

综 述

鱼类仔鱼期的摄食和生长

FEEDING AND GROWTH OF THE LARVA STAGE OF FISH

殷名称

(上海水产大学, 200090)

Yin Mingcheng

(Shanghai Fisheries University, 200090)

关键词 鱼类、仔鱼期、摄食、生长

KEYWORDS fish, larva stage, feeding, growth

本世纪六十年代以来,围绕着决定鱼类早期存活的生态学因子所展开的鱼类早期生活史(Early Life History of Fish, ELHF)研究,在国际上受到了普遍重视[殷名称, 1991a];而近代鱼类养殖业的发展,苗种培育的需要,又为ELHF研究注入了新的内容和动力。由于鱼类早期生长的细微差别对其存活以及整个生活史阶段的生长,有着不可估量的影响;而仔鱼期的生长率尽管受到一系列外界因子的影响,但热量摄入(摄食)和温度可能是最至关重要的。而且,在ELHF研究领域,营养相关历来被认为是影响鱼类早期生命力的一个主要相关。因此,研究鱼类仔鱼期摄食、生长和存活的内在关系,现已成为当前国际ELHF前沿研究的主要内容之一。

1 仔鱼期的定义

卵生硬骨鱼类的仔胚从卵膜中孵出,便进入了仔鱼期(larva stage);而当仔鱼发育到体透明等仔鱼特征消失,各鳍鳍条初步形成,特别是鳞片形成开始,标志着仔鱼期结束。初孵仔鱼大多有一个大的卵黄囊作为营养来源,特别称为卵黄囊期(yolk-sac stage),[Kendall, Tr. 等, 1984]。仔鱼在卵黄囊期完成一系列与摄食、消化相关的器官功能发育,从而具备条件从内源卵黄营养转入外源摄食营养。卵黄囊仔鱼大多在卵黄耗尽前的短期内开始向外界摄食,因而构成一个内源和外源营养共存的混合营养期(mixed feeding stage)。多数源自浮性卵的海洋仔鱼此期仅数小时到3天[Yin和Blaxter, 1987]。抵达初次摄食期(first feeding stage)的仔鱼,如不能建立外源摄食,便进入饥饿期(starvation stage),[Blaxter和Hempel, 1963];建立外源摄食的仔鱼,其随后持续时间的长短,大多在数天到数月(欧洲鳎可长达2—4年)之间。最后,仔鱼经历一个变态期(transformation stage)而进入稚、幼鱼期[Kendall, Tr. 等, 1984]。

2 摄食效率和摄食率

初次摄食仔鱼大多具备色素完善、发育良好和可动的双眼,依靠视觉搜索、选择和捕食活的饵料生物。

收稿日期:1994-09-01.

许多仔鱼对食饵所构成的球形视野敏感区的直径约为10mm,即进入这一区域的食饵对象都能引起仔鱼向前猛扑的摄食反应。但是,这种摄食反应可能由于食饵逃避,或其它刺激的存在而被阻断。只有部分原发的摄食反应能够以猛扑完成;而完成的摄食反应,也不一定全部能够扑食到食物。Braun[1978]提出,仔鱼的摄食效率(feeding effectiveness),可以用成功扑食到食饵对象的反应次数,占完成的反应次数的百分数表示。所以,摄食效率反映了仔鱼与食饵对象相遇后,成功摄取食饵对象的机率。摄食效率随种类而不同,是与仔鱼捕食和游泳等器官的形态功能特点相关的。例如,口裂大、上下颌坚强有力、游泳能力强的狗鱼仔鱼,其初次摄食效率可达30%,而仔鲢仅1%。而后,摄食效率随发育天数而增加;这既反映仔鱼捕食器官发育愈益完善,也表明有经验仔鱼的捕食本领要比没有经验的初次捕食仔鱼强。欧美文献提到仔鱼的摄食率(feeding rate),通常有两种意义:在一份仔鱼样品中,消化道含有食饵的仔鱼所占的百分数,又称摄食发生率(feeding incidence);而所检查的每尾仔鱼,其消化道所含食饵生物的平均个数,也称摄食比率(feeding ratio)。摄食率,在许多场合仅指摄食发生率;而摄食比率通常又称平均摄食量或摄食强度。仔鱼的摄食强度大都用食饵对象的个数,而不用重量表示。摄食发生率和摄食强度取决于摄食效率。那些与食饵对象相遇后,成功摄取机率高的仔鱼,其摄食发生率和强度亦高。

