

基于精荚数量对鸢乌贼中型群雄性 个体有效繁殖力的研究

朱凯^① 张立川^① 陈新军^{①②③} 陆化杰^{①②③}
林东明^{①②③*} 姚吉祥^① 马有成^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

摘要: 根据 2017 年和 2018 年在我国南海海域采集到的鸢乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 中型群雄性样本, 利用生物统计分析和线性模型拟合等方法研究其有效繁殖力特性及其在性腺发育过程中的变化规律。结果表明, 南海鸢乌贼中型群雄性胴长分布范围为 114 ~ 153 mm, 体重分布范围为 55.2 ~ 174.7 g。个体精荚囊的长度为 22 ~ 124 mm, 精荚囊重量为 0.03 ~ 3.07 g, 两者呈幂函数关系, 且均随着性腺发育而逐步增大。精荚囊长度及其重量与胴长和体重均呈线性函数关系。精荚囊长度及其重量均在性腺成熟度 VI 期时达到最大值, 分别为 (94.33 ± 21.64) mm 和 (1.57 ± 1.07) g。有效繁殖力为 1 ~ 144 条, 胴长相对有效繁殖力为 0.02 ~ 1.62 条/mm。随着个体生长发育, 有效繁殖力在 VI 期达到最大值, 相对有效繁殖力则在 VI ~ VII 期时趋于稳定。有效繁殖力与胴长、体重均呈线性函数关系, 相对有效繁殖力与胴长、体重均呈幂函数关系。精荚长度为 4.79 ~ 36.60 mm, 精荚重量为 0.000 2 ~ 0.020 0 g, 两者符合幂函数关系, 且均在 VI 期达到最大值。同时, 精荚长度及其重量与胴长、体重均呈线性函数关系。研究表明, 南海鸢乌贼中型群雄性个体的精荚囊、精荚和有效繁殖力均随着性腺发育而不断增大, 且三者均与个体胴长、体重呈显著的函数关系。

关键词: 鸢乌贼; 有效繁殖力; 繁殖发育; 南海

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 04-517-12

Study on the Effective Fecundity in Medium Form of Male Purple Flying Squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

ZHU Kai^① ZHANG Li-Chuan^① CHEN Xin-Jun^{①②③} LU Hua-Jie^{①②③}
LIN Dong-Ming^{①②③*} YAO Ji-Xiang^① MA You-Cheng^①

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

② Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fishery Resources, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306;

③ National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 41276156, 41876144), 国家“八六三”高技术研究发展计划项目 (No. 2012AA092303), 上海市自然科学基金项目 (No. 16ZR1415400), 上海海洋大学大学生创新活动计划项目 (No. B1-5002-17-0001-2);

* 通讯作者, E-mail: dmlin@shou.edu.cn;

第一作者简介 朱凯, 男, 博士研究生; 研究方向: 头足类繁殖生物学; E-mail: zhukaield@126.com。

收稿日期: 2019-01-21, 修回日期: 2019-05-24 DOI: 10.13859/j.cjz.201904009

Abstract: Purple Flying Squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*) is one of the most important tropical Ommastrephids, widely distributing in the tropical waters of Indo-Pacific, but little information is available on its fecundity, particularly for those populations living around South China Sea. From 28 specimens of *S. oualaniensis* collected in 2017 and 2018 in the South China Sea, effective fecundity and its variations with sexual maturation were assessed using bio-statistical and model fitting analysis. The specimens were measured 114 - 153 mm in mantle length, and weighed from 55.2 to 174.7 g (Table 1). The length and weight of spermatophoric sac increased with sexual maturation measured 22 - 124 mm in length and 0.03 - 3.07 g in weight, respectively (Table 2). The spermatophoric sac's weight showed a power regression on its length. In addition, both the length and weight of spermatophoric sac were linearly correlated with mantle length and body weight (Fig. 2, 3). The effective fecundity was estimated from 1 spermatophores at stage III to 144 spermatophores at stage VII, and the relative effective fecundity by mantle length was estimated from 0.02 to 1.62 spermatophores per millimeter. The effective fecundity increased with maturity and reached to the highest value at stage VI and remained stable till stage VII. The effective fecundity showed a linear relationship with mantle length and body weight (Fig. 4), while the relative effective fecundity by mantle length had a power regression on mantle length and body weight (Fig. 4). The spermatophore length was a power function of its weight, in which they were measured from 4.79 to 36.60 mm in length and from 0.000 2 to 0.020 0 g in weight, respectively (Table 3). Both the length and weight of spermatophores attained their highest value at stage VI, and in addition, both of them were found linear correlation with mantle length and body weight (Fig. 6). These findings indicated that the spermatophoric sac, spermatophores and effective fecundity in the medium form of male *S. oualaniensis* from South China Sea showed a consistent increasing trend with sexual maturation, and significantly related to mantle length and body weight.

Key words: *Sthenoteuthis oualaniensis*; Effective fecundity; Reproduction; South China Sea

鸢乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 隶属于鞘亚纲 (Coleoidea) 枪形目 (Teuthoidea) 柔鱼科 (Ommastrephidae), 分布在印度洋、太平洋的赤道和亚热带等海域 (Nesis 1977, 陈新军 2009)。我国南海鸢乌贼中型群是典型的鸢乌贼种群, 为中型双轴群, 分布在红海、阿拉伯海和亚丁湾以外的所有鸢乌贼分布海域 (Jereb et al. 2010)。该种的生命周期短, 约为 1 年; 中型群个体体型较大, 胴长可达 30 cm 以上, 具有昼夜垂直移动的特性 (Nesis 1977)。鸢乌贼在南海生态系统中占据重要地位, 起着连接低营养等级和高营养等级的桥梁作用, 其摄食等级以 2、3 级为主 (张宇美 2014), 同时也是金枪鱼等的主要捕食对象 (陶雅晋等 2017)。南海鸢乌贼不仅资源量巨大, 而且年可捕捞量也非常巨大 (邱永松等 2013), 具有较大的捕

