

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.17012

秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织的能量积累

魏嫣然¹, 陈新军^{1, 2, 3, 4}, 林东明^{1, 2, 3, 4}, 陈子末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: 能量积累是表征生物体身体能量储备水平的重要指标之一, 对寿命短、生长快且终生一次繁殖的头足类属种的表征作用尤显重要。本实验根据我国远洋渔业鱿钓渔船于 2014 年 6–8 月在秘鲁外海(10°26'S~17°17'S, 79°17'W~82°39'W)作业期间随机采集的茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)样本 173 尾(雌性 107 尾, 雄性 66 尾), 利用数学统计方法和组织能量密度测定技术, 分析了该柔鱼个体的体重–胴长生长和胴体、足腕、尾鳍等肌肉组织的能量密度及其能量积累过程。结果显示, 茎柔鱼雌雄个体的胴长、体重分别为(262.12±38.33) mm、(541.69±251.69) g, 以及(251.37±31.90) mm、(449.78±179.99) g; 雌雄个体的体重–胴长生长存在显著性差异($P<0.05$)。雌雄个体肌肉组织能量密度均以胴体的为最高, 分别为(20.56±1.12) kJ/g 和(20.67±0.76) kJ/g; 足腕次之, 分别为(20.09±1.25) kJ/g 和(19.95±0.87) kJ/g; 尾鳍最低, 分别为(19.92±1.05) kJ/g 和(19.63±0.96) kJ/g; 同一组织雌雄个体间的组织能量密度无显著性差异($P>0.05$)。胴体、足腕、尾鳍等组织间的能量积累差异性显著($P<0.05$), 胴体是最大的能量积累单元。其中, 雌性个体胴体、足腕、尾鳍三组织的能量积累占比分别为 63.14%、25.23%和 11.63%; 雄性个体的分别为 65.89%、22.91%和 11.20%。此外, 胴体、足腕、尾鳍肌肉组织的能量随着个体生长积累显著($P<0.05$), 并且这些肌肉组织的能量积累自低纬度向高纬度海域显著增加($P<0.05$), 表明秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织的能量积累过程是一个索饵育肥及其生长的过程。

关键词: 茎柔鱼; 肌肉组织; 能量密度; 能量积累; 秘鲁

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005–8737–(2018)02–0444–11

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*), 隶属柔鱼科(Ommastrephidae), 茎柔鱼属, 为大洋性自游种, 广泛分布在东太平洋加利福尼亚北部至智利南部, 栖息水深从表层至 1500 m 水深, 生长速度快、生长年龄 1~2 年, 是世界上最重要、资源量最为丰富的头足类资源之一^[1–2]。据 FAO 最新统计数据^[3], 2003–2012 年世界茎柔鱼的年平均产量为 77.84 万 t, 成为支撑世界头足类渔业发展的两大种类之一。目前, 茎柔鱼是中国远洋鱿钓渔业最

为重要的目标种类之一^[4]。同时, 茎柔鱼既是浮游动物、甲壳类、鱼类和头足类的捕食者, 也是许多大型鱼类、海鸟以及海洋哺乳动物的重要捕食对象, 在海洋生态系统中具有重要生态学地位^[1, 5]。

组织能量积累是生物体同化作用和异化作用随其生长周期变化的共同结果, 是衡量生物体身体能量储备水平的重要指标之一, 反映生物体的环境适应性及其进化生活史^[6–7]。头足类属种具有生长速度快、生命周期短、摄食凶猛、消化能力

收稿日期: 2017-01-09; 修订日期: 2017-03-08.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(NSFC41276156); 上海市自然科学基金资助项目(16ZR1415400); 上海海洋大学科技发展专项基金资助项目(A2-0203-00-100213); 上海海洋大学博士科研启动基金资助项目(A2-0203-00-100325); 上海海洋大学大学生创新活动计划项目。

作者简介: 魏嫣然(1996–), 女, 大学本科, 研究方向为海洋科学. E-mail: 1023255772@qq.com

通信作者: 林东明, 讲师, 研究方向为头足类生物学与繁殖策略. E-mail: dmlin@shou.edu.cn

强等生活史特点^[8-9], 肌肉组织是其能量积累的主要器官之一^[10], 以维持生物体正常的生长活动并获得较高的繁殖适合度以延续群体资源量^[11]。头足类属种肌肉组织能量的积累过程, 可以暗示其自身发育状况及其生态习性的变化^[12]。目前, 各国学者对茎柔鱼年龄生长^[13-14]、繁殖发育^[15-17]、种群结构^[5, 18]、摄食生态^[5, 19]等生物学特性方面的研究较为深入, 而在组织能量积累方面的研究鲜有报道。因此, 本研究分析秘鲁外海茎柔鱼胴体、足腕和尾鳍等肌肉组织的能量密度, 探讨研究这些肌肉组织的能量积累变化过程, 旨在了解茎柔鱼随着个体生长及栖息水域变化的肌肉组织能量积累的变化规律, 为进一步认知其生物学特性以可持续开发利用该属种资源提供基础。

1 材料与方法

1.1 样本来源

样品来自中国远洋渔业鱿钓渔船的渔获物, 采集时间为2014年6-8月, 作业海域为秘鲁专属经济区以外的公海海域 10°26'S~17°17'S, 79°17'W~82°39'W(图1)。每个采集站点的样本从渔获物中随机获得, 每个站点约采集30尾, 共采集茎柔鱼样本173尾, 其中雄性66尾, 雌性107尾。经

