

# 北海鲱卵黄囊期仔鱼的 摄食能力和生长\*

殷名称

(上海水产大学, 200090)

**摘要** 于1986年对大西洋鲱 (*Clupea harengus* L.)——北海种群卵黄囊期仔鱼在早期发育和饥饿期的摄食能力和生长作了实验研究。结果表明: (1) 孵化后第6天(饲养水温 $13.1 \pm 0.4^\circ\text{C}$ ), 仔鱼初次摄食, 此时, 卵黄容量从初孵时 $0.182\text{mm}^3$ 降至 $0.020\text{mm}^3$ 以下, 眼、口、肠管、肛门、胸鳍等器官的功能基本形成, 巡游模式建立; 孵化后第8天, 卵黄耗尽, 混合营养期持续仅2天; 不能建立外源性营养的仔鱼, 第11天进入PNR期, 第17天全部死亡。(2) 仔鱼在不同饥饿阶段初次摄食率和摄食强度的变化式型是: 开始较低, 随即上升, 高峰出现在卵黄耗尽后1—2天; 此后就逐步下降; 记录到的最高初次摄食率约为50%, 最高摄食强度每尾仔鱼在4h内平均摄取3—4个轮虫。(3) 仔鱼在初孵期的生长率平均为 $0.233\text{mm}/\text{d}$ ; 进入摄食期后, 饥饿仔鱼的生长几乎停止; 同期摄食仔鱼的生长率亦下降, 为 $0.130\text{mm}/\text{d}$ ; 摄食仔鱼 ( $N=309$ ) 在孵化后30天内的长度 ( $L$ , 全长) 和日龄 ( $d$ ) 的相关式为:  $L(\text{mm})=0.180d+7.06$ 。

北海鲱是大西洋鲱 (*Clupea harengus* L.) 的一个地理种群。关于北海鲱卵黄囊期仔鱼生活力的研究, 仅见到环境耐力的报道<sup>[13]</sup>。本文以北海鲱人工授精来源的卵黄囊期仔鱼为材料, 对仔鱼在早期发育和不同饥饿阶段的摄食能力作了较为详细的实验研究, 目的是从功能形态学和生态学两方面, 加深对海洋鱼类卵黄囊期仔鱼摄食能力变化的认识, 以提高育苗成活率, 并为研究种群数量变动积累基础资料。

## 一、材料和方法

### 1. 仔鱼来源和饲养

亲鱼捕自苏格兰东海岸外的北海。人工授精卵于1986年9月由苏格兰农渔部阿伯丁海洋所提供。孵化箱黑色圆形, 容量300L; 仔鱼孵出后, 用作饥饿实验的部分立即转移到25L容量的饲养箱内, 不予投饵, 直至100%死亡; 其余部分, 仍饲养在原孵化箱内。最初投喂褶皱臂尾轮虫 *Brachionus plicatilis*, 密度为5—10个/ml, 每日一次。轮虫由酵母培养, 仅在投喂前一天饲以海洋单细胞藻类 (*Isochrysis* sp. 和 *Nonochloropsis* sp.)。轮虫投喂一周后, 逐步交替用卤虫 (*Artemia salina*) 的无节幼体及天然浮游动物取代。饲养期间, 海水经合成纤维棉两次过滤, 循环流动; 盐度保持在32—33; 饲养水温在 $13.1 \pm 0.4^\circ\text{C}$ 。

\* 本文承蒙英国、苏格兰海洋生物协会、Dunstaffnage 海洋研究所 J. H. S. Blaxter 教授指导, 谨志谢忱。  
收稿日期: 1989年8月3日。

## 2. 采样和观察

采样, 需注意随机吸取分布在饲养箱各水层的仔鱼。观察生长、发育的仔鱼, 自孵化当天开始采样, 隔天一次, 每次至少 10—15 尾。然后用  $200 \times 10^{-6}$  苯佐卡因麻醉, 放在双筒解剖镜下逐尾观察和测量。因此, 所用长度生长的数据, 全部是活体标本。测定摄食能力的仔鱼。可在孵化后 3—4 天开始采样, 隔天一次, 每次至少 20 尾。

## 3. 摄食能力试验

仔鱼的初次摄食率和摄食强度通过摄食试验确定。将采样后标本放入长、宽、高为  $22 \times 22 \times 15$  (cm), 容量约 5L 的黑色方形饲养箱内, 然后加入密度为 10—11 个/ml 的轮虫。将此饲养箱置于恒温室内, 保持自然水温 4h。然后将仔鱼取出, 经麻醉后逐尾检查<sup>[12]</sup>。摄食强度可以通过计数每尾仔鱼透明肠管内的轮虫(经藻类饲养后, 呈绿色)数目而获得。肠管内含有轮虫的仔鱼尾数占总尾数的百分数, 即为摄食率。

