

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.17375

## 不同底质和温度对金乌贼仔鸟饥饿耐受能力的影响

王林龙<sup>1</sup>, 王展<sup>1</sup>, 张雪梅<sup>1</sup>, 张秀梅<sup>1, 2</sup>

1. 中国海洋大学 教育部海水养殖重点实验室, 山东 青岛 266003;

2. 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266072

**摘要:** 采用实验生态学方法, 以金乌贼(*Sepia esculenta*)初孵仔鸟为实验对象, 研究饥饿胁迫下仔鸟的行为、体征等的变化, 以及不同底质(细沙组、无底质组、沙泥组)和温度条件对仔鸟耐饥饿能力的影响, 以期为其增殖放流最佳时期的选择和放流海域的合理规划提供参考。结果显示, 饥饿对仔鸟的形态特征、行为方式、活力状态等影响较大, 饥饿 12 d 时仔鸟全部死亡。水温 25℃ 条件下, 细沙组、无底质组和沙泥组的饥饿不可逆点(PNR)分别为 7.5 d、8 d 和 9.5 d; 饥饿前 7 d, 各组的累积死亡率相差不大, 之后由高到低依次为细沙组、无底质组、沙泥组; 饥饿 10 d 后, 3 个实验组仔鸟的体重损失率分别为  $7.72\% \pm 2.80\%$ 、 $6.95\% \pm 2.64\%$  和  $5.30\% \pm 2.41\%$ 。无底质条件下, 28℃ 组、25℃ 组和 22℃ 组的 PNR 时间分别为 7 d、8 d 和 9.5 d; 28℃ 组的死亡率显著高于其他两组( $P < 0.05$ ); 饥饿 10 d 后, 3 组仔鸟的体重损失率分别为  $8.90\% \pm 1.65\%$ 、 $6.95\% \pm 2.64\%$  和  $5.79\% \pm 3.54\%$ 。实验结果表明, 底质粒径较小的沙泥组对缓解仔鸟饥饿起到积极影响, 而粒径较大的细沙底质的作用与沙泥底质相反, 随水温的升高会降低仔鸟的饥饿耐受力, 使其提前进入 PNR。

**关键词:** 金乌贼; 饥饿; 饥饿耐受能力; 不可逆点; 累积死亡率; 体重损失率

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2018)05-1071-11

金乌贼(*Sepia esculenta* Hoyle, 1885)是世界乌贼科中的重要经济种, 也是中国北方海域经济价值最大的乌贼种类<sup>[1]</sup>。自 20 世纪 70 年代开始, 受近岸高强度渔业活动、产卵场被破坏等原因的影响, 其资源量呈明显衰退趋势, 基于此, 近年山东以及北方沿海各省市相继开展了金乌贼资源增殖活动, 其资源量得到一定恢复<sup>[2]</sup>。目前, 金乌贼的增殖方式主要分为两种, 一是向重点水域投放产卵附着基以营造其产卵环境; 二是向海域中直接放流苗种或投放受精卵以增加其补充群体。

水生动物在成长过程中由于受到环境变化、季节变更、种内种间竞争等因素影响, 常会面临食物无法满足自身需求的饥饿威胁, 因此饥饿是其生活史中的一个主要胁迫因子<sup>[3]</sup>。研究水生动物应对饥饿胁迫的响应机制及对胁迫的缓解途径,

对水生动物的保护和实际生产均具有重要意义<sup>[4]</sup>。底质在水生生态系统中居于重要地位, 其不仅可以稳定水质和改变水环境, 同时也是有益生物和底栖生物生长繁育的重要场所<sup>[5]</sup>。研究表明, 适宜的底质能为底栖鱼类提供足够的“安全感”, 使之安静地蛰伏于水底, 从而降低代谢水平<sup>[6]</sup>, 减少对营养物质的需求。温度是海水水文的关键因子, 其对水生生物的影响巨大。在一定温度范围内, 酶催化反应会随温度的升高而加快, 呼吸代谢和合成代谢也会随之增强<sup>[7]</sup>, 如果此时面临饥饿胁迫, 生物体为了维持自身的生长、发育和存活就会加快消耗自身储存的营养物质, 从而使得饥饿耐受能力降低。

目前, 国内外学者相继开展了金乌贼的洄游分布<sup>[8-10]</sup>、食性<sup>[11-12]</sup>、形态学<sup>[11, 13-14]</sup>、行为学<sup>[15-16]</sup>、

收稿日期: 2017-10-15; 修订日期: 2017-12-04.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41676153); 农业部物种资源保护费项目.

作者简介: 王林龙(1993-), 男, 硕士研究生, 从事资源增殖生态学研究. E-mail: wanglinlong0118@163.com

通信作者: 张秀梅, 教授. E-mail: gaozhang@ouc.edu.cn

繁殖策略<sup>[17]</sup>和增殖技术<sup>[18-19]</sup>等方面的研究。近年来, 虽然金乌贼放流力度不断加大, 但是关于仔乌放流的最佳时期和适宜的放流海域等相关研究还未见报道。本研究比较分析了不同底质和不同温度条件下初孵仔乌的饥饿不可逆点、能量代谢特征以及遭受饥饿胁迫时的行为变化, 评价了不同水域环境中仔乌的饥饿耐受能力, 以期为金乌贼增殖放流最佳时期的筛选和放流海域的合理规划提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

实验于 2017 年 6—7 月在青岛金沙滩水产开发有限公司进行, 选用发育、活力良好且规格相近的金乌贼亲体进行交配产卵, 受精卵孵化过程中用医用碘伏消毒两次以尽量保证孵化仔乌的健康状况, 受精卵经人工孵化后随机选取同日龄初孵的仔乌[胴长( $4.5\pm0.4$ ) mm, 体重( $59.1\pm9.4$ ) mg]进行实验。

### 1.2 实验条件

在玻璃钢实验水槽(2.2 m×1.2 m×0.7 m)中, 布设 20 目筛绢缝制的小网箱(0.4 m×0.4 m×0.5 m)作为仔乌饥饿实验装置, 所用海水为砂滤海水, 流水培育, 日换水率 50%~100%, 光周期为 14 : 10(L:D), 盐度范围为 31~32, 连续充氧以保持溶解氧含量(DO)≥7.0 mg/L, pH 范围为 7.6~8.0。

