

## 越冬和产卵洄游期黄海鳀鱼对能量的利用差异

张衡<sup>1,2</sup>, 张波<sup>1</sup>, 金显仕<sup>1</sup>, 赵宪勇<sup>1</sup>

(1. 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071; 2. 上海水产大学 海洋学院, 上海 200090)

**摘要:**根据2002年6月至2003年9月黄海中南部水域的鳀鱼(*Engraulis japonicus*)样品, 分析越冬和产卵期间鳀鱼能量利用差异。结果显示, 各个月份鳀鱼性腺指数(GSI)和腹腔含脂量等呈负相关。越冬和产卵期间鱼体脂肪消耗速率有显著差异, 纯鱼体脂肪消耗速率也有相似变化。摄食期间(3—5月)黄海鳀积累大量脂肪作为能量储备, 产卵前期(5月)个别鳀鱼全鱼体脂肪含量超过40%, 平均脂肪含量达15%。产卵过后平均脂肪含量水平下降了10%—11%。然而, 越冬期间(11—1月)脂肪含量变化幅度很小。产卵期间(5—7月)全鱼体脂肪含量与性腺重量(性腺成熟度为IV或V期)呈显著正相关。又长和性腺重量(性腺成熟度为IV或V期)也呈显著正相关。越冬期间全鱼体和纯鱼体的固体物质(蛋白质)含量比产卵期间低1%—2%。各个月份全鱼体固体物质(蛋白质)含量比纯鱼体低1%左右。越冬期间各又长组能量变化很小, 而产卵期间月能量消耗则随又长呈指数增长。能量损失主要是脂肪新陈代谢造成, 而存储蛋白质主要用于性腺发育, 并且在越冬和产卵期间全鱼体的蛋白质含量保持相对常量。

**关键词:**鳀鱼; 能量利用; 越冬期; 产卵期

中图分类号:S932.4 文献标识码:A 文章编号:1005-8737-(2005)02-0144-06

脂肪含量的季节变化是鱼类生物学上的一个重要特征<sup>[1-2]</sup>。鲱鱼对越冬期和产卵期存储的脂肪和蛋白质利用存在明显差异<sup>[1,3-4]</sup>。Iles<sup>[3]</sup>认为, 大西洋鲱(*Clupea harengus*)存储脂肪主要用于日常新陈代谢作用, 而存储蛋白质主要用于性腺发育。张衡等<sup>[1]</sup>对鳀鱼(*Engraulis japonicus*)的生化组成成分作了分析, 而对于越冬期和产卵期能量利用量化分析国内尚未见相关报道。

黄海中南部鳀鱼属多峰连续排卵类型, 产卵期为5月中下旬至10月下旬前后。春季(3月上旬), 随着海水温度的提高, 黄海南部和济州岛西南海域的鳀鱼逐渐向北和西北方向移动进行索饵, 5—6月到达近海沿岸产卵。产卵群体主要分布在海州湾和山东半岛沿岸, 水温12~19℃, 但黄海中南部广大水域内也都有产卵鳀鱼的分布。产卵盛期过后, 仅有少数群体和个体继续产卵, 大部分鳀鱼离岸进行索饵。秋季移至济州岛西南一带越冬, 越冬场从闻渐沿海到黄海中南部的黄海暖流与沿岸冷水交汇水域, 水温7~14℃, 呈S形连续分布<sup>[5]</sup>。

张衡等<sup>[2]</sup>对黄海中南部鳀鱼的脂肪含量进行周年监测, 并分析了脂肪含量与叉长、性别以及水分含量的关系, 初步了解其自身能量的分配对策。本研究在此基础上分析鳀鱼越冬(11月下旬至翌年1月)和产卵洄游期能量(脂肪和蛋白质)利用差异, 旨在进一步了解鳀鱼的能量流动和利用情况。

**1 材料与方法****1.1 材料来源**

材料主要取自2002年6月至2003年6月“北斗”号海洋科学调查船在黄海中南部水域对鳀鱼产卵场和越冬场的调查, 2003年5月材料取自黄海资源常规监测调查, 2003年9月材料取自鲁胶“1632”拖网渔船作业(表1)。取样站位分布如图1所示。

