

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

林东明^{1,2,3,4}, 陈新军^{1,2,3,4*}, 魏嫣然¹, 徐茂真¹

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 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 201306;

3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

4. 远洋渔业协同创新中心, 上海 201306)

摘要: 利用组织能量密度测定技术和残差指标分析方法, 分析了阿根廷滑柔鱼雌性个体肌肉组织和性腺组织的能量积累及其分配规律。结果显示, 足腕、胴体、卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等组织的能量密度平均值分别为(22.75±0.60)、(23.42±0.68)、(25.15±2.08)、(21.49±1.46)和(25.12±3.02) kJ/g。不同性腺成熟度等级, 足腕、胴体和缠卵腺等组织的能量密度均不存在显著性差异, 卵巢和输卵管复合体等组织的能量密度则差异显著。足腕、胴体等肌肉组织能量在性腺成熟度III期时达到最大值, 卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等性腺组织在I~III期时的能量积累缓慢, 随后能量积累增长迅速, 在生理性成熟后期(V期)或功能性成熟期(VI期)时达到最大值。随着性腺生长发育, 肌肉组织能量占比逐渐下降, 性腺组织能量占比逐渐增加。在性腺成熟度III~V期时, 雌性个体肌肉组织能量部分转化用于性腺组织的生长发育, 但这种生殖投入方式不影响肌肉组织的完整性。研究表明, 阿根廷滑柔鱼生殖投入以外源性为主, 但发育过程中肌肉组织储能能量部分转化以满足性腺发育对能量的需求。

关键词: 阿根廷滑柔鱼; 组织能量; 能量密度; 生殖投入; 西南大西洋

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*), 隶属于头足纲(Cephalopoda)、枪形目(Teuthoidea)、柔鱼科(Ommastrephidae), 分布在22°S~54°S的西南大西洋大陆架和大陆坡海域, 以35°S~52°S巴塔哥尼亚大陆架海域的资源最为丰富^[1-2]。该属种是西南大西洋生态系统的主要种类指标, 扮演着重要的“生物泵”作用^[3]; 也是世界上重要的经济头足类, 其渔获量占西南大西洋头足类总渔获量的87%, 平均占世界头足类总产量的10%以上^[4]。同时, 该属种也是我国远洋鱿钓渔业中的三大捕捞对象之一^[5]。

组织能量积累及其生殖投入方式是物种进化生活史的主要特征, 是物种适应环境而进行繁殖产卵策略选择的决定因子之一^[6-7]。头足类属种具有生长速率快、生命周期短等特点, 生殖投入方式往往伴随着相适应的繁殖产卵策略类型^[8], 针对组织能量积累及其分配的研究, 有助于更好地了解这些物种繁殖产卵策略选择的内在机理^[9-10]。目前, 国内外学者对阿根廷滑柔鱼生殖发育方面的研究表明, 该属种在索饵期间个体生长和性腺发育同步进行^[11-12], 在功能性成熟时性腺指数达到最大值^[13-14], 在产卵洄游过

收稿日期: 2016-04-10 修回日期: 2016-09-13

资助项目: 国家自然科学基金(NSFC41276156); 国家“八六三”高技术研究发展计划(2012AA092303); 上海市自然科学基金(16ZR1415400); 上海海洋大学科技发展专项基金(A2-0203-00-100213); 上海海洋大学博士科研启动基金(A2-0203-00-100325)

通信作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

程中逐步停止个体生长^[15], 在繁殖期间成熟卵子分批产出^[8, 16]等。但是, 在生长发育过程中组织能量的积累, 以及生殖投入方式尚不清楚。为此, 本团队通过测定阿根廷滑柔鱼肌肉组织和性腺组织的能量密度, 结合残差指标分析方法, 研究性腺发育过程中组织能量的积累及其分配规律, 旨在了解该属种的生殖投入方式, 为深入掌握其分批产卵策略的选择提供参考, 并为可持续开发利用该属种资源提供依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

阿根廷滑柔鱼样本来自“沪渔908”鱿钓船在阿根廷公海海域作业期间的渔获物, 样本时间为2014年4—6月, 采集海域为41°56'S~47°11'S、57°48'W~60°45'W(图1)。每个作业点随机采样60尾, 若同一作业点连续作业, 则每天连续采样30尾。样本经-20℃冷冻保藏后运回实验室进行分析。

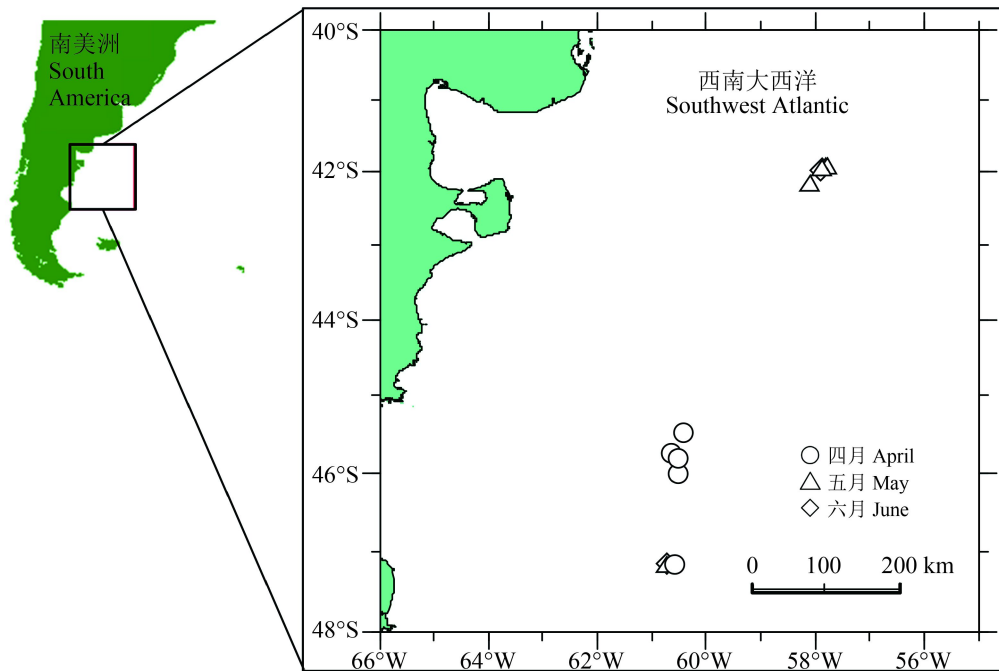


图1 阿根廷滑柔鱼西南大西洋调查海域和样本采集站点

Fig. 1 The survey area and sampling stations of *I. argentinus* in the Southwest Atlantic