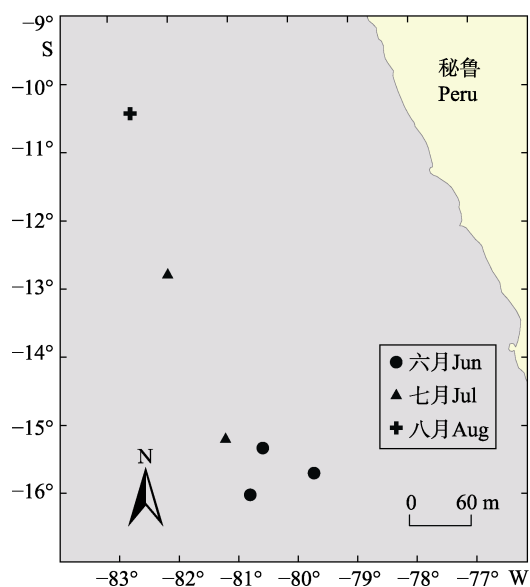


图1 茎柔鱼秘鲁外海调查海域和样本采集站点

Fig. 1 The survey area and sampling stations of *Dosidicus gigas* off Peru

-20℃冷冻保藏后运回实验室进行分析。

1.2 研究方法

1.2.1 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)、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)。胴长测定精确至0.1 cm, 重量精确至0.001 g。

1.2.2 性腺成熟度鉴别 以 Arkhipkin^[20]和 ICES^[21]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, 进行I、II、III、IV、V、VI、VII和VIII等8个时期的鉴别, 并划分为未成熟(I~III期)、成熟(IV~VI期)、产卵繁殖(VII期)和繁殖后(VIII期)等4个等级。鉴别结果显示, 实验样本均为未成熟, 成熟度最高者为III期, 故后续研究分析中不考虑个体的性腺发育情况。

1.2.3 肌肉组织能量密度测定 采集胴体、足腕、尾鳍肌肉组织样本5 g左右, 置于冷冻干燥机(Christ Alpha 1~4/L Dplus) -80℃冷冻干燥^[7], 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。

1.2.4 肌肉组织能量积累计算 胴体、足腕、尾鳍肌肉组织的绝对组织能量计算为 $AE_i = ED_i \times TW_i \times \frac{DW_i}{WW_i}$; 相对组织能量计算为 $RE_i = \frac{AE_i}{TE} \times 100\%$ 。式中, AE为绝对组织能量, 单位kJ; ED为组织能量密度, 单位为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; RE为相对组织能量; TE为胴体、足腕、尾鳍等组织能量之和, 单位为kJ; i为胴体、足腕、尾鳍等组织。

1.3 数据分析

利用 Origin10.2 和 SPSS20.0 等统计分析软件进行数据的处理分析。实验数据以平均值±标准差($\bar{x} \pm SD$)表示。幂函数拟合回归茎柔鱼雌雄个体的体重与胴长关系, 协方差分析(ANCOVA)检验雌

雄个体间体重与胴长关系的差异性^[22]; 单因素方差分析(ANOVA)检验组织能量密度在肌肉组织之间、在雌雄个体之间的差异性, 以及组织能量积累在不同经纬度分布海域之间的差异性; 非参数 Kruskal-Wallis 单因素方差分析(Kruskal-Wallis ANOVA)检验组织间能量积累占比的差异性; Pearson 相关系数(r)分析肌肉组织能量密度、组织能量积累与胴长之间的关系^[23]。

2 结果与分析

2.1 胴长与重量组成及其关系

分析显示, 秘鲁外海茎柔鱼雌性个体胴长范围为 206~345 mm, 平均胴长为(262.12±38.33) mm, 体重范围为 225~1056 g, 平均体重为(541.69±251.69) g; 胴体、足腕、尾鳍等肌肉组织的平均重量分别为(267.91±119.12) g、(122.42±55.61) g、(51.12±25.62) g。雄性个体胴长范围为 198~320 mm,

平均胴长为(251.37±31.90) mm, 体重范围为 229~866 g, 平均体重为(449.78±179.99) g; 胴体、足腕、尾鳍等肌肉组织的平均重量分别为(224.28±90.81) g、(89.24±38.99) g、(43.79±18.73) g。

雌性个体体重与胴长的幂函数关系式为 $BW=1.75 \times 10^{-5} ML^{3.08}$ ($R^2=0.95$, $n=107$); 雄性个体体重与胴长的幂函数关系式为 $BW=6.80 \times 10^{-5} ML^{2.84}$ ($R^2=0.91$, $n=66$)(图 2)。协方差分析显示, 雌雄个体之间体重-胴长关系存在显著性差异($F=7.59$, $P=0.00071$)。

2.2 不同肌肉组织的能量密度

秘鲁外海茎柔鱼雌雄个体肌肉组织能量密度以胴体的为最高, 尾鳍的为最低(图 3)。其中, 雌性个体的胴体、足腕、尾鳍的肌肉组织能量密度分别为 18.89~22.18 kJ/g、17.08~22.48 kJ/g、18.11~21.36 kJ/g, 平均值分别为(20.56±0.74) kJ/g、(20.08±1.15) kJ/g、(19.92±0.80) kJ/g, 雄性个体的胴体、足腕、尾鳍

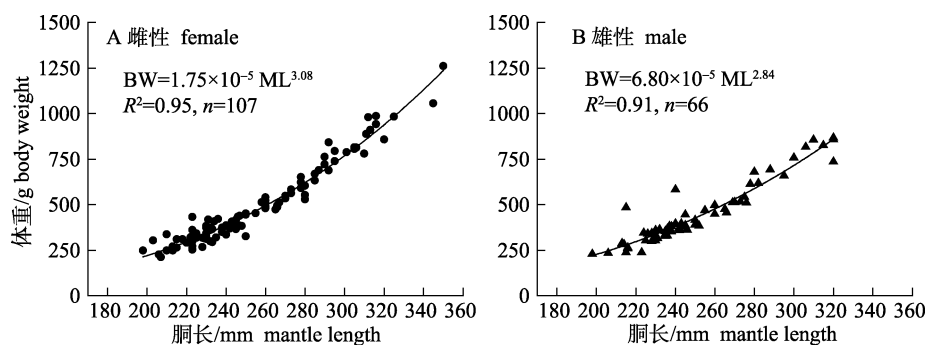


图 2 秘鲁外海茎柔鱼体重与胴长的关系

Fig. 2 The relationship between body weight and dorsal mantle length for female and male *Dosidicus gigas* off Peru

