰富, 是世界头足类渔业的重要捕捞种类之一, 捕捞国家主要包括阿根廷、中国、韩国、西班牙等, 近五年的年平均渔获量为29万t, 约占全球海洋渔业捕捞产量的6%^[13]。同时, 阿根廷滑柔鱼也是西南大西洋生态系统的关键种, 扮演着重要的营养传输的角色^[14]。已有研究^[15]表明, 阿根廷滑柔鱼营间歇性终端产卵策略, 配子批次发生、批次成熟排卵; 生殖投入类型为收入-资本混合型, 在能量需求大时转化肌肉组织的存储能量

收稿日期: 2023-04-18 修回日期: 2023-09-27

基金项目: 国家自然科学基金(41876144); 上海市自然科学基金(16ZR1415400); 上海市人才发展资金项目(2020107)

作者简介: 李晓燕(2003—), 女, 硕士研究生, 研究方向为头足类繁殖生物学。E-mail: 3123368409@qq.com

通信作者: 林东明, E-mail: dmlin@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

供给配子发生成熟时的能量所需^[4, 10]。同时,阿根廷滑柔鱼具有产卵洄游习性,在性腺发育成熟后进行自南向北的较长距离的产卵洄游^[12]。因此,肌肉组织的健康状况是产卵洄游并完成批次产卵行为的基础,其组织能量积累显得尤为重要。本研究利用组织能量密度测定技术,分析研究胴体、肉鳍和头腕等肌肉组织的能量密度及能量积累,并利用线性混合模型研究肌肉组织能量密度及能量积累与性腺指数的函数关系,旨在进一步认知阿根廷滑柔鱼的肌肉组织能量积累特性及其对生殖能量投入的影响,为深入掌握该种类的生长发育及为该资源可持续开发提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 样本来源

阿根廷滑柔鱼样本来自我国远洋鱿钓作业渔船的渔获物,采样海域为 $45^{\circ}51'S\sim 46^{\circ}12'S$ 和 $59^{\circ}38'W\sim 60^{\circ}05'W$,采样时间为2015年1—3月。在作业海域,根据作业渔船的作业位置随机采集样本,样本采集后经 $-20^{\circ}C$ 冷冻保存运回实验室进行分析。

1.2 生物学测定

在实验室常温解冻后,进行生物学测定,测

定内容包括胴背长(Dorsal mantle length)、体质量(Body mass)、胴体质量(Mantle mass)、头腕质量(Head-arms mass)、肉鳍质量(Fin mass)、性腺成熟度(Maturity stage)以及性腺质量(Gonad mass; 雌性为卵巢、缠卵腺、输卵管和输卵管腺的合计质量,雄性为精巢、精荚复合体和尼氏囊的合计质量)。胴体质量不含肉鳍质量,头腕质量为去除角质颚后称取的质量。胴背长测定精确至1 mm,体质量、胴体质量、头腕质量和肉鳍质量测定精确至1 g,性腺质量精确至0.1 mg。性腺成熟度划分,参照林东明等^[16]的划分标准,将阿根廷滑柔鱼的性腺发育情况划分为I~VIII期8个等级。其中,I期为未发育期、II期开始发育、III期为生理性发育期、IV~V期为生理性成熟期、VI期为功能性成熟期、VII期为繁殖期、VIII期为衰败期。

经鉴别,本实验样本未发现衰败期样本,并且I~II期的雄性样本亦未发现。因此,本研究随机选取I~VII期雌性样本61尾、III~VII期雄性样本34尾,共95尾样本进行肌肉组织能量积累的测定分析(表1)。每尾实验样本完成生物学测定后,剪取胴体腹部、头腕和肉鳍等肌肉组织各10 g,置于塑料密封袋后在 $-40^{\circ}C$ 冷冻保存。每尾实验样本的性腺指数(Gonadosomatic index, GSI)计算为性腺质量与体质量的百分比。

表1 阿根廷滑柔鱼雌雄性个体的胴背长、体质量和性腺指数

Tab. 1 Summary of dorsal mantle length, body mass and gonadosomatic index of female and male *Illex argentinus*

| 性腺成熟度 Maturity stage | 样本数 Sample size/尾 | 胴背长 Dorsal mantle length/mm | | 体质量 Body mass/g | | 性腺指数 Gonadosomatic index/% | |
|-------------------------|----------------------|--------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------------------|--------------------|
| | | 范围 Range | 平均值±标准差 Mean±SD | 范围 Range | 平均值±标准差 Mean±SD | 范围 Range | 平均值±标准差 Mean±SD |
| 雌性 Female | | | | | | | |
| I | 9 | 165~210 | 186.22±14.27 | 81~187 | 124.44±31.37 | 0.55~3.41 | 1.61±0.97 |
| II | 10 | 185~200 | 191.80±6.25 | 109~154 | 130.80±14.85 | 1.70~4.38 | 3.41±0.78 |
| III | 10 | 185~275 | 225.70±34.08 | 116~478 | 251.80±132.28 | 2.18~9.29 | 6.58±1.95 |
| IV | 8 | 192~270 | 238.38±26.38 | 139~438 | 276.00±113.62 | 6.31~13.61 | 10.81±2.28 |
| V | 12 | 192~290 | 232.83±32.92 | 157~507 | 280.92±134.96 | 7.04~17.06 | 13.66±2.87 |
| VI | 7 | 200~270 | 226.57±21.59 | 145~465 | 232.86±105.67 | 14.72~25.96 | 19.57±3.82 |
| VII | 5 | 170~220 | 198.60±18.37 | 114~206 | 155.20±36.04 | 4.98~23.31 | 16.21±6.96 |
| 合计 Total | 61 | 165~290 | 215.26±31.04 | 81~507 | 211.98±114.74 | 0.55~25.96 | 9.55±6.62 |
| 雄性 Male | | | | | | | |
| III | 5 | 170~185 | 178.40±7.09 | 92~154 | 127.20±23.06 | 5.63~7.96 | 6.57±0.87 |
| IV | 8 | 160~258 | 228.62±33.51 | 165~407 | 302.38±86.05 | 4.68~6.39 | 5.55±0.55 |
| V | 8 | 178~265 | 212.38±31.56 | 127~446 | 242.62±125.68 | 5.13~7.51 | 6.41±0.81 |
| VI | 5 | 184~270 | 218.20±40.51 | 145~463 | 272.80±163.42 | 5.00~7.54 | 6.15±1.04 |
| VII | 8 | 185~267 | 234.62±32.84 | 129~492 | 326.25±135.54 | 1.68~6.68 | 5.60±1.66 |
| 合计 Total | 34 | 160~270 | 217.29±34.96 | 92~492 | 263.82±127.96 | 1.68~7.96 | 6.00±1.09 |

