

横带髭鲷(*Hapalogenys mucronatus*)仔鱼饥饿不可逆点及摄食生长特性研究*

付铁中¹ 平洪领^{1,2} 张涛^{1,2} 史会来^{1,2①} 何杰^{1,2} 李彬^{1,2}

(1. 浙江海洋大学海洋与渔业研究所 浙江舟山 316021; 2. 浙江省海洋水产研究所 浙江省海水增殖养殖重点实验室 浙江舟山 316021)

摘要 横带髭鲷(*Hapalogenys mucronatus*)为我国东南沿海具有良好发展前景的养殖鱼类,目前亟待突破其规模化苗种培育的瓶颈技术问题。为探究横带髭鲷仔鱼发育阶段的摄食和生长特性,采用实验生态学方法,在水温(24 ± 0.2) °C、盐度为 26 的条件下对饥饿仔鱼形态发育、生长、不可逆点及投喂状态下的摄食节律进行研究。结果表明,孵化出膜后的初孵仔鱼,3 日龄开口摄食,进入混合营养期,3 日龄卵黄囊消耗完毕,油球于 8 日龄消耗完全,混合营养期为 5 d。饥饿组仔鱼全长呈先增长后下降趋势,拐点出现在 3 日龄,在 4 日龄有畸形仔鱼出现。饥饿仔鱼初次摄食率为 10.12%,最高初次摄食率出现在 7 日龄,为 85.06%; PNR 出现在 7 日龄和 8 日龄之间,至 9 日龄全部死亡。早期仔鱼(7 日龄)的摄食高峰出现在 7:00、11:00 和 15:00,晚期仔鱼(14 日龄)在 7:00、11:00、15:00 和 19:00 四个时间段,摄食高峰均出现在白天,属于典型的白天摄食类型,随着仔鱼的生长发育,摄食高峰有所延长。横带髭鲷仔鱼最佳开口摄食时间在 3 日龄,掌握仔鱼的摄食高峰期,在此时间段驯化配合饲料,对于活体饵料向配合饲料的驯食转化具有重要实践意义。

关键词 横带髭鲷(*Hapalogenys mucronatus*); 仔鱼; 饥饿; 不可逆点; 摄食节律

中图分类号 Q955; S965 **doi:** 10.11693/hyhz20220300076

横带髭鲷(*Hapalogenys mucronatus*)俗称十六枚,属鲈形目(Perciformes)、石鲈科(Pomadasyidae)、髭鲷属(*Hapalogenys*) (王世锋等, 2008)。主要分布在我国沿海地区,常活动在近海的中下层,喜欢栖息在岩礁较多的海域,以底栖甲壳类和鱼类为食,是一种典型的恋礁性鱼类。因其含有丰富的氨基酸和脂肪酸(张涛等, 2020),肉质鲜美、营养价值较高,且体色艳丽,深受市场消费者和观赏鱼爱好者的青睐。横带髭鲷已成为我国东南沿海非常具有发展前景的养殖鱼类(徐田军等, 2010)。由于横带髭鲷野生资源较为匮乏、渔获量较小,导致消费市场供不应求,市场价格逐年攀升。目前,国内关于横带髭鲷的研究相对较少。20 世纪 90 年代,开始有关于横带髭鲷细胞遗传学核型方

面的报道(喻子牛等, 1994),到 21 世纪初,部分学者开始注重亲体培育(姚海富等, 2006)以及白点虫病的预防治理(许文军等, 2002)。近年来,通过对其早期生长发育的研究(平洪领等, 2021),为苗种繁育工作提供了坚实的理论基础,但是尚未突破横带髭鲷规模化苗种培育的瓶颈技术问题,严重制约该种的增殖业的发展。

仔鱼在初次摄食期是仔鱼大量死亡的最危险阶段(Hjort, 1914),死亡原因众多,其中一个重要原因就是遭受饥饿胁迫。初孵仔鱼要经历从内源性营养到外源性营养转变的关键时期,若不能持续获得食物,经过一段时间将彻底丧失摄食能力(杨育凯等, 2020)。不同仔鱼耐受饥饿的能力不同,但都将面临耐受饥

* 舟山市科技计划项目, 2022C31056 号, 2021C31012 号; 浙江省“三农九方”科技协作计划项目, 2022SNJF073 号; 浙江省海洋水产研究所科技计划项目, HYS-CZ-004 号, HYS-ZY-202105 号。付铁中, 硕士研究生, E-mail: futiezhang2022@163.com

通信作者: 史会来, 高级工程师, E-mail: shihuilai1980@163.com

收稿日期: 2022-03-29, 收修改稿日期: 2022-04-29

饿的临界点。到达该点时仔鱼不会立刻死亡, 但已失去摄食能力, 无法为自身提供足够的营养, 终究陆续死亡。仔鱼耐受饥饿的临界点也被称为不可逆点(point of no return, PNR), 最早是由 Blaxter 等(1963)提出, 从生态学的角度出发去衡量仔鱼耐受饥饿的能力。迄今为止, 已有不少学者开展了仔鱼饥饿实验的研究, 如花鲈(*Lateolabrax maculatus*) (王晓龙等, 2017)、美洲西鲱(*Alosa sapidissima*) (高小强等, 2015)、哲罗鱼(*Hucho taimen*) (张永泉等, 2009)等。这些研究作为解决苗种培育技术问题, 发挥了重要的理论指导作用。而有关横带髯鲷早期发育阶段摄食特性的研究尚无报道, 故本研究通过研究横带髯鲷仔鱼初次摄食时间、不可逆点、摄食节律和生长发育特征。旨在阐明横带髯鲷早期发育阶段的摄食和生长方面的发育规律, 丰富其基础生物学和生理学研究内容。在育苗生产上为优化投饵策略提供理论依据, 为解决横带髯鲷规模化苗种繁育的瓶颈问题具有重要的现实意义。

1 材料与方法

1.1 材料

实验于 2021 年 6 月在浙江省海洋水产研究所海水增养殖重点实验室进行, 横带髯鲷亲鱼来自舟山渔场的 1~2 龄野生群体, 经过 3 年的人工驯化、亲体培育及生殖调控已达到性成熟阶段。受精卵由亲鱼在室内养殖池自然产卵获得, 选取同批次上浮受精卵置于孵化桶培育, 孵化桶用水为自然海水经沉淀、砂滤、紫外消毒后使用, 孵化水温(24 ± 0.2) °C、盐度 26、溶解氧 5~6 mg/L、pH 值 7.5~8.2、亚硝酸盐低于 0.1 mg/L、氨氮低于 0.08 mg/L。初孵仔鱼出膜后, 随机选取 6 000 余尾用于饥饿实验, 其余初孵仔鱼转移到 6 m³ 室内培育池正常饲养管理, 用于摄食节律研究。

