

文章编号: 1674-5566(2013)01-0088-05

## 乌苏里江大麻哈鱼年龄结构及异龄组间生长差异

王继隆<sup>1,2</sup>, 刘伟<sup>1,2</sup>, 唐富江<sup>1,2</sup>, 宋洪建<sup>1,3</sup>

(1. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 黑龙江 哈尔滨 150070; 2. 农业部黑龙江流域渔业资源环境科学观测实验站, 黑龙江 哈尔滨 150070; 3. 东北农业大学 动物科学技术学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

**摘要:** 对乌苏里江大麻哈鱼生殖洄游群体样本进行年龄鉴定和生物学测定, 推算了各年龄段的叉长, 并分析了性成熟年龄组间个体的生长差异性。年龄鉴定结果显示大麻哈鱼由 2<sup>+</sup>, 3<sup>+</sup>, 4<sup>+</sup> 龄群体组成, 雌、雄大麻哈鱼平均年龄分别为 3.43 和 3.24 龄。采用 Von Bertalanffy 生长方程 (VBGF) 拟合了大麻哈鱼各性成熟年龄组个体的叉长生长。基于 VBGF 生长方程的拟合结果, 采用残差平方和 (analysis of the residual sum of squares, ARSS) 分析各年龄组间大麻哈鱼的生长差异性, 结果显示不同性成熟年龄组间的大麻哈鱼生长的差异性显著 ( $P < 0.05$ )。大麻哈鱼低龄组个体叉长生长速度较快, 高龄组个体生长相对较慢, 随着年龄的增加生长速度减慢, 但是末年的生长指标却不是最低。大麻哈鱼的生长发育受遗传、海洋环境条件、种内、种间竞争等因素的共同影响。

**研究亮点:** 通过鳞片观察鉴定了大麻哈鱼回归群体年龄结构, 推算了各年龄段的叉长, 采用 VBGF 方法模拟了大麻哈鱼各年龄组个体的生长, 根据 ARSS 分析了不同性成熟年龄组间个体的生长差异性, 并解释了生长差异的原因。为大麻哈鱼性成熟机制的研究提供基础性数据。

**关键词:** 大麻哈鱼; 性成熟年龄; 生长差异

**中图分类号:** S 932.4

**文献标志码:** A

大麻哈鱼 (*Oncorhynchus keta* Walbaum) 属鲑科 (Salmonidae), 大麻哈鱼属 (*Oncorhynchus*), 是典型的溯河洄游性鱼类, 终生只繁殖一次, 亲鱼繁殖后便逐渐死亡。我国境内分布有 3 种大麻哈鱼: 大麻哈鱼、马苏大麻哈鱼、驼背大麻哈鱼。其中大麻哈鱼是数量最多的一种。大麻哈鱼广泛分布于北太平洋海域及沿岸国家, 洄游至我国境内的大麻哈鱼分为黑龙江及其支流乌苏里江、绥芬河和图们江 4 个地方种群<sup>[1]</sup>, 其中乌苏里江群体数量最多。大麻哈鱼一直是当地渔业的主要作业对象和经济支柱之一, 但是近几十年来我国大麻哈鱼资源量处于衰退状态<sup>[2-3]</sup>。关于大麻哈鱼生殖洄游群体资源量及其基本生物学特征等的研究也逐渐引起国内学者关注。

大麻哈鱼幼鱼在河流中孵出, 随后随水流降河入海, 在海洋中生长发育成熟后溯河洄游至出生地产卵繁殖, 完成其生命周期<sup>[4]</sup>。其特殊的生

长模式引起了国内外学者对其生活史及生长等生物学特征开展相关研究<sup>[4-6]</sup>。作为世界大洋性鱼类大麻哈鱼性成熟年龄和生长情况波动受到国内外广泛关注<sup>[7-8]</sup>, 但是其内在的变动机制尚未明了。一些研究认为大麻哈鱼性成熟年龄和其各年龄间的生长状况有密切的联系<sup>[7]</sup>。我国对大麻哈鱼性成熟年龄和生长等相关的研究较少。因此, 本文拟研究不同性成熟年龄组间大麻哈鱼的生长模式, 分析其生长特征, 为后期大麻哈鱼性成熟机制的研究开展基础工作。