1.3 肌肉组织能量密度的测定

胴体、肉鳍和头腕等肌肉组织经-40℃冷冻保存24~36 h后,置于冷冻干燥机(Scientz-10N)中进行-50℃冷冻干燥至恒重。干燥后分别称取每个组织样品的干质量(Dry mass, D_m),精确至0.1 mg,再将其置于研磨机(Scientz-48)中研磨粉碎。随后,称取0.3~0.5 g组织样品粉末,使用全自动氧弹热量计(Calorimeter Parr6400, Parr Instrument Company, Moline, IL, USA)测定胴体、头腕和肉鳍等的组织能量密度(Energy density, ED),单位为kJ/g。

1.4 肌肉组织能量积累计算

胴体、头腕、肉鳍等肌肉的组织能量积累(Tissue energy accumulation, T_{EA})的计算公式为

$$T_{EAi} = E_{Di} \times T_{mi} \times \frac{D_{mi}}{W_{mi}} \quad (1)$$

式中: T_{EA} 为计算组织的组织能量积累, kJ; E_D 为计算组织的组织能量密度, kJ/g; T_m 为计算组织的总湿质量, g; D_m 为计算组织冷冻干燥后的样品干质量, g; W_m 为计算组织冷冻干燥前的样品湿质量, g; i 指计算组织为胴体、头腕或肉鳍。

胴体、头腕、肉鳍等肌肉组织的相对能量积累(Relative tissue energy accumulation, R_E)的计算公式为

$$R_{Ei} = \frac{T_{Eai}}{T_E} \times 100\% \quad (2)$$

式中: R_E 为相对组织能量, %; T_{EA} 为计算组织的组织能量积累, kJ; T_E 为某一样本的胴体、头腕、肉鳍等组织的组织能量积累之和(Total energy, T_E), kJ; i 指计算组织为胴体、头腕或肉鳍。

1.5 数据处理

数据分析处理在R统计平台中实现,数据以平均值±标准差(Mean±SD)表示。运用Kolmogorov-Smirnoff检验分析胴体、头腕、肉鳍等的组织能量密度、组织能量积累以及性腺指数等数据的正态性。若符合正态分布,利用单因素方差分析(ANOVA)检验分析组织能量密度、组织能量积累在雌雄个体之间、不同组织之间和不同性腺成熟度之间的差异性,以及性腺指数在不同性腺成熟度之间的差异性,并进行Tukey HSD事后检验;若不符合正态分布,则利用非参数Kruskal-Wallis ANOVA检验分析差异性,利用Games-Howell HSD进行事后检验。

利用线性混合效应模型(Linear mixed-effects models, LMM),分别拟合分析阿根廷滑柔鱼雌性和雄性的胴体、头腕、肉鳍等组织相对能量积累与性腺指数的关系,模型中以性腺发育成熟度作为随机效应因子。模型方程如下:

$$E_i = \alpha_0 + \beta I_{CSI} + \gamma_0 + \varepsilon \quad (3)$$

式中: E_i 为各组织的能量密度或者相对能量积累,组织能量密度单位为kJ/g,组织相对能量积累单位为%; i 为胴体、肉鳍、头腕; α_0 为模型固定效应因子的截距; β 为模型固定效应因子的斜率; I_{CSI} 为性腺指数,计算为性腺质量与体质量的比值, %; γ_0 为性腺成熟度作为随机效应因子的向量系数; ε 为模型误差。

2 结果

本实验的阿根廷滑柔鱼雌性样本的胴背长为165~290 mm,平均胴背长为(215.26±31.04) mm; 体质量为81~507 g,平均体质量为(211.82±114.94) g;性腺指数为0.55%~25.96%,平均性腺指数为9.55%±6.62%(表1)。雄性样本的胴背长为160~270 mm,平均胴背长为(217.29±34.96) mm; 体质量为92~492 g,平均体质量为(263.82±127.96) g,性腺指数为1.68%~7.96%,平均性腺指数为6.00%±1.09%(表1)。

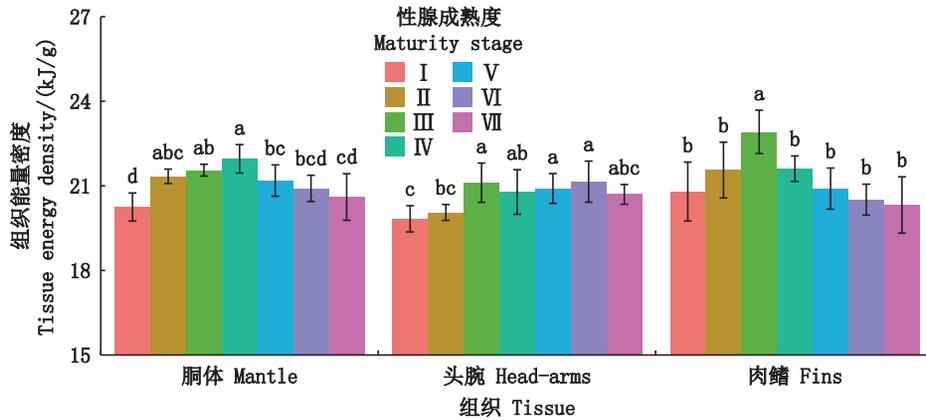
2.1 雌性个体的肌肉组织能量密度及能量积累

分析显示,阿根廷滑柔鱼雌性个体的胴体、头腕和肉鳍的组织能量密度差异性显著($F=10.25, P<0.05$)。肉鳍的组织能量密度最高,平均值为(21.32±1.13) kJ/g; 胴体的次之,平均值为(21.15±0.69) kJ/g; 头腕的最小,平均值为(20.64±0.73) kJ/g。随着性腺发育,三者的组织能量密度值均变化显著(胴体: $F=12.14, P<0.01$; 头腕: $F=7.21, P<0.01$; 肉鳍: $F=10.21, P<0.01$; 图1a)。其中,胴体组织能量密度自I期至IV期逐渐增加,并在IV期达到最大值($P<0.05$),随后显著下降($P<0.05$)。头腕和肉鳍的组织能量密度均在III期达到最大值,随后,头腕组织能量密度呈下降趋势但不显著($P>0.05$),而肉鳍组织能量密度则下降显著($P<0.05$)。

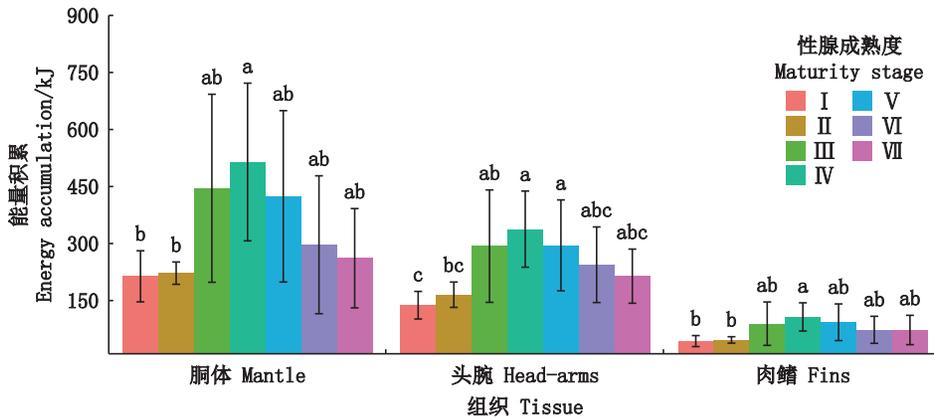
胴体、头腕、肉鳍等的组织能量积累分别为(347.31±203.43)、(243.43±116.77)和(75.25±43.13) kJ,并且三者的能量积累均在IV期达到最大值(胴体, $F=3.99, P<0.01$; 头腕, $F=3.50, P<$