## 4. PNR 的确定

PNR 是仔鱼耐受饥饿的时间临界点。仔鱼饥饿至该点时, 尽管还能生活一段时间, 但 50% 已虚弱得不可能再恢复摄食能力<sup>[4]</sup>。本文以孵化后天数表示<sup>[12]</sup>。当所测定的饥饿组仔鱼的摄食率低于最高初次摄食率一半时, 即为 PNR 的时间。多数鱼类仔鱼的最高初次摄食率不到 100%, 北海鲱仅 50% 左右; 因此, 当所测定的饥饿组仔鱼的初次摄食率低于 25% 时, 表示仔鱼进入 PNR。

# 二、结 果

## 1. 早期发育和摄食能力

初孵期(图 1, H1), 仔鱼全长为  $7.06 \pm 0.32$  mm ( $N = 15$ ), 体透明, 具一大的卵黄囊, 无油球。器官发育尚不完善, 眼近圆形, 色素未完全形成, 对光无反应。口为口前膜封闭, 下颌骨尚未分化形成; 消化管为一直管, 分为食道和肠管两部分; 未见肠蠕动波; 肛门无收缩功能。胸鳍原基较小。无持续游泳能力, 静止时沉在水体底部; 游泳模式是由阵发性快速游泳并伴之相对较长时间的间歇组成<sup>[8]</sup>, 这种早期游泳模式持续约 2—3 天, 随后逐步转入巡游模式<sup>[1]</sup>, 并上升到水体中上层。无摄食能力, 依靠卵黄营养。

摄食期(图 1, H2), 随着卵黄囊的吸收, 仔鱼器官发育迅速完善, 孵化后第 6 天, 眼色素形成, 对光具正反应。口前膜消失, 下颌分化形成, 能作开闭活动; 最大口裂高(从上颌中央到下颌中央)为 0.16—0.24 mm, 最大口裂宽(从左口角到右口角)为 0.32—0.40 mm; 肠管扩大, 可明显区分肠壁和肠腔, 后端分化出直肠; 沿整个肠管, 可见到阵发性肠蠕动波; 肛门圆凸, 交替出现收缩和扩大。胸鳍扩大。巡游模式建立, 能活泼游泳于水体中上层。

PNR 期(图 1, H3), 孵化后第 11 天, 尚未建立外源性摄食的仔鱼, 体消瘦, 各器官萎缩; 特别是头部, 由于脑的萎缩和脑脊液的吸收, 变得显著扁平: 头高/眼径之比值  $< 2$  (健康仔鱼的比值  $> 2$ )。肠壁轮廓模糊, 肠管蠕动波消失。百分之八十仔鱼由于胸部和腹部消瘦凹入, 使肩带明显突出, 形成胸角<sup>[6]</sup>。孵化后第 13 天, 全部仔鱼出现胸角。此后仔鱼失去活泼游泳能力, 但并不沉入水体底部。部分仔鱼失去平衡能力, 头部斜朝下。

