

# 渤、黄海 4 种小型鱼类摄食排空率的研究\*

孙耀 刘勇 张波 唐启升

(中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛 266071)

**提要** 采用现场或实验室模拟法测定了体重分别为(6.72±1.95)g、(2.03±0.46)g、(0.68±0.15)g和(2.18±0.60)g的渤、黄海 4 种小型鱼类斑、赤鼻棱、玉筋鱼和小鳞的摄食排空率;并比较了线性、指数和平方根 3 种常用数学模型对其排空曲线的拟合程度。统计检验结果表明,4 种实验鱼类的摄食排空曲线均可较好地用 3 种数学模型进行拟合( $df = 7-10$ ,  $r^2 = 0.7852-0.9787$ ,  $P < 0.01$ );如果以  $r^2$  为指标评价,指数模型对玉筋鱼和小鳞的拟合程度较高,而平方根和直线模型较适于描述赤鼻棱和斑;综合评价结果则进一步表明,指数模型最适于定量描述 4 种鱼类的摄食排空曲线,平方根模型次之,直线模型较差。4 种鱼类摄食排空率有较大差异,从排空起始至胃含物的 5%,用时范围在 11.64—24.70h 之间;本实验条件下,4 种鱼类摄食排空率顺序为:玉筋鱼>赤鼻棱>斑>小鳞。引起不同鱼类摄食排空率显著差异的原因可能与胃结构有关。

**关键词** 摄食排空率,小型鱼类,渤、黄海

**中图分类号** Q493

鱼类的摄食排空率(Gastric evacuation rate, GRE)是指摄食后食物从胃中排出的速率;与摄食率、转化率和吸收率等一样,都是鱼类生理、生态学的重要参数。把排空率与现场连续取样测得的胃含物相结合,经常被用来估算日摄食量、摄食周率和生态转换效率等一些生态学参数(Swenson *et al.*, 1973; Eggers, 1977; Elliott *et al.*, 1978; Jobling, 1981),其中 Eggers(1977)模型和 Elliott 等(1978)模型均已被证实是两种较好的模型(Boisclair *et al.*, 1988, 1993; Mehner, 1996; Post, 1990)。由于用现场方法所测得的数据更接近于自然状况(Ney, 1993),故自 20 世纪 60 年代以来,国外出现了大量关于鱼类摄食排空率的文献报道,且已测定了一些鱼类的摄食排空率。目前国内已经开展了一些室内控制条件下的鱼类和贝类摄食特征(殷名称等, 1999; 方建光等, 1999)和现场条件下的浮游动物摄食特征(李超伦等, 2000),但关于鱼类摄食排空率的文献报道尚较少见。

自 20 世纪 80 年代以来,以斑 (*Clupanodon punctatus*)、赤鼻棱 (*Thryssa kammalerensis*)、玉筋鱼 (*Ammodyte personatus*) 和小鳞 (*Hyporhamphus sjori*) 为代表的一些小型鱼类已逐渐演替为渤、黄海主要鱼类生物资源(邓景耀等, 1988; 韦晟等, 1992);由于这些鱼种在该海域食物网结构中扮演着重要角色(唐启升, 2000),故有关其摄食排空率的研究,将

\* 国家重点基础研究发展规划项目, G1999043710 号, 国家自然科学基金重大资助项目, 497901001 号。孙耀, 男, 出生于 1956 年 12 月, 研究员, E-mail: sunyao@ysfi.ac.cn

收稿日期: 2002-04-04, 收修改稿日期: 2002-07-01

推动我国海洋鱼类生态能量学现场研究的发展,同时为渤黄海食物网的物流、能流过程和建立营养动力学模型提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验方法