捞潜力。

繁殖力是种群变动规律的重要研究内容之一, 与种群生物量的变动及其补充群体大小密切相关 (王腾等 2013)。水生动物的繁殖力具有高度的遗传性, 不同种或者同一种不同群体之间均存在差异 (Tave 1993)。一般地, 头足类属种个体发育存在雌雄差异, 多表现为雄性先成熟 (Boyle et al. 2005); 并且雄性个体的配子具有特殊性, 为精团包裹于延长的精荚内, 而后储存在精荚囊里, 交配时通过茎化的足腕或者延长的端器将精荚输入雌性体内 (Drew 1919, Jereb et al. 2010)。因此, 精荚囊内的精荚数量是头足类雄性个体有效繁殖力的表征, 体现某一时期这些个体的有效繁殖特性 (Jereb et al. 2010, 林东明等 2013)。目前, 我国南海鸢乌贼的研究主要集中于形态特征 (Nesis

1977, Chembian et al. 2014, 张鹏等 2015)、种群判别(朱凯等 2016)、年龄与生长(Wang et al. 2017)、渔场与栖息地(范江涛等 2015, 2016, 2017)、摄食生态(张宇美等 2013, 龚玉燕等 2016)和分子生物学(李朋 2014)等方面。对鸢乌贼微型群雄性的个体繁殖力特性进行研究有助于深入认识该群体的繁殖特性、评估其繁殖潜能和生物量(Hunter et al. 1992), 进而促进该资源的资源评估与利用。为此, 本研究根据南海鸢乌贼中型群雄性个体精荚囊中的精荚数及其群体基础生物学数据, 探讨分析其有效繁殖力特性及其与个体生长发育的变化规律, 以深入认识南海鸢乌贼中型群雄性个体的繁殖生物学特性, 为进一步探讨其种群变化规律提供参考。

1 材料与方法

1.1 样本采集

南海鸢乌贼样本来自灯光罩网船在南海海域作业期间的渔获物, 样本采集时间为 2017 年 6 月和 2018 年 6 月, 采集海域为 111°15'36" ~ 115°52'12" E, 9°11'16" ~ 11°22'55" N, 样本采集为随机采样, 采集样本经冷冻保存后运回实验室进行测定分析。

1.2 生物学测定

样本解冻后测定胴长、体重、性腺成熟度、精荚囊长、精荚囊重、精荚长、精荚重等 7 项基础生物学参数。用刻度尺测量胴体长度(精确到 1 mm), 用 BT600 电子天平(精度为 0.1 g、量程为 0 ~ 600 g)称量体重。性腺成熟度的划分根据 Arkhipkin 等(1998)和林东明等(2014)分为 I ~ VIII 共 8 个时期。其中, I、II 期为发育前期, 并无精荚形成; III 期为生理性发育期, 精荚开始产生; IV ~ VI 期为成熟期, 精荚在该阶段内积累; VII 期为排精期, 精荚开始外排; VIII 期为排精后期。测定生理性发育期(III 期)及以上时期样本的精荚囊长度(spermatophoric sac length)、精荚囊重量(spermatophoric sac weight)和精荚总数等 3 项参数, 将精荚囊样

本逐一放置于玻璃培养皿中, 用镊子辅助摆平精荚囊, 用刻度尺测量精荚囊长度(精确到 1 mm), 用 BS300+ 电子天平(精度为 0.01 g、量程为 0 ~ 300 g)称量精荚囊重量。

因为自生理性发育期开始精荚囊中可见早期成型的精荚, 因此随机选取 III 期样本 6 尾, 性腺成熟期(IV ~ VI 期)精荚样本 15 尾, 其中 IV、V、VI 期分别为 6、6、3 尾, VII 期样本 7 尾进行繁殖力计数。有效繁殖力(effective fecundity)为精荚囊中精荚的数量, 相对有效繁殖力(relative effective fecundity)为有效繁殖力与胴长的比值。

将精荚样本分别放置于玻璃培养皿, 纯净水缓冲摊散精荚, 对样本中精荚总数进行计数。在精荚总数测定完成后, 用镊子将精荚摆好放置于另一玻璃培养皿中, 按照各成熟度精荚总数的不同, 在不同时期取大约 1/3 精荚总数的精荚测量长度并称重, 利用与解剖显微镜(1 ~ 6 倍)相配套的软件 Digimizer Image Analysis 测定长度, 其精确度为 0.01 mm, FA2204 电子分析天平(精度为 0.000 1 g、量程为 0 ~ 220 g)称量精荚重量。

1.3 数据分析

利用线性函数模型分别拟合回归南海鸢乌贼中型群雄性精荚囊长度与重量, 精荚囊长度、精荚囊重量、有效繁殖力、精荚长度、精荚重量与胴长、体重, 相对有效繁殖力与胴长的关系, 利用幂函数模型分别拟合回归相对有效繁殖力与体重、精荚长度与精荚重量的关系。利用单因素方差分析方法对不同性腺成熟度之间的有效繁殖力、精荚长度和精荚重量的差异性进行检验, 并利用 Tukey HSD 进行事后检验。利用卡方检验分析各成熟度之间相对有效繁殖力的差异性。

2 结果与分析

2.1 各成熟度胴长和体重变化

样本的胴长为 114 ~ 153 mm, 体重为 55.2 ~ 174.7 g, 平均胴长为 (124 ± 7) mm, 平

均体重为 (76.9 ± 14.5) g, $n = 28$ 。随着性腺的发育, 个体的胴长和体重均具有显著性差异 (ANOVA: 胴长 $F = 4.24$, $P < 0.05$; 体重 $F = 3.10$, $P < 0.05$)。随着成熟度的增加, 胴长、体重都呈现出先增加后减少的趋势, 从发育期到成熟期胴长和体重逐步增大, 尤其是成熟后期增长更加明显, 之后至繁殖期略有下降 (表 1)。根据 Tukey HSD 检验结果, 胴长和体重均可分为 2 个组别, III ~ V 期和 VII 期为一个组别 ($P > 0.05$), VI 期和 VII 期为一个组别 ($P > 0.05$), 表明 VI 期即成熟后期为胴长和体重变化的转折点。

