

文章编号: 1000-0615(2017)05-0795-11

DOI: 10.11964/jfc.20160710474

## 西南大西洋巴塔哥尼亚枪乌贼的繁殖生物学特性

林东明<sup>1,2,3,4</sup>, 朱国平<sup>1,2,3,4</sup>, 陈新军<sup>1,2,3,4\*</sup>, 魏广恩<sup>1</sup>, 陈洋洋<sup>1</sup>

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学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. 上海海洋大学国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

4. 上海海洋大学远洋渔业协同创新中心, 上海 201306)

**摘要:** 作为栖息水域最冷的枪乌贼科头足类, 巴塔哥尼亚枪乌贼在西南大西洋生态系统中有着重要的生态作用, 但迄今为止, 关于该物种的繁殖生物学信息仍较有限。为此, 本研究对巴塔哥尼亚枪乌贼的雌雄组成结构、性腺发育及其生殖投入等繁殖生物学特性进行了分析。结果显示, 巴塔哥尼亚枪乌贼雌雄比例约为1.79:1, 基本接近雌雄比例1:1假设。雌雄个体大小以单一峰值区间分布个体为主, 雌雄个体之间的生长不存在显著性差异。雌性个体性腺指数为0.11~6.44, 缠卵腺指数为10.74~36.51, 二者密切相关; 雄性个体性腺指数为0.29~5.75, 精英复合体指数为0.06~1.21, 二者不存在统计学相关性。随着性腺发育, 雌性个体的体征指标呈下降趋势, 生殖投入指标呈上升趋势; 雄性个体的体征指标随着性腺发育略呈上升趋势, 生殖投入指标则下降并处于较差状态。雌雄个体的体征指标与生殖投入指标均呈负相关关系, 但是均不存在显著的相关性。研究表明巴塔哥尼亚枪乌贼生殖能量投入以外源性为主, 繁殖策略倾向于间歇性产卵。

**关键词:** 巴塔哥尼亚枪乌贼; 性腺指数; 生殖投入; 雌雄比例; 西南大西洋

**中图分类号:** S 917.3

**文献标志码:** A

巴塔哥尼亚枪乌贼(*Doryteuthis gahi*), 隶属于头足纲(Cephalopoda)、枪形目(Teuthoidea)、枪乌贼科(Loliginidae)、美洲枪乌贼属(*Doryteuthis*), 分布在东太平洋秘鲁北部至智利南部和西南大西洋阿根廷圣马提阿斯海湾至火地岛, 但是目前尚未知晓其在东南太平洋和西南大西洋的分布最北限<sup>[1-2]</sup>。该枪乌贼是个体较小、生长较快的枪乌贼属种<sup>[2]</sup>, 生命周期1年左右<sup>[3-4]</sup>; 也是枪乌贼科属种中栖息水域最冷的属种, 受精卵的孵化水温最低阈值可达3.8 °C<sup>[5-6]</sup>。

在西南大西洋, 巴塔哥尼亚枪乌贼集中分布在福克兰群岛周边水域, 是福克兰群岛国际渔业的重要捕捞对象, 1996年福克兰政府开始对

该资源实施配额管理, 每年的捕捞渔获量维持在5万t左右<sup>[7-8]</sup>。同时, 该枪乌贼资源在福克兰群岛水域起着重要的生态位作用, 是巴塔哥尼亚大陆架水域中大部分鱼类、海鸟和哺乳动物的重要食物来源<sup>[2]</sup>。此外, 该枪乌贼也是我国远洋鱿钓渔业在西南大西洋唯一捕捞对象——阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)的重要食物来源, 并影响阿根廷滑柔鱼的资源量<sup>[9]</sup>。目前, 有关巴塔哥尼亚枪乌贼年龄生长和繁殖周期<sup>[3, 10-11]</sup>、种群结构及其早期生活史与海洋环境(水温、海流)关系<sup>[12-14]</sup>、胚胎发育过程与水温关系<sup>[6, 15]</sup>、摄食生态及其种群资源补充量变化<sup>[16-17]</sup>等研究较为深入, 并且研究范围主要集中在福克兰群岛外围保护水域

收稿日期: 2016-07-06 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

(Falkland Islands Outer Conservation Zone, FIOFZ)以内(350海里以内),但在生殖发育及其生殖投入方面的研究鲜有报道,且至今未见南纬50°以北西南大西洋水域的该种群资源繁殖生物学方面的研究报道。本研究根据我国大型拖网船在西南大西洋海域作业期间采集的样本,分析巴塔哥尼亚枪乌贼雌雄组成结构、性腺发育及其生殖投入等方面的繁殖生物学特性,旨在掌握该种群的繁殖生长过程,为进一步研究该物种的种群动力学提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本采集

巴塔哥尼亚枪乌贼样本来自大型拖网船“龙腾”号在西南大西洋作业期间的兼捕渔获物,样本采集时间为2014年12月—2015年3月,采集海域为44°56′~46°55′S、60°02′~60°47′W(图1)。根据南极磷虾(*Euphausia superba*)大型拖网船随机作业,以及巴塔哥尼亚枪乌贼为兼捕鱼种的特点,进行每个作业点、每个网次的随机样本采

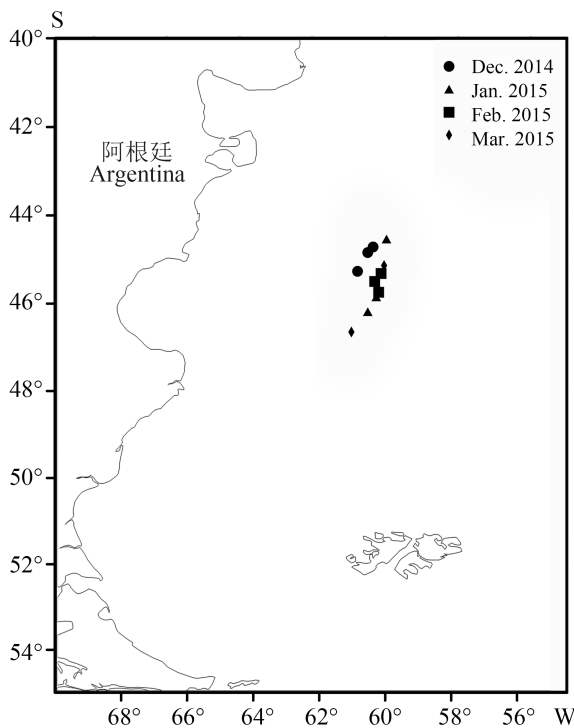


图1 巴塔哥尼亚枪乌贼西南大西洋调查海域和样本采集站点

Fig. 1 The survey area and sampling stations of *D. gahi* in the Southwest Atlantic Ocean

