

阿根廷滑柔鱼雌性个体组织脂肪积累及对生殖能量的贡献研究

宋 维¹, 臧 娜¹, 冯艺璇¹, 林东明^{1,2,3}

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

摘要: 探究阿根廷滑柔鱼 (*Illex argentinus*) 性腺发育过程中组织脂肪积累及对生殖能量的贡献, 对于掌握其生殖投入策略及其资源持续开发利用具有重要理论价值。采用组织能量密度测定技术和脂肪萃取技术, 测定分析阿根廷滑柔鱼雌性个体的胴体肌肉、消化腺、卵巢和输卵管卵子等组织脱脂前后的能量密度, 以及各组织的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比。结果显示: 各组织能量密度在脱脂后均显著下降。在性腺发育过程中肌肉组织和输卵管卵子的脂肪质量分数及其能量占比稳定, 消化腺的脂肪质量分数及其能量占比随着性腺发育显著下降, 卵巢的脂肪质量分数及其能量占比随着性腺发育显著增加, 在IV期达到最大值; 性腺组织与消化腺的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比等均呈显著负相关关系, 而与肌肉组织无显著相关性。研究表明, 阿根廷滑柔鱼的脂肪质量分数及脂肪能量积累存在组织特殊性, 脂肪积累对生殖能量有重要贡献, 性腺与消化腺组织间的脂肪积累密切相关, 佐证了生殖能量来源主要依赖于收入型的投入策略。

关键词: 阿根廷滑柔鱼; 脂肪; 能量积累; 生殖能量; 能量密度

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



Study on lipid accumulation and contribution to reproductive energy in female *Illex argentinus*

SONG Wei¹, ZANG Na¹, FENG Yixuan¹, LIN Dongming^{1,2,3}

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 201306, China

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

Abstract: To explore the accumulation of tissue lipid and its contribution to reproductive energy during gonadal development of *Illex argentinus* has important theoretical value for understanding its reproductive investment strategy, as well as the sustainable development and utilization of this resource. By using tissue energy density measurement technology and lipid extraction technology, we measured and analyzed the energy density of mantle soma, digestive gland, ovary and oviduct eggs of female *I. argentinus* before and after degreasing, as well as the lipid mass fraction, lipid energy and proportion of each tissue. Results indicate that the energy density of all tissues decreased significantly after lipid extraction. During the maturation, female *I. argentinus* maintained a relative stable level of the lipid mass fraction and percentage of lipid energy in mantle soma and oviduct eggs. However, there was a significant decreasing trend in the lipid mass fraction and percentage of lipid energy in the digestive gland but an increasing trend in the ovary (Maximum in Phase IV) along with maturation. Furthermore, Pearson's *r* analysis indicates

收稿日期: 2021-11-24; 修回日期: 2022-03-02

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

作者简介: 宋 维 (1997—), 女, 硕士研究生, 研究方向为头足类繁殖生物学。E-mail: sdsongweizi@163.com

通信作者: 林东明 (1980—), 男, 高级工程师, 博士, 研究方向为头足类繁殖生物生态学。E-mail: dmlin@shou.edu.cn

that there was a significantly negative relationship in the lipid mass fraction, lipid energy and percentage of lipid energy between gonadal tissues (Combination of ovary and oviduct eggs) and digestive gland, but without a significant relationship between gonadal tissues and mantle soma. In summary, female *I. argentinus* exhibits tissue-specific lipid content and lipid energy accumulation. The lipid content has a significant contribution to the reproductive energy, and lipids in the gonadal tissues are significantly correlated with lipids in the digestive gland, which further proves that energy allocation to reproduction in *I. argentinus* mainly depends on the income resources.

Keywords: *Illex argentinus*; Lipid; Energy accumulation; Reproductive energy; Energy density

脂肪是生物个体重要的储能和代谢物质,在相同当量下脂肪所能提供的能量是碳水化合物和蛋白质的两倍^[1]。脂肪储备不仅影响海洋生物个体的生活史过程,还可反映生物个体对栖息海域生产力及环境波动变化的适应性^[2]。现生头足类(除鹦鹉螺外)终生仅一次繁殖产卵,产卵结束后不久便死亡^[3],补充群体资源量大小决定于亲本的繁殖潜能和孵化个体的成活率,后两者则与组织能量积累及生殖能量投入分配紧密相关^[4]。脂肪作为头足类的重要营养和能量物质之一,其含量占比仅次于蛋白质^[5-7]。为此,分析脂肪能量积累及其在生殖能量中的投入分配,对掌握这些种类的生活史过程及资源量的波动变化具有重要的理论价值和实践意义。

阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*),隶属于头足纲、枪形目、柔鱼科,广泛分布在西南大西洋 22°S—55°S 的大陆架和大陆坡海域,并以 35°S—52°S 巴塔哥尼亚大陆架海域的资源量最为丰富^[8]。该种类是我国远洋鱿钓渔业的三大捕捞对象之一^[9],近年来的年均渔获量达 10 万吨^[10]。类似于其他头足类,阿根廷滑柔鱼资源量的年际波动大,补充群体资源量大小与亲体的潜在繁殖力密切相关^[8],后者则取决于亲体的生殖能量投入大小^[11-12]。肌肉和消化腺组织是阿根廷滑柔鱼最大的能量存储组织^[13],前者以蛋白质营养物质组成为主,后者则含有丰富的脂肪^[14-16]。已有研究表明,阿根廷滑柔鱼的繁殖产卵策略为间歇性终端产卵型,卵母细胞批次同步发育(Group-synchronous development)^[17];生殖投入策略为收入-资本混合型,在生殖发育过程中,生殖能量来源以现场食物摄食的吸收转化为主,体内存储能量转化利用为辅^[18-19]。同时随着性腺发育,卵巢组织的脂肪含量增加显著,而消化腺组织的脂肪含量则在生理性发育成熟期之后呈显著下降趋势^[19]。然而,脂肪及其积累对组织能量的贡献度,以及对生殖能量积累的作用,尚鲜有报道。为此,本研究利用组织能量密度测定技术和脂