在饲养水温  $13.1 \pm 0.4$  °C 下, 仔鱼依靠卵黄可自然存活 17 天。抵达初次摄食时间为 6

天,卵黄耗尽时间为 8 天,PNR 为 11 天,半数死亡率为 15 天,全数死亡率为 17 天。

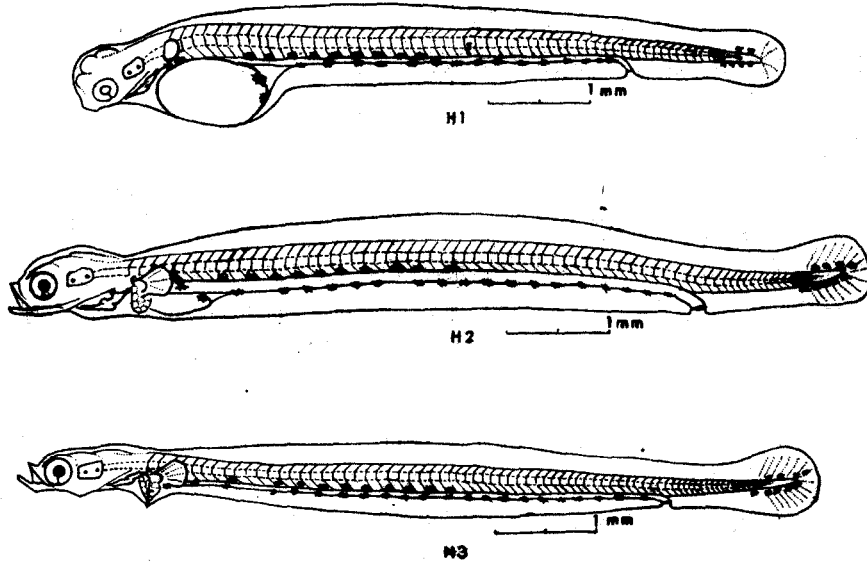


图 1 卵黄囊期仔鱼在初孵期 (H1)、摄食期 (H2, 第 6 天) 和 PNR 期 (H3, 第 12 天) 的形态特征

Fig. 1 Morphological characters of the yolk-sac larvae of North Sea herring at hatching (H1), feeding (H2) and PNR stages (H3)

## 2. 卵黄吸收和初次摄食

卵黄容量依照文献 [2] 的公式:  $4/3\pi \cdot (r/2)^2 \cdot R/2$  计算。式中,  $R$  为卵黄囊主轴, 即卵黄囊长;  $r$  为卵黄囊小轴, 本文用卵黄囊高。初孵仔鱼, 依靠卵黄营养, 无摄食能力; 此时, 卵黄容量约为  $0.182\text{mm}^3$ ; 此后, 随着卵黄迅速吸收, 眼、口、消化管、肛门、鳍等和初次摄食相关的仔鱼器官迅速发育, 并初具功能; 孵化后第 6 天, 卵黄容量降至  $0.010\text{--}0.020\text{mm}^3$  之间, 这时, 仔鱼进入摄食期, 开始向外界摄食。孵化后第 8 天, 卵黄基本耗尽, 容量降至  $0.001\text{mm}^3$  或以下。换言之, 仔鱼的混合营养期持续仅 2 天, 仔鱼必须在这个短时间内, 建立外源性营养关系, 否则将蒙受进展性饥饿。

## 3. 初次摄食率和 PNR

仔鱼进入摄食期后, 经不同饥饿时间后的初次摄食率变化见图 2。其变化式型是: 开始较低, 仅为 20%; 此后逐步上升, 高峰出现在卵黄耗尽后 1—2 天内, 可达到或超过 50%; 然后逐步下降。当初次摄食率降至 25% (图中水平线) 时, 仔鱼进入不可逆转饥饿期, 即 PNR 期。这个耐受饥饿的时间临界点发生在孵化后第 11 天。因此, 仔鱼具有摄食能力的时间共约 5—6 天。孵化后第 15 天, 仔鱼出现百分之五十死亡率, 这时初次摄食率降为零。然而, 同期摄食仔鱼的摄食率已上升到 80% 左右。

## 4. 摄食强度和 PNR

仔鱼进入摄食期后, 经不同饥饿时间后的摄食强度变化见图 2。其变化式型同初次摄食率的变化式型一致。摄食强度抵高峰时, 每尾仔鱼 4h 平均摄取轮虫数 3—4 个, 记录

到的 1 尾仔鱼最多达 14 个。当仔鱼进入 PNR 后, 摄食强度同样迅速下降, 过 PNR 后的摄食强度, 仅是 PNR 之前最高摄食强度的 5—10%。孵化后第 15 天, 饥饿仔鱼的摄食强度下降为零。对照组摄食仔鱼的摄食强度则继续上升。

### 5. 生长和摄食

仔鱼在早期发育和饥饿期的生长见图 3。建立外源性营养的仔鱼在孵化后 30 天内, 其长度生长和日龄的相关式为:

$$L(\text{mm}) = 0.180d + 7.06。$$

式中,  $L$  为全长,  $d$  为日龄 (孵化后天数)。不能建立向外界摄食的饥饿仔鱼, 在其自然生命过程 (15 天) 中的平均生长率仅为 0.052mm/d。