2.2 各成熟度精荚囊的长度和重量变化

随着精荚囊长度的增加, 精荚囊重量逐步增大, 精荚囊长度和精荚囊重量符合线性函数方程 $W_{sc} = 0.020L_{sc} - 0.633$ ($R^2 = 0.546$), 其中, W_{sc} 为精荚囊重 (g), L_{sc} 为精荚囊长 (mm) (图 1)。不同成熟度个体之间其精荚囊长度和重量均存在显著性差异 (精荚囊长度 ANOVA: $F = 5.58$, $P < 0.05$; 精荚囊重量 ANOVA: $F = 8.40$, $P < 0.01$)。精荚囊随着性腺成熟度的增加而生长, 在 III ~ VI 期持续发育, 在 VII 期长度和重量均有所下降 (表 2)。精荚囊长度在 III 期、IV 期、V 期增长速度一致 (Tukey HSD: $P > 0.05$), VI 期时增长速度最快, 而后增速开始降低 (Tukey HSD: $P > 0.05$)。精荚囊重的增长转折发生较早, 其中 III ~ V 期增长速度较为一

致 (Tukey HSD: $P > 0.05$), 从 V 期开始增长显著 (Tukey HSD: $P > 0.05$), VI ~ VII 期逐步降低 (Tukey HSD: $P > 0.05$)。

同时, 胴长和体重越大, 精荚囊的长度和重量也越大。精荚囊的长度和重量与胴长、体重均呈线性函数关系。精荚囊长度与胴长: $L_{sc} = 2.052L_m - 196.691$, $R^2 = 0.426$, $P < 0.01$, 其中, L_{sc} 为精荚囊长 (mm), L_m 为胴长 (mm); 精荚囊长度与体重: $L_{sc} = 0.720W_b - 0.679$, $R^2 = 0.484$, $P < 0.01$, 其中, L_{sc} 为精荚囊长 (mm), W_b 为体重 (g) (图 2)。精荚囊重量与胴长: $W_{sc} = 0.078L_m - 9.192$, $R^2 = 0.815$, $P < 0.01$, 其中, W_{sc} 为精荚囊重量 (g), L_m 为胴长 (mm); 精荚囊重量与体重: $W_{sc} = 0.025W_b - 1.433$, $R^2 = 0.766$, $P < 0.01$, 其中, W_{sc} 为精荚囊重量 (g), W_b 为体重 (g) (图 3)。

2.3 各时期有效繁殖力、相对有效繁殖力及其与胴长、体重关系

中型群雄性个体的有效繁殖力为 1 ~ 144 条, 均值为 (38 ± 41) 条, $n = 28$ 。各成熟度个体的有效繁殖力之间存在显著性差异 (ANOVA: $F = 13.10$, $P < 0.01$), 有效繁殖力自 III 期开始增长, V ~ VI 期增长尤为迅速, 而后有效繁殖力有所下降。其中, 发育期 (III 期) 的有效繁殖力为 1 ~ 15 条, 均值为 (7 ± 5) 条, $n = 6$; 成熟期 (IV ~ VI 期) 的有效繁殖力为 6 ~ 143 条, 均值为 (31 ± 45) 条, $n = 15$;

表 1 南海鳶乌贼中型群雄性不同性腺成熟度个体的胴长和体重

Table 1 The mantle length and body weight in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

性腺成熟度 Maturity stages	胴长 Mantle length ML (mm)		体重 Body weight BW (g)		
	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	范围 Range	
总体 Total ($n = 28$)	124 ± 7	114 ~ 153	76.9 ± 14.5	55.2 ~ 174.7	
发育期 Physiological maturing	III ($n = 6$)	119 ± 4	114 ~ 123	62.4 ± 5.0	58.1 ~ 71.0
	IV ($n = 6$)	120 ± 3	116 ~ 123	71.7 ± 9.4	55.2 ~ 88.0
成熟期 Maturing	V ($n = 6$)	122 ± 3	118 ~ 125	73.8 ± 3.7	67.0 ~ 78.1
	VI ($n = 3$)	134 ± 14	120 ~ 153	108.1 ± 48.3	62.0 ~ 114.7
繁殖期 Spawning	VII ($n = 7$)	127 ± 3	122 ~ 132	87.8 ± 11.0	73.0 ~ 105.8

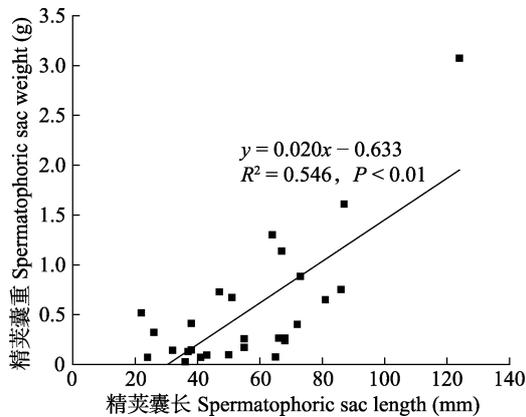


图 1 南海鸢乌贼中型群雄性精荚囊长度与重量的关系

Fig. 1 The relationship between the length and weight of spermatophoric sac in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

繁殖期 (VII期) 的有效繁殖力为 39~144 条, 均值为 (82 ± 37) 条, $n = 7$ 。根据检验, 有效繁殖力在发育期至繁殖中期仍处于同一水平 (Tukey HSD: $P > 0.05$), 自繁殖后期有效繁殖力增加显著 (Tukey HSD: $P > 0.05$)。随着个体的生长, 中型群雄性个体有效繁殖力增长显著, 胴长和体重越大, 有效繁殖力越大。有效繁殖力与胴长、体重均呈现线性函数关系。有效繁殖力 (y , 条) 与胴长 (L_m , mm): $y = 3.591L_m - 405.55$, $R^2 = 0.393$, $P < 0.01$; 有效繁殖力 (y , 条) 与体重 (W_b , g): $y = 1.294W_b - 62.811$, $R^2 = 0.471$, $P < 0.01$ (图 4)。

中型群雄性个体的相对有效繁殖力为

表 2 南海鸢乌贼中型群雄性不同性腺成熟度个体精荚囊的长度和重量

Table 2 The length and weight of spermatophoric sac in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