摄食发生率和摄食强度通过摄食实验确定[殷名称,1991b]。将仔鱼样本移入特定饲养箱,再加一定密度的食饵对象;然后将饲养箱置于恒温室,或保持自然水温4小时。摄食强度通过:1)抽样镜检饲养箱内食饵密度变化,先求出投饵量与剩饵量之差,再以每尾仔鱼平均摄食量表示;2)将仔鱼取出,逐尾镜检并计数每尾仔鱼透明肠管内食饵对象的个数,再以平均数表示。肠管内含食饵对象(数目不计)的仔鱼尾数占总尾数的百分率,即为摄食发生率。摄食效率则需要通过室内录像系统获得确定。先将仔鱼样本和食饵对象移入一有机玻璃容器内,仔鱼的摄食活动由位于容器上方的电视相机摄录在录像带上,光源由位于容器下方的红外放射两极管提供。最后在放大的监察屏幕上分析录下的图象确定摄食效率。主要实验装置参见Batty[1983],殷名称和Blaxter[1989]。

3 食饵选择性

决定食饵对象是否被仔鱼喜好的最主要特征是大小。许多鱼类的仔鱼整个地的一端吞食食饵对象,因此,最适合的测量食饵大小的方法是测量食饵个体的宽度(包括附肢在内的最大宽度),而能被摄取的食饵大小(宽度)的上限由仔鱼的口裂及其宽度(左右口角之间的最大宽度)决定。仔鱼初次摄食对象常见有纤毛虫、裸甲藻、鞭毛藻、轮虫、贝类的担轮幼虫、挠足类和枝角类的幼体、卤虫幼体或其它甲壳类卵和幼体等。在人工饲养条件下,微胶囊形式的配合饵料被证实能被初次摄食仔鱼成功摄取[Appelbaum,1985]。仔鱼摄取食饵大小的下限部分是由仔鱼的代谢需要决定的。Hunter[1980]报道,只用单一大小级别的食饵饲养仔鱼,其生长最终会达到搜索和捕捉食饵耗能超过食饵对象的热值阶段,从而危及仔鱼进一步生长和存活。

多数仔鱼的口裂增大与其体长成比例,因而特定种食谱中食饵大小的范围、均值和最大值常随仔鱼体长而增加。但是,食饵大小范围的下限和均值的上升相对较慢,这是仔鱼扩大食饵范围的生态适应。由于自然水域各种食饵颗粒的密度与大小呈反相关,摄取大的食饵必须搜索大得多的水容量。因此,这一生态适应特征还具有重要的能量效应。

食饵类型(种或种类特征)的选择,也是仔鱼选择食饵对象的一个重要方面。许多采自海上的仔鱼胃内含物分析证实:一些特定的食饵种类,从大小及其在水体中密度来说,应当具有优先的选择性,但结果却没有。当然,这种分析的正确性,还在于分析仔鱼胃内含物时,是否考虑到它们与不同类型食饵对象的相对相遇频率。此外,仔鱼对食饵类型的选择还受时间和地点的影响,这通常反映了不同时间和地点食饵生物组成的变化。

食饵的营养价值和消化性,通过影响仔鱼的生长和存活,对仔鱼以后的摄食效率会产生影响。例如,在用贝类幼虫饲养初次摄食期仔鱼时,若时间延误,幼虫发育到面盘幼虫时,就失去营养价值。据观察:面盘幼虫长有一个钙化壳,它们可以通过仔鱼消化道而不被消化,对仔鱼的生长几乎不起作用。Hunter[1980]以不同营养价值的食饵饲养鲭和鲱的仔鱼,获得不同的生长率,并影响仔鱼最后存活。还有,卤虫幼体饲养海水

仔鱼成败的例子均有,其原因主要是不同来源的卤虫质量不一。因此,网捕的天然浮游生物,由于含有营养成分不同的各种微小生物,在仔鱼早期饲养中作为添加的食饵来源,现已被认为十分重要。

