

综述

# 鱼类早期生活史研究与其进展\*

## ADVANCES AND STUDIES ON EARLY LIFE HISTORY OF FISH

殷名称

Yin Mingcheng

(上海水产大学, 200090)

(Shanghai Fisheries University, 200090)

关键词 鱼类、卵、仔鱼

KEYWORDS fish, eggs, larvae

鱼类早期生活史的研究,主要涉及卵和仔鱼发育,仔鱼最佳饲养条件、饵料密度、营养、生长、临界期、饥饿、捕食、环境耐力和毒性反应等和渔业密切相关的诸因子,是鱼类自然资源繁殖保护和养殖业 苗种培育的基础。近二、三十年来,鱼类早期生活史研究已成为水产科学的一个崭新领域,在国际上受到广泛重视并迅速发展。国际海洋开发理事会(ICES)曾三次举行鱼类早期生活史学术讨论会,分别由 Blaxter(1974)、Lasker 和 Sherman(1981)以及 Blaxter 等(1988)主持。此外, Moser 等(1984)在美国、Marliave(1985)在加拿大也主持召开过类似的国际性会议。美国水产学会于1980年正式成立鱼类早期生活史分会,每年还召开年会,吸收各国学者参加并出版论文集。其它国家和地区,将鱼类早期生活史研究作为学术讨论会专门议题的也不乏其例。这些会议、论文集和近年发表的专著<sup>[1]</sup>和文献辑录<sup>[2]</sup>,是这一学科形成和发展的主要标志,也是这项研究的主要文献来源。

### 一、鱼类早期生活史的阶段命名

目前,一般将鱼类早期生活史[*(Early life history of fish-ELHF)*,以下简称早期史]阶段划分为卵(胚胎)、仔鱼和稚鱼三个基本发育期(见附表)<sup>[3]</sup>。早期史研究的对象主要就是这三个发育期;有时也包括当年幼鱼,但重点是仔鱼。

总的说来,多数学者主张以“孵化”作为卵和仔鱼期的划分界限,但也有使用“胚胎”一词,包括从受精到仔鱼初次摄食的整个期间,而将“孵化”作为一个相对次要的环节。为了区分解化前后的仔胚,提出了“自由胚”(Eleutheroembryo)的概念。这一观点看来不能获得广泛的认可。因为从内源性营养到外源性营养,确实是鱼类机体发育所要克服的一大障碍。然而卵没有任何主动避敌能力和行为特性,而孵化出膜后的仔鱼,不管是否向外界摄食,却具有这些特性。

自 Hubbs(1943,据 Kendall等,1984)提出将仔鱼划分为前期仔鱼(*prelarva*)和后期仔鱼(*postlarva*)以来,这两个命名沿用了三十年。但七十年代以后,在欧美文献中已逐渐少见。理由是这两个命名概念模糊,例如 Sette(1943,据 Kendall等,1984)当时使用后期仔鱼一词时,包括从进入变态期直到初次性成熟的全过程,这显然是不确切的。目前一般用卵黄囊期仔鱼(*yolk-sac larva*)或早期仔鱼(*early-stage larva*)代替前期仔鱼,而用晚期仔鱼(*late-stage larva*)代替后期仔鱼。卵黄囊期仔鱼的命名

\* 本文承苏锦祥教授审阅,特此致谢。

收稿年月: 1991年1月,同年5月修改。

附表 鱼类早期生活史阶段命名  
Attached Table Terminology of early life history stages of fish

基本发育期		卵			仔 鱼					稚 鱼		
过渡期和亚期		早期	中期	晚期	卵黄囊期	弯曲前期	弯曲期	弯曲后期	变形期	浮游期	稚鱼期	
其它命名	Hubbs, 1943 <sup>(1)</sup> ; 1958 <sup>(1)</sup>	胚胎			前期仔鱼	后期仔鱼				前期稚鱼	稚 鱼	
	Sette, 1943 <sup>(1)</sup>	卵			卵黄囊仔鱼	仔 鱼				后期仔鱼		
	Nikolsky, 1963 <sup>(1)</sup>	胚 胎			仔 鱼				性未成熟鱼			
	Hattori, 1970 <sup>(1)</sup>	卵			前期仔鱼	仔 鱼				稚 鱼		
	Balon, 1975 <sup>(1)</sup>	卵	胚 胎		自由胚	原鳍仔鱼	鳍条期仔鱼			稚 鱼		
	Snyder, 1976 <sup>(1)</sup> ; 1981 <sup>(1)</sup>	卵			初期仔鱼		中期仔鱼	变态仔鱼		稚 鱼		
分期界限和标志		产卵	胚孔关闭	尾芽游离	孵化	卵黄吸收	脊索弯曲	弯曲完成	变态开始	鳞片出现	(2)	(3)

注: (1) 原始文献见 Kendall *et al.* (1984)。

(2) 体型、色素、习性均符合稚鱼特点,例如,底层性鱼类,此时开始转入底栖。

(3) 体型、色素、习性等完全与成鱼相似。

简单正确地表达了这一期相仔鱼的形态、功能和生态特征,因此,已被广泛使用。

Kendall 等(1984)认为早期史阶段存在着两个过渡期,即卵黄囊期和变形期仔鱼(transformation larva)。这两个期相的仔鱼,其形态、生态和生理变化相当剧烈,很有必要专门命名和研究。变形期仔鱼的命名提出了这样一个观点:早期史阶段的变态是共性,而不是鳗鲡和比目鱼等少数鱼类特有的。这种变态在外形上包括某种器官的有无和位置变更,鳍褶、外鳃、体透明等仔鱼器官和特征的消失,鳍条和鳞片的形成。变形期有时可延续到稚鱼期。Kendall 等(1984)还将仔鱼期进一步划分为弯曲前期(preflexion)、弯曲期(flexion)和弯曲后期(postflexion)三个亚期,指的是尾鳍发育过程中脊索末端向上弯曲的情况。由于仔鱼的其它发育特征,诸如鳍条形成,体形和运动能力的显著改变都和脊索弯曲相关,所以这三个亚期的划分看来是有依据的<sup>[12]</sup>。