0.01;肉鳍, $F=5.04, P<0.01$;图 1b)。胴体的能量积累占比最大($\chi^2=157.31, P<0.01$),平均值为 $51.37\% \pm 4.77\%$;次之为头腕,占比平均值为 $37.42\% \pm 4.44\%$;肉鳍的相对能量积累最小,占比平均值为 $11.21\% \pm 1.62\%$ 。随着性腺发育,胴体的

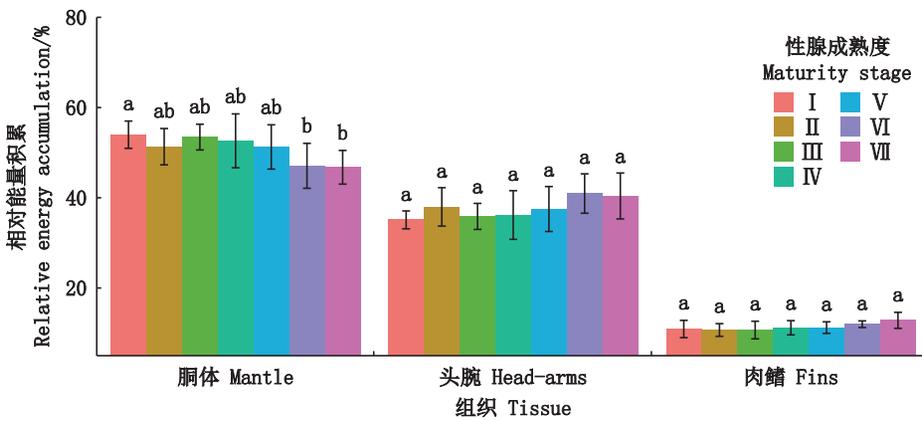
相对能量积累显著下降($\chi^2=16.13, P=0.01$),在 VII 期的相对能量积累最小,占比平均值为 $46.76\% \pm 3.74\%$;头腕和肉鳍的相对能量积累均随着性腺发育呈增加趋势,但不显著(头腕: $\chi^2=12.13, P=0.06$;肉鳍: $\chi^2=8.47, P=0.21$;图 1c)。



(a) 能量密度分布 Distribution of energy density



(b) 能量积累分布 Distribution of energy accumulation



(c) 相对能量积累分布 Distribution of relative energy accumulation

误差线上标示的不同字母表示事后检验差异显著 ($P<0.05$)。

Different letters above error bars represent significant differences determined by HSD test ($P<0.05$).

图 1 阿根廷滑柔鱼雌性个体肌肉组织的能量密度、能量积累及相对能量积累
Fig. 1 Energy density, energy accumulation and relative energy accumulation of somatic tissues of female *Illex argentinus*

2.2 雄性个体的肌肉组织能量密度及能量积累

与雌性个体相同,阿根廷滑柔鱼雄性个体的胴体、头腕和肉鳍的组织能量密度存在显著差异($F=9.87, P=0.000\ 12$)。肉鳍的组织能量密度最大,平均值为(21.56±0.97) kJ/g;胴体的次之,平均值为(21.13±0.79) kJ/g;头腕的最小,平均值为(20.66±0.70) kJ/g。然而,三者的组织能量密度均没有显著的性腺发育时期差异性,胴体组织能量密度自Ⅲ期至Ⅵ呈增大趋势但不显著($F=2.61, P=0.34$),头腕组织能量密度在Ⅴ~Ⅶ期趋于稳定($F=2.82, P=0.43$),肉鳍组织能量密度自Ⅳ期后呈下降趋势但不显著($F=2.23, P=0.19$),见图2a。

雄性个体胴体组织的能量积累最大,平均值为(424.99±222.07) kJ,积累占比为46.80%±5.42%。次之为头腕,能量积累平均值为(373.09±159.86) kJ,积累占比为42.67%±6.05%。肉鳍组织能量积累最小,平均值为(95.44±51.64) kJ,积累占比为10.53%±2.03%。不同性腺发育时期,三个组织的能量积累均存在显著差异(胴体, $F=2.93, P=0.02$;头腕, $F=3.46, P=0.01$;肉鳍, $F=2.82, P=0.04$),且在Ⅲ期的积累最小(图2b)。然而,胴体、头腕和肉鳍的相对能量积累没有显著的性腺发育时期差异(胴体, $\chi^2=7.65, P=0.10$;头腕, $\chi^2=6.62, P=0.16$;肉鳍, $\chi^2=5.83, P=0.21$),见图2c。

2.3 肌肉组织能量密度及能量积累的雌雄差异

显著性分析显示,阿根廷滑柔鱼胴体、头腕、肉鳍的组织能量密度在雌雄之间没有显著差异(胴体: $F=1.04, P=0.30$;头腕: $F=1.18, P=0.071$;肉鳍: $F=0.71, P=0.48$)。然而,在Ⅲ期和Ⅳ期,雌性个体胴体组织能量密度显著大于雄性个体(Ⅲ期, $t=3.50, P<0.05$;Ⅳ期, $t=3.18, P<0.01$);在Ⅵ期,雄性个体胴体组织能量密度则显著大于雌性个体($t=-2.75, P<0.05$),见图3a。头腕组织能量密度仅在Ⅳ期存在显著的雌雄差异,雌性个体的组织能量密度值显著高于雄性个体($t=2.26, P<0.05$),见图3b。肉鳍组织能量密度在Ⅲ至Ⅶ期均存在显著的雌雄差异(图3c)。其中在Ⅲ期,雌性肉鳍组织能量密度显著高于雄性($t=4.51, P<0.01$);在Ⅳ期和Ⅶ期,雄性肉鳍组织能量密度则显著高于雌性个体(Ⅳ期, $t=-2.55, P<0.05$;Ⅶ期, $t=-2.48, P<0.01$)。

然而,阿根廷滑柔鱼的胴体、头腕、肉鳍等组织的相对能量积累均存在显著的雌雄差异(胴体:

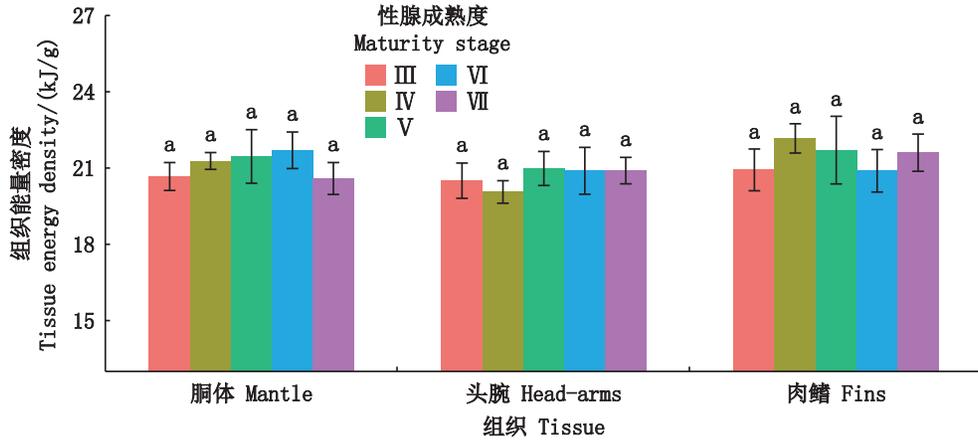
$\chi^2=10.28, P<0.01$;头腕: $\chi^2=12.54, P<0.01$;肉鳍: $\chi^2=6.60, P<0.01$)。在Ⅲ期和Ⅴ期,雌性个体胴体相对能量积累均显著大于雄性个体(Ⅲ期, $\chi^2=3.84, P<0.05$;Ⅴ期, $\chi^2=6.88, P<0.01$;图4a);而在这两时期,雄性个体头腕相对能量积累则显著大于雌性个体(Ⅲ, $\chi^2=6, P<0.05$;Ⅴ, $\chi^2=7.29, P<0.01$;图4b)。在Ⅲ期至Ⅴ期,肉鳍组织相对能量积累均没有显著的雌雄差异;而在Ⅵ期和Ⅶ期,雌性个体肉鳍组织相对能量积累则显著大于雄性个体(Ⅵ期, $\chi^2=6.33, P<0.05$;Ⅶ期, $\chi^2=3.62, P<0.05$;图4c)。

2.4 肌肉组织相对能量积累与性腺指数的关系

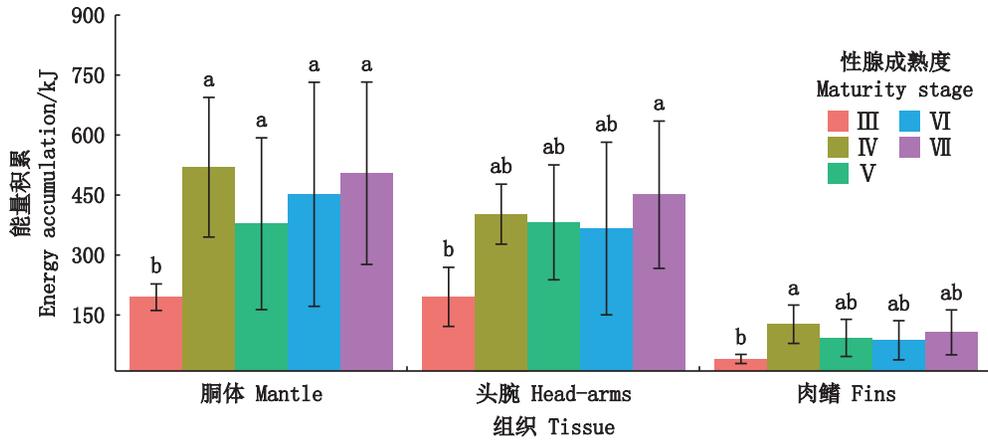
线性混合效应模型分析结果显示,阿根廷滑柔鱼雌性个体胴体、头腕的相对能量积累均与性腺指数存在显著相关性(胴体, $F=11.59, P<0.01$;头腕, $F=9.47, P<0.05$;表2),两者的模型合计方差解析率分别为30%($R^2=0.30$)和23%($R^2=0.23$);肉鳍相对能量积累与性腺指数没有显著相关性($F=2.95, P=0.09$;表2)。其中,胴体相对能量积累随着性腺指数增大呈下降趋势,头腕相对能量积累则随着性腺指数增大而显著增大(图5)。然而,雄性个体胴体、肉鳍、头腕的相对能量积累也均与性腺指数没有显著的相关性(胴体, $F=0.15, P=0.72$;肉鳍, $F=0.12, P=0.73$;头腕, $F=0.04, P=0.84$;表2)。

3 讨论

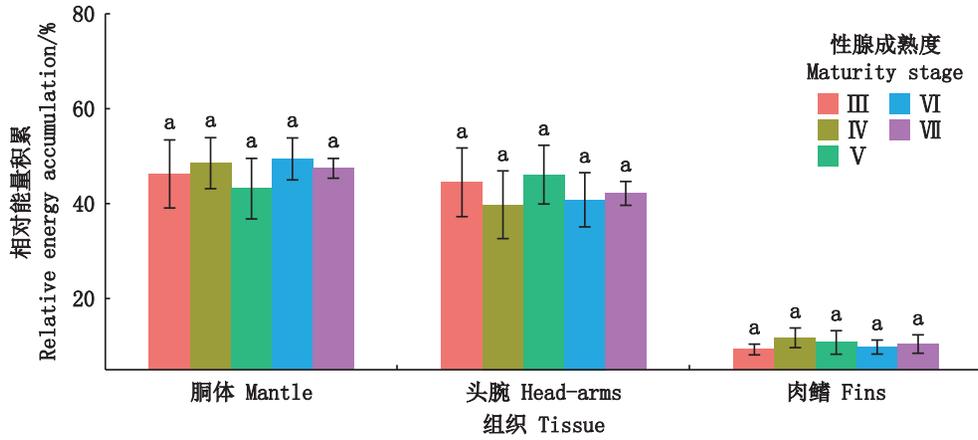
头足类是海生软体动物,肌肉组织中的营养物质以蛋白质为主,脂肪次之,碳水化合物最少^[17-18],因而组织能量密度多与组织中的蛋白质、脂肪等含量变化密切相关^[19-20]。本研究中,阿根廷滑柔鱼肌肉组织能量密度的平均值为21 kJ/g,与柔鱼科的茎柔鱼^[20]和鸢乌贼^[21-22]等相近,说明这些种类肌肉组织的营养物质组成相近。然而,阿根廷滑柔鱼肌肉组织能量密度低于爪乌贼科的强壮桑椹乌贼(*Onykia ingens*),约为后者肌肉组织能量密度值的87%左右^[23]。已有研究^[24]表明,脂肪具有较大的焦耳能值,比蛋白质或者碳水化合物的能值高出近1/3。阿根廷滑柔鱼肌肉组织的脂肪含量约为湿质量的1%^[4,25],强壮桑椹乌贼肌肉组织的脂肪含量则约为湿质量的1.5%^[26]。可见,阿根廷滑柔鱼肌肉组织较低的能量密度应该是其脂肪含量较低所致。