饥饿仔鱼和摄食仔鱼在不同发育阶段的生长率见表 1。初孵期, 仔鱼依靠卵黄营养, 生长速率最高, 平均达 0.233mm/d。进入摄食期后, 若不能建立向外界摄食, 长度生长几乎停止; 而能够建立向外界摄食的仔鱼, 由于搜索和摄取食饵耗能, 生长速率也显著减慢, 为 0.130mm/d。当饥饿仔鱼进入 PNR 后, 不仅生长停止, 而且随着鱼体消瘦和器官萎缩, 鱼体各部可量性状的数据均有下降; 相反, 同期摄食仔鱼, 由于营养和能量得到补充, 生长率迅速提高到 0.177mm/d, 接近仔鱼在早期发育阶段的平均生长率。

## 三、讨 论

1. 海洋鱼类的仔鱼一般均以吞食浮游动物为饵, 因此, 外源性营养的开始是与搜索、摄取活饵料相关的器官功能的形成, 以及相关的运动模式, 特别是巡游模式的建立<sup>[1]</sup>相适应的。本研究的结果, 再次证实了这一论点。从时间上来说, 仔鱼初次摄食由于受到种或种群的遗传特性, 卵的大小、质量和孵化时间, 以及外界条件 (特别是温度) 的影响, 会有很大的不同。例如, 北海鲱仔鱼的初次摄食时间, 就与波罗的海 (Baltic) 鲱 (3 天, 饲养水温在  $9.2 \pm 0.6^\circ\text{C}$ )、苏格兰西海岸 (Clyde) 鲱 (6 天, 饲养水温在  $7.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ) 不同<sup>[2]</sup>。尽管不同种或种群之间, 其相关器官发育的形态功能学标准 (例如, 口裂大小和巡游速度等) 会有不同, 但就器官形态功能来

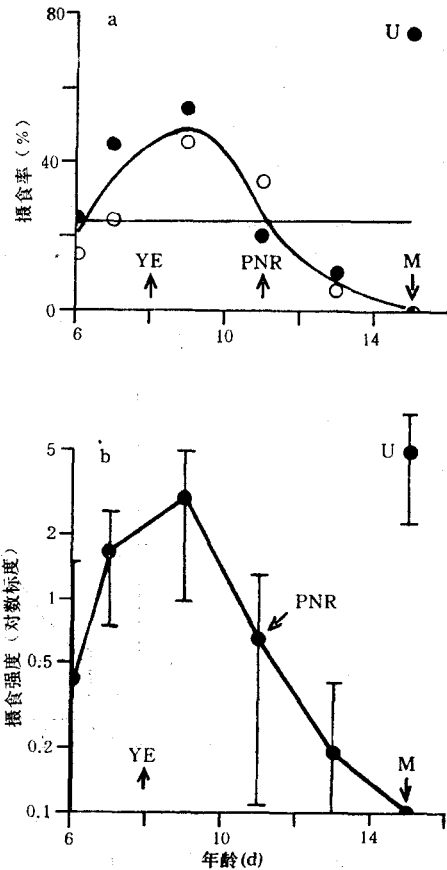


图 2 卵黄囊期仔鱼在不同饥饿期间的初次摄食率和摄食强度的变化

Fig. 2 Changes in initial feeding rates and feeding intensity during differing periods of starvation of the yolk-sac larvae of the North Sea herring

黑点为第一批仔鱼, 白点为第二批仔鱼; 水平线表示 1/2 最高初次摄食率, 与曲线的相交点即为 PNR 的时间点。M 表示仔鱼百分之五十死亡率的时间; U 为对照组摄食仔鱼; YE 为仔鱼卵黄耗尽时间; 摄食强度为每尾仔鱼 4h 平均所食轮虫数。

表 1 饥饿仔鱼和摄食仔鱼在早期发育阶段的生长率 (mm/d)

Tab. 1 Growth rates during early development of the unfed and fed larvae of North Sea herring (mm/d)

初孵期	摄食期		PNR 期		平均值	
	摄食仔鱼	饥饿仔鱼	摄食仔鱼	饥饿仔鱼	摄食仔鱼	饥饿仔鱼
0.233 (0-6) <sup>①</sup>	0.130 (6-12)	0.002 (6-11)	0.177 (12-18)	— (11-17)	0.180 (0-30)	0.052 (0-15)

