

真鲷仔鱼早期阶段的摄食能力

——发育反应和功能反应*

殷名称 鲍宝龙 苏锦祥

(上海水产大学渔业学院 上海 200090)

提要 于1995年4月—1996年5月在中国水产科学研究院黄海水产研究所小麦岛苗种基地,采用梯度试验方法测试在不同褶皱臂尾轮虫饵料密度下2—12日龄真鲷仔鱼的摄食率和摄食强度,通过拟合发育反应和功能反应模型的数据来评价真鲷仔鱼早期阶段的摄食能力。结果表明,从仔鱼开口2日龄至12日龄,摄食强度从 $0.316\mu\text{g}/\text{h}$ 提高到 $1.374\mu\text{g}/\text{h}$;摄食成功率从59%提高到70%。平均摄食发生率从 $0.469\mu\text{g}/\text{h}$ 提高到 $1.751\mu\text{g}/\text{h}$;食饵操纵时间在仔鱼干重 $50\mu\text{g}$ 时为 $1.30\text{h}/\mu\text{g}$,至干重为 $100\mu\text{g}$ 时,操纵 $1\mu\text{g}$ 轮虫仅需 0.05h ;每次摄食反应的搜寻时间从 $1.97\text{h}/\mu\text{g}$ 降低到 $0.46\text{h}/\mu\text{g}$ 。轮虫密度在 $500\text{--}7000\text{ind}/\text{L}$ 范围,摄食强度从 $0.376\mu\text{g}/\text{h}$ 提高到 $1.248\mu\text{g}/\text{h}$;平均摄食发生率从 $0.560\mu\text{g}/\text{h}$ 提高到 $1.874\mu\text{g}/\text{h}$ 。在 $500\text{ind}/\text{L}$ 的轮虫密度下,初次摄食的仔鱼搜寻时间为 $3.94\text{h}/\mu\text{g}$,在 $7000\text{ind}/\text{L}$ 时,则降至 $0.8\text{h}/\mu\text{g}$,随着仔鱼的发育,饵料密度的影响愈来愈小。

关键词 真鲷 仔鱼 褶皱臂尾轮虫 摄食能力 发育反应 功能反应

学科分类号 Q958.8

仔鱼是一个快速生长和高死亡率的发育阶段,一般认为饵料密度及摄食强度影响仔鱼的存活和生长。国外有关仔鱼摄食能力的研究报道较多,少数学者(Rosenthal *et al*, 1970; Blaxter *et al*, 1971; Hunter, 1972; Laurence, 1977)研究了影响仔鱼摄食的因素。本文报告在实验室试验真鲷仔鱼早期阶段摄食轮虫的反应,运用数学模型评估真鲷仔鱼的摄食能力,为深入了解鱼类仔鱼摄食能力作初步的探索。

1 材料与方法

1.1 仔鱼来源及饲养

中国水产科学研究院黄海水产研究所小麦岛苗种基地提供人工饲养的真鲷(*Pagrosomus major*)亲鱼,自然产卵。试验于1995年4月—1996年5月在中国水产科学院黄海水产研究所小麦岛苗种基地进行。饲养箱为200L的圆形透明的有机玻璃缸。仔鱼开口前一天投喂褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*),密度在 $5000\text{--}7000\text{ind}/\text{L}$ 。轮虫由酵母培养,仅在投喂前一天饲以海水小球藻强化。饲养仔鱼期间,海水经安全系统过滤,盐度保持在 $28\text{--}32$,水温 $16\text{--}19^\circ\text{C}$ 。

* 国家自然科学基金资助项目, 39470556号。鲍宝龙(执笔人),男,出生于1970年6月,硕士,讲师, Fax: 0086-021-65434287

收稿日期: 1997-10-28, 收修改稿日期: 1998-09-25

1.2 不同饵料密度对真鲷仔鱼早期阶段的摄食影响试验

仔鱼早期发育阶段为2—12日龄(t, d)。在试验前让仔鱼饥饿一晚再投喂轮虫。设6个组,每组真鲷仔鱼20尾左右分别移入800ml水体的烧杯中;轮虫密度梯度为500、1 000、2 000、3 000、4 000、7 000ind/ L,水温控制在18℃,让仔鱼摄食2h后取出,镜检仔鱼肠道的轮虫数。各组均设平行组。

