

文章编号:1000-0615(2004)01-0079-05

鳀鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定

万瑞景^{1,2}, 李显森^{1,2}, 庄志猛^{1,2}, 蒙子宁^{1,3}

(1. 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 山东 青岛 266071;

2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071;

3. 厦门大学海洋系, 福建 厦门 361005)

摘要:2000年6月26日8-10时在35°00'N、121°00'E周围海域利用大型浮游生物网采集了大量鳀鱼的天然受精卵,11时受精卵开始孵化,12时收集初孵仔鱼进行饥饿试验。试验结果表明:在培养水温为23.0~24.8℃条件下,鳀鱼仔鱼的混合营养期仅1d多时间;仔鱼的不可逆点发生在孵化后第6天。鳀鱼后期仔鱼发育阶段都具有胸角这一形态特征,其胸角不能作为鉴别健康仔鱼和饥饿仔鱼的依据。这一发现补充和完善了鱼类学上关于仔鱼胸角的理论。

关键词:鳀;仔鱼;饥饿;不可逆点;胸角

中图分类号:S917 **文献标识码:**A

Experimental starvation on *Engraulis japonicus* larvae and definition of the point of no return

WAN Rui-jing^{1,2}, LI Xian-sen^{1,2}, ZHUANG Zhi-meng^{1,2}, MENG Zi-ning^{1,3}

(1. Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fishery Resource, Ministry of Agriculture, Qingdao 266071, China;

2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Sciences, Qingdao 266071, China;

3. Department of Oceanography, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract: A great many of natural anchovy (*Engraulis japonicus*) fertilized eggs were collected with a zooplankton trawl near the 35°00'N, 121°00'E sea waters 8 to 10 a. m. on June 26, 2000. The fertilized eggs began to hatch at 11 a. m. and the newly hatched larvae were collected for starvation experiment at 12 a. m. As observed, at the water temperature of 23.0 - 24.8℃, anchovy larvae started to feed in the 2nd day after hatching, their yolk sacs faded away in the 3rd day, and their mixed feeding stage was merely a bit more than 24 hours. The mean growth rate of larvae body length was 0.44 mm·d⁻¹ in the feeding test. The initial feeding rates in the starvation test were increased day by day from the 2nd day to the 4th day after hatching, reaching 60.00% in the 4th day, hereafter decreased gradually to 33.33% in the 6th day. Until the 8th day, all the anchovy larvae died. Obviously, the PNR (the point of no return) appeared at the 6th day after hatching. Therefore, the anchovy larvae were just able to survive for 2 days after reaching the PNR. In the 4th day after hatching, both fed and unfed anchovy larvae began to present the body feature of the pectoral angle. But, the pectoral angles of the unfed and the PNR stage larvae were more evident and sharper than those of the fed larvae. According to our

收稿日期:2002-10-21

资助项目:国家重点基础研究发展规划项目(G19990437)、国家自然科学基金(39970580)和华东师范大学河口海岸国家重点实验室2001年度开放基金(200008)

作者简介:万瑞景(1955-),男,福建泉州人,副研究员,主要从事海洋鱼类早期生态的研究。E-mail: wanrj@ysfri.ac.cn

observation on the larvae collected from the spawning ground, the pectoral angles of the larvae with a total length ranging from 3.8 to 7.8 mm were visible. However, the pectoral angles of the larvae with a total length ranging from 8.4 to 9.4 mm waned. When the ontogeny entered the juvenile stage, the pectoral angles of the larvae with a total length of 10.8 mm vanished. Since the anchovy larvae in post-larvae stage were characterized with the pectoral angles, the pectoral angle could not be regarded as the basis to distinguish healthy or starving larvae. This conclusion may supplement and perfect the theory about larvae pectoral angle in ichthyology.

Key words: *Engraulis japonicus*; larvae; starvation; the point of no return (PNR); pectoral angle

围绕着鱼类早期存活和补充的研究,不但是20世纪鱼类早期生活史研究领域和渔业资源生态学研究的核心论题^[1,2],而且对当前的鱼类早期补充机制与过程,包括直接影响鱼类种群早期成活的关键物理、化学过程、饵料竞争以及自然死亡和捕食死亡等生物过程的研究,以谋求鱼类资源的最大可持续利用这一最新研究领域的发展起着重要的推进作用。鱼类早期存活机制的研究是早期补充过程研究的一个重要前提。1914年Hjort创立著名的临界期假设(critical period hypothesis)确立了鱼类早期生活史阶段的初次摄食期(first feeding stage)是一个可能引起仔鱼大量死亡的危险阶段的概念,而饥饿被认为是初次摄食期仔鱼死亡的主要原因之一^[1,2]。1963年Blaxter和Hempel^[3]首先提出初次摄食期仔鱼饥饿“不可逆点”(the point of no return, PNR)即初次摄食期仔鱼耐受饥饿的时间临界点的概念,从生态学角度研究初次摄食期仔鱼耐受饥饿的能力和描述最终导致仔鱼死亡的饥饿程度。