肪萃取技术,测定分析了阿根廷滑柔鱼胴体肌肉、消化腺和性腺等组织的脂肪含量,探索这些组织的脂肪能量积累及其对生殖能量投入的贡献度,为深入了解阿根廷滑柔鱼生殖投入策略提供资料参考,并为其资源的持续开发利用提供科学基础。

1 材料与方法

1.1 样本来源

阿根廷滑柔鱼雌性样本来自我国远洋鱿钓渔业渔获物,采样时间为 2019 年 1—3 月,采样海域为西南大西洋公海海域(61°09'W—62°53'W, 46°08'S—47°51'S)。每个采集站点平均随机采样 50 尾,样品于-30℃冷冻保存后运回岸上实验室进行分析。

1.2 生物学测定

样本在实验室室温解冻后,进行生物学解剖及生物学参数测量。生物学测定参数包括胴长、体质量、性腺发育成熟度等。胴长测定精确至 1 mm,体质量和肌肉组织质量精确至 1 g。根据林东明等^[20]对阿根廷滑柔鱼性腺发育成熟度等级的划分标准,对实验样本的性腺发育成熟度划分为 I、II、III、IV、V、VI、VII 和 VIII 8 个时期;其中, I—II 期为性腺未发育期, III 期为性腺开始发育期, IV—VI 期为性腺发育成熟期, VII 期为繁殖期, VIII 期为衰败期。本实验样本未见衰败期个体。

阿根廷滑柔鱼的性腺发育滞后于个体生长,自 III 期起性腺组织迅速生长^[8]。因此,本研究选取性腺发育成熟度 III 期及以上的样本共 71 尾进行后续研究分析,其中 III—VI 期每期各 15 尾, VII 期 11 尾(表 1)。每尾样本剪取胴体腹部肌肉组织约 10 g,摘取完整的卵巢、输卵管复合体、消化腺等组织,称量组织湿质量(Wet weight, WeW),精确至 0.001 g,随后于-40℃冷冻保存。

1.3 能量密度测定及脂肪能量积累估算

1.3.1 组织预处理

肌肉、消化腺、卵巢、输卵管卵子等组织置于

表1 阿根廷滑柔鱼雌性样本的胴长和体质量
Table 1 Mantle length and body mass of female *I. argentinus* samples

性腺成熟度 Maturity stage	样本个数 Sample size	胴长 Mantle length/mm	体质量 Body mass/g
III	15	201.00±12.93	196.77±53.43
IV	15	214.13±15.52	227.07±57.49
V	15	222.67±18.22	230.87±54.30
VI	15	224.60±10.75	244.00±39.92
VII	11	215.64±18.38	197.00±61.86

冷冻干燥机 (Scientz-48) 中 $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冷冻干燥 24~36 h, 待干燥至恒质量后取出并称量组织干质量 (Dry weight, DW), 测定精确至 0.001 g。随后, 将干燥组织置于研磨机 (Scientz-10N) 中研磨粉碎。消化腺组织由于含脂量高, 无法利用研磨机研磨成粉, 因此将其置于研钵中捣碎均匀。各组织研磨捣碎后均分成两份: 第一份直接置于氧弹热量计 (Calorimeter Parr6400, Parr Instrument Company, Moline, IL, USA) 中测定能量密度 (Energy density including lipid content, ED_{lipid} , $\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$); 第二份称量质量后, 采用 Bligh 等^[21] 脂肪萃取方法, 利用二氯甲烷-甲醇-蒸馏水混合液 (5:10:4, 体积比) 萃取组织脂肪, 提取脂肪溶液后过滤组织残渣置于恒温干燥箱中干燥 12~24 h, 然后利用氧弹热量计测定组织残渣的能量密度值, 即为组织脱脂后的能量密度 (Energy density after lipid extraction, $\text{ED}_{\text{lipidfree}}$, $\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$)。

1.3.2 脂肪质量分数测定

对 1.3.1 中提取的脂肪溶液, 利用旋转蒸发仪 (Rotavapor R300, BÜCHI, Switzerland) 蒸发去除提取溶剂, 随后利用氮吹仪 (JXDC-400) 吹至恒质量, 再利用电子天平称取脂肪质量。组织脂肪质量分数为每克干燥组织中的脂肪毫克质量 ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)。

1.3.3 组织脂肪能量计算

根据 1.3.1 测得的每个组织去脂肪前、去脂肪后的能量密度值, 计算肌肉、消化腺、卵巢和输卵管卵子等组织的脂肪能量 (Lipid energy, E_{lipid} , kJ), 公式为:

$$E_{\text{lipid}} = [\text{ED}_{\text{lipid}} - \text{ED}_{\text{lipidfree}} \times (1 - L_r)] \times \text{TW} \times \text{DW} / \text{WeW} \quad (1)$$

式中: E_{lipid} 为计算组织的脂肪能量 (kJ); ED_{lipid} 和 $\text{ED}_{\text{lipidfree}}$ 分别为计算组织脱脂前和脱脂后的能量密度 ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$); TW 为计算组织的总湿质量 (g); DW

为脂肪萃取组织样品的干质量 (g); WeW 为脂肪萃取组织样品的湿质量 (g); L_r 为计算组织的脂肪质量分数百分比 (%)。

1.3.4 组织脂肪能量占比计算

根据公式 (1) 得到的组织脂肪能量计算肌肉、消化腺、卵巢和输卵管卵子等组织的脂肪能量占比 (Percentage of lipid energy, PE_{lipid} , %), 公式为:

$$\text{PE}_{\text{lipid}} = E_{\text{lipid}} / (\text{ED}_{\text{lipid}} \times \text{TW} \times \text{DW} / \text{WeW}) \quad (2)$$

式中: PE_{lipid} 为计算组织的脂肪能量占比; E_{lipid} 为计算组织的脂肪能量 (kJ); ED_{lipid} 为计算组织去脂肪前的能量密度 ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$); TW 为计算组织的总湿质量 (g); DW 为脂肪萃取组织样品的干质量 (g); WeW 为脂肪萃取组织样品的湿质量 (g)。