1.2 方法

1.2.1 饥饿实验 将随机选取的 6 000 余尾初孵仔鱼平均分为两组, 一组为正常投喂的对照组, 对照组平分到 3 个重复桶; 另一组为不投喂饵料的饥饿组, 饥饿组也平分到 3 个重复桶。重复桶为同一规格的 350 L 的圆形塑料养殖桶。本次饥饿实验采用控温加热器将水温控制在(24 ± 0.2) °C, 盐度为 26, 实验用水为经过沉淀、砂滤、紫外消毒的自然海水, 微充气。对照组仔鱼 3 日龄开口后每天投喂经小球藻强化过的褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*) (4~5 个/mL), 饥饿组不投喂直至死亡, 待饥饿组仔鱼全部死亡时

实验结束。实验开始后, 每天从对照组和饥饿组每个养殖桶中各随机取 10 尾仔鱼, 经 MS-222 麻醉后, 利用解剖镜(Nikon SMZ800, 日本)测量仔鱼的全长、卵黄囊的长径、短径以及油球的直径, 参照公式计算仔鱼卵黄囊体积和油球的体积。其中, 卵黄囊体积 $=4/3 \times \pi \times (r/2)^2 \times R/2$, 式中 R 为卵黄囊长径, r 为卵黄囊短径; 油球体积 $=4/3 \times \pi \times (D/2)^3$, 式中 D 为油球直径。

1.2.2 初次摄食率和不可逆点(PNR)的确定 从初孵仔鱼开始, 每天上午 11:00 从饥饿组每个养殖桶随机取出 20 尾仔鱼放入 2 L 的烧杯中, 微充气, 投喂经过小球藻强化的轮虫(4~5 个/mL), 自然光照下 4 h 后将仔鱼取出。经 MS-222 麻醉后, 在解剖镜下逐个观察仔鱼摄食情况, 记录摄食轮虫仔鱼的数量, 得到仔鱼的初次摄食率。初次摄食率=摄食轮虫仔鱼数量/被观察仔鱼数量 $\times 100\%$ 。PNR 的测定采用殷名称(1991a)的方法, 测定饥饿组仔鱼的初次摄食率, 可得出初次摄食率的最大值, 当初次摄食率降低到最大初次摄食率的 50%时的时间即为 PNR。本研究中 PNR 以横带髯鲷初孵仔鱼出膜后的日龄表示。

1.2.3 摄食节律 仔鱼期阶段的划分根据平洪领等(2021)的方法, 将横带髯鲷仔鱼划分为早期仔鱼(仔鱼孵化出膜开始到卵黄囊被消耗完全、油球即将完全消失)和晚期仔鱼(油球被完全吸收到鳍膜即将完全消失)。根据本实验观察横带髯鲷仔、稚鱼发育时序, 从培育池中分别取 7 日龄早期仔鱼和 14 日龄晚期仔鱼, 培育池水温(24 ± 0.2) °C, 盐度为 26。在自然光照下进行投喂饵料, 自 7:00 到次日 7:00, 每 4 h 取样一次, 共设置 7 个时间组: 7:00、11:00、15:00、19:00、23:00、次日 3:00 和次日 7:00, 每个时间点在培育池的三个位置取样, 每个位置随机取 10 尾, 经 MS-222 麻醉后, 在解剖镜下用目测法判定横带髯鲷仔鱼消化道的饱满程度, 消化道饱满度的判定工作均由同一人独立完成, 采用 0~4 级法(苏锦祥, 1995)。

1.3 数据分析

采用 SPSS 22.0 计算数据平均值和标准差, 用 Excel 2010 进行作图。形态统计值用平均值 $\pm$ 标准差来表示。

2 结果

2.1 饥饿仔鱼的形态发育

初孵仔鱼鱼体呈透明状, 头部向内弯曲与卵黄囊紧密相连, 两侧有眼囊, 背部和腹部可见色素, 卵黄囊处有色素零星分布。卵黄囊长径约为体长大小的

一半,油球位于卵黄囊底部靠后位置,消化道较细,肛门尚未与外界相连。头部朝下浮于水体表层,尚无游泳能力(图 1a)。1 日龄仔鱼头部和眼球出现色素,卵黄囊被大量消耗,卵黄囊和油球同时向腹部显著收缩。油球不再处于卵黄囊下方,而是与卵黄囊处于同一水平位置。身体前半部分由宽变得细长,背部鳍褶变宽,消化道变的弯曲可以明显看清,肛门开始与外界相通(图 1b)。2 日龄仔鱼眼球色素加深,口部开始出现裂痕。卵黄囊进一步缩小,消化道变粗,肛门处变宽与外界相连(图 1c)。3 日龄仔鱼头部上方鳍褶形成锯齿状头背棘但未完全分化,部分仔鱼开口,口部下颌长于上颌,对照组开始投喂轮虫,进入混合营养期。卵黄囊即将消失,消化道变宽,肠道明显可见分

成两个部分(图 1d)。4 日龄对照组仔鱼完全开口,油球缩小,卵黄囊被完全吸收,消化道加粗,头部上方头背棘开始分化出来。饥饿组仔鱼大多贴着桶壁,部分仔鱼身体萎缩变形(图 1e)。5 日龄对照组仔鱼油球进一步缩小。饥饿组约有 50% 身体萎缩,肠道变细(图 1f)。6 日龄对照组仔鱼摄食能力增强,肠道有残留的轮虫。饥饿组肠道变窄,尾部膜变得褶皱,身体发生形变的仔鱼增多(图 1g)。7 日龄对照组仔鱼油球变得很小,腹鳍可以明显看清。饥饿组仔鱼约有 80% 身体萎缩畸形,部分死亡(图 1h)。8 日龄对照组仔鱼肠道变得更加粗大,腹鳍变长变宽。饥饿组仔鱼大部分死亡,仅剩部分仔鱼身体更加蜷曲,身上膜褶皱严重,完全丧失游泳和摄食能力(图 1i)。

