

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.19224

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

韩飞¹, 陈新军^{1, 2, 3, 4}, 林东明^{1, 2, 3, 4}

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: 头足类生长速度快、寿命短, 生长发育对栖息环境波动变化的敏感性高。组织能量积累是衡量生物体内能量储备及其与环境效应的重要指标。为了掌握茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)生长发育及其对栖息环境的适应性, 本文利用组织能量密度测定技术和广义可加模型(generalized additive model, GAM)分析方法, 对赤道海域茎柔鱼肌肉和性腺组织的能量积累及其与环境因子的效应关系进行了分析研究。结果显示, 茎柔鱼雌雄性个体肌肉组织能量积累随个体生长发育显著增加, 主要受到地理纬度和海表温的影响。性腺组织能量积累在性腺成熟前后差异性显著, 能量积累过程与地理经纬度、海表温和叶绿素浓度等关系密切。以上结果表明, 赤道海域茎柔鱼肌肉和性腺组织能量随着生长发育不断积累。两者的能量积累与环境因子关系存在组织特殊性, 海表温是肌肉组织能量积累的重要环境效应因子, 而性腺组织能量积累同时受到海表温和叶绿素浓度变化的影响。此外, 雌性个体性腺组织能量积累随着经度自东向西增加显著, 表明这些个体具有显著的离岸索饵育肥洄游习性。

关键词: 茎柔鱼; 能量积累; 海表温; 叶绿素浓度; 生活史策略

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)04-0427-11

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)隶属于柔鱼科(Ommastrephidae), 茎柔鱼属(*Dosidicus*), 广泛分布在东太平洋海域, 栖息水层深度可达 1200 m^[1]。茎柔鱼生命周期短、世代更替快^[2], 并且资源量丰富, 是世界远洋渔业的重要捕捞对象, 年产量达 70 万 t^[3]。同时, 茎柔鱼既是海洋甲壳类、鱼类和头足类的重要捕食者, 也是黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacares*)、剑鱼(*Xiphias gladius*)和抹香鲸(*Physeter macrocephalus*)等较高等级海洋捕食者的重要饵料生物。在海洋生态系统中, 茎柔鱼起着链接低营养级生物与较高营养级生物之间能量流动的重要作用^[4]。

组织能量积累是生物体同化作用与异化作用共同作用的结果, 可以衡量生物能量储备水平^[5-6]; 并且, 能量积累方式和储备水平决定着生物体的生活史策略及其繁衍^[7]。类似于其他头足类, 茎柔鱼终身一次繁殖、多次产卵, 并且对海洋环境变化的敏感性高, 极易受其栖息海域环境波动的影响^[8]。在 1~2 年的生命周期里, 茎柔鱼组织能量的积累及其在组织之间的有效投入分配是其繁衍成效(reproductive effect)最大化的基础^[9-10]。目前有关茎柔鱼组织能量积累的文章较少, 仅见魏嫣然等^[11]对茎柔鱼的肌肉组织能量积累进行了分析, 而对茎柔鱼组织能量积累与环境因子之间效应关

收稿日期: 2019-08-11; 修订日期: 2019-08-31.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41876144, 41876141); 上海市自然科学基金项目(16ZR1415400).

作者简介: 韩飞(1993-), 女, 硕士. E-mail: 857265112@qq.com

通信作者: 林东明, 副研究员. E-mail: dmlin@shou.edu.cn

系的研究尚未见报道。

本研究利用组织能量密度测定技术,分析茎柔鱼生长发育过程中肌肉、性腺等组织的能量积累;同时,利用广义可加模型(generalized additive model, GAM)对肌肉组织和性腺组织能量积累与海洋环境因子之间的关系进行研究,以期掌握该种类生长发育过程中组织能量积累的变化规律,为可持续开发利用该种类资源提供科学基础。

1 材料与方法

1.1 材料来源

样本采集时间为 2017 年 6—8 月,采集海域为 0°09'S~8°26'S, 84°09'W~102°30'W。样本经冷冻保存运回实验室进行解剖分析。共解剖分析样本 218 尾(表 1),其中雄性个体 116 尾,雌性个体 102 尾。具体采样地点月份见图 1。

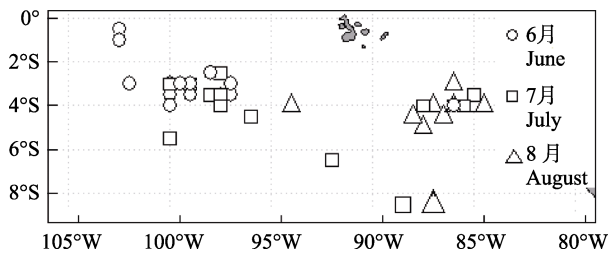


图 1 赤道海域茎柔鱼采样站点图
Fig. 1 The sample stations of *Dosidicus gigas* in equatorial waters of eastern Pacific Ocean

1.2 生物学测定

实验室解冻后进行生物学测定,测定内容包括胴长(mantle length, ML)、体重(body weight, BW)和性腺成熟度(maturity stage, MAT)。胴长测定精确至 0.01 mm,重量精确至 0.01 g(表 1)。

以 Arkhipkin^[12]和 ICES^[13]性腺成熟度划分标准为基础,结合茎柔鱼生殖系统发育情况,等进行 I、II、III、IV、V、VI、VII 和 VIII 共 8 个时期的鉴别,其中, I 期为未发育期, II 期为开始发育期, 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 期为产卵繁殖期, VIII 期为繁殖后期。鉴别结果显示,实验样本未发现繁殖后(VIII 期)个体(表 1)。

表 1 茎柔鱼实验样本的生物学数据
Tab. 1 The biological information of *Dosidicus gigas* specimens n=218; $\bar{x}\pm SD$