## 二、卵的浮性、大小和质量

浮性卵大多见于海水硬骨鱼类,其卵黄所含脂肪常凝聚成一个或多个油球。以往认为油球对海水鱼卵的浮性起主要作用。现已证实,鱼类卵的浮性主要取决于卵(黄)内水分的含量,而脂肪仅是营养物质存在的一种形式。浮性卵在卵巢内最后成熟阶段,吸收大量水分,使卵内水分含量高达92%左右,并伴随着蛋白质磷酸酯的下降,从而使卵液呈低渗状态,卵的比重低于海水。相反,沉(粘)性卵多见于淡水鱼类,卵(黄)含水量仅60—70%,在卵巢内最后成熟阶段也没有发现大量吸收水分的过程<sup>[20-22]</sup>。

鱼卵大小对鱼类的早期发育和存活具有重要的生态意义。首先,大卵的卵黄可能降低初孵仔鱼的活动能力,但会延长从内源转向外源营养的时间,从而有利于仔鱼建立初次摄食、提高存活率。其次,卵的大小和仔鱼大小关系密切。据测定40种海淡水鱼,其初次摄食期仔鱼长度(L, mm)和卵的直径(D, mm)之间存在着一个简单的相关式:  $L = 4D^{0.61}$ 。一般个体大的仔鱼,其摄食和避敌能力强,生长迅速,存活率高。同样,大卵在种内也被认为有利于仔鱼建立初次摄食、生长、避敌和提高存活率。

然而,卵的大小和繁殖力之间倾向于负相关。同时,鱼卵大小还影响发育速率,鱼类产的卵越大,其发育速率一般越慢。据调查14种西北大西洋鱼类在产卵高峰水温条件下,卵径和孵化天数(I)之间的相关式为:  $D = 0.101I + 0.67^{[10]}$ 。不过,种内个体在相同温度条件下,卵的大小对发育速率似乎不起作用。

尽管如此,这仍然提示:大卵提高仔鱼存活率是以降低繁殖力和延长最易遭受敌害捕食的卵的阶段为代价的。因此,鱼卵的最适大小,必须在该种仔鱼的数量和所遭受的饥饿和敌害危险之间取得平衡。一般在较低温度条件下,孵化期长、代谢率低,对大卵有利;相反在较高温度条件下,孵化期短、代谢率高,对小卵有利。鱼类种内看来存在着这种生态生理上的精细调节,以适应季节性和地区性的环境差异。

卵的质量优劣是早期发育成功的关键之一<sup>[49]</sup>。简言之,卵的质量低劣主要表现为活性低,影响受精率、孵化率和仔鱼存活率;其次是卵的形状不规则、异常受精、卵膜软化或染色体畸变等。特别要指出的是:卵的活性常随排卵后在鱼体内停留的时间延长而下降。例如虹鳟(*Salmo gairdneri*)的卵在排卵后可在亲体内保留30天或更长,而在体内保留18天,其活性即明显下降<sup>[19]</sup>;一般在排卵后4—6天内,用挤压法取得的卵,人工授精后仔苗的成活率最高<sup>[41]</sup>。但是大头胡子鲶(*Clarias macrocephalus*)的卵在26—31℃时,排卵后保持最高活性的时间仅10小时<sup>[50]</sup>。可见,卵的活性在排卵后能保持多久是种的特性之一。此外,卵的质量还和雌体产下的卵的营养成分和环境压力相关是早已被人们所认识的。

### 三、饥饿和“不可逆点”

Hjort(1914)最早提出鱼类种群丰度的变动多半取决于新的年级的仔鱼群的存活。他提出两种变动机制假设:一是仔稚鱼从产卵区漂移、分散;二是大批仔鱼在初次摄食期饥饿所引起的死亡是年级强度剧烈变动的潜在原因。近代人们对Hjort假设作了详细研究。在六十年代和七十年代初期,饥饿作为仔鱼死亡率的主要原因是补充量研究的焦点之一。Blaxter和Hempel(1963)首先提出“不可逆点”(the point-of-no-return, PNR)的概念,从生态学角度测定仔鱼的饥饿耐力。“不可逆点”,是指饥饿仔鱼抵达该点时,尽管还能生存较长一段时间,但已虚弱得不可能再恢复摄食能力,故亦称“不可逆转饥饿”(irreversible starvation)或“生态死亡”(ecological death)。抵达PNR的时间,从受精、孵化或初次摄食期算起均可以。种间或同种不同种群,“不可逆点”的时间差异很大<sup>[51]</sup>。一般仔鱼抵达该“点”的时间和鱼卵的孵化时间、卵黄容量及温度相关。孵化时间长、卵黄容量大、温度低、代谢速率慢,该“点”出现晚;相反,则出现早。Yin和Blaxter(1987)报导,仔鱼的“不可逆点”时间还和仔鱼日龄及活动水平相关。鲱类仔鱼在转向底栖生活后,耐受饥饿的能力特别强。

在自然水域,过了该“点”的仔鱼通常呈中性浮性<sup>[14,51]</sup>,很容易被浮游生物网捞到。根据这样捕捞到的仔鱼来估测种群补充量当然是不正确的。因此,鉴别健康和饥饿仔鱼的工作,在海洋仔鱼调查中就显得十分重要。常用的鉴别方法有:(1)形态学变化,如条件系数、身体各部比例、特殊饥饿体征:胸角(pectoral angle)、胆囊膨大和头部、躯干部进展性萎缩等;(2)胰、肝、消化道组织学变化;(3)生物化学,如水分、甘油三酯、碳和碳水化合物、氮含量百分比,以及RNA/DNA比率等的变化<sup>[51]</sup>。这些鉴别方法,部分已被用来估测海洋调查中仔鱼的饥饿程度和所占比例<sup>[58,73]</sup>。在养殖实践中仔鱼初次摄食期和该“点”的测定,对于育苗生产亦具有重要意义。因为饥饿对仔鱼存活和生长的影响极为明显,例如北鳊鱼抵达初次摄食期时,延迟3天投饵就可使13日龄仔鱼的存活率从70%降为20%,平均体长从7.1mm降为4.6mm;延迟4天,存活率为6%,平均体长为3.6mm<sup>[42]</sup>。