4 相遇频率

仔鱼的摄食效率还依赖于仔鱼与可能的食饵对象的相遇频率。相遇频率主要由食饵密度,仔鱼和食饵对象的游速以及小规模的风扰乱(Turbulent)速度决定。Braun[1978]比较,两组白鲑仔鱼的摄食效率:A组始终有充足的食饵,而B组仅开始时有充足的食饵。结果发现在卵黄囊消失头8d内,两组摄食效率均为3%,但到9—11d,A组提高到21%,而B组仍停留在原有水平。摄食强度与水体中饵料密度相关,在实验生态学中早已明确,但这在野外调查中见到很少。因为这种调查要求对仔鱼及其食饵对象两者采取基本同步的采样。Ellertsen等[1989]报道:挪威Lofoten仔鳕以挠足类幼体为主食,每尾仔鱼所吃幼体的平均数目与水体上层该种幼体的平均密度之间的相关,符合按食物可获性描述食物消耗率的Ivlev[1961]曲线,即摄食强度增加随幼体密度增加到10个/l为止,而后保持相对的稳定。

在饵料密度较低的情况下,仔鱼游速决定搜索水体的容量,是决定相遇频率的重要因子之一。因为,仔鱼视觉对一定大小食饵对象的最大侧面感知(反应)距离 R_{max} 和巡游速度SS是可以测定的[般名称和Blaxter,1989]。所以仔鱼在一定时间内搜索水体容量就可以按Eggers[1977]提出的鱼类视野反应容量模型(reactive field volume model)预测。摄食强度在许多研究中均显示随仔鱼体长而迅速增加,这与仔鱼随体长而迅速增加的胃容量以及游泳和搜索能力相一致。不过,对于某些种类,如鲱鳕类仔鱼,其摄食强度和增长率在变态期可以下降[Creutzberg等,1978]。

Rothschild和Osborn[1988]认为:仅用食饵密度、游泳能力和搜索水量来解释仔鱼的摄食发生率和摄食强度的变化是不够的,而小规模风扰乱速度在确定浮游生物捕食者和被食者的相遇频率方面是一个明显的因子。Sundby和Fossum[1989,1990]再次考察了Lofoten仔鳕的资料,提出以下公式,以确定风扰乱对仔鱼摄食的影响:

$$F = F_{max}(1 - e^{-bc})$$

式中,F是摄食强度, F_{max} 是最大摄食强度,C是挠足类幼体密度,bc代表相遇率,系数b包括了风扰乱速度以及仔鱼和食饵对象的相对游速。作者不仅进行了实验生态学研究,而且将在25m以上水体分层进行的20次摄食强度和幼体密度的实测结果,按扰乱参数= W^3/N_{5-25} 分为三个组别。 W^3 表示采样前8小时平均风速的立方, N_{5-25} 表示在5—25m水层水体稳定性量度(即Brunt-Vaisala频率均值)。风速从6m/s降为2m/s时,三个组别扰乱参数分别在0.9—2.27,0.3—0.9和0—0.3之间。然后将每组别的资料经函数分析确定系数b。三个组别的b值显著不同,b值随风速(扰乱参数)增加。 $b_{(6m/s)}/b_{(2m/s)}$ 的比率高达2.8。实验研究与野外分析基本一致。作者认为:这代表风速从2m/s上升到6m/s扰乱增加,而导致相遇率提高、摄食强度增加。Sundby和Fossum的最新发现,不仅对于估测自然仔鱼摄食、生长和成活,而且对于尝试在特定食饵密度下,给予一定方式扰乱以增加仔鱼与食饵的相遇,提高育苗成活率同样有重要意义。

5 光照、温度对摄食的影响

仔鱼通常是视觉摄食者,没有光照就不能产生视觉反映。Blaxter[1965]报道:仔鳕完成食饵对象映象的形成、感觉活动和捕食需要的光照强度($10-10^{-2}lx$)较之光觉反应所需要的光强度($10^{-4}-10^{-6}lx$)要大得多。这种情况,也见于其它仔鱼。仔鱼的摄食强度与光强度之间通常呈S形相关:随着光照从完全黑暗逐渐增强,直到抵达摄食临界光强度。摄食强度才会发生改变;然后,摄食强度随光强度增大而迅速抵达最大值。Blaxter[1981]报道,仔鱼摄食的临界光强度是0.1lx,最好保持在100—500lx,但不宜超过1000lx,否则仔鱼会出现明显受惊反应,甚至光休克而死亡。因此,育苗生产时应当注意水体光强度,既要防止日光直射水面,又要改善较暗的光照环境。光照持续时间,一般主张与自然白昼保持一致为好。

