

鲢鱼(*Miichthys miiuy*)仔、稚鱼发育生长方式及其生态学意义*

单秀娟 窦硕增

(中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室 青岛 266071)

提要 采用实验生态学方法,进行了鲢鱼仔稚鱼发育生长方式及其生态学意义研究。结果表明,鲢鱼的形态学变化和器官分化主要发生在仔鱼期。仔鱼期头部和尾部快于躯干部的生长。仔鱼头部(拐点:9.80mm 体长)、眼径(8.87mm)和口径(23.40mm)的正异速生长为仔鱼的呼吸和摄食提供了有利条件;尾长(16.40mm)正异速生长为减少仔鱼运动能耗和成功逃避捕食者准备了条件;虽然躯干部生长比较缓慢,但是体高呈现正异速生长(11.20mm),这可能与仔鱼消化系统为满足其迅速发育的营养需要而快速生长及鳔的发育有关。结果表明,鲢鱼在早期发育阶段优先发育对生长生存起关键作用的器官,即运动、视觉和摄食器官。但在稚鱼阶段,其主要长度量度相对于体长指标均呈现负异速成长。

关键词 鲢鱼, 早期发育, 形态学特征, 异速生长

中图分类号 S963

鱼类在早期发育过程中,受个体发育生理因素和环境因素(水温、饵料等)的影响,仔鱼的各种功能器官(头、眼、口、躯干、鳍等)在形态学、生理学等方面都经历了显著的变化,并导致了仔鱼身体各部分生长的不同步性或异速生长(Osse *et al.*, 1995, 1997; van Snik *et al.*, 1997)。这种生长方式的变化直接影响仔、稚鱼的运动、摄食及存活生长等生理生态学活动,并最终影响到鱼类下一世代的资源补充及种群繁衍(Olla *et al.*, 1995)。因此,研究仔鱼发育生长方式对解析鱼类早期生活史、资源衰退机制和管理对策具有重要意义。

鲢鱼(*Miichthys miiuy*)曾是我国重要经济鱼类,但目前自然资源量严重衰退(Hong *et al.*, 2002)。近年来,鲢鱼的人工育苗和养殖在我国南方沿海地区取得了初步成功(钟俊生等, 2005; 罗海忠等, 2006),但早期发育过程中高畸形率和死亡率等问题阻碍了其产业化发展(单秀娟等, 2008; Shan *et al.*, 2008a, b)。本研究对鲢鱼在实验条件下的早期形态学发育、生长进

行了研究,以期解析鲢鱼资源补充机制和制定资源管理策略,完善人工繁殖技术提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 实验用鱼

实验用鲢鱼卵取自人工饲养亲鱼(450—600mm 体长)的自然产卵。亲鱼饲养在 100m³ 的水泥池中,水温 24。亲鱼产卵后,迅速用筛绢网(300 目)收集受精卵,转移到塑料桶内静置 30min。然后把活卵转移到 500L 水体(约 800 粒卵/L)的玻璃钢水槽中微充气孵化,水温 25,受精卵约 12h 后孵出仔鱼。

1.2 实验方法

孵化后 1 天仔鱼被转移到实验桶内(50L, 仔鱼密度 50 尾/L),设三个平行组。试验用海水为砂滤海水,盐度为 25 ± 1.5,光照 12L (800—1000 lx): 12D (<1lx),水温 24,微充气。孵化后 3 天仔鱼开口摄食。投饵方法如下:轮虫 *Brachionus plicatilis*(约 10 个/ml),投喂前 12h 用微藻 *Chlorella vulgaris* 强化,3—8 日龄,

* 国家重点基础研究规划项目(973)资助, 2007CB407305 号;国家自然科学基金委员会“创新研究群体科学基金”资助, 40821004 号。单秀娟, 博士, E-mail: shanxiujuan@gmail.com