1.4 数据处理

应用 R 统计平台处理分析实验数据, 所有数据以“均值±标准差 ($\bar{X} \pm \text{SD}$)”表示。利用单样本 Kolmogorov-Smirnoff 分析检验各组织能量密度、脂肪质量分数、脂肪能量及脂肪能量占比等数据的正态性。若符合正态分布, 则利用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验分析各数据分布的性腺发育成熟度差异性, 并进行 Tukey HSD 随后检验; 若不符合正态分布, 则利用 Kruskal-Wallis 非参数检验分析各数据分布的性腺发育成熟度差异性, 利用 Games-Howell HSD 进行随后的显著性检验。同时, 利用 Pearson 相关性分析探究性腺组织 (卵巢、输卵管卵子合并) 与肌肉、消化腺等组织的脂肪质量分数、脂肪能量及脂肪能量占比等之间的关系。统计分析的显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 肌肉组织能量密度和脂肪积累及其能量贡献

脱脂前, 肌肉组织能量密度介于 $19.02 \sim 20.54\text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为 $(19.80 \pm 0.31)\text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$; 在不同性腺发育时期, 肌肉组织能量密度值无显著性差异 ($F=2.55$, $P=0.05$, 图 1-a)。脱脂后, 组织能量密度介于 $17.16 \sim 19.65\text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为 $(18.10 \pm 0.48)\text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$; 与脱脂前相比, 能量密度值下降显著 ($\chi^2=102.22$, $P<0.05$), 平均下降 $(8.54 \pm 2.58)\%$; 然而, 脱脂后的组织能量密度值在不同性腺发育时期也无显著性差异 ($\chi^2=2.87$, $P=0.58$, 图 1-a)。

肌肉组织的脂肪质量分数介于 $65.04 \sim 234.97\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 平均值为 $(148.72 \pm 38.85)\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 脂肪能量介于 $80.22 \sim 477.94\text{ kJ}$, 平均值为 (217.43 ± 76.40)

kJ, 脂肪能量占比为 12.00%~29.92%, 平均值为 $(22.18 \pm 3.91)\%$ 。在不同性腺发育时期, 肌肉组织脂肪能量存在显著性差异 ($F=4.43$, $P<0.05$), 在 III 期最大 $[(287.71 \pm 110.89) \text{ kJ}]$, 随后呈下降趋势 (图 1-b); 然而, 脂肪质量分数、脂肪能量占比均无显著性差异 (脂肪质量分数: $F=0.25$, $P=0.91$; 脂肪能量占比: $F=0.39$, $P=0.81$; 图 1-b)。

2.2 消化腺组织能量密度和脂肪积累及其能量贡献

消化腺脱脂前的组织能量密度介于 $24.69 \sim 31.15 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$, 平均值为 $(30.44 \pm 1.97) \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$; 随着性腺发育, 组织能量密度值下降显著 ($\chi^2=22.13$, $P<0.05$), 在 VII 期最小 $[(28.50 \pm 2.19) \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}]$ 。脱脂后, 消化腺组织能量密度值下降显著 ($\chi^2=104.26$, $P<0.05$), 平均下降 $(36.80 \pm 5.32)\%$; 组织能

量密度介于 $17.66 \sim 21.53 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$, 平均值为 $(19.19 \pm 1.33) \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$ 。与脱脂前的不同, 脱脂后的组织能量密度值随着性腺发育显著增大 ($\chi^2=17.25$, $P=0.002$), 在 VI 期达到最大值 $[(20.05 \pm 1.34) \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}]$, 图 2-a)。

消化腺的脂肪质量分数介于 $319.92 \sim 833.88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 平均值为 $(591.76 \pm 115.24) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$; 脂肪能量介于 $21.71 \sim 756.97 \text{ kJ}$, 平均值为 $(195.65 \pm 161.72) \text{ kJ}$; 脂肪能量占比介于 $52.03\% \sim 90.77\%$, 平均值为 $(73.81 \pm 8.89)\%$ 。随着性腺发育, 消化腺的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比均显著下降 (脂肪质量分数: $F=12.02$, $P<0.05$; 脂肪能量: $F=6.75$, $P<0.05$; 脂肪能量占比: $F=12.91$, $P<0.05$), 且均在 VII 期时达到最小值, 分别为

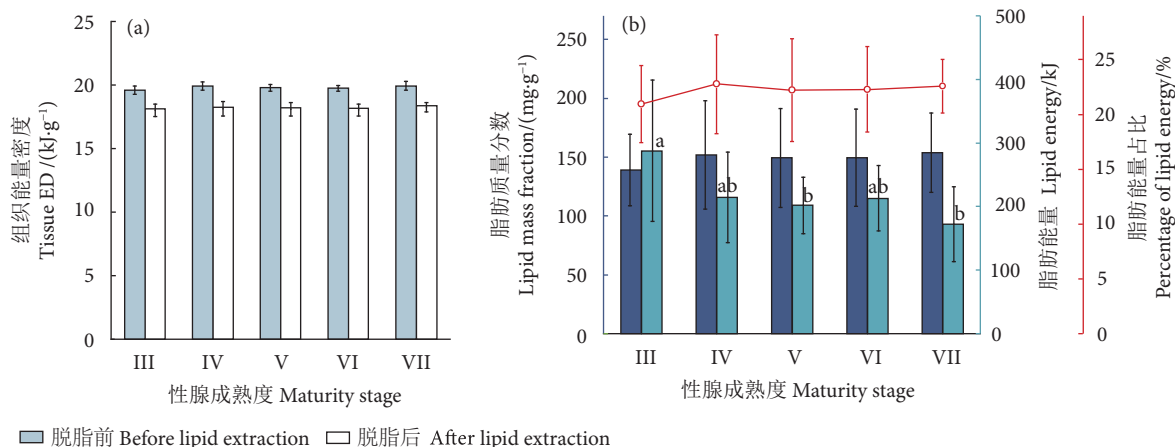


图1 阿根廷滑柔鱼肌肉组织能量密度、脂肪质量分数、脂肪能量及其占比随性腺发育的分布
注: 不同字母表示随后检验差异显著 ($P<0.05$), 后图同此。

Fig. 1 Distribution of tissue energy density, lipid mass fraction, lipid energy and percentage of lipid energy for mantle soma in *I. argentinus* during maturation progress

Note: Different letters indicate significant difference ($P<0.05$). The same case in the following figures.