光照之所以成为重要摄食条件,还和它能增加食饵背景反差相关。通常,仔鱼对食饵对象的反应距离与

食饵的背景反差呈正相关。有些食饵对象由于具有特定的形状和颜色,增加了背景反差,容易被仔鱼发现。实验发现,仔鱼对藻类培养的体呈绿色的轮虫,较之单用酵母培养无色轮虫,摄食率明显提高。

温度与仔鱼摄食的相关极其复杂。根据个体生态和综合生态学观点,仔鱼或食饵对象的生命过程或各种生态事件都是温度相关的。特别是温度对卵黄利用速率、仔鱼器官发育的分化,对仔鱼和食饵对象的游泳能力,对仔鱼代谢及食物的消化速率和吸收率,以及对食饵生物繁生、消亡等数量动态的影响,都会不同程度地影响仔鱼搜索、感知以及攻击和捕捉食饵的能力,以及食饵对象的避免与仔鱼相遇或者相遇后逃避被捕食的能力,从而改变仔鱼的初次摄食时间、摄食节律和摄食效率等。因此,尽管对于仔鱼摄食来说,确实存在着一个最适温度(它与生长适温基本是一致的),但要综合各方面因素,找到这个最适温度却并非十分容易。

6 生长率的估算

仔鱼生长率的估算惯常使用的是长度测定,但实际上对仔鱼来说这是一个较差的度量指标,因为仔鱼身体各部的生长往往是不等速的[Fuiman,1983]。Froese[1990]和 Hovenkamp[1990]认为,较好的测量指标应是体积(体长 \times 体高²)或体侧面积(体长 \times 体高)。自然,最好是用体重指标。但仔鱼湿(鲜)重的称取具有一定难度,并需配备高精度微量天平(感量0.01—0.001mg),还要消耗较多的标本(一般是多尾测定,求得平均值),方法详见 Yin 和 Craik[1992]以及殷名称和 Craik[1993]。称取湿重后的样品,在室温下放在硅真空干燥器内约24h,待重量恒定后称干重。

野外研究仔鱼的生长率,通常依靠连续采样所获得的长度频率分布进行分析。不过,由于仔鱼在采样水体的迁入或迁出,以及大小相关死亡和大小选择性采样,可能会给这种方法带来误差,或者使特定仔鱼股群或层片(patch)的鉴别发生困难,甚至不可能。尽管如此,这种方法还是常被用来揭示仔鱼股群的极易变动的生长率。例如,Anon[1987]及其它学者对单一股群1984—1986年跟踪采样测定,发现英国北海及其临近海区秋季产卵仔鲱的体长增长是0.07—0.35mm/d。

自 Pannella[1971]在鱼类耳石上发现日轮(daily ring)后,通过建立仔鱼耳石上日轮数(日龄)与实测体长的相关估算生长率,或建立 Laird-Gompertz 生长方程[殷名称,1991a],一直被认为是一种较好描述仔鱼个体生长的方法[Hovenkamp,1989]。最近,Leak[1986]、Radtke[1989]提出:耳石直径是一个更可靠的与仔鱼体重、体积或侧面积相关的测量指标。不仅如此,通过扫描电镜观测耳石微结构的变动,还可以用来确定每一仔鱼的生长史。假定每一可见环的宽度代表每日的生长,耳石上从中心到每一环的半径就是个体生长轨线的纪录。所以,在耳石上测得的环间距离应当与环数相应的那一天的日生长率直接成比例。但是,这一方法亦有缺点。例如,饥饿期仔鱼即使生长受阻(生长为0或负生长),其耳石生长仍能持续一定时间。这提示:耳石生长与仔鱼身体生长在短期内不一定是线性相关。尽管如此,耳石微结构的观测在自然和饲养仔鱼生长研究中还是起了重要的作用。

