

文章编号: 1674-5566(2024)04-0985-11

DOI: 10.12024/jsou.20240404527

## 西北太平洋中上层鱼类和鱿鱼的组织能量密度与海域环境的关系

罗玉双<sup>1</sup>, 林东明<sup>1,2,3,4</sup>

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 4. 农业农村部大洋渔业可持续利用重点实验室, 上海 201306)

**摘要:** 为探究西北太平洋生物种类的能量存储能力, 以“淞航”号远洋渔业调查船采集的鱼类和鱿鱼为样本, 利用组织能量密度测定技术分析其肌肉组织能量密度, 并采用混合模型分析组织能量密度与海洋环境因子的效应关系。结果显示, 鱼类比鱿鱼的肌肉组织能量密度大, 前者为(23.50±2.80) kJ/g, 后者为(19.67±1.16) kJ/g。鱼类中以汤氏角灯鱼的肌肉组织能量密度最大, 为(28.75±0.96) kJ/g; 日本带鲷的组织能量密度最小, 为(20.37±1.04) kJ/g。鱿鱼中以发光柔鱼的肌肉组织能量密度最大, 为(20.07±0.39) kJ/g; 日本爪乌贼的组织能量密度最小, 为(18.42±0.22) kJ/g。在纬度较高的海域, 鱼类和鱿鱼具有较大的肌肉组织能量密度, 而且与经度×纬度显著相关。鱼类和鱿鱼在海平面高度0 m时具有较大的肌肉组织能量密度, 且在净初级生产力>12 mg/(m<sup>3</sup>·d)时呈增大变化趋势; 然而, 两者的肌肉组织能量密度随海表温升高而降低。研究表明, 西北太平洋鱼类和鱿鱼的肌肉组织能量密度存在纬向变化趋势, 海域的海平面高度、海表温和净初级生产力对其单位质量组织的能量存储产生显著影响。本研究可为认知西北太平洋生物种类的环境适应特性, 以及开展海洋生态系统稳定性研究提供数据基础。

**关键词:** 鱼类; 鱿鱼; 能量密度; 海域环境; 西北太平洋  
**中图分类号:** S 931 **文献标志码:** A

组织能量密度是生物组织单位质量能量的表征, 综合体现了生物个体将摄取食物转化为能量的效率以及能量储存的能力<sup>[1]</sup>。在海洋生态系统中, 生物组织能量密度与其生长、发育及繁殖等密切相关, 能量密度较高的生物通常能够更好地生长并投资繁殖, 提高受精卵发育的成功率及孵化幼体适应环境的能力<sup>[2]</sup>。同时, 组织能量密度较高的生物种类能够更好地抵御外界环境压力, 增强其适应环境波动变化的生理弹性, 维持种群资源量以及对栖息地做出更好的适应性<sup>[3]</sup>。其中, 海域的资源可获得性是影响生物个体组织能量密度的关键因素<sup>[3]</sup>, 而某海域在短期内的生物资源丰度更多地决定于其混合层深度、海平面高度以及净初级生产力等<sup>[4-5]</sup>。因此, 掌握海洋生物组织能量密度与栖息海域环境的效应关系, 可

为认知这些种类对海域环境的选择适应性以及海域生态系统的稳定性提供重要的理论支撑。

西北太平洋拥有丰富多样的生态系统, 孕育的海洋生物种类超过23万种, 是全球海洋生物多样性的关键海域<sup>[6]</sup>。亲潮和黑潮辐合区是西北太平洋最为重要的大洋生态系统, 海流混合带来丰富的营养盐, 海域生产力很高<sup>[7]</sup>, 辐合区及邻近海域的鱼类和鱿鱼等种类多样且资源丰富, 很多种类已经成为全球海洋渔业的重要经济种类<sup>[8]</sup>。同时, 辐合区及邻近海域内的灯笼鱼、沙丁鱼等小型鱼类和鱿鱼也是其他大型鱼类、海洋哺乳动物和鸟类等的重要食物来源, 它们在生态系统中扮演着重要的能量传输作用<sup>[9]</sup>。然而, 随着全球气候变化的加剧, 西北太平洋生物种类的生长、繁殖以及资源量等均受到影响<sup>[10]</sup>, 也给生物种类的

收稿日期: 2024-04-28 修回日期: 2024-06-20

基金项目: 农业农村部全球渔业资源调查监测评估(公海渔业资源综合科学调查)专项(D-8025-23-1002); 国家自然科学基金(41876144); 上海市人才发展资金项目(2020107); 上海市自然科学基金(16ZR1415400)

作者简介: 罗玉双(2000—), 女, 硕士研究生, 研究方向为繁殖生物生态学。E-mail: 1184535986@qq.com

通信作者: 林东明, E-mail: dmlin@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

食物资源可获得性带来挑战,甚至引起食物链的失衡<sup>[6]</sup>。而且,这种影响结果是否对生物种类的能量储存能力也产生作用,尚不清楚。为此,本研究以“淞航”号远洋渔业资源调查船在西北太平洋公海海域执行2022年和2023年航次时采集的鱼类和鱿鱼为样本,利用组织能量密度测定技术,分析这些种类的肌肉组织能量密度。同时,采用混合效应模型研究这些种类肌肉组织能量密度与海域环境因子的关系,旨在阐明海域环境对其组织能量存储能力的影响,为认知鱼类和鱿鱼等种类生理功能对环境波动变化的潜在适应过程以及西北太平洋生态系统稳定性研究提供资料参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本来源

实验样本来自“淞航”号远洋渔业资源调查船在执行西北太平洋公海海域资源科学调查期间采集的鱼类和鱿鱼样本,采样时间为2022年6—7月和2023年6—7月,采样海域为150.02°E~164.18°E, 34.82°S~45.15°N。所有采集样本经-20℃保存之后,运回实验室进行实验分析。在本研究中,随机挑选鱼类和鱿鱼等15种共577尾样本(表1),用于组织能量密度测定分析。其中,鱼类452尾、鱿鱼125尾。

表1 肌肉组织能量密度分析的鱼类和鱿鱼种类及样本数量

Tab. 1 Species and sample size of fish and squid used for the analysis of soma tissue energy density