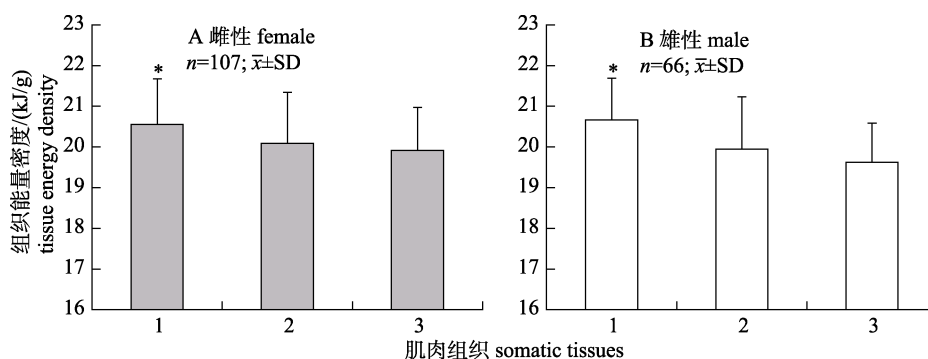


图 3 秘鲁外海茎柔鱼雌雄个体的肌肉组织能量密度

1. 胴体; 2. 足腕; 3. 尾鳍; “*”表示差异显著($P<0.05$)。

Fig. 3 Tissue energy density for female and male *Dosidicus gigas* off Peru

1. Mantle; 2. Arms; 3. Fins; “*” indicates significant deference ($P<0.05$).

的肌肉组织能量密度分别为18.86~20.06 kJ/g、17.37~22.85 kJ/g、17.38~21.61 kJ/g, 平均值分别为(20.67±0.76) kJ/g、(19.95±0.87) kJ/g、(19.63±0.96) kJ/g。

ANOVA 检验显示: 同一性别, 胴体、足腕、尾鳍的肌肉组织能量密度差异性显著(雌性: $F=11.298$, $P=0.000$; 雄性: $F=14.045$, $P=0.000$); 不同性别, 同一组织的肌肉组织能量密度不存在显著性差异(胴体: $F=0.235$, $P=0.629$; 足腕: $F=0.243$, $P=0.623$; 尾鳍: $F=1.492$, $P=0.226$)。

此外, Pearson's 相关系数分析显示, 秘鲁外海

茎柔鱼雌雄个体胴体和尾鳍的组织能量密度随着个体胴长生长而增加, 足腕肌肉组织能量密度则随着个体胴长生长而降低, 但是这些组织的能量密度与个体生长的相关性均不显著($P>0.05$, 图4)。

2.3 不同肌肉组织的能量积累

秘鲁外海茎柔鱼雌雄个体的肌肉组织能量, 以胴体组织能量积累最高, 足腕组织能量积累次之, 尾鳍组织能量积累最低(图5)。其中, 雌性个体胴体、足腕、尾鳍等组织的绝对能量积累分别为462.86~5751.69 kJ、192.30~2813.13 kJ、82.96~

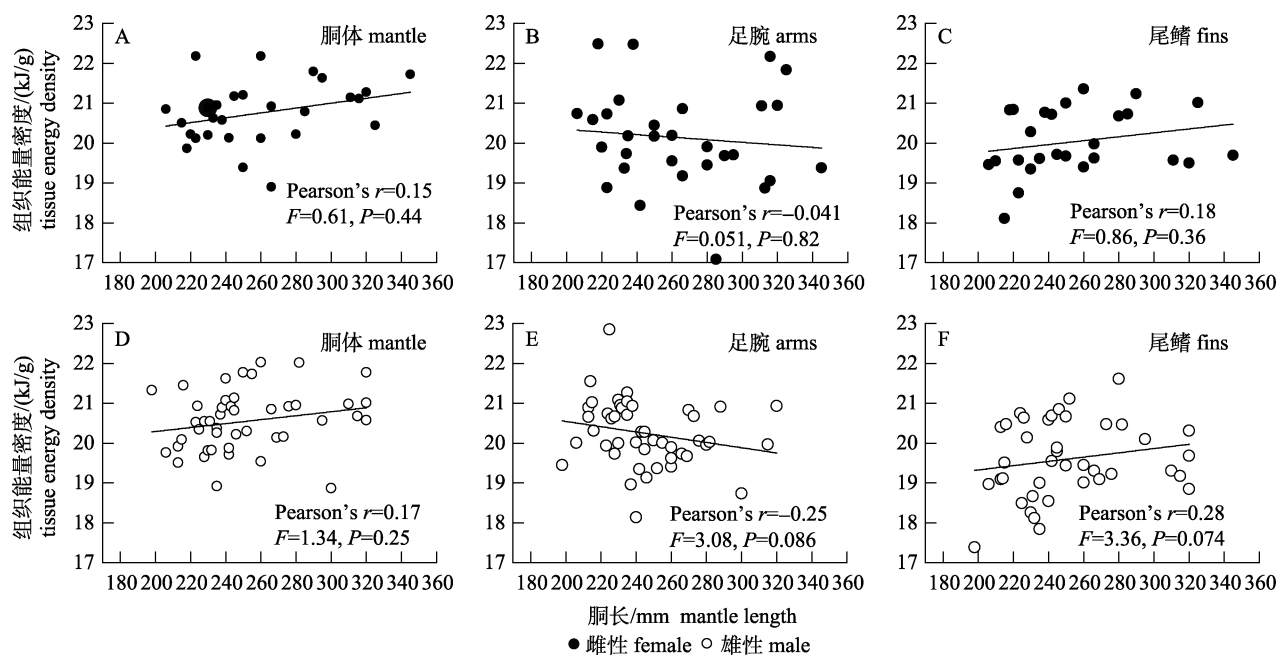


图4 秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织能量密度与胴长的关系

Fig. 4 Relationship between muscle energy density and mantle length of *Dosidicus gigas* off Peru