通讯作者: 窦硕增, 博士, 研究员, E-mail: szdou@ms.qdio.ac.cn

收稿日期: 2008-08-19, 收修改稿日期: 2008-10-30

同时,在试验桶内加入适量微藻作为轮虫的饵料;卤虫(2—5个/ml),8—15日龄;桡足类(20—40mg/L),14—26日龄,桡足类用浮游生物网从海上现场收集,投喂前用半咸水洗净;人工配合饵料(直径1—1.5mm,30—60mg/L),26—53日龄。每天早晚换水各一次,每次换水50%,并及时取出死亡仔鱼和剩余残饵。

实验期间,每天从各实验水桶中随机取5—10尾仔、稚鱼,用MS-222麻醉后测定鲈鱼的早期形态发育和生长。用显微镜(NIKON SMZ-800,ACT-2U)和解剖镜(NIKON SMZ-1000)观察仔鱼的早期形态发育并测定其全长(L_T)、头长(L_H)、眼径(D_E)、口径(G_M)、躯干长(L_B)、尾长(L_V)、头高(H_H)、体高(H_B)。所有量度指标以平行或垂直于鱼体水平轴为基准(图1)。

体长生长用 Brody 方程表达: $L_T = ae^{kt}$, L_T 为体长(mm), a 为常数, k 为 Brody's 系数, t 为日龄(d)。用滤纸拭去仔鱼表面的水后在电子天平(Sartorius BS124S,0.1mg)上测定仔、稚鱼的体重。各量度指标的异速生长方式通过幂函数(Fuiman,1983)来表达: $y = ax^b$, x 为全长(mm), y 为其它长度(mm)或重量(g)量度指标, a 为截距, b 为生长系数。 $b=1$ (长度量度指标)或 $b=3$ (重量量度指标)时,量度指标与全长出现等速生长(Fuiman,1983);当 $b>1$ (长度)或 $b>3$ (体重)时出现正异速生长,否则出现负异速生长。生长拐点按照 van Snik 等(1997)的方法确定。

2 结果

根据其形态特征,鲈鱼早期发育可分为仔鱼期和稚鱼期。仔鱼期为初孵化(2.02mm L_T)到开始底层生活之前(17.12mm L_T ,36d),稚鱼期为从开始底层游泳生活(17.12mm L_T ,36d)到变态全部完成(32.20mm L_T ,53d)。仔稚鱼期的 Brody 生长方程分别为: $L_T = 2.7619e^{0.0513t}$ ($R^2=0.9448$); $L_T = 6.7557e^{0.0295t}$ ($R^2=0.9144$)。

图2显示了鲈鱼早期不同发育阶段头部、尾部和躯干部异速生长系数的变化,当仔鱼 L_T 在 2.62—7.92mm 之间时,头部和尾部是显著的正异速增长,其生长系数大于1,躯干部是负异速增长,生长系数小于1; L_T 在 7.92—15.62mm 之间时,头部、尾部及躯干部趋近于等速增长,其生长系数接近于1; L_T 大于 15.62mm 后,头部和尾部呈现负异速增长,其生长系数小于1,但是躯干部接近于等速增长,其生长系

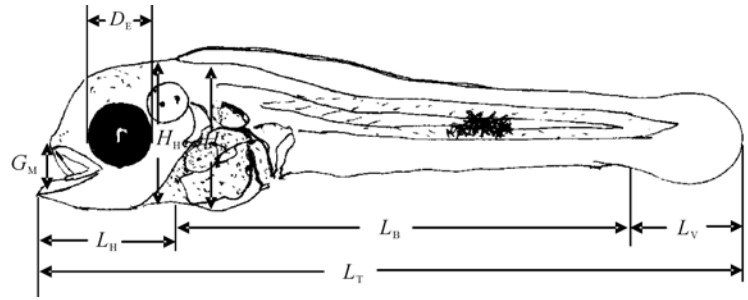


图1 鲈鱼仔、稚鱼的形态学量度指标

Fig.1 Measurements of morphometrics of miiuy croaker larvae and juveniles
 L_T : 全长; L_H : 头长; D_E : 眼径; G_M : 口径; L_B : 躯干长;
 L_V : 尾长; H_H : 头高; H_B : 体高