类 Group	种 Species	缩写 Abbreviation	尾数 Tails
鱼类 Fish	汤氏角灯鱼 <i>Ceratoscopelus townsendi</i>	CET	33
鱼类 Fish	闪光背灯鱼 <i>Notoscopelus resplendens</i>	NOR	30
鱼类 Fish	加利福尼亚标灯鱼 <i>Symbolophorus californiensis</i>	SYC	30
鱼类 Fish	远东拟沙丁鱼 <i>Sardinops sagax</i>	SAS	179
鱼类 Fish	日本乌鲂 <i>Brama japonica</i>	BRJ	81
鱼类 Fish	华丽眶灯鱼 <i>Diaphus perspicillatus</i>	DIP	10
鱼类 Fish	日本鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	ENJ	10
鱼类 Fish	日本栉鲳 <i>Hyperoglyphe japonicus</i>	HYJ	6
鱼类 Fish	大青鲨 <i>Prionace glauca</i>	PRG	3
鱼类 Fish	日本鲭 <i>Scomber japonicus</i>	SCJ	70
鱿鱼 Squid	发光柔鱼 <i>Eucleoteuthis luminosa</i>	EUL	27
鱿鱼 Squid	北方拟贻乌贼 <i>Gonatopsis borealis</i>	GOB	15
鱿鱼 Squid	柔鱼 <i>Ommastrephes bartramii</i>	OMB	63
鱿鱼 Squid	日本爪乌贼 <i>Onychoteuthis boreali japonicus</i>	ONB	2
鱿鱼 Squid	隆突爪乌贼 <i>Onychoteuthis compacta</i>	ONC	18

### 1.2 肌肉组织样品采集和能量密度测定

所有样本采集、实验流程、研究方法均严格按照《上海海洋大学实验室动物伦理规范》和上海海洋大学伦理委员会制定的规章制度执行。

在实验室室温解冻之后,收集每尾鱼类样本的背部肌肉组织样品,以及每尾鱿鱼样本的腹部肌肉组织样品。称取每份肌肉组织样品的质量(精确至0.1 mg),随后置于离心管中-40℃冷冻保存。

肌肉组织样品经冷冻保存24 h之后,置于冷冻干燥机(Scientz-10N)中进行-50℃冷冻干燥至恒重。称取每份组织样品的干质量(dry weight, DW),精确至0.1 mg。每份组织样品利用研磨机(Scientz-48)研磨粉碎,置入氧弹热量计(Calorimeter Parr6400, Parr Instrument Company,

Moline, IL, USA)中测定组织能量密度(Energy density, ED),单位为kJ/g。

### 1.3 海洋环境数据下载

海洋生物种类的肌肉组织能量密度与其栖息海域环境、食物资源等因素紧密相关,而且食物资源可获得性对个体肌肉组织的能量存储起着关键作用<sup>[11]</sup>。一般地,海平面高度(Sea surface height, SSH)、混合层深度(Mixed layer depth, MLD)和表层净初级生产力(Net primary production of biomass, NPP)等分别作用于营养盐富集、浮游生物群落集聚及海域净生产(Net production),可有效地表征海域的食物资源可获得性<sup>[4-5]</sup>。同时,海水温度可对生物个体的生长发育、生理代谢等产生重要影响,并协同影响海域

的食物资源可获得性<sup>[12-13]</sup>。为此,本文选用研究海域的MLD、SSH、NPP和海表温(Sea surface temperature, SST)等环境因子,分析这些环境因子对鱼类和鱿鱼等的肌肉组织能量密度的影响。

混合层深度、海平面高度、海表温和表层净初级生产力等数据均下载自哥白尼海洋服务网站(Copernicus Marine Service; <https://marine.copernicus.eu/>)。其中,混合层深度、海平面高度和海表温的空间分辨率为 $0.083^{\circ} \times 0.083^{\circ}$ ,时间分辨率为天,单位分别为m、m和 $^{\circ}\text{C}$ ;表层净初级生产力的空间分辨率为 $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$ ,时间分辨率为天,单位为 $\text{mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ 。

鱼类和鱿鱼样本采样站点的海洋环境数据采用以下匹配处理方法:(1)以采样站点为中心点,排序并筛选距离采样站点最近的4个环境因子空间位点;(2)匹配采样日期与环境因子的时间,筛选出每个环境因子4个空间位点的数值;(3)计算每个环境因子在4个空间位点的数值平均值,作为采样站点的环境因子数据。

#### 1.4 数据处理

利用R语言统计平台进行数据的处理与分析,实验数据以平均值 $\pm$ 标准差(Mean $\pm$ SD)表示,统计分析的显著性水平为 $P < 0.05$ 。初步检验分析结果显示,鱼类的肌肉组织能量密度没有显著的年间差异( $t = -1.56$ ,  $P = 0.12$ ),且头足类样本均来自2022年。因此,组织能量密度分析将不考虑采样年份的影响。

利用单样本Kolmogorov-Smirnoff分析检验鱼类和鱿鱼的肌肉组织能量密度、采样站点环境因子等数据的正态性。若数据符合正态分布,利用 $t$ 检验( $t$  test)分析肌肉组织能量密度在鱼类与鱿鱼之间的差异性,以及环境因子在2022年和2023年之间的差异性;利用单因素方差分析(ANOVA)分别检验鱼类、鱿鱼的肌肉组织能量密度的种间差异性,并进行Tukey HSD事后检验。若数据不符合正态分布,则利用Kruskal-Wallis非参数检验分析各数据分布的差异性,利用Games-Howell HSD进行事后显著性检验。

利用广义加性混合效应模型(Generalized additive mixed-effects models, GAMM)拟合分析鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度与采样站点经度 $\times$ 纬度的效应关系,以及能量密度与栖息海域环境因子的效应关系。GAMM模型中,以种作为随机

因子,采用R语言统计平台中的mgcv数据包进行模型的拟合分析。

## 2 结果

### 2.1 组织能量密度

分析显示,鱼类肌肉组织能量密度为18.39~30.59 kJ/g [(23.50 $\pm$ 2.80) kJ/g],鱿鱼肌肉组织能量密度为17.47~28.69 kJ/g [(19.67 $\pm$ 1.16) kJ/g],两者之间的肌肉组织能量密度存在显著差异( $t = 22.82$ ,  $P < 0.05$ )。在鱼类中,不同种之间的肌肉组织能量密度差异显著( $\chi^2 = 237.39$ ,  $P < 0.05$ ;图1a);事后检验结果显示,汤氏角灯鱼的肌肉组织能量密度最大,为(28.75 $\pm$ 0.96) kJ/g,为独立一组;闪光背灯鱼和加利福尼亚标灯鱼可归为第二组,组织能量密度分别为(27.24 $\pm$ 1.66) kJ/g和(26.49 $\pm$ 2.47) kJ/g;远东拟沙丁鱼为独立第三组,肌肉组织能量密度为(23.22 $\pm$ 2.10) kJ/g;日本乌鲂和华丽眶灯鱼可归为第四组,组织能量密度分别为(22.28 $\pm$ 1.38) kJ/g和(21.85 $\pm$ 0.78) kJ/g;日本栉鲳、大青鲨、日本鳀和日本鲭可归为第五组,四者的肌肉组织能量密度最小,分别为(20.37 $\pm$ 1.04) kJ/g、(20.58 $\pm$ 0.29) kJ/g、(20.88 $\pm$ 0.66) kJ/g和(21.25 $\pm$ 0.74) kJ/g。