### 1.3 实验设计

底质实验: 设置 3 个底质梯度(无底质、细沙和沙泥), 水温为 25°C, 其相关参数详见表 1; 温度实验: 设置 3 个温度梯度(22°C、25°C 和 28°C), 无底质, 使用大功率加热棒控温, 实验期间保证温度变化的范围不超过±1°C, 底质实验和温度实验共用同一对照组(无底质, 25°C)(表 2)。各实验组设置 9 个平行, 其中, A~C 3 个平行用于测定初次摄食率(initial feeding rate)和确定不可逆点(the point of no-return, PNR), 每个平行投放 150 只仔乌; D~F 3 个平行用于计算体重损失率(loss rate of body weight, WLR), 每个平行投放 100 只仔乌; G~I 3 个平行用于观察统计每日的死亡率(death rate)和中上水层悬浮个体所占的比例, 每个平行投放 100 只仔乌。对照组设置 12 个平行, 其中, A~I 9 个平行用于测定和实验组相同的指标, J~L 3 个平行用于观察正常投喂情况下仔乌的形态、行为特征, 每天两次投喂足量的糠虾, 并及时吸出残饵和粪便, 每个平行投放 100 只仔乌。实验周期为 2 周, 每天不间断连续观察仔乌的形态特征、行为方式、活力状态、平衡状况、体色等方面的变化。

### 1.4 初次摄食率和不可逆点的确定

每天上午 10:00 从各组的 A~C 3 个平行中随机取 20 只仔乌置于相同温度和底质条件的 10 L 塑料桶中, 投喂足量的糠虾, 微充氧, 4 h 后逐一

表 1 底质的物理性质及参数

Tab. 1 Physical characteristics and parameters of experimental substrates

处理组 treatment group	底质类型 substrate type	粒径/um particle size	铺设厚度/cm thickness of layer	水温/°C temperature	平行数量 parallel group
无底质组(对照组) no substrate group (control)	-	-	-	25	12
细沙组 fine sand group	细沙 fine sand	100~200	3	25	9
沙泥组 sand-mud group	70%细沙 fine sand+ 30%淤泥 silt	>61 ≤61	3	25	9

表 2 温度实验的参数

Tab. 2 The parameters of temperature experiment

处理组 treatment group	水温/°C temperature	底质类型 substrate type	平行数量 parallel group
22°C 组 22°C group	22	无底质 no substrate	9
25°C 组(对照组) 25°C group (control)	25	无底质 no substrate	12
28°C 组 28°C group	28	无底质 no substrate	9

检查仔鸟的摄食情况, 经 MS-222 麻醉后进行解剖取胃并在光学显微镜(Nikon E600)下观察, 胃中出现糠虾残体的仔鸟即为初次摄食个体, 统计其数量并计算初次摄食率。不可逆点参照 Blaxter 等<sup>[20]</sup>的方法, 以金乌贼仔鸟孵化后的天数表示, 当所测定仔鸟的初次摄食率低于最高初次摄食率的 1/2 时即为 PNR 时间。

### 1.5 体重损失率和死亡率的统计

实验开始前将每组的 D~F 3 个平行的仔鸟分别置于装有海水的大烧杯中称重并计算平均体重, 饥饿 10 d 后再次称量各组 D~F 3 个平行仔鸟的平均体重, 体重损失率通过以下公式计算:

$$\text{WLR}(\%) = (W_1 - W_2)/W_1 \times 100\%$$

式中,  $W_1$  和  $W_2$  分别表示实验开始前与实验结束时仔鸟的平均重量(mg)。每天两次记录各个处理组的 G~I 3 个平行中悬浮于中上水层的仔鸟个体及死亡个体, 并及时清除死亡个体, 统计每天的悬浮个体所占总体的比例和累积死亡率。

### 1.6 数据分析

采用 SPSS 19.0 软件对数据进行统计分析, 百分数形式的数据在进行方差分析前先进行反正

弦平方根转换, 以保证数据符合正态性和方差齐性, 先进行单因素方差分析(one-way ANOVA), 如结果差异显著再使用 Duncan 氏多重比较检验组间差异, 显著性水平  $\alpha=0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 饥饿状态下仔鸟的行为特征

水温 25℃、无底质条件下, 初孵仔鸟(饥饿 0 d)通常静卧水底, 胸背具色素斑点, 体色微白, 身体呈半透明, 骨板轮纹和墨囊清晰可见, 身体左右对称, 胸部圆滑饱满, 各腕自然收缩紧簇, 受刺激时反应灵敏迅速, 一般不会出现喷墨现象, 游泳能力强。实验开始后, 仔鸟逐渐离底出现于实验水体中上层, 尾端开始消瘦、萎缩。随饥饿时间延长, 仔鸟处于持续游动且保持第一对腕竖起的状态, 应激时有反应但不强烈, 尾针两侧逐步内凹、尾端变得尖锐。实验后期, 仔鸟大量死亡, 尾部皮肤破裂、露出骨板, 整个胸背呈尖锐三角形, 体色发白, 鳍和腕等身体各部分呈无力下垂状态, 受刺激时基本无反应(图 1)。而此时正常投喂的对照组, 绝大多数静卧水底, 个体发育迅速。

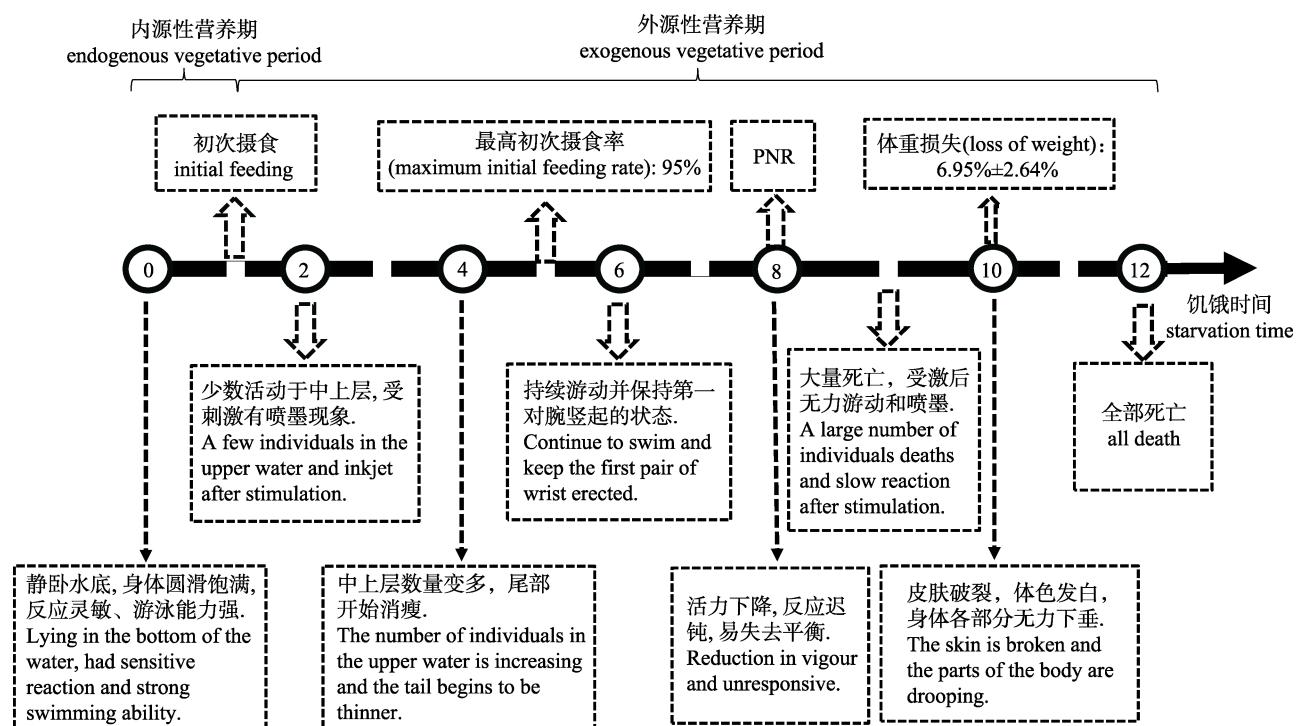


图 1 不同饥饿时间下金乌贼仔鸟的行为特征及存活率变化

Fig.1 Observations of newly hatched *Sepia esculenta* juveniles in different starvation time

