

doi: 10.7541/2020.101

眼斑双锯鱼仔稚鱼发育异速生长

胡静^{1,2,3} 周胜杰^{1,2,3} 杨蕊^{1,2,3} 陈旭^{1,2,3} 杨其彬^{1,2,3} 马振华^{1,2,3}

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 热带水产研究开发中心, 三亚 572018; 2. 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广州 510300; 3. 三亚热带水产研究院, 三亚 572018)

摘要: 运用生态学 and 传统理论生物学的研究方法, 对孵化后眼斑双锯(*Amphiprion ocellaris*)仔、稚鱼在早期生存和环境适应上的异速生长及器官优先发育生态学意义进行了研究, 以期了眼斑双锯鱼人工繁殖和育苗提供参考资料。以11日龄为眼斑双锯鱼仔、稚鱼的区分时期, 结果表明, 眼斑双锯鱼仔、稚鱼的感觉、摄食和游泳等器官快速分化, 均存在异速生长现象。在头部器官中, 吻长、眼间距、口宽和头高在仔鱼期均为正异速生长, 吻至鳃裂前缘长和眼径为负异速生长。在身体各部位中, 仔鱼期体高、躯干长、尾长、尾柄长、尾柄高和体厚均为正异速生长, 仅头长为负异速生长; 在游泳器官中, 仔鱼期眼斑双锯鱼尾鳍、背鳍、胸鳍、腹鳍和臀鳍均为正异速生长。稚鱼期眼斑双锯鱼头部、躯干及游泳等各器官均为负异速生长。眼斑双锯鱼这些关键器官的异速发育, 对适应环境因子变化具有重要的生态学意义。

关键词: 眼斑双锯鱼; 异速生长; 仔、稚鱼; 早期发育

中图分类号: S965.8

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2020)04-0844-09

眼斑双锯鱼(*Amphiprion ocellaris*), 俗称公子小丑, 隶属于雀鲷科(Pomacentridae)、海葵鱼亚科(Amphiprioninae)、双锯鱼属(*Amphiprion*), 广泛分布于印度—西太平洋地区, 从印度洋东部延伸到印度尼西亚和菲律宾群岛, 从澳大利亚西北部海岸延伸到日本琉球群岛^[1]。20世纪50年代, 眼斑双锯鱼的人工规模化繁育即已取得成功^[2], 近年来随着电影《海底总动员》的播出, 以眼斑双锯鱼为代表的小丑鱼家族知名度急剧上升, 市场价值翻倍增长, 供不应求^[3]。为降低成本、提高养殖效率, 创造更多的价值, 近几十年不少学者开展了小丑鱼的各项研究, 内容囊括早期胚胎发育、营养学、病害学及遗传生物学等^[4-7]。然而, 在鱼类早期发育过程中个体器官受环境因素影响而体现出不同的发育速率, 进而影响仔、稚鱼的运动、摄食及存活生长等生理生态学活动, 因此, 研究仔鱼发育对了解个体早期生活史、指导生产环境调控具有重要意义, 目前未见对眼斑双锯鱼发育异速生长的研究。

异速生长又称相对生长, 普遍存在于生物界, 是动植物适应外界环境而产生的机体各个功能器

官发育不同步的现象^[8]。异速生长概念最早由Snell^[9]提出, 后D'arcy^[10]、Huxley等^[11]分别对其进行了阐述。Huxley等^[11]在研究招潮蟹蟹钳生长发育时首次提出了量化异速生长指数的“简单异速方程”, 即幂函数 $y=ax^b$ (a 为截距, b 为异速生长指数), 该方程广泛运用于机体异速生长研究, 是目前分析研究鱼类早期发育生长模式最常用手段^[12]。有关鱼类异速生长的研究, 国内外相关报道很多, 如云纹石斑鱼(*Epinephelus moara*)^[13]、金眼短鲷(*Nannacara anomala*)^[14]、牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)^[15]、红鳍笛鲷(*Lutjanus erythropterus*)^[16]及大鳞副泥鳅(*Paramisgurnus dabryanus*)^[17]等。研究发现, 鱼类早期发育各个功能器官的生长发育具有一定规律性^[18-20], 即个体早期优先发育与生命活动密切相关的器官, 体现为正异速生长, 后为保证以最小的能量获得最优的生存能力而转为等速或慢速生长^[20-23]。因此, 通过对眼斑双锯鱼仔、稚鱼异速生长的研究, 有助于了解其早期发育阶段对环境的偏好及重要功能器官的发育特性, 相关研究对育苗工作具有重要的实践意义。

收稿日期: 2019-05-30; 修订日期: 2020-03-15

基金项目: 三亚市专项科研试制项目(2018KS16)资助 [Supported by the Special Scientific Research Pilot Project in Sanya (2018KS16)]

作者简介: 胡静(1987—), 女, 硕士研究生; 主要从事海水鱼类苗种繁育研究。E-mail: hijklm123@sina.com

通信作者: 马振华(1981—), 男, 博士研究生, 副研究员; 主要从事海水鱼类苗种繁育研究。E-mail: zhenhua.ma@hotmail.com

1 材料与方法

1.1 实验材料

眼斑双锯鱼苗种由中国水产科学研究院南海水产研究所热带水产研究开发中心人工繁育, 来自同一对亲鱼同一批受精卵, 亲本为野生捕捞后、人工驯养2年个体, 受精卵孵化日期为2018年5月16日。以2尾/L密度养殖于300 L水体玻璃钢桶, 水质参数: 溶氧量 ≥ 6.5 mg/L, 盐度为 32 ± 2 , 水温为 $(28 \pm 1)^\circ\text{C}$, pH 8.0—8.2, 亚硝酸盐含量小于0.03 mg/L, 氨氮含量小于0.01 mg/L, 自然光照。

1日龄(2.97 ± 0.12) mm开始投喂轮虫(*Brachionus rotundiformis*), 密度保持在10—20个/mL直至5日龄(4.36 ± 0.27) mm, 于3日龄(3.75 ± 0.25) mm混合投喂丰年虫, 轮虫密度不变, 丰年虫密度范围保持在20—30个/mL直至9日龄(5.52 ± 0.22) mm。之后仅投喂丰年虫, 密度保持在50—60个/mL直至实验结束。