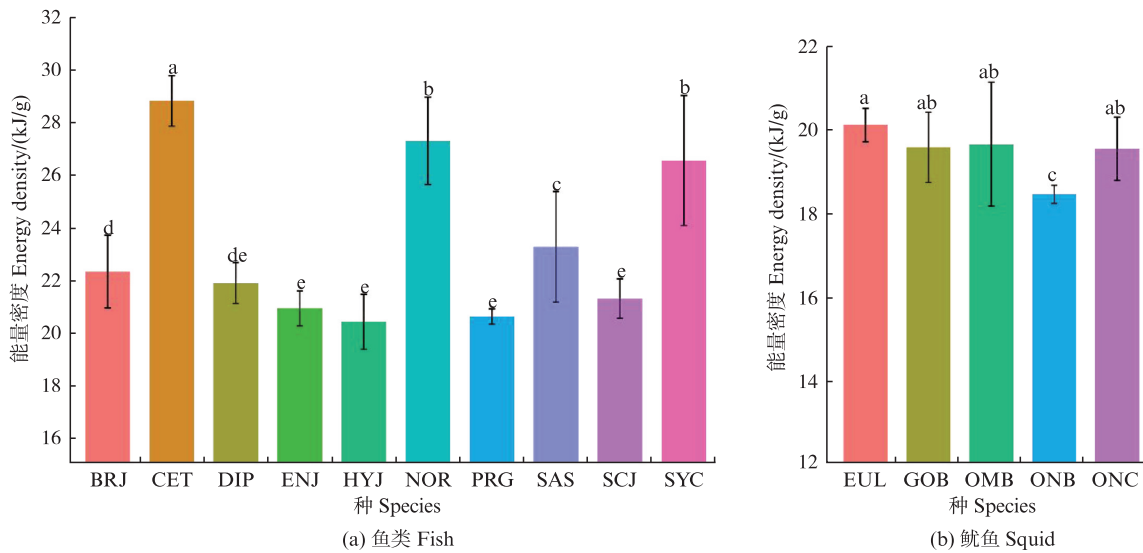
在鱿鱼中,每个种类之间的肌肉组织能量密度差异显著( $\chi^2 = 22.55$ ,  $P < 0.05$ ;图1b)。事后检验结果显示,发光柔鱼的肌肉组织能量密度最大,为(20.07 $\pm$ 0.39) kJ/g,为独立一组;北方拟贻乌贼、柔鱼和隆突爪乌贼可归为第二组,组织能量密度分别为(19.54 $\pm$ 0.84) kJ/g、(19.62 $\pm$ 1.47) kJ/g和(19.50 $\pm$ 0.75) kJ/g;日本爪乌贼为独立第三组,肌肉组织能量密度最小,为(18.42 $\pm$ 0.22) kJ/g。

### 2.2 组织能量密度的海域分布

空间分布的分析结果显示,在 $40^{\circ}\text{N}$ 附近海域,鱼类的肌肉组织能量密度具有较大值,而且在东北部海域其肌肉组织能量密度也相对较高(图2a)。在鱿鱼中,肌肉组织能量密度高值相对集中出现在西北部海域(图2b)。

GAMM结果显示,鱼类和鱿鱼的肌肉组织能量密度与经纬度存在显著的效应关系,模型的合并方差解析率为20%(表2)。GAMM效应图显示,鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度在 $38^{\circ}\text{N} \sim 42^{\circ}\text{N}$ 时具有相对高值,且在经度 $160^{\circ}\text{E}$ 以东的东北部海域也具有较高的组织能量密度分布(图2c)。





横坐标上的种名缩写详见表1;误差线上标示的不同字母表示事后检验差异显著( $P < 0.05$ )。Abbreviated species name at x-axis were presented in Table 1. Different letters above error bars represent significant differences determined by HSD test ( $P < 0.05$ ).

图1 西北太平洋鱼类和鱿鱼的肌肉组织能量密度分布

Fig. 1 Distribution of soma tissue energy density for fishes and squid from the Northwest Pacific Ocean

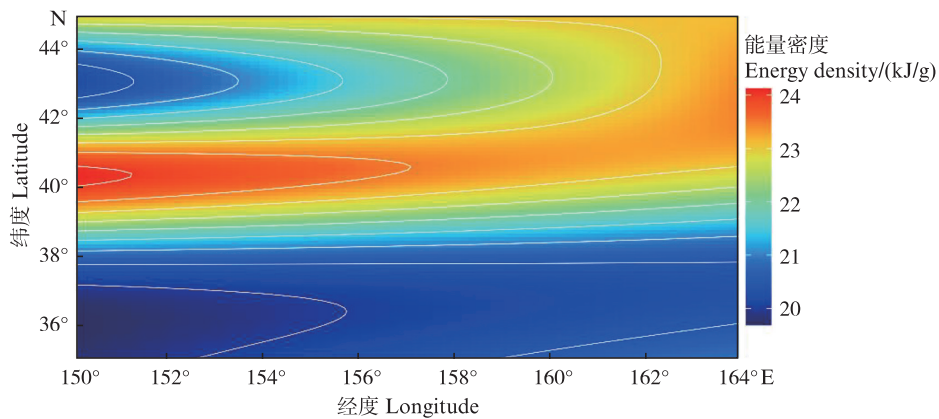
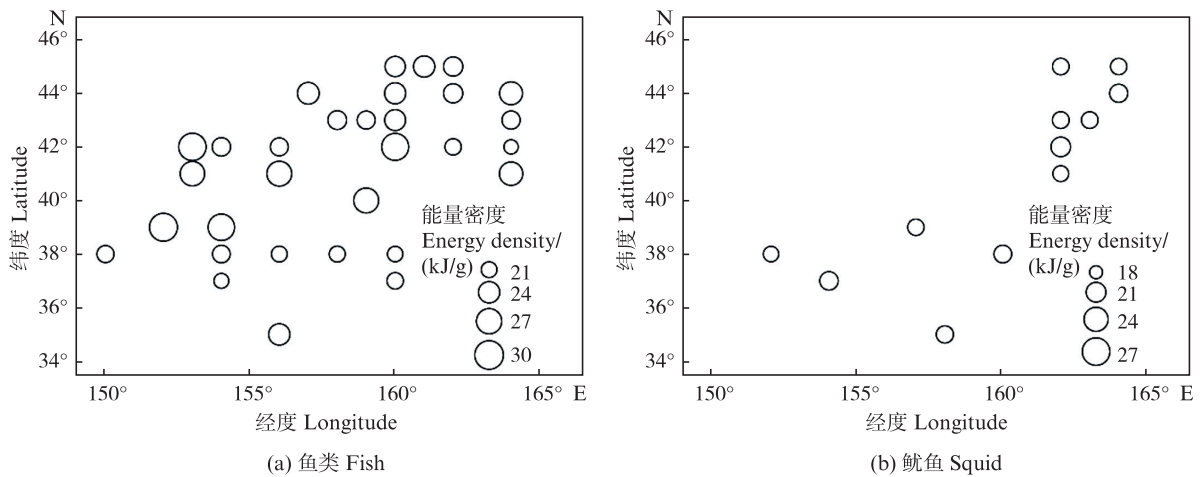