## 2.2 不同底质类型下仔乌饥饿实验

### 2.2.1 不同底质条件下仔鸟的初次摄食率和 PNR

初孵仔鸟摄食率很低, 各组均在 10%之下, 饥饿 2 d 后摄食率开始增加, 随饥饿时间延长, 初次摄食率呈先增加再减小的趋势。其中, 无底质组在饥饿 5 d 时初次摄食率最高(95%), 饥饿 8 d 时初次摄食率降为 50%; 细沙组饥饿 6 d 时的初次摄食率最高(90%), 饥饿 8 d 时降为 50%; 沙泥组饥饿 6~7 d 时的初次摄食率最高(80%), 饥饿 10 d 时初次摄食率降为 35%。依据 PNR 确定方法推断 3 组仔鸟的 PNR 时间大约分别为 8 d、7.5 d 和 9.5 d, 依次出现在最高初次摄食率之后的 3 d、1.5 d 和 3.5 d(图 2)。

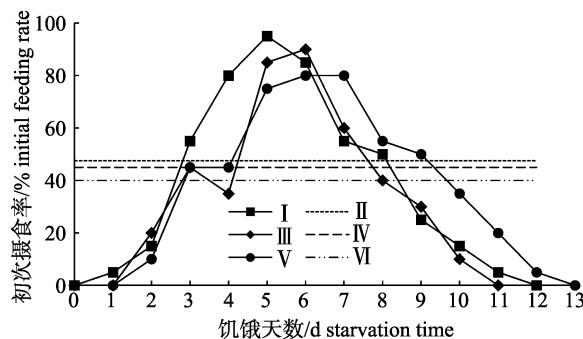


图 2 不同底质条件下金乌贼仔乌初次摄食率的比较  
I: 无底质组; II: 无底质组参考线; III: 细沙组; IV: 细沙组参考线; V: 沙泥组; VI: 沙泥组参考线. 图中参考线为相应处理组最高摄食率 1/2 的数值线.

Fig.2 The comparison of initial feeding rate of *Sepia esculenta* juveniles under different substrate conditions  
I : no substrate group; II: reference line of no substrate group;  
III: fine sand group; IV: reference line of fine sand group;  
V: sand-mud group; VI: reference line of fine sand group.  
The reference line in the figure is the numerical line of 50% highest feeding rate.

### 2.2.2 不同底质条件下仔鸟的累积死亡率 饥饿前 3 d, 各组几乎无死亡个体, 累积死亡率全部在 1%以内, 至第 7 天为止, 3 组仔鸟的累积死亡率相差不大, 均在 10%左右; 第 8 天开始, 各组死亡率开始迅速上升, 同一饥饿时间段 3 组的累积死亡率由高到低依次为细沙组、无底质组、沙泥组, 无底质组和细沙组仔鸟在 12 d 时全部死亡, 沙泥组在 13 d 时全部死亡(图 3)。

### 2.2.3 不同底质条件下仔鸟的体重损失率 实验结果表明, 经过 10 d 的饥饿, 3 个处理组仔鸟的平

均体重均有不同程度的下降, 其中, 无底质组体重损失率为  $6.95\% \pm 2.64\%$ , 细沙组  $7.72\% \pm 2.80\%$ , 沙泥组  $5.30\% \pm 2.41\%$ , 单因素方差分析结果显示各组间体重损失率的差异并不显著( $P>0.05$ , 图 4)。

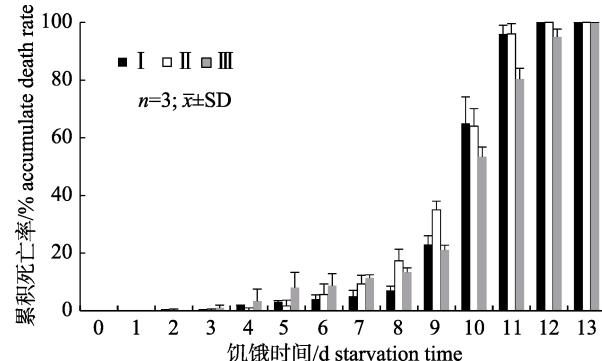


图 3 不同底质条件下金乌贼仔乌累积死亡率的比较  
I : 无底质组; II : 细沙组; III: 沙泥组.

Fig.3 The comparison of accumulate death rate of *Sepia esculenta* juveniles under different substrate conditions  
I : no substrate group; II : fine sand group;  
III: sand-mud group.

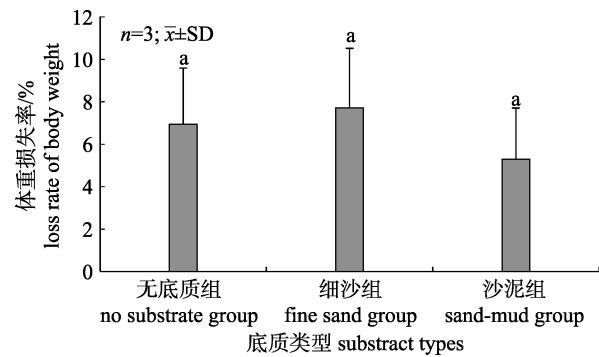


图 4 不同底质条件下金乌贼仔鸟体重损失率的比较  
相同小写字母代表差异不显著( $P>0.05$ ).

Fig.4 The comparison of loss rate of body weight of *Sepia esculenta* juveniles under different substrate conditions  
The same small letters mean no significant difference ( $P>0.05$ ).