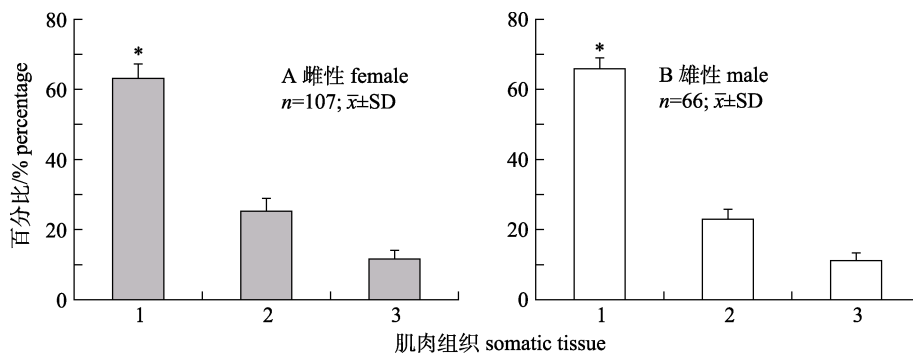


图5 秘鲁外海茎柔鱼雌雄个体肌肉组织能量积累占比

1. 胴体; 2. 足腕; 3. 尾鳍; “*”表示差异显著($P<0.05$)。

Fig. 5 Percentage of tissue energy accumulated in muscle for female and male *Dosidicus gigas* off Peru
1. Mantle; 2. Arms; 3. Fins; “*” indicates significant deference ($P<0.05$).

895.45 kJ, 平均值分别为(1393.44±1044.34) kJ、(594.25±500.53) kJ、(243.40±196.76) kJ; 三组织能量积累的平均百分比分别为 63.14%、25.23%和 11.63%, 组织间能量积累差异性显著且以胴体能量积累最大(Kruskal-Wallis ANOVA: $\chi^2=87.040$, $P<0.001$)。雄性个体胴体、足腕、尾鳍组织能量分别为 489.80~5622.19 kJ、126.88~1391.63 kJ、48.08~626.44 kJ, 平均值分别为(1160.81±867.83) kJ、(370.47±250.59) kJ、(199.99±128.90) kJ; 三组织能量积累的平均百分比分别为 65.89%、22.91%和 11.20%, 不同组织的能量积累存在显著性差异(Kruskal-Wallis ANOVA: $\chi^2=136.398$, $P<0.001$)。

2.4 不同个体大小肌肉组织能量的积累变化

随着个体生长, 秘鲁外海茎柔鱼雌性个体胴体组织的绝对组织能量积累显著(Pearson's $r=0.85$, $F=85.59$, $P<0.001$), 并在 280 mm ML 时达到最大值, 随后能量积累平缓, 相对组织能量占比也有所下降但不显著(Pearson's $r=-0.32$, $F=1.58$, $P=0.23$)(图 6A, 图 6B)。足腕和尾鳍组织的绝对组织能量积累随着个体胴长生长增加显著(足腕: Pearson's $r=0.91$, $F=151.66$, $P<0.001$; 尾鳍: Pearson's $r=0.87$, $F=99.15$, $P<0.001$), 并在个体最大

时达到最大值; 但是, 足腕的相对组织能量积累在 300 mm ML 之后有所下降但不显著(Pearson's $r=-0.18$, $F=0.16$, $P=0.71$)(图 6A, 图 6B)。

与雌性个体相似, 雄性个体的胴体、足腕、尾鳍等绝对组织能量积累随着个体生长显著增加(胴体: Pearson's $r=0.89$, $F=216.22$, $P<0.001$; 足腕: Pearson's $r=0.76$, $F=69.72$, $P<0.001$; 尾鳍: Pearson's $r=0.79$, $F=91.09$, $P<0.001$), 在个体最大时达到最大值(图 6C)。但在 240 mm ML 之后, 胴体相对组织能量积累略呈上升趋势(Pearson's $r=0.31$, $F=2.85$, $P=0.10$), 足腕、尾鳍相对组织能量积累则略为变小(足腕: Pearson's $r=-0.21$, $F=1.24$, $P=0.27$; 尾鳍: Pearson's $r=-0.079$, $F=0.17$, $P=0.68$)(图 6D)。

2.5 不同海域分布肌肉组织能量的积累变化

分析显示, 秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织能量积累随着海域分布不同存在显著性差异(雌性: $F=15.42$, $P<0.001$; 雄性: $F=117.51$, $P<0.001$), 雌雄个体肌肉组织能量积累的经纬度分布变化是一致的, 纬度较低且经度较大时能量积累较低, 纬度较高且经度较小时能量积累较高(图 7)。其中, 雌性个体胴体、足腕、尾鳍等组织的合计能量积累, 在低纬度、大经度海域时为(1277.29±370.06) kJ,