1.2 研究方法

使用体视显微镜(XTL-165-VT-45X系列连续变倍体视显微镜, 凤凰光学股份有限公司)进行观察、拍照, 后使用配套软件ToupCam以平行或垂直于鱼体水平轴为基准进行长度测量(精确度0.01 mm)。初孵仔鱼1日龄开始每隔一天取样至29日龄, 取样时间为每日上午10:00, 每次取样10尾, 用25 mg/L浓度的丁香酚(New Zealand Ltd)麻醉后, 在体视显微镜下观察其外部各个器官的形态变化并拍照, 剔除畸形苗、保留骨骼健康个体待数据统计。测量指标包括头部部分(吻长、吻至鳃裂前缘长、眼径、眼间距、口宽、头高)、身体部分(头长、体高、躯干长、尾长、尾柄长、尾柄高、体厚)及游泳器官(尾鳍、背鳍、胸鳍、腹鳍和臀鳍)(主要测量参数直观图如图1)。

1.3 数据处理

全长、体质量与日龄的关系采用Brody's生长方程拟合: $y = ae^{bx}$ 来表达, x 为日龄, y 为相应日龄的全长、体质量, a 为常数, b 为Brody's系数。鱼类异速生长模型以Huxley等^[11]提出的方程 $y = ax^b$ 来构建, 其中 b 为异速生长指数, $b=1$ 为等速生长, $b>1$ 为快速增长(正异速生长); $b<1$ 为慢速增长(负异速生长)^[24]。仔稚鱼的划分及生长拐点的确定分别按照Stroband等^[25]和van Snik等^[26]的方法进行, 均得出11日龄为临界点, 以此将眼斑双锯鱼仔、稚鱼生长曲线方程定为 $y = a_1x_1^b$ 、 $y = a_2x_2^b$ 。应用SPSS 19.0统计软件对模型进行非线性回归参数拟合, 并应用EXCEL 2016进行分段回归模型拟合, 以决定系数

R^2 的最大值和残差平方和的最小值为曲线拟合标准, 运用SPSS 19.0统计软件, 采用单因素方差分析方法(ANOVA)进行显著性检测。

2 结果

2.1 眼斑双锯鱼仔稚鱼全长、体质量与日龄的关系

眼斑双锯鱼仔稚鱼全长、体质量与日龄的关系指数方程分别为 $y = 2.97e^{0.06x}$ ($R^2 = 0.957$)、 $y = 0.001e^{0.16x}$ ($R^2 = 0.952$), 拟合可靠性均较高(图2和图3)。眼斑双锯鱼初孵仔鱼全长为(2.86 ± 0.00) mm, 经过30d生长, 全长达到(16.31 ± 1.08) mm, 平均增长率为0.448 mm/d; 眼斑双锯鱼初孵仔鱼体质量为(0.697 ± 0.00) mg, 经过30d生长, 体质量达到(86.1 ± 5.69) mg, 平均增重率为2.85 mg/d。

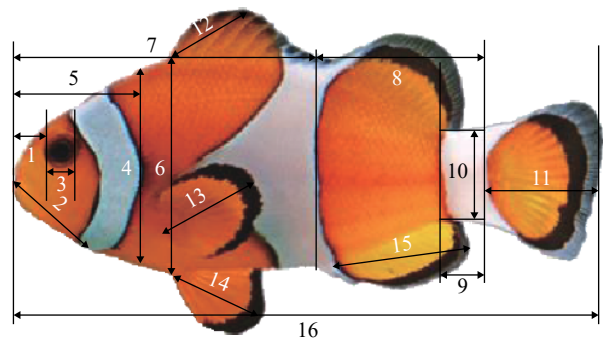


图1 眼斑双锯鱼仔稚鱼形态学量度指标

Fig. 1 Measurements of morphometrics of *A. ocellaris* larvae and juveniles

1. 吻长; 2. 吻至鳃裂前缘长; 3. 眼径; 4. 头高; 5. 头长; 6. 体高; 7. 躯干长; 8. 尾长; 9. 尾柄长; 10. 尾柄高; 11. 尾鳍长; 12. 背鳍长; 13. 胸鳍长; 14. 腹鳍长; 15. 臀鳍长; 16. 全长

1. Snout length; 2. Snout-gill slit distance; 3. Eye diameter; 4. Head height; 5. Head length; 6. Body height; 7. Trunk length; 8. Tail length; 9. Caudal peduncle length; 10. Caudal peduncle height; 11. Caudal fin length; 12. Dorsal fin length; 13. Pectoral fin length; 14. Pelvic fin length; 15. Anal fin length; 16. Total length

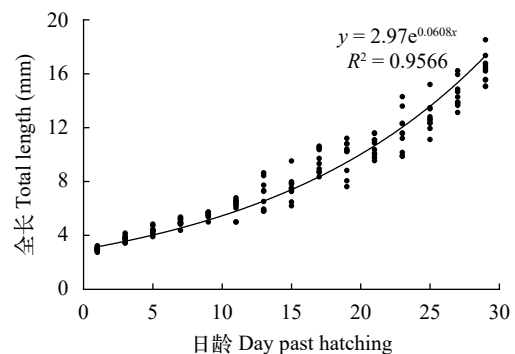


图2 眼斑双锯鱼仔、稚鱼日龄与全长的关系(从1日龄至29日龄)

Fig. 2 Total length of *A. ocellaris* larvae and juveniles from 1 to 29 days post-hatching

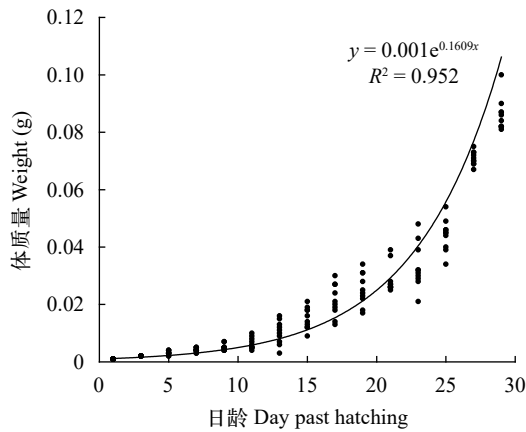


图3 眼斑双锯鱼仔、稚鱼日龄与体质量的关系(从1日龄至29日龄)

Fig. 3 Body weight of *A. ocellaris* larvae and juveniles from 1 to 29 days post-hatching

2.2 眼斑双锯鱼仔、稚鱼发育过程中各器官的异速生长

头部各器官异速生长 眼斑双锯鱼的吻长(图4a)、吻至鳃裂前缘长(图4b)、眼径(图4c)、眼间距(图4d)、口宽(图4e)和头高(图4f)在仔、稚鱼期均表现出了异速生长。异速生长指数 b_1 分别为1.236、0.748、0.768、1.342、1.340和1.517, 6个异速生长指数与1均具有显著性差异($P < 0.05$), 即吻长、眼间距、口宽和头高表现为正异速生长, 吻至鳃裂前缘长和眼径表现为负异速生长; b_2 分别为0.454、0.453、0.337、0.748、0.744和0.509, 各异数生长指数均具有显著性差异($P < 0.05$), 即头部各器官于稚鱼期均表现为负异速生长。故在11日龄前, 眼斑双锯鱼仔鱼的头部器官中吻长、眼间距、口宽和头高均为快速生长, 11日龄后, 头部各器官