1.2 生物学测定

样本在实验室解冻后进行常规生物学测定, 共测定雌性样本226尾, 测定项目包括胴长(mantle length, ML)、胴体腔重(mantle weight, MW)、足腕重(arm weight, AW)、尾鳍重(fin weight, FW)、性腺成熟度(maturity stage, MAT)、卵巢重(ovary weight, OvaW)、缠卵腺重(nidamental gland weight, NGW)、输卵管复合体重(含输卵管和卵管腺)(oviducal complex weight, OviW)。胴长测定精确到1 mm, 重量测定精确到0.001 g。

生殖系统发育划分, 以Arhipkin^[17]和ICES^[18]性腺成熟度划分标准为基础, 结合林东明等^[14]的方法, 共划分 I、II、III、IV、V、VI、VII 和

VIII 8个时期。其中, I 期未发育, 卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等组织小、白色、半透明, 输卵管平直、透明; II 期开始发育, 卵巢变大变厚, 肉眼可见颗粒结构, 输卵管迂回曲折; III 期生理性发育, 卵巢草青色, 可见大量拥挤的卵母细胞; IV 期生殖性成熟前期, 卵巢发育成熟, 青黄色, 输卵管可见少量成熟卵子; V 期生理性成熟后期, 缠卵腺增大延长, 前端几乎达到胴体腔边缘, 成熟卵子不断排入输卵管, 占其容积的10%~60%; VI 期功能性成熟期, 输卵管显著膨胀, 覆盖整个卵巢; VII 期排卵繁殖期, 两鳃基部粘附着大量精团, 缠卵腺开始变灰、松软; VIII 期繁殖后期, 卵巢、缠卵腺和输卵管复合体萎缩状、松软。

1.3 组织能量密度测定

根据性腺成熟度等级,采集胴体(腹部)和足腕(左第4足腕)2处肌肉组织,卵巢、缠卵腺和输卵管复合体3处性腺组织,称取样本湿重(wet weight, WeW)。其中肌肉组织采集5 g左右,性腺组织整体采集,测定精确到0.001 g。

组织样本采集后置于冷冻干燥机(Christ Alpha 1-4/LDplus)-80 °C冷冻干燥;组织样本干燥后称取干重(dry weight, DW),置于研磨机(Retsch MM400)中研磨粉碎;使用Parr 6100型氧弹热量仪(Calorimeter Parr6100, Parr Instrument Company, Moline, IL, USA)测定每个组织样本的能量密度(energy density, ED)。

1.4 统计分析

组织能量计算 基于组织能量密度测定,胴体、足腕、卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等的组织能量(tissue energy, TiE)计算^[19-21]:

$$TiE = ED \times TW \times \frac{DW}{WeW}$$

式中, TiE 为胴体、足腕、卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等的组织能量,分别表示为 TiE_{Ma} 、 TiE_{Ar} 、 TiE_{Ova} 、 TiE_{Nid} 、 TiE_{Ovi} ,单位kJ; ED 为组织能量密度,单位kJ/g; TW 为组织的总重,单位为g,分别对应胴体腔、足腕、卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等的重量,即 MaW 、 ArW 、 $OvaW$ 、 NGW 和 $OviW$; DW 为干燥组织冷冻干燥后的干重,单位为g; WeW 为干燥组织冷冻干燥前的湿重,单位为g。

组织能量积累 基于胴体、足腕、卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等组织能量测定,假设鱼体总能量等于这些组织的能量之和(total energy, ToE),进行胴体、足腕、卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等组织在同一性腺成熟度等级下能量占比的计算,分析肌肉组织、性腺组织随着性腺发育生长的能量积累变化。同一性腺成熟度等级的组织能量占比(percent of tissue energy, P_{TiE})计算公式:

$$P_{TiE_i} = \frac{TiE_i}{ToE_i} \times 100$$

式中, P_{TiE} 为组织能量占比,单位%; ToE 为鱼体总能量,单位为kJ; i 为性腺成熟度等级。

生殖能量投入 使用Model II回归方法^[22],进行胴体组织能量—胴长(TiE_{Ma} -ML)、足腕组织

能量—胴长(TiE_{Ar} -ML)、性腺组织能量—胴长(TiE_{Go} -ML)等的线性回归分析,求取胴体、足腕、性腺(卵巢+缠卵腺+输卵管复合体)等组织能量的残差并标准化。残差指标基于个体水平但独立于个体大小,可反映个体质量特征与生殖投入、能量分配等之间的关系^[9-10, 23-26];残差为负值,表征个体质量特征不佳;残差为正值,表征个体质量特征良好。

因此,若性腺组织能量—胴长残差与胴体、足腕等肌肉组织能量—胴长残差呈正相关,表征性腺发育过程中肌肉组织不进行能量转化用于性腺组织的生长;呈负相关,则表征性腺发育过程中肌肉组织进行能量转化并用于性腺组织的生长^[9, 24, 27]。

1.5 数据处理

实验数据以平均值±标准差(mean±SD)表示,应用SPSS 20.0进行组织能量密度、组织能量积累和投入分配等的单因素方差分析(One Way-ANOVA)、Tukey HSD检验、Pearson相关性等比较分析,以及组织能量占比的卡方(χ^2)比较分析,显著性水平为0.05。Model II回归分析采用R语言的lmodel2数据包(<http://www.r-project.org/>)进行处理。