集,共采集样本96尾。样本经冷冻保藏后运回实验室进行分析。

### 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。测定内容包括胴长(dorsal mantle length, DML)、体质量(body weight, BW),性腺成熟度(maturity stage, MAT)、生殖系统重(reproductive system weight, RsW)、卵巢重(ovary weight, OvaW)、缠卵腺长(nidamental gland length, NGL)、精巢重(testis weight, TeW)、精荚复合体重(spermatophoric complex weight, SCW)。长度测定精确到1 mm,重量测定精确到0.01 g。

生殖系统发育划分,以Guerra等<sup>[18]</sup>和Hatfield等<sup>[19]</sup>的性腺成熟等级划分标准为基础,结合实验观察,将巴塔哥尼亚枪乌贼性腺成熟度划分为I、II、III、IV和V 5个等级。其中,I期:未发育期,雌、雄性腺组织小,半透明;II期:生理发育期,雌、雄性腺组织变大变厚,雌性卵巢可见颗粒结构,雄性精荚腺可见白色精团;III期:生理成熟期,雌性卵巢草青色、可见大量卵母细胞,雄性精巢亮白色、尼氏囊可见少量不成形精荚;IV期:成熟排卵期,雌性卵巢发育成熟、输卵管可见成熟卵子,雄性精荚腺可见连续的白色精团、尼氏囊可见分层次排列的精荚;V期:繁殖后期,雌、雄性腺组织萎缩状、松软。

### 1.3 数据分析

将样本分雌、雄统计,并按不同性腺成熟度统计分析雌、雄样本组成。胴长组成和体质量组成采用频率分布法。胴长组间距采用10 mm;体质量组间距采用10 g。计算获得平均胴长(体质量)及其方差,统计优势胴长组、体质量组及其所占比例。

采用非线性回归,按照雌雄分别拟合幂函数曲线,求得体质量与胴长(BW-DML)之间的关系式:

$$BW = a \times DML^b$$

式中, BW为体质量(g); DML为胴长(mm); a、b为待估算参数。

性腺指数(gonadosomatic index, GSI)<sup>[11, 18]</sup>:

$$GSI = \frac{GW}{BW} \times 100$$

式中,  $GW$ 为性腺重(g), 雌性为 $OvaW$ , 雄性为 $TeW$ ;  $BW$ 为体质量(g)。

缠卵腺指数(nidamental gland index,  $NGI$ )<sup>[19]</sup>:

$$NGI = \frac{NGL}{DML} \times 100$$

式中,  $NGL$ 为缠卵腺长(mm);  $DML$ 为胴长(mm)。

精荚复合体指数(spermatophoric complex index,  $SCI$ )<sup>[20]</sup>:

$$SCI = \frac{SCW}{BW} \times 100$$

式中,  $SCW$ 为精荚复合体重(g);  $BW$ 为体质量(g)。

根据体质量和胴长( $BW-DML$ )的幂函数回归关系, 求取残差并标准化。运用最小二乘法, 进行雌、雄个体的生殖系统重量与胴长( $RsW-DML$ )的线性回归分析, 求取残差并标准化。这些残差指标具有基于个体水平但独立于个体大小, 可反映个体或某个组织的质量特征<sup>[21-24]</sup>; 残差为负值, 表征质量特征不佳; 残差为正值, 表征质量特征良好。

因此, 体质量和胴长关系残差值( $BW-DML$  residuals)作为个体的体征指标<sup>[25]</sup>, 表示基于个体水平但独立于胴长大小的个体发育生长状况; 生殖系统重量和胴长关系残差值( $RsW-DML$  residuals)作为生殖投入指标<sup>[26]</sup>, 表示基于个体水平但独立于胴长大小的性腺组织发育生长状况。利用 Spearman-rank 相关系数( $S_r$ )分析, 检验巴塔哥尼

亚枪乌贼生殖投入与个体质量体征之间的关系, 确定性腺组织生长的能量投入是否来自肌肉组织的能量转化<sup>[26]</sup>。

运用Origin 10.2和SPSS 20.0等统计分析软件进行数据的处理分析。协方差分析(ANCOVA)检验雌雄样本的胴长和体质量关系是否存在差异性<sup>[20]</sup>;  $\chi^2$ 拟合优度检验(Chi-Square Goodness-of-Fit test)检验总体、不同性腺成熟度等级的雌雄比例是否等于1:1; Pearson相关系数( $r$ )分析雌性性腺指数与缠卵腺指数之间、雄性性腺指数与精荚复合体指数之间的相关性, 非参数Kruskal-Wallis 检验( $K-W$  test)分析不同性腺成熟度等级的性腺指数、缠卵腺指数、精荚复合体指数等差异性<sup>[26-27]</sup>; 统计学显著性水平为 $P < 0.05$ ; 实验相关数据以平均值 $\pm$ 标准差表示。

## 2 结果

### 2.1 性别比例

在采集的96尾巴塔哥尼亚枪乌贼样本中, 雌性个体61尾, 雄性个体35尾, 雌性个体样本略多, 雌雄比例约为1.79:1, 基本接近雌雄比例1:1的假设( $\chi^2=3.93, P=0.058$ )(图2)。其中, 按照不同性腺成熟度分析发现, 成熟度I期时, 雌、雄个体分别约占总体样本的26.32%和20.00%, 雌雄比例约为1.32:1, 基本接近雌雄比例1:1的假设( $\chi^2=0.41, P=0.67$ ); 成熟度II期时, 雌性个