图2 西北太平洋鱼类和鱿鱼的肌肉组织能量密度分布及其与经纬度的效应关系

Fig. 2 Distribution of soma tissue energy density of fish and squid and its relation to sampling longitude and latitude interaction in Northwest Pacific Ocean

表2 西北太平洋鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度与经纬度的广义加性混合效应模型结果  
 Tab. 2 Generalized additive mixed-effects model results of soma tissue energy density of fish and squid regressed on sampling longitude and latitude interaction in Northwest Pacific Ocean

效应 Effect	模型参数因子 Model parameter	估计 Estimate	标准误差 Std. error	估计自由度 Estimated df	<i>t</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
随机效应 Random effect	种 Species		3.15				
	残差 Residual		1.31				
固定效应 Fixed effects	截距 Intercept	22.08	0.85		26.01		2.00×10 <sup>-16</sup>
	<i>te</i> (经度,纬度) <i>te</i> (longitude, latitude)			8.57		29.54	2.00×10 <sup>-16</sup>

## 2.3 海域环境因子对组织能量密度的影响

### 2.3.1 西北太平洋海域环境因子分布

分析显示,西北太平洋采样海域的混合层深度为 10.46~22.01 m,海平面高度为-0.38~1.21 m,海表温为 8.05~26.20 °C,净初级生产力为 2.46~78.14 mg/(m<sup>3</sup>·d)。混合层深度、海平面高度和海表温均存在显著的年间差异(混合层深度,  $t=36.41$ ,  $P<0.05$ ; 海平面高度,  $t=-9.55$ ,  $P<0.05$ ; 海表温,  $t=-34.55$ ,  $P<0.05$ )。其中,2022 年的混合层深度在东北部海域具有较大深度,而 2023 年则沿着西南部向东北部方向的海域具有较大深度(图 3a, 3b);2022 年和 2023 年的海平面高度均在北纬 37° 以南海域较高,且在 2023 年采样海域的中部也具有较高的海平面高度(图 3c, 3d);两年份的海表温则均在 39°N 以南海域较高,且 2023 年北部海域的海表温也相对较高(图 3e, 3f)。净初级生产力则没有显著的年间差异( $t=0.51$ ,  $P=0.61$ ),均表现为 40°N 以北海域具有相对高的净初级生产力(图 3g, 3h)。

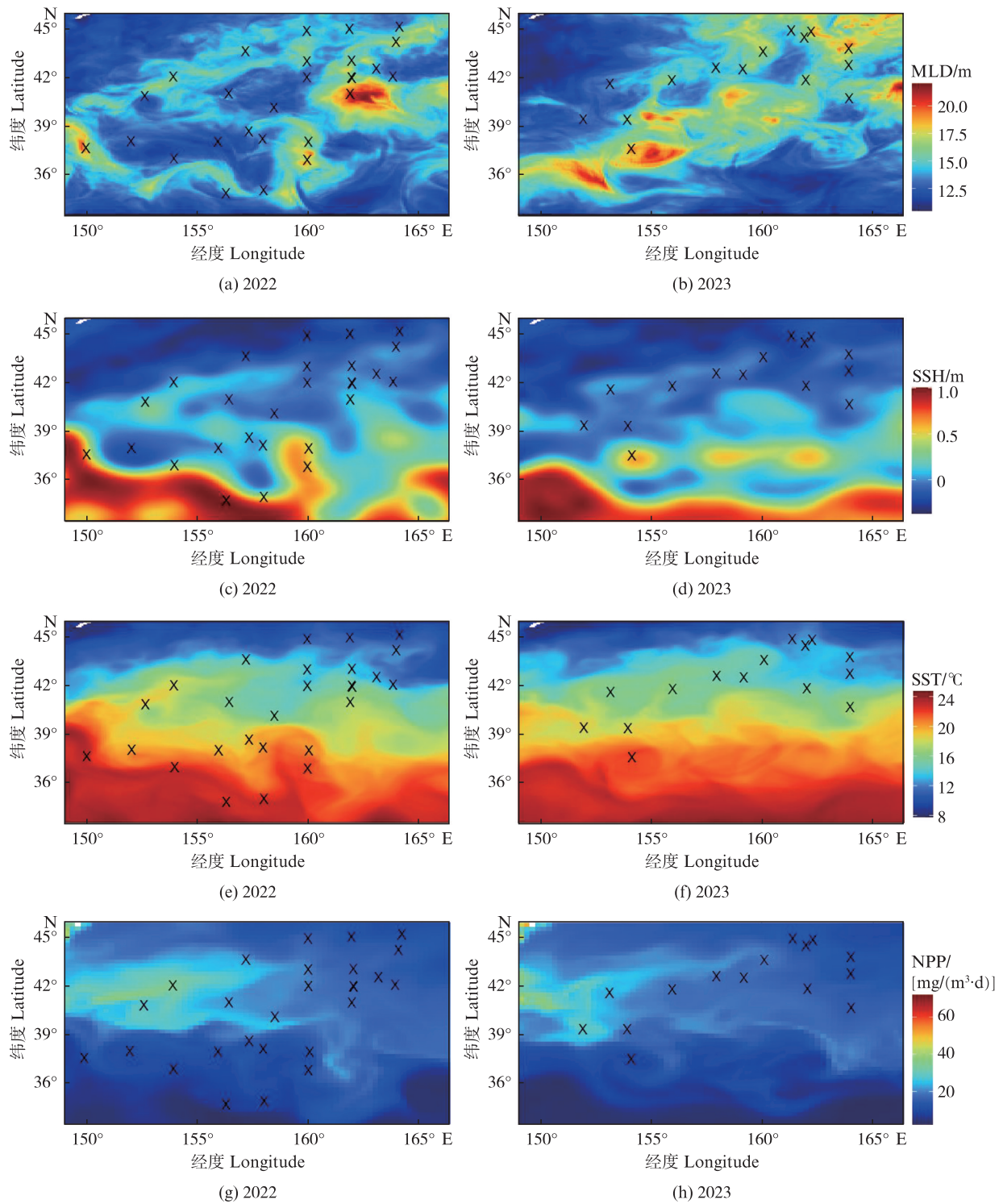
### 2.3.2 肌肉组织能量密度与环境因子关系

GAMM 结果显示,鱼类和鱿鱼的肌肉组织能量密度与海平面高度、海表温和净初级生产力存在显著的效应关系,但与混合层深度的关系不显著,模型的合并方差解析率为 18% (表 3)。GAMM 效应图显示,在海平面高度<0 m 时鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度呈增大趋势,随后随着海平面高度增大而降低(图 4a);海表温对鱼类和鱿