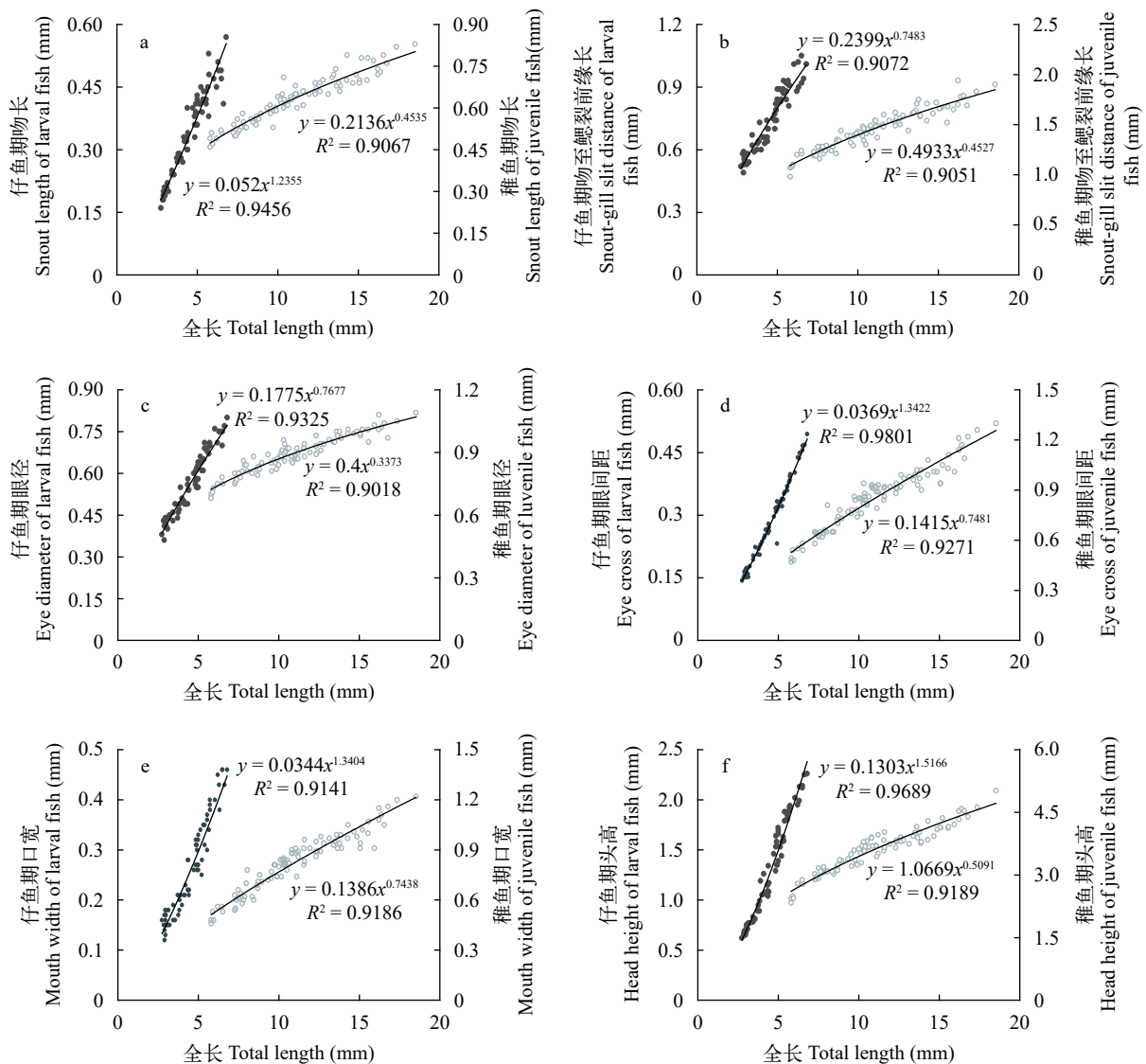


图4 眼斑双锯鱼仔、稚鱼头部各器官异数生长曲线

Fig. 4 Allometric growth curve of head organs in larval and juvenile *A. ocellaris*

均为慢速生长。在11日龄时, 眼斑双锯鱼仔鱼全长为 (6.12 ± 0.63) mm, 此时吻、眼间距、口宽和头高均存在生长拐点($P < 0.05$)。

身体部分的异速生长 眼斑双锯鱼的头长(图 5a)、体高(图 5b)、躯干长(图 5c)、尾长(图 5d)、尾柄长(图 5e)、尾柄高(图 5f)和体厚(图 5g)在仔、

稚鱼期均表现出了异速生长。头长异速生长指数 b_1 为 0.837 ($P < 0.05$), 表现为负异速生长, 其他部分的异速生长指数分别为 1.429、1.415、1.136、1.171、1.888 和 1.332, 与 1 差异显著 ($P < 0.05$), 表现为正异速生长。稚鱼期各部分的异速生长指数 b_2 分别为 0.620、0.492、0.452、0.347、0.509、0.445 和