**1.2 样品处理和测定方法**

选择保存良好的样品, 按叉长组(组间隔10 mm)进行分析, 每组取10尾(不足10尾, 全部取)。分别测定每尾鱼的叉长、全重、纯重、摄食等级、性别、腹腔含脂量、性腺成熟度和性腺指数(GSI)

收稿日期:2004-07-07; 修訂日期:2004-09-19。

基金项目:国家重点基础研究发展计划项目(G19990437); 农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室开放课题。

作者简介:张衡(1979-),男,硕士研究生,从事渔业资源学研究。E-mail:zheng615@sina.com

通讯作者:金显仕, E-mail:jin@ysfri.ac.cn

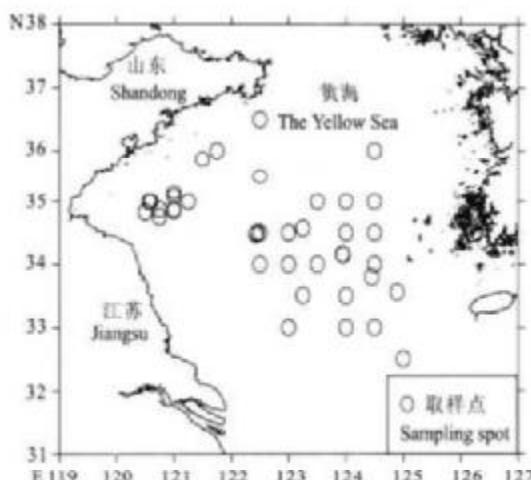


图1 取样站位图

Fig.1 Distributions of sampling spots

nadosmatic index,简称GSI)<sup>[1]</sup>等。取全鱼体和纯鱼体分别测定水分和脂肪含量,每个样品由1~3尾鱼组成。水分含量测定采用常压烘干法(恒温70℃),

烘干至恒重,测得水分含量。干样品粉碎后放入样品袋于-20℃冷冻保存,用于脂肪含量测定。脂肪含量测定采用索氏抽提法,每个样品测定2次,取平均值,得干重脂肪含量,再换算成湿重脂肪含量。按照下列公式计算:

$$LC_{FW} = LC_{DW}(1 - M_{dw}) \quad (1)$$

$$GSI = \frac{GW}{TW - GW} \times 100\% \quad (2)$$

式中:LC<sub>FW</sub>为湿重脂肪含量(%),LC<sub>DW</sub>为干重脂肪含量(%);M<sub>dw</sub>为水分含量(%),GW为性腺重量(g),TW为体重(g)。

### 1.3 能量估算

鱼体主要组成成分是水分、脂肪和固体物质,而碳水化合物和灰分含量是一相对常量,分别为5%和1%~2%<sup>[6~7]</sup>,因此固体物质主要由粗蛋白组成,可用其来表示蛋白质水平<sup>[8]</sup>。根据 Beamish等<sup>[9]</sup>和 McGurk等<sup>[10]</sup>对大西洋鲱的能量换算,脂肪的能量值为39.75 kJ/g,固体物质的能量值为20.92 kJ/g。

表1 鳀鱼取样尾数分布表(2002年6月至2003年9月)

Tab.1 Numbers of anchovy for fat content measurement from June 2002 to September 2003

时间 Date	全鱼体 Whole body				纯鱼体 Whole body(minus guts)			
	总计 Total	雌性 Female	雄性 Male	性别未分 Unidentified	总计 Total	雌性 Female	雄性 Male	性别未分 Unidentified
2002-06	180	91	84	5	121	53	68	0
2002-07	107	33	55	19	73	27	36	10
2002-08	148	74	29	45	102	47	23	32
2002-10	77	11	14	52	14	6	7	1
2002-11	85	29	23	33	59	33	13	13
2003-01	252	106	76	70	168	61	76	31
2003-05	68	34	29	5	50	25	25	0
2003-06	20	11	3	6	23	10	8	5
2003-09	36	9	2	25	30	8	2	20
总计 Total	973				640			

## 2 结果

### 2.1 摄食等级、GSI 和腹腔含脂量变化

2002~2003年取样的黄海鳀样品在越冬和产卵期间的摄食等级、GSI 和腹腔含脂量等级变化如图2所示。越冬期间(11月下旬至翌年1月)鳀鱼摄食等级最低,而产卵期间(5~10月)摄食等级较