2 结果

2.1 组织能量密度

分析显示,阿根廷滑柔鱼雌性个体足腕、胴体、卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等组织的能量密度值分别为(22.75±0.60)、(23.42±0.68)、(25.15±2.08)、(21.49±1.46)和(25.12±3.02) kJ/g,以卵巢组织能量密度值最大,其次为输卵管复合体,缠卵腺能量密度值最小(图2)。不同性腺成熟等级下,足腕、胴体、缠卵腺的能量密度不存在显著性差异(足腕: $F=2.953$, $P=0.075$; 胴体: $F=0.342$, $P=0.875$; 缠卵腺: $F=0.647$, $P=0.676$),卵巢和输卵管复合体的能量密度则存在显著性差异(卵巢: $F=53.001$, $P=0.000$; 输卵管复合体: $F=40.399$, $P=0.000$)。

同时, Tukey HSD检验结果显示(图2),卵巢组织能量密度根据性腺成熟度等级可划分为3个组别, I期和II期为第一个组别($P=0.549$), II期和III期为第二个组别($P=0.064$), IV期、V期和VI期

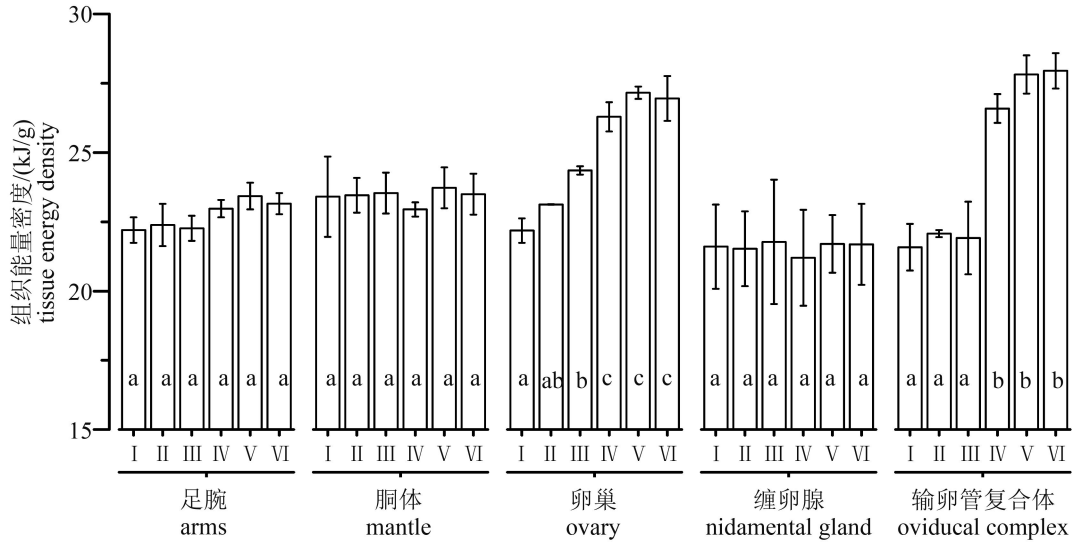


图 2 不同性腺成熟度阿根廷滑柔鱼雌性个体肌肉组织和性腺组织的能量密度

各组平均值中标示的不同字母表示Tukey HSD检验差异显著($P<0.05$), 下同

Fig. 2 The energy density of somatic and reproductive tissues in female *I. argentinus* according to different maturity

Mean values with different scripts are significantly different ($P<0.05$) as determined using Tukey HSD test, the same below

为第三个组别($P=0.400$); 输卵管复合体组织能量密度根据性腺成熟度等级可划分为两个组别, I~III期为第一个组别($P=0.976$), IV~VI期为第二个组别($P=0.453$).

2.2 肌肉、性腺组织能量积累

阿根廷滑柔鱼雌性个体足腕、胴体等肌肉组织的能量分别为569.62~2085.01和299.62~1379.39 kJ, 平均值分别为(1107.13±300.26)和(638.89±196.89) kJ. 卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等性腺组织的能量分别为0.73~607.35、0.18~321.07和0.09~520.13 kJ, 平均值分别为(207.14±163.78)、(95.08±71.74)和(251.64±67.98) kJ. 随着个体性腺生长发育, 足腕和胴体等的组织能量不断积累, 二者均在性腺成熟度III期时达到最大值(ANOVA: 胴体, $F=51.448, P=0.000$; 足腕, $F=37.758, P=0.000$), 随后二者的能量积累趋于稳定, 不存在显著性差异(Tukey HSD: 胴体, $P=0.069$; 足腕, $P=0.266$)(图3).

卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等性腺组织, 均随着性腺生长发育不断积累能量, 不同性腺成熟度间积累能量平均值存在显著性差异(ANOVA: 卵巢, $F=304.05, P=0.000$; 缠卵腺, $F=144.81, P=0.000$; 输卵管复合体, $F=254.29, P=0.000$)(图4). 其中, 卵巢和缠卵腺等组织的能量积累在I~II期时增长平缓(Tukey HSD: 卵巢, $P=0.817$;

缠卵腺, $P=0.873$), 卵巢组织能量积累在V期时达到最大值, 随后稍显下降但不显著(Tukey HSD: $P=0.153$); 缠卵腺组织能量积累在VI期达到最大值. 输卵管复合体组织能量积累在I~III期时增长缓慢(Tukey HSD: $P=0.970$), IV期后能量增长迅速(Tukey HSD: $P=0.000$), 在VI期时达到最大.