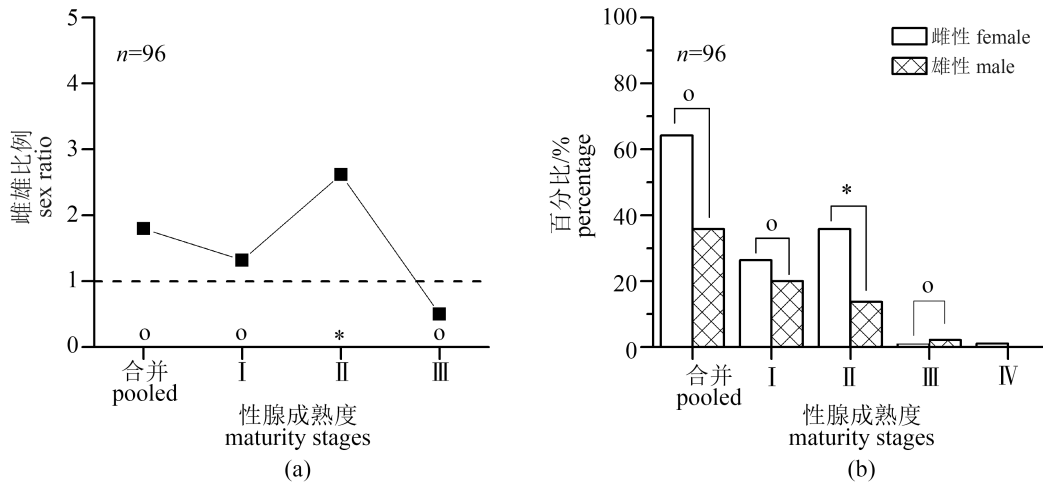


图 2 巴塔哥尼亚枪乌贼性别比例组成(a)和性腺成熟度组成(b)

\*. 统计学检验差异显著; o. 统计学检验不显著

Fig. 2 Sex ratios (a) and maturity composition (b) of *D. gahi*

\*. statistically significant differences; o. no statistically significant differences

体比例最大, 约占总体样本的35.79%, 雌雄比例约为2.62 : 1, 与雌雄比例1 : 1的假设存在显著性差异( $\chi^2=4.98$ ,  $P=0.035$ ); 成熟度Ⅲ期时, 雌雄个体数量均较少, 分别约占总体样本的1.05%和2.11%, 雌雄比例约为0.50 : 1, 雄性个体略多但不存在显著性比例优势( $\chi^2=0.19$ ,  $P=0.62$ ); 成熟度Ⅳ期时, 仅发现雌性样本, 且数量较少, 仅占总体样本的1.05%。

## 2.2 个体大小组成

巴塔哥尼亚枪乌贼胴长69.50~178.00 mm, 体质量为18.20~120.00 g。其中, 雌性个体的平均胴长为(111.67±20.36) mm, 优势胴长为90~130 mm, 约占总数的72.14%( $\chi^2=6.23$ ,  $P=0.016$ )(图3-a); 平均体质量为(41.39±19.41) g, 优势体质量为

30~60 g, 约占总数的83.61%( $\chi^2=15.43$ ,  $P=0.00$ ); 存在胴长大于170 mm、体质量为110~130 g的少数个体(图3-b)。

雄性个体平均胴长为(111.49±23.53) mm, 优势胴长为90~120 mm, 约占总数的68.57%( $\chi^2=2.46$ ,  $P=0.045$ )(图3-c); 平均体质量为(41.32±21.47) g, 优势体质量为20~50 g, 约占总数的74.28%( $\chi^2=4.33$ ,  $P=0.039$ ); 胴长大于140 mm、体质量大于70 g的个体分布比较均匀, 所占比例较小(图3-d)。

## 2.3 体质量与胴长关系

巴塔哥尼亚枪乌贼的胴长与体质量关系式: 雌性个体  $BW=0.00073 \times DML^{2.31}$ , 拟合回归系数  $R^2=0.96$ (图4-a); 雄性个体  $BW=0.00110 \times DML^{2.23}$ , 拟合回归系数  $R^2=0.96$ (图4-b)。

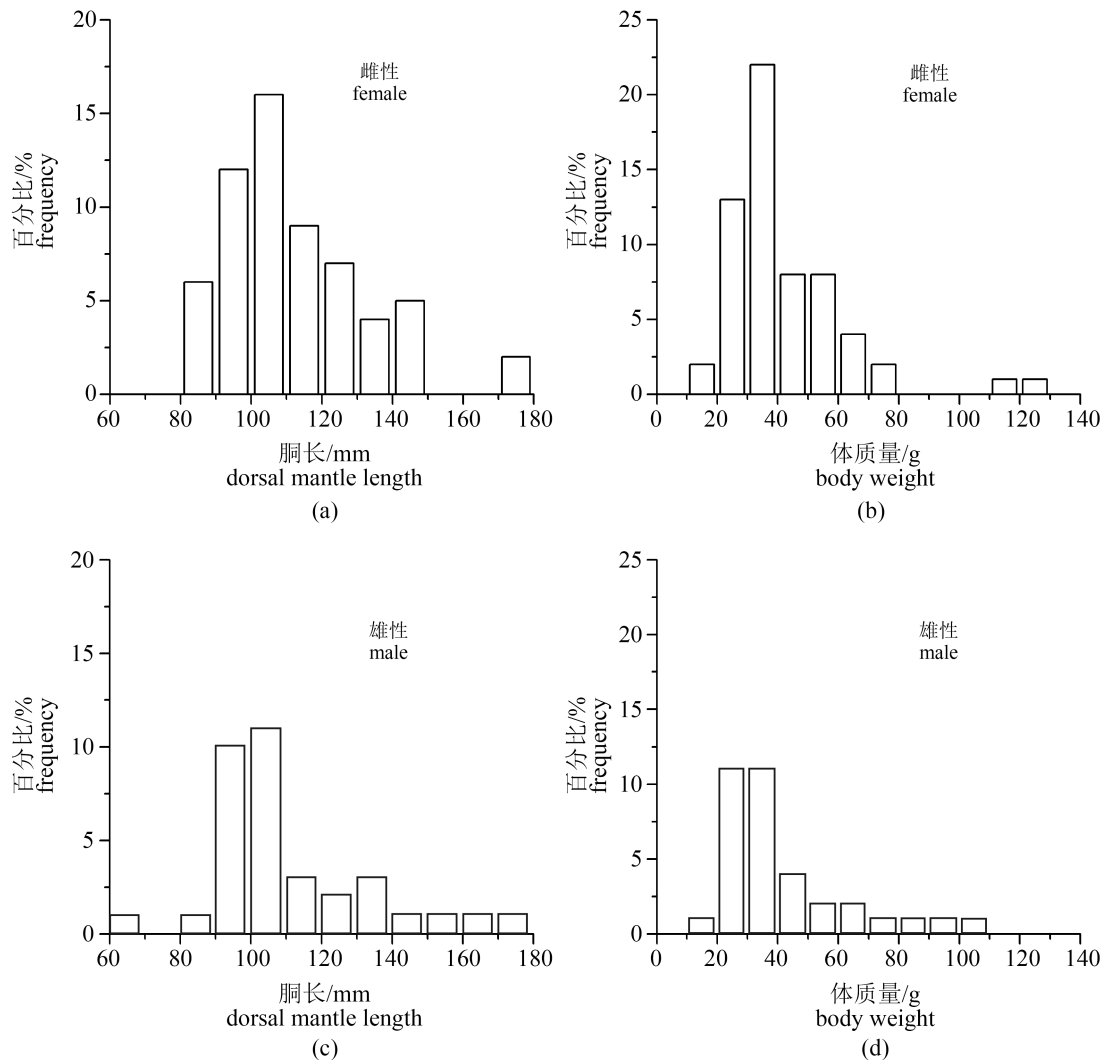


图3 巴塔哥尼亚枪乌贼雌雄个体的胴长和体质量组成频率分布

Fig. 3 The frequency distribution of mantle length and body weight of female and male *D. gahi*