性别 gender	性腺成熟度 maturity stage	尾数 number	胴长/mm mantle length	体重/g body weight
雄性 male	I	21	235.57±19.78	372.95±98.02
	II	27	244.07±26.04	428.74±157.68
	III	9	260.11±26.18	483.78±140.87
	IV	12	278.33±46.36	699.50±330.30
	V	15	287.13±41.19	709.67±286.91
	VI	12	285.17±31.73	472.33±201.99
	VII	20	286.05±35.50	650.15±237.33
总计 pooled		116	260.86±37.55	526.82±241.88
雌性 female	I	19	265.79±39.81	611.89±293.09
	II	39	275.05±36.21	652.67±263.00
	III	21	276.76±39.72	673.71±269.38
	IV	9	309.00±36.33	949.11±266.68
	V	6	335.50±30.63	1122.17±308.17
	VI	8	333.88±59.96	999.88±426.78
总计 pooled		102	282.49±42.83	730.41±321.61

1.3 组织能量测定

根据性腺成熟度等级,采集胴体肌肉组织样本 5 g 左右。采集每尾茎柔鱼样本的整个性腺组织(雌性: 缠卵腺、输卵管、卵巢; 雄性: 精荚复合体、精巢)。称量组织样本的湿重。置于冷冻干燥机(Christ Alpha 1~4/LDplus) -80 ℃冷冻干燥^[5],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;然后,在 Parr 6100 型氧弹热量仪中测定组织能量密度(energy density, ED) (Parr Instrument Company, Moline, IL, USA),单位为 kJ/g。

对肌肉和性腺组织的绝对组织能量进行计算,计算公式为

$$AE_i = ED_i \times TW_i \times \frac{DW_i}{WW_i}$$

式中, AE 为绝对组织能量,单位 kJ; ED 为组织能量密度,单位 kJ/g; TW 为组织的总湿重,单位为 g; DW 为组织样本冷冻干燥后的干重,单位为 g; WW 为组织样本冷冻干燥前的湿重,单位为 g; i 为肌肉组织或性腺组织。

1.4 数据分析

ANOVA 检验不同性腺成熟度下,组织能量

积累的差异性。利用 GAM 模型对雌雄性个体不同组织的能量积累与环境数据拟合分析; 分析茎柔鱼雌雄性个体的肌肉与性腺组织的能量与经度(longitude)、纬度(latitude)、海表面温度(sea-surface temperature, SST)和叶绿素浓度(chlorophyll-a, Chl a)等非生物海洋环境因子之间的关系。GAM 的表达形式如下:

$$\text{TiE} \sim s(\text{LON}) + s(\text{LAT}) + s(\text{SST}) + s(\text{Chl a})$$

式中, TiE 分别为雌性肌肉、雌性性腺、雄性肌肉和雄性性腺的组织能量; LON 代表经度; LAT 为纬度; SST 为海表面温度; Chl a 为叶绿素浓度。利用 K-W 检验对不同组织能量的数据分布类型进行分析。雌雄性个体的肌肉与雄性个体性腺组织能量的数据分布均服从 Poisson 分布, 而雌性个体的性腺组织的能量数据需对其进行 log 转化后服从正态分布。以 AIC 为准则进行 GAM 拟合优度检验, 其值越小, 表明模型的拟合效果越好。利用 F 检验评估各因子的显著性。

其中, 海表面温度和叶绿素浓度海洋环境因子数据来源于美国 NOAA 全球海洋观测数据库 (<http://oceanwatch.pifsc.noaa.gov>), 时间为 2017 年 6—8 月, 时间分辨率为月; 海表面温度的空间分辨率为 $0.05^\circ \times 0.05^\circ$, 叶绿素浓度的空间分辨率为 $0.05^\circ \times 0.05^\circ$ 。考虑到茎柔鱼样本采样站点可能与 SST、Chl a 的不一致, 为此将以采样站点为中心点, 对其距离最近 4 点(上、下、左、右)的 SST、Chl a 取平均值作为采样站点的 SST、Chl a。

初步分析显示, 样本采集海域站点的海表面温度为 $26.97 \sim 30.36^\circ\text{C}$, 平均值为 $(28.90 \pm 0.70)^\circ\text{C}$, 在近岸附近海表面温度偏高(图 2A)。海表面叶绿素浓度为 $0.10 \sim 0.85 \text{ mg/m}^3$, 平均值为 $(0.21 \pm 0.11) \text{ mg/m}^3$, 离岸较远的海域内叶绿素浓度比近岸海域的叶绿素浓度要高。

利用 Excel 2007 和 SPSS 20.0 等进行数据处理。结果使用平均值 $\pm$ 标准差($\bar{x} \pm \text{SD}$)表示。GAM 拟合采用 R 语言数据包和 mgcv 数据包进行处理。

2 结果与分析

茎柔鱼雄性个体胴长为 $(260.86 \pm 37.55) \text{ mm}$,

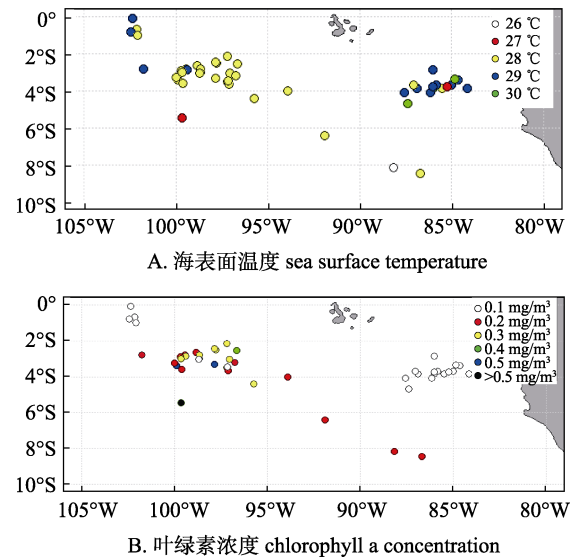


图2 茎柔鱼采样站点的海表面温度和叶绿素浓度分布
数据显示为平均海表面温度和平均海表面叶绿素浓度。

Fig. 2 Distribution of sea surface temperature and chlorophyll-a concentration for the sampling stations of *Dosidicus gigas* in eastern Pacific Ocean
Data are represented as average surface temperature and average surface chlorophyll a concentration.