斑、赤鼻棱和玉筋鱼于1998年10月和2000年6月用小型围网或定置网捕自山东半岛的近岸海域。因这类小型海洋鱼类极易受伤死亡,故在围捕、运输至室内实验的过程中,应避免离水操作;实验鱼转移至室内 $2.5\text{m}^3$ 玻璃钢水槽内,经浓度为 $2\text{--}4\text{mg/L}$ 氯霉素溶液处理,待存活率和摄食行为趋于正常,开始实验。驯养期间,每天6:00和16:00时两次投饵,且始终保持实验水体中有过量的饵料存在,以使实验鱼尽可能保持天然摄食状态;实验用饵料采用人工孵化1—2d的卤虫幼体。小鳞则于2001年8月用小型围网捕自青岛市沿海鱼类网箱养殖区,因目前尚不能完成小鳞的室内驯养,故实验在规格为 $4\text{m}^3$ 的、用300目筛绢制成的现场网箱内进行;由于所使用网箱的网目尺寸微小,故实验水体需充气处理,以加速网箱内外的海水交换,提高实验水体中的溶解氧含量。

取饱和投喂下的斑、赤鼻棱和玉筋鱼各120—200尾,分别置于室内 $0.5\text{m}^3$ 有机玻璃水槽内进行排空率实验;该实验海水经高压砂滤及脱脂棉+300目筛绢再过滤后进入水槽。在摄食高峰期间,用小型围网在现场围捕小鳞200余尾,立即置于现场实验网箱内进行排空率实验。实验自实验鱼移入起始,每间隔1.0—1.5h取样5—20尾,共取8—11次,每次取样后立即用10%福尔马林固定。由于被研究鱼类的个体偏小,故胃含物用全消化道内含物代之;取被固定的鱼类样品,测定其体重和消化道内含物重量;消化道食物量的定量方法如下:取出整个消化道(食道+胃+肠道),用吸水纸吸干水分后称湿重,洗去消化道内食物,称取空消化道重量,两个重量之差即为消化道内含物重量。称重采用压电式单盘电子天平(Model BP221S, Made in Sartorius),其最大称重量为220g,称量精度为 $0.0001\text{g}$ 。实验在自然温度下进行。

### 1.2 模型的选择

选用目前胃排空研究中最常用的3种数学模型来拟合本实验中所取得的数据:

直线模型:  $S_t = A - R_t \cdot t$  (Swenson *et al.*, 1973; Hopkins *et al.*, 1990)

指数模型:  $S_t = A \cdot \exp(-R_t \cdot t)$  (Buckel *et al.*, 1996)

平方根模型:  $S_t^{0.5} = A - R_t \cdot t$  (Jobling, 1981)

式中,  $S_t$  为瞬时消化道内含物湿重( $10^{-2}\text{g/g}$ ),  $R_t$  为瞬时排空率[ $10^{-2}\text{g}/(\text{g} \cdot \text{h})$ ],  $t$  为排空率实验开始后的时间(h),  $A$  为常数。

本研究中,用回归曲线相关系数的平方值( $r^2$ )检验各种排空模型对实测值的拟合程度;以综合指标  $r_s = \sum_{i=1}^n \frac{r_i}{n}$  最大值为选择最佳排空模型的标准,式中  $r_i$  为某一鱼种的  $r^2$  值,  $n$  为实验鱼种数量。

## 2 结果

在排空实验中,4种鱼类瞬间胃含物湿重随时间的变化见图1。图中的每一个黑点都代表一组鱼类的平均数,由于每组斑和赤鼻棱的取样量为5尾,与每组取样量为10—20尾的玉筋鱼和小鳞比较,其排空曲线的平滑性显著较差。由于小鳞的排空实

验是在现场进行的,而在现场条件下要控制实验水体中完全无饵料存在十分困难,故从图1中可明显看出,相对在室内进行实验的其他3种鱼来说,小鳞摄食排空过程进行的不是很完全。用直线、指数和平方根3种数学模型分别拟合所测得的4种鱼类的摄食排空实验数据,可发现所有这3种数学模型的拟合结果都呈显著相关关系( $df = 7-10, P < 0.01$ )。比较同一种鱼类各模型拟合曲线的 $r^2$ 值可发现,指数模型能够较好地拟合玉筋鱼和小鳞的摄食排空曲线,而平方根和直线模型则较适于拟合赤鼻棱和斑(表1)。综合评价结果则进一步表明,指数模型、平方根模型和直线模型对4种鱼类的综合评价因子 $r_s$ 分别为0.9017、0.8933和0.8554,显然指数模型最适于定量描述4种鱼类的摄食排空曲线,平方根模型次之,直线模型最差。