有关鳀鱼(*Engraulis japonicus*)初次摄食期仔鱼的饥饿试验及PNR的研究国内外未见报道。本文首次报道鳀鱼饥饿仔鱼的初次摄食率和PNR以及仔鱼胸角的试验结果,为正在进行的鳀鱼早期补充机制与过程研究积累基础资料。

1 材料和方法

1.1 试验材料来源

2000年6月13-26日山东半岛南部鳀鱼产卵场调查期间,于26日8-10时在35°00'N、121°00'E周围海域(图1)利用口径80cm、长270cm、孔径为0.50mm(38GG)筛绢制成的大型浮游生物网采集了大量的鳀鱼天然受精卵,11时受精卵开始孵化,12时收集初孵仔鱼进行饥饿试验。

1.2 培养方法

将所收集的鳀鱼初孵仔鱼分成对照试验组和

饥饿试验组。培养箱为15L容量的蓝色、圆形塑料容器。对照组的培养方法:第2天开始投喂小球藻(*Chlorella* sp.)和经过小球藻强化的褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*)。投喂密度:小球藻 $80 \sim 100 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$;轮虫 $10 \sim 15 \text{ ind} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。培养海水为砂滤水,每日上午8时检查个体死亡状况并换水1/3,换水后和下午5时各补充一次饵料密度。饥饿试验组不投喂,直至仔鱼全部死亡,培养海水为砂滤海水经脱脂棉过滤一次,每日上午8时换水1/3。培养期间的水温为23.0~24.8℃;海水盐度保持在30.00~32.00。

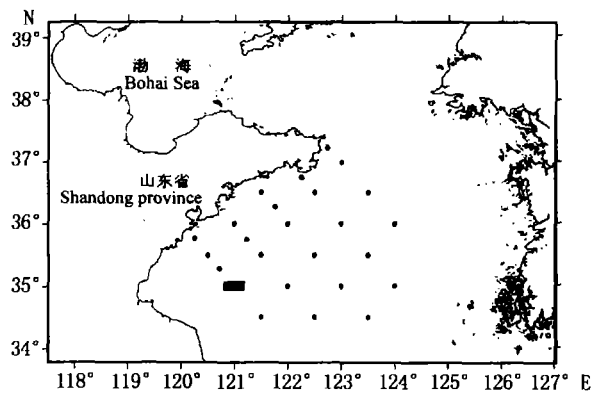


图1 2000年6月13-26日山东半岛南部鳀鱼产卵场调查站位图

Fig.1 Sampling stations of *Engraulis japonicus* spawning ground in the South of Shandong Peninsula, 13-16 June, 2000

1.3 初次摄食率

仔鱼的初次摄食率通过摄食试验来确定。仔鱼孵化后第2天,每天上午8时,从饥饿试验组中随机取样20尾以上的仔鱼移入400mL烧杯,投喂小球藻(约 $120 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$)和经过小球藻强化的褶皱臂尾轮虫(约 $20 \text{ ind} \cdot \text{mL}^{-1}$),保持自然水温2h,然后将仔鱼取出,经麻醉($200 \mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ 苯佐卡因)后在解剖镜或显微镜下逐尾观察摄食状况。孟田湘^[4]对山东半岛南部鳀鱼产卵场鳀鱼仔、稚鱼摄食的研究结果表明:自然海区中,鳀鱼

仔鱼主要摄食原生动物、桡足类的卵和无节幼体等动物性饵料,但仍发现少量个体摄食浮游硅藻。因此,仔鱼肠道内含有小球藻或轮虫的个体即为摄食个体。摄食个体的尾数占每次观察总尾数的百分数为仔鱼的初次摄食率。