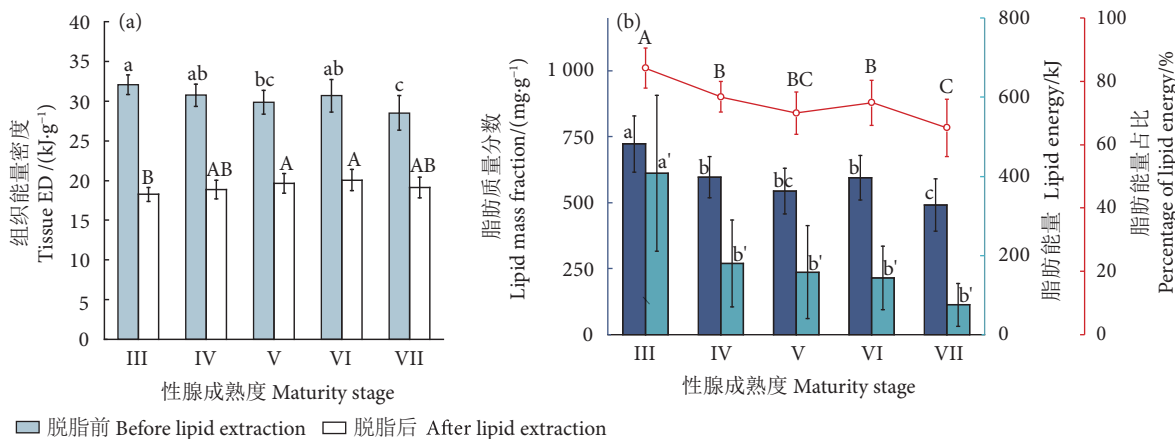


图2 阿根廷滑柔鱼消化腺组织能量密度、脂肪质量分数、脂肪能量及其占比随性腺发育的分布

Fig. 2 Distribution of tissue energy density, lipid mass fraction, lipid energy and percentage of lipid energy for digestive gland in *I. argentinus* during maturation progress

(491.03±95.12) mg·g⁻¹、(75.42±54.19) kJ 和 (65.30±9.02)% (图 2-b)。

2.3 卵巢组织能量密度和脂肪积累及其能量贡献

脱脂前, 卵巢的组织能量密度介于 22.29~23.97 kJ·g⁻¹, 平均值为 (23.29±0.94) kJ·g⁻¹; 随着性腺发育, 卵巢的组织能量密度显著增加 ($\chi^2=35.56$, $P<0.05$), 在 VI 期达到最大值 [(23.85±0.49) kJ·g⁻¹, 图 3-a]。脱脂后, 卵巢的组织能量密度值均下降显著 ($\chi^2=103.75$, $P<0.05$), 平均下降 (15.83±3.63)%, 平均组织能量密度为 (19.57±0.50) kJ·g⁻¹, 不同性腺发育时期的组织能量密度值无显著性差异 ($F=0.82$, $P=0.52$, 图 3-a)。

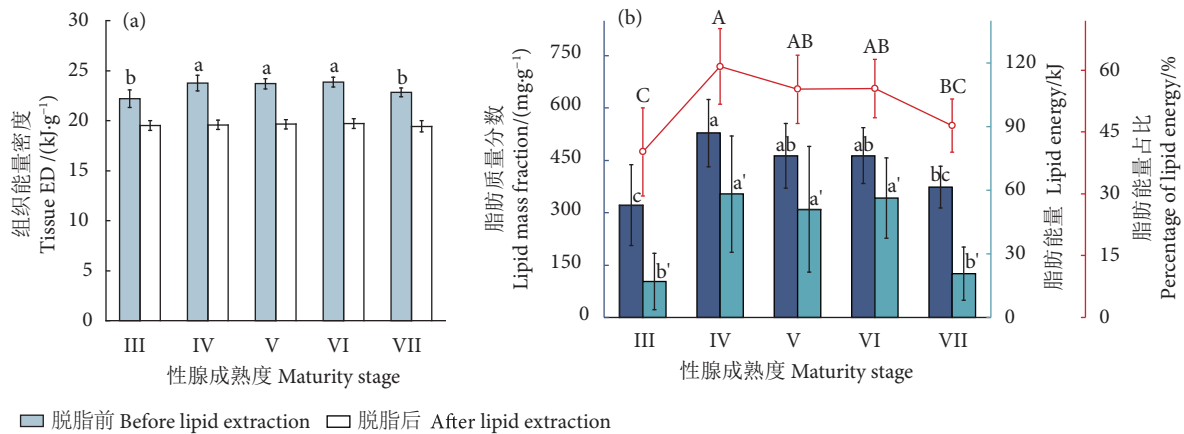


图3 阿根廷滑柔鱼卵巢组织能量密度、脂肪质量分数、脂肪能量及其占比随性腺发育的分布

Fig. 3 Distribution of tissue energy density, lipid mass fraction, lipid energy and percentage of lipid energy for ovary in *I. argentinus* during maturation progress

2.4 输卵管卵子组织能量密度和脂肪积累及其能量贡献

脱脂前, 输卵管卵子的组织能量密度介于 24.69~25.78 kJ·g⁻¹, 平均值为 (25.38±0.40) kJ·g⁻¹; 脱脂后的组织能量密度显著下降 ($\chi^2=76.50$, $P<0.05$), 平均下降了 (17.65±1.81)%, 平均组织能量密度为 (20.91±0.39) kJ·g⁻¹。在不同性腺发育时期, 输卵管卵子脱脂前后的组织能量密度值均无显著差异 (脱脂前: $\chi^2=4.80$, $P=0.19$; 脱脂后: $F=2.35$, $P=0.08$; 图 4-a)。

输卵管卵子的脂肪质量分数介于 361.60~778.64 mg·g⁻¹, 平均值为 (620.69±90.38) mg·g⁻¹; 脂肪能量介于 8.12~197.87 kJ, 平均值为 (63.71±45.19) kJ; 脂肪能量占比介于 48.35%~81.91%, 平均值为 (68.82±7.69)%。在不同性腺发育时期, 输卵管卵子的脂肪质量分数没有显著性差异 ($F=1.40$, $P=0.26$; 图 4-b); 脂肪能量在不同性腺发育