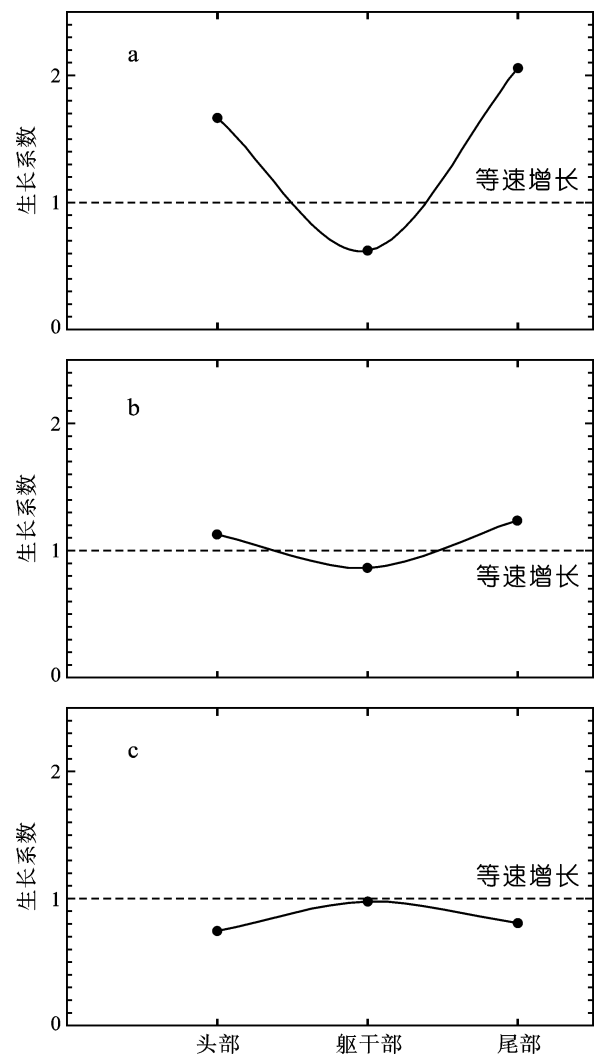


图2 鲈鱼早期发育过程中头部、躯干部和尾部异速生长系数的变化

Fig.2 Changes in the allometric growth coefficients of the head, trunk and tail in the croaker during early ontogeny
a : 2.62—7.92mm L_T ; b : 7.92—15.62mm L_T ; c : >15.62mm L_T
数等于1。

鲢鱼在早期发育过程中身体各部分比例的变化如下：

头高($b=1.74$)和头长($b=1.67$)从孵化出膜(2.02mm L_T)到 25d(生长拐点 9.80mm L_T , 下同)呈现正异速增长。从生长拐点到 53d, 头长($b=0.74$)和头高($b=0.46$)