### 1 材料与方 法

样本采捕于黑龙江省抚远县乌苏里江乌苏镇江段大麻哈鱼生殖洄游群体 (图 1), 采捕时间为 2010 年和 2011 年大麻哈鱼生殖洄游期间 (9 月底至 10 月底), 采捕方式为三层流刺网, 网目大小为 12.67 cm。随机采集大麻哈鱼样本, 进行

收稿日期: 2012-04-19

修回日期: 2012-06-19

基金项目: 农业部财政专项物种资源保护项目 (2130135); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (201107)

作者简介: 王继隆 (1984—), 男, 研究实习员, 硕士, 研究方向为渔业资源与环境。E-mail: wjl0321225@163.com

通信作者: 刘伟, E-mail: liuwei\_1020@yahoo.com.cn

现场生物学测量并取背部鳞片 10~15 枚,编号装鳞片袋待观察。

在实验室用 4% 氢氧化钾溶液浸泡鳞片 5 min,然后用清水清洗干净,在显微镜(40×)下观察,CCD 拍照,观察轮纹并计算轮径,年轮鉴定和轮径测量采用常规方法,共得到 346 组有效数据。

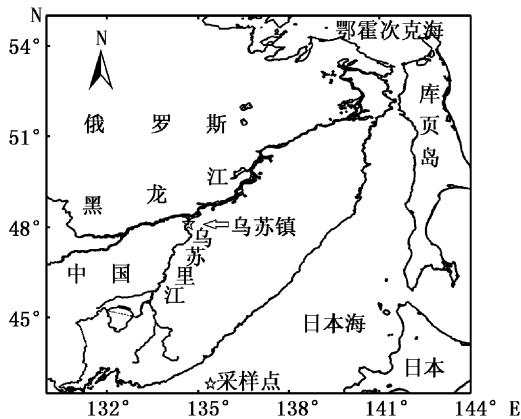


图 1 采样点  
Fig. 1 Station of sampling

通过鳞片年轮观察,不仅鉴定了大麻哈鱼的年龄,还可按下式推算大麻哈鱼各年龄段的叉长,以此来了解各年龄段的生长情况。

$$l_t = l_c + \frac{s_t - s_c}{s_c - s_b} (l_c - l_b) \quad (1)$$

式中: $l_c$  和  $s_c$  分别为大麻哈鱼捕获时的叉长和鳞片鳞径; $l_b$  和  $s_b$  分别为鳞片形成时的叉长和鳞片鳞径; $l_t$  和  $s_t$  分别为  $t$  龄时叉长和鳞径。根据研究资料<sup>[7,9]</sup>,式中  $l_b = 4$  cm;  $s_b = 0.114$  cm。

以各年龄段推算叉长数据为基础,采用 Von Bertalanffy 生长方程(VBGF)拟合大麻哈鱼生长。

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}] + \varepsilon \quad (2)$$

采用最大似然法估计生长模型的参数。假设生长模型残差分布形式为正态分布,对于 VBGF 生长模型,年龄-叉长数据的似然值为:

$$L(\tilde{L}|L_\infty, K, T_0, \sigma^2) = \prod_{i=1}^N \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left\{-\frac{[L_i - f(L_\infty, K, T_0, t_i)]^2}{2\sigma^2}\right\} \quad (3)$$

式中: $L_\infty, K, T_0$  为生长方程参数; $L_\infty$  为渐近叉长; $K$  为生长曲线的平均速率; $t_i$  为假设的理论生长起点年龄, $\varepsilon$  为加性误差(符合正态分布)。

采用 VBGF 对不同性成熟年龄间个体生长分别进行模拟,通过残差平方和(ARSS)方法进行

差异性检验<sup>[10]</sup>。

$$F = \frac{\frac{RSS_p - RSS_s}{DF_{RSS_p} - DF_{RSS_s}}}{\frac{RSS_s}{DF_{RSS_s}}} \quad (4)$$

式中: $RSS_s$  为各性成熟年龄组生长方程的残差平方和; $RSS_p$  为各年龄组混合的残差平方和总和; $DF_{RSS_p}, DF_{RSS_s}$  为模型自由度; $F$  为统计量。