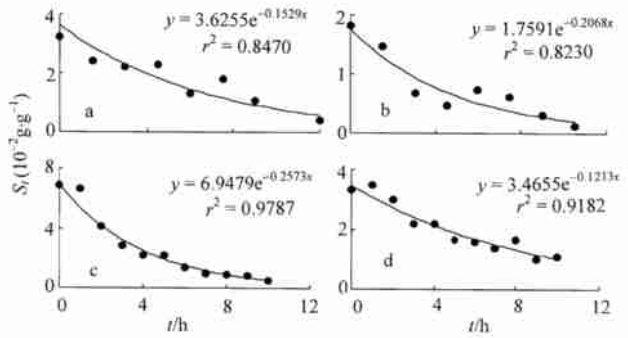


图1 摄食后4种鱼类胃含物湿重随时间的变化

Fig. 1 The change of wet weight of remain food in the stomachs of 4 fish species with time

a. 斑 ; b. 赤鼻棱 ; c. 玉筋鱼; d. 小鳞

表1 3种数学模型对不同实验鱼类摄食排空曲线的拟合结果

Tab. 1 The fitting result of 3 experimental models to gastric evacuation curves of 4 fish species

鱼种类	排空模型	实验温度(°C)	鱼体重(g)	A	$R_t$	$r^2$
斑	直线模型			2.9932	0.2125	0.9043
	指数模型	17.7±0.3	6.72±1.95	3.6255	0.1529	0.8770
	平方根模型			1.7844	0.0870	0.8982
赤鼻棱	直线模型			1.5067	0.1389	0.7852
	指数模型	16.1±0.6	2.03±0.46	1.7591	0.2068	0.8330
	平方根模型			1.2500	0.0803	0.8341
玉筋鱼	直线模型			5.7894	0.6247	0.8437
	指数模型	20.3±1.4	0.68±0.15	6.9479	0.2573	0.9787
	平方根模型			2.4654	0.1925	0.9312
小鳞	直线模型			3.2713	0.2449	0.8883
	指数模型	26.1±0.2	2.18±0.60	3.4655	0.1213	0.9182
	平方根模型			1.8284	0.0852	0.9095

表 2 用指数排空模型预测 4 种鱼类消化道内给定比例残余食物的时间

Tab. 2 Predicting remain food in enteron of 4 fish species with index models

鱼种类	预测消化道内给定比例残余食物的时间(h)						
	90%	75%	50%	25%	10%	5%	1%
斑	0.69	1.88	4.53	9.07	15.06	19.59	30.12
赤鼻棱	0.51	1.39	3.35	6.70	11.13	14.49	22.27
玉筋鱼	0.41	1.12	2.69	5.39	8.95	11.64	17.90
小鳞	0.87	2.37	5.71	11.43	18.98	24.70	37.97

表 2 中列出了用指数排空模型预测 4 种鱼类消化道内给定比例残余食物的时间结果。从中可见,在本实验条件下,4 种鱼类排空率有较大差异,排空至起始胃含物的 5%,用时范围在 11.64—24.70h 之间;4 种鱼类摄食排空率顺序为:玉筋鱼 > 赤鼻棱 > 斑 > 小鳞。

### 3 讨论

鱼类的摄食排空方式及其影响因素复杂多样(张波等, 2001),因此选择一个能较好地定量描述摄食排空规律的数学模型,一直是鱼类生态学迄今尚存在争议的问题(Jobling, 1986, 1987)。目前文献中已使用的模型有十多种,但最经常使用的是指数模型、平方根模型和直线模型。Jobling(1987)重新分析了许多业已发表的数据认为,指数模型在描述鱼类摄食粒度小、易消化食物的排空曲线时最好,而直线模型更适合较大的食物;Persson(1981)和 Elliott(1991)则认为指数模型对一些大的食物也能很好地适合。除斑食性稍杂外,赤鼻棱、玉筋鱼和小鳞均属纯浮游生物食性鱼类,它们的摄食满足指数排空模型的基本条件,但迄今尚没有资料证明指数排空模型是否一定适用于这些鱼类。本研究结果表明,指数模型的确能较好地描述这些渤、黄海浮游生物食性小型鱼类的摄食排空规律,虽然从统计学意义上来说,指数模型、平方根模型和直线模型都能很好地描述其摄食排空规律,但其中仍以指数模型为最佳选择。另外,从鱼类生态学角度来看,由于浮游动物各身体组织的易消化程度不同,在被鱼类摄入后,易消化组分很快被鱼体吸收,胃肠含物中浮游动物外壳等难吸收组分的比例越来越高,从而使消化速率逐渐降低;显然,上述三种模型中只有指数模型能满足这一变化规律的描述。