呈现负异速增长(图 3a, b)。

口径从孵化出膜到 41d(23.40mm)呈正异速增长($b=1.10$), 从生长拐点到 53d, 口径为负异速增长($b=0.70$)(图 3c)。

眼径从初孵到 22d(8.87 mm)呈正异速生长

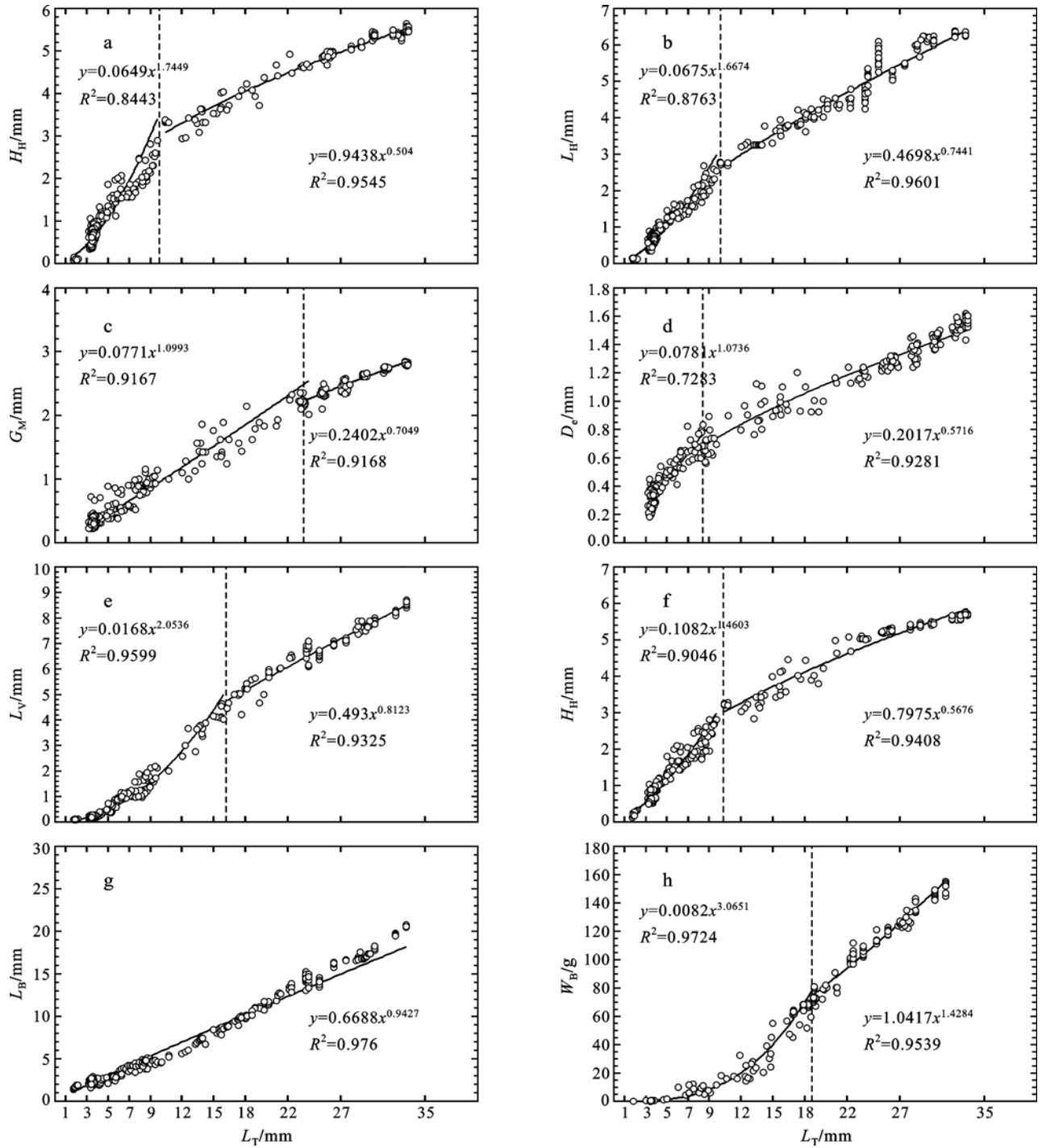


图 3 鲢鱼早期发育过程中各量度指标与全长之间的异速增长关系

Fig. 3 Allometric growth of selected organs related to L_T of miiuy croaker larvae and juveniles from hatching to 53d
a. 头高; b. 头长; c. 口径; d. 眼径; e. 尾长; f. 体高; g. 躯干长; h. 体重; 虚线为量度指标的生长拐点

($b=1.07$), 之后呈负异速增长($b=0.57$)(图 3d)。

尾长从孵化出膜到 32d(16.40mm)呈正异速增长($b=2.05$), 之后呈负异速增长($b=0.81$)(图 3e)。

体高从孵化出膜($b=1.46$)到 26d(11.20mm)呈正异速增长, 之后呈负异速增长($b=0.57$)(图 3f)。

躯干部在早期发育过程中接近于等速生长($b=0.94$)(图 3g); 体重从卵黄囊消失后到 38d(20.12mm)呈正异速增长($b=3.07$), 之后呈负异速增长($b=1.43$)(图 3h)。