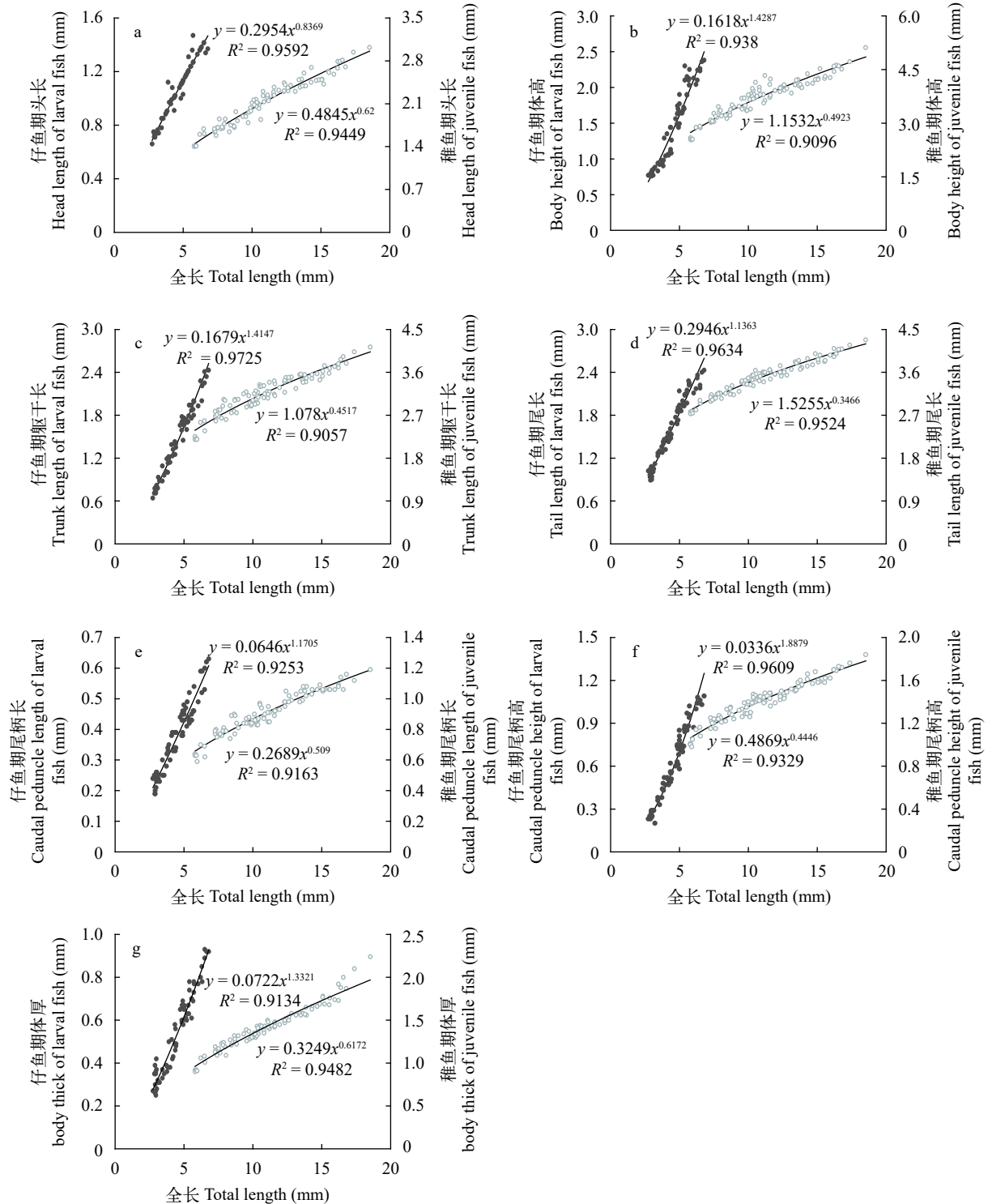


图 5 眼斑双锯鱼仔、稚鱼身体部分异数生长曲线

Fig. 5 Allometric growth curve of body parts in larval and juvenile *A. ocellaris*

0.617, 与1之间存在显著性差异($P<0.05$), 均表现为负异数生长。这说明在身体部分中, 眼斑双锯鱼头长在仔、稚鱼期均为慢速生长, 其他仅在仔鱼期表现为快速生长, 稚鱼期均为慢速生长。体高、躯干长、尾长、尾柄长、尾柄高和体厚在11日龄时存在生长拐点($P<0.05$)。

游泳器官异速生长 眼斑双锯鱼的外部游泳尾鳍(图 6a)、背鳍(图 6b)、胸鳍(图 6c)、腹鳍(图 6d)和臀鳍(图 6e), 在仔、稚鱼期均表现出了异速生长。仔鱼期的尾鳍、背鳍、胸鳍、腹鳍和臀鳍的异速生长指数 b_1 分别为1.887、2.466、3.406、2.679和2.408, 与1均存在差异显著($P<0.05$), 均表现为正异速生长。稚鱼期各鳍条异速生长指数 b_2 分别为0.395、0.856、0.822、0.622和0.724, 与1差异显著($P<0.05$), 均表现为负异速生长。眼斑双锯鱼

的游泳器官在仔、稚鱼的发育存在显著差异, 各鳍条于仔鱼期均快速生长, 稚鱼期均慢速增长, 且各鳍条在11日龄时均存在生长拐点($P<0.05$)。

3 讨论

鱼类发育的早期阶段是育苗成功的关键时期, 常因开口饵料、机械冲击、捕食者及各种环境因素而产生较高死亡率^[27-29], 因此, 在人工养殖条件下, 探究鱼类的发育模式, 以此寻找合适的饲养环境, 使两者相协调, 对提高存活率、确保育苗成功至关重要^[30, 31]。鱼类早期发育过程极其重要而复杂, 各器官经历剧烈、迅速的形态变化, 以适应环境条件变化和摄食、避敌等生理活动需求^[32, 33], 包括捕食、呼吸和运动器官等^[19, 34]。鱼类的异速生长现象是一种自我保护机制, 体现为仔鱼孵化后,