RNA、DNA 比率法提供了另一种估算仔鱼采样前2—4天生长率的方法。RNA既是合成蛋白质的核糖体的组成成分,也是搬运氨基酸的大分子,它在转译DNA遗传密码中具有重要作用。有机体蛋白质合成依赖于RNA。机体生长率高时,RNA/DNA比率就高。因此,根据采样期间仔鱼群RNA/DNA比率变化,就可以提供该仔鱼群生长率变化的信息,或用以确定仔鱼生长的食物限制程度。Buckley[1984]提出仔鱼每日蛋白质生长率与温度及RNA/DNA比率的相关式。此式在实验条件下适合于8种仔鱼的生长:

$$\text{生长率} = 0.93(T, ^\circ\text{C}) + 4.75(\text{RNA/DNA}) - 18.18$$

在没有蛋白质生长的RNA/DNA比率称临界比率,如下:

$$\text{RNA/DNA 临界比率} = (18.18 - 0.93(T, ^\circ\text{C})) / 4.75$$

7 温度对生长率的影响

温度对生长率的影响,与对摄食的影响基本是相一致的。目前,温度等非生物因子对仔鱼生长的作用大

多还停留在实验室研究,内容主要是研究温度对食物消耗率,和食物消耗率一定时,对生长率、生长效率的作用。研究温度对野外仔鱼生长率的影响,尽管由于生长率与食饵密度之间的相关较难确定,还有相当难度。但已成为当前国际前沿研究的一个热点。不少报道证实:仔鱼耳石生长率与水温存在明显相关。例如,在英国北海南部海区不同时间孵化的仔鲱,其耳石宽度增值符合个体发育史,而在发育期平均增长宽度与海水温度呈强相关[Hovenkamp,1989]。Eckmann 和 Pusch[1989]根据耳石宽度增值数据,估算了一个淡水湖白鲑(*Coregonus lavaretus*)的每日瞬时生长率。结果提示:仔鱼阶段生长率与温度呈强相关,而与食饵的相关不及温度相关强烈。

研究温度对野外仔鱼生长的影响,一般温度值是依靠调查海区实测资料。最近发现:仔鱼耳石的无机化学组成反映了仔鱼个体所经历的温度和营养条件,特别是耳石锶/钙(Sr/Ca)比率的增加与积累当时的温度呈反相关。因此,通过测定耳石 Sr/Ca 比率,也可获得每尾仔鱼所经历的温度史,从而可以与仔鱼的生长建立相关。据 Radtke 等[1989]介绍,一般用 X-射线微电极测定 Sr/Ca 比率。这种微电极在耳石横断面所允许的分辩能力约为 $5\mu m$,这在一尾典型仔鱼耳石上大约相当于 1—3d 的轮纹增长。Townsend 等[1989]采用 Sr/Ca 技术确定美国缅因湾 Sheepscot 河河口仔鲱在一年不同时间的温度史。该河口的水温在秋季比近海暖,而在冬春季比近海冷。以往的研究显示:仔鱼在秋季和春季二次进入河口。秋季在河口采样的仔鱼,据耳石 Sr/Ca 比率测定所获温度史表明:它们刚进入河口;然而,晚春在河口采样的仔鱼,却没有一尾显示出在河口经历过冬季水温的证据,它们的温度史表明:在近海经历了秋季和冬季的水温。作者因此获得结论:秋季进入河口的仔鱼不能存活。

Sr/Ca 比率测定是一项新技术,目前尚未广泛使用。它除了用来确定仔鱼的个体温度史外,还可以和仔鱼的年龄、生长相关。但迄今尚未见到有关 Sr/Ca 比率与耳石轮纹宽度增值(生长率)以及推算日龄相关的协方差分析。但是,这样的研究将是今后的重要进展之一。