2.3 肌肉、性腺组织能量占比

同一性腺成熟度等级的阿根廷滑柔鱼雌性

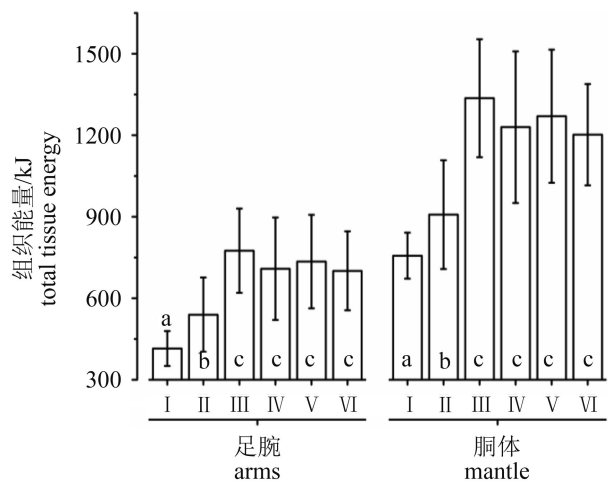


图 3 不同性腺成熟度阿根廷滑柔鱼雌性个体胴体和足腕肌肉组织能量分布

Fig. 3 The tissue energy in mantle and arms in female *I. argentinus* according to different maturity

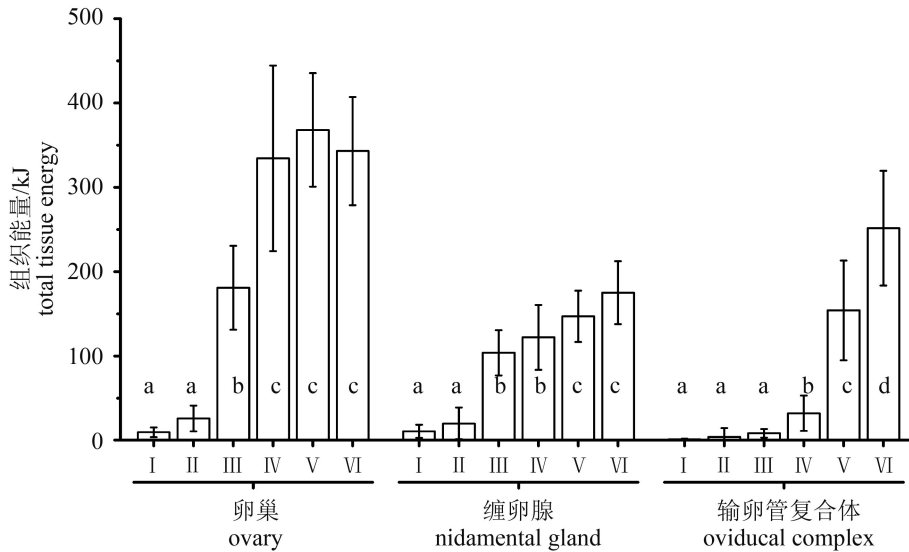


图4 不同性腺成熟度阿根廷滑柔鱼雌性个体卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等性腺组织能量分布

Fig. 4 The tissue energy in ovary, nidamental gland and oviducal complex in female *I. argentinus* according to different maturity

个体的足腕、胴体等肌肉组织的能量占比较高, 卵巢、缠卵腺、输卵管复合体等性腺组织的能量占比相对较低(图5)。随着个体生长发育, 肌肉组织的能量占比呈下降趋势(足腕: $F=134.82$, $P=0.000$; 胴体: $F=366.29$, $P=0.000$), 其中, I~II期时胴体、足腕等肌肉组织能量的合计占比很高, 分别为98.33%和96.77%; III~IV期时, 二者合计占比分别为87.49%和80.15%; V~VI期时, 二者合计占比较低, 分别为74.71%和71.10%。

卵巢、缠卵腺和输卵管复合体等性腺组织, 随着个体生长发育, 组织能量的合计占比逐渐增大(卵巢: $F=492.02$, $P=0.000$; 缠卵腺: $F=58.20$, $P=0.000$; 输卵管复合体: $F=250.83$, $P=0.000$)。其中, 在I~II期时较低, 三者合计占比分别为1.67%和3.23%, 输卵管复合体组织能量占比不足0.30%。III~IV期时, 三者合计占比分别为12.51%和19.85%。卵巢组织能量占比增加显著(Tukey HSD: $P=0.000$), 在IV期能量占比达13.54%。V~VI期时, 三者合计占比分别为25.29%和28.90%。卵巢组织能量占比在V期时达到最大值, 为13.86%; 缠卵腺组织能量占比和输卵管复合体组织能量占比均在VI期达到最大值, 分别为6.53%和9.43%。

2.4 肌肉、性腺组织能量分配

阿根廷滑柔鱼雌性个体足腕、胴体、性腺等组织能量与胴长的Model II回归分析显示(表

1), 足腕、胴体、性腺等组织能量与胴长呈显著的相关关系, 相关系数 R^2 均大于0.80。

足腕、胴体、性腺等组织能量与胴长回归方程的残差拟合分析显示, 胴长—性腺组织能量残差与胴长—足腕组织能量残差亦呈负相关关系(Pearson相关性: $R=-0.230$, $P=0.000$), 显示个体生长发育过程中的足腕组织能量部分转化用于性腺组织的发育生长。然而, 该组织能量转化多发生在性腺成熟度III~V期(图6-a)。同时, 胴长—性腺组织能量残差与胴长—胴体组织能量残差呈负相关关系(Pearson相关性: $R=-0.259$, $P=0.000$), 显示胴体的组织能量将部分转化用于性腺组织的生长发育。类似于足腕组织, 胴体组织能量的转化多发生在性腺成熟度III~V期; 在VI期时, 胴体组织能量积累保持良好状态(图6-b)。

3 讨论

3.1 组织能量的积累变化

一般地, 头足类鞘亚纲属种因其寿命短、生长快、能量代谢率高, 摄食获得的能量主要用于生长发育, 维持活动和生长的平衡^[28-29]。本研究发现, 随着个体生长发育成熟, 阿根廷滑柔鱼的肌肉组织能量密度值基本一致, 保持相对稳定; 而卵巢和输卵管复合体的能量密度值随着性腺发育成熟逐渐增大, 成熟度等级间存