(a) 能量密度分布 Distribution of energy density



(b) 能量积累分布 Distribution of energy accumulation



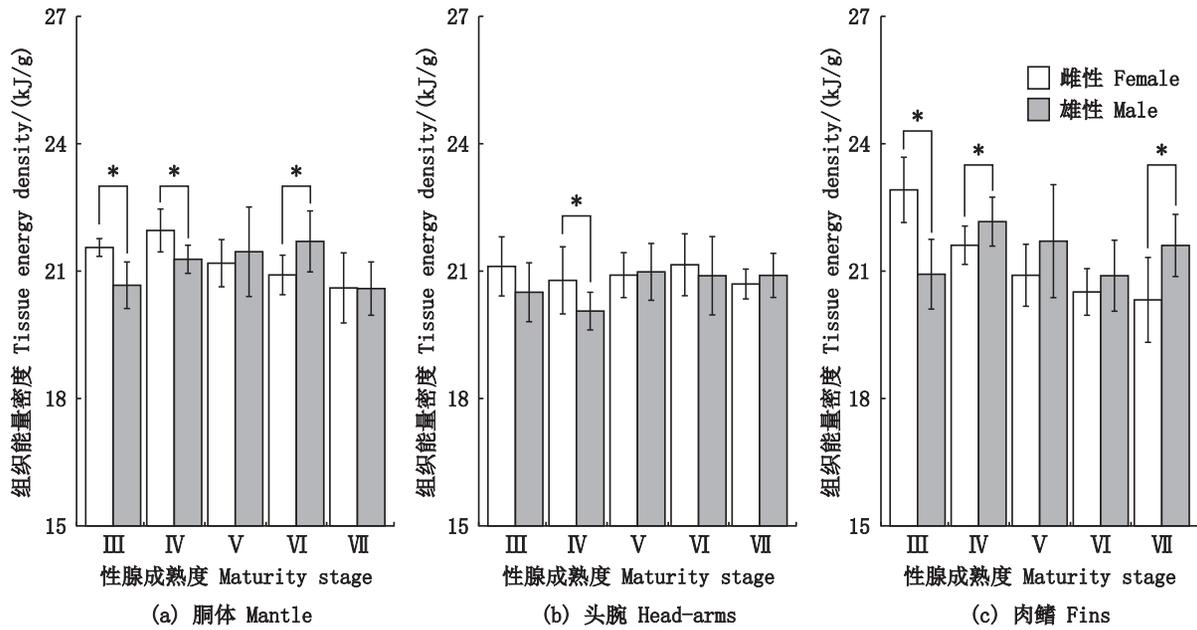
(c) 相对能量积累分布 Distribution of relative energy accumulation

误差线上标示的不同字母表示事后检验差异显著 ($P < 0.05$)。

Different letters above error bars represent significant differences determined by HSD test ($P < 0.05$).

图2 阿根廷滑柔鱼雄性个体肌肉组织的能量密度、能量积累及相对能量积累

Fig. 2 Energy density, energy accumulation and relative energy accumulation of somatic tissues of male *Illex argentinus*

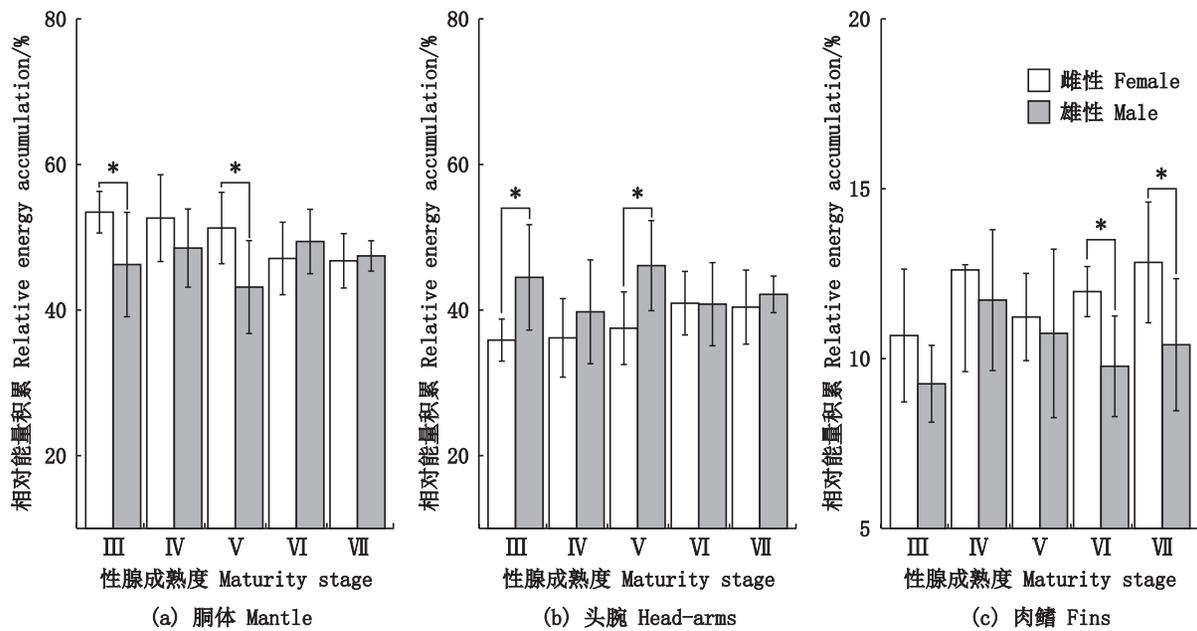


星号(*)表示t检验差异显著(P<0.05)。

Star above error bars represents significant differences determined by t-test (P<0.05).

图3 阿根廷滑柔鱼同组织同成熟度的组织能量密度雌雄差异

Fig. 3 Significant difference in somatic tissue energy density between sexes by same tissue and same maturity for *Illex argentinus*



星号(*)表示t检验差异显著(P<0.05)。

Star (*) above error bars represents significant differences determined by t-test (P<0.05).