鱼肌肉组织能量密度产生负作用,肌肉组织能量密度随着海表温升高而降低(图 4b);净初级生产力则对鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度具有正效应关系,在净初级生产力>12 mg/(m<sup>3</sup>·d)时肌肉组织能量密度呈增大变化趋势(图 4c)。

## 3 讨论

组织能量密度是生物个体单位质量的组织所含有的能量,反映其为生长、繁殖和生存而存储能量的能力<sup>[2, 14-15]</sup>。在海洋生物中,肌肉组织是重要的能量存储器官,其组织能量密度大小与组织中的蛋白质、脂肪、碳水化合物等营养物质的含量密切相关<sup>[1]</sup>。然而,因系统发育差异,不同种类之间在肌肉组织的营养物质组成上存在特殊性。比如,鱼类肌肉单位鲜样组织的蛋白质、脂肪和碳水化合物等营养物质的占比约为 21:10:1<sup>[16]</sup>,头足类的则约为 15:2:1<sup>[17]</sup>。鱼类和鱿鱼在运动策略、觅食行为上也存在较大差异<sup>[18]</sup>,使其在进化路径中形成了不同的组织能量存储机制<sup>[19]</sup>。在本研究中,鱼类的肌肉组织能量密度显著大于鱿鱼的肌肉组织能量密度,前者比后者平均高出 20% 左右。该结果可进一步表明鱼类和头足类两者的肌肉组织在营养物质组成方面存在特殊性,应该与其蛋白质、脂肪和碳水化合物等营养物质组成的不同密切相关。鱼类和头足类在进化上存在不同的生理机制也可能是其肌肉组织能量密度存在差异的内在机理,以优化能量的存储和利用<sup>[20]</sup>。



黑色交叉“x”表示采样站点。

Black cross “x” represents the sampling stations.

图3 西北太平洋鱼类和鱿鱼采样海域的混合层深度、海平面高度、海表温和净初级生产力的分布  
Fig. 3 Distribution of mixed layer depth, sea surface height, sea surface temperature and net primary production in the sampling area of fish and squid in Northwest Pacific Ocean

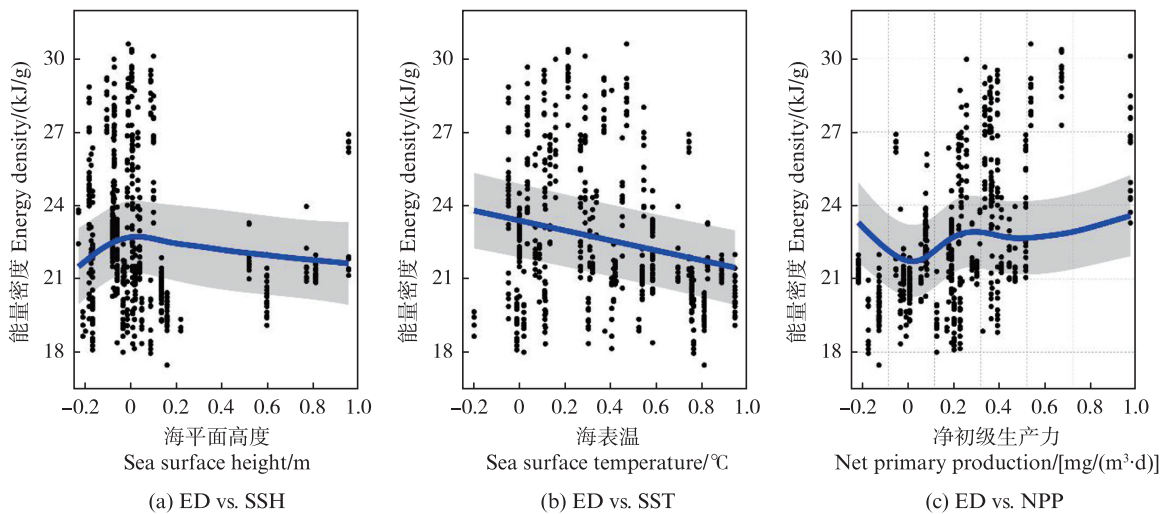
表3 西北太平洋鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度与环境因子的广义加性混合效应模型结果

Tab. 3 Generalized additive mixed-effects model results of soma tissue energy density of fish and squid regressed on environmental factors in Northwest Pacific Ocean

效应 Effect	模型参数因子 Model parameter	估计 Estimate	标准误差 Std. error	估计自由度 Estimated df	<i>t</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
随机效应 Random effect	种 Species		2.81				
	残差 Residual		1.36				
	截距 Intercept	22.18	0.74		30.13		$2.00 \times 10^{-16}$
固定效应 Fixed effect	<i>s</i> (混合层深度) <i>s</i> (MLD)			1.86		1.02	0.18
	<i>s</i> (海平面高度) <i>s</i> (SSH)			3.03		9.22	$5.95 \times 10^{-6}$
	<i>s</i> (海表温) <i>s</i> (SST)			1.00		26.49	$5.78 \times 10^{-7}$
	<i>s</i> (净初级生产力) <i>s</i> (NPP)			3.88		15.05	$2.00 \times 10^{-16}$

注:模型中的混合层深度、海平面高度、海表温和净初级生产力等均做 *z*-scored 转化。

Notes: Mixed layer depth (MLD), sea surface height (SSH), sea surface temperature (SST) and net primary production (NPP) were *z*-scored for model analysis.



蓝色实线和灰色阴影分别表示 GAMM 拟合曲线及其 95% 置信区间。Blue solid lines depict average model fits of generalized additive mixed-effects models, with 95% confidence intervals in grey shading.