① 括弧内数字为时间间距,以孵化后天数表示,后同。

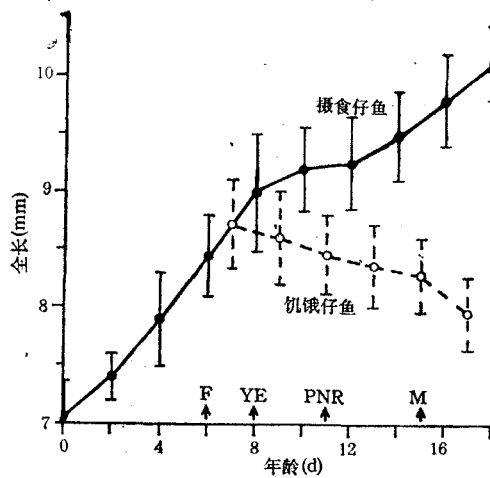


图 3 饥饿仔鱼同摄食仔鱼的长度生长比较

Fig. 3 Growth in length of the unfed larvae, compared with the fed larvae of North Sea herring

F 为仔鱼抵达初次摄食时间,其余均同图 2。

看,不同种或种群之间,却有一致性,均是在相关器官的功能发育到能够搜索和摄取到饵料生物时,才开始初次摄食。由此可见,通过研究仔鱼摄食相关器官和游泳模式的功能发育,来判断仔鱼初次摄食的时间,及时供饵,对于海洋鱼类的育苗具有实践意义。

2. 卵黄囊期仔鱼具有摄食能力的时间一般不长。北海鲱仔鱼的混合营养期仅 2 天为此,仔鱼必须在这短时间内建立外源性摄食关系,否则就会蒙受进展性的饥饿。仔鱼进入 PNR,标志着仔鱼摄食能力的丧失。一般,仔鱼从初次摄食到 PNR 的时间越长,建立外源性营养关系的可能性就越大;反之,则越短。现知 PNR 时间的长短,主要和卵黄容量、孵化时间以及温度条件相关<sup>[9]</sup>。北海鲱在饲养水温  $13.1 \pm 0.4^\circ\text{C}$  下,具有摄食能力的时间约 5—6 天,这在海洋鱼类属于中等<sup>[9,10]</sup>。

进入 PNR 的仔鱼,一般仍能存活相当一段时间。在野外调查时,如果对失去摄食能力的饥饿仔鱼不能鉴别,则必然会导致种群补充量估计的错误<sup>[5]</sup>。鉴别饥饿仔鱼,目前常用的有形态、组织和生化的技术和方法<sup>[11]</sup>。大西洋鲱饥饿仔鱼的形态和组织学, Ehrlich 等曾以苏格兰西海岸鲱为材料进行过研究<sup>[6]</sup>。本文以北海鲱为材料,在形态学上发现刚进

入 PNR (孵化后第 11 天)的仔鱼,百分之八十个体由于胸部和腹部消瘦凹入,使肩带外突形成胸角<sup>[6]</sup>;同时,由于头部萎缩和扁平,使头高/眼径之比值  $< 2$ , 而健康仔鱼一般  $> 2$  (见图 1, H<sub>3</sub>); 至孵化后第 13 天,百分之百的仔鱼出现胸角。看来,这一形态学特征,可以用来鉴别鲱鱼的饥饿仔鱼。

3. 北海鲱卵黄囊期仔鱼在不同饥饿阶段初次摄食率和摄食强度的变化型式(图 2)提示: 卵黄囊期仔鱼的摄食能力在有限的时间内,随饥饿的时间而增加。由于用作摄食试验的每批仔鱼标本都是首次摄食,因此,这种摄食能力的提高,不可能是重复摄食的“经验”所致,而主要是物种对饥饿的一种适应性生态反应。自然,饥饿刺激仔鱼提高摄食能力,必然是以增加其游泳活动水平和耗能为基础的。因为,仔鱼只有通过提高游泳活动水平,增加与食饵相遇的频率,才可能提高摄食率和摄食强度,以保障成活。这已在作者等<sup>[1]</sup>的另一研究中获得证实。

4. Farris<sup>[7]</sup> 曾将 4 种海洋鱼类卵黄囊期仔鱼的生长划分成三个期相: 初孵时的快速生长期、卵黄囊消失前后的慢速生长期,以及在不能建立外源性摄食后的负生长期。北海鲱的长度生长与这三个期相基本符合(图 3)。这显然提示: 卵黄囊期仔鱼在进入摄食期后,体内存贮的营养物质和能量,主要用于提高活动水平,搜索和摄取食饵对象,以建立外源性营养关系,而暂缓生长耗能。这种现象在海洋鱼类中除大西洋鳕外<sup>[11]</sup>,迄今很少发现例外。饥饿仔鱼在进入 PNR 后,随着鱼体消瘦和器官萎缩,会出现负生长(长度缩短),这是骨骼系统尚未发育完善的仔鱼为保障活动耗能,提高摄食和存活机会的一种适应现象。