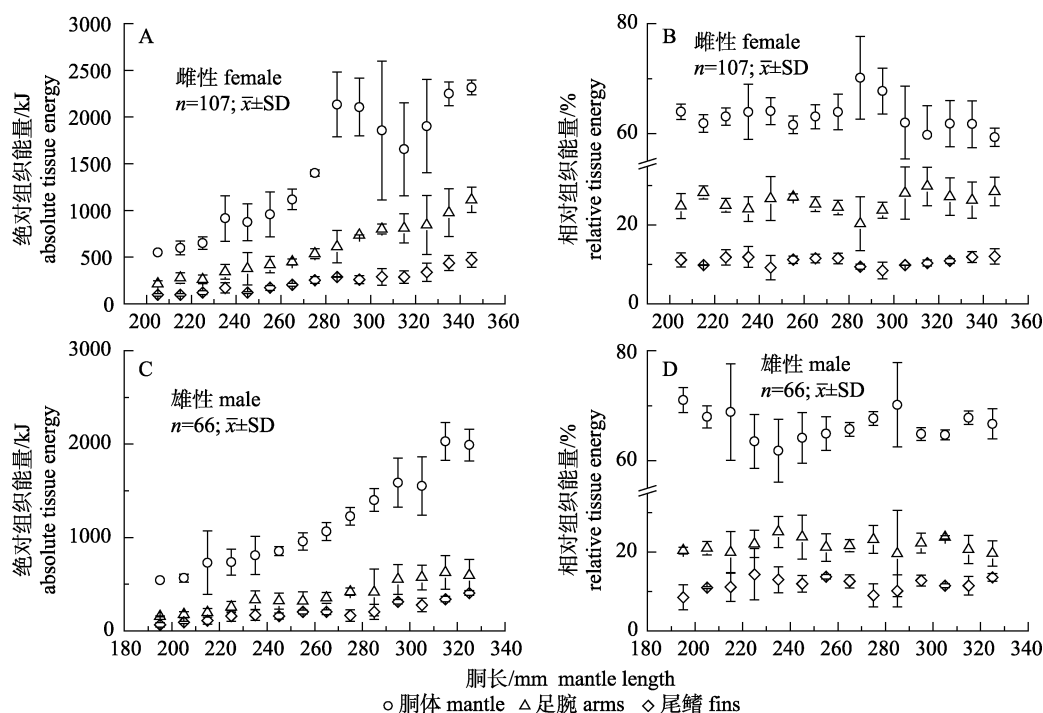


图 6 秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织能量随胴长生长的积累变化

Fig. 6 Variation of energy accumulated in muscle with mantle length of *Dosidicus gigas* off Peru

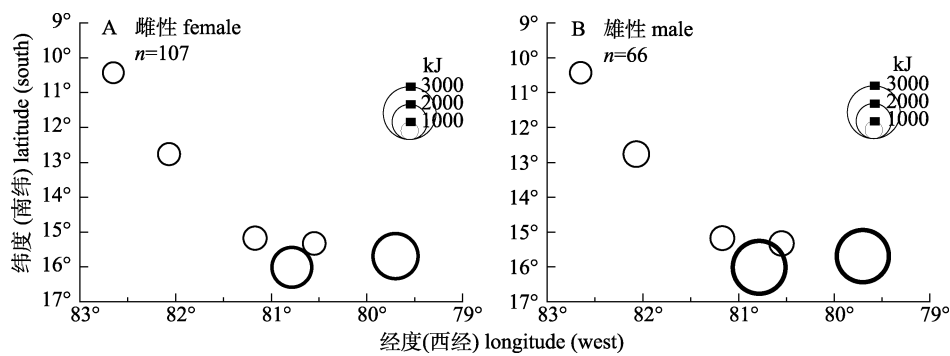


图 7 秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织能量积累的经纬度分布

Fig. 7 Variation of energy accumulated in muscle of *Dosidicus gigas* with longitude and latitude off Peru

在高纬度、小经度海域时为 (3056.04 ± 554.25) kJ; 雄性个体三组织的合计能量积累在低纬度、大经度海域时为 (1230.94 ± 222.87) kJ, 在高纬度、小经度海域时为 (2644.70 ± 409.11) kJ。

3 讨论

3.1 个体生物学特性

一般地, 茎柔鱼表现为全年生长、全年繁殖, 不同海域分布群体的成熟个体大小、繁殖盛期时间均有所不同^[2], 并且群体结构组成具有海域分布的特殊性^[24]。例如, 在加利福尼亚海湾和墨西哥外海, 茎柔鱼群体一般可以划分为 1~3 个体型群体, 性成熟胴长大小分别为 31 cm、42~46 cm 和 69~77 cm^[25-28]; 厄瓜多尔外海, 茎柔鱼群体可以划分为 3 个体型群, 胴长大小分别为 16~24 cm、30~37 cm 和 39~46 cm^[24]; 智利外海, 茎柔鱼群体划分为 2 个体型群, 第一为小体型群胴长小于 50 cm, 第二个为大体型群胴长大于 65 cm^[29-30]。秘鲁外海, 则是茎柔鱼群体分布最多且相对复杂的一个海域, 不同年份体型群在 0~6 个之间波动^[31-32], 但是更多地为 2 个体型群, 第一个为小体型群胴长 10~49 cm, 第 2 个为大体型群胴长 52~110 cm^[33]。本文研究数据显示, 此次采集的秘鲁外海茎柔鱼均为未成熟个体, 胴长小于 35 cm。因为茎柔鱼繁殖时间不足生命周期的 1/3、产卵后不久便死去等生活史特点^[2], 所以可以推测本研究采集的茎柔鱼群体应该属于小型群体。

已有研究认为, 体重-胴长幂函数关系式的 b 值, 可以作为表征鱼类生长率、身体形态发育等差异性的指标之一^[34]。在洪堡海流(Humboldt cu-

rrrent)和加利福尼亚海流(California current)系统中, 除了厄瓜多尔海域群体的等速生长外, 茎柔鱼往往表现为异速生长^[24], 此时 b 值可以解释为两种情况(表 1): (1) $b<3$ 的负异速生长, 即胴长生长比重量生长快, 如哥斯达黎加外海的群体; (2) $b>3$ 的正异速生长, 即重量生长快于胴长生长, 如智利外海、秘鲁外海、加利福尼亚海湾的群体等。本研究的秘鲁外海茎柔鱼雌雄个体体重-胴长幂函数关系式的 b 值均与 Liu 等^[35]同一地理位置研究的结果有所差异, 且 b 值偏小。这可能是本研究的样本均为未成熟个体, 生长发育尚处于快速生长的前期阶段^[8]。此外, 同一海域年间的食物丰度及其栖息环境条件变化, 也可能是造成这种差异性的原因之一^[24]。

表 1 不同海域茎柔鱼体重与胴长幂函数关系的 b 值

Tab. 1 Coefficient b of body weight and mantle length relationship for *Dosidicus gigas* from different areas

海域 area	性别 scx	
	雌性 female	雄性 male
厄瓜多尔外海 off Ecuador	2.87 / 2.92 ^{*[24]}	
智利外海 off Chile	3.38 ^[29]	3.28 ^[29]
	3.18 ^[36]	3.19 ^[36]
	3.20 ^[35]	2.86 ^[35]
秘鲁外海 off Peru	3.16 ^[35]	3.10 ^[35]
加利福尼亚海湾 Gulf of California	3.10~3.65 ^{*[37-38]}	
	3.29~3.73 ^[39]	3.27~3.47 ^[39]
墨西哥外海 off Mexico	3.05/3.07 ^{*[40]}	
	3.11~3.68 ^[39]	3.17 ^[39]
哥斯达黎加外海 off Costa Rica Dome	2.63 ^[35]	2.63 ^[35, 41]
	2.57 ^[41]	

注: “*”表示未分雌雄。
Note: “*” indicates unsexed.