性腺成熟度 Maturity stages	精荚囊长度 Spermatophoric sac length (mm)		精荚囊重量 Spermatophoric sac weight (g)	
	平均值 \pm 标准差 Mean \pm SD	范围 Range	平均值 \pm 标准差 Mean \pm SD	范围 Range
总体 Total ($n = 28$)	57 ± 23	22 ~ 124	0.59 ± 0.69	0.03 ~ 3.07
III ($n = 6$)	41 ± 14	22 ~ 65	0.16 ± 0.18	0.03 ~ 0.52
IV ($n = 6$)	48 ± 15	24 ~ 68	0.16 ± 0.07	0.07 ~ 0.27
V ($n = 6$)	49 ± 18	26 ~ 72	0.30 ± 0.09	0.14 ~ 0.41
VI ($n = 3$)	94 ± 22	73 ~ 124	1.57 ± 1.07	0.75 ~ 3.07
VII ($n = 7$)	68 ± 14	47 ~ 87	1.02 ± 0.49	0.65 ~ 1.61

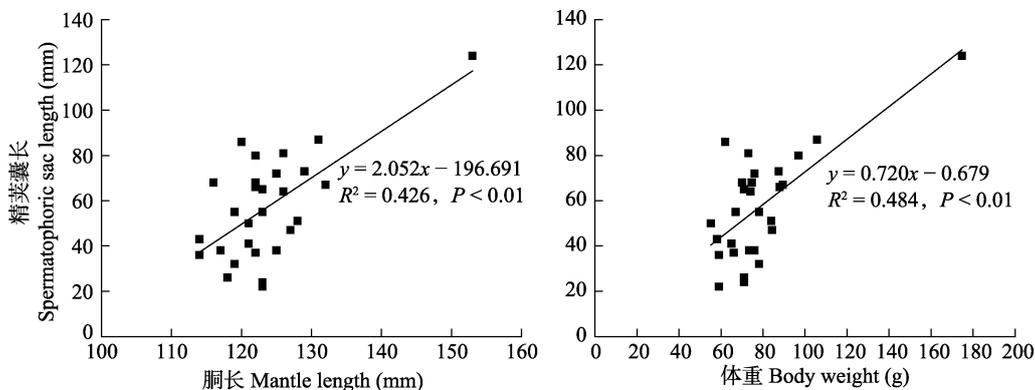


图 2 南海鸢乌贼中型群雄性精荚囊长度与胴长、体重的关系

Fig. 2 The relationship between the length of spermatophoric sac and mantle length and body weight in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

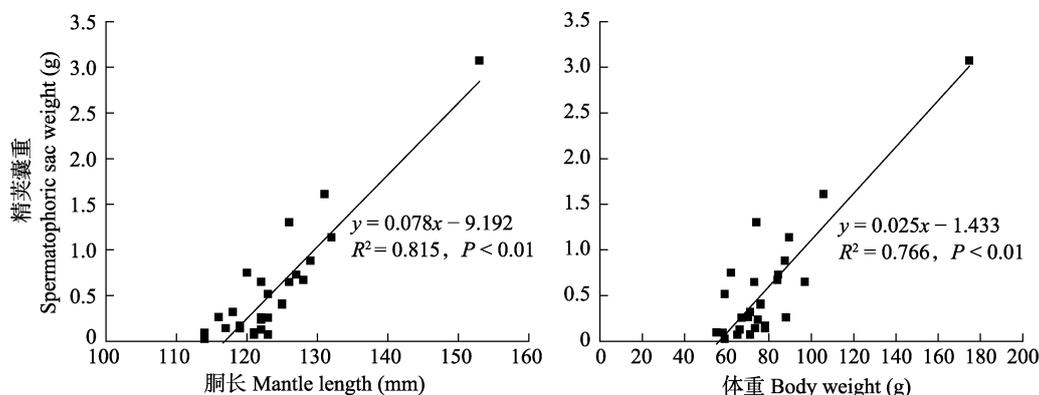


图 3 南海鳶乌贼中型群雄性精荚囊重量与胴长、体重的关系

Fig. 3 The relationship between the weight of spermatophoric sac and mantle length and body weight in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

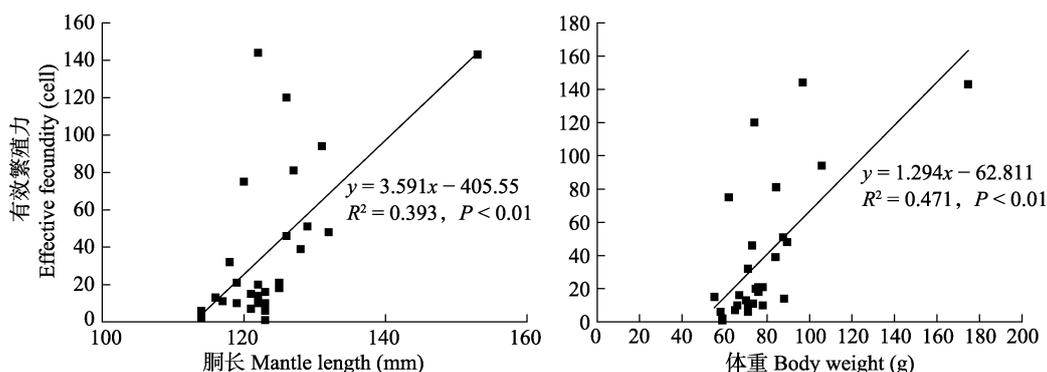


图 4 南海鳶乌贼中型群雄性有效繁殖力与胴长、体重的关系

Fig. 4 The relationship between the effective fecundity and mantle length and body weight in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

0.008 ~ 1.180 条/mm, 平均(0.33 ± 0.33)条/mm, $n = 28$ 。相对有效繁殖力自III期开始增长, 至VI期趋于稳定。其中, 发育期(III期)的相对有效繁殖力为 0.008 ~ 0.06 条/mm, 平均数为 (0.04 ± 0.02) 条/mm, $n = 6$; 成熟期(IV ~ VI 期)为 0.08 ~ 0.12 条/mm, 平均值为 (0.10 ± 0.04) 条/mm, $n = 15$; 繁殖期(VII期)为 0.30 ~ 1.18 条/mm, 均值为 (0.65 ± 0.31) 条/mm, $n = 7$ 。不同成熟度下, 各胴长个体的相对有效繁殖力存在显著性差异 ($\chi^2 = 2\ 699.65$, $P < 0.01$)。随着个体的生长, 中型群雄性个体相对有效繁殖力增长显著, 胴长和体重越大, 相对有效繁殖力越大。相对有效繁殖力与胴长、体