早期史阶段死亡的主要原因,究竟是饥饿还是敌害捕食,至今尚未解决。因为情况随种类、地区和年份而变化,很难得到明确答案。Chesney(1986)和 Houde(1987)认为:在鱼类中存在着“食饵敏感”和“食饵不敏感”的种类,对于有限的食饵基础,有的仔鱼容易饥饿,有的则不容易。一般,低纬度的仔鱼生长快耗能大,较之高纬度的仔鱼更容易饥饿。

### 四、临界期

临界期指的是仔鱼从内源性营养转向外源性营养时,由于饵料保障和仔鱼器官发育的共同作用而

构成仔鱼大量死亡的危险期。Hjort(1914)首先将这一概念用于解释海水鱼类种群丰度的变动,临界期是一个内在的危险期。控制临界期表露的主要因子一是饵料的大小、质量和密度,二是仔鱼摄食机能的形成和适口饵料密度高峰出现时间的配合。因此,野外研究重点集中在仔鱼食饵在水层中的分布,以及鱼类繁殖和食饵生物繁殖的相配和不相配<sup>[67]</sup>。实验室主要研究初次摄食期仔鱼的生态、生理特点和器官发育,以及供饵时间、饵料类型、密度和质量等。

临界期的主要标志是高死亡率。因此,近代不少学者认为:临界期可能存在于鱼类早期发育的不同阶段。Blaxter(1958)提出:潜在的临界期可能还有(1)孵化期:一切影响孵化酶活性、卵膜正常软化、破裂的内外因子,对仔胚的孵出和存活均有重要意义;(2)鳃丝形成期:仔鱼早期靠皮肤呼吸,其每单位体重的体表区随体长增长缩小较快,而每单位体重的耗氧量随体长增长减少较慢。这就导致在鳃丝发育未完成条件下,仔鱼对环境中的氧含量极为敏感<sup>[26]</sup>;(3)上游期:仔鱼鳔的初次充气对于正常游泳、摄食、避敌和听觉形成十分重要<sup>[11]</sup>。许多喉鳔类仔鱼依靠到水面吞吸空气而完成鳔的充气。如果仔鱼上游过程受阻,就会延迟鳔充气而导致死亡。闭鳔类仔鱼鳔充气失败,同样会导致行为异常,甚至死亡<sup>[26]</sup>;(4)变形期:变形期仔鱼失去体透明等特征,易被敌害发现,因而保护机制(例如中上层鱼类的集群和鲱类的埋栖行为等)的发育极为必要。任何阻断变形期仔鱼形成保护机制的因子都可能导致仔鱼死亡。

此外,学术界对早期史阶段是否存在特殊的临界期还有不同看法<sup>[12,65,76]</sup>,特别是当敌害捕食作为早期史阶段死亡的最主要因素提出以后,初次摄食作为仔鱼发育中的主要临界期,并把它作为一个基本概念,在具体应用时要十分谨慎。

## 五、卵和仔鱼在水层中的分布

海洋鱼类卵和仔鱼在水层中的分布、数量和变动,以及和环境因子的相关性,是预测补充量及其变动的主要依据。因此,历来是早期史研究的重要论题之一。调查方法日新月异。现已能够运用卫星和其它航空辅助装置来探测海洋中卵和仔鱼的密集区,或称层片(patch),并有能力在不同深度水层定量采样。采样范围扩大。例如 Solemdal 等(1984)采用的水泵系统过滤水量达 60m<sup>3</sup>/min; Wiebe 等(1985, 1976)报导一种简称 MOCNESS 的浮游动物网,在船上配有电脑和环境因子感受系统,可以遥控采样并测定水温、盐度、水深、流速和流量等因子。

学者们研究了海洋鱼类仔鱼摄食所要求的饵料生物临界密度及其在海洋的平均密度之间的悬殊性后,提出这样一种假设:仔鱼的存活依赖于小规模食饵密集区的存在。Vlymen(1977)的仔鱼搜索饵料模式证明:仔鱼群一旦发现食饵密集区,便具有停留在密集区摄食的能力。这就是说,仔鱼及其食饵生物在海洋中的分布并非随机的、而是以密集区的形式作不均匀分布。许多研究结果都证实了这一论点<sup>[86,58]</sup>。近代理论认为:仔鱼及其饵料生物群的这种小规模密集区在时间和空间上的总和,最终可能确立鱼类种群某一年级的强度。

Lasker(1975)在南加利福尼亚外海叶绿素水层采样时发现,当一场风暴搅乱了这一仔鱼食饵生物稠密层时,该水层饵料生物密度和弱风期间的密度完全不同。他由此获得启示,提出了“稳定性假设”(stability hypothesis)<sup>[50,52]</sup>,即在稳定的海洋气候条件(主要标志是弱风)下,海洋冷热水团间前锋和间断性的存在和发展,导致仔鱼食饵生物集聚在密集区(出现了所谓“Lasker 事件”)时,仔鱼食饵的可获性增加,生长和存活率增高。一般认为,连续 4 天风力小于 5m/s,便可构成上述“事件”。此后,许多学者论证:该“事件”和海洋仔鱼存活相关,是构成若干预测仔鱼存活模型的基础。还有, Iles 和 Sinclair(1982)提出“滞留假设”认为:鲱仔鱼群在一个相当长的期间内会停留在若干不连续的海区。这和上述“事件”相联系,可以说明“前锋”和“间断性”对仔鱼群的作用。尽管“滞留假设”有时不能适用于各种例子,但该“事件”却可能是连接环境和仔鱼存活,以及最终连接补充量的关键,因此, Hunter(1989)曾预言:Lasker 概念可能得到和 Hjort 的临界期概念同样广泛的使用。