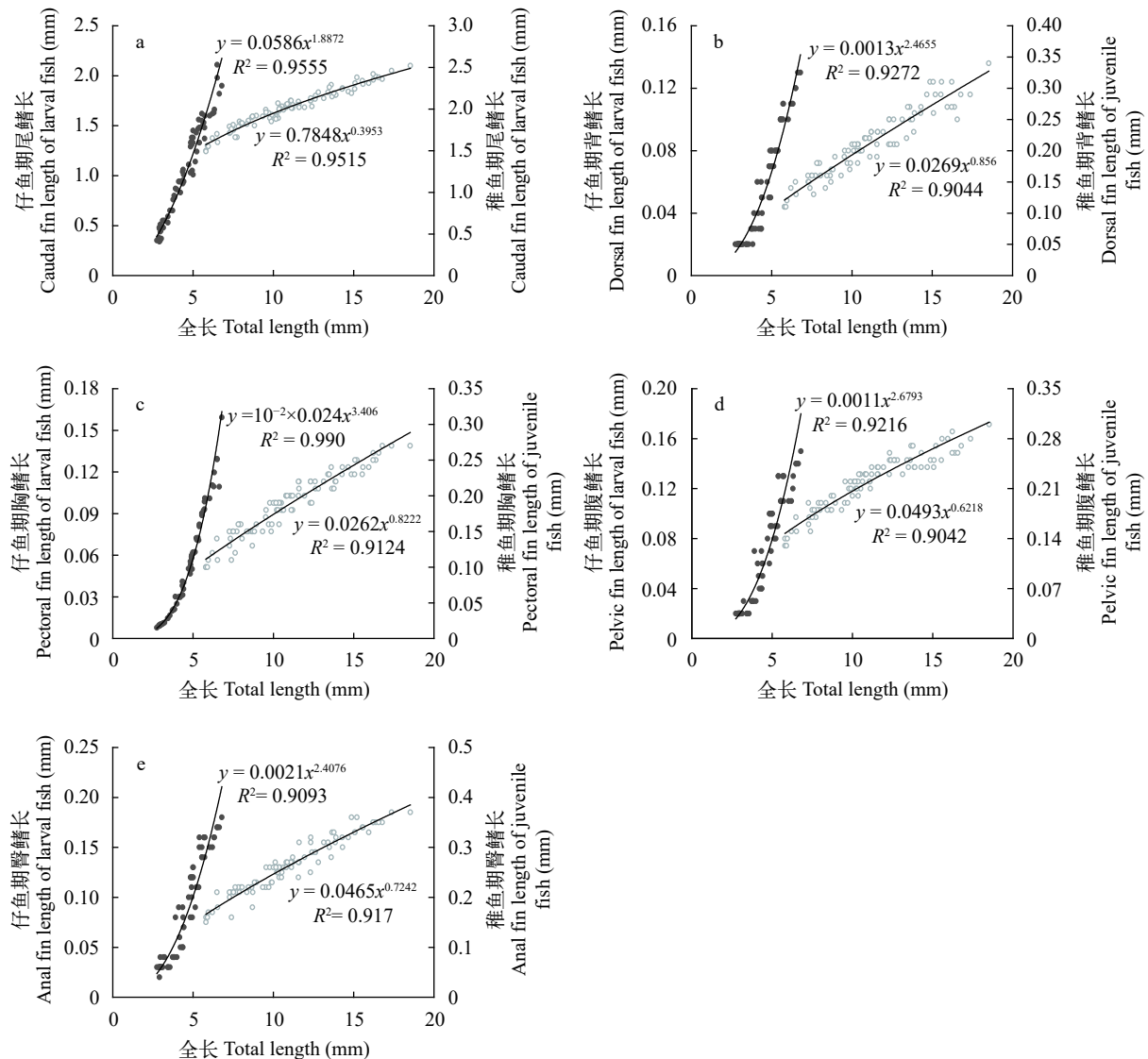


图 6 眼斑双锯鱼仔、稚鱼游泳器官异数生长曲线

Fig. 6 Allometric growth curve of swimming organs in larval and juvenile *A. ocellaris*

对早期存活发挥积极作用的重要功能器官优先发育,表现出快速生长。与本研究结果一致,同时也被大量研究证实^[20, 35, 36]。

3.1 头部器官的发育

水产动物包括鱼类的头部发育与个体视觉、神经及信息处理等的功能行使有关,是摄食、游泳器官发育的基础^[37],眼斑双锯鱼短期内头部(头高)快速生长,为其他器官的发育提供了可能性^[38],吻、眼间距及口宽仔鱼期的快速生长印证了该结论。仔、稚鱼摄食能力的强弱与口、吻的发育和完善程度密切相关,眼斑双锯鱼仔鱼的卵黄囊于孵化当天即消耗殆尽,故需立即进行开口饵料的投喂,避免死亡率的迅速增高。吻、眼间距和口宽在11日龄时出现生长拐点,即眼斑双锯鱼在开口后短期内以上摄食相关器官需继续发育,以适应不同食物大小、提高摄食能力、降低死亡率^[39]。

一般来说,由于视觉与个体摄食、避敌间显著的相关性,视觉器官在大多数鱼类早期发育中应均为正异速生长^[16, 38, 40—42],稚鱼期均为慢速生长,与席丹等^[43]对许氏平鲈(*Sebastes schlegelii*)的研究结果相似,孵化初期即进入慢速生长阶段,这表明眼斑双锯鱼胚胎发育的器官形成期,其眼部发育即已基本完成^[44, 45],具备完善摄食、避敌功能,胚后的慢速发育为其他器官发育提供了更多能量与空间。不同物种眼部发育快慢的差异,可能与其眼睛发育史差异有关^[34]。许氏平鲈为卵胎生生殖,其眼球可能在亲本体内已发育完善,孵化初期既体现为慢速生长,眼斑双锯鱼孵化周期长,胚胎期眼睛即已得到良好发育。眼斑双锯鱼仔、稚鱼的吻、眼间距、口宽和头高在11日龄时均出现拐点,表明了吻、眼间距、口宽和头高的生长已完成了优先发育,进入次要发育阶段。

3.2 身体部分的发育

研究表明,大部分鱼类身体部分的早期模式为头长、尾长呈正异速生长而躯干长呈负异数生长,如西伯利亚鲟(*Acipenser baerii*)^[46]、鲈鲤(*Percocypris pingi*)^[47]、赤眼鲮(*Spualiobarbus curriculus*)^[48]、珍珠龙胆石斑鱼(*E. fuscoguttatus*♀×*E. lanceolatus*♂)^[49]及卵形鲳鲹(*Trachinotus ovatus*)^[40]等,与此不同的是,本研究中眼斑双锯鱼拐点前头长为负异速生长、躯干长为正异数生长,其身体部分这种异数生长模式与许氏平鲈^[43]相似,对比两者生殖方式发现,许氏平鲈为卵胎生、在亲鱼体内停留时间较长,而眼斑双锯鱼孵化周期长(7—10d)、孵化过程亲本具护卵行为,推测在此过程中,两者头部已得到较好发育,而两者头高与头长的异数生长情况相

反,这可能与物种间外部形态差异有关^[50]。多数鱼类躯干部的负异速生长显示了对动力学和低能耗的适应,如鲢(*Micthys miuuy*)^[51]、西伯利亚鲟^[46]及赤眼鲮^[48]等,该生长特征有效的减少了头部和尾部距离,而减少了摄食运动负担、促进了身体平衡。在该研究中,眼斑双锯鱼躯干长、体高和体厚均为快速生长,与加利福尼亚牙鲈(*P. californicus*)^[52]结果相似。这和消化系统的发育及卵黄囊消失时间相关,消化道占据体腔绝大多数空间,使得立体结构纵、横向拉升,确保0日龄卵黄囊即消失的眼斑双锯鱼个体具备足够的消化外源性食物的能力^[16]。眼斑双锯鱼尾长、尾柄长和尾柄高于仔鱼期均处于快速生长状态,一方面,尾部的快速发育为重要游泳器官尾鳍的发育提供了空间,为捕食动力提供了组织基础^[46],另一方面,使得眼斑双锯鱼的后部体型婀娜、摇曳生姿,奠定了其观赏价值高、经济效益显著的基调^[50]。