3.2 肌肉组织的能量密度特性

组织能量密度是衡量能量储备水平的重要指标之一,是生物体同化作用和异化作用的共同结果^[7]。本研究结果显示,秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织的能量密度值在 20 kJ/g 左右,与西南大西洋阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)的肌肉组织能量密度值相近^[42]。这可能与头足类属种肌肉组织营养物质构成较为单一的特点密切相关。一般地,头足类每 100 g 肌肉鲜品中除了 82%~85% 的水分外,余下的基本是蛋白质,脂肪含量仅为 1% 左右^[43-45]。此外,头足类属于典型的肉食性动物,对食物中蛋白质的消化率为 85%~90%^[46],整个机体组织的蛋白质合成率可高达 9.45%^[5]。因此,作为能量积累的重要物质成分,蛋白质应该是组织能量密度测定的主要能源物质基础。

然而,同一性别,秘鲁外海茎柔鱼胴体、足腕、尾鳍等肌肉组织之间的能量密度存在显著性差异($P<0.05$),并以胴体组织的为最高,尾鳍组织的为最低。Thanonkaew 等^[43]曾报道头足类蛋白质成分在其胴体组织中的含量最高,比其他肌肉组织(如头腕)的高 28% 左右,而脂肪含量彼此相当。此外,Carter 等^[47]也曾报道不同组织之间,营养物质的合成速率及其储备与利用等均存在一定的差异性。因此,茎柔鱼不同组织间能量密度的差异性,应该是胴体、足腕、尾鳍等组织间营养物质构成比例及其合成、储备、利用等的差异性所致,并且构成能量物质基础的蛋白质成分是一个重要参考。但是,基于同一肌肉组织水平,雌雄个体之间肌肉组织的能量密度值不存在显著性差异($P>0.05$),并且这些肌肉组织的能量密度值与胴长的关系均不显著($P>0.05$),即不受个体生长的影响,说明茎柔鱼同一肌肉组织营养物质的构成是相对稳定的。

此外,与其他鱼类相比较,茎柔鱼肌肉组织能量密度相对较低,约为鱼类肌肉组织能量密度值的 70%~90%^[7, 48]。这可能与头足类属种的肌肉组织表现为高蛋白质、低脂肪的生化成分密切相关^[49]。因为鱼类肌肉组织的脂肪含量相对较高,如刀鲚(*Coilia ectenes*)的肌肉组织脂肪含量比虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)的含量高 6% 左右,而相

比蛋白质含量两者仅相差 2% 不到^[43, 48]。同时,两者肌肉组织的含水量差异也可能是形成能量密度差异的主要原因之一,因为头足类属种的肌肉组织水分含量一般在 82%~85%^[43-45],而鱼类肌肉组织水分含量则较低,为 73%~82%^[48, 50]。

3.3 肌肉组织的能量积累过程

组织能量积累过程是鱼类自身发育状况的直接表现,反映个体生长发育及其能量储备利用与栖息环境的适应性过程^[6-7]。本研究发现,秘鲁外海茎柔鱼胴体、足腕、尾鳍三个肌肉组织中,胴体组织的能量积累最大(占比高达 60% 以上),表明胴体组织是能量积累的主要单元,这与胴体腔是头足类肌肉组织的最大组成部分密切相关^[2]。同时,头足类胴体组织具有较高的蛋白质成分比例^[43-44],从而导致该组织有显著较高的能量密度值,也可能是形成组织间能量积累差异的原因之一。

随着个体生长,秘鲁外海茎柔鱼胴体、足腕、尾鳍等肌肉组织的绝对组织能量积累显著增加($P<0.05$)。这种能量积累过程可能是性腺发育成熟前个体指数式快速生长的表现^[8],在此阶段所摄食积累的能量将大部分地存储在肌肉组织中,以用于后续的繁殖产卵行为^[51]。但是,这些肌肉组织的相对组织能量积累随着个体生长不存在显著的差异性($P>0.05$),说明性腺成熟前这些肌肉组织的能量积累过程是相对稳定的,也反映了该时期这些组织生长的相对协调性和均衡性^[8]。

同时,在能量积累过程中,秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织的能量积累存在海域分布的差异性($P<0.05$)。在较低纬度、较大经度海域时,肌肉组织能量积累较低;而在纬度较高、经度较小的海域,肌肉组织能量积累最大。已有研究表明,秘鲁外海是茎柔鱼分布的一片重要海域^[2],群体往往进行自北向南的洄游性生活^[52],并且这种洄游性生活史与索饵育肥、水层氧气含量变化等密切相关^[53]。因此,结合本次研究的样本均处于未成熟期,秘鲁外海茎柔鱼肌肉组织自低纬度向高纬度的显著积累过程应该是一个索饵育肥的过程。Waluda 等^[54]和 Tafur 等^[16]也曾报道,秘鲁外海因其良好的上升流环境及其饵料生物成为茎柔鱼重要的索饵育肥场。