卵巢的脂肪质量分数介于 219.00~634.24 mg·g⁻¹, 平均值为 (436.33±115.04) mg·g⁻¹; 脂肪能量介于 3.07~130.36 kJ, 平均值为 (42.49±27.88) kJ; 脂肪能量占比介于 29.98%~71.08%, 平均值为 (52.36±11.06)%。随着性腺发育, 卵巢的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比均在 IV 期达到最大值 (脂肪质量分数: $F=10.85$, $P<0.05$; 脂肪能量: $F=10.84$, $P<0.05$; 脂肪能量占比: $F=12.72$, $P<0.05$), 分别为 (528.24±96.38) mg·g⁻¹、(58.24±27.41) kJ 和 (60.91±9.21)%; 随后呈下降趋势, 在 VII 期达到最小值, 分别为 (373.29±59.30) mg·g⁻¹、(20.70±12.54) kJ 和 (46.53±6.43)% (图 3-b)。

时期也存在显著性差异 ($F=18.12$, $P<0.05$), 随着性腺发育不断增大, 在 VI 期达到最大值 (Tukey HSD, $P<0.05$), 为 (98.11±39.86) kJ (图 4-b); 然而, 脂肪能量占比保持相对稳定水平, 在不同性腺发育成熟度之间无显著性差异 ($F=1.65$, $P=0.19$; 图 4-b)。

2.5 性腺与肌肉、消化腺之间脂肪积累的关系

Pearson 相关性分析显示, 性腺 (合并卵巢和输卵管卵子) 与消化腺之间的脂肪质量分数、脂肪能量和脂肪能量占比均呈显著负相关性 (脂肪质量分数: $R=-0.37$, $t=-3.28$, $P<0.05$; 脂肪能量: $R=-0.39$, $t=-3.42$, $P<0.05$; 脂肪能量占比: $R=-0.39$, $t=-3.44$, $P<0.05$), 即随着性腺组织脂肪质量分数及其能量积累的增加, 消化腺组织中相应的脂肪质量分数及其能量积累降低 (图 5)。

相反, 性腺与肌肉组织之间的脂肪质量分数、脂肪能量均无显著相关性 (脂肪质量分数: $R=0.09$,

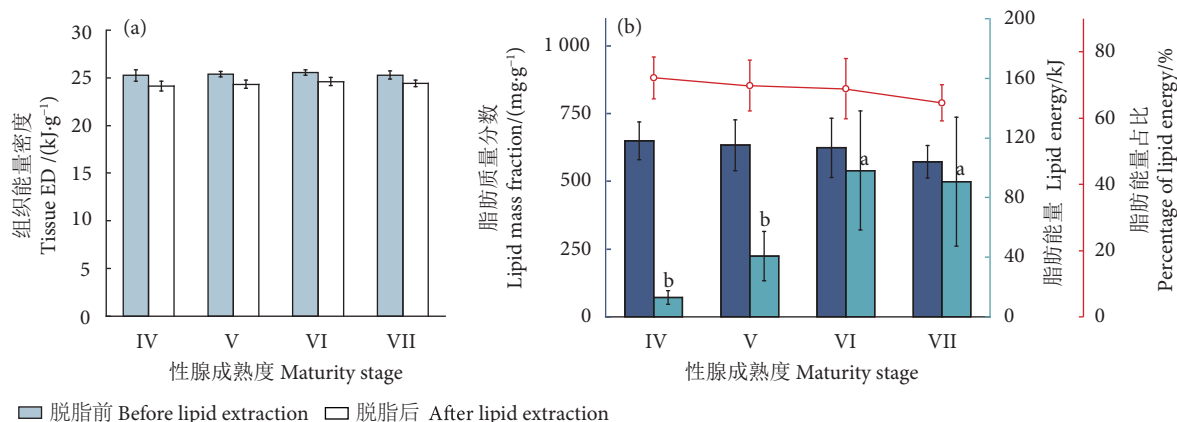


图4 阿根廷滑柔鱼输卵管卵子组织能量密度、脂肪质量分数、脂肪能量及其占比随性腺发育的分布

Fig. 4 Distribution of tissue energy density, lipid mass fraction, lipid energy and percentage of lipid energy for oviduct eggs in *I. argentinus* during maturation progress

$t=0.71$, $P=0.48$; 脂肪能量: $R=-0.05$, $t=-0.44$, $P=0.66$; 图 6-a、6-b); 在脂肪能量占比上, 两者呈弱的正相关关系但不显著 ($R=0.21$, $t=1.76$, $P=0.08$; 图 6-c)。

3 讨论

3.1 组织的脂肪积累及能量贡献

蛋白质、脂肪和碳水化合物既是头足类体内 3 种重要的营养物质, 也是组织能量存储的物质基础^[5-7]。本研究发现, 阿根廷滑柔鱼消化腺、肌肉、卵巢和输卵管卵子等的组织能量密度在脱脂后均显著下降。其中, 消化腺的组织能量密度下降最大 (平均下降 37%); 肌肉的组织能量密度下降最小 (平均下降 9%); 卵巢、输卵管卵子的组织能量密度则分别下降了 16% 和 18%。同时, 脂肪能量在

卵巢、输卵管卵子、消化腺和肌肉等组织能量积累中的占比分别为 52%、69%、74% 和 22%。可见脂肪是阿根廷滑柔鱼组织能量积累存储的重要营养物质。

然而, 阿根廷滑柔鱼在能量积累过程中对脂肪物质的积累存在组织特殊性。在脱脂前后, 雌性个体的肌肉和输卵管卵子的能量密度值均不随性腺发育而显著变化; 而且, 两组织的脂肪含量及脂肪能量占比在性腺发育时期均无显著差异性。这些结果说明阿根廷滑柔鱼肌肉、输卵管卵子的脂肪积累水平稳定, 同时也表明在性腺发育过程中两者的蛋白质、脂肪和碳水化合物等营养物质的组成比例相对恒定。通常, 头足类的肌肉组织以蛋白质为基础、脂肪含量较低, 成熟卵子则具有相对稳定的营养物质组成以达成配子质量最优化^[6,22]。阿根廷滑柔鱼