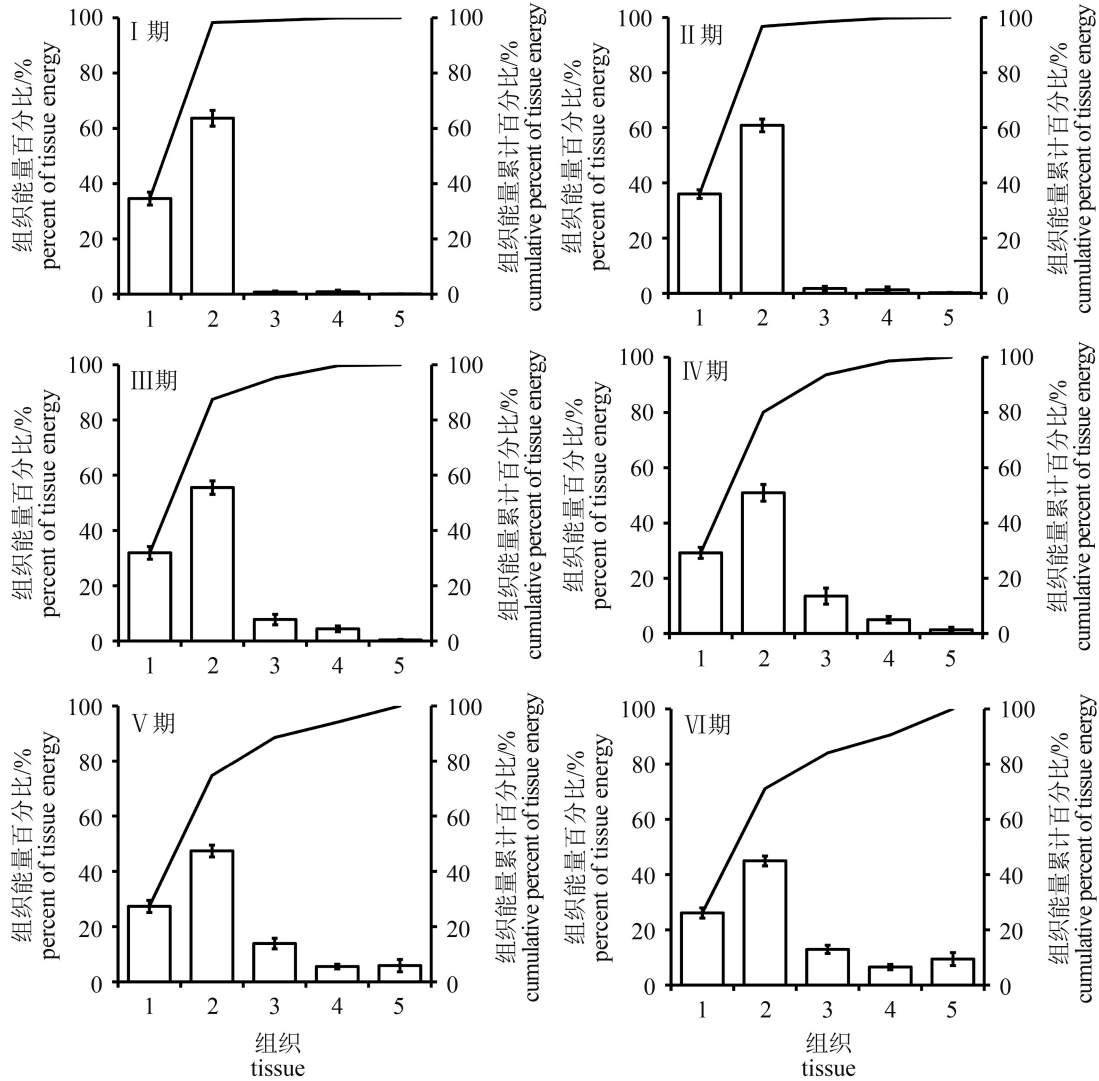


图 5 不同性腺成熟度阿根廷滑柔鱼雌性个体各组织能量百分比

1. 足腕; 2. 胴体; 3. 卵巢; 4. 缠卵腺; 5. 输卵管复合体

Fig. 5 Percent of tissue energy in female *I. argentinus* according to different maturity

1. arms; 2. mantle; 3. ovary; 4. nidamental gland; 5. oviducal complex

表 1 阿根廷滑柔鱼雌性个体胴长与胴体、足腕、性腺等组织能量的Model II回归参数表

Tab. 1 Model II regression statistics between mantle length (ML) and mantle tissue energy (TiE_{Ma}), arms tissue energy (TiE_{Ar}) and gonad tissue energy (TiE_{G₀}) in female *I. argentinus*

组织能量—胴长 tissue energy - mantle length	截距 intercept	截距95%置信区间 95% CI	斜率 slope	斜率95%置信区间 95% CI	R ²	尾数 n
TiE _{Ma} -ML	-3.27	-3.58~-2.98	2.59	2.47~2.72	0.87	226
TiE _{Ar} -ML	-4.27	-4.68~-3.88	2.90	2.74~3.07	0.81	226
TiE _{G₀} -ML	-35.65	-38.44~-33.05	15.57	14.50~16.72	0.84	226

在显著性差异($P < 0.05$), 在功能性发育成熟期(VI期)时达到最大值。这可能与头足类属种肌肉组织的营养成分构成及其比例结构相对恒定密切相关, 因为头足类属种肌肉组织的主要营养

成分为蛋白质、脂肪、碳水化合物等^[30-32], 并且这些营养物质的构成相对恒定, 不随个体性腺生长发育而变化^[9, 33-34]。而卵巢和输卵管复合体的组织能量密度则主要与卵黄物质积累、成熟

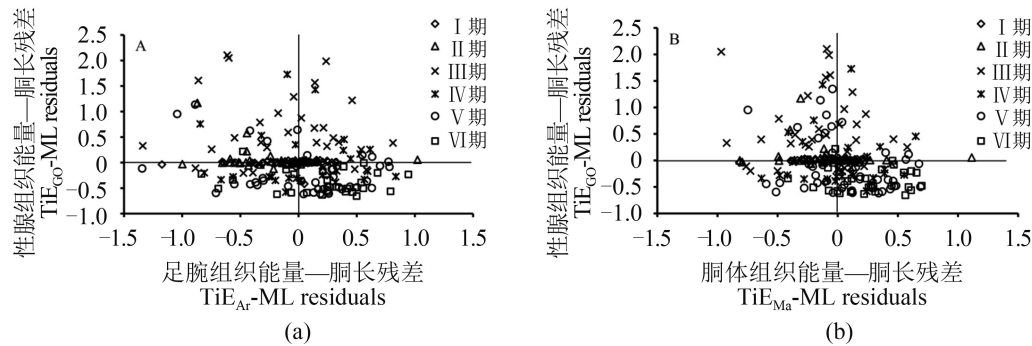


图6 阿根廷滑柔鱼雌性个体足腕、胴体、性腺组织能量与胴长Model II回归拟合的残差关系图
(a)足腕组织能量—胴长残差与性腺组织能量—胴长残差；(b)胴体组织能量—胴长残差与性腺组织能量—胴长残差