图4 阿根廷滑柔鱼同组织同成熟度的相对组织能量积累雌雄差异

Fig. 4 Significant difference in relative energy accumulation between sexes by same tissue and same maturity for *Illex argentinus*

表2 阿根廷滑柔鱼肌肉组织相对能量积累与性腺指数的线性混合模型结果
 Tab. 2 Results of linear mixed-effects model of relative energy accumulation of somatic tissues performed on gonadosomatic index for female and male *Illex argentinus*

| 组织 Tissue | 随机效应 Random effects | | 固定效应 Fixed effects | | | |
|--------------|----------------------|-------------|--------------------|------------|-------|------|
| | 性腺成熟度 Maturity stage | 残差 Residual | 截距 Intercept | 性腺指数 GSI | F | P |
| 雌性 Female | | | | | | |
| 胴体 Mantle | 0.09±0.29 | 0.01±0.09 | 7.57±0.14 | -0.14±0.04 | 11.59 | 0.01 |
| 肉鳍 Fins | 0.06±0.24 | 0±0 | 3.21±0.08 | 0.05±0.03 | 2.95 | 0.09 |
| 头腕 Head-arms | 0.10±0.32 | 0.01±0.08 | 5.72±0.14 | 0.14±0.04 | 9.47 | 0.02 |
| 雄性 Male | | | | | | |
| 胴体 Mantle | 0.16±0.39 | 0.02±0.12 | 6.57±0.69 | 0.11±0.28 | 0.15 | 0.72 |
| 肉鳍 Fins | 0.09±0.29 | 0.01±0.07 | 3.40±0.51 | -0.07±0.21 | 0.12 | 0.73 |
| 头腕 Head-arms | 0.19±0.45 | 0.02±0.13 | 6.66±0.77 | -0.06±0.32 | 0.04 | 0.84 |

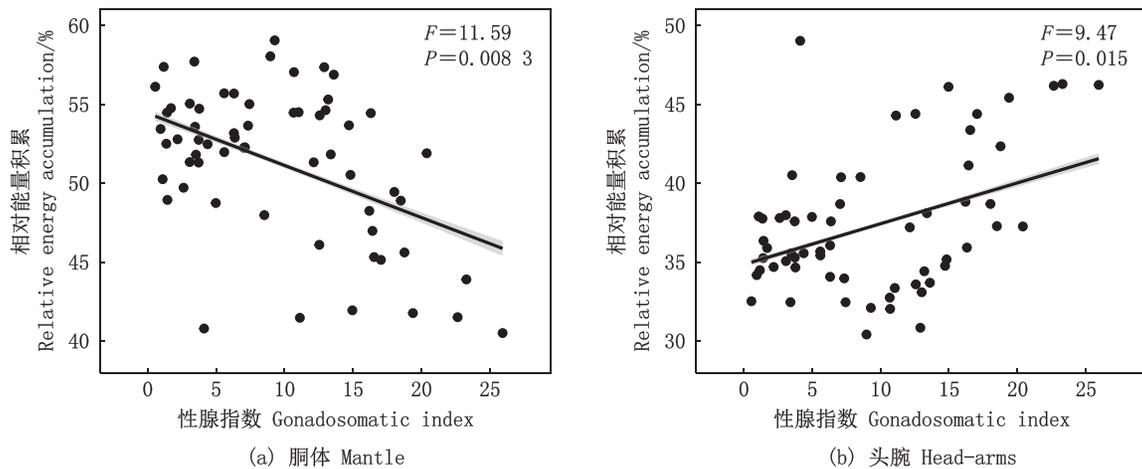


图5 阿根廷滑柔鱼雌性个体胴体、头腕相对能量积累与性腺指数的关系

Fig. 5 Relationships between relative energy accumulation in mantle and head-arms and gonadosomatic index for female *Illex argentinus*

阿根廷滑柔鱼雌雄性个体同一肌肉组织的能量密度值相近。但是,同性别下不同组织的能量密度存在显著性差异,以肉鳍组织能量密度值最高,胴体次之,头腕最低。这与 THANONKAEW 等^[17]报道的虎斑乌贼 (*Sepia pharaonis*) 胴体的蛋白质含量最高的情况有所不一致,这可能是两者系统发育及组织器官的功能作用不同所致^[27]。头足类的胴体是主要能量存储器官,头腕为主要捕食器官,而肉鳍则是主要的运动器官,作用于身体平衡^[10,28]。阿根廷滑柔鱼为大洋性柔鱼类,营浮游生活习性,肉鳍支持运动^[12];虎斑乌贼属于近海乌贼类,营底栖生活习性,鳍沿胴体周生且薄扁^[29-30]。因此,阿根廷滑柔鱼的肉鳍组织结构会更紧密,蛋白质等营养物质含量也会更高^[31],其组织能量密度也相应较高。但是,后续研究中需深入开展胴体、肉鳍、足腕等组织的蛋

白质、脂肪和碳水化合物等的比较分析研究,以佐证其肉鳍组织具有较高能量密度的判断。

通常,头足类的生长速度快,但是性腺发育滞后于肌肉组织生长^[9]。在性腺发育前期,这些种类摄食能量多用于肌肉组织的快速生长,能量积累随之增大,生理性发育开始后则以性腺组织发育为主,生殖能量的分配投入迅速^[32]。在本研究中,阿根廷滑柔鱼雌雄性个体均以胴体组织能量积累为最大,头腕次之,肉鳍最小,应该是三组织的质量大小差异所致^[33]。然而,雌雄性个体肌肉组织的组织能量密度及能量积累随性腺发育的变化有所不同。在性腺发育成熟前期,雌性个体的胴体和肉鳍的组织能量密度呈增大趋势,随后则下降显著,足腕组织能量密度在性腺成熟后变化稳定;与此同时,胴体相对能量积累随性腺发育显著下降,头腕相对能量积累呈增加趋势,

肉鳍相对能量积累亦平缓增加。相反,雄性个体胴体、足腕和肉鳍的组织能量密度及相对能量积累在Ⅲ期至Ⅶ期的变化趋势均不显著。组织能量密度的雌雄性差异结果也显示,在生理性发育期和性腺成熟前期,雌性个体具有较大的胴体、头腕和肉鳍的组织能量密度;然而,在功能性成熟期,雄性个体的胴体组织能量密度显著大于雌性个体,而且繁殖期的雄性个体肉鳍组织能量密度也显著大于雌性个体。已有研究^[4,34]表明,阿根廷滑柔鱼雌性个体的生殖投入约等于雄性个体的2倍,在性腺发育成熟时需要转化部分肌肉组织存储能量以供给生殖所需^[4,35]。同时,雌性个体具有存储携带精荚的功能^[36],负责繁殖交配后在较长一段时间内完成受精、寻找产卵场所和排放卵子等活动,需要更多的生殖能量投入^[9,37]。相反,雄性个体性腺发育先熟,觅偶行为较为激烈,会进行多次觅偶、交配和传输精荚等^[9],保持较好的肌肉组织质量特征将显得尤为重要^[36]。因此,生殖投入及繁殖行为的差异,可能是影响不同性腺发育时期肌肉组织能量密度及能量积累雌雄差异的主要原因。

此外,阿根廷滑柔鱼雌雄性个体在功能性成熟之后胴体、头腕的相对能量积累相近,可见能量积累对胴体、头腕的投入分配具有雌雄一致性。然而,雌性个体胴体、头腕组织相对能量积累均与性腺指数呈显著的效应关系;相反,雄性个体的肌肉组织相对能量积累则与性腺指数没有显著的相关性。这说明阿根廷滑柔鱼雌性个体的肌肉组织能量积累可能参与了生殖能量的投入分配,而雄性个体的肌肉组织则保持较好的健康质量,进一步佐证了该种类生殖投入的雌雄性差异^[38]。