1.4 不可逆点的确定

PNR 是初次摄食期仔鱼耐受饥饿的时间临界点,仔鱼饥饿至该点时,尽管还能继续存活一段时间,但已经虚弱得不可能再恢复摄食能力,所以 PNR 也称为仔鱼饥饿不可逆转点。PNR 的确定方法:每天测定饥饿试验组的仔鱼初次摄食率,确定初次摄食率中的最高值,当所测定的初次摄食率下降至最高初次摄食率的一半时,即为 PNR 的时间^[3]。PNR 以孵化后日龄表示。

1.5 鳀鱼卵和仔、稚鱼的鉴别

鳀鱼早期发育阶段的形态特征,阮洪超^[5]对渤、黄海鳀鱼卵和仔、稚鱼的形态发育进行了详细的描述并与自然海区中常见的鲱亚目(Cluproidei)鱼类——青鳞沙丁鱼(*Sardinella zunasi*)、斑鲚(*Konosirus punctatus*)、康氏小公鱼(*Stolephorus commersonii*)和赤鼻棱鳀(*Thryssa kammalensis*)的卵子、初孵仔鱼和后期仔鱼的形态进行了比较,陈莲芳^[6]以及江素菲和郑小衍^[7]分别对中国近海以及闽南—台湾浅滩渔场鳀鱼卵和仔、稚鱼的形态特征也进行了详细的描述,Uchida^[8]和水户敏^[9]分别详细地报道了日本近海鳀鱼卵和仔、稚鱼的形态,Fukuhara^[10]根据 1981 年 8 月 6 日晚从鳀鱼亲鱼培养池中收集受精卵进行人工孵化和培养的结果,对鳀鱼仔、稚、幼鱼的形态发育和生长进行详细报道。本文对山东半岛南部鳀鱼产卵场所采集的鳀鱼卵和仔、稚鱼的鉴别以上述文献为依据。

2 结果与讨论

2.1 混合营养期

在培养水温为 23.0~24.8℃条件下,仔鱼孵

化后第 2 天开口;第 3 天,卵黄基本消失,鳀鱼仔鱼的混合营养期仅 1 d 多时间。

试验结果与 Fukuhara^[10]报道的“在 23~25℃时鳀鱼仔鱼孵化后第 2 天开口,第 3 天卵黄完全被吸收”基本一致。阮洪超^[5]报道,在低于 18℃条件下,鳀鱼仔鱼孵化后 2~3 d,口窝形成,第 4 天卵黄吸收殆尽;第 6 天卵黄完全消失。混合营养期 3~4 d,比本次试验延长 2~3 d 时间。Imai 和 Tanaka^[11]报道,鳀鱼仔鱼的卵黄在孵化后 1.9(25℃)或 2.2(22℃)或 2.7(20℃)或 4.3(16℃)d 内完全被吸收。显然水温越高仔鱼的混合营养期越短。仔鱼在混合营养期内必须建立外源性摄食关系,否则将蒙受进展性饥饿(progressive starvation)^[3]。延长混合营养期的时间,有利于仔鱼摄食经验的累积,顺利建立外源性摄食关系,免遭饥饿的威胁,从而提高成活率。因此,鳀鱼繁殖季节,产卵场的水温分布状况可以作为评价鳀鱼种群早期成活率的参考指标之一进行重点调查和研究。

2.2 初次摄食率及不可逆点

在饥饿试验中,仔鱼孵化后第 2、3、4、5、6 和 7 天分别进行了首次投喂,其初次摄食率分别为 9.52%、31.57%、60.00%、48.94%、33.33% 和 15.00%(表 1)。因此,鳀鱼初次摄食期仔鱼耐受饥饿的时间临界点即 PNR 发生在孵化后第 6 天(图 2)。仔鱼孵化后第 8 天,绝大多数个体死亡。试验结果表明:在培养水温为 23.0~24.8℃条件下,鳀鱼仔鱼具有摄食能力的时间仅 3~4 d。这在海洋鱼类中是较短的,从而也反映出鳀鱼仔鱼在初次摄食阶段,自然海区中适合于仔鱼摄食的饵料生物的种类、分布与数量对鳀鱼早期补充过程的潜在重要影响。因此,对鳀鱼产卵场的饵料生物种类、分布与数量的调查研究是阐明鳀鱼补充机制必不可少的内容之一。