体重为 $(526.82 \pm 241.88) \text{ g}$; 雌性个体胴长为 $(282.49 \pm 42.83) \text{ mm}$, 体重为 $(730.41 \pm 321.61) \text{ g}$ 。实验样本中未发现繁殖后期(VIII 期)个体, 雄性个体中性腺成熟度最高为 VII 期, 雌性个体中性腺成熟度最高为 VI 期(表 1)。

2.1 肌肉组织能量变化

茎柔鱼雄性个体肌肉组织的能量为 $880.88 \sim 6074.92 \text{ kJ}$, 平均值为 $(2566.50 \pm 120.34) \text{ kJ}$ 。随着个体性腺发育, 雄性胴体组织能量不断积累, 在 V 期时能量积累达到最大值, 为 $(3556.50 \pm 1572.74) \text{ kJ}$ 。ANOVA 检验显示, 不同性腺成熟度等级之间, 胴体组织的能量积累存在极显著性差异($F=5.79, P<0.01$), 在 V 期时能量积累达到最大值。然而, 性腺成熟度等级 III 期之后, 胴体组织能量不存在显著性差异(Tukey HSD, $P>0.05$); 在 VI 期, 能量积累有所下降但不显著(Tukey HSD, $P>0.05$), 随后在 VII 期时呈上升趋势(图 3A)。

茎柔鱼雌性个体肌肉组织的能量为 $1285.54 \sim 7929.03 \text{ kJ}$, 平均值为 $(3519.94 \pm 1515.31) \text{ kJ}$ 。随着个体性腺发育, 雌性胴体组织能量积累极显著($F=6.01, P<0.01$), 在 V 期时能量积累达到最大值,

为 (6078.60 ± 1289.41) kJ。并且, Tukey HSD 多重比较进一步显示, 雌性个体在性腺成熟度 V 期时, 与个体性腺未成熟时存在显著性差异($P < 0.05$); 在 VI 期时, 能量积累有所下降但不显著($P > 0.05$) (图 3B)。

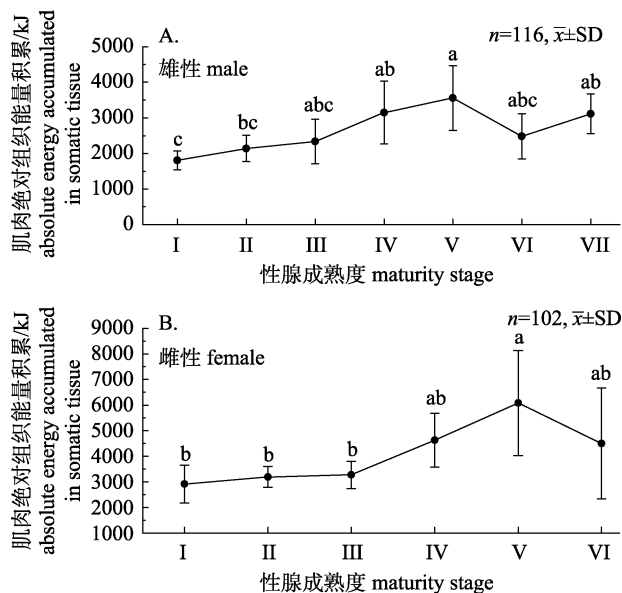


图 3 不同性腺成熟度茎柔鱼雌雄个体

肌肉组织能量分布

各组平均值中標示的不同字母表示 Tukey HSD 检验差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 3 Energy accumulated in somatic tissues during the course of maturation in male and female *Dosidicus gigas*. Mean values with different scripts are significantly different ($P < 0.05$) as determined by Tukey HSD test.

2.2 性腺组织能量变化

茎柔鱼雄性个体性腺组织的能量积累为 1.08~162.81 kJ, 平均值为 (40.18 ± 33.98) kJ。随着生长发育, 雄性个体的性腺组织的能量积累增加显著($F = 28.39$, $P < 0.01$), 并且在 VI 期时性腺能量积累达到最大值, 为 (69.36 ± 25.84) kJ。其中, 在 III~IV 时性腺组织的能量积累快速增长(Tukey HSD, $P = 0.009$), 在 VII 期时组织能量积累稍有下降但不显著(Tukey HSD, $P = 0.79$) (图 4A)。

茎柔鱼雌性个体性腺组织的能量积累为 0.12~1080.15 kJ, 平均值为 (110.50 ± 251.09) kJ。在 I~III 期时性腺组织的能量积累较低且变化不显著(Tukey HSD, $P > 0.05$), 在 V 期后组织能量积累增加迅速(Tukey HSD, $P < 0.01$), 并在 VI 期时达到最

大值, 为 (243.19 ± 85.98) kJ (图 4B)。

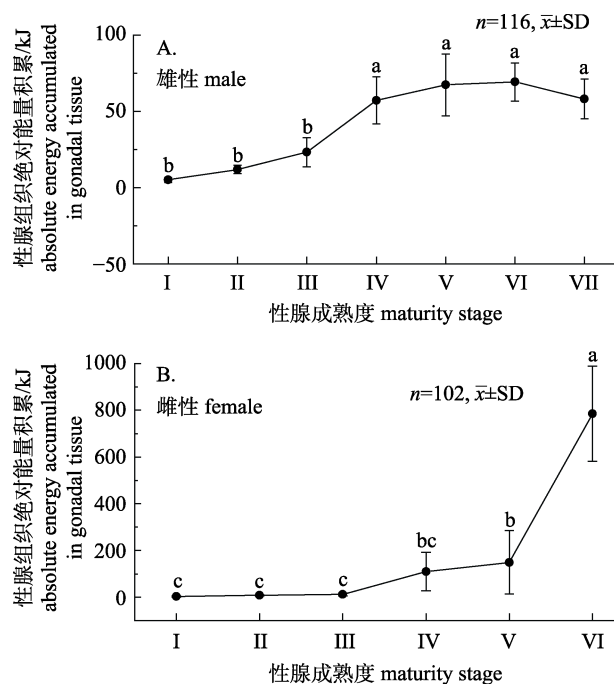


图 4 不同性腺成熟度茎柔鱼雌雄个体的

性腺组织能量积累分布

各组平均值中標示的不同字母表示 Tukey HSD 检验差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 4 Energy accumulated in gonadal tissues during the course of maturation in male and female *Dosidicus gigas*. Mean values with different scripts are significantly different ($P < 0.05$) as determined by Tukey HSD test.