综上所述,阿根廷滑柔鱼相同肌肉组织的能量密度具有雌雄一致性,但同性别不同肌肉组织的能量密度存在显著性差异。随着性腺发育,阿根廷滑柔鱼肌肉组织能量密度及其能量积累的变化也存在雌雄性差异,与生殖投入的雌雄性差异密切相关。但是,阿根廷滑柔鱼雌雄性个体因具有明显的繁殖行为差异,对肌肉组织能量投入分配的权衡与利用将显得尤为重要。为此,后续研究中需要增加分析肌肉组织的生化组成及其变化,结合能量代谢模型分析,以期更深入地了解该种类能量积累特点及分配利用的途径与权衡。

参考文献:

- [1] GRANDE M, MURUA H, ZUDAIRE I, et al. Energy allocation strategy of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* during their reproductive cycle [J]. *Journal of Fish Biology*, 2016, 89(5): 2434-2448.
- [2] VILLEGAS-RÍOS D, ALONSO-FERNÁNDEZ A, DOMÍNGUEZ-PETIT R, et al. Energy allocation and reproductive investment in a temperate protogynous hermaphrodite, the ballan wrasse *Labrus bergylta* [J]. *Journal of Sea Research*, 2014, 86: 76-85.
- [3] MCBRIDE R S, SOMARAKIS S, FITZHUGH G R, et al. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies [J]. *Fish and Fisheries*, 2015, 16(1): 23-57.
- [4] LIN D M, HAN F, XUAN S P, et al. Fatty acid composition and the evidence for mixed income-capital breeding in female Argentinean short-fin squid *Illex argentinus* [J]. *Marine Biology*, 2019, 166(7): 90.
- [5] CHEN X J, HAN F, ZHU K, et al. The breeding strategy of female jumbo squid *Dosidicus gigas*: energy acquisition and allocation [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 9639.
- [6] 黄国强, 韦柳枝, 张秀梅, 等. 温度操作对褐牙鲆幼鱼的生长和能量分配的影响 [J]. *中国海洋大学学报*, 2010, 40(2): 38-46.
HUANG G Q, WEI L Z, ZHANG X M, et al. The growth and energy allocation of the brown flounder, *Paralichthys olivaceus* during thermal manipulation [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2010, 40(2): 38-46.
- [7] 曲亮, 谢玺, 卢羽洁, 等. 海水酸化及升温对刺参生长及能量收支的影响 [J]. *水生生物学报*, 2023, 47(5): 732-738.
QU L, XIE X, LU Y J, et al. Growth and bioenergetics of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (echinodermata: holothuroidea) in response to seawater acidification and warming [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, 47(5): 732-738.
- [8] 周建聪, 顾志峰, 叶丙聪, 等. 盐度和氨氮对方斑东风螺存活和能量收支的影响 [J]. *海洋科学*, 2022, 46(10): 104-112.
ZHOU J C, GU Z F, YE B C, et al. Effects of salinity and ammonia nitrogen on the survival and energy budget of ivory shell *Babylonia areolate* [J]. *Marine Sciences*, 2022, 46(10): 104-112.
- [9] BOYLE P, RODHOUSE P. *Cephalopods: ecology and fisheries* [M]. Oxford, UK: Wiley-Blackwell, 2005: 464.
- [10] 臧娜, 陈新军, 林东明. 阿根廷滑柔鱼生长发育和生殖投入的研究现状与展望 [J]. *海洋渔业*, 2021, 43(5): 626-640.
ZANG N, CHEN X J, LIN D M. Research progress in growth and reproductive investment of *Illex argentinus* [J].

- Marine Fisheries, 2021, 43(5): 626-640.
- [11] 韩飞,陈新军,林东明. 东太平洋赤道海域茎柔鱼组织能量积累及其与海表面环境因子的关系[J]. 中国水产科学, 2020, 27(4): 427-437.
- HAN F, CHEN X J, LIN D M. Energy accumulation and its relation to sea surface environments in *Dosidicus gigas* from the equatorial water of the Eastern Pacific[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(4): 427-437.
- [12] RODHOUSE P G K, ARKHIPKIN A I, LAPTIKHOVSKY V, et al. *Illex argentinus*, Argentine shortfin squid [M]// ROSA R, PIERCE G, O'DOR R. Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II-Oegopsid Squids. New York: Nova Science Publishers, 2013: 109-148.
- [13] FAO. The state of world fisheries and aquaculture 2022. Towards blue transformation [R]. Rome: FAO, 2022: 266.
- [14] ARKHIPKIN A I. Squid as nutrient vectors linking Southwest Atlantic marine ecosystems [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2013, 95: 7-20.
- [15] 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.
- [16] 林东明,陈新军,方舟. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼夏季产卵种群繁殖生物学的初步研究[J]. 水产学报, 2014, 38(6): 843-852.
- LIN D M, CHEN X J, FANG Z. Preliminary study on reproductive biology of summer spawning stock of *Illex argentinus* in the southwestern Atlantic Ocean [J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(6): 843-852.
- [17] THANONKAEW A, BENJAKUL S, VIESSANGUAN W. Chemical composition and thermal property of cuttlefish (*Sepia pharaonis*) muscle[J]. Journal of Food Composition and Analysis, 2006, 19(2/3): 127-133.
- [18] 戴宏杰,陈道海. 头足类营养研究进展[J]. 动物营养学报, 2014, 26(3): 597-604.
- DAI H J, CHEN D H. Research progresses on nutrition of cephalopods [J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2014, 26(3): 597-604.
- [19] GARCÍA-GARRIDO S, HACHERO-CRUZADO I, ROSAS C, et al. Protein and amino acid composition from the mantle of juvenile *Octopus vulgaris* exposed to prolonged starvation[J]. Aquaculture Research, 2013, 44(11): 1741-1751.
- [20] 魏嫣然,陈新军,林东明,等. 秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织的能量积累[J]. 中国水产科学, 2018, 25(2): 444-454.
- WEI Y R, CHEN X J, LIN D M, et al. Energy accumulated in the somatic tissues of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, off Peru [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(2): 444-454.
- [21] 朱凯,张立川,陈新军,等. 南海鸕乌贼中型群雄性个体肌肉和性腺组织能量积累及其分配[J]. 热带海洋学报, 2019, 38(4): 41-51.
- ZHU K, ZHANG L C, CHEN X J, et al. Energy accumulation and allocation of somatic and reproductive tissues in medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea [J]. Journal of Tropical Oceanography, 2019, 38(4): 41-51.
- [22] 朱凯,姚吉祥,陈新军,等. 南海鸕乌贼微型群肌肉和性腺组织能量积累及其分配[J]. 上海海洋大学学报, 2020, 29(6): 910-920.
- ZHU K, YAO J X, CHEN X J, et al. Energy accumulation of both somatic and reproductive tissues and the allocation to reproduction in the dwarf form individuals of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2020, 29(6): 910-920.
- [23] CHEREL Y, RIDOUX V. Prey species and nutritive value of food fed during summer to king Penguin *Aptenodytes patagonica* chicks at Possession Island, Crozet Archipelago [J]. IBIS, 1992, 134(2): 118-127.
- [24] PARRISH C C. Lipids in marine ecosystems [J]. International Scholarly Research Notices, 2013, 2013: 604045.
- [25] 臧娜,宋维,林东明. 阿根廷滑柔鱼雌性个体生殖能量积累及环境效应关系[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(3): 631-641.
- ZANG N, SONG W, LIN D M. Reproductive energy accumulation and environmental effects in female Argentinean shortfin squid, *Illex argentinus* [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(3): 631-641.
- [26] PHILLIPS K L, JACKSON G D, NICHOLS P D. Predation on myctophids by the squid *Moroteuthis ingens* around Macquarie and Heard Islands: stomach contents and fatty acid analyses [J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 215: 179-189.
- [27] CARTER C G, LYNCH K A, MOLTSCHANIWSKYJ N A. Protein synthesis in a solitary benthic cephalopod, the Southern dumpling squid (*Euprymna tasmanica*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2009, 153(2): 185-190.
- [28] 初文华,员庆,孔祥洪,等. 鱼类尾鳍推进机理及游泳能力影响参数分析[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(5): 1224-1234.
- CHU W H, YUN Q, KONG X H, et al. Analysis of propulsion mechanism of the caudal fin and influencing parameters of fish swimming ability [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(5): 1224-1234.
- [29] GABR H R, HANLON R T, HANAFY M H, et al.