图4 海平面高度、海表温及净初级生产力对西北太平洋鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度的效应关系

Fig. 4 Effects of sea surface height, sea surface temperature and net primary production on the tissue energy density of soma of fish and squid in Northwest Pacific Ocean

在鱼类中,灯笼鱼科种类的肌肉组织能量密度较大,且以汤氏角灯鱼的肌肉组织能量密度最大;而日本栉鲳的肌肉组织能量密度最小,大青鲨、日本鳀和日本鲭等种类的肌肉组织能量密度也相对较小。通常,灯笼鱼科种类具有明显的昼夜垂直洄游习性,且昼夜垂直移动距离可达 1 500 m<sup>[21-22]</sup>。相反,日本栉鲳、日本鳀和日本鲭等种类的栖息水层相对较浅,主要栖息在 500 m 以浅的水层,而且昼夜垂直移动距离远小于灯笼鱼科种类<sup>[23]</sup>。大青鲨也主要栖息在 350 m 以浅的开阔水域水层,日常活动较为缓慢<sup>[24]</sup>。此外,这些种类肌肉组织的蛋白质、脂肪和碳水化合物等营养物质的组成比例也存在较大差异。比如,灯

笼鱼肌肉组织的脂肪含量为湿质量的 6.2%<sup>[25]</sup>,日本鳀和日本鲭肌肉组织的脂肪含量为其湿质量的 5.3%<sup>[26-27]</sup>,而大青鲨肌肉组织的脂肪含量为其湿质量的 4.2%<sup>[28]</sup>。一般地,脂肪具有较大的能值,是相同当量葡萄糖的焦耳能量的 2.5 倍<sup>[29]</sup>,而且也比蛋白质或者碳水化合物的能值高出近 1/3<sup>[30]</sup>。可见,鱼类中不同种类肌肉组织能量密度的差异应该是种间栖息习性及其组织营养物质组成等的差异所致。同时,在鱿鱼中,不同种类的肌肉组织能量密度也存在显著差异,发光柔鱼的组织能量密度值最大,日本爪乌贼的最小。鱿鱼作为海洋软体动物,肌肉组织以蛋白质为主要营养物质,脂肪含量很低,碳水化合物则更少<sup>[17]</sup>;然



而,这些种类因生长快、寿命短,且终生一次繁殖产卵,在不同发育时期肌肉组织的质量特征与生殖能量投入需求密切相关<sup>[14, 31]</sup>。因此,这些鱿鱼种类之间肌肉组织能量密度的差异可能与其能量积累及对生殖投入的差异所致。然而,后续仍需深入开展这些种类的栖息习性、摄食活动等研究加以确证。

海洋游泳动物的组织能量积累往往存在一定的纬向变化特征,纬度越高其组织能量积累也越大<sup>[32]</sup>。这与海洋生物种类的生长发育及索饵洄游习性密切相关,而且很多种类均在生长发育过程中洄游至纬度较高的海域进行索饵育肥,为繁殖或越冬积累能量<sup>[33-34]</sup>。在这个能量积累中,组织中营养物质尤其是脂肪含量会增加显著,单位质量组织的能量密度也随之增大<sup>[35]</sup>。而且,肌肉组织中的线粒体是细胞能量代谢的主要参与者,其线粒体密度也存在纬向变化的特点<sup>[36]</sup>。在本研究中,鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度均表现出一定的纬向变化趋势,而且在西北部海域具有较高值,进一步说明在纬度较高的海域海洋生物种类具有较高的组织能量存储。这种变化趋势应该是海洋生物种类对海域环境的纬向变化的一种选择适应。一般地,在高纬度海域,海水温度较低,生物种类的呼吸代谢相对较缓慢<sup>[37-38]</sup>。这类生物在相同当量食物摄食之后所能存储的营养物质及能量存储也相对较高<sup>[39-40]</sup>,从而使其组织具有较高的单位质量能量积累。本研究也发现,采样海域的海表温具有明显的纬向变化,且在北纬39°以南海域较高、以北海域则相对较低。同时,GAMM模型结果显示海表温对鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度具有显著的影响作用,海表温越高、肌肉组织能量密度越小,与BARROETA等<sup>[41]</sup>的研究结果相一致。BARROETA等<sup>[41]</sup>发现浮游动物和鱼类等的组织能量密度在水温较低时具有相对高值,认为是水温较低的环境下生物种类更倾向于积累脂肪。然而,臧娜等<sup>[42]</sup>发现西南大西洋的阿根廷滑柔鱼性腺组织能量密度随栖息海域海表温升高而增加,与水温升高促使卵巢卵母细胞发育及其卵黄物质积累有关。可见,栖息环境温度对生物种类组织能量密度的影响可能具有组织特殊性,应该是组织间的营养需求、生理变化等不同所致。

同时,海域的食物资源可获得性也是影响生

物组织能量积累的重要影响因素。比如,南大洋的浮游动物和游泳动物在食物资源丰富时会积累较多的组织能量,以度过食物贫乏期<sup>[3]</sup>。通常,海域资源可获得性与混合层深度、海平面高度和净初级生产力息息相关<sup>[4-5]</sup>。海域浮游植物和浮游动物的聚集与扩散很大程度上取决于混合层深度的变化,后者的深度越深、浮游生物群落聚集率越高,则食物资源也会越丰富<sup>[43]</sup>。相类似地,海平面高度是海洋环流、海表风速、水温、海洋锋面和上升流等众多环境因子的综合作用结果<sup>[44]</sup>,某一特定的海平面高度可对营养物质的营养途径起着关键作用,从而形成营养盐富集区,为生物种类带来丰富的食物资源<sup>[45]</sup>;而净初级生产力是生态系统净生产(Ecosystem net production)决定因子,更直接地体现了海域的生物资源丰富及可为觅食者供给食物的有效性<sup>[5]</sup>。本研究采样海域的混合层深度、海平面高度和净初级生产力均存在显著的年间差异。然而,大部分采样站点均处于混合层深度较深、海平面高度较低、净初级生产力较高的区域(图3),说明本研究的鱼类和鱿鱼所出现的区域具有较丰富的食物资源。

然而,本研究发现海域的混合层深度对鱼类和鱿鱼肌肉组织能量密度没有显著的效应关系。OLSEN等<sup>[11]</sup>曾报道在混合深度范围内,若出现均匀且丰富的食物资源可满足大西洋鲑(*Salmo salar*)对脂肪、蛋白质等营养物质的积累需求。生物个体有效地积累脂肪和蛋白质等营养物质,单位质量组织的能量也会越高,显著地提高组织能量存储的能力<sup>[35]</sup>。在本研究中,鱼类和鱿鱼样本均来自混合层深度较深的区域,这可能补偿了后者对肌肉组织能量密度的影响。然而,海平面高度和净初级生产力均对鱼类和鱿鱼肌肉组织的能量密度产生显著的效应关系,说明两个环境因子对鱼类和鱿鱼肌肉组织的能量积累具有重要影响作用。鱼类和鱿鱼在海平面高度较低的区域具有较大的肌肉组织能量密度,并且随着海域净初级生产力的增大而增大。这可能是海平面较低时容易形成营养盐富集区,海域的净初级生产力也会越高,可为栖息的生物种类带来较多的食物资源<sup>[42, 45]</sup>。