3.3 游泳器官的发育

眼斑双锯鱼仔、稚鱼尾鳍、背鳍、胸鳍、腹鳍和臀鳍均于11日龄出现生长拐点,且11日龄前均处于快速生长,11日龄后为慢速生长,与多数鱼类游泳器官发育模式相似,如红鳍笛鲷、鲈鲤及赤眼鲮^[16, 47, 48]等,拐点前各鳍条生长迅速,而拐点后显著减慢,这表明眼斑双锯鱼的各外部游泳器官于稚鱼期均已完成了快速生长,能够满足眼斑双锯鱼的快速游泳能力,之后的慢速生长为机体其他部位的发育提供了更多能量^[38]。与多数鱼类孵化后游泳能力弱不同的是,在实验观察中发现,眼斑双锯鱼孵化后活动较强,受触动刺激后游散迅速,聚光效果明显,这可能与其发达的鳍条尤其是尾鳍优势发育有关,是适应环境的结果^[53]。孵化时,眼斑双锯鱼个体卵黄囊即已消耗殆尽,发达的外部游泳器官为外源营养的摄取提供了足够前进动力,对适应外界环境起着积极作用。通过眼斑双锯鱼主要游泳器官(背鳍、胸鳍、腹鳍、臀鳍和尾鳍)的全面分析发现,眼斑双锯鱼孵化初期既具备较强游泳能力,为提升摄食、避敌能力短期内继续快速发育,11日龄游泳器官已经基本完善,运动能力大幅度增加,而美洲鲈(*Alosa sapidissima*)、许氏平鲈、鲈鲤及珍珠龙胆石斑鱼^[34, 43, 47, 49]等分别需13—44d、12—46d、24—4d5及14—23d才进入慢速发育阶段,从发育时间来看,眼斑双锯鱼游泳器官具备显著发育优势。这充分证明了游泳器官在仔鱼早期生长发育中的重要地位,游泳能力的显著提升与对外源营养的需求呈正相关,对自身捕食能力大有裨益。

在外部游泳器官中,尾鳍在鱼类早期发育中最

为重要, 该结论在多种鲷科鱼类^[54-57]的研究中得以体现, 在本研究中亦得到相似结果, 尾鳍较其他鳍条优先发育, 各鳍条初始长度分别为: $(0.45 \pm 0.03, 0.02 \pm 0.00, (0.98 \pm 0.01) \times 10^{-2}, 0.02 \pm 0.00$ 和 $0.03 \pm 0.00)$ mm, 平均增长速度分别为: $(6.857, 0.964, 0.865, 0.893, 1.143) \times 10^{-2}$ mm/d。

本研究对眼斑双锯鱼仔、稚鱼的异速生长特征进行了较为详细的叙述, 亦初步探讨了异速生长对其体型的影响, 研究表明, 眼斑双锯鱼头部、躯干及游泳器官均呈现出异速生长, 并且根据其生理、繁殖特性及各器官功能差异, 既存在与其他鱼类相似的生长模式, 又存在自身独特模式, 从而根据自身情况选择合适的生长发育模式, 以提高自身主动摄食、躲避敌害等能力。有关眼斑双锯鱼异速生长模式的研究, 不仅有助于人为营造合适生长环境、提供适宜饵料, 最大限度提高存活率、摄食率, 还能在形态上进行人为筛选, 提供优质鱼苗, 为眼斑双锯鱼高效养殖提供理论依据。

参考文献:

- [1] Allen G R. Damselfishes of the World [M]. Germany: Mergus Publishers, 1991: 11.
- [2] Wittenrich M L. The Complete Illustrated Breeder's Guide to Marine Aquarium Fishes: Mating, Spawning & Rearing Methods for Over 90 Species [M]. The United States: TFH Publications, New Jersey, 2007: 8.
- [3] Rhyne A L, Tlusty M F, Schofield P J, *et al.* Revealing the appetite of the marine aquarium fish trade: the volume and biodiversity of fish imported into the United States [J]. *PLoS One*, 2012, **7**(5): 1-9.
- [4] Olivotto I, Di Stefano M, Rosetti S, *et al.* Live prey enrichment, with particular emphasis on HUFAs, as limiting factor in false percula clownfish (*Amphiprion ocellaris*, Pomacentridae) larval development and metamorphosis: molecular and biochemical implications [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular Integrative Physiology*, 2011, **159**(3): 207-218.
- [5] Dhaneesha K V, Nanthini Devi K, Ajith Kumara T T, *et al.* Breeding, embryonic development and salinity tolerance of Skunk clownfish *Amphiprion akallopisos* [J]. *Journal of King Saud University-Science*, 2012, **4**(24): 201-209.
- [6] Nanninga G, Mughal M, Saenz-Agudelo P, *et al.* Development of 35 novel microsatellite markers for the two-band anemone fish *Amphiprion bicinctus* [J]. *Conservation Genetics Resources*, 2013, **5**(2): 515-518.
- [7] Siva M U, Marudhupandi T, Haq M A B. Histopathological study of lymphocystis disease virus (LCDV) in cultured false clownfish, *Amphiprion ocellaris* (Cuvier, 1830) and true clownfish, *Amphiprion percula* (Lacepede, 1802) [J]. *Journal of Coastal Life Medicine*, 2014, **2**(4): 264-269.
- [8] Niklas K J. Plant Allometry: The Scaling of Form and Process [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1994: 11.
- [9] Snell O. Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten [J]. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 1892, **23**(2): 436-446.
- [10] D'arcy W T. On Growth and Form [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1917: 10-13.
- [11] Huxley J S, Churchill F B. Problems of Relative Growth [M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1932: 3.
- [12] Zhang Y L, Zhang H L, Wang L Y, *et al.* Allometric growth and ontogenetic changes in nucleic acids and digestive enzymes during the early life stage in fish species: A review [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, **24**(3): 648-656. [张云龙, 张海龙, 王凌宇, 等. 鱼类早期发育阶段异速生长及核酸、消化酶变化的研究进展 [J]. *中国水产科学*, 2017, **24**(3): 648-656.]
- [13] Lu L J, Chen C, Ma A J, *et al.* Studies on the feeding behavior and morphological developments of *Epinephelus moara* in early development stages [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2011, **42**(6): 822-829. [陆丽君, 陈超, 马爱军, 等. 云纹石斑鱼(*Epinephelus moara*)早期发育阶段的摄食与生长特性 [J]. *海洋与湖沼*, 2011, **42**(6): 822-829.]
- [14] Kupren K, Prusińska M, Daniel Ż, *et al.* Early development and allometric growth in *Nannacara anomala* Regan, 1905 (Perciformes: Cichlidae) under laboratory conditions [J]. *Neotropical Ichthyology*, 2014, **12**(3): 659-665.
- [15] Liu Y X, Liu Y, Liu Y J, *et al.* Allometric analysis of body weight and morphological traits for Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. *South China Fisheries Science*, 2016, **12**(1): 36-42. [刘永新, 刘奕, 刘英杰, 等. 牙鲆体质量与形态性状的异速生长分析 [J]. *南方水产科学*, 2016, **12**(1): 36-42.]
- [16] Cheng D C, Ma Z H, Jiang S G. Allometric growth in larval and juvenile crimson snapper *Lutjanus erythropterus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, **41**(1): 206-213. [程大川, 马振华, 江世贵. 红鳍笛鲷仔、稚鱼异速生长 [J]. *水生生物学报*, 2017, **41**(1): 206-213.]
- [17] Zhang Y, Wu Q, Hu W, *et al.* Morphological changes and allometric growth in hatchery-reared Chinese loach *Paramisgurnus dabryanus* (Dabry de Thiersant, 1872) [J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2016, **34**(4): 757-762.
- [18] Katsanevakis S, Thessalou-Legaki M, Karlou-Riga C, *et al.* Information-theory approach to allometric growth of marine organisms [J]. *Marine Biology*, 2007, **151**(3): 949-959.
- [19] Peña R, Dumas S. Development and allometric growth patterns during early larval stages of the spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* (Percoidei: Serranidae) [J]. *Scientia Marina*, 2009, **73**(s1): 183-189.
- [20] Khemis I B, Gisbert E, Alcaraz C, *et al.* Allometric growth patterns and development in larvae and juveniles of thick-lipped grey mullet *Chelon labrosus* reared in mesocosm conditions [J]. *Aquaculture Research*, 2013,