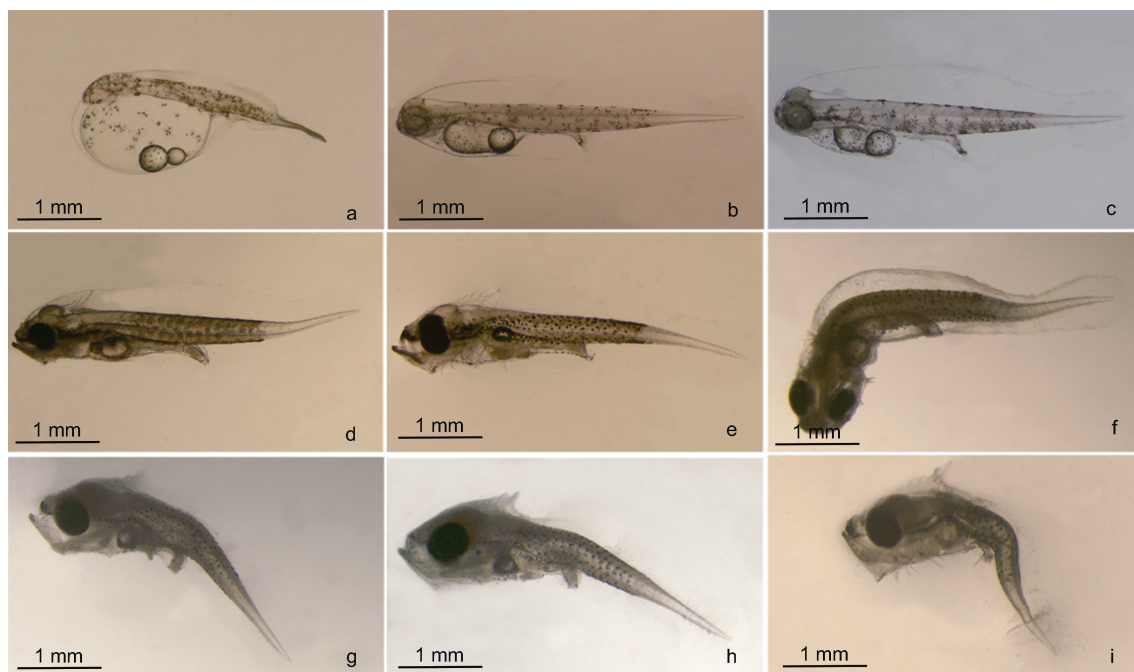


图 1 横带髯鲷饥饿仔鱼形态特征

Fig. 1 Morphological characteristics of hungry larvae of *H. mucronatus*

注: a. 初孵仔鱼; b. 1 日龄仔鱼; c. 2 日龄仔鱼; d. 3 日龄仔鱼; e. 4 日龄仔鱼; f. 5 日龄仔鱼; g. 6 日龄仔鱼; h. 7 日龄仔鱼; i. 8 日龄仔鱼

2.2 饥饿对仔鱼卵黄囊、油球吸收的影响

初孵仔鱼卵黄囊位于头腹部下方,呈现出大的椭圆状,长径为 (1.25 ± 0.04) mm,短径为 (0.86 ± 0.04) mm,体积为 (0.4786 ± 0.0400) mm³;油球位于卵黄囊下方靠后位置,直径为 (0.37 ± 0.02) mm,体积为 (0.0267 ± 0.0033) mm³(表 1)。初孵仔鱼卵黄囊被大量吸收,饥饿仔鱼第 1 天消耗总体积的 89.2%,油球吸收也较快,消耗总体积的 46.8%。2 日龄卵黄囊仅剩余 4.5% 左右,油球剩余 35.2%。3 日龄仔鱼开口摄食,卵黄囊被完全吸收。4~7 日龄对照组和饥饿组的油球直径和

油球体积差异不显著。直至 8 日龄,对照组和饥饿组油球已被完全吸收。可见,横带髯鲷仔鱼内源性营养的吸收顺序是先消耗卵黄囊然后是油球被完全吸收。

2.3 饥饿对仔鱼生长的影响

初孵仔鱼全长为 (2.68 ± 0.08) mm,卵黄囊的快速吸收使得仔鱼在第 1 天迅速生长,1 日龄饥饿仔鱼全长为 (4.19 ± 0.06) mm,增长 56.3%,之后增长速度减缓。3 日龄开口前,这两组仔鱼生长差异不明显。3 日龄后,随着卵黄囊的耗尽,仔鱼开始摄食,对照组仔鱼进入混合营养阶段,通过摄食获取营养使得自

表 1 横带髯鲷仔鱼卵黄囊和油球的吸收
Tab.1 Yolk sac and oil globule absorption of *H. mucronatus*

日龄	组别	卵黄囊长径/mm	卵黄囊短径/mm	卵黄囊体积/mm ³	油球直径/mm	油球体积/mm ³
0	未分组	1.25 ± 0.04	0.86 ± 0.04	0.478 6 ± 0.040 0	0.37 ± 0.02	0.026 7 ± 0.003 3
1	对照组	0.67 ± 0.04	0.41 ± 0.04	0.060 2 ± 0.013 9	0.33 ± 0.03	0.018 3 ± 0.004 6
	饥饿组	0.65 ± 0.06	0.39 ± 0.04	0.051 7 ± 0.013 1	0.30 ± 0.02	0.014 2 ± 0.003 1
2	对照组	0.37 ± 0.03	0.31 ± 0.02	0.018 4 ± 0.003 0	0.27 ± 0.02	0.010 7 ± 0.002 2
	饥饿组	0.41 ± 0.02	0.31 ± 0.02	0.021 4 ± 0.003 1	0.26 ± 0.02	0.009 4 ± 0.001 9
3	对照组	—	—	—	0.25 ± 0.02	0.007 9 ± 0.001 6
	饥饿组	—	—	—	0.25 ± 0.01	0.008 0 ± 0.001 1
4	对照组	—	—	—	0.23 ± 0.01	0.006 8 ± 0.001 1
	饥饿组	—	—	—	0.25 ± 0.02	0.007 7 ± 0.000 9
5	对照组	—	—	—	0.18 ± 0.01	0.002 9 ± 0.000 4
	饥饿组	—	—	—	0.18 ± 0.02	0.003 3 ± 0.000 9
6	对照组	—	—	—	0.15 ± 0.03	0.002 1 ± 0.001 0
	饥饿组	—	—	—	0.15 ± 0.02	0.002 1 ± 0.000 7
7	对照组	—	—	—	0.13 ± 0.02	0.001 1 ± 0.000 4
	饥饿组	—	—	—	0.12 ± 0.01	0.000 9 ± 0.000 3
8	对照组	—	—	—	—	—
	饥饿组	—	—	—	—	—