Persson(1979)和 Hofer 等(1982)的研究表明,多次摄食的摄食排空率显著高于一次性摄食,且摄食越频繁排空率越快。以往在室内进行的鱼类排空率研究(张波等, 1999, 2000),多采用一次性投饵方式,故可能使测得的排空率偏低;本研究中采用排空率测定前始终保持饵料生物过量的方式,目的是想通过食物不受限制,使研究鱼类保持天然摄食状态,从而消除摄食频率所引起的偏差。

玉筋鱼、赤鼻棱与斑的胃构造有明显差别,其中玉筋鱼、赤鼻棱无胃或呈管状胃;而斑因食性是有机碎屑和杂食性的(郭学武等, 1999),故胃结构相对复杂,尤其是幽门胃肌肉发达,有利于研磨和压碎食物。玉筋鱼和赤鼻棱的摄食排空率显著大于斑,显然与其胃构造简单,从而导致食物在胃内的存留时间短相关。小鳞的胃构造与玉筋鱼、赤鼻棱相似,但排空率却比斑还低的原因,则可能是现场实验条件控制难度较

大,排空实验的水体中仍有少量饵料,致使胃内食物排空过程进行的不完全,这无疑将造成其摄食排空率较低的假象;所以,现场模拟测定虽能减小实验环境与现场环境之间的差异而减小测定误差,但也可能困难于很好地控制现场实验条件而引起相反的结果。温度、体重等因素也能改变鱼类的摄食排空速率(张波等,2001),但对本研究鱼类排空率大小顺序的排列影响不明显。