- 44(12): 1872-1888.
- [21] Gisbert E, Asgari R, Rafiee G, *et al.* Early development and allometric growth patterns of beluga *Huso huso* (Linnaeus, 1758) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2014, **30**(6): 1264-1272.
- [22] Herbing I H. Development of feeding structures in larval fish with different life histories: winter flounder and Atlantic cod [J]. *Journal of Fish Biology*, 2001, **59**(4): 767-782.
- [23] Rodriguez A, Gisbert E. Eye development and the role of vision during Siberian sturgeon early ontogeny [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2002, **18**(4-6): 280-285.
- [24] Fuiman L A. Growth gradients in fish larvae [J]. *Journal of Fish Biology*, 1983, **23**(1): 117-123.
- [25] Stroband H W J, Kroon A G. The development of the stomach in *Clarias lazera* and the intestinal absorption of protein macromolecules [J]. *Cell and Tissue Research*, 1981, **215**(2): 397-415.
- [26] van Snik G M J, van den Boogaart J G M, Osse J W M. Larval growth patterns in *Cyprinus carpio* and *Clarias gariepinus* with attention to the finfold [J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, **50**(6): 1339-1352.
- [27] Chen Q, Pan L, Xv Y, *et al.* Environmental conditioning of skeletal anomalies typology and frequency in gilthead seabream (*Sparus aurata* L., 1758) juveniles [J]. *PLoS One*, 2013, **8**(2): 711-715.
- [28] Qin J G. Larval Fish Aquaculture [M]. New York: Nova Science Publishers, 2013: 26, 28, 125.
- [29] Yúfera M. Emerging Issues in Fish Larvae Research [M]. Switzerland: Springer International Publishing, 2018: 98.
- [30] Ma Z H, Qin J G, Hutchinson W, *et al.* Responses of digestive enzymes and body lipids to weaning times in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833) larvae [J]. *Aquaculture Research*, 2014, **45**(6): 973-982.
- [31] Montero I L, Navarro A, Baez D N, *et al.* Genetic parameters and genotype-environment interactions for skeleton deformities and growth traits at different ages on gilt-head seabream (*Sparus aurata* L.) in four Spanish regions [J]. *Animal Genetics*, 2015, **46**(2): 164-174.
- [32] Yúfera M, Pascual E, Polo A, *et al.* Effect of starvation on the feeding ability of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae at first feeding [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1993, **169**(2): 259-272.
- [33] Nogueira L B, Godinho A L, Godinho H P. Early development and allometric growth in hatchery-reared characin *Brycon orbignyanus* [J]. *Aquaculture Research*, 2014, **45**(6): 1004-1011.
- [34] Gao X Q, Hong L, Liu Z F, *et al.* The study of allometric growth pattern of american shad larvae and juvenile (*Alosa sapidissima*) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2015, **39**(3): 638-644. [高小强, 洪磊, 刘志峰, 等. 美洲鲈异速生长模式研究 [J]. *水生生物学报*, 2015, **39**(3): 638-644.]
- [35] Barros B, Sakai Y, Pereira P H C, *et al.* Comparative allometric growth of the mimetic ephippid reef fishes *Chaetodipterus faber* and *Platax orbicularis* [J]. *PLoS One*, 2015, **10**(12): 1-16.
- [36] Deyrestani A, Alavi-Yeganeh M S, Sadeghizadeh M. Length-weight and length-length relationships of six ponyfish species from the Persian Gulf [J]. *Croatian Journal of Fisheries*, 2015, **73**(4): 67-69.
- [37] Wang Y F, Xiao Z E, Liu Q H, *et al.* Allometric growth pattern during early ontogeny of spotted knifejaw (*Oplegnathus punctatus*) [J]. *Marine Science*, 2016, **40**(5): 43-48. [王雨福, 肖志忠, 刘清华, 等. 斑石鲷早期发育的异速生长模式 [J]. *海洋科学*, 2016, **40**(5): 43-48.]
- [38] Liu Y J, Cheng D C, Zhou S J, *et al.* Allometric growth in larval and juvenile *Lates calcarifer* [J]. *Marine Fisheries*, 2018, **40**(2): 179-188. [刘亚娟, 程大川, 周胜杰, 等. 尖吻鲈仔、稚鱼异速生长研究 [J]. *海洋渔业*, 2018, **40**(2): 179-188.]
- [39] Osse J W M, van den Boogaart J G M, van Snik G M J, *et al.* Priorities during early growth of fish larvae [J]. *Aquaculture*, 1997, **155**(1/4): 249-258.
- [40] Yang Q B, Ma A H, Cheng D C, *et al.* Allometric growth in larval and juvenile golden pompano *Trachinotus ovatus* [J]. *Fisheries Science*, 2017, **36**(3): 259-266. [杨其彬, 马振华, 程大川, 等. 卵形鲳鲹仔稚鱼异速生长的研究 [J]. *水产科学*, 2017, **36**(3): 259-266.]
- [41] Lima A R A, Barletta M, Dantas D V, *et al.* Early development and allometric shifts during the ontogeny of a marine catfish (*Cathorops spixii*-Ariidae) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2012, **28**(2): 217-225.
- [42] Martínez-Montañó E, González-Álvarez K, Lazo J P, *et al.* Morphological development and allometric growth of yellowtail kingfish *Seriola lalandi* V. larvae under culture conditions [J]. *Aquaculture Research*, 2016, **47**(4): 1277-1287.
- [43] Xi D, Zhang X M, Lü H J, *et al.* Studies on the early allometric growth pattern of black rockfish *Sebastes schlegelii* [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2014, **44**(12): 28-34. [席丹, 张秀梅, 吕红健, 等. 许氏平鲉早期异速生长模式的研究 [J]. *中国海洋大学学报*, 2014, **44**(12): 28-34.]
- [44] Ju C X, Li Y, Liu H, *et al.* Morphological observation on embryonic development of *Amphiprion ocellaris* [J]. *Marine Fisheries*, 2014, **36**(1): 8-15. [鞠晨曦, 李云, 刘红, 等. 眼斑双锯鱼胚胎发育的形态学观察 [J]. *海洋渔业*, 2014, **36**(1): 8-15.]
- [45] Zhang W, Sun Z B, Ma A J, *et al.* Studies on comparative embryology and discussion of evolution in four varieties of *Amphiprion* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2018, **49**(3): 671-681. [张薇, 孙志宾, 马爱军, 等. 双锯鱼属(*Amphiprion*)四种鱼种比较胚胎学研究和进化探讨 [J]. *海洋与湖沼*, 2018, **49**(3): 671-681.]
- [46] Zhuang P, Song C, Zhang L E, *et al.* Allometric growth of artificial bred Siberian sturgeon *Acipenser baeri* larvae and juveniles [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(4): 681-687. [庄平, 宋超, 章龙珍, 等. 全人工繁殖西伯利亚鲟仔稚鱼发育的异速生长 [J]. *生态学杂志*, 2009, **28**(4): 681-687.]
- [47] He Y F, Wu X B, Zhu Y J, *et al.* Allometric growth pattern of *Percocypris pingi pingi* Larvae [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2013, **48**(1): 8-15. [何勇凤, 吴兴兵, 朱永