Fig. 6 Relationships between residuals calculated from tissue energy-mantle length Model II regression equations for arms, mantle and gonad in female *I. argentinus*

(a) TiE_{Ar-ML} residuals: TiE_{Go-ML} residuals; (b) TiE_{Ma-ML} residuals: TiE_{Go-ML} residuals

卵子形成并逐步排入输卵管等相关。随着性腺发育和配子发生，卵巢组织中的蛋白质和氨基酸等营养成分增加显著，卵母细胞卵黄物质不断合成积累，成为组织能量积累的主要物质单元^[33, 35-38]。

阿根廷滑柔鱼的足腕、胴体等肌肉组织能量积累在生理性发育期(III期)时达到最大值，随后二者的能量积累趋于稳定。相反，性腺组织在I~III期时的能量积累相对缓慢，随后能量积累增长迅速，卵巢组织能量积累在生理性发育成熟后期(V期)达到最大值，缠卵腺和输卵管复合体等组织能量在功能性发育成熟期(VI期)时达到最大值，结果与性腺指数在功能性成熟时达到最大值^[13-14]相一致。这表明阿根廷滑柔鱼的性腺组织发育相对滞后，生理性发育期是该属种组织能量积累及其分配的一个转折期：肌肉组织能量积累缓慢，性腺组织则开始快速地积累能量。

已有的研究表明，头足类属种的生长可以划分为两个阶段^[29]：第一阶段表现为指数式的快速生长，第二阶段则倾向于对数式的缓慢生长。第一阶段向第二阶段的转变开始于生理性发育期，因为生长阶段的转变与性腺发育及营养状况密切相关^[29]，而且性腺发育对个体大小有一个极小值的要求^[39]。Arkhipkin^[15]基于耳石年龄生长的研究表明，阿根廷滑柔鱼自性腺发育成熟后逐步停止生长，在到达产卵场前完全停止生长。然而，自生理性发育期开始，该属种的性腺组织生长迅速，表征性腺发育的性腺指数、缠卵腺指数等指标值增长显著并在繁殖产卵前期达

到最大值^[13-14]。因此，阿根廷滑柔鱼肌肉组织和性腺组织的能量积累变化过程，是生理性发育期后肌肉组织的机能生长逐渐向性腺组织快速生长转变的过程，也是组织能量积累及其再分配的结果。

3.2 组织能量的分配及其生殖能量投入

头足类属种作为终生一次繁殖的种类，在组织能量积累及其分配策略上表现出了该种类进化适应的优越性^[40-41]。本研究发现，尽管阿根廷滑柔鱼胴体和足腕等肌肉组织的能量合计占比均处于较高比例，但是随着性腺发育成熟，其合计占比显著下降，而性腺组织能量合计占比则显著增加。结果与Hatfield等^[11]基于胴体组织厚度分析的结果相一致，随着性腺发育成熟，胴体的纤维组织厚度变薄，重量的增长速率及其增长比例相对于性腺组织也呈下降趋势。这可能是该属种随着性腺发育成熟，个体形态生长减缓、肌肉组织逐步停止生长，形体生长转向性腺组织快速发育的生活史特性所导致^[15-16]。同时，在性腺发育过程中，该属种的摄食强度逐渐下降^[15]，通过摄食获得的有限能量将在维持个体正常活动情况下更多地投入性腺生长发育^[7, 29, 32]。这种组织能量积累分配方式，与澳洲双柔鱼(*Nototodarus gouldi*)^[10]、橘背鸢乌贼(*Stenoteuthis oualaniensis*)^[42]、微鳍乌贼(*Idiosepius pygmaeus*)^[43]、茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)^[44]等头足类属种性腺发育成熟后持续摄食、继续形态生长发育的特性有所差异。

同时，已有研究表明阿根廷滑柔鱼倾向于

间歇性产卵策略, 卵巢卵母细胞批次成熟、成熟卵子分批产出^[8, 16], 生殖投入是一个持续的、并伴随着肌肉组织生长向性腺发育转变的过程^[45-46]。一般地, 头足类属种中瞬时终端产卵策略者的生殖投入以内源性投入为主, 来源于肌肉组织等的存储能量转化, 如强壮桑椹乌贼(*Moroteuthis ingens*)的卵巢发育是肌肉组织能量转化并迅速萎缩的过程^[23]。多次产卵策略者的生殖投入则以外源性投入为主, 来源于饵料摄食, 如澳洲双柔鱼^[10]和真蛸(*Octopus vulgaris*)^[47]等属种的整个生活史阶段持续摄食, 其性腺组织和肌肉组织生长维持在一个相对独立水平, 并且性腺组织生长所需的能量投入相对较低(性腺指数 $\leq 10\%$)。间歇性产卵策略者的生殖投入类似于多次产卵者, 主要来源于饵料摄食, 但以牺牲个体的继续生长为代价, 并伴随着存储能量转化用于性腺的生长发育, 如福氏枪乌贼(*Loligo forbesi*)^[48]随着性腺生长发育, 头腕、胴体等的生长逐步停止, 性腺组织生长则逐步增强。本研究结果显示, 阿根廷滑柔鱼在性腺发育III~V期时, 胴体和足腕等肌肉组织能量部分地转化并用于性腺组织的生长发育, 以满足性腺发育对能量的大量需求^[33]。然而, 肌肉组织能量的转化并没有影响其组织的完整性, 性腺功能性成熟时肌肉组织仍保持良好状态。因此, 这些特征表明了阿根廷滑柔鱼雌性个体的生殖投入主要来自于饵料摄食^[11, 33, 49], 也进一步验证了该属种为间歇性产卵策略者^[8, 16]。