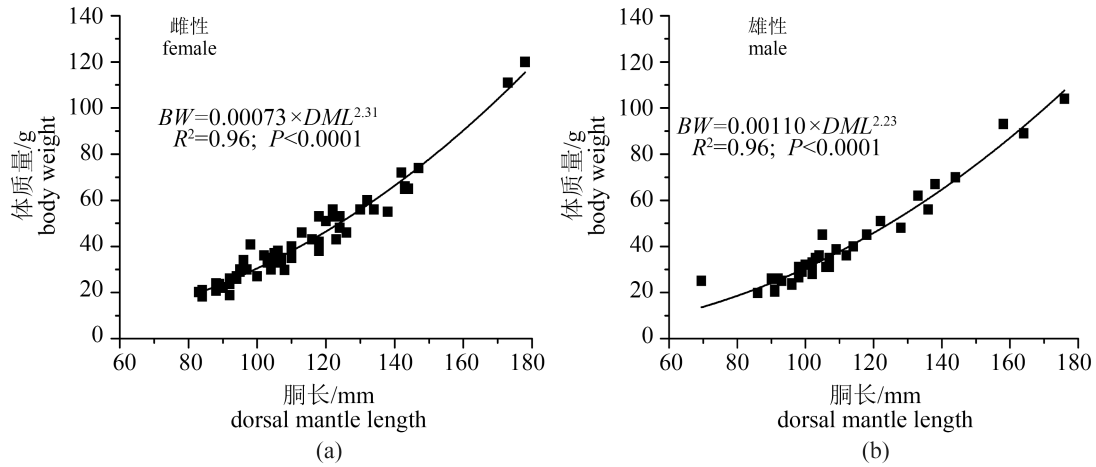


图 4 巴塔哥尼亚枪乌雌雄个体的胴长与体质量关系

Fig. 4 The relationship between mantle length and body weight in female and male *D. gahi*

协方差分析(ANCOVA)结果显示, 雌雄个体的胴长—体质量关系不存在显著性差异( $F=0.94, P=0.39$ )。

### 2.4 性腺指数、缠卵腺指数和精荚复合体指数

巴塔哥尼亚枪乌贼雌性个体性腺指数为 0.11~6.44, 平均值为(1.46±2.53); 缠卵腺指数为 10.74~36.51, 平均值为(17.08±4.81)。Pearson 相关性检验显示, 二者密切相关( $r=0.59, P<0.01$ )。随着性腺发育生长, 性腺指数和缠卵腺指数均不断上升, 并在成熟度IV期时达到最大值(图5-a)。其中, 在成熟度I~IV期, 性腺指数增长平缓(K-S test:  $\chi^2=3.75, P=0.28$ ), 缠卵腺指数增长显著(K-S test:  $\chi^2=22.59, P=0.0004$ )。

雄性个体性腺指数为 0.29~5.75, 平均值为(2.18±1.08); 精荚复合体指数为 0.06~1.21, 平均值为(0.46±0.31), 二者不存在统计学相关性( $r=0.43, P=0.71$ )。同时, 在性腺成熟度 I~III 期, 雄性个体性腺指数和精荚复合体指数增长不明显(K-S test, GSI:  $\chi^2=2.00, P=0.36$ ; SCI:  $\chi^2=2.12, P=0.31$ )(图5-b)。

### 2.5 生殖投入

残差分析显示, 巴塔哥尼亚枪乌贼雌性个体的体征指标(体质量—胴长关系残差值)随着性腺发育呈下降趋势, 成熟度 III 期后质量特征较差, 但不存在统计学显著性差异(K-S test:  $\chi^2=2.44, P=0.49$ ); 生殖投入指标(生殖系统重量—胴长关系残差值)则随着性腺发育不断上升, 投

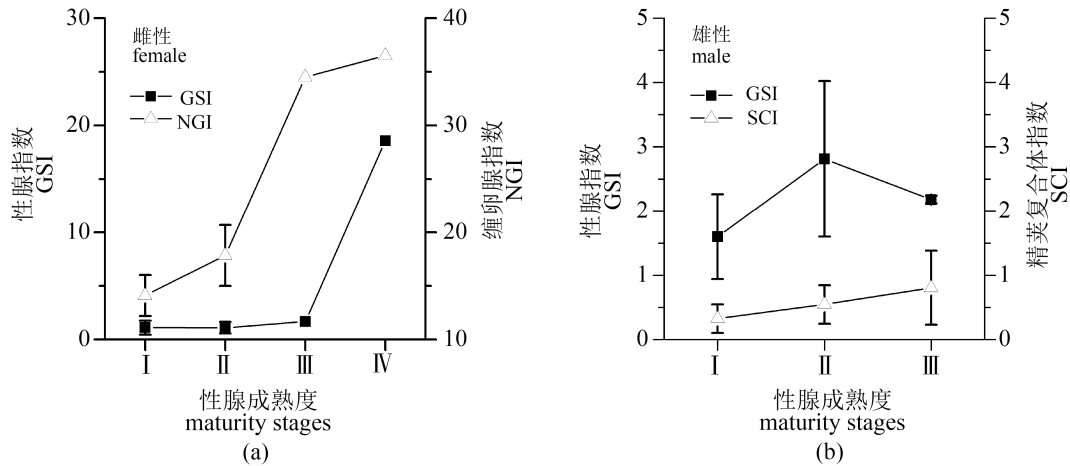


图 5 巴塔哥尼亚枪乌贼雌雄个体不同性腺成熟度的性腺指数、缠卵腺指数和精荚复合体指数

Fig. 5 The gonadosomatic index (GSI), nidamental gland index (NGI) and spermatophoric complex index (SCI) grouped according to maturity stages in female and male *D. gahi*