高。产卵前期(5月)雄性GSI比雌性高,而产卵盛期(6月)和中后期(7~10月)则相反。2002~2003年各个月份GSI和腹腔含脂量等级呈显著负相关(Spearman rank correlation, P<0.05, r<sub>s</sub>=-0.7143)。产卵期间(5~8月)GSI显著下降,8月下旬GSI值只有1%左右(图2b),产卵活动结束;此时摄食等级明显增加(图2a)。

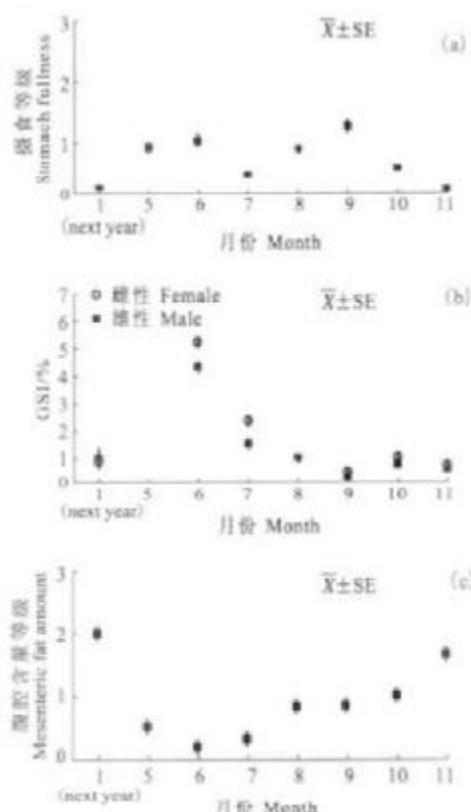


图 2 2002—2003 年鳀鱼摄食等级(a)、GSI(b)、腹腔含脂量等级(c)的季节变化

Fig.2 Seasonal variations in stomach fullness(a), GSI(b) and mesenteric fat content (c) for anchovy during 2002—2003

## 2.2 脂肪和蛋白质含量变化

产卵前期(5月)和产卵盛期(6月)全鱼体脂肪含量与体重呈显著正相关(5月:  $r^2 = 0.7514, P < 0.01, n = 68$ ; 6月:  $r^2 = 0.2077, P < 0.01, n = 180$ )。越冬期(1月)脂肪含量与体重也呈显著正相关( $r^2 = 0.2805, P < 0.01, n = 208$ )。产卵期间卵巢脂肪含量比精巢高 1% 左右。性腺脂肪含量明显比蛋白质含量低(表 2)。卵巢脂肪含量与成熟等级呈显著正相关( $P < 0.01$ )。

越冬和产卵期间全鱼体脂肪变化有显著差异, 纯鱼体脂肪也有相似变化(图 3)。摄食期间(3—5月)黄海鳀积累大量脂肪作为能量储备, 产卵前期(5月)个别鳀鱼全鱼体脂肪含量超过 40%, 平均脂肪含量达 15%, 产卵后平均脂肪含量水平下降 10%~11%。然而, 越冬期间(11—1月)脂肪含量变化幅度很小。除 6 月份外, 每月的全鱼体脂肪含量均比

纯鱼体要高, 5 月份两者相差最大, 达 2%。

表 2 鳀鱼产卵期间性腺脂肪和蛋白质含量变化

Tab.2 Variations in fat and protein content

时间 Month	性腺脂肪含量 Fat content of gonad				性腺蛋白质量 Protein content of gonad %	
	雌性 Female		雄性 Male			
	Female	Male	Female	Male		
May	4.78	3.81	23.92	23.53		
June	4.73	3.46	21.67	22.91		

越冬期间全鱼体和纯鱼体的固体物质(蛋白质)含量均比产卵期间低 1%~2%, 且各个月份全鱼体固体物质(蛋白质)含量比纯鱼体低 1% 左右(图 4)。

## 2.3 越冬和产卵期间能量变化

产卵期间(5—7月)全鱼体脂肪含量与性腺重量(性腺成熟度为Ⅳ或Ⅴ期)呈显著正相关( $y = 6.0082x + 4.666, n = 122, r^2 = 0.2831, P < 0.01$ )。又长和性腺重量(性腺成熟度为Ⅳ或Ⅴ期)也呈显著正相关( $y = 0.0237x - 1.7472, n = 122, r^2 = 0.4223, P < 0.01$ )。