### 参 考 文 献

- [1] 股名称, J. H. S. Blaxter, 1989. 海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度. *海洋与湖沼* 20(1): 1—10.
- [2] Alderdice, D. F., H. Rosenthal and F. P. J. Velsen, 1979. Influence of salinity and cadmium on capsule strength in Pacific herring eggs. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 32: 149—162.
- [3] Blaxter, J. H. S., 1988. Pattern and variety in development. In *Fish Physiology* Vol. XIA. Academic Press, New York, 1—58.
- [4] Blaxter, J. H. S. and G. Hempel, 1963. The influence of egg size on herring larvae. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 28: 211—240.
- [5] Blaxter, J. H. S. and K. F. Ehrlich, 1974. Changes in behaviour during starvation of herring and plaice larvae. In *The Early Life History of Fish*. Springer-Verlag, Berlin, 575—588.
- [6] Ehrlich, K. F., J. H. S. Blaxter and R. Pemberton, 1976. Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae. *Mar. Biol.* 35: 105—118.
- [7] Farris, D. A., 1959. A change in the early growth rate of four larval marine fishes. *Limnol. Oceanogr.* 4: 29—36.
- [8] Hunter, J. R., 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In *Marine Fish Larvae*. University of Washington, Seattle and London, 33—77.
- [9] Megurk, M. D., 1984. Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on the rates of growth and mortality of pacific herring larvae. *Mar. Biol.* 84: 13—26.
- [10] Theilacker, G. and K. Dorsey, 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research. *IOC Workshop Report* 28: 105—142.
- [11] Yin, M. C. and J. H. S. Blaxter, 1986. Morphological changes during growth and starvation of larval cod (*Gadus morhua* L.) and flounder (*Platichthys flesus* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104: 215—228.
- [12] Yin, M. C. and J. H. S. Blaxter, 1987a. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 105: 73—83.

- [13] Yin, M. C. and J. H. S. Blaxter, 1987b. Temperature, salinity tolerance, and buoyancy during early development and starvation of Clyde and North Sea herring, cod and flounder larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 107: 279—290.

## FEEDING ABILITY AND GROWTH OF THE YOLK-SAC LARVAE OF NORTH SEA HERRING

Yin Mingcheng (M. C. Yin)

(Shanghai Fisheries University, 200090)

### ABSTRACT

The yolk-sac larvae of North Sea herring (*Clupea harengus* L.) were reared in 1986 to examine the changes in feeding ability and growth during early development and starvation. The times of initial feeding and the point-of-no-return (PNR, when 50% of the larvae, although still alive, are no longer strong enough to feed of the larvae were also determined. Newly hatched larvae could not feed but grow on the yolk until the eyes, mouths, digestive tracts, anus and pectoral fins became functional and the cruising swimming was formed. The larvae began to feed on the 6th day after posthatching at rearing temperatures of  $13.1 \pm 0.4(\text{SD})^\circ\text{C}$  when the yolk volume was below  $0.020 \text{ mm}^3$ . Generally, the yolk was absorbed completely on day 2 after the onset of feeding  $0.020 \text{ mm}^3$ . Generally, the yolk was absorbed completely on day 2 after the onset of feeding and the larvae had therefore only 2 days of "mixed" feeding. The time to reach the PNR was only 3 days after yolk exhaustion or 11 days from hatching. The total survival time for unfed larvae was 17 days. The initial feeding rate and intensity of the larvae increased during initial starvation and usually tended to peak 1—2 days after yolk exhaustion, then decreased gradually during further starvation. The highest recorded mean feeding rate and intensity were 50% and 3—4 rotifers eaten per larva in 4h, respectively. The mean growth rate was  $0.233 \text{ mm/d}$  for larvae living on yolk and  $0.002 \text{ mm/d}$  when the larvae reached the external feeding stage but no food was available. After passing the PNR, starved larvae not only entered a negative growth phase, but also showed a decrease in size of various organs, and the pectoral girdle projected markedly and formed the so-called "pectoral angle". The pectoral angle seemed to be one of the most useful characters for distinguishing individual starved larvae from feeding larvae. When fed on rotifers the mean growth rate was  $0.130 \text{ mm/d}$  for the larvae during the feeding stage (from day 6—12 post-hatching). The equation relating growth in length ( $L$ ) to age in days ( $d$ ) over 30-day period post-hatching for the fed larvae was  $L_{(\text{mm})} = 0.180d + 7.06$  ( $N = 309$ ).