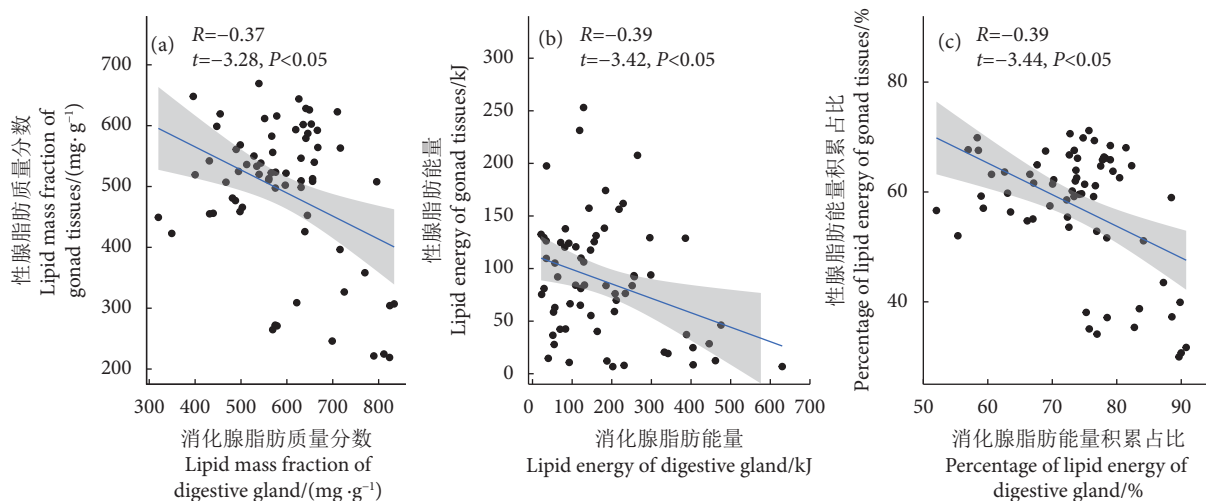


图5 阿根廷滑柔鱼性腺与消化腺之间脂肪质量分数、脂肪能量、脂肪能量占比的关系

Fig. 5 Relationships of lipid mass fraction, lipid energy and percentage of lipid energy between gonad tissues and digestive gland for *I. argentinus*

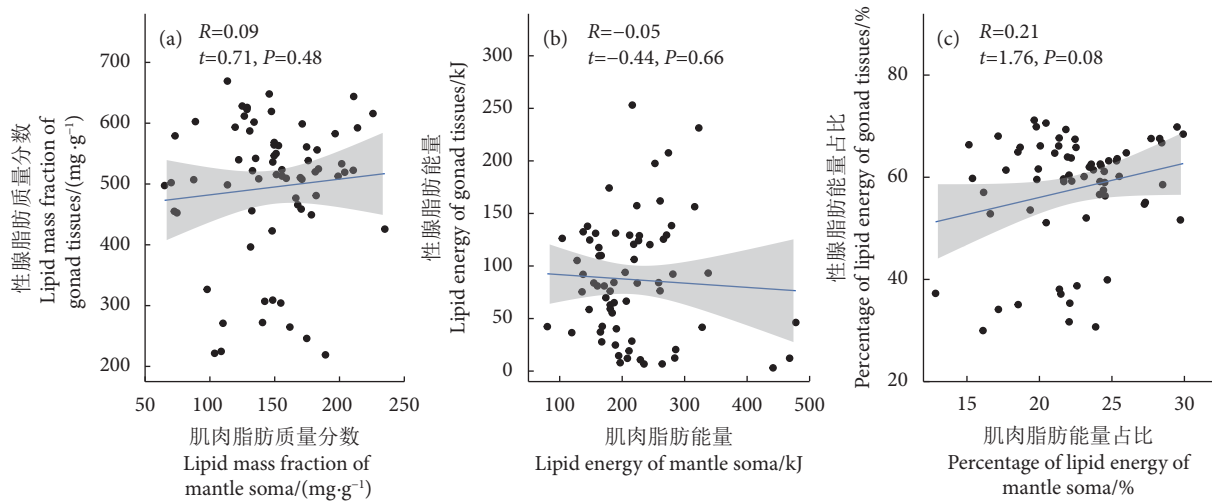


图6 阿根廷滑柔鱼性腺与肌肉组织之间脂肪质量分数、脂肪能量、脂肪能量占比的关系

Fig. 6 Relationships of lipid mass fraction, lipid energy and percentage of lipid energy between gonad tissues and mantle soma for *I. argentinus*

潜在繁殖力高, 繁殖期间批次成熟卵子、多批次排卵^[17]。因此, 在性腺发育及繁殖期间, 个体保持稳定的肌肉组织质量特征及发生营养物质组成稳定的配子将有利于生殖价值的最大化。

相反, 卵巢组织脱脂前的能量密度在性腺发育成熟期显著增加, 脱脂后的能量密度无显著的性腺发育时期差异性。这表明卵巢组织在能量积累过程中以脂肪物质积累为主, 而蛋白质、碳水化合物等营养物质则保持稳定水平, 可能与性腺开始发育后卵黄卵母细胞大量发育并积累卵黄物质密切相关^[5]。在生理性发育期开始之后, 阿根廷滑柔鱼卵巢中的卵黄卵母细胞大量发生, 细胞内的卵黄物质较快速地增加, 脂肪含量亦增加显著^[17,23], 与好望角枪乌贼 (*Loligo reynaudii*) 的卵巢卵母细胞发生及卵黄物质积累过程^[24-25]一致。林东明等^[26]也发现阿根廷滑柔鱼卵巢组织在性腺发育过程中持续积累脂肪酸供给卵子发生, 一定程度上佐证了该种类卵巢组织能量积累过程中对脂肪的积累。同时, 本研究发现, 卵巢组织在性腺发育成熟前期 (IV 期) 的脂肪质量分数、脂肪能量及脂肪能量占比等均显著增加, 随后维持相对稳定直至繁殖期 (VII 期) 出现较显著的下降。该结果进一步说明了卵巢组织随着性腺的发育不断地积累脂肪; 然而, 卵巢组织脂肪质量分数在繁殖期呈下降趋势则可能是已有卵黄卵母细胞发生成熟并排入输卵管中^[17]所致, 且摄食强度下降^[27]可能是原因之一。