#### 4 结论

综上所述,西北太平洋的鱼类和鱿鱼之间的



肌肉组织能量密度存在显著差异,而且不同鱼种之间和不同鱿鱼种类之间的肌肉组织能量密度也差异明显。在海域分布上,鱼类和鱿鱼的肌肉组织能量密度存在纬向变化趋势,纬度较高、单位质量组织的能量积累越大,与海表温、海平面高度和海域净初级生产力等存在显著的效应关系。研究结果阐明了西北太平洋鱼类和鱿鱼肌肉组织的能量积累特点,初步认知了这些种类单位质量肌肉组织的能量积累与栖息海域环境因子密切相关,可为今后开展西北太平洋海洋生态系统的稳定性研究提供基础数据。同时,生物个体在不同生长发育阶段对能量的需求存在差异,其组织能量积累也会发生改变<sup>[4, 14]</sup>;因此,后续研究中需要结合发育生物学、营养生物学等方面内容,综合分析肌肉组织的能量积累特性,深入掌握这些种类的生长发育及其环境选择适应性。

#### 参考文献:

- [1] STEARNS S C. Life history evolution: successes, limitations, and prospects [J]. *Naturwissenschaften*, 2000, 87(11): 476-486.
- [2] MOLTSCHANIWSKYJ 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.
- [3] SCHAAFSMA F L, CHEREL Y, FLORES H, et al. Review: The energetic value of zooplankton and nekton species of the Southern Ocean [J]. *Marine Biology*, 2018, 165(8): 129.
- [4] LIN D M, CHEN X J, WEI Y R, et al. The energy accumulation of somatic tissue and reproductive organs in post-recruit female *Illex argentinus* and the relationship with sea surface oceanography [J]. *Fisheries research*, 2017, 185: 102-114.
- [5] KRUMHARDT K M, LOVENDUSKI N S, LONG M C, et al. Potential predictability of net primary production in the ocean [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2020, 34(6): e2020GB006531.
- [6] 陈新军. 我国远洋渔业高质量发展的思考 [J]. *上海海洋大学学报*, 2022, 31(3): 605-611.  
CHEN X J. Reflections and suggestions on high-quality development of distant-water fisheries in China [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2022, 31(3): 605-611.
- [7] QIU B. Kuroshio and oyashio currents [M]//STEELE J H. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Oxford: Academic Press, 2001: 1413-1425.
- [8] FAO. World food and agriculture-statistical yearbook 2022 [M]. Rome, Italy: FAO, 2022: 3-65.
- [9] LIN D M, CHEN X J. Top predator reveals the stability of prey community in the western subarctic Pacific [J]. *PLoS One*, 2020, 15(6): e0234905.
- [10] CHEUNG W W L, LAM V W Y, SARMIENTO J L, et al. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios [J]. *Fish and Fisheries*, 2009, 10(3): 235-251.
- [11] OLSEN R E, STRAND E, MELLE W, et al. Can mesopelagic mixed layers be used as feed sources for salmon aquaculture? [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2020, 180: 104722.
- [12] PAYNE N L, SMITH J A, VAN DER MEULEN D E, et al. Temperature dependence of fish performance in the wild: links with species biogeography and physiological thermal tolerance [J]. *Functional Ecology*, 2016, 30(6): 903-912.
- [13] ZÁVORKA L, CRESPEL A, DAWSON N J, et al. Climate change-induced deprivation of dietary essential fatty acids can reduce growth and mitochondrial efficiency of wild juvenile salmon [J]. *Functional Ecology*, 2021, 35(9): 1960-1971.
- [14] LIN D M, ZANG N, ZHU K, et al. Energy acquisition strategy for reproduction in a semelparous squid [J]. *Frontiers in Zoology*, 2022, 19(1): 28.
- [15] 李晓燕, 林东明. 阿根廷滑柔鱼肌肉组织的能量密度及能量积累 [J]. *上海海洋大学学报*, 2024, 33(2): 452-463.  
LI X Y, LIN D M. Energy density and energy accumulation of soma tissues of Argentine short-fin squid (*Illex argentinus*) [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2024, 33(2): 452-463
- [16] EDER E B, LEWIS M N. Proximate composition and energetic value of demersal and pelagic prey species from the SW Atlantic Ocean [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 291: 43-52.
- [17] 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.
- [18] CHILDRESS J J, NYGAARD M. Chemical composition and buoyancy of midwater crustaceans as function of depth of occurrence off Southern California [J]. *Marine Biology*, 1974, 27(3): 225-238.
- [19] O'DOR R K, WEBBER D M. The constraints on cephalopods: why squid aren't fish [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1986, 64(8): 1591-1605.
- [20] SEIBEL B A, DRAZEN J C. The rate of metabolism in marine animals: environmental constraints, ecological demands and energetic opportunities [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 362(1487): 2061-2078.