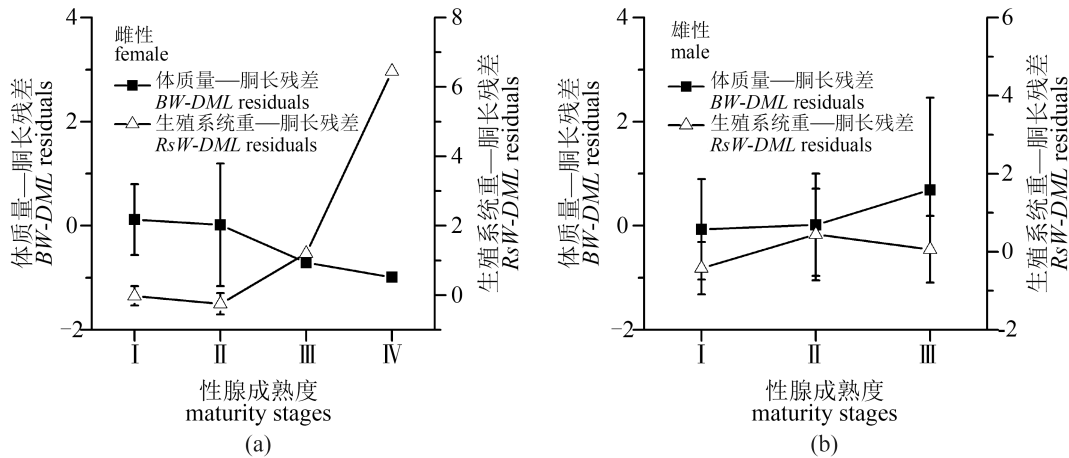


图6 巴塔哥尼亚枪乌贼雌雄个体不同成熟度的体质量—胴长关系残差和生殖系统重—胴长关系残差

Fig. 6 The average residuals from relationships between body weight and dorsal mantle length (BW-DML) and between reproductive system weight and dorsal mantle length (RsW-DML) grouped according to maturity stages in female and male *D. gahi*

入显著增大( $K-S$  test:  $\chi^2=11.60$ ,  $P=0.008$ )(图6-a)。二者略呈负相关关系,但是不存在统计学显著性相关( $S_r=-0.069$ ,  $P=0.63$ ),表明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发育。

在性腺成熟度 I~III 期,巴塔哥尼亚枪乌贼雌性个体的体征指标随着性腺发育略呈上升趋势,质量特征均处于较佳状态,生殖投入指标则处于较差状态(图6-b)。但是,二者的质量特征随着性腺发育生长均不存在统计学显著性差异( $K-S$  test,  $BW-DML$ :  $\chi^2=0.226$ ,  $P=0.893$ ;  $RsW-DML$ :  $\chi^2=4.48$ ,  $P=0.11$ )。与雌性个体相类似,雄性个体的特征指标与生殖投入指标略呈负相关关系,但不存在统计学显著性相关( $S_r=-0.037$ ,  $P=0.85$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 性别比例和个体组成

在大部分异性繁殖生物中,雌雄性别比例符合Fisher法则(Fisher's principle),基本接近 1:1<sup>[28]</sup>,该性别比例是物种的进化平衡策略<sup>[29]</sup>。头足类是高等软体动物,具有生命周期短、生长速率快等特点<sup>[30-31]</sup>,在多变的海洋环境条件下这些属种的繁殖特性具有较大的可塑性<sup>[32-33]</sup>,雌雄性别比例具有属种特殊性,并与性腺发育及其繁殖产卵行为密切相关<sup>[4, 26, 34]</sup>。底栖性章鱼类属种和乌贼类属种的雌雄比例均符合Fisher法

则,如尖盘爱尔兰斗蛸(*Eledone cirrosa*)<sup>[35]</sup>和巴西岩礁蛸(*Octopus insularis*)<sup>[36]</sup>等;而浮游性枪乌贼属种的雌雄比例以雌性个体略占优势,但总体性别比例接近 1:1,如菱鳍乌贼(*Thysanoteuthis rhombus*)<sup>[37]</sup>和鳶乌贼(*Sthenoteuthis oualaniensis*)<sup>[38]</sup>等。本研究发现,巴塔哥尼亚枪乌贼雌性个体略多,但是总体的雌雄比例接近 1:1,结果与其他枪乌贼属种相一致<sup>[37-39]</sup>。此外,研究发现样本以未成熟个体为主,成熟个体比例较少,且未发现性腺发育成熟并处于繁殖期的雄性个体。这可能与该属种雄性个体性腺提前发育,并向沿岸较浅水域洄游的生活习性相关<sup>[12, 40-42]</sup>。

在西南大西洋福克兰群岛水域,巴塔哥尼亚枪乌贼存在 2 个产卵群体:春季和秋季产卵群体,产卵时间分别在 10—11 月和 4—5 月<sup>[3, 11, 43]</sup>。本研究发现,本次采集的巴塔哥尼亚枪乌贼雌雄个体大小分布均以一个峰值区间分布的个体为主,同时存在少量的大个体渔获样本,说明渔获群体存在 2 个枪乌贼群体。Hatfield<sup>[44]</sup>和 Agnew 等<sup>[45]</sup>也发现在巴塔哥尼亚枪乌贼 2—5/6 月和 8—9/10 月的 2 个渔业时间里,渔获个体中也存在 2 个产卵群体。这很可能是 2 个产卵群体因产卵季节水温差异引起的受精卵孵化时间不同(夏季受精卵发育时间 51~65 d,冬季 125 d),缩短了 2 个资源群体补充时间之间的差异<sup>[8]</sup>,从而导致 2 个产卵群体在 2 个渔业时间里的交叠。根据耳石年龄推算的孵化时期, Villegas<sup>[11]</sup>也发现巴塔哥尼亚枪乌贼第 1 个孵化盛期与第 2 个孵化盛期的时