注: “—”表示卵黄囊、油球消失, 不作测量

身获得持续生长, 而饥饿组仔鱼全长开始出现负增长现象。至 8 日龄, 饥饿组全长为(3.51 ± 0.07) mm, 较 3 日龄的全长最大值(4.53 ± 0.09) mm 缩短 22.51%, 比对照组短 24.52% (图 2)。

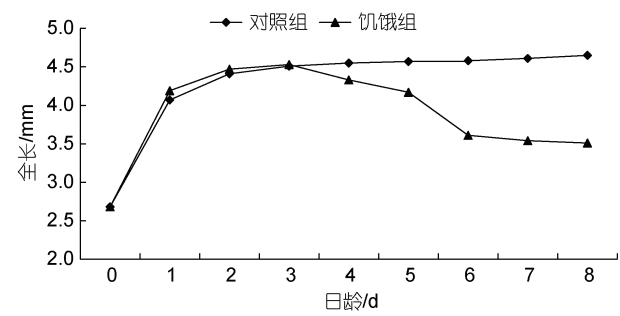


图 2 横带髯鲷对照组和饥饿组仔鱼全长变化

Fig.2 Changes of larval length of *H. mucronatus* in control group and starvation group

2.4 饥饿仔鱼初次摄食率与不可逆点

在水温(24 ± 0.2) °C 条件下, 横带髯鲷仔鱼 3 日龄开口摄食, 可观察到肠道蠕动, 初始摄食率仅有 10.12%, 4 日龄达到 20.05%没有显著提升, 5 日龄为 35.34%, 6 日龄摄食率超过 50%达到 60.28%, 7 日龄摄食率最高, 达到 85.06%, 8 日龄到达 35.14%低于最高初次摄食率的 50%, 仔鱼出现头大身体瘦小状态, 部分仔鱼身体弯曲变形, 游泳能力减弱, 头部依靠池壁运动。9 日龄时, 饥饿组仔鱼全部死亡(图 3)。说明横

带髯鲷仔鱼耐受饥饿的临界点出现在 7~8 日龄, 即进入 PNR。从开口到 PNR 为 4~5 d。

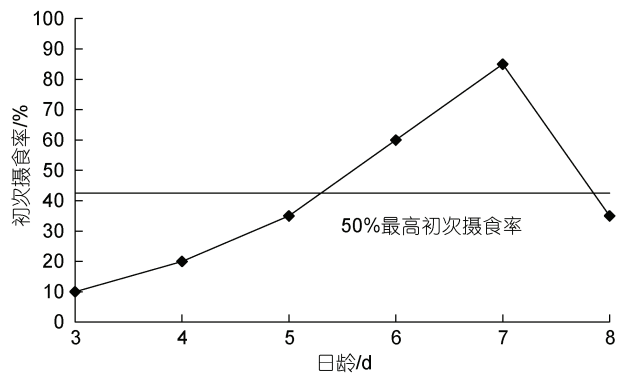


图 3 横带髯鲷饥饿仔鱼初次摄食率

Fig.3 First feeding rate of hungry larvae of *H. mucronatus*

2.5 摄食节律

早期仔鱼(7 日龄)在白天保持较高的摄食率, 7:00、11:00 和 15:00 这三个时间段都达到了 100%。白天消化道饱满度以 1 级居多, 4 级也有出现。19:00 摄食开始下降, 直至 23:00 时, 仔鱼消化道内已没有明显的残渣, 说明 19:00~23:00 时之间早期仔鱼几乎无摄食行为, 处于消化过程(图 4)。晚期仔鱼(14 日龄)同样也是白天大量摄食, 但消化道饱满度以 3 级和 4 级居多。摄食率方面与早期仔鱼(7 日龄)有所不同, 23:00 时仍有 50%的仔鱼消化道内有饵料(图 5)。