越冬和产卵期间全鱼体能量含量变化差异如图 5 和图 6 所示。越冬期间(11 月至翌年 1 月)各又长组能量变化很小, 产卵期间(5—7 月)月能量消耗随又长呈指数增长( $E = 0.0204e^{0.0674L}, R^2 = 0.9902$ )。

越冬和产卵期间鳀鱼对储存的脂肪和蛋白质能量利用差异见图 7、8。越冬期(11 月至翌年 1 月)脂肪和蛋白质能量变化均很小。产卵期(5—6 月)脂肪能量下降很快, 而固体物质(蛋白质)能量变化较小。

## 3 讨论

### 3.1 产卵和越冬期间的能量利用

鳀鱼在越冬期基本不摄食, 其日常新陈代谢所需的能量主要来自夏秋季索饵期的能量存储。鳀鱼属于分批产卵型, 产卵前鳀鱼摄食等级较高, 产卵期间不摄食, 但两产卵批次间也进行摄食; 由于个体间发育不同步, 所以产卵季节平均摄食等级也较高, 其摄入的能量主要用于性腺发育<sup>[11]</sup>。本研究结果表明, 鳀鱼产卵期能量消耗比越冬期高(图 5、6), 充分证明了上述观点。

脂肪是鱼体代谢能量的主要物质来源, 而体内的蛋白质主要作为体内结构物质<sup>[12]</sup>。Wootton<sup>[13]</sup>也认为鱼类在体内积累的脂肪主要是用于代谢的能

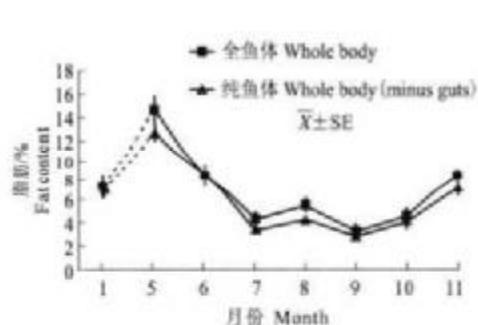


图3 2002~2003年鳀鱼脂肪含量变化

Fig.3 Variations in fat content for anchovy during 2002–2003

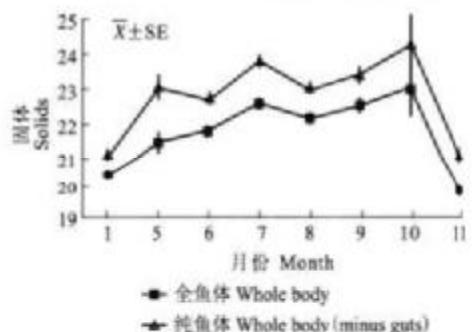
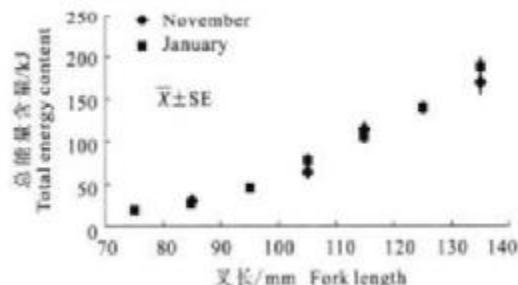
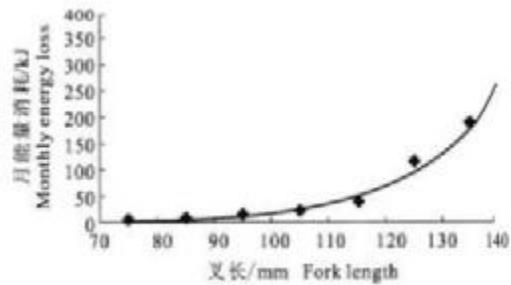
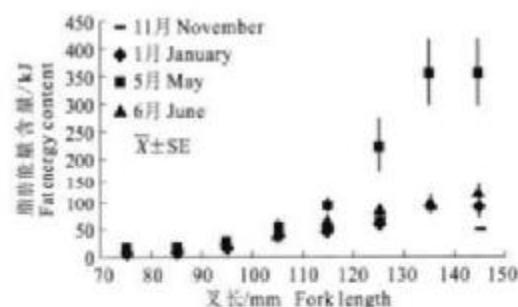
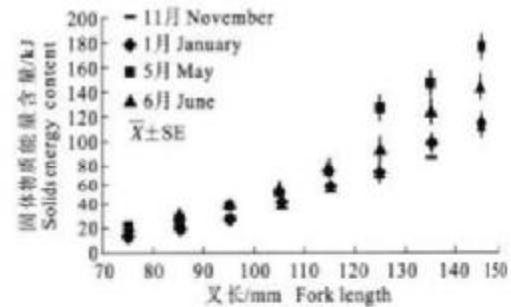