## 六、捕食

七十年代,在若干补充量变动的理论模式中,开始提到敌害捕食的调节作用<sup>[64,65]</sup>,从而把捕食和饥饿并列为早期史阶段死亡的主要因素。Cushing(1974)认为:捕食是海洋鱼类早期死亡的主要因素;鱼类死亡率和年龄之间的反相关,实际上是随着鱼类生长,潜在捕食者减少的结果。到八十年代,捕食开始被多数学者假定为早期史阶段自然死亡的最重要因素<sup>[66]</sup>,主要理由如下:(1)根据对“近自然水域”(mesocosms,参见本文第九节)的研究,贮养在食饵丰度和海洋相似的近自然水域中的鲱、鳕和江鲈等仔鱼,在没有捕食者时获得很高的存活率和生长率,而且所需的食饵密度较实验室估计的要低得多<sup>[65]</sup>。挪威内湾(近自然水域)10年的实验综合获得同样的结论<sup>[66]</sup>。(2)被认为鱼类死亡率最高的卵和卵黄囊期仔鱼阶段,不存在饥饿因素。(3)在卵和仔鱼阶段,发现都具有相当稳定的死亡率<sup>[10]</sup>,特别是海洋浮性鱼卵的死亡率,有时和仔鱼阶段一样高(5—20%/日)。此外,海洋中潜在的捕食者丰度要比鱼卵和仔鱼丰度高<sup>[44]</sup>,以及最近采用和海洋相似的低饵料密度饲养大西洋鲱等仔鱼的成功<sup>[32-34]</sup>,都提示捕食引起早期史阶段死亡的严重性。

研究敌害捕食的工作主要是:(1)调查捕食者种类、丰度和类群划分。Greene(1986)提出通过功能组合划分类群,组合的依据是捕食者搜索、侦察和捕获卵与仔鱼的方法;(2)建立捕食过程理论模式:捕食一般过程是:搜索→相遇→侦察继续→攻击→接触→捕捉→食欲满足→消化→搜索。这一过程每一阶段的成功与否取决于捕食者和被食者的行为、能力和环境因子;目前认为这些环节都能进行定量分析;(3)估计捕食死亡率:主要涉及捕食者胃的内含物分析和每日消耗量。卵和仔鱼在捕食者胃中仅存在数小时,鉴定分析十分困难。目前,除传统的仔鱼遗骸(包括耳石、眼晶体、肌肉和黑色素等)显微镜检外,最新的免疫分析技术鉴定食饵可以达到种的水平<sup>[55]</sup>。每日消耗量估计除长期沿用的Bajkov(1935)公式外,新提出的有Elliott和Person(1978)公式、Eggers(1977)公式、Olson和Boggs(1986)公式,以及根据能量模式推断等。简单地说,在已知捕食者丰度和单个捕食者每日消耗量的基础上,就可以估计它们所消耗的卵和仔鱼的数目,典型例子见文献<sup>[65]</sup>;(4)研究捕食与饥饿的作用:Yin和Blaxter(1987)的实验指出,饥饿仔鱼对捕食者的反应保持较高水平,直到饥饿后期;饥饿仔鱼在一次捕食攻击中可能更加敏感。Houde(1987)则认为:食饵不足延长了早期史阶段,因而也延长了仔鱼摆脱捕食者的时间;(5)调查研究鱼类对卵和仔稚鱼的自残作用<sup>[63]</sup>。

总之,捕食研究的根本目的是确定其调节鱼类种群年强度潜力的潜力。然而,目前在实验和生态学水平上对捕食的研究已经陷入某种僵局,因为在水族箱、或在近自然水域很难得出完全符合自然环境的结果<sup>[13]</sup>。尽管如此,捕食对鱼类补充量,调节起着特别重要的作用,却是无疑的。因此,人们对这一领域的研究兴趣仍在深入和扩大。

## 七、日轮和生长方程

Panella(1971)最早在仔鱼耳石上发现轮纹的日沉淀现象,从而引出了日轮的概念。Brother等(1976)以饲养仔鱼为材料,证实日轮可以用来鉴定仔鱼的日龄。此后,运用耳石鉴定各种仔鱼日龄的报导逐渐增多。Cynthia(1986)对这一技术作了较为全面的介绍。仔鱼日轮的发现及其应用被认为是近代早期史研究的一大进展。运用这一技术可以鉴别仔鱼种群、推测产卵时间和估测仔鱼生长和死亡率,因此对鱼卵和仔鱼调查、补充量估测具有特别重要的意义。在国际海洋开发理事会主持的第三次早期史国际学术会议上,这一技术的应用和发展显然占有重要位置<sup>[16]</sup>。日轮的观察方法是:把固定的仔鱼标本放在玻片上,用解剖针从仔鱼头部两侧耳囊中取出直径十几到几百微米的耳石,用透明胶水固定后,在光镜下放大200—1000倍观察<sup>[66]</sup>。

Zweifel 和 Lasker(1976)提出仔鱼孵化后最初一个月的 Laird-Gompertz 生长方程, 认为对多数仔鱼, 它比 von Bertalanffy 方程更适用。一个单周期的 L-G 生长方程式是:

$$L_t = L_0 e^{-\frac{A_0}{\alpha}(1 - e^{-\alpha t})}$$

式中,  $L_t$  是时间为  $t$  时的仔鱼体长,  $L_0$  是初孵体长,  $A_0$  是初始生长率,  $\alpha$  为生长衰减指数, 在方程中用正数表示。根据大批仔鱼的日龄鉴定和实测体长, 可以求得  $L_0$ 、 $A_0$  和  $\alpha$  三个参数, 并建立方程。