重分别呈线性函数和幂函数关系, 相对有效繁殖力(y , 条/mm)与胴长(L_m , mm): $y = 0.022L_m - 2.313$, $R^2 = 0.141$, $P < 0.01$; 相对有效繁殖力(y , 条/mm)与体重(W_b , g): $y = 4 \times 10^{-6}W_b^{2.547}$, $R^2 = 0.278$, $P < 0.01$) (图 5)。

2.4 精荚重量和精荚长度关系

精荚长度为 4.79 ~ 36.60 mm, 平均值为 (18.28 ± 4.76) mm; 精荚重量为 0.000 2 ~ 0.020 0 g, 平均值为 (0.006 0 ± 0.003 0) g, $n = 110$ 。随着精荚长度的增加, 精荚重量逐步增大, 精荚长度(x , mm)和精荚重量(y , g)符合幂函数方程 ($y = 3 \times 10^{-5}x^{1.931}$, $R^2 = 0.683$, $P < 0.01$) (图 6)。

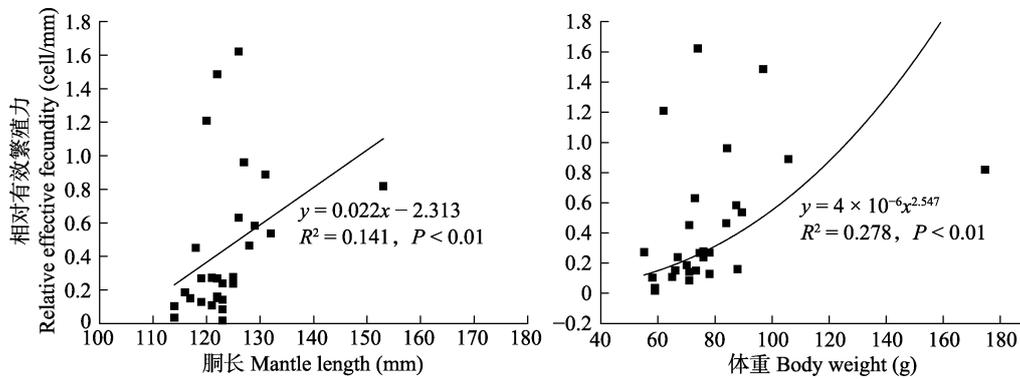


图 5 南海鸢乌贼中型群雄性相对有效繁殖力与胴长、体重的关系

Fig. 5 The relationship between the relative effective fecundity and mantle length and body weight in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

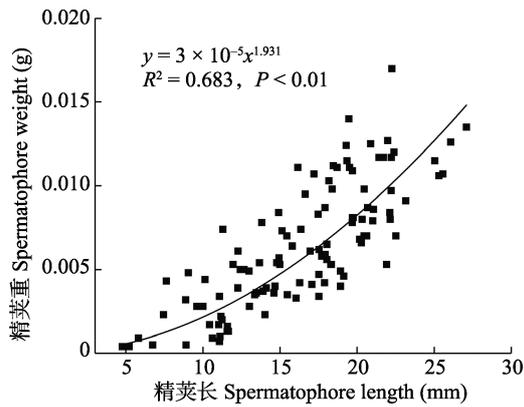


图 6 南海鸢乌贼中型群雄性精荚长度和重量的关系
Fig. 6 The relationship between length and weight of spermatophore in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

2.5 各时期精荚长度、重量与胴长、体重关系

各成熟度的精荚长度之间存在显著的差异性 (ANOVA: $F = 85.17, P < 0.01$) (表 3), 精荚长度在 III ~ V 期一直持续生长, 至 VI 期已经达到了成熟精荚的长度, 趋于稳定。其中, 精荚长度可分为 4 个组别, III 期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$), IV 期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$), V 期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$), VI 期和 VII 期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$)。各成熟度的精荚重量之间存在显著的差异性 (ANOVA: $F = 84.28, P < 0.01$) (表 3), 精荚重量在 III ~ VI 期一直持续生长, 至 VI 期达到最大值。其中,

表 3 南海鸢乌贼中型群雄性不同性腺成熟度个体精荚的长度和重量

Table 3 The length and weight of spermatophore between different maturity stages in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

性腺成熟度 Maturity stages	精荚长度 Spermatophoric length (mm)		精荚重量 Spermatophoric weight (g)	
	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	范围 Range
总体 Total (n = 28)	18.34 ± 4.70	4.79 ~ 36.60	0.006 0 ± 0.003 0	0.000 2 ~ 0.020 0
III (n = 6)	11.62 ± 3.66	4.79 ~ 23.71	0.003 0 ± 0.002 0	0.000 4 ~ 0.008 0
IV (n = 6)	14.15 ± 3.30	6.35 ~ 21.99	0.004 0 ± 0.002 0	0.000 2 ~ 0.008 0
V (n = 6)	17.37 ± 1.90	13.25 ~ 20.39	0.004 0 ± 0.002 0	0.001 0 ~ 0.009 0
VI (n = 3)	20.07 ± 3.85	8.42 ~ 27.19	0.009 0 ± 0.002 0	0.004 0 ~ 0.010 0
VII (n = 7)	20.23 ± 3.83	10.17 ~ 36.60	0.007 0 ± 0.003 0	0.001 0 ~ 0.020 0

精荚重量可分为 4 个组别, III期和IV期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$), IV期和V期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$), VI期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$), VII期为一个组别 (Tukey HSD: $P > 0.05$)。

同时, 随着个体的生长, 中型群雄性个体精荚长度、重量与胴长、体重之间均呈线性函数关系。精荚长度 (y , mm) 与胴长 (L_m , mm): $y = 0.321L_m - 23.15$, $R^2 = 0.371$, $P < 0.01$; 精荚长度 (y , mm) 与体重 (W_b , g): $y = 0.201W_b + 1.169$, $R^2 = 0.379$, $P < 0.01$ (图 7)。精荚重量 (y , g) 与胴长: $y = 2.097 \times 10^{-4}L_m - 0.020$, $R^2 = 0.349$, $P < 0.01$; 精荚重量与体重: $y =$