8 温度与食饵密度对生长的协同作用

调查温度与食饵密度对生长起协同作用,亦是 80 年代以来热点之一。例如,Munk 等[1991]在 6 个月(9—2 月)期间连续 5 次调查采样估算英国北海秋季产卵仔鲱的生长率。他们根据一次调查采样期间北海不同海区仔鱼体长与日龄(耳石日轮)之间的相关,以及连续几次调查之间样品的体长频率变化,估算仔鲱的季节生长率。发现:1)整个海区的生长率是秋季(9—10 月)高于冬季(12—1 月);2)南部海区的生长率高于北部。生长率的季节变动可以归因于水温的季节变动,但南部海区生长率高于北部,却无法用水温来解释。尽管在调查的第一个月南部水温较高。但是,在整个调查期间,南部海区的饵料生产率(以挠足类的卵生产率及挠足类卵/雌体比率估计)持续较高,却可以用来解释南部海区生长率高于北部这一现象。Munk 等[1991]的调查结果与 Haldorsen 等[1989]相似。后者采用同样的方法,在同一季节或不同年份重复调查阿拉斯加扁头鲷和狭鳕生长率的季节和年变动。结果发现:每一采样期的平均生长估计值都和该期的平均温度和食饵密度相关,表明是两者共同对生长率的变动起作用。

Buckley 和 Lough[1987]在大西洋 Georges 海岸的三个温度状态各异的采样点(40m 以上水体温度呈充分混合态,或者温度梯变的分层态,或者介于两者之间的转变态),采用 RNA/DNA 比率法调查鳕和黑线鳕仔鱼的生长率与水温和食饵密度的相关。这两种仔鱼主要分布在 40m 以上水体。分层态水体的仔鱼丰度和食饵生物量显著大于混合态水体,且混合水体的水温较分层水体低 $1.5^{\circ}C$ 。测定 RNA/DNA 比率显示:小于 3mg 干重的黑线鳕仔鱼平均蛋白质生长率在分层水体是 8—13% 个体蛋白质/d,而在混合水体是 7%/d,并且大致与食饵生物量成比例。没有一尾仔鱼的 RNA/DNA 比率低于代表 0 生长的临界比率。相仿大小的仔鳕在混合水体的平均蛋白质生长率为 11%/d,高于黑线鳕仔鱼。仔鳕在分层水体的 RNA/DNA 比率未测定。结果表明:在水体温度和食饵密度相同时,仔鳕生长率较黑线鳕高,所以,相对易在低饵料密度下存活。

9 生长率的密度依赖调节

生长率的密度依赖调节在鱼类室内育苗或半人工(如池塘)育苗过程中是很常见、也容易理解的一个机制。室内饲养箱饲养仔鱼,亦称囚养(captivity),由于饲养箱大小限制,或者仔鱼密度过大,导致种内对空间和食饵的竞争,会使整个仔鱼群生长率下降,且个体间生长差异增大,出现所谓的长度级差(size hierarchy)。例如,仔鲱孵化后一周长度级差范围为9—11mm,到第九周可扩大为12—52mm[Blaxter,1988]。此外,囚养还会导致仔鱼器官发育异常,以及感觉和行为反应能力的丧失。减少囚养的不良影响,一是扩大饲养箱尺度,二是增加饵料丰度。为此,近代产生了海水鱼“近自然水域”(mesocosm)育苗方式[殷名称,1991a],这被认为是海水仔鱼饲养技术在近代的最引人注目的进展之一。

在自然水域,由于成体阶段密度依赖性调节很难证实,现已导致这样的推论:密度依赖性调节主要是在仔鱼阶段起作用。仔鱼群密度过高时,由于竞争食物发生的密度依赖性生长,会导致仔鱼期的延长,从而延长仔鱼被捕食而死亡的时间,使仔鱼的捕食死亡率上升,这已被假定为种群调节的主要机制之一[Cushing,1974;Shepherd和Cushing,1980]。然而,迄今尚未有人明确证实密度依赖调节在自然水域,特别是在海洋中的存在。