### 参 考 文 献

- 邓景耀,孟田湘,任胜民,1988. 渤海鱼类的食物关系. 海洋水产研究, 9: 151—171
- 韦 晟,1992. 黄海鱼类食物网的研究. 海洋与湖沼, 23(2): 182—192
- 方建光,孙慧玲,张银华等,1999. 泥蚶幼虫滤水率和摄食率的研究. 海洋与湖沼, 30(2): 167—171
- 李超伦,王 荣,2000. 莱州湾夏季浮游桡足类的摄食研究. 海洋与湖沼, 31(1): 15—22
- 张 波,孙 耀,郭学武等,1999. 真鲷的摄食排空率. 海洋水产研究, 20(2): 86—89
- 张 波,孙 耀,唐启升,2000. 黑鲷的摄食排空率. 应用生态学报, 11(2): 287—289
- 张 波,孙 耀,唐启升,2001. 鱼类的摄食排空率及其影响因素. 生态学报, 21(4): 665—670
- 郭学武,张 波,孙 耀等,1999. 斑 的摄食与生态转换效率. 海洋水产研究, 20(2): 17—25
- 唐启升,2000. 海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略. 海洋水产研究, 20(2): 1—6
- 殷名称,鲍宝龙,苏锦祥,1999. 真鲷仔鱼早期阶段的摄食能力——发育反应和功能反应. 海洋与湖沼, 30(6): 591—596
- Boisclair D, Leggett W C, 1988. An in situ experimental evaluation of the Elliot and Persson and the Eggers models for estimating fish daily ration. Can J Fish Aquat Sci, 45: 138—145
- Boisclair D, Sirois P, 1993. Testing assumptions of fish bioenergetics models by direct estimation of growth, consumption, and activity rates. Trans Am Fish Soc, 122: 784—796
- Buckel J A, Conover D O, 1996. Gastric evacuation rate of piscivorous Young-of-the-Year bluefish. Trans Am Soc, 125: 591—599
- Eggers D M, 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. J Fish Res Board Can, 34: 290—294
- Elliott J M, Persson L, 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. J Anim Ecol, 47: 977—993
- Elliott J M, 1991. Rates of gastric evacuation of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. Fresh Biol, 25: 297—305
- Hofer R, Forster H, Rettenwander R, 1982. Duration of gut passage and its dependence on temperature and food consumption in roach, *Rutilus rutilus* (L.), laboratory and field experiment. J Fish Biol, 20: 289—301
- Hopkins T E, Larson R J, 1990. Gastric evacuation of three food types in the black and yellow rockfish *Sebastes chrysomelas* (Jordan and Gilbert). J Fish Biol, 36: 673—682
- Jobling M, 1981. Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. J Fish Biol, 19: 245—257
- Jobling M, 1986. Mythical models of gastric emptying and implication for food consumption studies. Environ Biol Fish, 16: 35—50
- Jobling M, 1987. Influences of food particle size and dietary energy content on patterns of gastric evacuation in fish: test of a physiological model of gastric emptying. J Fish Biol, 30: 299—314
- Mehner T, 1996. Predation impact of age-0 fish on a copepod population in a Baltic Sea inlet as estimated by two bioenergetics models. J Plankton Res, 18(8): 1323—1340
- Ney J J, 1993. Bioenergetics modeling today: growing pains on the cutting edge. Trans Amer Fish Soc, 122: 736—748
- Persson L, 1979. The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). Freshwat Biol, 9: 99—104
- Persson L, 1981. The effects of temperature and meal size on rate of gastric evacuation in perch, *Perca fluviatilis*, fed on fish larvae. Freshwat Biol, 11: 131—138
- Post J R, 1990. Metabolic allometry of larval and juvenile yellow perch (*Perca flavescens*): in situ estimates and a bioenergetic models. Can J Fish Aquat Sci, 47: 554—560

Swenson W A, Smith L L, 1973. Gastric digestion, food consumption and food conversion efficiency in walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. J Fish Res Bd Can, 30: 1327—1336

## GASTRIC EVACUATION RATES OF 4 SMALL-SIZE FISH SPECIES IN BOHAI AND YELLOW SEAS

SUN Yao, LIU Yong, ZHANG Bo, TANG Qi-Sheng

(Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao, 266071)

**Abstract** Studies were carried out in laboratory and in situ on the gastric evacuation rates of 4 fish species (*Clupanodon punctatus*, *Thryssa kammalensis*, *Ammodytes personatus*, *Hyporhamphus sajori*) in Bohai and Yellow Seas, with their weight being at  $(6.72 \pm 1.95)$  g,  $(2.03 \pm 0.46)$  g,  $(0.68 \pm 0.15)$  g and  $(2.18 \pm 0.60)$  g, respectively. The goodness of fit of three mathematical models in common uses for the gastric evacuation was compared, including linear, exponential and square root model. According to the statistical test, all the three models could fit quite well the gastric evacuation of the 4 tested fish species ( $df = 7-10$ ,  $r^2 = 0.7852-0.9787$ ,  $P < 0.01$ ). If using  $r^2$  as assessment index, the exponential model could very well fit *Ammodytes personatus* and *Hyporhamphus sajori*, while square root model and linear model could much better fit *Thryssa kammalensis* and *Clupanodon punctatus*. Based on the synthetic assessment, the exponential model is best suitable for quantitatively describing the gastric evacuation of the 4 fish species, square root model came second. Significant differences were observed among the 4 gastric evacuation rates. It would take 11.64h to 24.70h from initial evacuation to 5% fullness of stomach content. The sequence of gastric evacuation rates of the 4 fish species were: *Ammodytes personatus* > *Thryssa kammalensis* > *Clupanodon punctatus* > *Hyporhamphus sajori*. The main reason caused the significant difference of the gastric evacuation rates among the test fish species was possibly due to their different stomach structure, except *Hyporhamphus sajori*.

**Key words** Gastric evacuation rate, Small-size fish, Bohai and Yellow Seas