$7.417 \times 10^{-5}W_b - 6.013e^{-4}$, $R^2 = 0.384$, $P < 0.01$) (图 8)。胴长和体重越大, 精荚长度和重量越大。

3 讨论

3.1 有效繁殖力特性

一般地, 头足类属种生长快、寿命短, 是典型的“机会主义者”, 其生活史策略表现出种间或群体间的差异性 (Rocha et al. 2001, Boyle et al. 2005)。繁殖力是生活史策略的重要组成部分, 与种群大小变化及其补充过程密切相关 (王腾等 2013)。本研究表明, 我国南海鸢乌贼中型群雄性个体的有效繁殖力随着性腺发育增加显著, 在VI期时达到最大值, 有效繁

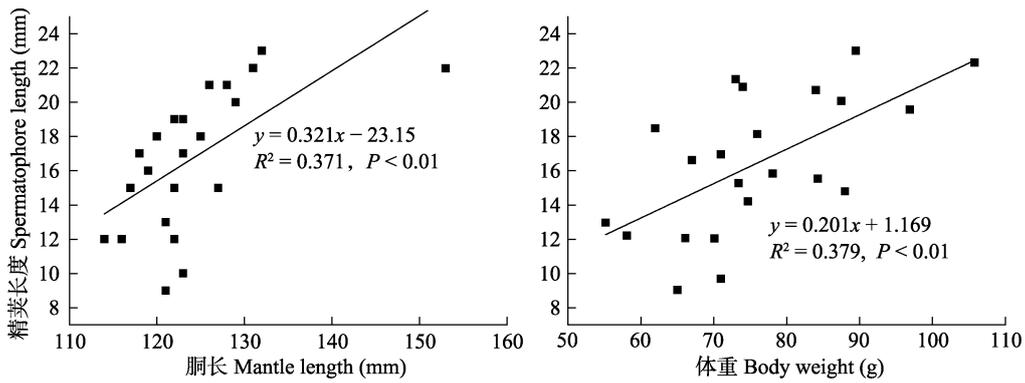


图 7 南海鸢乌贼中型群雄性精荚长度与胴长、体重的关系

Fig. 7 The relationship between the length of spermatophore and mantle length and body weight in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

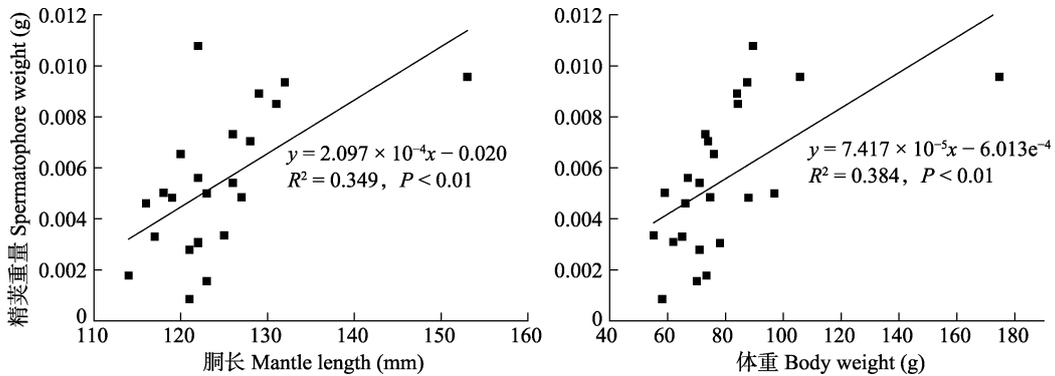


图 8 南海鸢乌贼中型群雄性精荚重量与胴长、体重的关系

Fig. 8 The relationship between the weight of spermatophore and mantle length and body weight in the medium form of male *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea

殖力为 1 ~ 144 条精荚。然而, 其最大有效繁殖力远低于同一科(柔鱼科)下其他属种的最大有效繁殖力, 如滑柔鱼属科氏滑柔鱼(*Illex coindetii*)的最大有效繁殖力达 1 555 条精荚(Gonzalez et al. 1996), 滑柔鱼属阿根廷滑柔鱼(*I. argentinus*)的最大有效繁殖力为 1 049 条精荚(宣思鹏等 2018)等。这可能与这些属种不同的繁殖生活史策略密切相关。鸢乌贼在繁殖期间进行多次交配产卵, 并且交配产卵时持续摄食并保持体细胞生长(Harman et al. 1989), 这样精荚的组装及其存储可能是一个持续的过程, 而本实验样本的结果可能仅代表了某一个繁殖阶段的有效繁殖力。相反, 科氏滑柔鱼和阿根廷滑柔鱼为间歇性产卵者, 但是繁殖开始便逐渐停止摄食和体细胞的生长(Rocha et al. 2001, Lin et al. 2017), 这些属种的有效繁殖力则可能一次性生成并存储于精荚囊。这种差异性的具体原因仍需今后深入的比较研究, 尤其需要加强繁殖产卵个体样本的收集以比较差异性。

同时, 头足类的生长特性在不同海域间存在差异。本研究中海域鸢乌贼中型群个体的分批繁殖力(VI期有效繁殖力)平均值为 90 条。该有效繁殖力小于印度洋海域鸢乌贼的 200 ~ 300 条精荚(Sabirov 1995), 表明不同海域的鸢乌贼雄性个体的分批繁殖力存在差异。这可能与个体所处环境和体型大小等因素相关。首先, 头足类的繁殖力与环境因素之间具有相关性(Nigmatullin et al. 1994), 不同海域的鸢乌贼个体繁殖力可能在生存环境改变时存在适应性变化。其次, 在鸢乌贼雌性个体繁殖力的研究中发现, 潜在繁殖力的大小取决于成年雌性的体型(Chembian 2013), 与之类似, 不同群体雄性的精荚囊单次装载的精荚数也有所不同, 南海鸢乌贼中型群雄性个体平均胴长为 (124 ± 7) mm, 而印度洋西北海域中型群雄性个体平均胴长为 (140 ± 21) mm(Chembian et al. 2014), 虽然同为中型群个体, 但体型较小者携带的精荚数量可能更少。