### 2.2.4 不同底质条件下仔鸟随饥饿时间的悬浮比例 各处理组仔鸟随饥饿时间的延长, 悬浮于中上水层并不安游动的个体呈增加趋势, 但增长的速度存在差异。单因素方差分析结果表明, 同一饥饿时间段无底质组和细沙组仔鸟的悬浮比例差异不显著( $P>0.05$ ); 饥饿 2~4 d, 沙泥组个体的悬浮比例显著小于其他两组( $P<0.05$ ), 饥饿 6~8 d, 沙泥组的悬浮个体比例显著小于细沙组, 而与无底质组差异不显著( $P>0.05$ , 表 3)。

表3 不同底质条件下金乌贼仔鸟的悬浮比例

Tab. 3 The comparison of suspension ratio of *Sepia esculenta* juveniles under different substrate conditions $n=3; \bar{x} \pm SD; \%$ 

底质类型 substrate type	饥饿时间/d starvation time					
	0	2	4	6	8	10
无底质组 no substrate group	0.3±0.5	13.3±3.5 <sup>a</sup>	41.7±6.4 <sup>a</sup>	77.0±5.3 <sup>ab</sup>	92.7±6.0 <sup>ab</sup>	100
细沙组 fine sand group	0	18.7±2.5 <sup>a</sup>	48.7±1.5 <sup>a</sup>	87.7±5.9 <sup>a</sup>	94.3±3.0 <sup>a</sup>	100
沙泥组 sand-mud group	0	4±2 <sup>b</sup>	18.7±4.5 <sup>b</sup>	66.0±7.2 <sup>b</sup>	80.3±8.5 <sup>b</sup>	100

注: 同列数据后不同的小写字母代表同一时间差异显著( $P<0.05$ ).

Note: Different letters in same column meant significant difference at 0.05 level.

### 2.3 不同温度条件下仔鸟饥饿实验

#### 2.3.1 不同温度条件下仔鸟的初次摄食率和 PNR

实验各处理组仔鸟的初始摄食率均低于10%, 第2 d开始, 随时间延长, 各组的初次摄食率迅速增大, 均在饥饿第5 d左右达到最高(22℃组、28℃组为90%, 25℃组为95%), 随后, 摄食个体的数量急剧下降, 下降的速度表现为28℃组>25℃组>22℃组, 22℃组的摄食率在饥饿第10天时降为40%, 25℃组在饥饿第8天时降为50%, 28℃组在饥饿第7天时降为45%, 因此判断3组仔鸟的PNR时间为9.5 d、8 d和7 d, 分别出现在最高摄食率之后的4.5 d、3 d和2 d(图5)。

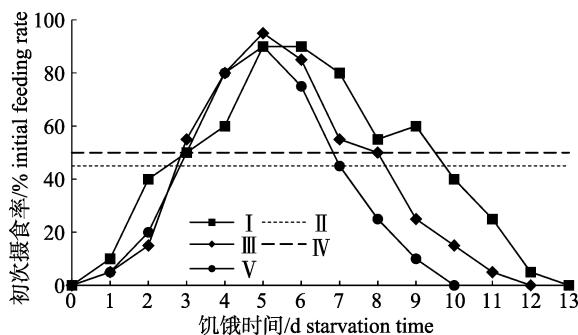


图5 不同温度条件下金乌贼仔鸟初次摄食率的比较

I: 22℃组; II: 22℃、28℃参考线; III: 25℃组;  
IV: 25℃参考线; V: 28℃组。图中参考线为  
相应处理组最高摄食率1/2的数值线。

Fig. 5 The comparison of initial feeding rate of *Sepia esculenta* juveniles under different temperature conditions  
I: 22°C group; II: reference line of 22°C and 28°C group;  
III: 25°C group; IV: reference line of 25°C group;  
V: 28°C group. The reference line in the figure is the numerical line of 50% highest feeding rate.

#### 2.3.2 不同温度条件下仔鸟的累积死亡率 单因素方差分析结果显示, 从饥饿第2天开始, 28℃组

仔鸟在同一天的累积死亡率便显著高于其他两组( $P<0.05$ ), 第11天时全部死亡, 而25℃组和22℃组两组仔鸟的累积死亡率在前8 d差异不显著, 均在10%之下, 从第9天开始, 两组的死亡率迅速增大, 同时, 25℃组仔鸟的累积死亡率开始高于22℃组, 第12天时, 25℃组的仔鸟全部死亡, 第13天时, 22℃组的仔鸟全部死亡(图6)。

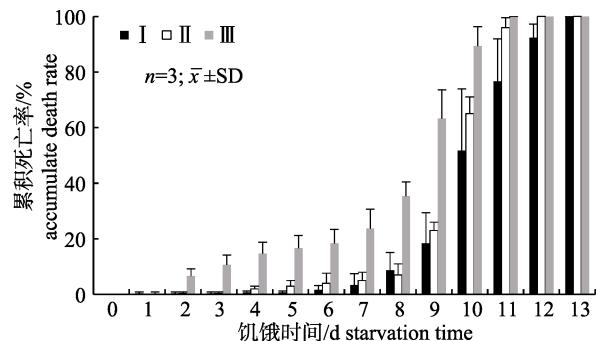


图6 不同温度条件下金乌贼仔鸟累积死亡率的比较

Fig. 6 The comparison of accumulate death rate of *Sepia esculenta* juveniles under different temperature conditions

I: 22℃; II: 25℃; III: 28℃

2.3.3 不同温度条件下仔鸟的体重损失率 经过10 d的饥饿, 3个温度处理组仔鸟的平均体重同样有不同程度的下降。其中, 22℃组体重损失率为 $5.79\% \pm 3.54\%$ , 25℃组为 $6.95\% \pm 2.64\%$ , 28℃组为 $8.90\% \pm 1.65\%$ , 单因素方差分析结果显示各组间体重损失率的差异并不显著( $P>0.05$ , 图7)。

2.3.4 不同温度条件下仔鸟随饥饿时间的悬浮比例 不同温度条件下, 随饥饿时间的延长, 各组仔鸟的悬浮个体逐渐增加。单因素方差分析结果表明, 同一饥饿时间段22℃组的悬浮比例显著小于28℃组( $P<0.05$ ), 而25℃组和28℃组差异不显著( $P>0.05$ ); 饥饿2~4 d期间, 22℃组和25℃组仔

鸟悬浮比例差异不显著, 饥饿 6~8 d 期间, 22℃组显著小于 25℃组(表 4)。

### 3 讨论

#### 3.1 饥饿胁迫下仔乌的行为特征

处于早期发育阶段的仔鱼, 其形态、消化器官等均处于快速生长期, 这些器官的发生、发育速度与其存活与生长及摄食行为习性的变化等密切相关。金乌贼初孵仔乌(1~2 日龄)的胃和胃盲囊颜色较浅, 轮廓模糊, 胃壁纤薄。实验开始 0~1 d, 仔乌的摄食率很低(5%以下)。这与曼氏无针乌贼(*Sepiella japonica*)(初孵幼体摄食率可达 30%)<sup>[4]</sup>相差较大。相关研究表明, 金乌贼初孵仔乌嘴中衔有卵黄, 可维持 1~2 d 的营养供给<sup>[21]</sup>, 因而初孵仔乌的开口摄食率较低。3 日龄左右, 大部分仔乌的胃部结构逐渐发育完善并开始进食, 4 日龄时可以肉眼观察到完整的肝脏轮廓, 皮肤色素斑点不断增多, 颜色不断加深, 随消化器官的功能趋于完整, 于 5 日龄时达到最高的初次摄食率。随饥饿时间的延长, 仔乌逐渐漂浮于水面、无法下潜, 这与曼氏无针乌贼<sup>[4]</sup>和虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)<sup>[3]</sup>的情况类似, 推测由于体内营养物质大量消耗, 身体组分发生相应的变化<sup>[22~23]</sup>, 从而引发身体密