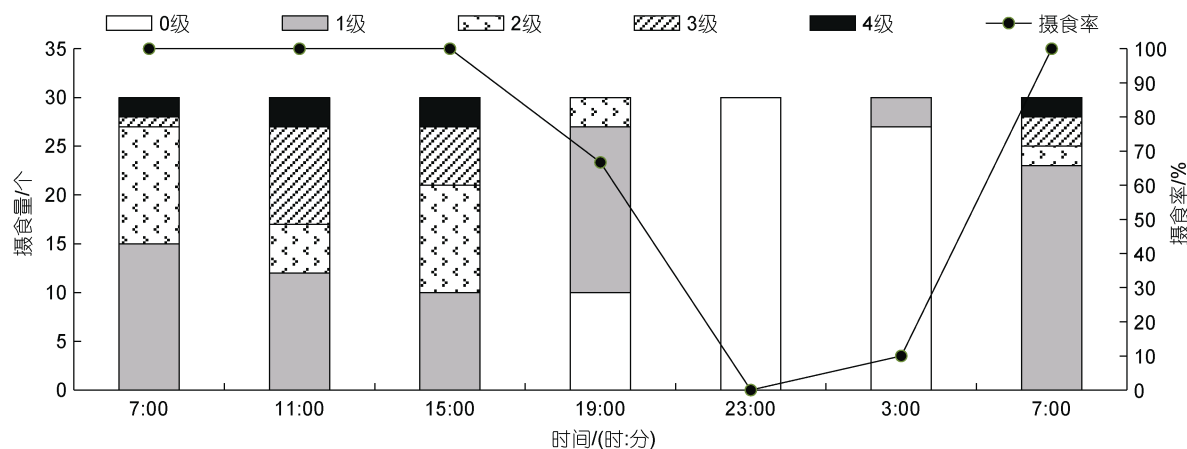


图4 横带髯鲷仔鱼7日龄摄食节律及饱满度

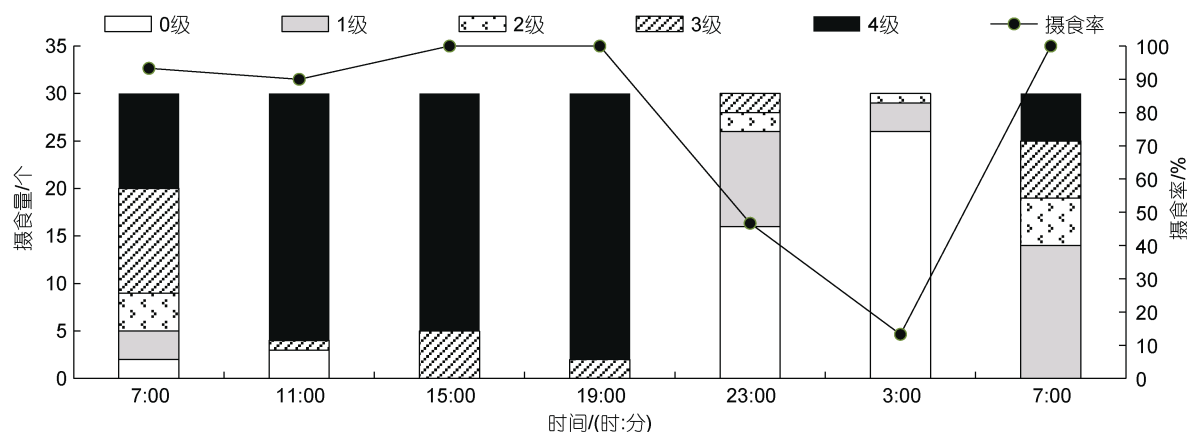
Fig.4 The feeding rhythm and satiation of 7-day-old *H. mucronatus* larvae

图5 横带髯鲷仔鱼14日龄摄食节律及饱满度

Fig.5 The feeding rhythm and satiation of 14-day-old *H. mucronatus* larvae

3 讨论

3.1 仔鱼营养阶段划分

仔鱼生长发育过程当中一般要经历三个时期：内源性营养期、混合营养期和外源性营养期(杨育凯等, 2017)。内源性营养建立在卵黄中积累的物质及作为营养和能量基本来源的油球或脂肪囊基础上，卵黄营养的利用特征为早期卵黄囊阶段利用游离氨基酸，然后是油球中性脂质脂肪酸和来自蛋白质的氨基酸作为内源营养主要代谢来源(Kamler, 2008)。不同鱼类卵黄囊吸收速度不同，但大部分鱼类卵黄囊体积在出膜后第一天缩小得最快。通常鱼类卵黄囊越大，消化和运动器官发育得越完善，适应环境能力越强，能够较好地向外源营养过渡(初庆柱等, 2005)。本研究表明，在前2日龄为以卵黄囊营养为主的内源性营养期，横带髯鲷仔鱼的卵黄囊的吸收速度较快，仔鱼也获得快速生长。1日龄仔鱼即消耗卵黄囊总体积的

89.2%，全长增长速度达到1.39 mm/d，卵黄囊的快速消耗让仔鱼有了较快的生长。2日龄仔鱼卵黄囊剩余不足4%，全长增长速度减慢为0.34 mm/d。3日龄仔鱼开口摄食进入混合营养期，卵黄囊即将被消耗完全。混合营养期是仔鱼发育阶段的一个重要临界期，必须在此期间完成从内源性营养向外源性营养的转换(王有基等, 2007b)。多数浮性卵海水仔鱼的混合营养期由数小时到3 d不等(黄良敏等, 2005)，点带石斑鱼(*Epinephelus coioides*)混合营养期为1 d(邹记兴等, 2003)，红鳍东方鲀(*Takifugu rubripes*)仔鱼在水温15~17 °C条件下混合营养期为8 d(姜志强等, 2002)，而在21~23 °C条件下混合营养期为6 d。大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)仔鱼在13.5~14 °C条件下混合营养期为2 d(邱丽华等, 1999)，而在16 °C左右条件下混合营养期为5~6 d(菅玉霞等, 2014)。花鲈(*Lateolabrax maculatus*)仔鱼在水温20~22 °C条件下

混合营养期为 2 d (王晓龙等, 2017), 而在 18.5~20 °C 条件下混合营养期为 3 d (竺俊全等, 2002)。说明温度对仔鱼开口以及卵黄囊的消耗有着一定的影响, 从而影响到仔鱼的混合营养期时间长短。横带髯鲷仔鱼 3 日龄前为内源性营养期, 3 日龄开口摄食时卵黄囊几乎被耗尽, 混合营养期开始时, 横带髯鲷仔鱼仍存在约 30% 油球, 混合营养期开始有 5 d, 为 3~7 d, 内源性营养仅依靠油球, 油球存在的时间超过了不可逆点时间, 油球的营养主要来自中性脂质脂肪酸的分解代谢(Iwamatsu *et al*, 2008)。有研究报道基于脂质利用速率方法, 发现卵黄囊吸收阶段具有利用蛋白质和游离氨基酸, 而脂质消耗少的特征(Rønnestad *et al*, 1998)。本研究中作为内源性营养物质的卵黄囊仅用 3 d 即被消耗完全, 而油球在卵黄消耗之后仍存留 5 d, 说明横带髯鲷仔鱼卵黄囊在内源营养阶段为生长发育提供能量, 而油球在由内源性营养向外源营养过度的混合营养阶段发挥着重要作用。

3.2 饥饿仔鱼生长发育形态变化及判别方法

横带髯鲷仔鱼在尚未开口前, 卵黄囊提供充足的营养使其迅速生长, 其卵黄囊要比油球先被完全吸收。这种先快速消耗卵黄囊后缓慢消耗油球的形式, 可能是由于仔鱼早期生长的能量来源是按照先蛋白质后脂肪的顺序获得(杨育凯等, 2017)。同体积脂肪相比于蛋白质而言, 可以提供更多能量, 油球晚于卵黄囊被完全消耗可以达到节约能量的目的(贾瑞锦等, 2014)。卵黄囊逐渐消失后, 仔鱼开始四处觅食消耗大量能量。仔鱼在饥饿状态下缺乏能量来源, 鱼体内消化器官组织结构、消化酶活力、血液部分都会有适应性变化(胡麟等, 2007)。