鱼类的繁殖力与体长等特征相关, 且通常呈正相关关系, 如带鱼(*Trichiurus japonicus*, 凌建忠等 2004)、凤鲚(*Coilia mystus*, 徐开达等 2005)的绝对繁殖力和相对繁殖力都随着鱼体体长、体重和年龄的增加而增大。鱼类的生长变化会影响生殖细胞的发育, 繁殖力的大小也随之而改变。本研究表明, 随着鸢乌贼体型的增加, 中型群雄性有效繁殖力和相对有效繁殖力增加显著, 且繁殖力的变化范围也增大。在其他种类的头足类中也发现类似规律, 例如阿根廷滑柔鱼(宣思鹏等 2018)、科氏滑柔鱼(Gonzalez et al. 1996)等。这种变化规律与头足类的个体生长发育密切相关。头足类的体型生长在性腺发育早期较为迅速, 但在后期会变缓(郑小东等 2009), 而此时的性腺组织仍处于快速生长状态。同时鸢乌贼多次产卵的繁殖策略也是影响其繁殖力的原因之一。鸢乌贼雌性个体的生殖细胞在两个排卵事件之间会再次发育(Nigmatullin et al. 1994), 导致成熟后期性腺的重量具有较大变动, 与胴长之间的关系也出现更多的波动。而在雄性个体的繁殖期, 随着部分精荚的排出, 有效繁殖力的变化更加显著。

3.2 精荚囊和精荚的长度

头足类精荚囊的主要作用为在交配前作为精荚贮存的场所, 精荚囊的囊腔结构及其大小, 不同属种之间存在一定的差异(陈新军等 2017)。此外, 不同种类的精荚囊单次装载的精荚数、精荚的排列方式均有所不同, 而精荚是头足类雄性个体储存精细胞的结构, 在交配后输入至雌性的纳精囊或者体腔内(Takahama et al. 1991, Hoving et al. 2004)。本研究显示, 南海鸢乌贼中型群雄性个体成熟期的精荚囊长度为胴长的 19.51% ~ 81.05%, 精荚长度为胴长的 7.44% ~ 17.42%。结果与柔鱼科其他属种如桔背鸢乌贼(*Sthenoteuthis pteropus*)、阿根廷滑柔鱼等的相一致(Nigmatullin et al. 2003), 表明这些种类的配子大小具有一定的趋同性。

以往研究发现, 精荚囊具有完善精荚结构

的功能,随着个体生长和性腺的进一步发育成熟,精荚囊内的精荚结构相应地得到完善,长度也延长(Hoving et al. 2004, 许星鸿等 2008, 焦海峰等 2010)。本研究显示,精荚囊、精荚的长度和重量均与个体性腺成熟度、胴长和体重存在显著性相关关系,并且精荚囊、精荚长度均随着个体生长发育逐渐增加,在繁殖期达到最大长度,此时分别为胴长的 70%和 16.58%。结果与柔鱼(*Ommastrephes bartrami*, Zalygalin et al. 1983)和桔背鸢乌贼(Nigmatullin et al. 2003)相一致,精荚长度与个体胴长呈正相关关系。这表明生长发育过程中,头足类雄性个体的精荚囊和精荚均处于生长状态,在成熟后期(VI期)时达到最大值。

本研究还表明,精荚长度和重量与胴长、体重间均呈线性关系,该结论与柔鱼、桔背鸢乌贼等柔鱼科种类的研究结果相同(Nigmatullin et al. 2003),但同时也存在表达式斜率等系数上的差异。表明柔鱼科种类雄性个体胴长、精荚长度和精荚重量之间的关系具有属种特异性。同时,几内亚湾海域的鸢乌贼中型群和微型群个体的精荚长度和重量与体征之间也具有差异性(Nigmatullin et al. 2003),说明同种不同群体的精荚大小与体征间存在特殊性表达。

综上所述,南海鸢乌贼中型群雄性个体的有效繁殖力、相对有效繁殖力、精荚囊长度、精荚囊重量、精荚长度和精荚重量均与性腺发育程度、胴长和体重因素显著相关。表明在性腺发育过程中,雄性个体精荚囊中的精荚不仅数量增多,而且精荚的重量和长度均有所增加,相对有效繁殖力的变化体现出在排出前单个精荚的生殖投入逐步增加,精荚在精荚囊中逐步汇集、发育成熟。排精期个体精荚囊中剩余的精荚表明,中型群雄性个体单次储存的精荚可以满足一次或多次的交配活动,同时,单次排精并不能把整个繁殖过程产生的所有精子排空,因此其排精活动与雌性个体类似,为分批次进行。由于精细胞太小,本次实验无法对整个繁殖过程产生的精子数量进行定量分析,因

此无法对雄性个体的潜在繁殖力、排精批次进行量化,今后可以在性腺切片和电镜技术的基础上开展相关研究,为深入认识南海鸢乌贼不同群体的资源变动提供参考。

参 考 文 献

- Arkhipkin A I, Laptikhovskiy V, Nigmatullin C M, et al. 1998. Growth, reproduction and feeding of the tropical squid *Ornithoteuthis antillarum* (Cephalopoda, Ommastrephidae) from the central-east Atlantic. *Scientia Marina*, 62(3): 273–288.
- Boyle P, Rodhouse P. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell.
- Chembian A J. 2013. Studies on the biology, morphometrics and biochemical composition of the ommastrephid squid, *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830) of the south west coast of India. Cochin University of Science and Technology.
- Chembian A J, Mathew S. 2014. Population structure of the purpleback squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830) along the south-west coast of India. *Indian Journal of Fisheries*, 61(3): 20–28.
- Drew G A. 1919. Sexual activities of the squid *Loligopealii* (Les.). II. The spermatophore: its structure, ejaculation and formation. *Journal of Morphology*, 32(2): 379–435.
- Gonzalez A F, Guerra A. 1996. Reproductive biology of the short-finned squid *Illex coindetii* (Cephalopoda, Ommastrephidae) of the northeastern Atlantic. *Sarsia North Atlantic Marine Science*, 81(2): 107–118.
- Harman R F, Young R E, Reid S B, et al. 1989. Evidence for multiple spawning in the tropical oceanic squid *Sthenoteuthis oualaniensis*, (Teuthoidea: Ommastrephidae). *Marine Biology*, 101(4): 513–519.
- Hoving H J T, Roeleveld M A C, Lipinski M R, et al. 2004. Reproductive system of the giant squid *Architeuthis* in South African waters. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 264(2): 153–169.
- Hunter J, Macewicz B, Chyan-Huei L N, et al. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fishery Bulletin*, 90(1): 101–128.
- Jereb P, Roper C F E. 2010. *Cephalopods of the world. An annotated*