综上所述, 本研究通过组织能量密度测定技术, 结合残差指标分析方法, 初步阐明了阿根廷滑柔鱼摄食生长过程中的肌肉、性腺等组织的能量密度变化及其组织能量积累过程, 进一步证明了该属种的生殖投入主要来源于饵料摄食, 在生理性发育期至生理性发育成熟后期肌肉组织的部分存储能量转化用于性腺组织发育生长, 为进一步开展该属种产卵策略及其选择适应性的研究提供基础。

参考文献:

- [1] Brunetti N E, Ivanovic M L, Rossi G, *et al.* Fishery biology and life history of *Illex argentinus*[M]//Okutani T. Contributed Papers to International Symposium on Large Pelagic Squids. Tokyo: Japan Marine Fishery Resources Research Center, 1998: 217-231.
- [2] Haimovici M, Brunetti N E, Rodhouse P G, *et al.* *Illex argentinus*[M]//Rodhouse P G, Dawe E G, O'Dor R K. Squid Recruitment Dynamics. The Genus *Illex* as a Model, the Commercial *Illex* Species and Influences on Variability. Rome: FAO Fisheries Technical Paper 376, 1998: 27-58.
- [3] 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.
- [4] FAO. Review of the State of World Marine Fishery Resources[R]. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 569. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2011: 354.
- [5] 陈新军, 陆化杰, 刘必林, 等. 大洋性柔鱼类资源开发现状及可持续利用的科学问题[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(5): 831-840.
Chen X J, Lu H J, Liu B L, *et al.* Current exploitation and some scientific issues in the sustainable utilization of Ommastrephidae[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(5): 831-840 (in Chinese).
- [6] Bonnet X, Bradshaw D, Shine R. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective[J]. Oikos, 1998, 83(2): 333-342.
- [7] 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.
- [8] Rocha F, Guerra Á, González Á F. A review of reproductive strategies in cephalopods[J]. Biological Reviews, 2001, 76(3): 291-304.
- [9] Moltschanivskyj N A, Semmens J M. Limited use of stored energy reserves for reproduction by the tropical loliginid squid *Photololigo* sp.[J]. Journal of Zoology, 2000, 251(3): 307-313.
- [10] McGrath B, Jackson G. Egg production in the arrow squid *Nototodarus gouldi* (Cephalopoda: Ommastrephidae), fast and furious or slow and steady?[J]. Marine Biology, 2002, 141(4): 699-706.
- [11] Hatfield E M C, Rodhouse P G, Barber D L. Production of soma and gonad in maturing female *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1992, 72(2): 281-291.