采用相对增长率和生长指标( $G$ ),来反映大麻哈鱼叉生长的特征。计算公式如下<sup>[11]</sup>:

$$\text{相对增长率: } \frac{\Delta L}{L} = \frac{L_n - L_{n-1}}{L_{n-1}} \times 100 \quad (5)$$

$$\text{生长指标: } G = \frac{\ln L_m - \ln L_n}{(t_m - t_n)} \times L_n \quad (6)$$

式中: $\Delta L$  为年叉长绝对增长量; $L_m$  和  $L_n$  为  $t_m$  和  $t_n$  龄时的叉长。数据处理采用 Excel 和 SPSS 19。

## 2 结果

### 2.1 大麻哈鱼性成熟年龄

通过对大麻哈鱼样本现场测量和鳞片观察,得到群体年龄结构和平均叉长(表 1),大麻哈鱼雌雄群体均由  $2^+, 3^+, 4^+$  3 个年龄组个体组成。由于大麻哈鱼出生月份为 1~2 月,捕获时月份为 10 月份<sup>[4]</sup>,因此,推算性成熟年龄为  $2^+, 3^+$  和  $4^+$  大麻哈鱼的捕获时的年龄分别为 2.7, 3.7 和 4.7 龄。雌雄大麻哈鱼的年龄结构不尽相同,雌性个体以  $3^+$  龄为主,平均年龄为 3.43;而雄性个体以  $2^+$  和  $3^+$  龄个体为主,平均年龄为 3.24,雌性个体性成熟年龄比雄性个体偏大。

表 1 大麻哈鱼年龄结构及叉长  
Tab. 1 Age composition and fork length of Chum salmon

年龄组	雌性		雄性	
	数量 n	平均叉长 /cm	数量 n	平均叉长 /cm
$2^+$	56	58.92	76	58.07
$3^+$	127	63.40	78	61.27
$4^+$	5	63.24	4	69.75

### 2.2 生长模拟

根据叉长推算公式(1)计算得到大麻哈鱼各年龄段的叉长,ARSS 分析表明大麻哈鱼雌、雄个体间叉生长的差异性并不显著( $P > 0.05$ )。因此,本文将同性成熟年龄的雌雄个体放在一起进行分析。采用 VBGF 方程模拟各性成熟年龄组

大麻哈鱼的生长,生长参数见表 2。

表 2 各性成熟年龄组大麻哈鱼的生长参数  
Tab. 2 Growth parameters of Chum salmon

生长参数	年龄组		
	2 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>
$L_{\infty}$	114.197 9	90.300 22	131.694
$K$	0.246 816	0.294 191	0.121 422
$T_0$	-0.203 94	-0.276 78	-0.986 99

### 2.3 生长差异

采用 ARSS 对大麻哈鱼 3 个性成熟年龄组间的个体叉长生长差异显著性进行分析,结果表明 2<sup>+</sup>、3<sup>+</sup> 和 4<sup>+</sup> 年龄组间的生长差异性显著(表 3),说明各年龄组间个体的生长模式不同。

表 3 性成熟年龄组间大麻哈鱼叉长生长差异显著性检验

Tab. 3 Comparison of fork length growth between mature age groups of Chum salmon by means of RSS

对比年龄组	$RSS_p$	$RSS_s$	df	F 值	显著性
2 <sup>+</sup> , 3 <sup>+</sup>	25.16	0.70	(1,4)	11.58	$P < 0.05$
3 <sup>+</sup> , 4 <sup>+</sup>	36.76	2.58	(3,6)	13.27	$P < 0.01$
2 <sup>+</sup> , 4 <sup>+</sup>	93.49	1.87	(2,5)	32.60	$P < 0.01$

根据表 2 中大麻哈鱼各年龄组的生长模拟结果,3 个性成熟年龄组个体的生长曲线如图 2 所示,可看出 2<sup>+</sup> 龄组个体生长初始速度最快,3<sup>+</sup> 龄组次之,4<sup>+</sup> 龄组最慢,2<sup>+</sup> 龄组年份间生长速率变化最大,4<sup>+</sup> 龄生长速率变化最小。