度变化所致。饥饿 6 d 时, 大量仔乌会持续竖起第一对腕, 根据其捕食时会先翘起第一对腕随后弹射出触腕<sup>[24]</sup>的行为特征, 推断此种行为应该是仔乌饥饿后寻食的表现, 其目的是为了使其能够保持一种可以随时发动“攻击”的状态。观察发现, 不同饥饿状态的仔乌在遭遇刺激后的喷墨现象差异显著, 分析认为, 这种现象受其处于索饵的紧张状态和自身活力的综合影响。饥饿的胁迫与压力<sup>[25]</sup>会加剧其不安, 从而受刺激后更倾向于喷墨; 之后随着饥饿时间的延长, 活力逐渐降低, 受刺激后虽有轻微反应但已基本丧失喷墨能力。

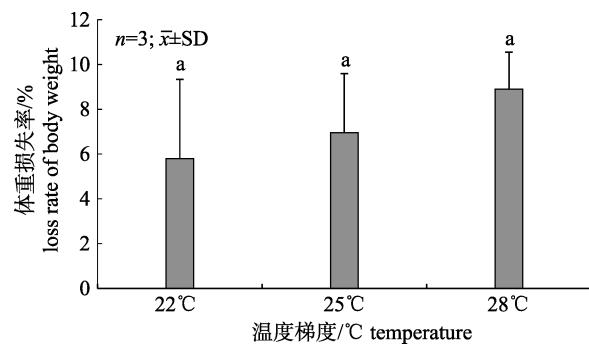


图 7 不同温度条件下金乌贼仔乌的体重损失率比较  
相同小写字母代表差异不显著( $P>0.05$ ).

Fig.7 The comparison of loss rate of body weight of *Sepia esculenta* juveniles under different temperature conditions  
The same small letters mean no significant difference ( $P>0.05$ ).

表 4 不同温度条件下金乌贼仔乌的悬浮比例

Tab. 4 The suspension ratio of *Sepia esculenta* juveniles under different temperature conditions

%; n=3;  $\bar{x} \pm SD$

温度组 temperature	饥饿时间/d starvation time					
	0	2	4	6	8	10
22℃	0	9.3±3.8 <sup>a</sup>	29.3±7.4 <sup>a</sup>	53.7±5.5 <sup>a</sup>	64.3±6.6 <sup>a</sup>	100
25℃	0.3±0.5	13.3±3.5 <sup>ab</sup>	41.7±6.4 <sup>ab</sup>	77.0±5.3 <sup>b</sup>	92.7±6.0 <sup>b</sup>	100
28℃	0	20.7±5.0 <sup>b</sup>	48.7±9.6 <sup>b</sup>	81.3±4.5 <sup>b</sup>	99.3±1.2 <sup>b</sup>	100

注: 同列数据后不同的小写字母代表同一时间差异显著( $P<0.05$ ).

Note: Different letters in same column mean significant difference at 0.05 level.

#### 3.2 底质类型对饥饿胁迫的缓冲作用

金乌贼初孵仔乌有伏底静卧的习性, 只有在受刺激、不安和摄食时才会比较活跃, 由于其绝大部分时间与底质接触, 因此推断不同的底质类型可能会对仔乌代谢水平产生一定影响, 进而影响其饥饿耐受能力, 同时, 水体中上层悬浮个体的比例也可作为其饥饿及对栖息底质不适应的判

别指标。

本实验结果显示, 底质的存在会影响仔乌的饥饿耐受能力, 具体表现为饥饿耐受力由高到低依次为沙泥组、无底质组、细沙组。Howell 等<sup>[6]</sup>的研究表明, 底质可以为鱼类提供躲避的场所, 同时减小其所面临的环境压力, 进而降低呼吸频率和代谢率; 陈为兵等<sup>[26]</sup>认为, 底质可以使水环

境因子变化平稳, 系统稳定性增强, 使环境更有利于水生生物的生长和生存; 张沛东等<sup>[5]</sup>认为, 底质的存在有利于有益生物的生长繁殖, 进而提高水生生物的生长和存活。仔鸟孵化后便伏底, 沙泥底质为仔鸟提供一个相对舒适与隐蔽的环境条件, 增加其环境福利, 降低压力水平, 使其安心伏于水底减少多余的活动, 从而显著降低代谢水平和营养需求, 间接促使其饥饿耐受能力增强, 存活率升高。而细沙组表现出与沙泥底质相反的结果, 其体重损失率高于其他两组, 在饥饿 2~8 d 时, 细沙组悬浮于中上水层的个体比例显著高于沙泥组( $P<0.05$ ), 产生此种现象的原因可能为初孵仔鸟的胴体皮肤纤薄, 呈半透明状态, 而沙粒的粒径相对较大、表面粗糙, 不断地接触和摩擦可能使伏底仔鸟的胴体皮肤产生不适甚至造成损伤<sup>[27-28]</sup>, 从而使其不停地运动以便寻找相对舒适的环境, 行为方式的改变引发新陈代谢水平的变化<sup>[29]</sup>, 导致存活率和饥饿耐受能力降低。

### 3.3 温度环境对仔鸟耐饥饿能力的影响

金乌贼亲体从越冬场向近岸进行生殖洄游持续时间长, 其分批产卵的习性造成早期和晚期出生的仔鸟日龄会相差两个月左右<sup>[30]</sup>, 前后不同时期出生的仔鸟所面临的海域环境温度差异显著, 由此导致的代谢强度不同也会使仔鸟对营养的需求程度不同。由于目前山东省金乌贼放流普遍于 7 月中下旬进行, 此时近岸海域表层水温约为 25℃ 左右, 因此本研究将 25℃ 组作为对照组。