2.3 组织能量的时间变化

分析显示, 雄性个体肌肉和性腺组织的能量积累在 8 月时为最高, 分别为 (3133.81 ± 1116.52) kJ 和 (54.58 ± 44.60) kJ (图 5A)。ANOVA 检验显示, 不同月份之间组织能量不存在显著性差异(肌肉: $F = 2.62$, $P = 0.08$; 性腺: $F = 2.53$, $P = 0.09$)。

与雄性个体相似, 雌性个体肌肉组织的能量积累亦在 8 月时达到最大值, 为 (3896.00 ± 1594.71) kJ; 然而, 性腺组织的能量积累则在 6 月份时达到最大值, 为 (149.32 ± 234.14) kJ (图 5B)。经 ANOVA 检验发现, 不同月份之间的肌肉和性腺组织的能量积累均不存在显著性差异(肌肉: $F = 1.33$, $P = 0.27$; 性腺: $F = 0.17$, $P = 0.85$)。

2.4 肌肉组织能量积累的环境效应

GAM 模型分析显示, 纬度和海表温与雄性个体肌肉组织的能量积累存在显著的相关性, 模型

的总体偏差解释率为 73.8% (表 2)。其中, 在 4°S 时, 组织能量积累具有相对较大值, 而在 3°S 附近时积累最小, 随之呈增加趋势(图 6A)。在海表温小于 29.3 °C 时, 肌肉组织能量积累呈下

降趋势, 随后肌肉组织能量积累增加迅速, 并在海表温约 29.8 °C 时积累达到最大值。在海表温超过 30 °C 后, 肌肉组织能量积累呈下降趋势 (图 6B)。

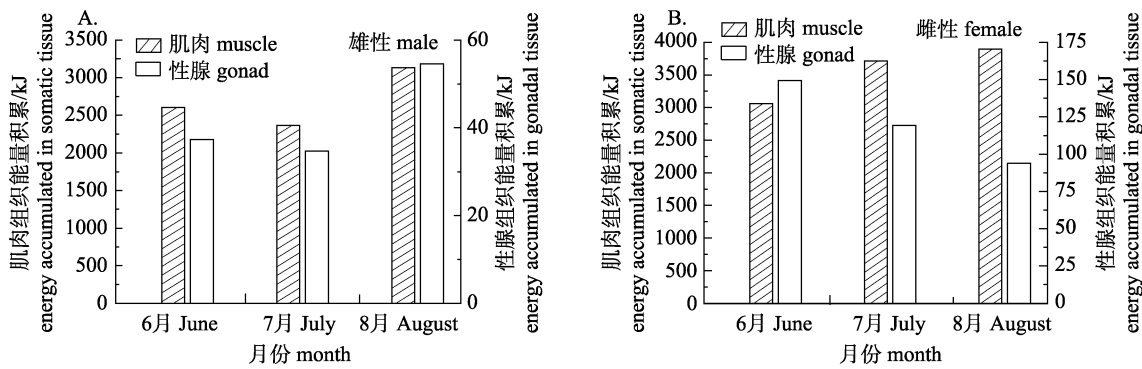


图 5 不同月份茎柔鱼雌雄个体的肌肉和性腺组织能量积累分布

Fig. 5 Energy accumulated in somatic and gonadal tissues as the progress of sample months in male and female *Dosidicus gigas*

表 2 茎柔鱼肌肉组织能量与海表面环境因子、经纬度的 GAM 拟合模型的因子显著性

Tab. 2 The significance of sea-surface oceanographic variables, longitude and latitude on the soma energy accumulation in *Dosidicus gigas* based on the generalized additive model (GAM) analyses

性别 gender	解释变量 explanatory variable				偏差解释率/% deviance explained	AIC	R ²
	经度 LON	纬度 LAT	海表温 SST	叶绿素浓度 Chl a			
雄性 male	—	$F=6.89, P=0.00$	$F=2.20, P=0.06$	$F=1.79, P=0.18$	73.8	607.06	0.61
雌性 female	$F=0.115, P=0.74$	$F=4.44, P=0.00$	$F=2.92, P=0.03$	$F=2.63, P=0.12$	70.9	337.28	0.56

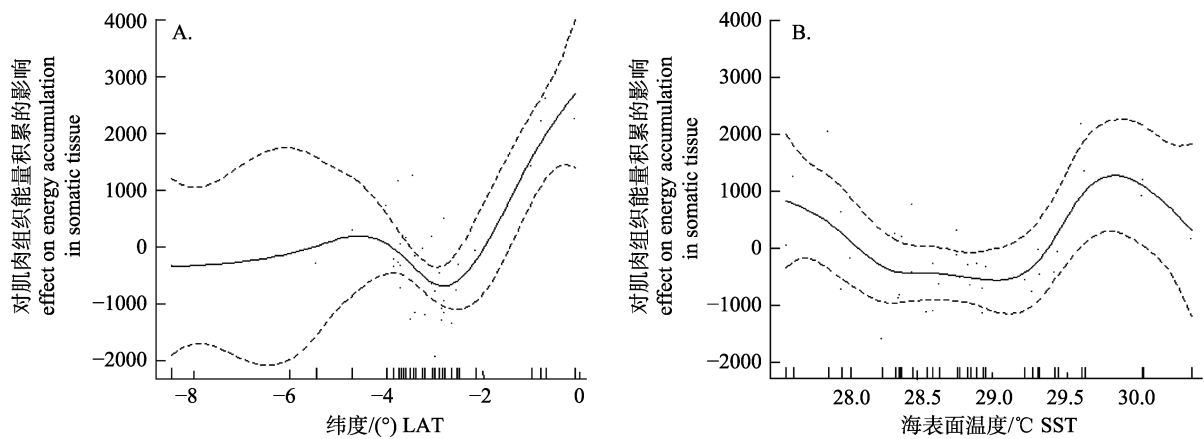


图 6 纬度和海表温对茎柔鱼雄性个体肌肉组织能量积累影响的 GAM 模型分析图

Fig. 6 The influence of latitude (A) and sea surface temperature (B) on soma energy in male *Dosidicus gigas* based on generalized additive model (GAM) analyses