- Maturation, fecundity and seasonality of reproduction of two commercially valuable cuttlefish, *Sepia pharaonis* and *S. dollfusi*, in the Suez Canal [J]. *Fisheries Research*, 1998, 36(2/3): 99-115.
- [30] JEREB P, ROPER C F E. Cephalopods of the world, an annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae) [M]. Rome: FAO, 2005: 1-269.
- [31] CLARKE A, RODHOUSE P G, GORE D J. Biochemical composition in relation to the energetics of growth and sexual maturation in the ommastrephid squid *Illex argentinus* [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1994, 344(1308): 201-212.
- [32] MOLTSCHANIWSKYJ N A, CARTER C G. The adaptive response of protein turnover to the energetic demands of reproduction in a cephalopod [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2013, 86(1): 119-126.
- [33] SCHAAFSMA F L, CHEREL Y, FLORES H, et al. Review: the energetic value of zooplankton and nekton species of the southern Ocean [J]. *Marine Biology*, 2018, 165(8): 129.
- [34] 刘伟, 冯艺璇, 宋维, 等. 阿根廷滑柔鱼雄性成熟个体的体征和生殖投入 [J]. *渔业科学进展*, 2023, 44(5): 11-20.
- LIU W, FENG Y X, SONG W, et al. Body condition and reproductive investment of mature male Argentinean Shortfin squid *Illex argentinus* [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2023, 44(5): 11-20.
- [35] 林东明, 陈新军, 魏嫣然, 等. 阿根廷滑柔鱼雌性个体肌肉和性腺组织能量积累及其生殖投入 [J]. *水产学报*, 2017, 41(1): 70-80.
- LIN D M, CHEN X J, WEI Y R, et al. Energy accumulation of both somatic and reproductive tissues and its allocation to reproduction in Argentinean short-fin squid (*Illex argentinus*) [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, 41(1): 70-80.
- [36] 宣思鹏, 陈新军, 林东明, 等. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼雄性个体的有效繁殖力特性研究 [J]. *水生生物学学报*, 2018, 42(4): 800-810.
- XUAN S P, CHEN X J, LIN D M, et al. The effective fecundity in male *Illex argentinus* in Southwest Atlantic Ocean [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, 42(4): 800-810.
- [37] LIN D M, ZANG N, ZHU K, et al. Energy acquisition strategy for reproduction in a semelparous squid [J]. *Frontiers in Zoology*, 2022, 19(1): 28.
- [38] LIN D M, CHEN X J, CHEN Y, et al. Sex-specific reproductive investment of summer spawners of *Illex argentinus* in the Southwest Atlantic [J]. *Invertebrate Biology*, 2015, 134(3): 203-213.

Energy density and energy accumulation of soma tissues of Argentine short-fin squid (*Illex argentinus*)

LI Xiaoyan¹, LIN Dongming^{1,2,3,4}

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 3. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai 201306, China; 4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

Abstract: In order to explore the energy accumulation of somatic tissues and their impacts on reproductive investment in Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*), one of the most important commercial cephalopod species in the world, the energy density of soma tissues including the mantle, head-arms and fins of the squid was determined using the technique of tissue energy density. The relative energy accumulation of each soma tissue was analyzed between sexes, and was also regressed on the squid's gonadosomatic index (GSI) to justify the potential sex-specific differences in the process of soma energy accumulation and allocation to reproduction. The results showed that the maximum energy density was detected in the fins for both female and male individuals, with an average of (21.32 ± 1.13) and (21.56 ± 0.97) kJ/g, respectively. The energy density of mantle tissue was determined (21.15 ± 0.69) kJ/g for females and (21.13 ± 0.79) kJ/g for males, respectively. For the head-arms, the energy density was detected at the minimum value, with an average of (20.64 ± 0.73) kJ/g for females and (20.66 ± 0.70) kJ/g for males, respectively. For the females, the relative energy accumulation was estimated an average of $51.37\% \pm 4.77\%$ for mantle, $37.42\% \pm 4.44\%$ for head-arms and $11.21\% \pm 1.62\%$ for fins, respectively. The relative energy accumulation of mantle of male squids was estimated the maximum value, with an average of $46.80\% \pm 5.42\%$, followed by head-arms with an average of $42.67\% \pm 6.05\%$ and fins with an average of $10.53\% \pm 2.03\%$. Significant differences were only found in the relative energy accumulation between maturity stages for the mantle and head-arms of female squid. In addition, the results of linear mixed-effects models showed that the relative energy accumulation of mantle and head-arms was significantly correlated with the GSI for the female squid, while there were not any significant relationships between the relative energy accumulation of each soma tissue and the GSI for the males. Cumulatively, these findings revealed that the fins exhibit the greatest energy density among the soma tissues, and the mantle accumulates the largest energy reserve among the soma tissues. The energy reserve of the mantle was probably mobilized to support gonadal development in female *I. argentinus*, contrasting to the fitness maintenance of soma tissues for the males.

Key words: *Illex argentinus*; soma tissue; energy density; energy accumulation; gonadosomatic index