3 日龄开口后饥饿仔鱼没有外源性营养, 自身也无足够的营养消耗, 难以保证器官的发育。随着饥饿时间的增加, 仔鱼遭受饥饿胁迫, 生长发育受到抑制。为了保障运动的能量, 提高摄食概率和存活机会, 甚至开始消耗自身组织满足基础代谢。饥饿仔鱼肠道变直、变细, 不像对照组有盘曲折叠。其头颈部弯曲, 肌肉萎缩, 鱼体开始出现负增长, 这是骨骼系统尚未发育完善的仔鱼应对饥饿的适应状态。饥饿胁迫使得仔鱼外形和部分器官发生系列变化, 为了判别仔鱼饥饿程度, 可以测量身体各部分比例以及某些特殊形态特征(李强等, 2009), 也可观察某些异常行为现象。在鉴别北海鲱(*Clupea harengus* L.)的饥饿仔鱼时, 就采用了胸角这一形态学特征(殷名称, 1991b)。当然, 并不是所有鱼类都具有这一特征, 泥鳅(*Misgurnus*

anguillicaudatus) (王有基等, 2007a)、沙氏下鱈鱼(*Hyporhamphus sajori*) (万瑞景等, 2003)仔鱼在进入 PNR 期就未发现胸角。本研究中横带髯鲷仔鱼孵化后第 4 天, 对照组和饥饿组有一半形成肩带特征, 仅有个别仔鱼突出形成胸角。随着外源性营养摄入, 对照组仔鱼肩带仍有突出。饥饿组由于无饵料摄入肩带突出较为明显, 但也只有个别突出形成十分尖锐的角。因此, 不能将这一特征用来区分横带髯鲷健康仔鱼和饥饿仔鱼。对照组和饥饿组都出现“胸角”这一特征的类似现象在鳃鱼(*Engraulis japonicus*) (万瑞景等, 2004)、半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*) (庄志猛等, 2005)中也有发生, 所以在渔业资源生态调查仔鱼样品鉴别和判断仔鱼营养状况等研究中, 应该因种而论。

3.3 初次摄食率和 PNR

仔鱼初次摄食率的高低与最高摄食率持续时间的长短可以判定仔鱼的摄食能力。摄食率低可能由于仔鱼摄食效率低, 与饵料密度、仔鱼和活饵游速及光照有关, 仔鱼开口时可能通过偶然碰撞的方式来摄取饵料(菅玉霞等, 2014)。条石鲷初次摄食率很低, 仅有 6.6% (彭志兰等, 2010)。横带髯鲷仔鱼初次摄食率也很低, 仅有 10.12%。花斑副沙鳎(*Parabotia fasciata*)仔鱼的初次摄食率受到温度的影响, 温度越低初次摄食率越低(杨明生等, 2012)。初次摄食时间与种类、卵黄囊大小、培育水温以及开口饵料种类相关。根据仔鱼能够忍耐饥饿及摄食时间长短分为两种类型: 一种初次摄食率低, 后逐渐升高, 达到最高值后迅速下降, 如斜带石斑鱼(*Epinephelus coioides*) (张海发等, 2009)、云纹石斑鱼(*Epinephelus moara*) (于欢欢等, 2015)、太平洋鳕(*Gadus macrocephalus*) (李艳秋等, 2014); 还有一种初次摄食率低, 后逐渐升高, 到达最高值后能够保持一段时间, 再迅速下降, 如赤眼鲷(*Squaliobarbus curriculus*) (李彩娟等, 2016)、杂交鲟(*Huso huso* Linnaeus×*Acipenser baeri* Brandt) (宋兵等, 2004)。横带髯鲷仔鱼 3 日龄开始摄食, 初次摄食率仅 10.12%, 后逐渐升高到 85.06%, 然后迅速下降, 属于第一种类型。

PNR 的长短可以用来衡量仔鱼耐受饥饿的能力。影响 PNR 的因素有内源因子(受精卵质量、口裂大小、仔鱼游泳能力)和外源因子(温度、光照、仔鱼孵化时间、饵料的种类和密度)(彭志兰等, 2007)。在温度偏高的情况下, 仔鱼消耗较快, 外源性营养提前, PNR 也相应提前。菅玉霞等(2014)在温度为 16 °C 左右的条件下得到大泷六线鱼不可逆点在 8~9 日龄, 比邱丽

华等(1999)在温度为 14 °C 条件下得到的 PNR 要早一天。从初次摄食到 PNR 时间越长,建立外源性营养关系可能性越大,反之,越小。横带髯鲷仔鱼混合营养期时间较短,初次摄食到 PNR 时间短,所以在仔鱼 PNR 点出现之前建立外源性营养在生产实践中有重要意义。横带髯鲷仔鱼进入 PNR 的时间是孵化出膜后的第 8 天,9 日龄饥饿组仔鱼全部死亡。横带髯鲷仔鱼的 PNR 时间与饥饿仔鱼完全死亡的时间十分接近,说明横带髯鲷仔鱼一旦达到生长的不可逆点,将会在短期内迅速面临死亡。

仔鱼开口后,应及时投喂足量的生物饵料,保证器官形成和发育的需求。过早或者过晚投喂都会导致仔鱼死亡率的提高,过早投喂仔鱼没开口,不摄食造成饵料浪费。刚开口仔鱼消化系统不够完善,在胃中不能及时消化吸收造成堵塞。过晚投喂导致仔鱼消化功能减弱,到达 PNR 点后无法及时建立外源性营养,虚弱无法进食。短期延迟投喂影响仔鱼生长速度和存活率,长期饥饿造成仔鱼摄食能力丧失,仔鱼生长停滞、身体消瘦死亡。奥尼罗非鱼(*Oreochromis niloticus*×*O. aureus*)延迟投喂超过 2 d,体长和体重都低于对照组,存活率也较低(强俊等,2008);鲇(*Silurus asotus*)仔鱼延迟 2 d 投喂,成活率已经低于 50%,延迟 2 d 以上,成活率更低且生长速度下降(乔志刚等,2007);浅色黄姑鱼延迟投喂 3 d 会对仔鱼初次摄食能力造成很大影响(黄良敏等,2005)。横带髯鲷仔鱼 3 日龄开口摄食,4 日龄即出现死亡现象。因此,最佳投喂时间应该在 3 日龄。

3.4 仔鱼摄食节律与投喂策略关系

Helfman(1986)根据鱼类摄食时间的不同,将鱼类摄食节律分成晨昏摄食、白天摄食、夜间摄食和无明显摄食 4 种类型。研究仔鱼的摄食节律对于苗种培育时期制定适宜的投喂策略具有重要意义,不同种类的鱼摄食节律不尽相同,同一种类的鱼在不同发育阶段和不同生长环境下摄食节律也会有差异。如半滑舌鲷在早期浮游阶段,以白天摄食为主,而营底栖生活后则转为夜间摄食,表现出明显的昼夜摄食节律(马爱军等,2005)。白天摄食主要依靠视觉,仔鱼对弱光反应差,随着视觉系统逐步完善,具备较强的感光能力。叉尾斗鱼(*Macropodus opercularis*)仔鱼属于白天摄食类型,持续光照下夜晚摄食量显著增加,在持续黑暗的条件下并没有完全停止摄食活动,可能与仔鱼其他摄食感觉器官作用有关(刘宇航等,2010)。花鲈(王晓龙等,2017)、美洲西鲱(高小强等,2015)、