表 1 鳀鱼仔鱼初次摄食率

Tab.1 Initial feeding rates of *Engraulis japonicus* larvae

孵化后天数(d) days after hatching	试验观察尾数(ind) observation number for test	未摄食尾数(ind) non-feeding number	摄食小球藻尾数(ind) fed number of <i>Chlorella</i> sp.	摄食轮虫尾数(ind) fed number of <i>Brachionus plicatilis</i>	初次摄食率(%) initial feeding rates
2	21	19	0	2	9.52
3	19	13	1	5	31.57
4	20	8	1	11	60.00
5	47	24	0	23	48.94
6	21	14	1	6	33.33
7	20	17	1	2	15.00

2.3 仔鱼的生长发育

在培养水温为 23.0 ~ 24.8℃ 条件下, 对照试验组(即摄食组)的第 4 天仔鱼的体长为 2.92 mm (图 3-A), 上、下颌完全形成, 口端位, 消化道已分化为食道和肠道, 肠道有明显的皱褶, 蠕动波明显, 胸鳍已能活动, 仔鱼具有一定的水平游泳能力和捕食能力, 透过透明的肠壁, 可以看见被吞食的轮虫(呈浅绿色)。第 6 天, 仔鱼的体长为 3.80 mm (图 3-C), 仔鱼尾部的背、臀鳍膜明显内凹, 肛门上方的背鳍膜明显加宽和上凸。仔鱼的水平游泳速度和游泳、捕食动作均明显比第 4 天仔鱼快和灵活, 肠道加粗, 蠕动波明显比第 4 天仔鱼快, 摄食强度也普遍比第 4 天仔鱼高, 大约 60% 个体的肠道中, 食物团(轮虫)的体积占肠道体积的 1/5 ~ 1/4, 个别个体达 1/3。第 6 天仔鱼的体长较第 4 天仔鱼增长了 0.88 mm, 仔鱼体长平均每天增长 0.44 mm。阮洪超^[5]报道: 在培养水温低于 18℃ 条件下, 约 4 d 和 6 d 的仔鱼体长均为 3.22 ~ 3.69 mm, 仔鱼的体长基本上没有增长。Fukuhara^[10]的试验, 在培养水温 23 ~ 25℃ 条件下, 第 4 天仔鱼体长为 3.76 ± 0.29 mm; 第 8 天仔鱼体长为 5.21 ± 0.39 mm, 仔鱼体长平均每天增长 0.36 mm, 略低于本次试验。

饥饿试验组中, 当仔鱼的卵黄完全耗尽后, 由于得不到营养和能量的补充, 第 6 天仔鱼的体长(2.92 mm)(图 3-D)与第 4 天仔鱼(2.90 mm)(图 3-B)基本上没有变化, 体长生长几乎停止, 随着饥饿程度的加深, 鱼体消瘦和器官萎缩, 肠道变细, 蠕动波基本消失。

2.4 胸角

试验结果表明: 孵化后第 4 天, 不论摄食仔鱼还是饥饿仔鱼均出现胸角(pectoral angle)这一形态特征, 只是饥饿仔鱼和 PNR 期仔鱼, 由于胸部和腹部消瘦凹入, 其胸角比摄食仔鱼更为明显和尖锐(图 3)。

检查 2000 年 6 月 13 ~ 26 日山东半岛南部鲢鱼产卵场调查期间所采集的自然海区中的鲢鱼仔鱼样品: 全长为 3.8 ~ 7.8 mm 的个体, 胸角非常明显; 全长为 8.4 ~ 9.4 mm 的个体, 胸角逐渐变小; 全长为 10.8 mm 的个体, 胸角才完全消失, 这时仔鱼个体发育进入稚鱼期, 即鲢鱼仔鱼在整个后期仔鱼发育阶段都具有胸角这个明显的形态特征。

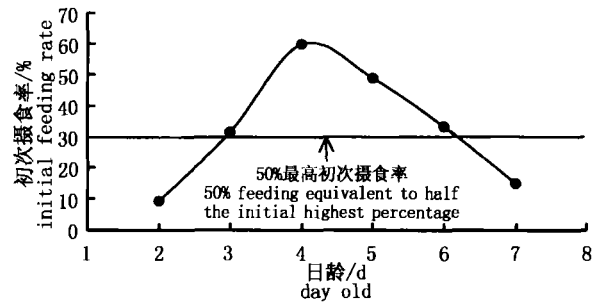


图 2 鲢鱼饥饿仔鱼的初次摄食率
Fig.2 Change in initial feeding rates during different periods of starvation of early development of *Engraulis japonicus*