Kappenman(1981)提出, 运用仔鱼各日龄平均实测体长和推算体长之差的平方和判别方程, 可以鉴别仔鱼种群, 或查明环境因子对仔鱼生长的影响。简单地说, 就是先假设所采样的两批仔鱼符合各自不同的生长方程, 在分别求得两批仔鱼各日龄实测体长和推算体长之差的平方和的基础上, 求得总和  $D_2$ ; 然后假设两批仔鱼符合同一生长方程, 求出全部仔鱼各日龄实测体长和推算体长之差的平方和  $D_1$ 。如果  $D_1 > D_2$ , 说明两批仔鱼分别符合各自不同的生长方程, 差异显著。他们可能是不同地理或生态种群, 或由于产卵时间、外界环境条件(例如水温)不同而引起生长方程特性不同。如果  $D_1 \leq D_2$ , 说明两批仔鱼服从同一生长方程。

仔鱼由于其骨骼未骨化、身体各部固定后特别易收缩, 且不同部位的收缩率不同。影响仔鱼收缩率的主要因素: (1) 固定剂的种类、浓度、渗透性、固定时间以及仔鱼种类、体型和日龄; (2) 网捕时间。仔鱼收缩率一般在 5—10% 左右, 较大仔鱼可降低到 2%; 经由浮游生物网道释放的<sup>[30]</sup>、或经模拟网捕的<sup>[77]</sup>仔鱼, 收缩率可高达 20% 以上。还有, 仔鱼固定后体重亦会下降, 下重降低率可达 30—80%<sup>[77]</sup>。因此, 在描述仔鱼形态发育、研究仔鱼生长或建立生长方程时, 样本的性质极为重要。最好用新鲜和固定样本互相对照、校正, 否则就容易导致错误结果。

## 八、饵料和饲养技术

海水鱼饲养品种的增加和饲养技术的进步详见文献<sup>[39, 46]</sup>。在饵料方面, 最明显的进展是对微小食饵对象的利用, 将裸甲藻、轮虫、贝类的担轮幼虫、挠足类幼体和网捕的天然浮游生物, 作为仔鱼极早期的食饵来源。同时, 利用“绿水”(藻类密度相当高的水体)饲养仔鱼的兴趣正在增加。一般认为: 藻类可能缓解水体中仔鱼代谢产物的波动、增加溶氧量和作为第二食物来源。Appelbaum(1985)采用全人工配合饵料饲养多种仔鱼成功, 说明半沉浮微胶囊形式的配合饵料可能在不久的将来获得全面突破。另一方面, Sorgeloos(1980)认为: 挠足类的幼体和成体以及卤虫(*Artemia*)的无节幼体仍然是海水鱼育苗获得最佳成活率的活饵料。但是, 长期以来采用卤虫饲养海水仔鱼成败的例子均有, 其原因主要是不同来源卤虫的质量不一, 特别是脂肪酸的结构不同所引起<sup>[7, 42]</sup>。

影响饲养仔鱼生长和存活的主要因子有: 饵料大小、质量和密度、仔鱼密度、饲养箱类型以及光照、温度等环境因子。仔鱼对饵料的选择主要是大小选择。饵料对象的临界大小(一般是包括附肢在内的最大宽度), 受仔鱼口的大小的限制。仔鱼摄取的饵料宽度一般占其口宽(左右口角之间的最大宽度)的 0.2—0.5, 很少超过 0.8。仔鱼摄取饵料的尺度随生长而增大, 但饵料大小范围的低限和平均值的上升较慢。这是仔鱼扩大食饵范围的生态适应。因为自然水域各种颗粒的密度和大小呈反相关<sup>[63]</sup>, 摄取大的饵料对仔鱼来说必须搜索大得多的水容量。因此, 这一生态适应特征具有重要的能量效应。

仔鱼初次摄食所要求的饵料临界密度是存活的关键之一。近年来饲养实践的标准密度, 微小挠足类约为 1—4 千个/l; 通常采用低限, 即 1 千个/l。但是, Houde(1975, 1977, 1978)却报导了在低饵料密度(浮游生物为 50—100 个/l)下取得高的存活率。这可能和他改善饲养的总体技术、加强日常监察、经常调节饵料密度和采用较低的仔鱼密度, 以及“绿水”饲养有关。饵料临界密度随仔鱼种类而不同, 且和仔鱼的形态、行为学相关。在种内, 则随仔鱼发育阶段不同而变化。例如冬鲷初次摄食要求无节幼体的密度为 800 个/l, 而建立摄食行为后立即降为 300 个/l, 之后又随生长而增加<sup>[77]</sup>。因此, 仔鱼初次摄食的饵料临界

密度,并不代表整个仔鱼期存活所需的密度。实验室研究还揭示:食饵密度变动会影响到仔鱼摄食率、食量、活动性、生长率和生长效率等。因此,寻求最适食饵密度以及与此相关的仔鱼密度仍然是当前仔鱼饲养研究的主要内容之一。

海水仔鱼饲养技术在近代最引人注目的进展之一是“近自然水域”饲养方式的出现。这一方式介于自然水域和室内饲养箱之间,就是将仔鱼放在一种大型饲养箱或塑料网壁的圆锥形袋状物内,挂放在遮荫的近岸水域,或者直接将仔鱼投放在有围栏的海湾或海岸池内饲养<sup>[48,49]</sup>。这种饲养箱,其容量要比室内的大几十、几百、或几千倍,网目既可以限制仔鱼外逃和敌害生物入内,又可允许作为饵料的微小生物入内。因此,不仅可以预防自然敌害的捕食,又克服了室内囚养(Captivity)限制仔鱼生长、扩大长度级差(size hierarchy)和感觉丧失等一系列缺陷。目前,这一饲养方式已从北欧挪威迅速扩展到英、美、加拿大、日本和苏联。同时,围绕这一饲养方式,仔鱼摄食、生长、饥饿和敌害捕食等生态特性的调查研究工作,也获得了迅速发展。这给海水鱼类仔稚鱼的大规模天然饲养开辟了道路。