3 讨论

与其它硬骨鱼类一样, 鲢鱼在早期发育过程中仔鱼的形态学变化和器官分化比稚鱼期更显著, 胚胎期所产生的功能和适应在仔鱼期被一些具体的功能器官所代替, 例如呼吸、摄食和主动游泳等。这种改变会影响到仔鱼与环境之间的相互关系, 并且通过形态学量度指标的变化表现出来。鲢鱼仔鱼在孵化后不久, 一些与摄食和游泳运动密切相关的形态学量度指标(如眼径、口径、头高、头长及尾长等)就呈现正异速增长。但是, 鲢鱼发育到一定时期后, 这些量度指标转变为负异速增长。鲢鱼各部分生长方式的变化主要与各种功能器官发育的不同步性密切相关, 是鱼体各部存在相对生长的结果。这种身体各部分存在相对生长差异并不是鲢鱼发育过程中一个独特特征, 在其它鱼类中如鲤鱼 *Cyprinus carpio* (Osse, 1990; Osse *et al*, 1997)、非洲鲈鱼(van Snik *et al*, 1997)、加利福尼亚牙鲈 *Paralichthys californicus* (Gisbert *et al*, 2002)和西伯利亚鲟 *Acipenser baeri* (Gisbert, 1999)、海马 *Hippocampus kuda* (Choo *et al*, 2006)等也存在类似的早期发育现象, 这说明保持摄食和运动器官功能处于最佳生长状态是鱼类仔鱼提高存活率的一个生理机制。鱼类的异速增长方式因鱼种的不同而异, 主要与卵黄囊的体积、鱼体体型及鱼类发育阶段有关。西伯利亚鲟的各形态学量度指标的正异速生长拐点出现在开口摄食之前, 要早于其它一些鱼类(Gisbert, 1999)。鲢鱼开口摄食前后是较慢的正异速生长期, 然后进入一个相对较快的正异速生长期, 最后是等速生长期及负异速增长期, 这与加利福尼亚牙鲈的生长方式类似(Gisbert *et al*, 2002)。

在自然水域, 饥饿和被捕食是影响鱼类仔、稚鱼死亡和资源补充的主要因素(Kamler, 1992; Iguchi *et al*, 1999)。因此, 仔、稚鱼能够成功逃离、躲避捕食者及获得足够的食物是提高其存活率的决定因素。为

了维持种群持续繁衍, 鱼类在长期进化中形成了一种存活策略和个体发育机制, 即优先发育那些对存活起首要作用的器官(Osse, 1990), 并且这种生长的优先性会随着个体的发育而改变。鲢鱼仔鱼优先发育摄食、运动、呼吸和感觉等功能器官。另外, 其正异速增长在头部和尾部比躯干部更明显, 呈“U”型, 摄食和运动器官在早期发育过程中保持相互平衡, 这进一步表明了优先发育与摄食和逃避被捕食相关的器官是自然水域中其资源补充成功的重要保证。

本研究中观察到的鲢鱼仔、稚鱼形态发育特征与钟俊生等(2005)文中结果类似, 本文不再赘述。从初孵化到 2 日龄, 鲢鱼的主动性游泳能力低, 在水体中以头部斜向下、与水面呈一夹角的漂浮游泳方式运动, 这与此时仔鱼的鳍没有发育及卵黄囊使得仔鱼重心主要集中在前半部分密切相关。3 日龄仔鱼开口摄食时, 变为水平游泳方式, 这种变化与仔鱼的胸鳍、尾鳍发育、眼睛开始功能化及卵黄囊的大量消耗有直接的关系。眼径从初孵化到 22d 之间呈正异速增长, 说明视觉在鲢鱼仔鱼运动过程中起重要的作用并得以优先发育。鲢鱼仔鱼是视觉型捕食者, 所以视觉的发育对其寻找食物、捕食和逃避捕食者至关重要。头长和头高从初孵化至 25 日龄呈正异速增长, 而口径在 41 日龄之前呈正异速增长。在这期间, 鲢鱼的感觉、呼吸和摄食系统逐渐完善。随着三次饵料转换和饵料个体的逐渐增大, 仔鱼头部和口径经历了一个快速生长期。因此, 头部快速生长是仔鱼形成有效的摄食器官所必需的, 是鱼类长期进化过程中自然选择的结果, 它可以确保仔鱼的最优摄食生态适应性并可能获得最大的净能效益。另外, 初孵仔鱼的鳃尚未形成, 其呼吸主要是通过体表和覆盖在卵黄囊后端的血管网来实现。卵黄囊耗尽后, 仔鱼开始外源营养, 其体重也迅速增加, 耗氧率与体重呈正相关(殷名称, 1993), 获得足够的溶解氧对仔鱼来说是非常重要的, 因此对其呼吸系统结构和功能要求迅速的发展和完善, 这也导致了鲢鱼仔鱼头部的正异速增长。类似的结果在对鲤鱼(Osse *et al*, 1997)和非洲鲈鱼(van Snik *et al*, 1997)的研究中也得到了证实。