综上所述, 秘鲁外海茎柔鱼体重-胴长的生长存在雌雄差异, 雌性个体偏向于正异速生长($b>3$), 雄性个体则为负异速生长($b<3$)。然而, 基于同一肌肉组织水平, 雌雄个体之间组织能量密度值不存在显著性差异, 并且组织能量积累的过程基本一致, 随着个体生长肌肉组织的能量积累显著增加, 胴体是能量积累的最大单元。此外, 这些肌肉组织的能量积累自低纬度向高纬度海域显著增加, 表明了秘鲁外海茎柔鱼自北向南索饵育肥的洄游过程。同时, 组织能量积累是衡量生物体能量储备水平的重要指标, 可以反映生物的环境适应性及其进化生活史过程^[6-7], 尤其是生殖发育过程中能量分配的适应性过程, 后续需要加强该海域多月份、多年度的长时间序列样本采集, 以深入探究不同生长周期的组织能量积累变化过程, 以期更好地认知该属种的生物学特性。

参考文献:

- [1] 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.
- [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: 1-605.
- [3] FAO. The State of World Fisheries and Aquaculture 2016: Contributing to Food Security and Nutrition for All[M]. Rome: FAO, 2016: 1-200.
- [4] 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. [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.]
- [5] Neira S, Arancibia H. Food web and fish stock changes in central Chile: comparing the roles of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) predation, the environment, and fisheries[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2013, 95: 103-112.
- [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] 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.
- [8] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods: Ecology and Fisheries[M]. Oxford: Wiley-Blackwell, 2005: 1-464.
- [9] Ibáñez C M, Keyl F. Cannibalism in cephalopods[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2009, 20(1): 123-136.
- [10] 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. Dordrecht: Springer, 2014: 77-95.
- [11] Pianka E R. Natural selection of optimal reproductive tactics[J]. American Zoologist, 1976, 16(4): 775-784.
- [12] 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.
- [13] Velázquez C Q, Herrera A H, Velázquez-Abunader I, et al. Maturation, age, and growth estimation of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central region of the Gulf of California[J]. Journal of Shellfish Research, 2013, 32(2): 351-359.
- [14] Hu G Y, Chen X J, Liu B L, et al. Microstructure of statolith and beak for *Dosidicus gigas* and its determination of growth increments[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(3): 361-370. [胡贯宇, 陈新军, 刘必林, 等. 茎柔鱼耳石和角质颚微结构及轮纹判读[J]. 水产学报, 2015, 39(3): 361-370.]
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] Liu B L, Chen X J, Chen H G, et al. Reproduction of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) off Peru[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2016, 25(3): 445-453. [刘必林, 陈新军, 陈海刚, 等. 秘鲁外海茎柔鱼繁殖生物学研究[J]. 上海海洋大学学报, 2016, 25(3): 445-453.]
- [18] Liu L W, Xu Q H, Chen X J. Population genetic structure of *Ommastrephes bartramii* in the North Pacific Ocean based on the CO I and Cyt b gene sequences analysis[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(11): 1675-1684. [刘连为, 许强

- 华, 陈新军. 基于线粒体 COI 和 Cytb 基因序列的北太平洋柔鱼种群遗传结构研究[J]. 水产学报, 2012, 36(11): 1675-1684.]
- [19] Markaida U, Quiñonez-Velázquez C, Sosa-Nishizaki O. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. Fisheries Research, 2004, 66(1): 31-47.
- [20] 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.
- [21] ICES. Report of the Workshop on Sexual Maturity Staging of Cephalopods, 8 – 11 November 2010[R]. Livorno: ICES, 2010: 1-97.
- [22] Postuma F A, Gasalla M A. Reproductive activity of the tropical arrow squid *Doryteuthis plei* around São Sebastião Island (SE Brazil) based on a 10-year fisheries monitoring[J]. Fisheries Research, 2014, 152: 45-54.
- [23] Alonso-Fernández A, Saborido-Rey F. Relationship between energy allocation and reproductive strategy in *Trisopterus luscus*[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2012, 416-417: 8-16.
- [24] Morales-Bojórquez E, Pacheco-Bedoya J L. Population Dynamics of Jumbo Squid *Dosidicus gigas* in Pacific Ecuadorian Waters[J]. Journal of Shellfish Research, 2016, 35(1): 211-224.
- [25] Hernandez Herrera A, Morales Bojorquez E, Nevares Martinez M, et al. Distribución de tallas y aspectos de la reproducción del calamar gigante (*Dosidiscus gigas*) en el Golfo de California, Mexico en 1996[J]. Ciencia Pesquera, 1996, 12: 85-89.
- [26] Markaida U. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997–98 El Niño event[J]. Fisheries Research, 2006, 79(1-2): 16-27.
- [27] Diaz-Urbe J G, Hernandez-Herrera A, Morales-Bojorquez E, et al. Histological validation of the gonadal maturation stages of female jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico[J]. Ciencias Marinas, 2006, 32(1A): 23-31.
- [28] Bazzino G, Salinas-Zavala C, Markaida U. Variability in the population structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in Santa Rosalía, central Gulf of California[J]. Ciencias Marinas, 2007, 33(2): 173-186.
- [29] Chong J, Oyarzún C, Galleguillos R, et al. Parametros biológico-pesqueros de la jibia, *Dosidicus gigas* (orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae), frente a la costa de Chile central (29°S – 40°S) durante 1993 – 1994[J]. Gayana (Concepción), 2005, 69: 319-328.
- [30] Ibáñez C M, Sepúlveda R D, Ulloa P, et al. The biology and ecology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) in Chilean waters: a review[J]. Latin American Journal of Aquatic Research, 2015, 43(3): 402-414.
- [31] Ye X C, Chen X J. Study of mantle length composition and sex maturity of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in fishing ground off Peru[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2007, 16(4): 347-350. [叶旭昌, 陈新军. 秘鲁外海茎柔鱼胴长组成及性成熟初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(4): 347-350.]
- [32] Keyl F, Argüelles J, Tafur R. Interannual variability in size structure, age, and growth of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis[J]. ICES Journal of Marine Science, 2011, 68(3): 507-518.
- [33] Argüelles J, Rodhouse P G, Villegas P, et al. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 51-61.
- [34] Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2006, 22(4): 241-253.
- [35] Liu B L, Chen X J, Yi Q. A comparison of fishery biology of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* outside three Exclusive Economic Zones in the Eastern Pacific Ocean[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2013, 31(3): 523-533.
- [36] Ibáñez C M, Cubillos L A. Seasonal variation in the length structure and reproductive condition of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) off central-south Chile[J]. Scientia Marina, 2007, 71(1): 123-128.
- [37] Nevárez-Martínez M O, Méndez-Tenorio F J, Cervantes-Valle C, et al. Growth, mortality, recruitment, and yield of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) off Guaymas, Mexico[J]. Fisheries Research, 2006, 79(1-2): 38-47.
- [38] Nevárez-Martínez M O, Morales-Bojórquez E, Cervantes-Valle C, et al. Population dynamics of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the 2002–2008 fishing seasons off Guaymas, Mexico[J]. Fisheries Research, 2010, 106(2): 132-140.
- [39] Ferreri G A B. Length—weight relationships and condition factors of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas*) from the Gulf of California and the Pacific Ocean[J]. Journal of Shellfish Research, 2014, 33(3): 769-780.
- [40] Sánchez P. Cephalopods from off the Pacific coast of Mexico: Biological aspects of the most abundant species[J]. Scientia