间间隔仅为1~2个月。

头足类属种因其雌雄二态型和性腺发育的雌雄差异性,往往表现出体质量—胴长关系、个体生长速率等的雌雄特殊性<sup>[2, 30]</sup>。但是,本研究的巴塔哥尼亚枪乌贼体质量—胴长关系显示,雌雄个体之间的体质量、胴长生长不存在显著性差异( $F=0.94, P=0.39$ ),说明该枪乌贼雌雄个体大小的生长一致。这可能与该种群适应副极地冷水域的生活习性密切相关,如受精卵孵化水温最低阈值可达到 $3.86\text{ }^{\circ}\text{C}$ <sup>[5-6]</sup>、个体日常栖息水温可低至 $5.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ <sup>[46]</sup>等。因为较低的栖息水温导致代谢速率降低,使得个体更好地利用营养物质并获得更为有效的发育生长<sup>[47]</sup>。同时,尽管本次采集的枪乌贼样本大部分来自于同一群体,但是雌雄个体间相一致的体质量、胴长生长关系,在一定程度上说明了西南大西洋福克兰群岛水域的巴塔哥尼亚枪乌贼群体间不存在遗传差异<sup>[48-49]</sup>。

### 3.2 性腺发育和生殖投入

头足类属种,除鸚鵡螺(*Nautilus Pompilius*)外均表现为终生一次发育、性腺发育滞后于个体生长,其中性腺发育并繁殖产卵的时间仅占整个生活史的10%~20%<sup>[2, 30-31, 50]</sup>。本研究发现,巴塔哥尼亚枪乌贼在性腺发育成熟前(I~III期),雌雄个体的性腺指数增长平缓,不同成熟度等级间不存在显著性差异。同时,雌性个体的缠卵腺指数在I~II期增长缓慢,雄性个体的精荚复合体指数增长不明显,结果与Guerra等<sup>[18]</sup>的一致。这可能与头足类属种性腺发育滞后于个体生长密切相关<sup>[51]</sup>。因为在这些短生命周期属种中,一定的个体大小是保证性腺发育并繁殖产卵的基本要求,并且以雌性个体尤为显著<sup>[52-55]</sup>。

此外,除雌性个体缠卵腺指数外,巴塔哥尼亚枪乌贼的性腺发育指数均小于10%。这可能与该属种的繁殖产卵行为密切相关。头足类中瞬时终端产卵者的性腺发育指数较大,有些属种成熟个体的性腺指数高达50%,如强壮桑葚乌贼(*Moroteuthis ingens*)<sup>[23, 56]</sup>;多次产卵者和间歇性产卵者的性腺发育指数则较低,一般10%~20%或更低,如多次产卵者澳洲双柔鱼(*Nototodarus gouldi*)<sup>[22]</sup>和鸬乌贼<sup>[57]</sup>,以及间歇性产卵者福氏枪乌贼(*Loligo forbesi*)<sup>[32]</sup>和枪乌贼(*L. vulgaris*)<sup>[58]</sup>等属种。然而,与多次产卵者不同,巴塔哥尼亚枪乌贼繁殖产卵时间短<sup>[44]</sup>,并且产卵

次数少<sup>[57]</sup>。因此,巴塔哥尼亚枪乌贼可能更接近于间歇性产卵者。Hatfield等<sup>[19]</sup>利用主成分和线性判别分析方法进行该枪乌贼性腺成熟度的客观评价过程中,结合个体形态发育指数、性腺发育指数、输卵管成熟卵子多寡等特征,认为巴塔哥尼亚枪乌贼成熟雌性个体分批排卵,并推断其产卵行为是间歇性产卵。

同时,头足类属种的肌肉组织是重要的能量储备的单元之一<sup>[21, 60-61]</sup>,储备能量用于生殖发育的比例是这些属种繁殖策略的重要内容之一<sup>[62]</sup>,不同繁殖产卵者具有不同的生殖投入模式,如终端产卵者生殖能量主要来源于储备能量、多次产卵者和间歇产卵者则以摄食能量投入为主<sup>[63-64]</sup>。本研究表明,随着性腺发育,巴塔哥尼亚枪乌贼的体征指标和生殖投入指标具有雌雄特殊性:雌性个体的体征指标呈下降趋势,生殖投入指标呈上升趋势;雄性个体则相反,体征指标呈上升趋势,生殖投入指标略呈下降趋势。这可能与这些属种雌雄个体的繁殖行为有关,雌性个体为了最大地繁殖产卵而集聚能量以供卵黄卵母细胞生长发育,雄性个体则为了多次繁殖交配而保持个体的质量特征<sup>[2, 30, 65]</sup>。此外,研究发现巴塔哥尼亚枪乌贼的体征指标与生殖投入指标略呈负相关关系,但二者的关系不存在显著的相关性( $P>0.05$ )。这种体征指标与生殖投入指标的关系,类似于多次产卵者澳洲双柔鱼<sup>[22]</sup>,表明在性腺发育过程中肌肉组织存储的能量并不进行转化用于性腺组织的生长发育,生殖能量投入以外源性为主。Guerra等<sup>[18]</sup>也曾发现在性腺发育过程中,巴塔哥尼亚枪乌贼的消化腺重量与体质量的比例以及肌肉组织中的水分含量均没有显著变化,并推断认为该枪乌贼的性腺组织生长并不以牺牲肌肉组织的生长为代价,生殖能量以外源性投入为主。

综上,巴塔哥尼亚枪乌贼雌雄性别比例符合Fisher法则,基本接近1:1;雌雄个体大小的生长一致,与其适应于副极地冷水域的生活习性密切相关;性腺组织生长滞后于个体生长,性腺发育指数小;生殖投入指标和体征指标具有雌雄特殊性,生殖投入以外源性投入为主。这些生殖发育指标,结合繁殖产卵时间短<sup>[44]</sup>和产卵次数少<sup>[59]</sup>等特征,表明巴塔哥尼亚枪乌贼的繁殖策略可能更倾向于间歇性产卵。但根据Rocha等<sup>[63]</sup>对头足类间歇性产卵者的定义描述,