孵化后 3 天的鲢鱼仔鱼内源性营养完全耗尽, 开始外源性营养。此时肠道变粗形成第一个回环, 口与外界连通, 并且初次摄食之前一些主要的消化酶在仔鱼的消化系统内被发现, 仔鱼从生理上做好了接受外源食物的准备(Shan *et al*, 2008a, b)。同时, 仔鱼的嗅觉和触觉的发育也为仔鱼成功摄食起了辅助作

用, 这显示了其形态学发育与生理学发生是密切相关的。另外, 高生长率意味着需要消耗更多能量来合成体成分, 足够的营养是提高仔鱼存活率的一个基本要素。因此胃的形成、肠的分化和一些相关消化腺是突进式的发育。消化系统的迅速发育及鳔的充气是此时期体高呈现正异速增长的主要原因。在此发育阶段, 仔鱼体重也是正异速增长(除卵黄囊耗尽之前, 仔鱼体重因为卵黄囊的耗尽而呈现负增长)。在一些鱼类如大菱鲂 *Scophthalmus maximus*、鲭 *Scomber scombrus*、凤鲚 *Coilia mystus*、鲱 *Clupea harengus* 和大西洋鳕 *Gadus Morhua* 的仔鱼发育过程中, 孵化后 20 天的仔鱼体重达到初孵仔鱼的 100 倍(Nellen, 1986), 早期发育过程中仔鱼体重的快速增长说明其能量获得系统以及消化吸收系统在仔鱼期已经充分发育。鲑鱼躯干部增长在实验阶段一直是接近等速增长的负异速增长, 但是尾部的增长在全长 16.40mm 之前一直是正异速增长, 这可能与仔鱼鳍的发育密切相关。在此阶段, 仔鱼各鳍逐渐发育完善, 游泳能力逐渐增强, 仔鱼从分散在水域中过渡到集中分布在中下层。这种集群行为在自然水域内有利于共同觅食或逃避敌害, 有助于仔鱼的存活和发育生长。鲑鱼在仔鱼期头部和尾部比躯干部生长快, 继而头部和尾部与躯干部出现平行生长, 即相对于全长出现等速生长, 这表明了鲑鱼仔鱼的摄食和游泳行为之间的依赖性。保持两者发育的相对平衡是仔鱼减少运动代价的一种适应, 这在其它硬骨鱼类如西伯利亚鲑(Gisbert, 1999)和鲤鱼(Osse *et al*, 1997)仔鱼研究中也类似发现。

鲑鱼从孵化到 36 日龄是以中上层游泳方式运动的, 但是 36 日龄后的鲑鱼逐渐转为底层游泳生活, 体色开始变为淡黄色, 各量度指标基本上呈等速或负异速生长, 并逐渐完成变态发育进入稚鱼期。本研究结果表明, 鲑鱼形态学的发育和分化与摄食、游泳和呼吸器官的发育是相辅相成的。鲑鱼的早期发育结果进一步验证了鱼类早期发育生长过程中优先发育那些对仔鱼生命活动起重要作用的器官, 继而才是起次之作用的器官。