另有一种观点:在自然水域仔鱼密度相对于它们的食饵密度来说是很低的,因而不可能明显影响到食饵的密度,即不会明显影响到最终会导致密度依赖生长的条件。然而,要进行这种调查研究是很困难的。主要是:为了保证分析的正确,除了估计仔鱼的摄食发生率、摄食强度外,还要估计食饵(浮游动物)群落的繁殖率和总死亡率,而这些数据在自然水域都是很难获得的。不仅如此,海洋中以同样饵料生物为饵料的其它浮游动物在数量上往往大大超过仔鱼。例如,冬季在英国北海,同样以挠足类(*Pseudocalanus*和*Oithona*)幼体为主食的毛颚类的密度要比仔鲱高3—4倍。因此,即使把仔鲱和毛颚类的食饵搜索率不同也考虑在内,除非仔鲱的密度特别大,它们引起的浮游动物的死亡率一般不会成为总死亡率的显著成分[Hay等,1991]。现有的文献,对这种观点既有支持的,例如,Fortier和Harris[1989]在研究西英吉利海峡仔鲱摄食时得出类似的结论;也有相反的,例如,Williams和Collins[1985]及Frank[1986]的结论是:仔鲱与无脊椎动物捕食者能够容易地竞食挠足类幼体。换句话说,仔鲱的密度会容易地影响到其它浮游动物,反之亦然。所以,野外仔鱼生长率的密度依赖调节,看来仍将是今后研究的重点之一。

国家自然科学基金资助项目:39470556。

参 考 文 献

- [1] 殷名称,1991a. 鱼类早期生活史研究与其进展. 水产学报,15(4): 348—358.
- [2] ——,1991b. 北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食能力和生长. 海洋与湖沼,22(6): 554—560.
- [3] 殷名称和J. H. S. Blaxter,1989. 海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度. 海洋与湖沼,20(1): 1—9.
- [4] 殷名称和J. C. A. Craik, 1993. 鲱、鲹在卵和卵黄囊期仔鱼发育阶段生化成分的变化. 海洋与湖沼,24(2): 157—165.
- [5] Anon, 1987. Report of the working group on herring larval surveys south of 62°N. ICES Council Meeting 1987/H, 7: 1—35.
- [6] Appelbaum, S.,1985. Rearing of the Dover sole *Solea solea* (E.) through its larval stages using artificial diets. *Aquaculture*,49: 209—221.
- [7] Batty, R. S.,1983. Observation of fish larvae in the dark with television and infra-red illumination. *Mar. Biol.*, 76: 105—107.
- [8] Blaxter, J. H. S.,1965. The effect of light intensity on the feeding ecology of herring. *Symp. Br. Ecol. Soc.*,6: 393—409.
- [9] ——, 1981. The rearing of larval fish, in *Aquarium System*, ed. A. D. Hawkins, Academic Press, London, pp. 303

—325.