- Marina, 2003, 67(1): 81-90.
- [41] Chen X, Li J, Liu B, et al. Fishery biology of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Costa Rica Dome[J]. Journal of Ocean University of China, 2014, 13(3): 485-490.
- [42] 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. [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.]
- [43] Thanonkaew A, Benjakul S, Visessanguan W. Chemical composition and thermal property of cuttlefish (*Sepia pharaonis*) muscle[J]. Journal of Food Composition and Analysis, 2006, 19(2-3): 127-133.
- [44] 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.
- [45] 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.
- [46] Domingues P M, Dimarco P F, Andrade J P, et al. Effect of artificial diets on growth, survival and condition of adult cuttlefish, *Sepia officinalis* Linnaeus, 1758[J]. Aquaculture International, 2005, 13(5): 423-440.
- [47] 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.
- [48] Liu K, Duan J R, Xu D P, et al. Biochemical components and energy density in muscles of *Coilia mystus*, *C. ectenes* and *C. ectenes taihuensis* in spawning season in the lower reaches of Yangtze River[J]. Chinese Journal of Zoology, 2009, 44(4): 118-124. [刘凯, 段金荣, 徐东坡, 等. 长江下游产卵期凤鲚、刀鲚和湖鲚肌肉生化成分及能量密度[J]. 动物学杂志, 2009, 44(4): 118-124.]
- [49] Tolano-Villaverde I J, Ezquerro-Brauer J M, Ocano-Higuera V M, et al. Effect of pH and chitosan concentration on gelation of protein concentrate from giant squid mantle (*Dosidicus gigas*)[J]. International Journal of Food Science & Technology, 2016, 51(6): 1360-1368.
- [50] Bowerman T E, Pinson-Dumm A, Peery C A, et al. Reproductive energy expenditure and changes in body morphology for a population of Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* with a long distance migration[J]. Journal of Fish Biology, 2017, 90(5): 1960-1979.
- [51] 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.
- [52] Keyl F, Wolff M, Argüelles J, et al. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the eastern Pacific Ocean[J]. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, 2008, 49: 119-128.
- [53] Seibel B A. The jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae), living in oxygen minimum zones II: Blood-oxygen binding[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2013, 95: 139-144.
- [54] Waluda C M, Yamashiro C, Rodhouse P G. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru Current: An analysis of remotely sensed data[J]. Fisheries Research, 2006, 79(1-2): 56-63.

Energy accumulated in the somatic tissues of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, off Peru

WEI Yanran¹, Chen Xinjun^{1, 2, 3, 4}, LIN Dongming^{1, 2, 3, 4}, CHEN Zimo¹

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

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

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

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

Abstract: Energy accumulation is a vital index to indicate the level of reserve for organisms, especially for semelparous cephalopod species due to their short life-span and fast growth. In this study, using the mathematical methods and technology of energy-density determination, the relationship between body weight and mantle length, as well as the energy accumulation of somatic tissues including mantle, arms, and fins, were investigated for the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, off Peru. The squid specimens were randomly sampled from the catch of a Chinese jigger fleet during the fishing season from June to August 2014, in the high sea off Peru (10°26'S–17°17'S, 79°17'W–82°39'W), and a total of 173 specimens were collected (107 females, 66 males). The results showed that the averages of both mantle length (ML) and body weight (BW) in female *D. gigas* were (262.12±38.33) mm and (541.69±251.69) g respectively; while in males, the values were (251.37±31.90) mm ML and (449.78±179.99) g BW respectively. The effect of sex on the exponent “b” of the BW-ML relationship was significant, suggesting that there was a significant difference in the body growth between female and male individuals. The maximum energy density was detected in the mantle tissue for both female and male individuals, with an average of (20.56±1.12) kJ/g and (20.67±0.76) kJ/g respectively; followed by the arm tissue, with an average of (20.09±1.25) kJ/g and (19.95±0.87) kJ/g respectively. For the fin tissue, the energy density was detected at the minimum value, with an average of (19.92±1.05) kJ/g and (19.63±0.96) kJ/g for female and male individuals respectively. For the same somatic tissue, there was no statistical difference in the energy density between females and males ($P>0.05$). The energy accumulated in different somatic tissues, however, was significantly different ($P<0.05$), and the mantle tissue was showed the highest energy accumulation. In females, the percentage of energy accumulation was about 63.14%, 25.23%, and 11.63% for the mantle, arms, and fins respectively. In males, the percentages were about 65.89%, 22.91%, and 11.20% for the mantle, arms and fins respectively. Meanwhile, the energy accumulated in the soma of the mantle, arms, and fins significantly increased with body growth for both female and male individuals ($P<0.05$), and the energy significantly increased along with the distribution from lower to higher latitudes ($P<0.05$). These findings indicate that the process of energy accumulation in the somatic tissues of *D. gigas* off Peru is the procedure for feeding and body growth.

Key words: *Dosidicus gigas*; somatic tissue; energy density; energy accumulation; Peru

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