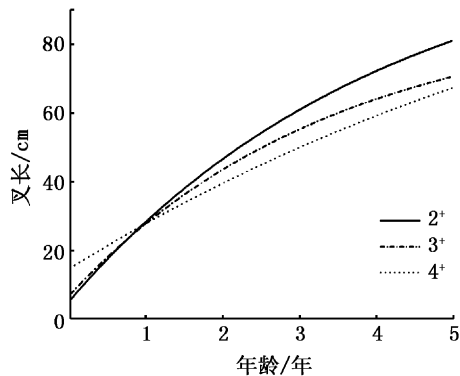


图 2 大麻哈鱼各年龄组的叉长生长曲线  
Fig. 2 Growth curve of fork length of Chum salmon in 2<sup>+</sup>, 3<sup>+</sup>, 4<sup>+</sup> age group

### 2.4 各年龄组叉长生长

大麻哈鱼各年龄组的推算叉长及生长指标如表 4 所示,性成熟年龄大的个体其叉长也越大,但是叉长年际间增长及末年增长随着性成熟

年龄的增加而降低。相同性成熟年龄组中的个体随着年龄的增长,叉长的年间增长逐渐降低。虽然大麻哈鱼生长指标随着年龄的增加而逐渐降低,但是末年的生长指标并不是最低。

表 4 大麻哈鱼各年龄组的叉长生长

Tab. 4 Fork length growth of Chum salmon at different age group

年龄组	年龄	平均叉长/cm	绝对增长/cm	相对增长/%	G
2 <sup>+</sup>	1	29.36			
	2	47.91	18.56	63.21	14.38
	2.7	58.43	10.52	21.95	13.58
3 <sup>+</sup>	1	28.17			
	2	44.51	16.35	58.05	12.89
	3	55.23	10.71	24.06	9.60
	3.7	62.59	7.36	13.33	9.87
4 <sup>+</sup>	1	27.86			
	2	41.04	13.18	47.29	10.79
	3	50.00	8.96	21.83	8.10
	4	59.29	9.29	18.59	8.52
	4.7	66.13	6.84	11.54	9.25

## 3 讨论

### 3.1 大麻哈鱼性成熟年龄

大麻哈鱼具有在淡水河流中出生、海洋中生长发育,性成熟后返回出生地繁殖,以及产卵后即死亡的生命特征。性成熟年龄关系到大麻哈鱼群体繁殖力及个体寿命大小。因此,大麻哈鱼性成熟年龄作为其生物学特征的重要指标一直备受国内外学者的广泛关注<sup>[8, 12]</sup>。太平洋大麻哈鱼性成熟年龄时间序列的波动现象逐渐被揭示,HELLE 等研究发现 20 世纪 80 年代至 90 年代中期,北美大麻哈鱼群体具有性成熟年龄增大、叉长减小的趋势,同样的现象在亚洲大麻哈鱼群体中也有发现<sup>[13]</sup>。我国对大麻哈鱼性成熟年龄的研究也开展了相关工作,50 年代至今的资料<sup>[2, 5]</sup>(表 5)显示大麻哈鱼性成熟年龄也是由 2<sup>+</sup>、3<sup>+</sup>、4<sup>+</sup> 3 个年龄组组成,但是年龄结构变化较大,性成熟年龄有减小的趋势。大麻哈鱼性成熟年龄波动受诸多因素的影响,除了遗传因素外,各年龄段的生长状况也是决定其发育成熟的关键因素<sup>[7]</sup>。MORITA 等通过模型模拟得出大麻哈鱼性成熟年龄和生长速度之间呈负相关关系<sup>[14]</sup>。此结论在太平洋大麻哈鱼种群结构变动研究中得到了验证<sup>[15-16]</sup>。

表 5 乌苏里江大麻哈鱼历年群体年龄组成比较  
Tab. 5 Age composition of Chum salmon over the years

年份	年龄组/%			平均年龄/年
	2 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>	
1952	5.8	49.6	44.6	4.09
1963	17	75	8	3.63
1982	20.2	71.4	7.5	3.54
1996	20.8	74.3	4.9	3.54
2004	20	72	8	3.58
2010-2011	38.2	59.2	2.6	3.35