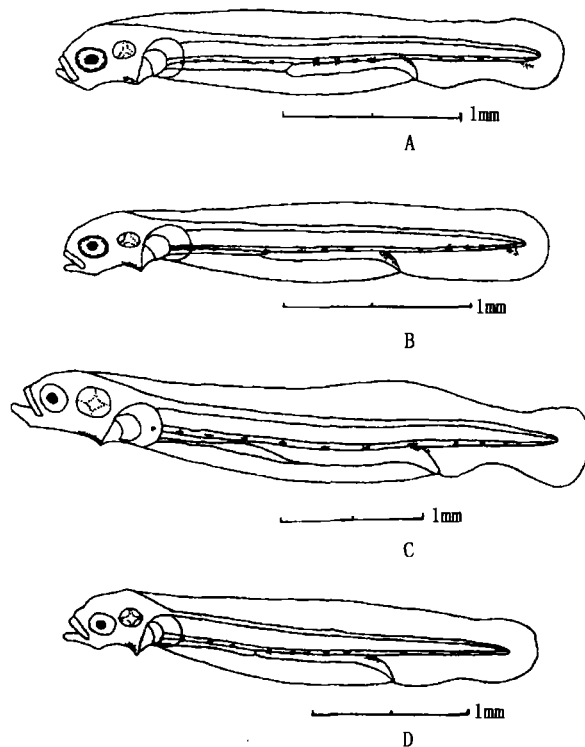


图 3 鲢鱼仔鱼胸角比较

Fig.3 Pectoral angle comparison of *Engraulis japonicus* larvae
A: 摄食仔鱼(第 4 天, 体长 2.94 mm), B: 饥饿仔鱼(第 4 天, 体长 2.90 mm), C: 摄食仔鱼(第 6 天, 体长 3.80 mm), D: PNR 期仔鱼(第 6 天, 体长 2.92 mm)

A: Having fed larva (4th-day old, 2.94 mm SL), B: Starving larva (4th-day old, 2.90 mm SL), C: Having fed larva (6th-day old, 3.80 mm SL), D: PNR stage larva (6th-day old, 2.92 mm SL)

文献记载, 大西洋鲱 (*Clupea harengus*) 的两个不同地理种群——北海鲱 (North Sea herring)^[12] 和苏格兰西海岸鲱 (Clyde herring)^[13]、鲾 (*Pleuronectes platessa*)^[13] 以及欧洲江鲾 (*Platichthys flesus*)^[14] 的 PNR 期仔鱼均出现胸角这一形态特

征,其胸角作为仔鱼的饥饿体征之一^[1],是区别健康仔鱼和饥饿仔鱼的重要形态特征^[15,16]。

本次的试验结果和对鲢鱼产卵场的天然仔鱼的观察结果表明:鲢鱼仔鱼的胸角并不作为仔鱼饥饿体征的一种体现,不能作为区分健康仔鱼和饥饿仔鱼的依据。

鲢鱼仔鱼进入 PNR 期后,虽然丧失了恢复摄食的能力,但还能继续存活 2 d 时间。自然海区中这种已经丧失摄食能力的 PNR 期仔鱼通常呈中性浮性^[17],同样很容易被大型浮游生物网所捕获^[18]。利用调查所获得的仔鱼数量进行鲢鱼早期补充过程和补充量研究时,不将进入 PNR 期仔鱼的数量扣除掉,显然是不合适的。因此,在进行鲢鱼的早期补充过程和补充量研究时,鉴别健康仔鱼和饥饿仔鱼的工作就显得十分的重要。如何鉴别健康仔鱼和饥饿仔鱼值得进行深入的研究。

3 结论

在培养水温为 23.0~24.8℃条件下,鲢鱼仔鱼的混合营养期仅 1 d 多时间;仔鱼的 PNR 发生在孵化后第 6 天。

鲢鱼后期仔鱼发育阶段都具有胸角这一形态特征,其胸角不能作为鉴别健康仔鱼和饥饿仔鱼的依据。这一发现补充和完善了鱼类学上有关仔鱼胸角的理论,提高了我们对海洋鱼类仔鱼胸角生态特点的认识。

参考文献:

- [1] Yin M C. Advances and studies on early life history of fish [J]. J Fish China, 1991, 15(4): 348-358. [殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展[J]. 水产学报, 1991, 15(4): 348-358.]
- [2] Yin M C. Natural mortality of early life stage of fish [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1996, 20(4): 363-372. [殷名称. 鱼类早期生活史阶段的自然死亡[J]. 水生生物学报, 1996, 20(4): 363-372.]
- [3] Blaxter J H S, Hemple G. The influence of eggs size on herring larvae (*Clupea harengus* L.) [J]. J Cons Perm Int Explor Mer, 1963, 28: 211-240.
- [4] Meng T X. Studies on the feeding of anchovy (*Engraulis japonicus*) post larva in the spawning ground in the Southern waters of Shandong Peninsula [J]. Marine Fisheries Research, 2001, 22(2): 21-25. [孟田湘. 山东半岛南部鲢鱼产卵场鲢鱼仔、稚鱼摄食的研究[J]. 海洋水产研究, 2001, 22(2): 21-25.]
- [5] Ruan H C. Studies on the eggs and larvae of *Engraulis japonica* [J]. Studia Marine Sinica, 1984, 22:20-56. [阮洪超. 鲢鱼卵子和仔稚鱼的形态发育及其在黄海、渤海分布[J]. 海洋科学集刊, 1984, 22:20-56.]
- [6] Chen L F. *Engraulis japonica* Temminck & Schlegel [A]. Zhao C Y, Zhang R Z, et al. (eds.): Fish eggs and larvae in the offshore waters of China [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985. 27-28. [陈莲芳. 鲢鱼[A]. 赵传纲, 张仁斋, 等. 中国近海鱼卵与仔鱼[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1985. 27-28.]
- [7] Jiang S F, Zheng X Y. The morphological characters of eggs and larvae of *Engraulis japonica* Temminck et Schlegel and its spawning areas in the fishing ground of the South Fujian and Taiwan Bank [J]. Taiwan Strait, 1984, 3(2): 224-231. [江素菲, 郑小衍. 闽南—台湾浅滩渔场鲢鱼卵和仔鱼的形态特征及其产卵场[J]. 台湾海峡, 1984, 3(2): 224-231.]
- [8] Uchida K. *Engraulis japonica* (Houttuyn) [A]. Studies on the eggs, larvae and juvenile of Japanese fishes Series I [M]. Fukuoka, Japan: Second laboratory of fisheries biology, fisheries department, faculty of agriculture, Kyushu University, 1958. 17-18, Pls. 16-17, Fig. 1-17.
- [9] 水户敏. 日本海洋プランクトン図鑑, 第7卷, 鱼卵·稚鱼 [M]. 东京: 苍洋社, 1966. 18-19, 38-39, Pl. 2, 4a, 4b, Pl. 12, 6a, 6b.
- [10] Fukuhara O. Development and growth of laboratory reared *Engraulis japonica* (Houttuyn) larvae [J]. J Fish Biol, 1983, 23: 641-652.
- [11] Imai C, Tanaka S. Effects of sea water temperature on growth under unfed conditions and marginal feeding conditions for first feeding in Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae [J]. J Natl Fish Univ, 1996, 45(2): 39-45.
- [12] Yin M C. Feeding ability and growth of the yolk-sac larvae of north sea herring [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1991, 22(6): 554-561. [殷名称. 北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食能力和生长[J]. 海洋与湖沼, 1991, 22(6): 554-560.]
- [13] Ehrlich K F, Blaxter J H S, Pemberton R. Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae [J]. Mar Biol, 1976, 35: 105-118.
- [14] Yin M C, Blaxter J H S. Morphological changes during growth and starvation of larval Cod (*Gadus morhua* L.) and Flounder (*Platichthys flesus* L.) [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1986, 104: 215-228.
- [15] Xie X J, Deng L, Zhang B. Advances and studies on ecophysiological effects of starvation on fish [J]. Acta Hydrobiol Sini, 1998, 22(2): 181-188. [谢小军, 邓利, 张波. 饥饿对鱼类生理生态学影响的研究进展[J]. 水生生物学报, 1998, 22(2): 181-188.]
- [16] Bao B L, Su J X. Research of nutrition statue of starved marine larvae [J]. J Shanghai Fish Univ, 1998, 7(1): 51-58. [鲍宝龙, 苏锦祥. 海洋鱼类仔鱼营养状况的研究[J]. 上海水产大学学报, 1998, 7(1): 51-58.]
- [17] Blaxter J H S, Ehrlich K F. Change in behaviour during starvation of herring and plaice larvae [A]. Blaxter J H S (ed.): The early life history of fish [C]. New York: Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York. 1974, 575-588.
- [18] Yin M C, Blaxter J H S. Temperature, salinity tolerance and buoyancy during early development and starvation of Clyde and North Sea herring, cod and flounder larvae [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1987, 107: 279-290.