- [21] HABANO A, KOBARI T, OHBAYASHI W, et al. Feeding habits of the skinnycheek lanternfish [*Benthoosema pterotum* (Alcock, 1890)] in Kagoshima Bay, southern Japan[J]. Ichthyological Research, 2021, 68(1): 164-170.
- [22] LEE H L, YU H J, KIM J K. New descriptions of four larval lanternfish species and cryptic diversity of *Benthoosema pterotum* (Pisces: Myctophidae) from the Northwest Pacific[J]. Journal of Fish Biology, 2022, 101(6): 1474-1500.
- [23] BRODEUR R, MCKINNELL S, NAGASAWA K, et al. Epipelagic nekton of the North Pacific Subarctic and transition zones[J]. Progress in Oceanography, 1999, 43(2/4): 365-397.
- [24] VILMAR M, DI SANTO V. Swimming performance of sharks and rays under climate change[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2022, 32(3): 765-781.
- [25] SHAVIKLO A R. A Comprehensive review on animal feed, human food and industrial application of Lanternfishes; from prototypes to products [J]. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2020, 20(11): 827-843.
- [26] SUN J, SU Y C, WANG L H, et al. Nutrients and antioxidant properties of enzymatically hydrolyzed anchovy (*Engraulis japonicus*) paste[J]. CyTA - Journal of Food, 2022, 20(1): 251-258.
- [27] MOON S K, HONG S N, KIM I S, et al. Comparative analysis of proximate compositions and lipid component in cultured and wild mackerel *Scomber japonicus* muscles[J]. Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2009, 42(5): 411-416.
- [28] PEREIRA DE ABREU D A, PASEIRO LOSADA P, MAROTO J, et al. Natural antioxidant active packaging film and its effect on lipid damage in frozen blue shark (*Prionace glauca*) [J]. Innovative Food Science & Emerging Technologies, 2011, 12(1): 50-55.
- [29] TOCHER D R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in Teleost Fish [J]. Reviews in Fisheries Science, 2003, 11(2): 107-184.
- [30] PARRISH C C. Lipids in marine ecosystems [J]. ISRN Oceanography, 2013, 2013: 1-16.
- [31] ROSA R, O'DOR R, PIERCE G. Advances in squid biology, ecology and fisheries: part II -Oegopsid Squids [M]. New York: Nova Science Publishers, 2013: 289.
- [32] TRUDEL M, THIESS M E, BUCHER C, et al. Regional variation in the marine growth and energy accumulation of juvenile chinook salmon and Coho salmon along the West Coast of North America [J]. American Fisheries Society Symposium, 2007, 57: 205-232.
- [33] ARKHIPKIN A I, LAPTIKHOVSKY V V. Convergence in life-history traits in migratory deep-water squid and fish[J]. ICES Journal of Marine Science, 2010, 67(7): 1444-1451.
- [34] IRVINE L G, THUMS M, HANSON C E, et al. Quantifying the energy stores of capital breeding humpback whales and income breeding sperm whales using historical whaling records[J]. Royal Society Open Science, 2017, 4(3): 160290.
- [35] GUZMÁN-RIVAS F, QUISPE-MACHACA M, QUEIROLO D, et al. Latitudinal changes in the lipid content and fatty acid profiles of juvenile female red squat lobsters (*Pleuroncodes monodon*) in breeding areas of the Humboldt Current System[J]. PLoS One, 2021, 16(6): e0253314.
- [36] JOHNSTON I A, CALVO J, GUDERLEY H, et al. Latitudinal variation in the abundance and oxidative capacities of muscle mitochondria in Perciform Fishes [J]. Journal of Experimental Biology, 1998, 201(1): 1-12.
- [37] WOODS H A, MORAN A L, ARANGO C P, et al. Oxygen hypothesis of polar gigantism not supported by performance of Antarctic pycnogonids in hypoxia [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276(1659): 1069-1075.
- [38] WOODS H A, MORAN A L, Tobalske B W, et al. Temperature-Oxygen interactions and the evolution of giant Antarctic Sea Spiders [J]. the FASEB Journal, 2016, 30(S1): 1230. 1.
- [39] GRIST E P M, JACKSON G D. Energy balance as a determinant of two-phase growth in cephalopods [J]. Marine and Freshwater Research, 2004, 55(4): 395-401.
- [40] RYAN W H, ADAMS L, BONTHOND G, et al. Environmental regulation of individual body size contributes to geographic variation in clonal life cycle expression[J]. Marine Biology, 2019, 166(12): 157.
- [41] BARROETA Z, OLIVAR M P, PALOMERA I. Energy density of zooplankton and fish larvae in the southern Catalan Sea (NW Mediterranean) [J]. Journal of Sea Research, 2017, 124: 1-9.
- [42] 臧娜, 宋维, 林东明. 阿根廷滑柔鱼雌性个体生殖能量积累及环境效应关系[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(3): 631-641.
- ZANG N, SONG W, LIN D M. Reproductive energy accumulation and environmental effects in female Argentinean shortfin squid, *Illex argentinus* [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(3): 631-641.
- [43] DIAZ B P, KNOWLES B, JOHNS C T, et al. Seasonal mixed layer depth shapes phytoplankton physiology, viral production, and accumulation in the North Atlantic [J]. Nature Communications, 2021, 12(1): 6634.
- [44] STEWART R H. Introduction to physical oceanography [M]. Orange Grove Texts Plus, 2008.
- [45] FANELLI E, CARTES J E, PAPIOL V. Assemblage structure and trophic ecology of deep-sea demersal cephalopods in the Balearic Basin (NW Mediterranean)[J]. Marine and Freshwater Research, 2012, 63(3): 264-274.

## Tissue energy density of mesopelagic fish and squid and relation to marine environment in Northwest Pacific Ocean

LUO Yushuang<sup>1</sup>, LIN Dongming<sup>1,2,3,4</sup>

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 3. National Distant-Water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai 201306, China; 4. Key Laboratory of Sustainable Utilization of Oceanic Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** To investigate the energy storage capabilities of species in Northwest Pacific Ocean, this study utilized fish and squid as case study, and the samples were collected by "Songhang" distant water fishery research vessel. The technique of tissue energy density determination was applied to measure the energy density of soma tissue of fish and squid, and the mixed-effects models were used to analyze the effective relationships between soma tissue energy density and marine environmental variables. The results showed that the soma tissue energy density of fish was greater than that of squid, with tissue energy density measured at  $(23.50 \pm 2.80)$  kJ/g for fish and  $(19.67 \pm 1.16)$  kJ/g for squid. Among the fish, *Ceratoscopelus townsendi* had the highest soma tissue energy density, with a mean value of  $(28.75 \pm 0.96)$  kJ/g, while *Hyperoglyphe japonicus* had the lowest soma tissue energy density, at  $(20.37 \pm 1.04)$  kJ/g. Regarding the squids, the highest soma tissue energy density was found in *Eucleoteuthis luminosa* [ $(20.07 \pm 0.39)$  kJ/g], and the lowest density was in *Onychoteuthis borealijaponicus* [ $(18.42 \pm 0.22)$  kJ/g]. Both fish and squid in higher latitude areas exhibited higher energy density in their soma tissues, which was significantly correlated with the interaction of latitude  $\times$  longitude. In addition, they had greater soma tissue energy density in areas where the sea surface height was 0 m, and showed an increase trend when the net primary production was larger than  $12 \text{ mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ . However, their soma tissue energy density decreased with increasing sea surface temperature. This study indicates that there is latitudinal trend in the distribution of soma tissue energy density of fish and squid in Northwest Pacific Ocean, where the sea surface height, sea surface temperature and net primary production have significant effects on the energy accumulation per unit of soma tissue of fish and squid. The study puts forward our understanding of the environmental adaptability of marine species, and warrants future research on the marine ecosystem stability in Northwest Pacific Ocean.

**Key words:** fish; squid; energy density; marine environment; Northwest Pacific Ocean