- [12] Rodhouse P G, Hatfield E M C. Production of soma and gonad in maturing male *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1992, 72(2): 293-300.
- [13] Santos R A, Haimovici M. Reproductive biology of winter-spring spawners of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off Southern Brazil[J]. Scientia Marina, 1997, 61(1): 53-64.
- [14] 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 (in Chinese).
- [15] Arkhipkin A. Age, growth, stock structure and migratory rate of pre-spawning short-finned squid *Illex argentinus* based on statolith ageing investigations[J]. Fisheries Research, 1993, 16(4): 313-338.
- [16] Laptikhovskiy 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.
- [17] Arkhipkin A I. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages[J]. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 1992, 12: 63-74.
- [18] ICES. Report of the workshop on sexual maturity staging of cephalopods[R]. ICES CM 2010/ACOM: 49. Livorno: ICES, 2010: 97.
- [19] 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.
- [20] Steinhart G B, Sandrene M E, Weaver S, et al. Increased parental care cost for nest-guarding fish in a lake with hyperabundant nest predators[J]. Behavioral Ecology, 2005, 16(2): 427-434.
- [21] Dunn P H, Young C M. Larval settlement of the nemertean egg predator *Carcinonemertes errans* on the Dungeness crab, *Metacarcinus magister*[J]. Invertebrate Biology, 2014, 133(3): 201-212.
- [22] Legendre P. Model II regression user's guide, R edition[J]. R Vignette, 2013, 4: 1-14.
- [23] Jackson G D, Semmens J M, Phillips K L, et al. Reproduction in the deepwater squid *Moroteuthis ingens*, what does it cost?[J]. Marine Biology, 2004, 145(5): 905-916.
- [24] Stevenson R D, Woods Jr W A. Condition indices for conservation: new uses for evolving tools[J]. Integrative and Comparative Biology, 2006, 46(6): 1169-1190.
- [25] Argüelles J, Tafur R. New insights on the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Northern Humboldt current system: size at maturity, somatic and reproductive investment[J]. Fisheries Research, 2010, 106(2): 185-192.
- [26] Barakat A, Roumieh R, Abdel-Meguid N E, et al. Feed regimen affects growth, condition index, proximate analysis and myocyte ultrastructure of juvenile spinefoot rabbitfish *Siganus rivulatus*[J]. Aquaculture Nutrition, 2011, 17(3): e773-e780.
- [27] Pecl G T, Moltschanivskiy N A, Tracey S R, et al. Inter-annual plasticity of squid life history and population structure: ecological and management implications[J]. Oecologia, 2004, 139(4): 515-524.
- [28] Boyle P R. Cephalopod Life Cycles: Comparative Reviews[M]. London: Academic Press, 1987: 392.
- [29] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods: Ecology and Fisheries[M]. Oxford: Wiley-Blackwell, 2005: 464.
- [30] O'Dor R K, Wells M J. Reproduction versus somatic growth: hormonal control in *Octopus vulgaris*[J]. The Journal of Experimental Biology, 1978, 77: 15-31.
- [31] Zlatanov S, Laskaridis K, Feist C, et al. Proximate composition, fatty acid analysis and protein digestibility-corrected amino acid score of three Mediterranean cephalopods[J]. Molecular Nutrition & Food Research, 2006, 50(10): 967-970.
- [32] Navarro J C, Monroig Ó, Sykes A V. Nutrition as a key factor for cephalopod aquaculture[M]//Iglesias J, Fuentes L, Villanueva R. Cephalopod Culture. Ginkgel: Springer, 2014: 77-95.
- [33] 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.
- [34] Rosa R, Costa P R, Nunes M L. Effect of sexual maturation on the tissue biochemical composition of *Octopus vulgaris* and *O. defilippi* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Marine Biology, 2004, 145(3): 563-574.
- [35] Melo Y C, Sauer W H H. Confirmation of serial spawning in the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* off the coast of South Africa[J]. Marine Biology, 1999, 135(2): 307-313.
- [36] Rosa R, Costa P R, Pereira J, et al. Biochemical dynamics of spermatogenesis and oogenesis in *Eledone cirrhosa* and *Eledone moschata* (Cephalopoda: Octopoda)[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2004, 139(2): 299-310.
- [37] Sieiro P, Otero J, Guerra Á. Contrasting macroscopic maturity staging with histological characteristics of the gonads in female *Octopus vulgaris*[J]. Hydrobiologia, 2014, 730(1): 113-125.
- [38] 蒋霞敏, 彭瑞冰, 罗江, 等. 野生拟目乌贼不同组织营养成分分析及评价[J]. 动物营养学报, 2012, 24(12): 2393-2401.
- Jiang X M, Peng R B, Luo J, et al. Analysis and evaluation of nutrient composition in different tissues of wild *Sepia lycidas*[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2012, 24(12): 2393-2401 (in Chinese).
- [39] Smith J M, Pierce G J, Zuur A F, et al. Seasonal patterns of investment in reproductive and somatic tissues in the squid *Loligo forbesi*[J]. Aquatic Living Resources, 2005, 18(4): 341-351.
- [40] Kear A J, Briggs D E G, Donovan D T. Decay and fossilization of non-mineralized tissue in coleoid cephalopods[J]. Palaeontology, 1995, 38(1): 105-131.
- [41] Moltschanivskyj 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.
- [42] Harman R F, Young R E, Reid S B, et al. Evidence for multiple spawning in the tropical oceanic squid *Stenoteuthis oualaniensis* (Teuthoidea: Ommastrephidae)[J]. Marine Biology, 1989, 101(4): 513-519.
- [43] Lewis A R, Choat J H. Spawning mode and reproductive output of the tropical cephalopod *Idiosepius pygmaeus*[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1993, 50(1): 20-28.
- [44] Nigmatullin C M, Markaida U. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephinae)[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2009, 89(4): 789-801.
- [45] Calow P. The cost of reproduction—a physiological approach[J]. Biological Reviews, 1979, 54(1): 23-40.
- [46] Wells M J, Clarke A. Energetics: the costs of living and reproducing for an individual cephalopod[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1996, 351(1343): 1083-1104.
- [47] Lourenço S, Moreno A, Narciso L, et al. Seasonal trends of the reproductive cycle of *Octopus vulgaris* in two environmentally distinct coastal areas[J]. Fisheries Research, 2012, 127-128: 116-124.
- [48] Collins M A, Burnell G M, Rodhouse P G. Reproductive strategies of male and female *Loligo-forbesi* (Cephalopoda, Loliginidae)[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1995, 75(3): 621-634.
- [49] 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 accumulation of both somatic and reproductive tissues and its allocation to reproduction in Argentinean short-fin squid (*Illex argentinus*)

LIN Dongming^{1,2,3,4}, CHEN Xinjun^{1,2,3,4*}, WEI Yanran¹, XU Maozhen¹

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

2. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;

3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Collaborative Innovation Center for Distant-water Fisheries, Shanghai 201306, China)

Abstract: The energy sourcing for reproduction in short-life cephalopod species is vitally important for the successful development of reproductive organs, in which the energy acquisition and allocation to gamete production would be greatly in relation to their reproductive strategies. Therefore, by using the technology of energy density determination combined with residuals analysis, we investigated the energy accumulation and allocation in both soma and reproductive organs of Argentinean short-fin squid *Illex argentinus*, an important cephalopod species, to provide further evidence whether the reproductive investment comes from food intake or diverts from the somatic growth. The tissue energy density was determined for the arms, mantle, ovary, nidamental gland and oviducal complex, where it had an average value of (22.75±0.60), (23.42±0.68), (25.15±2.08), (21.49±1.46) and (25.12±3.02) kJ/g, separately. There was no statistically significant difference in the energy density between different sexual maturity stages for the tissue of arms, mantle, and nidamental glands separately. However, the energy density was significantly different between sexual maturity stages for ovary and oviducal complex separately. Both arms and mantle attained their maximum tissue energy at maturity stage III. In the reproductive system, ovary attained its maximum tissue energy at maturity stage V, whereas both the tissue energy of nidamental gland and oviducal complex were gently increasing with maturity and attained their maximum value at maturity stage VI. Specifically, the tissue energy of oviducal complex had a burst increase after maturity stage IV onwards. At the same maturity stage, the somatic tissue energy, calculated as the sum of mantle and arms tissue energy, was always in the larger proportion, while the tissue energy of reproductive organs, calculated as the sum of tissue energy of ovary, nidamental gland and oviducal complex, accounted for a smaller percentage. However, the proportion occupied by somatic tissue energy was decreasing gradually, while that by reproductive organ was increasing with maturation. The soma energy was partly remobilized for reproduction from maturity stages III to V, but this process of remobilization did not impact the integrity of somatic tissues. These findings confirm that the reproductive investment in *I. argentinus* is mainly from food intake, but along with some energy remobilization from soma during the sexual maturation.

Key words: *Illex argentinus*; tissue energy; energy density; reproductive investment; Southwest Atlantic

Corresponding author: CHEN Xinjun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (NSFC41276156); National High Technology Research and Development Program (863 Program) (2012AA092303); Natural Science Foundation of Shanghai (16ZR1415400); Shanghai Ocean University's Sci-Tech foundation (A2-0203-00-100213); Shanghai Ocean University's Postdoctoral Science Foundation (A2-0203-00-100325)