GAM模型分析显示, 纬度和海表温与雌性个体肌肉组织的能量积累存在显著的相关性, 模型的总体偏差解释率为 70.9% (表 2)。其中, 肌肉组织能量积累随着纬度由低纬向高纬变化而逐渐增加(图 7A)。同时, 肌肉组织能量积累会随着海表

温的升高而增加(图 7B)。

2.5 性腺组织能量积累的环境效应

GAM 模型分析显示, 纬度、海表温和叶绿素浓度对雄性个体性腺组织能量积累存在显著相关性, 模型的总体偏差解释率为 71.1% (表 3)。其中,

在 4°S 时, 组织能量积累具有相对较大值; 随之, 组织能量下降, 在 3°S 附近时, 组织能量较低; 随后组织能量呈增加的趋势(图 8A)。在海表温小于 28.5 °C 时, 肌肉组织能量积累逐渐下降, 随后肌肉组织能量呈缓慢增加趋势。在海表温约 29.8 °C 时积累达到最大值, 随后呈下降趋势(图 8B)。茎柔鱼雄性个体性腺组织能量与叶绿素浓度成正比, 随着叶绿素浓度的增加, 性腺组织能量的积累增加(图 8C)。

GAM 模型分析显示, 经度、海表温和叶绿素

浓度与雌性个体性腺组织能量积累存在显著相关性, 模型的总体偏差解释率为 61.8% (表 3)。其中, 经度与性腺组织能量呈负相关关系, 随着经度的由西向东变化, 性腺组织能量降低(图 9A)。海表温与性腺组织能量呈正相关关系, 随着海表温的升高, 性腺组织能量增加(图 9B)。在叶绿素浓度小于 0.2 mg/m³ 时, 雌性个体性腺组织能量积累迅速下降。随后呈上升趋势, 在叶绿素浓度约 0.28 mg/m³ 时雌性性腺组织能量最大。随后, 雌性性腺组织能量积累呈下降趋势(图 9C)。

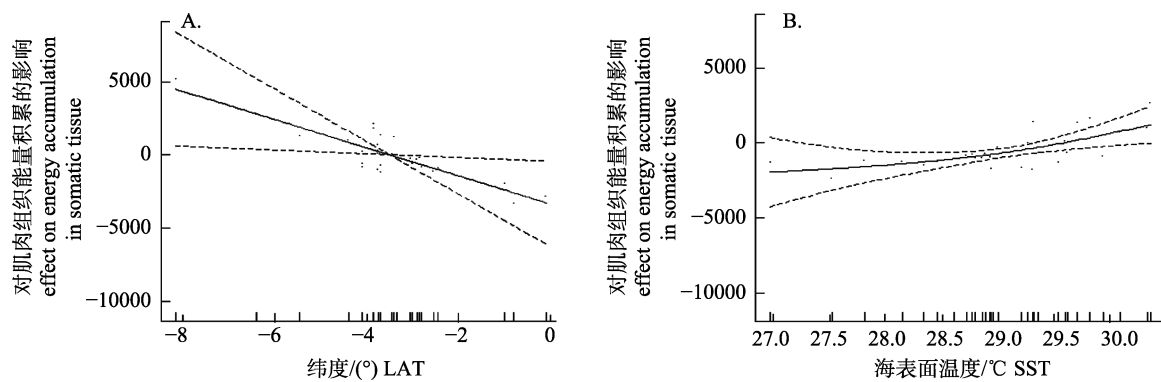


图 7 纬度和海表温对茎柔鱼雌性个体肌肉组织能量积累影响的 GAM 模型分析图
Fig. 7 The influence of latitude and sea surface temperature on soma energy accumulation in female *Dosidicus gigas* based on generalized additive model (GAM) analyses

表 3 茎柔鱼性腺组织能量与海表面环境因子、经纬度的 GAM 拟合模型的因子显著性
Tab. 3 The significance of sea-surface oceanographic variables, longitude and latitude on the gonadal tissue energy accumulation in *Dosidicus gigas* based on the generalized additive model (GAM) analyses

性别 gender	解释变量 explanatory variables				偏差解释率/% deviance explained	AIC	R ²
	经度 LON	纬度 LAT	海表温 SST	叶绿素浓度 Chl a			
雄性 male	—	$F=4.88, P=0.00$	$F=3.08, P=0.02$	$F=4.55, P=0.04$	71.1	335.56	0.57
雌性 female	$F=11.72, P=0.00$	—	$F=2.87, P=0.08$	$F=1.43, P=0.02$	61.8	72.13	0.41

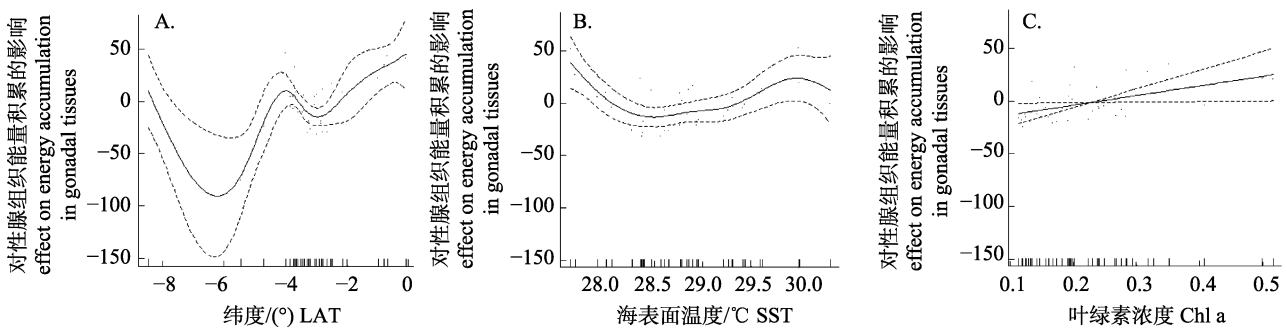


图 8 纬度、海表温和叶绿素浓度对茎柔鱼雄性个体性腺组织能量积累影响的 GAM 模型分析图
Fig. 8 The influence of latitude, sea surface temperature and chlorophyll a concentration on gonadal tissue energy accumulation in male *Dosidicus gigas* based on generalized additive model (GAM) analyses