大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*) (魏凤琴,1999)也属于白天摄食型。本实验中,早期仔鱼(7 日龄)摄食高峰出现在 7:00 时、11:00 时和 15:00 时,14 日龄仔鱼在 7:00 时、11:00 时、15:00 时、19:00 时都有较高的摄食量。表明仔鱼阶段的摄食活动主要集中在白天,并且摄食强度较高。早期仔鱼夜间不进行摄食活动,晚期仔鱼夜间几乎不摄食或少量摄食,属于较为典型的白天摄食类型。这与同为髯鲷属的斜带髯鲷(张雅芝等,2003)具有相同的摄食类型,但斜带髯鲷仔鱼的摄食高峰出现在 8:00 和 16:00。综上所述,横带髯鲷早期发育阶段有明显的摄食节律,这就暗示要根据不同阶段的摄食节律的变化,及时改变投喂策略,根据摄食强度调整投喂密度。掌握仔鱼的摄食高峰期,在此时间段驯化配合饲料,更易于活体饵料向配合饲料的驯食转化。这为横带髯鲷苗种培育阶段投喂策略提供重要的理论指导意义。

4 结论

综上所述,横带髯鲷早期发育阶段有明显的摄食节律,表明应根据不同阶段的摄食节律的变化,及时改变投喂策略,根据摄食强度调整投喂密度。应掌握仔鱼的摄食高峰期,在此时间段驯化配合饲料,更易于活体饵料向配合饲料的驯食转化。本研究结果可为横带髯鲷苗种培育阶段投喂策略提供重要的理论指导。

参 考 文 献

- 于欢欢,陈超,张廷廷,等,2015. 饥饿对云纹石斑鱼(*Epinephelus moara*)卵黄囊期仔鱼摄食和生长的影响[J]. 渔业科学进展,36(6): 37-42.
- 万瑞景,李显森,庄志猛,等,2004. 鲢鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定[J]. 水产学报,28(1): 79-83.
- 万瑞景,蒙子宁,李显森,2003. 沙氏下鱈鱼仔鱼的摄食能力和营养代谢[J]. 动物学报,49(4): 466-472.
- 马爱军,柳学周,徐永江,等,2005. 半滑舌鲷(*Cynoglossus semilaevis*)早期发育阶段的摄食特性及生长研究[J]. 海洋与湖沼,36(2): 130-138.
- 王世锋,杜佳莹,苏永全,等,2008. 厦门近海横带髯鲷野生群体遗传结构分析[J]. 厦门大学学报(自然科学版),47(1): 88-93.
- 王有基,宋立民,姚荣荣,等,2007a. 泥鳅仔鱼发育、摄食与不可逆点的确立[J]. 水利渔业,27(6): 17-20.
- 王有基,陆望明,胡梦红,等,2007b. 人工育苗条件下泥鳅仔鱼的摄食与生长[J]. 华中农业大学学报,26(5): 665-669.
- 王晓龙,温海深,张美昭,等,2017. 花鲈初孵仔鱼饥饿不可逆点的确定及摄食节律研究[J]. 中国海洋大学学报,47(5): 57-64.
- 平洪领,张涛,史会来,等,2021. 横带髯鲷早期生长发育特征[J]. 中国水产科学,28(3): 276-287.