图4 2002~2003年鳀鱼固体物质含量变化

Fig.4 Variations in solids content for anchovy during 2002–2003

图5 越冬期间(11月至翌年1月)鳀鱼能量含量变化  
Fig.5 Variations in energy content for anchovy in wintering period from November to next January图6 产卵期间(5~7月)鳀鱼月能量消耗随叉长变化  
Fig.6 Variations in length-specific energy loss per month for anchovy in spawning period from May to July图7 11.1.5 和 6 月脂肪能量含量随叉长变化  
Fig.7 Variations in length-specific fat energy content in November, January, May and June图8 11.1.5 和 6 月固体物质能量含量随叉长变化  
Fig.8 Variations in length-specific solids energy content in November, January, May and June

源,而不是作为一种成分转移到卵巢中。Iles<sup>[3]</sup>和Bradford<sup>[4]</sup>发现,大西洋鲱在越冬和产卵洄游期间均不摄食,鱼体脂肪含量消耗很大,而蛋白质含量则是一个相对常量,证实存储脂肪主要用于日常新陈代谢作用,而存储蛋白质主要用于性腺发育,即鱼体中损失的蛋白质和性腺中获得的蛋白质量基本相等。本研究也表明产卵期间性腺脂肪含量很低,蛋

白质含量是脂肪含量的5~6倍(表2),说明性腺主要是由蛋白质构成。鱼体脂肪含量变化很大,蛋白质含量则保持为相对常量,并且产卵盛期纯鱼体的固体物质(主要是蛋白质)含量比产卵前期低,说明鱼体蛋白质含量部分转移到性腺中。谢小军等<sup>[14]</sup>认为南方鮰(*Silurus meridionalis*)幼鱼随着摄食水平增加,蛋白质含量也随着增加;Weatherley等<sup>[15]</sup>

指出,在食物减少的情况下将肌肉蛋白质也作为能量燃料是一些鱼类的重要生态对策。产卵期间鳀鱼摄食水平较高,所以蛋白质含量也较高,而越冬期间蛋白质含量则较低。越冬和产卵期间能量消耗差异反映了鳀鱼生殖和代谢活动的不同水平。

鳀鱼属于多峰连续排卵类型,排卵期长,随成熟而产卵,只要环境合适,无论近岸或外海,均可成熟产卵<sup>[5]</sup>。另外,产卵期间鳀鱼也进行摄食,能随时补充性腺发育和新陈代谢所需要的能量。而挪威春季产卵大西洋鲱种群在越冬和产卵洄游期间均不摄食,洄游路线明显,并且产卵洄游距离甚远,约800 km<sup>[1]</sup>,这说明鲱鱼种群产卵洄游策略与鳀鱼相比存在一定差异。