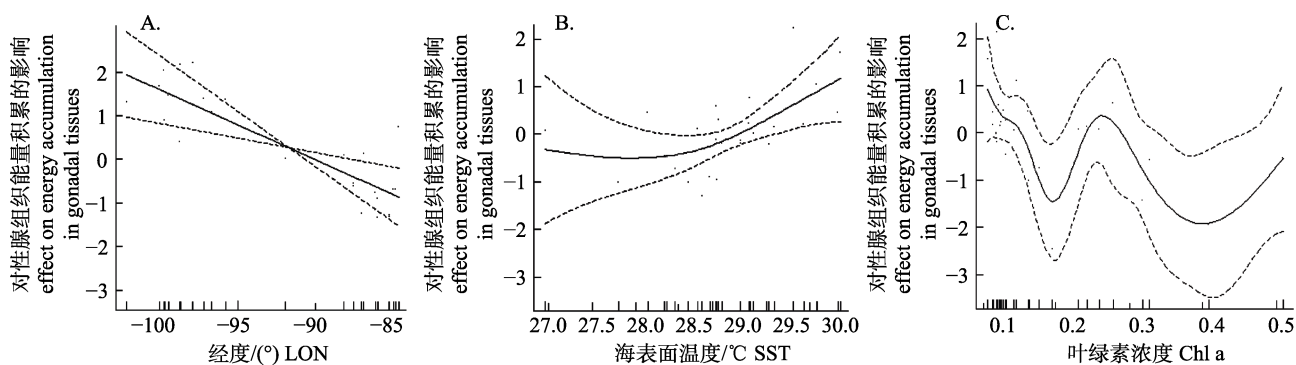


图9 经度、海表温和叶绿素浓度对茎柔鱼雌性个体性腺组织能量积累影响的 GAM 模型分析图

Fig. 9 The influence of longitude, sea surface temperature and chlorophyll a concentration on gonadal tissue energy accumulation in female *Dosidicus gigas* based on generalized additive model (GAM) analyses

3 讨论

3.1 个体发育过程中组织能量的变化

短生命周期的头足类生长速率快, 能量代谢率高, 个体通过摄食获取的能量主要用于生长发育和繁殖^[14]。用于生长和繁殖的能量是决定生活史特征的重要因素, 如繁殖成功率、远距离洄游耗能和抵御食物匮乏能力等^[9-10]。个体对组织能量的积累及其有效合理分配是实现后代繁衍最大化的基础^[5-6]。本研究对不同性腺发育时期的肌肉和性腺组织能量密度进行测定, 发现雌雄性个体的肌肉组织能量积累随着性腺发育增加显著, 在生理性成熟后期(V 期)时达最大值, 这可能与该种类体细胞持续生长的生活史特性密切相关。已有研究发现, 茎柔鱼雌、雄性个体的体重与其年龄分别符合指数和幂函数关系, 说明这些个体一直处于生长发育状态^[15]。同时, 茎柔鱼为多次产卵, 在其一生中可产卵 10~14 次, 且在两个产卵事件之间保持着积极的摄食行为和正常的体细胞生长^[16]。因此, 这些个体的肌肉和性腺等组织随着性腺发育不断地积累能量, 且这个积累过程是其个体持续生长发育及其多次产卵策略的体现。

同时, 本研究发现茎柔鱼雌雄性个体肌肉组织能量积累均在性腺功能性成熟期(VI 期)时呈下降趋势, 可能与其生殖投入方式有关。茎柔鱼为外源性生殖投入, 在性腺成熟后期会部分转化肌肉组织中储存能量以满足性腺发育所需能量^[17]。此外, 本研究发现雌雄性个体性腺组织能量在性

腺成熟前后存在显著差异性。已有研究发现茎柔鱼性腺成熟后性腺组织中的蛋白质和氨基酸等营养物质成分显著增加^[18], 而营养物质含量决定了水生生物的组织能量, 因此性腺组织能量在性成熟前后差异性大。

3.2 组织能量的时空变化

茎柔鱼全年产卵, 同时存在两个明显的产卵高峰期, 主要为 10 月—翌年 1 月以及 7—8 月^[19]。本研究分析了 6 月、7 月和 8 月茎柔鱼的性腺和肌肉组织的能量分布, 雄性个体性腺组织的能量积累随着月份的变化而逐渐增加, 在 8 月时达到了最大值。而雌性个体性腺组织的能量积累却逐渐减少, 8 月时性腺组织能量最低。茎柔鱼营多次产卵策略^[20]且雄性个体的发育要早于雌性个体^[21]。雄性个体性腺组织积累能量呈增加趋势, 可能是进入了下一次产卵能量积累过程中。处于繁殖高峰期的雌性个体, 其成熟卵子大量排出, 致使性腺组织能量积累下降。与性腺组织能量变化不同, 茎柔鱼的肌肉组织能量积累随着月份的变化不断增加, 可能与其摄食行为有关。茎柔鱼在繁殖过程中仍然保持积极的摄食行为, 进而维持体细胞的持续生长^[16]。

本研究中茎柔鱼雄性个体的肌肉组织能量积累自低纬度向高纬度海域呈先下降后增加的趋势, 在 3°S 时组织能量积累最低。雌性个体肌肉组织能量积累随低纬向高纬海域逐渐增加, 与魏嫣然等^[11]研究结果相同。雄性个体的结果差异可能由有所样本在纬度上分布较集中所致, 还需要

进一步分析。茎柔鱼在秘鲁沿岸北部($3^{\circ}\text{S}\sim 8^{\circ}\text{S}$)产卵,所产的大部分鱼卵随秘鲁海流向北流动,随之向西偏移,卵子孵化后仔稚鱼随海流被输送到南赤道流水域^[22-23]。因此,在茎柔鱼生长发育过程中,会受到海流影响由东向西洄游(即由近岸的产卵场向离岸的索饵场洄游)。本研究茎柔鱼雌性个体性腺组织能量积累随着经度由东向西不断增加的过程与个体索饵洄游相一致。