### 3.2 不同性成熟年龄组的生长

本文通过 ARSS 分析显示大麻哈鱼性成熟年龄组间生长差异性显著 ( $P < 0.05$ ), 不同年龄组个体生长情况如表 4 所述。和大多数鱼类一样, 大麻哈鱼幼鱼快速生长以降低死亡率, 随着年龄的增加生长逐渐减缓。由于环境容纳量的限制, 随着群体资源量的增加逐渐造成种内、种间压力的增大, 因而后期的生长速度减慢<sup>[17-18]</sup>, 这种现象也是长期生态适应的结果。不同性成熟年龄组间的个体表现出不同的生长模式, 性成熟年龄越低生长速度越快(如表 2, 图 2 所示; 其中表 2 中  $K$  值不是直接判断大麻哈鱼生长速度的具体指标, 这是由于  $K$  值表示大麻哈鱼整个生长过程中的平均生长速度。生长方程未对鱼类寿命大小进行限制, 而大麻哈鱼各年龄组的寿命却只有 2.7, 3.7, 4.7 龄)。大麻哈鱼个体间不同的生长模式导致了其生长发育的不一致性。生存环境条件、种内、种间竞争压力是导致大麻哈鱼生长差异的关键因素<sup>[19]</sup>。低性成熟年龄组的个体由于生长环境较好, 种内、种间竞争压力较小, 使其表现出较快的生长模式, 因而性成熟时间较早; 而性成熟年龄大的个体由于生存环境条件差, 生长缓慢、发育迟缓, 因而性成熟时间较晚。

虽然大麻哈鱼随着年龄的增长生长指标呈下降趋势, 但是末年的生长指标却不是最低值(表 4)。有研究发现大麻哈鱼性成熟的关键时期在其生殖洄游前半年或者一年, 此时由于性腺发育的需要, 大麻哈鱼在海洋生活阶段的最后 4 个月所摄取的食物等于其之前所消耗食物的总和, 在海洋生活期的最后 5~6 个月中的体重增加一倍<sup>[20-21]</sup>。虽然所摄取的大部分能量用于性腺发育, 但是叉长生长也得到一定的增加。大麻哈鱼不同性成熟年龄组间个体表现出不同的生长模式, 反之, 不同的生长模式导致了性成熟年龄的

不一致性。除了未知的遗传因素外, 海洋环境、种内、种间压力等生态因素共同影响着大麻哈鱼的生长发育, 因而造成了同代际大麻哈鱼个体之间以及时间序列内个体的性成熟年龄和叉长的波动<sup>[8, 22]</sup>。这种变动趋势也是大麻哈鱼对环境条件的适应性反应。

### 参考文献:

- [1] CHEN J P, SUN D J, DONG C Z, et al. Genetic analysis of four wild chum salmon *Oncorhynchus keta* populations in China based on microsatellite markers [J]. Environmental Biology of Fishes, 2005, 73(2): 181-188.
- [2] 赵春刚, 潘伟志, 陈军, 等. 2004 年乌苏里江大麻哈鱼生殖群体结构研究 [J]. 水产学杂志, 2004, 18(2): 59-64.
- [3] 唐富江, 刘伟, 徐凤龙, 等. 黑龙江水系(中国)秋大麻哈鱼回归群体变动分析 [J]. 上海海洋大学学报, 2010, 19(1): 74-79.
- [4] SALO E O. Life history of chum salmon [M]// Pacific salmon life histories. University of British Columbia Press, Vancouver, B. C.; 231-309.
- [5] 董崇智, 赵志刚, 王金, 等. 乌苏里江大麻哈鱼的溯河生殖群体结构 [J]. 中国水产科学, 1999, 6(3): 5-9.
- [6] SHOKO H M, KENTARO M, HIROYUKI S. Growth of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) correlated with sea-surface salinity in the North Pacific [J]. Journal of Marine Science, 2001, 58(6): 1335-1339.
- [7] KENTARO M, MASA A F. Does size matter most? The effect of growth history on probabilistic reaction norm for salmon maturation [J]. Evolution, 2006, 60(7): 1516-1521.
- [8] VOLOBUAV V V. Long-term changes in the biological parameters of chum salmon of the Okhotsk Sea [J]. NPAFC Bulletin, 2000(2): 175-180.
- [9] FUKUWAKA M, KAERIYAMA M. A back-calculation method for estimating individual growth of juvenile chum salmon by scale analysis [J]. Hokkaido Salmon Hatch, 1994, 48: 1-9.
- [10] CHEN Y, JACKSON D A, HARVEY H H. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in the modeling fish growth data [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1992, 49: 1228-1235.
- [11] 高天祥. 青岛近海青鳞鱼年龄、生长与死亡特征的研究 [J]. 海洋湖沼通报, 1993(4): 86-92.
- [12] RICARDO T, PIERO V, MIGUEL R, et al. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters [J]. Fish Research, 2001, 54(1): 33-50.
- [13] JOHN H H, MARGARET S H. Changes in size and age at maturity of two North American stocks of chum salmon