### 3.2 鱼体大小与能量利用的关系

本研究侧重探讨越冬和产卵期间鳀鱼能量利用随鱼体叉长的变化。Slotte<sup>[1]</sup>发现产卵场附近鲱鱼脂肪含量与体重呈显著正相关,而在越冬场没有此发现。越冬(1月)和产卵期(5~6月)鳀鱼脂肪含量与叉长呈显著正相关<sup>[2]</sup>。本研究发现,越冬(1月)和产卵期(5~6月)脂肪含量与体重也呈显著正相关。不同鱼体大小的能量利用主要根据能量随叉长变化来分析。越冬期间不同叉长鳀鱼能量变化很小,而产卵期间月能量消耗随叉长呈指数增加。Ware<sup>[16~17]</sup>发现中上层鱼类的最佳洄游速度(即单位距离消耗能量最小时的游泳速度)与鱼体大小呈正比。所以在鳀鱼越冬和产卵群体结构中,鱼类洄游一般大个体在前,小个体在后<sup>[11]</sup>。鳀鱼在叉长110~130 mm(2龄为主)性腺发育最快,发育速度明显高于叉长10 mm以下的低龄鱼<sup>[11]</sup>。由图8可以看出,叉长110~130 mm 鳀鱼能量消耗明显高于叉长10 mm以下个体。另外,产卵期间(5~7月)鱼体脂肪含量与性腺重量(性腺成熟度为4或5期)呈显著正相关,叉长与性腺重量也呈显著正相关( $P < 0.01$ )。综上所述,鳀鱼个体越大,其性腺发育和产卵洄游所消耗的能量也越大。

### 3.3 性腺发育与能量利用的关系

5月鳀鱼雄性GSI比雌性稍高,而在随后产卵月份呈相反趋势。产卵期GSI下降迅速,雄性下降速率比雌性快。2002~2003年各个月份GSI和腹腔含脂量呈负相关,这与李富国<sup>[3]</sup>研究结果一致,反映了性腺发育与脂肪能量利用的关系。肌肉是最主要的脂肪存储体,腹腔脂肪则是临时储存的脂肪源<sup>[4,18]</sup>,腹

腔脂肪比肌肉脂肪更易变化<sup>[19]</sup>。因此,全鱼体和纯鱼体脂肪含量间的差异可能是由于腹腔脂肪的多寡以及腹腔脂肪比肌肉脂肪消耗速率高的缘故。另外,McGurk等<sup>[10]</sup>发现,雌性大西洋鲱在性腺发育时能量消耗比雄性多,卵巢能量密度约是精巢的两倍。作者发现产卵前期(5月)卵巢能值比精巢高(表2),因此鳀鱼产卵前期雄性GSI比雌性高可能是雄性性腺发育比雌性能量消耗少,成熟更快的缘故。

脂肪的主要功能是用于日常和积极的新陈代谢作用,但这种能源也可以作为性腺发育的一种因素。虽然挪威北部的独立、非洄游性的毛鳞鱼种群雌性肌肉脂肪38%用于卵巢发育<sup>[20]</sup>,但总的来说性腺脂肪是很低并且稳定的<sup>[10]</sup>,表2反映了产卵期间鳀鱼卵巢和精巢脂肪很低而且变化不大,说明鱼体转化到性腺中的脂肪是有限的。另外,Henderson等<sup>[21]</sup>发现鲱鱼肌肉组织中脂肪主要成分是三酰甘油(>90%),而磷脂(生物膜成分)在性腺脂肪中占主要成分(46%~70%)。总之,GSI和腹腔含脂量呈负相关说明性腺发育引起新陈代谢加快而导致一些脂肪能量消耗。

### 参考文献:

- [1] Slotte A. Differential utilization of energy during wintering and spawning migration in Norwegian spring spawning herring[J]. Fish Biol, 1999, 54: 338~355.
- [2] 张衡,张波,金星社,等.黄海中南部水域鳀鱼脂肪含量的季节变化[J].海洋水产研究,2004,25(1):9~14.
- [3] Iles T D. Allocation of resources to gonad and soma in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) [A]. Fish Reproduction[R]. London: Academic Press, 1984. 331~348.
- [4] Bradford R G. Differential utilization of storage lipids and storage proteins by Northwest Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) [J]. J Fish Biol, 1993, 43: 811~824.
- [5] 李富国.黄海中南部鳀鱼生殖习性的研究[J].海洋水产研究,1987,8:41~50.
- [6] Iles T D, Wood R J. The fat/water relationship in North Sea herring (*Clupea harengus*), and its possible significance[J]. J Mar Biol Ass U K, 1965, 45: 353~366.
- [7] Almaraz S M. Energy content of clyde spring spawning herring, *Clupea harengus* L[J]. J Fish Biol, 1989, 35: 347~349.
- [8] Bruce J R. Changes in the chemical composition of the tissues of the herring in relation to age and maturity[J]. Biochemical Journal, 1924, 18: 469~485.
- [9] Bonnich F W H, Nurzi A J, Lett P F K. Bioenergetics of teleost fish [A]. Proceedings of the International Conference on Comparative Physiology-Functional Aspects of Structural Materials[R]. Aust-