3.3 环境因子对组织能量的影响

头足类对海洋环境变化敏感性高,并具有高度的环境适应性^[24]。各环境因子对茎柔鱼的不同生长阶段的影响不同^[31]。本文中茎柔鱼的所在海域主要受到秘鲁海流和南赤道暖流影响。海流的强弱会影响海域的栖息环境,对茎柔鱼生活史产生影响^[25]。赤道海域中的温跃层较靠近海表面,同时起着营养跃层的作用^[26]。因此赤道海域表层较深层海水中营养物质丰富,使得茎柔鱼在赤道海域中的栖息水层靠近海表面。本研究分析发现茎柔鱼雌雄性个体的肌肉和性腺组织的能量积累与海表面温度密切相关,表明海表面环境因子对茎柔鱼的生长发育有重要影响。在海表温约 29.8°C 时,雄性个体肌肉和性腺组织能量积累达到最大值;当海表温超过 30°C 后,组织积累能量开始下降。与雄性个体肌肉和性腺组织能量积累略有不同,雌性个体肌肉和性腺组织的能量积累随着海表温的升高而逐渐增加;当海表温超过 30°C 时,未出现下降趋势。茎柔鱼为广温性海洋生物,其仔稚鱼大多分布在较温暖的水域环境内,平均的海表面温度为 $27.7\sim 29.4^{\circ}\text{C}$ ^[27]。与仔稚鱼相比,成鱼对海表面温度的耐受范围更广,其耐受最高可以达到 $30\sim 32^{\circ}\text{C}$,最低耐受温度为 $4.0\sim 4.5^{\circ}\text{C}$ ^[28]。在水温较高的海域中,成鱼相对于仔稚鱼具有更好的环境适应性;加之,成鱼的组织能量要高于仔稚鱼。所以,随着水温的升高,肌肉和性腺组织能量积累随之不断增加。然而,当水温过高时会对海洋生物的新陈代谢速率产生影响,使新陈代谢速率和活动水平分别下降 31% 和 45%^[29]。因此在海表温超过 30°C 后,雄性个体的肌肉和性腺组织能量积累下降。由于雌性个体为保证后代繁殖率,其个体大小相对雄性要大,更能适应环境,

温度耐受力更强^[30]。所以雌性个体能量积累在海表温超过 30°C 后未出现下降趋势。

方学燕等^[31]发现茎柔鱼多分布在叶绿素浓度为 $0.06\sim 0.5\text{ mg/m}^3$ 海域内,本研究发现茎柔鱼雌雄性个体的性腺组织能量积累与初级生产力(叶绿素浓度)密切相关。叶绿素浓度为 $0.1\sim 0.5\text{ mg/m}^3$ 时,会对雌雄性个体的性腺发育产生显著影响。雄性个体性腺组织能量积累与叶绿素浓度之间呈正相关,能量积累随着叶绿素浓度的增加而增加,组织发育也越好。这可能是其外源性生殖投入策略所致^[19],性腺发育所需能量来自摄食,饵料的丰富度对其性腺发育起着重要作用。与不同的是雌性个体在叶绿素浓度为 0.2 mg/m^3 时,性腺组织能量相对较低,随之呈增加的趋势,这可能与雌雄性个体间生殖系统不同有关。林东明等^[32]概括了头足类雌雄性个体的生殖系统,其组织结构和功能特点差异性大。Robinson 等^[33]发现叶绿素浓度并不是越高越适合茎柔鱼的生存,对雌雄性个体性腺发育产生影响的叶绿素浓度也会有所不同。本研究中雌性个体的性腺组织能量随经度由东向西变化而显著增加。还有研究发现大洋性头足类的生长发育过程中,其育肥场海域的海表面温度要低于产卵场,而育肥场的叶绿素浓度要高于产卵场^[34]。因此推测本研究的东部离岸海域为育肥场,茎柔鱼由东向西洄游以索饵育肥。

综上所述,在茎柔鱼生长发育过程中,肌肉组织能量积累显著增加,海表温是影响肌肉组织能量积累的主要因素。营外源性生殖投入策略的茎柔鱼,其性腺组织能量随个体发育显著增加且性成熟前后存在显著性差异,而海表温和饵料丰富度(叶绿素浓度)对性腺发育有重要影响作用。雌性个体性腺组织能量积累随经度由东向西变化而显著增加,且叶绿素浓度也随之增加,表明这些个体随着生长发育自东向西进行离岸的索饵育肥洄游。同时,相对于雄性,雌性个体的肌肉、性腺组织能量积累表现出更广的海表面温度适应范围,并且随着海表面叶绿素浓度增加表现出一定的波动性。所以这种差异性可能是雌雄个体对栖息环境的适应具有性别特殊性所致,但是具体原因还需要后续深入研究。

参考文献:

- [1] Wang Y G, Chen X J, Liu B L. Cephalopod in the World[M]. Beijing: China Ocean Press, 2009: 190-194. [王尧耕, 陈新军, 刘必林. 世界头足类[M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 190-194.]
- [2] Nigmatullin C M, Nesis K N, Arkhipkin A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 9-19.
- [3] FAO. The state of world fisheries and aquaculture 2016, contributing to food security and nutrition for all[R]. Rome: FAO Fishery Information, Data and Statistics Unit, 2016.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] 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.
- [7] Stearns S C. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects[J]. Naturwissenschaften, 2000, 87: 476-486.
- [8] Boavida-Portugal J, Moreno A, Gordo L, et al. Environmentally adjusted reproductive strategies in females of the commercially exploited common squid *Loligo vulgaris*[J]. Fisheries Research, 2010, 106(2): 193-198.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] 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. [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.]
- [12] 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.
- [13] ICES. Report of the workshop on sexual maturity staging of cephalopods, 8-11 November 2010[R]. Livorno: ICES, 2010: 1-97.
- [14] O'Dor R. Cephalopod life cycles. Volume 2: Comparative reviews by P. R. Boyle[J]. The Quarterly Review of Biology, 1988, 63(2): 227-228.
- [15] Chen X J, Lu H J, Liu B L, et al. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2011, 91(1): 229-235.
- [16] Salman A. Fecundity, spawning strategy and oocyte development of shortfin squid *Alloteuthis media* (Myopsida: Loliginidae) in the Eastern Mediterranean[J]. Cahiers de Biologie Marine, 2014, 55(2): 163.
- [17] Han F, Chen X J, Lin D M, et al. The body condition and reproductive investment of *Dosidicus gigas* in the equatorial waters of eastern Pacific Ocean[J/OL]. Journal of Fisheries of China, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.S.20190410.1147.004.html>. [韩飞, 陈新军, 林东明, 等. 东太平洋赤道海域茎柔鱼体征生长及生殖投入[J/OL]. 水产学报, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.S.20190410.1147.004.html>.]
- [18] 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.
- [19] Tafur R, Villegas P, Rabí M, et al. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 33-50.
- [20] Hu G Y, Fang Z, Chen X J. Review on the life history of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(8): 1315-1328. [胡贯宇, 方舟, 陈新军. 东太平洋茎柔鱼生活史研究进展[J]. 水产学报, 2018, 42(8): 1315-1328.]
- [21] Tafur R, Keyl F, Argüelles J. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in relation to environmental variability of the northern Humboldt Current System[J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 400: 127-141.
- [22] Anderson C I H, Rodhouse P G. Life cycles, oceanography and variability: Ommastrephid squid in variable oceanographic environments[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 133-143.
- [23] Ichii T, Mahapatra K, Watanabe T, et al. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome dur-

- ing 1997 El Niño and 1999 La Niña[J]. Marine Ecology Progress Series, 2002, 231: 151-166.
- [24] Wang L L, Zhang X M, Wang Z, et al. Morphological characteristics and genetic differentiation of a breeding population of *Sepia esculenta* in Qingdao[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(2): 342-352. [王林龙, 张秀梅, 王展, 等. 青岛近岸金乌贼繁殖群体形态特征及遗传分化[J]. 中国水产科学, 2019, 26(2): 342-352.]
- [25] Staaf D J. Reproduction and early life of the Humboldt squid[D]. Stanford: Stanford University, Department of Biological Sciences, 2010.
- [26] Fernández-Álamo M A, Färber-Lorda J. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review[J]. Progress in Oceanography, 2006, 69(2-4): 318-359.
- [27] Camarillo-Coop S, Salinas-Zavala C A, Manzano-Sarabia M, et al. Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2011, 91(4): 807-814.
- [28] Rocha F, Guerra Á, González Á F. A review of reproductive strategies in cephalopods[J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2001, 76(3): 291-304.
- [29] Rosa R, Seibel B A. Synergistic effects of climate-related variables suggest future physiological impairment in a top oceanic predator[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(52): 20776-20780.
- [30] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods: Ecology and Fisheries[M]. United Kingdom: Blackwell Science, 2005: 321-467.
- [31] Fang X Y, Chen X J, Feng Y J, et al. Study of spatial distribution for *Dosidicus gigas* abundance off Peru based on a comprehensive environmental factor[J]. Haiyang Xuebao, 2017, 39(2): 62-71. [方学燕, 陈新军, 冯永玖, 等. 基于综合环境因子的协同克里金法分析茎柔鱼资源丰度空间分布[J]. 海洋学报, 2017, 39(2): 62-71.]
- [32] Lin D M, Chen X J. Research progress on histological structure of reproductive system in cephalopod[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2013, 22(3): 410-418. [林东明, 陈新军. 头足类生殖系统组织结构研究进展[J]. 上海海洋大学学报, 2013, 22(3): 410-418.]
- [33] Robinson C J, Gómez-Gutiérrez J, Markaida U, et al. Prolonged decline of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California is associated with chronically low wind stress and decreased chlorophyll a after El Niño 2009–2010[J]. Fisheries Research, 2016, 173: 128-138.
- [34] Yu W, Chen X J. Analysis of environmental conditions and their influence on the abundance of neon flying squid in the Northwest Pacific Ocean[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(15): 5032-5039. [余为, 陈新军. 西北太平洋柔鱼栖息地环境因子分析及其对资源丰度的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(15): 5032-5039.]

Energy accumulation and its relation to sea surface environments in *Dosidicus gigas* from the equatorial water of the Eastern Pacific

HAN Fei¹, CHEN Xinjun^{1, 2, 3, 4}, LIN Dongming^{1, 2, 3, 4}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. 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: Cephalopod species are well documented for fast growth rate, short life span, and high sensitiveness to their ambient marine environments. Energy accumulation is central to the life history of organisms, indicating their levels of energy reserves and resilience to ongoing environmental changes. In order to enhance our understanding of the adaptability of *Dosidicus gigas* to its habitats, the energy density determination technique, coupled with the generalized additive model (GAM), was applied to investigate energy accumulation in the somatic and gonad tissues, in relation to oceanographic variables, in *Dosidicus gigas* from the equatorial water of the eastern Pacific. The results showed that the soma energy of male and female individuals increased significantly with growth and development, and was mainly influenced by geographic latitude and sea surface temperature (SST). Significant differences in the gonadal tissue energy were found between immature and mature animals. The energy accumulated in the gonadal tissue was significantly related to the geographic latitude and longitude, SST, and chlorophyll-a concentration. These lines of evidence indicate that the somatic and gonadal tissues of *Dosidicus gigas* in the equatorial water of the eastern Pacific continuously accumulate energy during the course of sexual maturation. There was tissue-specific energy accumulation in relation to ambient environments, in which the soma energy was significantly correlated with SST. Not only does SST significantly influence energy accumulation in gonadal tissues, but also chlorophyll-a concentration is an important environmental variable influencing gonadal tissue energy. Also, gonadal energy accumulation in female animals showed an obvious increasing trend with the westward geographic longitudes, indicating that the life history of *Dosidicus gigas* includes offshore feeding migration.

Key words: *Dosidicus gigas*; energy accumulation; sea surface temperature; concentration of chlorophyll a; life-history strategy

Corresponding author: LIN Dongming. E-mail: dmlin@shou.edu.cn