- [10] ———. 1989. Pattern and variety In: development, In: *Fish Physiology* 11A, eds. W. S. Hoar & D. J. Randall, Academic Press, London, pp. 1—58.
- [11] Blaxter, J. H. S. & G. Hempel, 1963. The influence of egg size on herring larvae. *J. Cons. Cons. Int.-Explor. Mer.*, **28** : 211—240.
- [12] Braum, E., 1978. Ecological aspects of survival of fish eggs, embryos and larvae. In: *Ecology of Freshwater Fish Production*, ed. S. D. Gerking, Blackwell Sci. Publ., pp. 102—131.
- [13] Buckley, L. J., 1984. RNA/DNA ratio; an index of larval fish growth in the sea. *Mar. Biol.*, **80** : 291—298.
- [14] Buckley, L. J. & R. G. Lough, 1987. Recent growth, biochemical composition, and prey field of larval haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*) on Georges Bank. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, **44** : 14—25.
- [15] Creutzberg, F. et al., 1978. The migration of plaice larvae *Pleuronectes platessa* into the western Wadden Sea. In: *Physiology and Behaviour of Marine Organisms*, eds. d. S. Mclusky and A. J. Berry, Pergamon Press. New York, pp. 243—251.
- [16] Cushing, D. H., 1974. The natural regulation of fish populations, In: *Sea Fisheries Research*, ed. F. R. Harden—Jones, Elek Sci., London, pp. 399—412.
- [17] Eckmann, R. & M. Pusch, 1989. The influence of temperature on growth of young coregonids (*Coregonus lavaretus* L.) in a large prealpine lake. *Rapp. P. —V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **191** : 201—208.
- [18] Eggers, D. M., 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology*, **58** : 46—59.
- [19] Ellertsen, B. et al., 1989. Relations between temperature and survival of eggs and first feeding larvae of northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Rapp. P. —V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **191** : 209—219.
- [20] Fortier, L. & Harris, R. P., 1989. Optimal foraging and density—dependent competition in marine fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **51** : 19—23.
- [21] Frank, K. T., 1986. Ecological significance of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* off southwestern Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, **39** : 991—1003.
- [22] Froese, R., 1990. *Growth strategies of fish larvae*. ICES council Meeting 1990/1—20.
- [23] Fuiman, L. A., 1983. Growth gradients in fish larvae. *J. Fish Biol.*, **23** : 117—123.
- [24] Haldorson, L. et al., 1989. Annual and seasonal variation in growth of larval walleye pollock and flathead sole in a southwestern Alaskan Bay. *Rapp. P. —V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **191** : 220—225.
- [25] Hay, S. J. et al., 1991. Zooplankton biomass and production in the North Sea during the Autumn Circulation Experiment, October 1987—March 1988. *Cont. Shelf Res.*, **11** : 1453—1476.
- [26] Hovenkamp, F., 1989. Within—season variation in growth of larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Rapp. P. —V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **191** : 248—257.
- [27] ———. 1990. Growth differences in larval plaice *Pleuronectes platessa* in the Southern Bight of the North Sea as indicated by otolith increments and RNA/DNA ratio. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **58** : 205—215.
- [28] Hunter, J. R., 1980. The feeding behaviour and ecology of marine fish larvae, in *ICLARM Conference Proceedings*, eds. J. E. Bardach et al., pp. 287—330.
- [29] Ivlev, V. S., 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. University Press, New Haven. pp. 67—72.
- [30] Kendall, A. W. Jr. et al., 1984. Early life stages of fishes and their characters, In: *Ontogeny and Systematics of fishes*, eds. H. G. Moser et al., *Am. Soc. Ichthyo—Herpetologists, Spec. Publ.*, **1** : 11—22.
- [31] Leak, J. C., 1986. The relationship of standard length and otolith diameter in larval bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Val.). A shrinkage estimator. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **95** : 167—172.
- [32] Munk, P. et al., 1991. Regional and seasonal differences in growth of larval North Sea herring (*Clupea harengus* L.) estimated by otolith microstructure analysis. *Cont. Shelf Res.*, **11** : 641—654.
- [33] Pannella, G., 1971. Fish otoliths; daily growth layers and periodical patterns. *Science*, **173** : 1124—1127.
- [34] Radtke, R. L., 1989. Larval fish age, growth, and body shrinkage: information available from otoliths. *Can. Fish.*

- Aqua. Sci.*, **46** : 1884—1894.
- [35] Radtke, R. L. *et al.*, 1989. Strontium:calcium ratio in larval herring otoliths as indicators of environmental histories. *Environ. Biol. Fish.*, **27** : 51—61.
- [36] Rothschild, B. J. & T. R. Osborn, 1988. Small scall turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, **10** : 465—474.
- [37] Shepherd, J. G. & D. H. Cushing, 1980. A mechanism for density dependent survival of larval fish as basis for a stock recruitment relationship. *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer.*, **39** : 160—167.
- [38] Sundby, S. & P. Fossum, 1989. Feeding conditions of northeast Arctic (Arctic-Norwegian) cod larvae compared to the Rothschild-Osborn theory on small turbulence and plankton contact rates. ICES Council Meeting 1989 G., **19** : 1—11.
- [39] ———, 1990. Feeding conditions of Arctic-Norwegian cod larvae compared with the Rothschild-Osborn theory on small scall turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, **12** : 1153—1162.
- [40] Townsend, D. W. *et al.*, 1989. Recruitment implications of larval herring overwintering distributions in the Gulf of Maine, inferred using a new otolith technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **55** : 1—13.
- [41] Williams, R. & N. R. Collins, 1985. Chaetognaths and ctenophores in the holoplankton of the Bristol Channel. *Mar. Biol.*, **85** : 97—107.
- [42] Yin, M. C. & J. H. S. Blaxter, 1987. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **105** : 73—83.
- [43] Yin, M. C. & J. C. A. Craik, 1992. Biochemical changes during development of eggs and yolk-sac larvae of herring and plaice. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **10**(4) : 347—358.