## 九、放流和资源增殖

早期史研究最初是以资源增殖为目的;最早的方式始于100年前挪威、苏格兰的孵化场,培育仔幼鱼放流入海,以增殖资源。由于孵化场培育的仔幼鱼受“囚养”的影响,很难适应自然海区的基底、水流和敌害等条件,结果很少存活<sup>[12]</sup>。因此,这种努力曾一度消失。现在,随着近自然水域饲养方式的出现,仔幼鱼的人工放流被再次提出,并给予认真的研究和试验。这是朝向野外研究早期史阶段的一个标志。当前正在进行的海洋仔稚鱼的放流工作有挪威峡湾稚鳕、墨西哥湾的红石首鱼、地中海的海鲈和威尔士沿岸的稚鲷等。此外,美国缅因州沿岸鲱资源枯竭,正在计划通过引进鲱的受精卵而重新引进鲱。不过,这些增殖措施仅在一定地区才有效;是否可以用来改善主要渔业的低年级强度还很难肯定。一是因为改善种群整个年级强度所要求的放流范围是很难达到的,二是因为造成低年级强度的外界条件对于一次成功的放流往往也是不利的。

最近苏联通过在水域中层放置不同类型网片,人工地增加鄂霍茨克鲱的产卵基质。这种方法使卵的孵化率较之在水底拥挤的自然基质上提高10倍。根据Benko(1987)报导,建立60万m<sup>2</sup>的人工附着基,以500万粒卵/m<sup>2</sup>密度计,到5龄时所生产的生物量达到6万吨。这一结果提示:人类将有可能控制产沉(粘)性卵的鱼类种群数量。

## 十、展望

Blaxter(1989)曾将早期史研究的重要性和成就与当前生物学领域的一些“硬”科学,诸如生物物理、分子生物学、遗传工程、核生物学和药理学相提并论,予以高度评价,并指出:早期史研究的发展,既需要日益增强的定量方法、精密和贵重的仪器设备,更需要坚韧不拔的意志和耐心。他的这一评价和观点,对于推进我国的早期史研究工作是很有启发的。近年来,虽然我国学者已开始注意研究仔稚鱼的生物学和生态学<sup>[1-2]</sup>,但大量的工作局限在对鱼卵和仔稚鱼的分类、分布和形态习性描述方面<sup>[3]</sup>;即使在生产经验丰富的淡水鱼苗培育方面,也还缺乏系统的基础理论研究来进一步指导和推动生产的发展。因此,当前的任务是尽快吸收国外早期史研究的先进理论、成果、技术和方法、缩短差距,密切结合我国渔业生产实践开展早期史研究,从根本上改善和推进我国渔业经济的发展。

今后早期史研究可能发展的项目如下:(1)海洋鱼卵和仔鱼调查、采样技术和补充量研究;(2)计算机图像系统对鱼卵和仔鱼的鉴别和计数;(3)仔鱼种群鉴别的遗传和免疫学技术;(4)鱼类对卵和仔稚鱼的捕食和自残、捕食者胃内含物分析技术;(5)仔鱼生长和日轮;(6)仔鱼死亡率、饥饿和捕食关系以及卵的质量和发育异常;(7)新养殖品种的开发和育苗技术;(8)近自然水域饲养仔稚鱼;(9)仔鱼饵料的最佳

配合及其微胶囊形式;(10)资源增殖的途径和环境承载力。

### 参 考 文 献

- [1] 朱成德等,1985. 鲷鱼仔幼鱼食性与生长的初步研究. 水生生物学报,9(1):9—19.
- [2] 张其永,张 杰,1988. 大弹涂鱼仔鱼的摄食、生长和成活的研究. 水产学报,12(3):203—211.
- [3] 赵传继等,1985. 中国近海鱼卵与仔鱼. 上海科学技术出版社.
- [4] Appelbaum, S., 1985. Rearing of the Dover sole *Solea solca* (L.) through its larval stages using artificial diets. *Aquaculture*, 49: 209—221.
- [5] Baily, K. M. & E. D. Houde, 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and recruitment problem. In, *Advances in Marine Biology*, eds. by J. H. S. Blaxter & A. J. Southward, 25: 1—83. Academic Press, London.
- [6] Bajkov, A. D., 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 65: 288—289.
- [7] Ballaer, F. et al., 1985. Preliminary results on the nutritional evaluation of W3-HUFA -enriched *Artemia* nauplii for larvae of the sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 49: 223—229.
- [8] Benko, Y. K. et al., 1987. Biological bases of the use of artificial spawning ground for the reproduction of Okhotsk herring. *Biologiya Morya*, 1: 56—61.
- [9] Blaxter, J. H. S., 1974. The early life history of fish. Springer-Verlag, Berlin, 765pp.
- [10] —, 1984. Ontogeny, Systematics and fisheries. In, *Ontogeny and systematics of fishes*, eds. by H. G. Moser et al. 1—6. *Spec. Publ. 1. Am. Soc. Ichthyol. and Herpetologists*.
- [11] —, 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115: 98—114.
- [12] —, 1988. Pattern and variety in development. In, *Fish Physiology* 11A: 1—58.
- [13] —, 1989. Concluding remarks. In, *The early life history of fish*, eds. by J. H. S. Blaxter et al. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, 191: 495—497.
- [14] Blaxter, J. H. S. & K. F., Ehrlich, 1974. Changes in behaviour during starvation of herring and plaice larvae. In, *The early life history of fish*, ed. by J. H. S. Blaxter, 575—588, Springer-Verlag, Berlin.
- [15] Blaxter, J. H. S. & G. Hempel, 1963. The influence of egg size on herring larvae. *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer*, 28: 211—240.
- [16] Blaxter, J. H. S. et al., 1989. The early life history of fish. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, 191, 497pp.
- [17] Brothier, E. B. et al., 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. *Fish. Bull. U. S.*, 74: 1—8.
- [18] Chesney, E. J., 1986. Multiple environmental factors as determinants of survival and growth in larval striped bass *Morone saxatilis*. *ICES, C. M.* 1986/M, 26, 9pp.
- [19] Craik, J. C. A. & S. M. Harvey, 1984a. Egg quality in rainbow trout: the relation between egg viability, selected aspects of egg composition, and time of stripping. *Aquaculture*, 40: 115—134.
- [20] —, 1984b. Biochemical changes occurring during final maturation of eggs of some marine and freshwater teleosts. *J. Fish. Biol.*, 24: 599—610.
- [21] —, 1986. Phosphorus metabolism and water uptake during final maturation of ovaries of teleosts with pelagic and demersal eggs. *Mar. Biol.*, 90: 285—289.
- [22] —, 1987. The causes of buoyancy in eggs of marine teleosts. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 67: 169—182.
- [23] Cushing, D. H., 1974. The possible density-dependence of larval mortality and adult mortality in fishes. In, *The early life history of fish*, ed. by J. H. S. Blaxter, 103—111, Springer-Verlag, Berlin.
- [24] Cynthia, J., 1986. Determining age of larval fish with otolith increment technique. *Fish. Bull. U. S.*, 84: 91—103.