此外, 消化腺组织脱脂前的组织能量密度也存在显著的性腺发育时期差异性。但是, 该组织能量

密度随着性腺发育呈显著的下降趋势。与此相反, 脱脂后的组织能量密度则随着性腺发育显著增加。结合脂肪质量分数、脂肪能量及其占比随性腺发育显著下降的结果, 可见消化腺组织中脂肪物质积累随着性腺发育呈下降趋势。但是, 在性腺发育过程中, 消化腺的脂肪质量分数仅次于输卵管卵子, 并且脂肪能量占比在 4 个组织中最高 (74%)。该结果进一步佐证了阿根廷滑柔鱼消化腺的脂肪含量丰富^[5,19], 这可能是头足类共有的特性, 以实现其较大的能量积累与存储^[14-15,28]。

3.2 脂肪积累对生殖能量的贡献

与其他无脊椎动物相类似, 现生头足类的繁殖是生活史中能量需求最为紧张的时期, 能量积累及其生殖投入的最优化是维持该种类种群资源量的关键^[29]。已有研究表明, 有些头足类在性腺发育开始之后较快速地转化肌肉组织存储的能量, 以供给生殖发育所需的能量^[30]。阿根廷滑柔鱼的生殖能量主要依赖于现场摄食食物的吸收和转化, 在能量需求较大的生理性发育期和繁殖期会转化部分肌肉组织中存储的能量^[18-19]。本研究发现, 在生理性发育期, 阿根廷滑柔鱼卵巢的组织能量密度显著增加; 与此同时, 组织中的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比均显著增加。在性腺发育成熟期和繁殖期, 卵巢、输卵管的脂肪质量分数、脂肪能量均保持较高水平, 并且两者的脂肪能量占比均在 50% 以上。上述结果表明脂肪积累对阿根廷滑柔鱼的生殖能量积累有重要贡献, 可能与脂肪具有较大的热量密切相关^[1]。一般来说, 脂肪所提供的能

量是相同当量的碳水化合物或者蛋白质的2倍^[1]。Morillo-Velarde等^[22]报道了头足类个体在食物资源不足时可有效地转化利用存储的脂肪以供给日均代谢总能量的26%以上。值得注意的是,卵子发生需要较大的磷脂以形成发育良好的卵膜^[31-32]。因此,阿根廷滑柔鱼卵巢和输卵管卵子中的脂肪对生殖能量积累的具体贡献仍需后续深入的分析。

通常,头足类消化腺中的脂肪水平与其饵料食物密切相关,可作为食物丰度和系统能量学的重要指标之一^[33-35]。Stowasser等^[36]和Fluckiger等^[37]在实验室喂养实验中也发现圆鳍枪乌贼(*Lolliguncula brevis*)和乌贼(*Sepia officinalis*)消化腺可以快速地转化食性脂肪,其中的脂肪酸可反映最近1~2周的摄食情况。本研究发现,随着性腺发育,卵巢的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比均显著增加,而消化腺的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比等则显著下降。同时,Pearson相关性分析显示性腺(卵巢+输卵管卵子)与消化腺的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比均呈显著负相关关系,而与肌肉组织的无显著相关性。可见阿根廷滑柔鱼性腺组织中的脂肪来自于现场食物摄食,也进一步佐证了该种类的生殖能量主要依赖于外源性投入^[5,19,27]。

4 结论

本研究利用组织能量密度测定技术和脂肪萃取技术,测定分析了阿根廷滑柔鱼雌性个体肌肉、消化腺和性腺等组织脱脂前后的组织能量密度及脂肪积累,发现脂肪是该种类组织能量积累存储的重要营养物质。其中,消化腺是最大的脂肪积累组织,脂肪能量占比达74%,其次为输卵管卵子和卵巢,肌肉组织的脂肪能量占比最低(22%)。在组织能量积累过程中,阿根廷滑柔鱼的脂肪积累存在组织特殊性,肌肉和输卵管卵子的脂肪积累水平稳定,而卵巢和消化腺的脂肪积累存在显著的性腺发育时期差异性,前者在性腺发育成熟时显著增加,后者随着性腺发育显著下降。同时,性腺组织与消化腺组织的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比等均呈显著的负相关关系,而与肌肉组织的脂肪质量分数、脂肪能量及其占比等无显著相关性。上述结果表明,阿根廷滑柔鱼的脂肪积累对其生殖能量积累有重要贡献,性腺组织的脂肪积累与表征食物来源

的消化腺脂肪积累密切相关,可进一步佐证其生殖能量来源主要依赖于外源性投入,为深入了解其生殖投入策略提供了重要的参考资料。然而,脂肪在配子发生过程中不仅仅作为能量存储物质,也是细胞膜形成的重要成分,尤其是脂肪中的磷脂成分。因此,后续仍需深入开展组织脂肪中不同脂质成分的研究,以深入认识脂肪积累对其生殖能量积累的贡献,为掌握阿根廷滑柔鱼的生殖投入策略提供参考资料。

参考文献:

- [1] FITZPATRICK L C. Life history patterns of storage and utilization of lipids for energy in amphibians[J]. Am Zool, 1976, 16(4): 725-732.
- [2] PETHYBRIDGE H R, PARRISH C C, BRUCE B D, et al. Lipid, fatty acid and energy density profiles of white sharks: insights into the feeding ecology and ecophysiology of a complex top predator [J]. PLoS One, 2014, 9(5): e97877.
- [3] BOYLE P R P. Cephalopods: ecology and fisheries[M]. Oxford UK: Wiley-Blackwell, 2005: 464.
- [4] PECL G T, MOLTSCHANIWSKYJ N A. Life history of a short-lived squid (*Sepioteuthis australis*): resource allocation as a function of size, growth, maturation, and hatching season[J]. ICES J Mar Sci, 2006, 63(6): 995-1004.
- [5] ANDREW C, PAUL G R, DEBORAH J G. Biochemical composition in relation to the energetics of growth and sexual maturation in the ommastrephid squid *Illex argentinus*[J]. Philos Trans R Soc Lond Ser B, 1994, 344(1308): 201-212.
- [6] NAVARRO J C, MONROIG Ó, SYKES A V. Nutrition as a key factor for cephalopod aquaculture[M]. Dordrecht: Springer Netherlands, 2014: 77-95.
- [7] ZLATANOS S, LASKARIDIS K, FEIST C, et al. Proximate composition, fatty acid analysis and protein digestibility-corrected amino acid score of three Mediterranean cephalopods[J]. Mol Nutr Food Res, 2010, 50(10): 967-970.
- [8] ROSA R, PIERCE G, O'DOR R. Advances in squid biology, ecology and fisheries. Part II. Oegopsid squids[M]. New York: Nova Sci Pub Inc, 2013: 109-148.
- [9] 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.
- [10] 刘赫威, 余为, 陈新军, 等. 南极海冰变动对西南大西洋阿根廷滑柔鱼资源丰度及空间分布的影响 [J]. 水产学报, 2021, 45(2): 187-199.
- [11] RODHOUSE P G, HATFIELD E. Dynamics of growth and maturation in the cephalopod *Illex argentinus de castellanos*, 1960 (Teuthoidea: Ommastrephidae)[J]. Philos Trans R Soc B, 1990, 329(1254): 229-241.
- [12] LAPTIKHOVSKY V V, NIGMATULLIN C M. Egg size, fecundity, and spawning in females of the genus *Illex* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. ICES J Mar Sci, 1993(4): 393-403.