水温是水生变温动物生活史过程中主要影响因素之一<sup>[31-33]</sup>。许多研究显示, 温度会对鱼类的

PNR 时间产生显著影响。周勤等<sup>[34]</sup>研究表明, 在 10.5~19℃ 水温范围内, 温度的升高会影响黄盖鲽 (*Limanda yokohamae*) 仔鱼生长、发育和卵黄囊消耗速率, 使其提前进入 PNR; 杨明生等<sup>[35]</sup>对花斑副沙鮨 (*Parabotia fasciata*) 仔鱼的研究表明, 当实验水温由 22℃ 升高至 30℃ 时, 其 PNR 时间由 9 d 降为 1.5 d; 李秀玉等<sup>[36]</sup>研究认为, 黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*) 仔鱼的 PNR 时间随温度的升高而缩短。本实验结果表明, 仔鸟在 22℃、25℃ 和 28℃ 条件下的 PNR 时间分别为 9.5 d、8 d 和 7 d, 3 组仔鸟的 PNR 时间长短和摄食能力的下降速度存在明显差异。

### 3.4 金乌贼与其他物种的饥饿耐受能力比较

比较不同物种间的饥饿耐受能力, 若仅使用时间长短进行量化往往由于各自实验水温的差异造成数据缺乏可比性, 因此有学者在相关研究<sup>[37]</sup>中引入有效积温(sum of effective temperature)这一概念, 即生物在生长过程中需要一定的总热量, 才能完成某一阶段的发育<sup>[7]</sup>, 其通常为一相对恒定的常数。PNR 有效积温越大则代表物种的饥饿耐受能力愈强。综合分析范帆等<sup>[4]</sup>和乐可鑫等<sup>[3]</sup>的研究结果, 归纳得到表 5, 可以看出, 金乌贼仔鸟的 PNR 有效积温显著高于曼氏无针乌贼和虎斑乌贼幼体, 表明其具有较强的饥饿耐受能力。

通常, 受精卵孵化时间、卵黄囊大小、温度、代谢速率以及物种生态习性的不同是造成饥饿耐力差异的主要原因<sup>[38]</sup>。金乌贼初孵仔鸟规格大、卵黄利用率高以及内源性营养期较长等特点, 使其饥饿耐受能力优于规格较小的曼氏无针乌贼<sup>[21, 39-40]</sup>,

表 5 金乌贼、曼氏无针乌贼和虎斑乌贼幼体饥饿耐受能力的比较

Tab. 5 The comparison of hunger tolerance between *Sepia esculenta*, *Sepiella japonica* and *Sepia pharaonis*

种类 species	实验条件 experimental condition		平均水温/℃ average temperature	饥饿不可逆点/d PNR	PNR 有效积温/(d·℃) sum of effective temperature of PNR
	水温/℃ temperature/℃	pH			
金乌贼 <i>Sepia esculenta</i>	22±1		22	9.5	
	25±1	7.6~8.0	25	8	201
	28±1		28	7	
曼氏无针乌贼 <i>Sepiella japonica</i> <sup>[4]</sup>	27.5~29.0	7.5~8.0	28.25	5.5	155
虎斑乌贼 <i>Sepia pharaonis</i> <sup>[3]</sup>	26.2~28.6	7.9~8.2	26.9	6	161

注: PNR 有效积温(d·℃)= PNR 时间(d)×实验水体平均温度(℃); 金乌贼仔鸟的 PNR 有效积温(201 d·℃)为 3 个温度梯度下的平均值。

Note: sum of effective temperature of PNR(d·℃)= time of PNR(d) × average temperature(℃). The sum of effective temperature of *Sepia esculenta* PNR is the average value of three temperature gradient.

同时, 曼氏无针乌贼的广盐性<sup>[41]</sup>也可能导致其需要更多的能量用以调节体内渗透平衡, 进而影响饥饿耐力。另外, 正确评价不同鱼类的饥饿耐受能力, 应与各自的生活史相结合<sup>[42]</sup>, 例如鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*Aristichthys nobilis*)<sup>[43]</sup>等仔鱼孵化后从饵料相对匮乏的产卵场到饵料丰富的育幼场需要较长时间, 因此这些鱼类用来建立外源性营养期的时间较长; 而生存于环境相对稳定、饵料相对丰富的暖水区域的虎斑乌贼, 其面临的食物压力便会小于金乌贼仔鸟<sup>[44]</sup>, 此外, 物种差异及较高的实验水温也可能导致虎斑乌贼饥饿耐受能力低于金乌贼。与花斑副沙鳅<sup>[35]</sup>仔鱼[全长( $2.73\pm0.10$ ) mm, PNR 为 5.5 d, PNR 有效积温 154 d·℃]、鳀 (*Engraulis japonicas*) 仔鱼(体长 <2.92 mm, PNR 为 6 d, PNR 有效积温 143 d·℃)相比较, 金乌贼仔鸟当属饥饿耐受能力较强的物种。虽然金乌贼的绝对生殖力(1500~2500 粒/只)远低于上述两种鱼类, 但在相同饥饿胁迫下, 其特殊的产卵习性<sup>[30]</sup>和仔鸟较强的耐食能力等繁殖策略能够保证受精卵的孵化率和仔鸟更高的存活率, 加之仔鸟较强的游泳能力和捕食能力<sup>[24]</sup>, 均在一定程度上保证了资源的有效补充。

#### 4 结语

饥饿是导致鱼类早期生活史阶段死亡的主要原因之一<sup>[38]</sup>, 因此研究缓解饥饿的途径对于提高金乌贼放流仔鸟的存活率, 强化增殖放流效果具有重要意义。相对同为头足类的曼氏无针乌贼<sup>[4]</sup>和虎斑乌贼<sup>[3]</sup>, 金乌贼仔鸟的饥饿耐受能力更强, 是进行重点海域增殖放流的优良鱼种。建议择优选择饵料生物丰富、底质条件良好、沉积物粒径较小的沙泥底海域, 根据育苗场仔鸟的孵化状况, 在保证规格符合放流标准的基础上, 可将放流时间适当提前。一方面可避免后期海水高温对其的消极影响, 亦可以使仔鸟提前适应海域环境, 延长耐受饥饿时间, 提高放流群体的存活率。