- (*Oncorhynchus keta*) before and after a major regime shift in the North Pacific Ocean [J]. NPAFC Bulletin, 1998 (1): 81 - 89.
- [14] KENTARO M, SHOKO H M, MASA A F. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2005, 62: 2752 - 2759.
- [15] KAEV A. Dynamics of some biological indexes of *Oncorhynchus keta* in connection with the formation of its numbers [J]. Journal of Ichthyology, 1999, 39(8): 642 - 651.
- [16] YUKIMASA I, SOTO O I, MASAHIDE K, et al. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes [J]. Fisheries and Aquatic Sciences, 1993, 50(2): 290 - 295.
- [17] WILLETTE T M. Foraging behavior of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and size-dependent predation risk [J]. Fisheries Oceanography, 2001, 10(1): 110 - 131.
- [18] FISHER J P, PEARCY W G. Growth of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in the ocean off Oregon and Washington, USA, in years of differing coastal upwelling [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1988, 45(6): 1036 - 1044.
- [19] HYUNJU S, HIDEAKI K, MASAHIDE K. Spatiotemporal change in growth of two populations of Asian chum salmon in relation to intraspecific interaction [J]. Fish Science, 2009, 75(4): 957 - 966.
- [20] RANDAL J S. Physiological Ecology of Pacific Salmon [M]. Vancouver: UBC Press, 1995: 1 - 68.
- [21] HENRY K A. Age and growth study of Tillamook Bay chum salmon (*Oncorhynchus keta*) [R/OL]. Portland, Oregon: Oregon. Fish Commission, 1954, 19: 1 - 27. <http://ir.library.oregonstate.edu/xmlui/handle/1957/2980?show=full>.
- [22] RUGGERONE G T, NIELSEN J L, BUMGARNER J. Linkages between Alaskan sockeye salmon abundance, growth at sea, and climate, 1955 - 2002 [J]. Deep-Sea Research II, 2007, 54(23/26): 2776 - 2793.

## Age composition and growth difference of chum salmon migrating to Ussuri River

WANG Ji-long<sup>1,2</sup>, LIU Wei<sup>1,2</sup>, TANG Fu-jiang<sup>1,2</sup>, SONG Hong-jian<sup>1,3</sup>

(1. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150070, Heilongjiang, China; 2. Key Field Scientific Observation Station of Fisheries Resources and Environment in Heilongjiang River valley, Ministry of Agriculture, Harbin 150070, Heilongjiang, China; 3. College of Animal Science and Technology, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, Heilongjiang, China)

**Abstract:** Age determining and biological parameters measuring were conducted for the chum salmon collected from the stocks migrating to Ussuri River for breeding. Back-calculated fork length was computed and the difference of growth between different maturation age groups was studied based on it. The result showed that the age groups of chum salmon were composed by 2<sup>+</sup>, 3<sup>+</sup>, 4<sup>+</sup> age group, and female and male individuals have different age composition, average age are 3.43 and 3.24 respectively. Von Bertalanffy growth function was used to fit the fork length growth of chum salmon. ARSS (Analysis of the residual sum of squares) was used to judge the difference of chum salmon among the three age groups. The result showed the growth of chum salmon at different maturation age group has significant difference ( $P < 0.05$ ). The stocks at low maturation age group grow faster than the high age groups. With the age increasing growth speed become slower, but the growth index is not the smallest one at the last year in the ocean life stage. Genetic factor, Ocean environment conditions, intra- and interspecific interaction affect the growth of chum salmon all together.

**Key words:** chum salmon; maturation age; growth difference