- [13] CASTRO B G, GARRIDO J L, SOTELO C G. Changes in composition of digestive gland and mantle muscle of the cuttlefish *Sepia officinalis* during starvation[J]. Mar Biol, 1992, 114(1): 11-20.
- [14] BLANCHIER B, BOUCAUD-CAMOU E. Lipids in the digestive gland and the gonad of immature and mature *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Mar Biol, 1984, 80(1): 39-43.
- [15] QUISPE-MACHACA M, GUZMAN-RIVAS F A, IBANEZ C M, et al. Intra-individual variability in biochemical constituents and fatty acid composition of adult jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the southeastern Pacific Ocean[J]. J Sea Res, 2021, 174: 102082.
- [16] GARCÍA S, DOMINGUES P, NAVARRO J C, et al. Growth, partial energy balance, mantle and digestive gland lipid composition of *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) fed with two artificial diets[J]. Aquac Nutr, 2011, 17(2): e174-e187.
- [17] LIN D M, CHEN X J, CHEN Y, et al. Ovarian development in Argentinean shortfin squid *Illex argentinus*: group-synchrony for corroboration of intermittent spawning strategy[J]. Hydrobiologia, 2017, 795(1): 327-339.
- [18] 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.
- [19] LIN D M, HAN F, XUAN S P, et al. Fatty acid composition and the evidence for mixed income-capital breeding in female Argentinean short-fin squid *Illex argentinus*[J]. Mar Biol, 2019, 166(7): 90.
- [20] 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.
- [21] BLIGH E G. A rapid method of total lipid extraction and purification[J]. Can J Biol Physiol, 1959, 37(8): 911-917.
- [22] MORILLO-VELARDE P S, VALVERDE J C, LLINARES R M S, et al. Changes in lipid composition of different tissues of common octopus (*Octopus vulgaris*) during short-term starvation[J]. Aquac Res, 2013, 44(8): 1177-1189.
- [23] HAIMOVICI M, BRUNETTI N E, RODHOUSE P, 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, 1998: 27-58.
- [24] MELO Y, SAUER W. Confirmation of serial spawning in the chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* off the coast of South Africa[J]. Mar Biol, 1999, 135(2): 307-313.
- [25] MELO Y, SAUER W H H. Determining the daily spawning cycle of the chokka squid, *Loligo reynaudii* off the South African coast[J]. Rev Fish Biol Fish, 2007, 17(2/3): 247-257.
- [26] 林东明, 孙程婕, 宣思鹏, 等. 雌性阿根廷滑柔鱼性腺发育阶段的脂肪酸组成及其变化 [J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 93-102.
- [27] 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]. Invertebr Biol, 2015, 134(3): 203-213.
- [28] PHILLIPS K L, NICHOLS P D, JACKSON G D. Lipid and fatty acid composition of the mantle and digestive gland of four Southern Ocean squid species: implications for food-web studies[J]. Antarct Sci, 2002, 14(3): 212-220.
- [29] BOGGS C L. Dynamics of reproductive allocation from juvenile and adult feeding: radiotracer studies[J]. Ecology, 1997, 78(1): 192-202.
- [30] JACKSON G D, JACKSON C H. Mating and spermatophore placement in the onychoteuthid squid *Moroteuthis ingens*[J]. J Mar Biol Assoc UK, 2004, 84(4): 783-784.
- [31] SARGENT J R, TOCHER D R, BELL J G. The lipids [M]. San Diego: Academic Press, 2003: 181-257.
- [32] BACHAN M M, FLEMING I A, TRIPPEL E A. Maternal allocation of lipid classes and fatty acids with seasonal egg production in Atlantic cod (*Gadus morhua*) of wild origin[J]. Mar Biol, 2012, 159(10): 2281-2297.
- [33] ABOLMASOVA G I, SHUL'MAN G Y, SHCHEPKINA A M, et al. Content of dry matter in the liver of the squid *Sthenoteuthis pteropus* in the Eastern Atlantic Ocean as an index of trophicity[J]. Oceanology, 1990, 30: 359-362.
- [34] SEMMENS J M. An examination of the role of the digestive gland of two loliginid squids, with respect to lipid: storage or excretion?[J]. Proc R Soc B, 1998, 265(1406): 1685-1690.
- [35] PETHYBRIDGE H R, NICHOLS P D, VIRTUE P, et al. The foraging ecology of an oceanic squid, *Todarodes filippovae*: the use of signature lipid profiling to monitor ecosystem change[J]. Deep-Sea Res II, 2013, 95: 119-128.
- [36] STOWASSER G, PIERCE G J, MOFFAT C F, et al. Experimental study on the effect of diet on fatty acid and stable isotope profiles of the squid *Lolliguncula brevis*[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2006, 333(1): 97-114.
- [37] FLUCKIGER M, JACKSON G D, NICHOLS P, et al. An experimental study of the effect of diet on the fatty acid profiles of the European cuttlefish (*Sepia officinalis*)[J]. Mar Biol, 2008, 154(2): 363-372.