#### 参考文献:

- [1] Lei S H. Studies on embryonic and larval development of golden cuttlefish (*Sepia esculenta*)[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013. [雷舒涵. 金乌贼胚胎与幼体发育生物学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.]
- [2] Niu C, Zhang X M, Ding P W, et al. Preliminary assessments on growth characteristic, resource distance and *Sepia esculenta* releasing effect in Jiaonan coastal water[J]. Periodical of Ocean University of China, 2017, 47(7): 36-45. [牛超, 张秀梅, 丁鹏伟, 等. 胶南近海金乌贼生长特性、资源分布及增殖放流效果初步评价[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2017, 47(7): 36-45.]
- [3] Yue K X, Wang Y, Peng R B, et al. Effects of starvation and re-feeding on survival rate, growth and digestive enzyme activities of juvenile *Sepia pharaonis*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(6): 2002-2008. [乐可鑫, 汪元, 彭瑞冰, 等. 饥饿和再投喂对虎斑乌贼幼体存活、生长和消化酶活力的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(6): 2002-2008.]
- [4] Fan F, Yin F, Peng S M, et al. Impacts of starvation on biochemical indices and behaviors of *Sepiella maindroni* juveniles[J]. Chinese Journal of Ecology, 2011, 30(10): 2262-2268. [范帆, 尹飞, 彭士明, 等. 饥饿胁迫对曼氏无针乌贼幼体的影响[J]. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2262-2268.]
- [5] Zhang P D, Zhang Q, Zhang X M, et al. The effect of substrate type on survival, growth, and behavior of *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(5): 1079-1086. [张沛东, 张倩, 张秀梅, 等. 底质类型对中国明对虾存活、生长及行为特征的影响[J]. 中国水产科学, 2014, 21(5): 1079-1086.]
- [6] Howell B R, Canario A V M. The influence of sand on the estimation of resting metabolic rate of juvenile sole, *Solea solea* (L.)[J]. Journal of Fish Biology, 1987, 31(2): 277-280.
- [7] Lou A R, Sun R Y, Li Q F, et al. Basic Ecology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2002: 24-25. [娄安如, 孙濡泳, 李庆芬, 等. 基础生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 24-25.]
- [8] Zhen Y J, Chen X Z, Cheng J H, et al. Biological Resources and Environment in the East China Sea Continental Shelf[M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Press, 2003: 722-727. [郑元甲, 陈雪忠, 程家桦, 等. 东海大陆架生物资源与环境[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2003: 722-727.]
- [9] Li J Y. On the breeding and migration of the golden cuttlefish, *Sepia esculenta* Hoyle, living in Yellow Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 1963, (2): 69-108. [李嘉泳. 金乌贼 *Sepia esculenta* Hoyle 在黄渤海的结群生殖和洄游[J]. 山东海洋学院学报, 1963(2): 69-108.]
- [10] Dong Z Z. On the geographical distribution of the cephalopods in the Chinese waters[J]. Oceanologia et Limnologia

- Sinica, 1978, 9(1): 108-118. [董正之. 中国近海头足类的地理分布[J]. 海洋与湖沼, 1978, 9(1): 108-118.]
- [11] Natsukari Y, Tashiro M. Neritic squid resources and cuttlefish resources in Japan[J]. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 1991, 18(3): 149-226.
- [12] Cheng J S, Zhu J S. Study on feeding characteristics and trophic levels of main economic invertebrates in the Yellow Sea[J]. Acta Oceanologica Sinica, 1997, 19(6): 102-108. [程济生, 朱金声. 黄海主要经济无脊椎动物摄食特征及其营养层次的研究[J]. 海洋学报(中文版), 1997, 19(6): 102-108.]
- [13] Wei L Z. Biology of *Sepia esculenta* in the coastal waters of Rizhao[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2005. [韦柳枝. 山东日照近海金乌贼生物学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005.]
- [14] Yagi T. On the growth of the shell in *Sepia esculenta* Hoyle caught in Tokyo Bay[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1960, 26(7): 646-652.
- [15] Wei Z B. Preliminary observation of *S. esculenta* habits[J]. Chinese Journal of Zoology, 1964, 12(3): 132-134. [魏臻邦. 金乌贼生活习性的初步观察[J]. 动物学杂志, 1964, 12(3): 132-134.]
- [16] Hao Z L. Studies on the behavior and marking technology of *Sepia esculenta*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2007. [郝振林. 金乌贼的行为习性及标志技术的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007.]
- [17] Wang L, Zhang X M, Ding P W, et al. Reproductive behavior and mating strategy of *Sepia esculenta*[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2017, 37(6): 1871-1880. [王亮, 张秀梅, 丁鹏伟, 等. 金乌贼繁殖行为与交配策略[J]. 生态学报, 2017, 37(6): 1871-1880.]
- [18] Zhao H J, Wei B F, Hu M, et al. Preliminary study on *Sepia esculenta* oosperm hatching and effects of different adhesion substrates[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2004, 64(3): 64-68. [赵厚钧, 魏邦福, 胡明, 等. 金乌贼受精卵孵化及不同材料附着基附卵效果的初步研究[J]. 海洋湖沼通报, 2004, 64(3): 64-68.]
- [19] Fujita T, Hirayama I, Matsuoka T, et al. Spawning behavior and selection of spawning substrate by cuttlefish *Sepia esculenta*[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1997, 63(2): 145-151.
- [20] Blaxter J, Hempel G. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.)[J]. Journal du Conseil, 1963, 28(2): 211-240.
- [21] Zhou W W, Zheng X D. The spawning pattern of *S. esculenta* and the artificial incubation method to explore and research[J]. Fishery Modernization, 2006(3): 36-37. [周维武, 郑小东. 金乌贼产卵规律及室内人工孵化培育方法探索与研究[J]. 渔业现代化, 2006(3): 36-37.]
- [22] Jobling M. Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of plaice, *Pleuronectes platessa* L.[J]. Journal of Fish Biology, 1980, 17(3): 325-334.
- [23] Stirling H P. Effects of experimental feeding and starvation on the proximate composition of the European bass *Dicentrarchus labrax*[J]. Marine Biology, 1976, 34(3): 85-91.
- [24] Lei S H, Zhang X M, Zhang P D, et al. Studies on the feeding behavior and ability of juvenile *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae)[J]. Periodical of Ocean University of China, 2016, 46(4): 37-42. [雷舒涵, 张秀梅, 张沛东, 等. 金乌贼幼体捕食行为及捕食能力的研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2016, 46(4): 37-42.]
- [25] Li Y Q, Jiang Z Q, Sun Y, et al. Experimental starvation on *Gadus macrocephalus* and definition of the point of no return[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3873-3878. [李艳秋, 姜志强, 孙阳, 等. 太平洋鳕仔鱼饥饿实验及不可逆生长点的确定[J]. 生态学报, 2014, 34(14): 3873-3878.]
- [26] Chen W B, Lu S. Problems and countermeasures of water quality and sediment quality in *Penaeus vannamei* culture[J]. Journal of Aquaculture, 2010(2): 38-41. [陈为兵, 鲁松. 南美白对虾养殖中的水质和底质问题与对策[J]. 水产养殖, 2010(2): 38-41.]
- [27] Gu X L, Zhuang P, Zhang L Z, et al. Substrate preference of juvenile Chinese sturgeon *Acipenser sinensis* captured from Yangtze River estuary[J]. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(2): 213-217. [顾孝连, 庄平, 章龙珍, 等. 长江口中华鲟幼鱼对底质的选择[J]. 生态学杂志, 2008, 27(2): 213-217.]
- [28] Ottesen O H, Strand H K. Growth, development, and skin abnormalities of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) juveniles kept on different bottom substrates[J]. Aquaculture, 1996, 146(1-2): 17-25.
- [29] Caputo F, Oliveira M F, Sergio B, et al. Intrinsic factors of the locomotion energy cost during swimming[J]. Revista Brasileira de Medicina do Esporte, 2006, 12(6): 399-404.
- [30] Hao Z L. Studies on reproductive development and fluorescent marking technology of cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae)[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2010. [郝振林. 金乌贼繁殖、发育及荧光标志技术的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.]
- [31] Wardle C S, Soofiani N M, O'Neill F G, et al. Measurements of aerobic metabolism of a school of horse mackerel at different swimming speeds[J]. Journal of Fish Biology, 1996, 49(5): 854-862.
- [32] Lyytikainen T, Jobling M. The effect of temperature fluctuations on oxygen consumption and ammonia excretion of