- [25] De Silva, C., 1974. Development of respiratory system in herring and plaice larvae. In, *The early life history of fish*, ed. by J. H. S. Blaxter, 465—485. Springer-Vorlag, Berlin.
- [26] Doroshev, S. I. *et al.*, 1981. Initial swim bladder inflation in the larvae of physoclistous fishes and its importance for larval culture. In, *The early life history of fish*, eds. by R. Lasker *et al.* *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, **178**: 495—500.
- [27] Eggers, D. M., 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology*, **58**: 46—59.
- [28] Elliott, J. M. & L. Person, 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Am. Ecol.*, **47**: 977—991.
- [29] Greene, C. H., 1986. Patterns of prey selection: implications of predator foraging tactics. *Am. Nat.*, **128**: 824—839.
- [30] Hay, D. E., 1981. The effects of capture and fixation on gut contents and body size of pacific herring larvae. In, *The early life history of fish*, eds. by R. Lasker *et al.* *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, **178**: 395—400.
- [31] Hjort, J., 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, **20**: 1—13.
- [32] Houde, F. D., 1975. Effects of stocking density and food density on survival, growth and yield of laboratory-reared larvae of sea bream *Archosargus rhomboidalis* (L.) *J. Fish. Biol.*, **7**: 115—127.
- [33] —, 1977. Food concentrations and stocking density effects on survival and growth of laboratory-reared larvae of bay anchovy *Anchoa mitchilli* and lined sole *Achirus lineatus*. *Mar. Biol.*, **43**: 333—341.
- [34] —, 1978. Critical food concentrations for larvae of three species of subtropical marine fishes. *Bull. Mar. Sci.*, **28**: 395—411.
- [35] —, 1985. Mesocosms and recruitment mechanisms, *ICES, C. M.* 1981/*Mini Symposium*, **4**, 13pp.
- [36] —, 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symposium*, **2**: 17—29.
- [37] Hoyt, R. D., 1988. A bibliography of the early life history of fishes. Western Kentucky Univ. Bowling Green, KY. **2**, 980pp.
- [38] Hunter, J. R., 1984. Inferences regarding predation on the early life stages of cod and other fishes. In, *The propagation of cod*, eds. by E. Dahl *et al.*, *Fjølsvigen Rapp.*, **1**: 533—562.
- [39] —, 1984. Synopsis of culture methods for marine fish larvae. In, *Ontogeny and systematics of fishes*, eds. by H. G. Moser *et al.*, **24—27**, *Spec. Publ. 1. Am. Soc. Ichthyo- and Herpetologists*.
- [40] —, 1989. In memory of Dr. Reuben Lasker. In, *The early life history of fish*, eds. by J. H. S. Blaxter *et al.*, *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, **191**: 3—4.
- [41] Iles, T. D. & M. Sinclair, 1982. Atlantic herring: Stock discreteness and abundance. *Science. N. Y.*, **215**: 627—633.
- [42] Kanazawa, A., 1985. Essential fatty acid and lipid requirement of fish. In, *Nutrition and feeding of fish*, eds. by C. B. Cowey, 281—298, Academic Press, London.
- [43] Kappenman, R. F., 1981. A method for growth curve comparisons. *Fish. Bull. U. S.*, **79**: 95—101.
- [44] Kawai, T. & K. Isibasi, 1983. Change in abundance and species composition of neritic pelagic fish stocks in connection with larval mortality caused by cannibalism and predatory loss by carnivorous plankton. *FAO Fish Rept.*, **291**: 10311—1111.
- [45] Kendall, A. W. Jr. *et al.*, 1984. Early life history stages of fishes and their characters. In, *Ontogeny and systematics of fishes*, eds. by H. G. Moser *et al.*, **11—22**, *Spec. Publ. 1. Am. Soc. Ichthyo- and Herpetologists*.
- [46] Kinne, O., 1977. Cultivation of animals: Pisces. In, *Marine ecology*, ed. by O. Kinne, **3(2)**: 968—1004. John Wiley, London.
- [47] Kjørsvik, E. *et al.*, 1990. Egg quality in fishes. In, *Advances in marine biology*, eds. by J. H. S. Blaxter *et al.*, **26**: 71—114. Academic Press, London.
- [48] Kvenseth, P. G. *et al.*, 1984. Large scale rearing of cod fry on the natural food production in an