- 乔志刚, 常国亮, 张建平, 等, 2007. 延迟投饵对鲆仔鱼摄食、存活和生长的影响[J]. 上海水产大学学报, 16(2): 130-134.
- 庄志猛, 万瑞景, 陈省平, 等, 2005. 半滑舌鲷仔鱼的摄食与生长[J]. 动物学报, 51(6): 1023-1033.
- 刘宇航, 陈国柱, 林小涛, 2010. 不同光照条件下叉尾斗鱼仔鱼摄食节律[J]. 生态学杂志, 29(6): 1161-1166.
- 许文军, 辛剑, 张学舒, 等, 2002. 横带髯鲷 *Hapalogenys mucronatus* (Eyedoux et Souleyet)白点虫病的防治研究[J]. 现代渔业信息, 17(11): 24-25, 13.
- 苏锦祥, 1995. 鱼类学与海水鱼类养殖[M]. 北京: 中国农业出版社: 292-302.
- 李艳秋, 姜志强, 孙阳, 等, 2014. 太平洋鲱仔鱼饥饿实验及不可逆生长点的确定[J]. 生态学报, 34(14): 3873-3878.
- 李彩娟, 许郑超, 张振早, 等, 2016. 赤眼鲱仔鱼饥饿试验和不可逆点研究[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 37(3): 65-70.
- 李强, 李孟均, 周传江, 等, 2009. 饥饿对白甲鱼(*Onychostoma sima*)仔鱼摄食、生长的影响[J]. 淡水渔业, 39(5): 32-37.
- 杨明生, 肖汉兵, 曾令兵, 等, 2012. 温度对花斑副沙鳅仔鱼发育、摄食及不可逆点的影响[J]. 动物学杂志, 47(4): 114-120.
- 杨育凯, 林黑着, 王志勇, 等, 2020. 黑棘鲷仔鱼饥饿实验及不可逆点的确定[J]. 渔业科学进展, 41(2): 87-94.
- 杨育凯, 虞为, 林黑着, 等, 2017. 豹纹鳃棘鲈仔鱼饥饿实验和不可逆点研究[J]. 南方水产科学, 13(6): 90-96.
- 邱丽华, 姜志强, 秦克静, 1999. 大泷六线鱼仔鱼摄食及生长的研究[J]. 中国水产科学, 6(3): 1-4.
- 邹记兴, 向文洲, 胡超群, 等, 2003. 点带石斑鱼仔鱼营养转换期的摄食与生长[J]. 高技术通讯, 13(5): 87-91, 86.
- 宋兵, 陈立侨, 高露姣, 等, 2004. 饥饿对杂交鲟仔鱼摄食、生长和体成分的影响[J]. 水生生物学报, 28(3): 333-336.
- 初庆柱, 叶富良, 宋波澜, 等, 2005. 军曹鱼仔鱼期的摄食与生长[J]. 湛江海洋大学学报, 25(3): 8-12.
- 张永泉, 尹家胜, 杜佳, 等, 2009. 哲罗鱼仔鱼饥饿实验及不可逆生长点的确定[J]. 水生生物学报, 33(5): 945-950.
- 张涛, 平洪领, 史会来, 等, 2020. 舟山海域不同规格横带髯鲷营养成分分析及品质评价[J]. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 39(6): 502-508.
- 张海发, 刘晓春, 刘付永忠, 等, 2009. 饥饿对斜带石斑鱼卵黄囊期仔鱼摄食、存活及生长的影响[J]. 中山大学学报(自然科学版), 48(1): 51-55.
- 张雅芝, 胡家财, 谢仰杰, 等, 2003. 斜带髯鲷仔、稚鱼的摄食与生长特性[J]. 海洋学报, 25(S2): 128-134.
- 竺俊全, 李星云, 吴锡科, 2002. 花鲈仔稚鱼的生长发育与摄食节律研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 21(3): 210-215.
- 胡麟, 吴天星, 2007. 饥饿对鱼类生理生化的影响[J]. 水利渔业, 27(1): 7-9.
- 姜志强, 姜国建, 张弼, 2002. 红鳍东方鲀仔鱼期摄食与生长的研究[J]. 大连水产学院学报, 17(1): 20-24.
- 姚海富, 毛国民, 史海东, 2006. 横带髯鲷 *Hapalogenys mucronatus* (Eyedoux et Souleyet)亲鱼培育、产卵和孵化的初步试验[J]. 现代渔业信息, 21(4): 15-17.
- 贾瑞锦, 陈超, 孔祥迪, 等, 2014. 饥饿对条纹锯仔鱼的存活、摄食及生长的影响[J]. 海洋科学, 38(4): 44-49.
- 徐田军, 王健鑫, 孙悦娜, 等, 2010. 基于髯鲷属鱼类 Cyt b 基因全序列探讨髯鲷属在鲈总科的分类地位[J]. 动物分类学报, 35(3): 530-536.
- 殷名称, 1991a. 鱼类早期生活史研究与其进展[J]. 水产学报, 15(4): 348-358.
- 殷名称, 1991b. 北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食能力和生长[J]. 海洋与湖沼, 22(6): 554-560.
- 高小强, 洪磊, 刘志峰, 等, 2015. 美洲西鲱仔鱼不可逆点及仔、稚鱼摄食特性研究[J]. 水产学报, 39(3): 392-400.
- 黄良敏, 谢仰杰, 张光后, 等, 2005. 延迟投饵对浅色黄姑鱼仔鱼摄食、生长和存活的影响[J]. 大连水产学院学报, 20(4): 300-303.
- 菅玉霞, 房慧, 张少春, 等, 2014. 大泷六线鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的研究[J]. 海洋科学, 38(3): 111-115.
- 彭志兰, 柳敏海, 罗海忠, 等, 2010. 条石鲷仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定[J]. 水产科学, 29(3): 152-155.
- 喻子牛, 孔晓瑜, 徐文武, 等, 1994. 斜带髯鲷 *Hapalogenys nitens* (Richardson)和横带髯鲷 *H. mucronatus* (Eyedoux et Souleyet)的核型[J]. 青岛海洋大学学报, 24(2): 175-180.
- 强俊, 李瑞伟, 王辉, 2008. 延迟投饵对奥尼罗非鱼仔鱼摄食、生长和存活的影响[J]. 淡水渔业, 38(5): 60-64.
- 魏凤琴, 1999. 大黄鱼仔鱼摄食节律与生长的初步研究[J]. 福建水产(1): 5-8.
- BLAXTER J H S, HEMPEL G, 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.) [J]. ICES Journal of Marine Science, 28(2): 211-240.
- HELFMAN G S, 1986. Fish behaviour by day, night and twilight [M] // PITCHER T J. The Behaviour of Teleost Fishes. Boston, MA: Springer: 366-387.
- HJORT J, 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research [J]. ICES Rapp. Proc.-Verb, 20: 1-228.
- IWAMATSU T, MURAMATSU T, KOBAYASHI H, 2008. Oil droplets and yolk spheres during development of Medaka embryos [J]. Ichthyological Research, 55(4): 344-348.
- KAMLER E, 2008. Resource allocation in yolk-feeding fish [J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 18(2): 143-200.
- RØNNESTAD I, KOVEN W, TANDLER A, et al, 1998. Utilisation of yolk fuels in developing eggs and larvae of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) [J]. Aquaculture, 162(1/2): 157-170.

STUDY ON THE IRREVERSIBLE STARVATION POINT AND FEEDING GROWTH CHARACTERISTICS OF *HAPALOGENYS MUCRONATUS* LARVAE

FU Tie-Zhong¹, PING Hong-Ling^{1,2}, ZHANG Tao^{1,2}, SHI Hui-Lai^{1,2}, HE Jie^{1,2}, LI Bin^{1,2}

(1. Zhejiang Ocean University, Zhejiang Marine Fisheries Research Institute, Zhoushan 316021, China; 2. Zhejiang Province Key Laboratory of Mariculture and Enhancement, Zhejiang Marine Fisheries Research Institute, Zhoushan 316021, China)

Abstract To explore the feeding and growth characteristics of the larvae of *Hapalogenys mucronatus* in the development stage, the effects of starvation on morphological development and growth, the point of no return (PNR) of *H. mucronatus* larvae, and the feeding rhythm of *H. mucronatus* larvae were studied in an experimental ecology approach under the condition of water temperature (24 ± 0.2) °C and salinity 26. Results show that the larvae began to eat in 3 days after hatching, entered the mixed nutrition period for 5 day, and completely absorbed the yolk sac and oil globules in 3 and 8 days, respectively. The average total length of larvae in the starved group increased first and then decreased, the inflection point appeared at 3-day old, and some larvae exhibited a physical abnormality at 4-day old. The initial feeding rate of hungry larvae was 10.12%, and the highest feeding rate was 85.06% in 7 days. The PNR was detected between 7 and 8 days, and all the starved larvae died in 9 days. The feeding peak of early stage larvae (7 days) occurred at 7:00, 11:00, and 15:00, and that of late stage larvae (14 days) at 7:00, 11:00, 15:00, and 19:00, and all appeared in daytime. Therefore, *H. mucronatus* was typically feeding only in daytime, and the feeding peak period was gradually prolonged with fish growth. The optimum open feeding time of *H. mucronatus* larvae was at 3-day old. Therefore, it is important to grip the timing of the feeding peak and transition in feeding regime from live bait to compound feed for good and efficient larvae culture of the fish.

Key words *Hapalogenys mucronatus*; larva; starvation; point of no return; feeding rhythm