今后仍需加强对该属种在排卵期间的摄食行为及其肌肉生长等方面的研究,以确证巴塔哥尼亚枪乌贼的产卵策略类型,为科学合理开发和管理该种群资源提供科学依据。

#### 参考文献:

- [1] 陈新军,刘必林,王尧耕.世界头足类[M].北京:海洋出版社,2009:714.  
Chen X J, Liu B L, Wang Y G. World Cephalopods[M]. Beijing: China Ocean Press, 2009: 714 (in Chinese).
- [2] Jereb P, Roper C F E. Cephalopods of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids[M]. Rome: FAO, 2010: 605.
- [3] Patterson K R. Life history of Patagonian squid *Loligo gahi* and growth parameter estimates using least-squares fits to linear and von Bertalanffy models[J]. Marine Ecology Progress Series, 1988, 47: 65-74.
- [4] Jackson G D. Advances in defining the life histories of myopsid squid[J]. Marine and Freshwater Research, 2004, 55(4): 357-365.
- [5] Arkhipkin A I, Laptikhovskiy V V, Middleton D A J. Adaptations for cold water spawning in loliginid squid: *Loligo gahi* in Falkland waters[J]. Journal of Molluscan Studies, 2000, 66(4): 551-564.
- [6] Arkhipkin A I, Middleton D A J. *In-situ* monitoring of the duration of embryonic development in the squid *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) on the Falkland shelf[J]. Journal of Molluscan Studies, 2003, 69(2): 123-133.
- [7] Agnew D J, Hill S L, Beddington J R, *et al.* Sustainability and management of Southwest Atlantic squid fisheries[J]. Bulletin of Marine Science, 2005, 76(2): 579-594.
- [8] Arkhipkin A, Barton J, Wallace S, *et al.* Close cooperation between science, management and industry benefits sustainable exploitation of the Falkland Islands squid fisheries[J]. Journal of Fish Biology, 2013, 83(4): 905-920.
- [9] 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.
- [10] Pineda S E, Hernández D R, Bruneit N E. Statolith comparison of two South-West Atlantic loliginid squid: *Loligo sanpaulensis* and *Loligo gahi*[J]. South African Journal of Marine Science, 1998, 20(1): 347-354.
- [11] Villegas P. Growth, life cycle and fishery biology of *Loligo gahi* (d'Orbigny, 1835) off the Peruvian coast[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 123-131.
- [12] Hatfield E M C, Rodhouse P G, Porebski J. Demography and distribution of the Patagonian squid (*Loligo gahi* d'Orbigny) during the austral winter[J]. ICES Journal of Marine Science, 1990, 46(3): 306-312.
- [13] Hatfield E M C, Rodhouse P G. Distribution and abundance of juvenile *Loligo gahi* in Falkland Island waters[J]. Marine Biology, 1994, 121(2): 267-272.
- [14] Bautista J, Cardoso F, Baltazar P. The early development of the Patagonian squid *Loligo gahi* D'Orbigny, 1835 in Peruvian waters (Cephalopoda: Loliginidae)[J]. Revista Peruana de Biología, 2005, 12(3): 369-376.
- [15] Guerra A, Rocha F, González Á F, *et al.* Embryonic stages of the Patagonian squid *Loligo gahi* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Veliger, 2001, 44(2): 109-115.
- [16] Roa-Ureta R H. Modelling in-season pulses of recruitment and hyperstability-hyperdepletion in the *Loligo gahi* fishery around the Falkland Islands with generalized depletion models[J]. ICES Journal of Marine Science, 2012, 69(8): 1403-1415.
- [17] Winter A, Arkhipkin A. Environmental impacts on recruitment migrations of Patagonian longfin squid (*Doryteuthis gahi*) in the Falkland Islands with reference to stock assessment[J]. Fisheries Research, 2015, 172: 85-95.
- [18] Guerra A, Castro B G. Reproductive-somatic relationships in *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) from the Falkland Islands[J]. Antarctic Science, 1994, 6(2): 175-178.
- [19] Hatfield E M C, Murray A W A. Objective assessment of maturity in the Patagonian squid *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) from Falkland Islands waters[J]. ICES Journal of Marine Science, 1999, 56(5): 746-756.
- [20] Rodrigues M, Guerra Á, Troncoso J S. Reproduction of the Atlantic bobtail squid *Sepiolo atlantica* (Cephalopoda: Sepiolidae) in northwest Spain[J]. Invertebrate Biology, 2012, 131(1): 30-39.
- [21] Moltschanivskiy 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.
- [22] 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.
- [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] 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.
- [25] Kaufman S D, Johnston T A, Leggett W C, et al. Relationships between body condition indices and proximate composition in adult walleyes[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2007, 136(6): 1566-1576.
- [26] Otero J, González Á F, Sieiro M P, et al. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic[J]. Fisheries Research, 2007, 85(1-2): 122-129.
- [27] 余建英, 何旭宏. 数据统计分析与SPSS应用[M]. 北京: 人民邮电出版社, 2003: 486.
- Yu J Y, He X H. Data Statistical Analysis and Application of SPSS[M]. Beijing: Posts & Telecom Press, 2003: 486 (in Chinese).
- [28] Hamilton W D. Extraordinary sex ratios[J]. Science, 1967, 156(3774): 477-488.
- [29] Smith J M, Price G R. The logic of animal conflict[J]. Nature, 1973, 246(5427): 15-18.
- [30] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods: Ecology and Fisheries[M]. Oxford: Wiley-Blackwell, 2005: 464.
- [31] 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, Sepidiariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)[M]. Rome: FAO, 2005: 269.
- [32] Boyle P R, Pierce G J, Hastie L C. Flexible reproductive strategies in the squid *Loligo forbesi*[J]. Marine Biology, 1995, 121(3): 501-508.
- [33] Pecl G. Flexible reproductive strategies in tropical and temperate *Sepioteuthis* squids[J]. Marine Biology, 2001, 138(1): 93-101.
- [34] Mangold K. Octopus vulgaris[M]//Boyle P R. Cephalopod Life Cycles, Volume I. Species Accounts. New York: Academic, 1983: 335-364.
- [35] Mangold K, von Boletzky S, Frösch D. Reproductive biology and embryonic development of *Eledone cirrosa* (Cephalopoda: Octopoda)[J]. Marine Biology, 1971, 8(2): 109-117.
- [36] Lima F D, Leite T S, Haimovici M, et al. Population structure and reproductive dynamics of *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae) in a coastal reef environment along northeastern Brazil[J]. Fisheries Research, 2014, 152: 86-92.
- [37] Nigmatullin C M, Arkhipkin A I, Sabirov R M. Age, growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae)[J]. Marine Ecology Progress Series, 1995, 124: 73-87.
- [38] Snyder R. Aspects of the biology of the giant form of *Sthenoteuthis oualaniensis* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Arabian Sea[J]. Journal of Molluscan Studies, 1998, 64(1): 21-34.
- [39] 刘必林, 陈新军, 田思泉, 等. 西南大西洋公海阿根廷滑柔鱼性成熟的初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2008, 17(6): 721-725.
- Liu B L, Chen X J, Tian S Q, et al. Sex maturity of *Illex argentinus* in the high sea waters of Southwest Atlantic[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2008, 17(6): 721-725(in Chinese).
- [40] Hatfield E M C, Rodhouse P G. Migration as a source of bias in the measurement of cephalopod growth[J]. Antarctic Science, 1994, 6(2): 179-184.
- [41] Rasero M, Portela J M. Relationships between mating and sexual maturation of *Loligo gahi* females in Falkland waters[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1998, 78(2): 673-676.
- [42] Arkhipkin A I, Middleton D A J. Sexual segregation in ontogenetic migrations by the squid *Loligo gahi* around the Falkland Islands[J]. Bulletin of Marine Science, 2002, 71(1): 109-127.
- [43] George M J A, Hatfield E M C. First records of mated female *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae) in the Falkland Islands[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1995, 75(3): 743-745.
- [44] Hatfield E M C. Towards resolving multiple recruitment into loliginid fisheries: *Loligo gahi* in the Falkland