- enclosed pond. In, *The propagation of cod Gadus morhua* L. eds. by E. Dahl et al., *Fiskevevgen Rapp.*, 2: 645—655.
- [49] Lasker, R., 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull. U. S.*, 73: 453—462.
- [50] —, 1978. The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P. -n. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, 173: 212—230.
- [51] —, 1981. Marine fish larvae. Washington Univ. Press, Seattle, 131pp.
- [52] —, 1987. Use of fish eggs and larvae in probing some major problems in fisheries and aquaculture. *Am. Fish. Soc. symposium*, 2: 1—16.
- [53] Lasker, R. & K. Sherman, 1981. The early life history: Recent studies. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, 178: 607pp.
- [54] Marliave, J. B. 1985. International symposium on the early life history of fish and 8th larval fish conference. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114: 445—621.
- [55] May, R. C., 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. In, *The early life history of fish*, ed. by J. H. S. Blaxter, 3—19, Springer-Verlag, Berlin.
- [56] Mollah, M. F. A. & E. S. P. Tan, 1983. Viability of catfish (*Clarias macrocephalus* Günther) eggs fertilized at varying post-ovulation times. *J. Fish. Biol.*, 22: 563—566.
- [57] Moser, H. G. et al., 1984. Ontogeny and systematics of fishes. *Spec. Publ. 1. Am. Soc. Ichthyo- and Herpetologists*, 760pp.
- [58] O'Connell, C. P., 1980. Percentage of starving northern anchovy *Engraulis mordax*, larvae in the sea as estimated by histological methods. *Fish. Bull. U. S.*, 78: 475—489.
- [59] Øiestad, V., 1985. Predation on fish larvae as regulatory force, illustrated in mesocosm studies with large groups of larvae. *NAFOC. studies*, 8: 25—32.
- [60] Øiestad, V. et al., 1985. Mass production of Atlantic cod juveniles *Gadus morhua* in a Norwegian saltwater pond. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114: 590—595.
- [61] Olson, R. J. & C. H. Boggs, 1986. Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacarus*): independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 43: 1760—1775.
- [62] Panella, G., 1971. Fish otoliths: Daily growth layers and periodical patterns. *sci. N. Y.*, 173: 1124—1127.
- [63] Sheldon, R. W. et al. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 327—340.
- [64] Shepherd, J. G. & D. H. Cushing, 1980. A mechanism for density dependent survival of larval fish as the basis of a stock—recruitment relationship. *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer*, 39: 160—167.
- [65] Shirota, A., 1970. Studies on the mouth size of fish larvae. (in Japanese) *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, 36: 353—368.
- [66] Simoneaux, J. D. & S. M., Warlen, 1987. Occurrence of daily growth increments in otoliths of juvenile Atlantic menhaden. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- [67] Sinclair, M. & M. J. Tremblay, 1984. Timing of spawning of Atlantic herring (*Clupea harengus*) populations and the matchmismatch theory. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 41: 1055—1065.
- [68] Sissenwine, M. P., 1984. Why do fish populations vary? In, *Exploitation of marine communities*, ed. by R. May, 59—94, Springer-Verlag, Berlin.
- [69] Solemdal, P. & B. Ellertsen, 1984. Sampling fish larvae with large pumps, quantitative and qualitative comparisons with traditional gear. In, *The propagation of cod Gadus morhua* L. eds. by E. Dahl et al., *Fiskevevgen Rapp.*, 1: 335—363.
- [70] Sorgeloos, P., 1980. The use of brine shrimp *Artemia* in aquaculture. In, *The brine shrimp Artemia*, eds. by G. Persoone et al., 3: 25—46, Universa Press, Wetteren, Belgium.
- [71] Springate, J. R. C. et al., 1984. The timing of ovulation and stripping and their effects on the

- rates of fertilization and survival in the rainbow trout, *Aquaculture*, **43**: 313—322.
- [72] Theilacker, G. H., 1980. Changes in body measurements of larval northern anchovy *Engraulis mordax* and other fishes due to handling and preservation. *Fish. Bull. U. S.*, **78**: 685—692.
- [73] —, 1986. Starvation induced mortality of young sea caught jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods. *Fish. Bull. NOAA*, **84**: 1—17.
- [74] Theilacker, G. H. & K. Dorsey, 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research. *IOC Workshop Report*, **28**: 105—112.
- [75] Theilacker, G. H. *et al.*, 1986. Use of an ELISPOT immunoassay to detect euphausiid predation on anchovy larvae. *Mar. Ecol. Prog. Series*, **30**: 127—131.
- [76] Vladimirov, V. I., 1975. Critical periods in the development of fishes. *J. Ichthyol.*, **15**(6): 851—868.
- [77] Vlymen, W. J., 1977. A mathematical model of the relationship between larval anchovy *Engraulis mordax* growth, prey micro-distribution, and larval behavior. *Environ. Biol. Fishes*, **2**: 211—233.
- [78] Ware, D. M., 1975. Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Board, Can.*, **32**: 2503—2512.
- [79] Wiebe, P. H. *et al.*, 1976. A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. *J. Mar. Res.*, **34**(3): 313—326.
- [80] —, 1985. New development in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micro-necton. *Mar. Biol.*, **87**: 313—323.
- [81] Yin, M. C. & J. H. S. Blaxter, 1986. Morphological changes during growth and starvation of larval cod (*Gadus morhua* L.) and flounder (*Platichthys flesus* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **104**: 215—228.
- [82] —, 1987a. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **105**: 73—83.
- [83] —, 1987b. Temperature, salinity tolerance, and buoyancy during early development and starvation of Clyde and North Sea herring, cod and flounder larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **107**: 279—290.
- [84] —, 1988. Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation. *Mar. Biol.*, **96**: 459—468.
- [85] Yamashita, Y. *et al.*, 1985. A field study of predation of the hyperiid amphipod *Parathemisto japonica* on larvae of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus*. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, **51**: 1599—1607.
- [86] Yokota, T. *et al.*, 1961. Studies on the feeding habit of fishes. *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, **14**, 234pp.
- [87] Zweifel, J. R. & R. Lasker, 1976. Prehatch and posthatch growth of fishes: a general model. *Fish. Bull. U. S.*, **74**: 609—621.