- and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 2. Myopsid and Oegopsid Squids. Rome: FAO, 315–317, 605.
- Lin D M, Chen X J, Chen Y, et al. 2017. Ovarian development in Argentinean shortfin squid *Illex argentinus*: group-synchrony for corroboration of intermittent spawning strategy. *Hydrobiologia*, 795(1): 327–339.
- Nesis K N. 1977. Population structure in the squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson 1930) (Ommastrephidae) in the western tropical Pacific. Proceeding of the Academy of Science Union of Soviet Socialist Republics, Shirsh Institute of Oceanography, 107: 15–29. (in Russian)
- Nigmatullin C M, Laptikhovskiy V. 1994. Reproductive strategies in the squids of the family Ommastrephidae (preliminary report). *Ruthenica*, 4(1): 79–82.
- Nigmatullin C M, Sabirov R M, Zalygalin V P. 2003. Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and Production of spermatophores in ommastrephid squids: An overview. *Berliner Paläobiol*, 3: 225–240.
- Rocha F, Guerra Á, González Á F. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biological Reviews*, 76(3): 291–304.
- Sabirov R M. 1995. Spermatophorogenesis and reproductive strategy in males of ommastrephidsquids (Oegopsidae: Ommastrephidae). Abstr. Cand Biol Sci Thesis, Kazan State University 24.
- Takahama H, Kinoshita T, Sato M, et al. 1991. Fine structure of the spermatophores and their ejaculated forms, sperm reservoirs, of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus*. *Journal of Morphology*, 207(3): 241–251.
- Tave D. 1993. Genetics for Fish Hatchery Managers. 2nd ed. New York: AVI Publishing.
- Wang X H, Qiu Y S, Zhang P, et al. 2017. Natural mortality estimation and rational exploitation of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the southern South China Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 35(4): 1–10.
- Zalygalin V P, Nigmatullin C M, Sabirov R M. 1983. Morphology and functioning of the male reproductive system of the squid *Ommastrephes bartrami* Lesueur // Starobogatov Y I, Nesis K N. Taxonomy and Ecology of Cephalopods. Leningrad: Zoological Institute of Academy of Sciences, Union of Soviet Socialist Republics, 62–64. (In Russian)
- 陈新军. 2009. 世界头足类. 北京: 海洋出版社.
- 陈新军, 刘必林. 2017. 渔业资源生物学. 北京: 科学出版社.
- 范江涛, 陈作志, 张俊, 等. 2016. 基于海洋环境因子和不同权重系数的南海中沙西沙海域鸢乌贼渔场分析. *南方水产科学*, 12(4): 57–63.
- 范江涛, 张俊, 冯雪, 等. 2015. 基于栖息地模型的南沙海域鸢乌贼渔情预报研究. *南方水产科学*, 11(5): 20–26.
- 范江涛, 张俊, 冯雪, 等. 2017. 基于地统计学的南沙海域鸢乌贼渔场分析. *生态学杂志*, 36(2): 442–446.
- 龚玉艳, 詹凤娉, 杨玉滔, 等. 2016. 南海鸢乌贼摄食习性的初步研究. *南方水产科学*, 12(4): 80–87.
- 焦海峰, 施慧雄, 尤仲杰. 2010. 嘉庚雌性生殖系统组织学观察. *上海海洋大学学报*, 19(3): 333–338.
- 李朋. 2014. 南海鸢乌贼的种群遗传结构. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文.
- 林东明, 陈新军. 2013. 头足类生殖系统组织结构研究进展. *上海海洋大学学报*, 22(3): 410–418
- 林东明, 陈新军, 方舟. 2014. 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. *水产学报*, 38(6): 843–852.
- 凌建忠, 程家骅, 任一平, 等. 2004. 东海带鱼主要特征与个体繁殖力的关系. *中国水产科学*, 11(2): 116–120.
- 邱永松, 张鹏. 2013. 南海大洋性渔业资源开发利用对策建议 // 广东海洋湖沼学会, 广东海洋学会, 中国海洋学会热带海洋分会. 热带海洋科学学术研讨会暨第八届广东海洋湖沼学会/第七届广东海洋学会会员代表大会论文及摘要汇编. 湛江: 中国海洋学会热带海洋分会, 199–203.
- 陶雅晋, 莫檬, 何雄波, 等. 2017. 南海黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacores*)摄食习性及其随生长发育的变化. *渔业科学进展*, 38(4): 1–10.
- 王腾, 黄丹, 孙广文, 等. 2013. 鱼类分批繁殖力和繁殖频率的研究进展. *动物学杂志*, 48(1): 143–149.
- 徐开达, 周永东. 2005. 舟山近海凤鲚个体繁殖力的研究. *海洋渔业*, 27(4): 271–275.
- 许星鸿, 阎斌伦, 郑家声, 等. 2008. 长蛸生殖系统的形态学与组织学观察. *动物学杂志*, 43(4): 77–84.
- 宣思鹏, 陈新军, 林东明, 等. 2018. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼雌性个体的有效繁殖力特性研究. *水生生物学报*, 42(4): 800–810.

张鹏, 晏磊, 杨炳忠, 等. 2015. 春季南沙海域鸢乌贼种群结构特征的研究. *南方水产科学*, 11(5): 11-19.

张宇美. 2014. 基于碳氮稳定同位素的南海鸢乌贼摄食生态与营养级研究. 湛江: 广东海洋大学硕士学位论文.

张宇美, 颜云榕, 卢伙胜, 等. 2013. 西沙群岛海域鸢乌贼摄食与

繁殖生物学初步研究. *广东海洋大学学报*, 33(3): 56-64.

郑小东, 韩松, 林祥志, 等. 2009. 头足类繁殖行为学研究现状与展望. *中国水产科学*, 16(3): 459-465.

朱凯, 王雪辉, 张鹏, 等. 2016. 南海南部鸢乌贼中型群与微型群形态学差异及其判别分析. *热带海洋学报*, 35(6): 82-88.