- dom: North Holland Publishing Company, 1975, 187–209.
- [10] McGurk M D, Green J M, Spencer K. Condition indices, energy density and water and lipid content of Atlantic herring (*Clupea harengus*) of southeastern Newfoundland [A]. Can Tech Rep Fish Aquat Sci[R], Vancouver: Science Press, 1980, 958, 41.
- [11] 朱德山, Iversen S A. 黄渤海鳀鱼及其他经济鱼类资源学评估的调查研究[J]. 海洋水产研究, 1990, 11: 18–41.
- [12] Shul'man C E. Life cycles of fish[A]. Physiology and Biochemistry[M], New York: Wiley, 1974.
- [13] Wootten R J. Ecology of Teleost Fishes[M]. London: Chapman & Hall, 1990.
- [14] 谢小军, 孙健体. 南方鲇幼鱼鱼体的含能量及化学组成[J]. 北京师范大学学报, 1990, 3: 83–88.
- [15] Weatherley A H, Gill H S. The biology of fish growth[M]. New York: Academic Press, 1987.
- [16] Ware D M. Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish[J]. J Fish Res Board Can, 1975, 32: 33–41.
- [17] Ware D M. Bioenergetics of pelagic fish: theoretical change in swimming speed and ration with body size[J]. J Fish Res Board Can, 1978, 35: 220–228.
- [18] Lovem J A, Wood H. Variations in the chemical composition of herring[J]. J Mar Biol Ass U K, 1937, 22: 281–293.
- [19] Baxter J H, Holliday F G T. The behaviour and physiology of herring and other clupeids[J]. Advances in Marine Biology, 1963, 1: 261–289.
- [20] Henderson R J, Sargent J R, Hopkins C E E. Changes in the content and fatty acid composition of lipid in an isolated population of capelin *Mallotus villosus* during sexual maturation and spawning[J]. Mar Biol, 1984, 78: 255–263.
- [21] Henderson R J, Almatar S M. Seasonal changes in the lipid composition of herring (*Clupea harengus*) in relation to gonad maturation[J]. J Mar Biol Ass U K, 1989, 69: 323–334.

## Differential utilization of energy during wintering and spawning migration of anchovy in the Yellow Sea

ZHANG Heng<sup>1,2</sup>, ZHANG Bo<sup>1</sup>, JIN Xian-shi<sup>1</sup>, ZHAO Xian-yong<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resource Certificated by Ministry of Agriculture, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Department of Ocean, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

**Abstract:** Based on the surveys of anchovy in the central and southern waters of the Yellow Sea from June 2002 to September 2003, differential utilization of energy during wintering and spawning migration of anchovy was analyzed. A significantly negative correlation was found between GSI and mesenteric fat amount monthly from 2002 to 2003. GSI decreased significantly in spawning period (May–August), and it was about 1% in the last ten days of August, so this meant the end of the spawning activities; then the stomach fullness increased obviously. There was a significantly different utilization of fat loss in the whole body of anchovy in wintering and spawning periods; the similar change was found in the whole body (minus guts) of anchovy. Anchovy accumulated much fat as energy storage in the feeding period (March–May). The fat of some individual anchovy in pre-spawning period (May) had more than 40%, and that of average values was 15% and decreased by 10%–11% after spawning. However, the fat had little change in wintering period (November–January). There was a significantly positive correlation between fat and gonad weight in the whole body of anchovy (mature stages IV or V) in spawning period (May–July). There also was a significantly positive correlation between fork length and gonad weight. Solids (protein) content in both of the whole body and the whole body (minus guts) of anchovy in wintering was lower than that in spawning period by 1%–2%. Solids (protein) content in the whole body was lower than that in the whole body (minus guts) of anchovy by about 1% in each month. Few changes were found in length-specific energy content in wintering period, but an exponential increase relation was found in length-specific monthly energy loss. The energy depletion was mainly induced by fat metabolism; while the storage protein was used by the maturation of gonads and protein content was in a constant amount in the whole body in wintering and spawning periods.

**Key words:** anchovy; fat; protein; energy

**Corresponding author:** JIN Xian-shi. E-mail: jin@ysfri.ac.cn