- Islands fishery[J]. ICES Journal of Marine Science, 1996, 53(3): 565-575.
- [45] Agnew D J, Baranowski R, Beddington J R, *et al.* Approaches to assessing stocks of *Loligo gahi* around the Falkland Islands[J]. Fisheries Research, 1998, 35(3): 155-169.
- [46] Arkhipkin A I, Grzebielec R, Sirota A M, *et al.* The influence of seasonal environmental changes on ontogenetic migrations of the squid *Loligo gahi* on the Falkland shelf[J]. Fisheries Oceanography, 2004, 13(1): 1-9.
- [47] Forsythe J W. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice[J]. Marine and Freshwater Research, 2004, 55(4): 331-339.
- [48] Shaw P W, Adcock G J. Polymorphic microsatellite DNA markers for the Patagonian squid, *Loligo gahi* (Cephalopoda)[J]. Molecular Ecology Notes, 2002, 2(3): 331-333.
- [49] Shaw P W, Arkhipkin A I, Adcock G J, *et al.* DNA markers indicate that distinct spawning cohorts and aggregations of Patagonian squid, *Loligo gahi*, do not represent genetically discrete subpopulations[J]. Marine Biology, 2004, 144(5): 961-970.
- [50] Schwarz R, Perez J A A. Age structure and life cycles of the Argentine shortfin squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in southern Brazil[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2013, 93(2): 557-565.
- [51] Lłpiński M R. Cephalopod life cycles: patterns and exceptions[J]. South African Journal of Marine Science, 1998, 20(1): 439-447.
- [52] Vidal E A G. Relative growth of paralarvae and juveniles of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) in southern Brazil[J]. Antarctic Science, 1994, 6(2): 275-282.
- [53] 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.
- [54] 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.
- [55] 陆化杰, 陈新军. 利用耳石微结构研究西南大西洋阿根廷滑柔鱼的日龄、生长与种群结构[J]. 水产学报, 2012, 36(7): 1049-1056.
- Lu H J, Chen X J. Age, growth and population structure of *Illex argentinus* based on statolith microstructure in Southwest Atlantic Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(7): 1049-1056(in Chinese).
- [56] Laptikhovskiy V V, Arkhipkin A I, Hoving H J T. Reproductive biology in two species of deep-sea squids[J]. Marine Biology, 2007, 152(4): 981-990.
- [57] 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.
- [58] Rocha F, Guerra A. Signs of an extended and intermittent terminal spawning in the squids *Loligo vulgaris* Lamarck and *Loligo forbesi* Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae)[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1996, 207(1-2): 177-189.
- [59] Laptikhovskiy V V, Arkhipkin A I, Middleton D A J, *et al.* Ovary maturation and fecundity of the squid *Loligo gahi* on the southeast shelf of the Falkland Islands[J]. Bulletin of Marine Science, 2002, 71(1): 449-464.
- [60] O'Dor R K, Wells M J. Reproduction versus somatic growth: hormonal control in *Octopus vulgaris*[J]. Journal of Experimental Biology, 1978, 77(1): 15-31.
- [61] 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.
- [62] Calow P. The cost of reproduction—a physiological approach[J]. Biological Reviews, 1979, 54(1): 23-40.
- [63] Rocha F, Guerra Á, González Á F. A review of reproductive strategies in cephalopods[J]. Biological Reviews, 2001, 76(3): 291-304.
- [64] 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.
- [65] 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.

## Reproductive characteristics of Patagonian longfin squid (*Doryteuthis gahi*) in the Southwest Atlantic Ocean

LIN Dongming<sup>1,2,3,4</sup>, ZHU Guoping<sup>1,2,3,4</sup>, CHEN Xinjun<sup>1,2,3,4\*</sup>, WEI Guangen<sup>1</sup>, CHEN Yangyang<sup>1</sup>

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

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

**Abstract:** As the coldest water spawning species among the loliginids, Patagonian longfin squid (*Doryteuthis gahi*) plays an important ecological role in the Southwestern Atlantic Ocean ecosystem. However, the information on reproductive biology of this species is very limited. So the reproductive characteristics of *D. gahi* in the southwest Atlantic Ocean, including the sexual structures, gonad development and reproductive investment were studied based on the biological measurement and statistical analysis. The results indicated that the overall sex ratio of females to males was about 1.79 : 1 and the ratio was not significantly away from the hypothesis of 1 : 1. The size-frequency was unimodal for both sexes in dorsal mantle length and body mass, and no significant difference of growth between females and males was determined according to the length-weight relationship analysis. In females, the gonadosomatic index (*GSI*) ranged from 0.11 to 6.44, and the nidamental gland index (*NGI*) ranged from 10.74 to 36.51. There was significant correspondence between these two indices. In males, the *GSI* ranged from 0.29 to 5.75, and the spermatophoric complex index (*SCI*) ranged from 0.06 to 1.21. However, there was no statistical correlation between these two indices. The condition (defined as the residuals from the body weight-dorsal mantle length relationships) of females decreased with maturity, while the reproductive investment (defined as the residuals from the reproductive system weight-dorsal mantle length relationships) increased with sexual maturation onwards. In contrast to females, the condition of males increased with maturity, while the reproductive investment decreased during the course of sexual maturation. Though a slightly negative relationship was found between the condition and reproductive investment for both sexes, the condition was not significantly correlated with the reproductive investment. These findings implied that sourcing energy for reproduction in *D. gahi* might be mainly on exogenous, and the reproductive strategy was more inclined to the intermittent spawning strategy.

**Key words:** *Doryteuthis gahi*; gonadosomatic index; reproductive investment; sex ratio; Southwest Atlantic Ocean

**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)