- 久, 等. 鲈鲤仔鱼的异速生长模式 [J]. 动物学杂志, 2013, **48**(1): 8-15.]
- [48] Chen F C, Li X H, Li J, *et al.* Allometric growth of *Spualio-barbus curriculum* larvae and juveniles in Zhaoqing reach of Pearl River [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2015, **3**(1): 103-109. [陈方灿, 李新辉, 李捷, 等. 珠江肇庆江段赤眼鳟开口后仔、稚鱼的异速生长分析 [J]. 广东农业科学, 2015, **3**(1): 103-109.]
- [49] Yu H H, Li Y L, Chen C, *et al.* Feeding habits and growth characteristics of larval, juvenile, and young F1 of *Epinephelus fuscoguttatus* (♀)×*E. lanceolatus* (♂) [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, **22**(5): 968-977. [于欢欢, 李炎璐, 陈超, 等. 棕点石斑鱼(♀)×鞍带石斑鱼(♂)杂交F1仔、稚、幼鱼的摄食与生长特性分析 [J]. 中国水产科学, 2015, **22**(5): 968-977.]
- [50] Zhan J M, Wang B Q, Gu W, *et al.* Statistical comparison for different strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in growth allometries [J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University*, 2015, **33**(1): 59-66. [詹金绵, 王炳谦, 谷伟, 等. 不同虹鳟品系异速生长的比较分析 [J]. 上海交通大学学报, 2015, **33**(1): 59-66.]
- [51] Shan X J, Dou S Z. Allometric growth of croaker *Miichthys miiuy* larvae and juveniles and its ecological implication [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2009, **40**(6): 714-719. [单秀娟, 窦硕增. 鲈鱼(*Miichthys miiuy*)仔、稚鱼发育生长方式及其生态学意义 [J]. 海洋与湖沼, 2009, **40**(6): 714-719.]
- [52] Gisbert E, Merino G, Muguet J B, *et al.* Morphological development and allometric growth patterns in hatchery-reared California halibut larvae [J]. *Journal of Fish Biology*, 2002, **61**(5): 1217-1229.
- [53] Voje K L, Hansen T F, Egset C K, *et al.* Allometric constraints and the evolution of allometry [J]. *Evolution*, 2014, **68**(3): 866-885.
- [54] Matsuoka M. Development of the skeletal tissues and skeletal muscles in the red sea bream [J]. *Bulletin Seikai regulatory of Fisheries Research Laboratory*, 1987, **65**(9): 1-114.
- [55] Koumoundouros G, Divanach P, Kentouri M. Osteological development of the vertebral column and of the caudal complex in *Dentex dentex* [J]. *Journal of Fish Biology*, 1999, **54**(2): 424-436.
- [56] Koumoundouros G, Sfakianakis D G, Maingot E, *et al.* Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Diplodus sargus* (Teleostei: Perciformes: Sparidae) [J]. *Marine Biology*, 2001, **139**(5): 853-862.
- [57] Sfakianakis D G, Koumoundouros G, Divanach P, *et al.* Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Pagellus erythrinus* (L. 1758). Temperature effect on the developmental plasticity and morpho-anatomical abnormalities [J]. *Aquaculture*, 2004, **232**(1-4): 407-424.

ONTOGENETIC ALLOMETRY IN LARVAL AND JUVENILE CLOWN ANEMONEFISH *AMPHIPRION OCELLARIS*

HU Jing^{1,2,3}, ZHOU Sheng-Jie^{1,2,3}, YANG Rui^{1,2,3}, CHEN Xu^{1,2,3}, YANG Qi-Bin^{1,2,3} and MA Zhen-Hua^{1,2,3}

(1. Tropical Fisheries Research and Development Center, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Sanya 572018, China; 2. Key Lab. of South China Sea Fishery Resource Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture, Guangzhou 510300, China; 3. Sanya Tropical Fisheries Research Institute, Sanya 572018, China)

Abstract: Ecological and traditional theoretical biology experiments were conducted to study the allometric growth of larval and juvenile clown anemonefish *Amphiprion ocellaris* at their early life stage, thus providing fundamental data in artificial propagation of clown anemone fish. The 11th day post hatch of fish was the junction between the larval and juvenile clown anemone fish. The results indicated that organs of feeling, feeding, and swimming developed and differentiated rapidly with allometric patterns during the larval and juvenile stage. As for head organs, snout length, eye cross, mouth width and head height exhibited positive allometric growth in larval stage, while the snout-gill slit distance and eye diameter exhibited negative allometric growth. As for torso region organs, body height, trunk length, tail length, caudal peduncle length, caudal peduncle height and body thick exhibited positive allometric growth in larval stage, and only head length exhibited negative allometric growth. As for swimming organs, caudal fin, dorsal fin, pectoral fin, pelvic fin and anal fin all exhibited positive allometric growth. In juvenile stage, the head, torso and swimming organs of the clown anemone fish were all negative allometric growth. The allometric development of the key organs of clown anemone fish has important ecological significance for adapting to changes in environmental factors.

Key words: Clown anemone fish *Amphiprion ocellaris*; Allometric growth; Larval and juvenile fish; Early development