- underyearling Lake Inari Arctic charr[J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, 52(6): 1186-1198.
- [33] Thillart G V D, Ginneken V V, Korner F, et al. Endurance swimming of European eel[J]. *Journal of Fish Biology*, 2004, 65(2): 312-318.
- [34] Zhou Q, Wang Y C, Su J X. Effects of water temperature on the growth, development, feeding and PNR of larval marbled (*Limanda yokohamae*)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1998, 5(1): 31-38. [周勤, 王迎春, 苏锦祥. 温度对黄盖鲽仔鱼生长、发育、摄食及 PNR 的影响[J]. 中国水产科学, 1998, 5(1): 31-38.]
- [35] Yang M S, Xiao H B, Zeng L B, et al. Effect of temperature on development, feeding and the point of no return of the larvae of *Parabotia fasciata*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2012, 47(4): 114-120. [杨明生, 肖汉兵, 曾令兵, 等. 温度对花斑副沙鮨仔鱼发育、摄食及不可逆点的影响[J]. 动物学杂志, 2012, 47(4): 114-120.]
- [36] Li X Y, Lin X T, Liao Z H, et al. Effect of temperature on feeding of *Pelteobogrus fulvidraco* larvae[J]. *Ecologic Science*, 2005, 24(3): 243-245. [李秀玉, 林小涛, 廖志洪, 等. 温度对黄颡鱼仔鱼摄食强度及饥饿耐受力的影响[J]. 生态科学, 2005, 24(3): 243-245.]
- [37] Dou S, Masdu R, Tanaka A M, et al. Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae[J]. *Journal of Fish Biology*, 2002, 60(6): 1363-1380.
- [38] Yin M C. Advances and studies on early life history of fish[J]. *Journal of Fisheries of 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.]
- [39] Lei S H, Wu C W, Gao T X, et al. A comparative study of *Sepia esculenta* and *Sepiella maindroni* on embryonic development and ability of salinity tolerance[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(2): 350-359. [雷舒涵, 吴常文, 高天翔, 等. 金乌贼和曼氏无针乌贼胚胎发育及其盐度耐受能力的比较研究[J]. 中国水产科学, 2011, 18(2): 350-359.]
- [40] Chang K M, Wu C W, Lv Z P, et al. Study on embryo development and artificial breeding of *Sepiella maindroni*[J]. *Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science)*, 2009, 28(3): 257-263. [常抗美, 吴常文, 吕振明, 等. 曼氏无针乌贼胚胎发育与人工育苗技术的研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2009, 28(3): 257-263.]
- [41] Yin F, Wang C L, Song W W. Tolerance of *Sepiella maindroni* larvae to environmental conditions[J]. *Journal of Zhanjiang Ocean University*, 2005, 25(4): 39-43. [尹飞, 王春琳, 宋微微. 曼氏无针乌贼幼体生态因子耐受性的研究[J]. 湛江海洋大学学报, 2005, 25(4): 39-43.]
- [42] Chen G Z, Fang Z Q. Effects of starvation on feeding and growth of the larvae of *Tanichthys albonubes*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2007, 42(5): 49-61. [陈国柱, 方展强. 饥饿对唐鱼仔鱼摄食和生长的影响[J]. 动物学杂志, 2007, 42(5): 49-61.]
- [43] Yin M C. Feeding, Growth and Starvation Resistance of Four Yolk Sac Larvae[M]. Beijing: Science Press, 1997: 69-79. [殷名称. 鲢、鳙、草、银鲫卵黄囊仔鱼的摄食生长、耐饥饿能力[M]. 北京: 科学出版社, 1997: 69-79.]
- [44] Ma C H, You K, Li F Q, et al. A study on the relationship of the fish biodiversity and the faunal distribution in the south china sea[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2006, 36(4): 665-670. [马彩华, 游奎, 李凤岐, 等. 南海鱼类生物多样性与区系分布[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2006, 36(4): 665-670.]
- [45] Wan R J, Li X S, Zhuang Z M, et al. Experimental starvation on *Engraulis japonicus* larvae and definition of the point of no return[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2004, 28(1): 79-83. [万瑞景, 李显森, 庄志猛, 等. 鳀鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定[J]. 水产学报, 2004, 28(1): 79-83.]

## Effects of different substrate and temperature on hunger tolerance in *Sepia esculenta* juveniles

WANG Linlong<sup>1</sup>, WANG Zhan<sup>1</sup>, ZHANG Xuemei<sup>1</sup>, ZHANG Xiumei<sup>1,2</sup>

1. Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education; Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Function Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao 266072, China

**Abstract:** Using ecological experimental methods, the effects of starvation on the behavior and morphological features, and the effects of substrate type and different temperatures on starvation tolerance in newly hatched *Sepia esculenta* juveniles were evaluated. The results showed that starvation exerted a significant negative effect on the morphological features, behavior, and activities of juveniles, and all of them died on day 12 of starvation. At a water temperature of 25°C, the point of no-return time (PNR) of the juveniles in the fine sand, no particulate substrate, and sand-mud groups was 7.5 d, 8 d, and 9.5 d respectively, and the accumulated death rate for the first 7 d was marginally different between different substrate groups. However, after 10 d of starvation, the highest death rate was found in the fine sand group and the lowest was found in the sand-mud group. Simultaneously, the weight loss of juvenile *S. esculenta* in the three groups was 7.72%±2.80%, 6.95%±2.64%, and 5.30%±2.41%, respectively. When there were no particulate substrates, the accumulated death rate of the 28°C group was significantly higher than that of the 25°C and 22°C groups ( $P<0.05$ ), and the PNR was 7 d, 8 d, and 9.5 d, respectively. After a 10-d starvation period, the weight of the juvenile *S. esculenta* in the three groups decreased at a rate of 8.90%±1.65%, 6.95%±2.64% and 5.79%±3.54%, respectively, but there were no significant differences in the weight loss between the three groups. The results showed that the sand-mud group with smaller sediment particle size had a positive effect on starvation alleviation in juveniles, but the fine sand group did not. In the temperature range of 22–28°C, the PNR would occur earlier with the increase in water temperature.

**Key words:** *Sepia esculenta*; starvation; starvation tolerance; PNR; accumulated death rate; loss rate of body weight

**Corresponding author:** ZHANG Xiumei. E-mail: gaozhang@ouc.edu.cn