参 考 文 献

- 单秀娟, 窦硕增, 2008. 饥饿胁迫条件下黑鲷仔鱼的生长和存活过程研究. 海洋与湖沼, 39(1): 14—23
- 罗海忠, 傅荣兵, 陈波等, 2006. 舟山近海鲑鱼胚胎和早期仔鱼的发生及与盐度的关系. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 25(1): 15—22
- 殷名称, 1993. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 139
- 钟俊生, 楼宝, 袁锦丰, 2005. 鲑鱼仔、稚鱼早期发育的研究. 上海水产大学学报, 14(3): 231—237
- Choo C K, Liew H C, 2006. Morphological development and allometric growth patterns in the juvenile seahorse *Hippocampus kuda* Bleeker. Journal of Fish Biology, 69: 426—445
- Fuiman L A, 1983. Growth gradients in fish larvae. Journal of Fish Biology, 2: 117—123
- Gisbert E, 1999. Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. Journal of Fish Biology, 54: 852—862
- Gisbert E, Merino G, Muguet J B *et al*, 2002. Morphological development and allometric growth patterns in hatchery reared California halibut larvae. Journal of Fish Biology, 61: 1217—1229
- Hong W S, Zhang Q Y, 2002. Artificial propagation and breeding of marine fish in China. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 20(1): 41—51
- Iguchi K, Mizuno N, 1999. Early starvation limits survival in amphidromous fishes. Journal of Fish Biology, 54: 705—712
- Kamler E, 1992. Early Life History of Fish: an Energetics Approach. England, London: Chapman & Hall, 288
- Nellen W, 1986. A hypothesis on the fecundity of bony fish. Meeresforschung, 31: 75—89
- Olla B L, Davis M W, Ryer C H, 1995. Behavioural responses of larval and juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): possible mechanisms controlling distribution and recruitment. ICES Marine Science Symposia, 201: 3—15
- Osse J W M, 1990. Form changes in fish larvae in relation to changing demands of function. Netherlands Journal of Zoology, 40: 362—385
- Osse J W M, van den Boogaart J G M, van Snik G M J, 1997. Priorities during growth of fish larvae. Aquaculture, 155: 249—258
- Osse J W M, van den Boogaart J G M, 1995. Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. ICES Marine Science Symposia, 201: 21—34
- Shan X J, Huang W, Cao L, Xiao Z Z *et al*, 2008b. Ontogenetic development of digestive enzymes and effects of starvation in miiuy croaker *Miichthys miiuy* larvae. Fish Physiology and Biochemistry, DOI 10.1007/s10695-008-9263-9
- Shan X J, Xiao Z Z, Huang W *et al*, 2008a. Effects of photoperiod on growth, mortality and digestive enzymes in miiuy croaker larvae and juveniles, Aquaculture, 281: 70—76
- van Snik G M J, van den Boogaart J G M, Osse J W M, 1997. Larval growth patterns in *Cyprinus carpio* and *Clarias gariepinus* with attention to finfold. Journal of Fish Biology, 50: 1339—1352

ALLOMETRIC GROWTH OF CROAKER *MIICHTHYS MIIUY* LARVAE AND JUVENILES AND ITS ECOLOGICAL IMPLICATION

SHAN Xiu-Juan, DOU Shuo-Zeng

(Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071)

Abstract Early ontogenesis of croaker *Miichthys miiuy* was studied in morphology and morphometrics. The croaker was reared at 24 °C from hatching to 53 days after hatching (dah). The larval stage was from hatching (2.02mm, total length) to metamorphosis (36dah, 17.12mm total length), and onwards to metamorphosis termination as the juvenile stage (53dah, 32.20mm total length). Compared to those in the juvenile stage, the larval stage featured stronger morphogenesis and differentiation with the replacement of embryonic adaptations and functions, such as respiration, exogenous feeding, and active swimming; head and tail grew faster than trunk, which shows that the feeding and swimming system developed in priority. Positive allometric growth of head (inflexion point at 9.80mm) was prepared for feeding and respiration, and correlated with positive allometric growth in eye diameter and mouth gape. The positively allometric inflexion point of tail growth, which is to reduce the energy cost of swimming and escaping from predators, was at 16.40mm. Although the trunk length increased slowly in early development, body height was positively allometric in growth (inflexion point at 11.20mm) for the development of digestive system satisfying nutritional needs of rapid growth. Therefore, in the early development, needs in basic functions of movement, vision, and feeding are met first, and then other needs for further growth.

Key words Croaker *Miichthys miiuy*, Early ontogeny, Morphological character, Allometry