1.2.1 摄食率 摄食率为肠道中含有轮虫的仔鱼数占试验鱼数的百分比(%)。摄食成功率($S, \%$)指仔鱼成功捕到食饵对象的摄食反应次数占完成的反应次数的百分数(Houde *et al*, 1980)由 $0.41t^{0.23}$ 式计算,式中, t 为日龄(d); $t = (\ln W_d - \ln 26.96) / 0.125, W_d$ 为 t 日龄仔鱼干重(μg)。摄食强度为一个小时内所有仔鱼肠道中的轮虫平均数(ind/h)或轮虫平均干重($\mu g/h$)。TL为仔鱼体长。

1.2.2 发育反应的计算 指摄食强度与仔鱼发育的关系,主要以仔鱼干重指标来表达。本文按Murdoch(1971)方程计算, $C = kw_d y$,式中, C 为摄食强度($\mu g/h$); w_d 为仔鱼干重(μg); k 为回归系数; y 为幂,是摄食能力指标。本研究设50、60、80和100 μg 四个干重组。

1.2.3 功能反应的计算 指摄食强度与饵料密度的关系,采用摄食发生率、食饵操纵时间、搜索时间表示。本文采用Ivlev方程(1960)来评估。

$$C = C_{max}(1 - e^{-@P})$$

式中, C 为摄食强度(ind/h或 $\mu g/h$); C_{max} 为一定干重的仔鱼摄食强度的最大值(ind/h或 $\mu g/h$); $@$ 为摄食强度与饵料密度关系的相关系数; P 为饵料密度(ind/L或 $\mu g/L$)。

摄食发生率($FA, \mu g/h$)指仔鱼完成摄食反应的总次数,它依据Ivlev(1960)方程得出的摄食强度(C)除以摄食成功率(S)求得。食饵操纵时间($HT, h/ind$ 或 $h/\mu g$)是指仔鱼袭击、捕捉、吞咽饵料生物和重新搜寻前的停留时间,为 C_{max} 的倒数。搜寻时间($ST, h/\mu g$)包括活动搜索时间和仔鱼休息时间,由单位时间除以摄食发生率求得。

2 结果和分析

2.1 真鲷仔鱼的摄食率及摄食成功率

2.1.1 摄食率 试验表明,开口第一天(2日龄)仔鱼能初次摄食,3日龄仔鱼的摄食率则明显增加,在饵料密度为3 000—7 000ind/L条件下,仔鱼的摄食率达30%—44.4%。12日龄在饵料密度为2 000—7 000ind/L时,摄食率均达到100%,见表1。

表1 真鲷仔鱼摄食率的观察值($F, \%$)

Tab.1 Observed values of feeding rate ($F, \%$) of *Pagrosomus major* larvae at different concentrations of *B. plicatilis*

$t (d)$	$P (ind/L)$					
	500	1 000	2 000	3 000	4 000	7 000
2	4.6	2.7	12.4	2.1	8.8	6.3
3	19.1	30.1	18.9	39.3	44.4	30.0
4		42.5	55.1	53.1	61.2	68.1
6	25.0	40.9	42.2	56.3	57.0	67.6
8	31.5	30.2	34.9	47.7	66.7	73.9
10	47.1	61.5	80.0	64.7	93.8	100.0
12	90.9	80.0	100.0	100.0	100.0	100.0

2.1.2 摄食成功率 试验表明, 摄食成功率随仔鱼的发育而提高, 50% 以上的摄食反应是成功的, 见表 2。

表2 真鲷仔鱼的摄食成功率(S, %)的估计值

Tab.2 Estimated values of capture success rate (S, %) for *P. major* at four dry weight groups

t (d)	TL (mm)	W_d (μg)	S (%)
4—5	3.536	50	59
6—7	3.793	60	63
8—9	4.198	80	67
10—11	4.513	100	70

2.2 真鲷仔鱼的发育反应

摄食强度随仔鱼干重的增加而迅速增大, 从干重 $50\mu\text{g}$ 的平均 $0.316\mu\text{g}/\text{h}$ 增至干重 $100\mu\text{g}$ 的平均 $1.374\mu\text{g}/\text{h}$, 见图 1。

2.3 真鲷仔鱼的功能反应

在饵料密度为 $500\text{--}7\,000\text{ind}/\text{L}$ 时, 仔鱼的平均摄食强度随着饵料密度增加而增大, 从 $500\text{ind}/\text{L}$ 的 $0.376\mu\text{g}/\text{h}$ 增至 $7\,000\text{ind}/\text{L}$ 的 $1.248\mu\text{g}/\text{h}$; 当仔鱼干重为 50 、 60 、 80 、 $100\mu\text{g}$ 时, 各干重仔鱼的功能反应不同, 干重小的仔鱼摄食强度随饵料密度增加而增加的

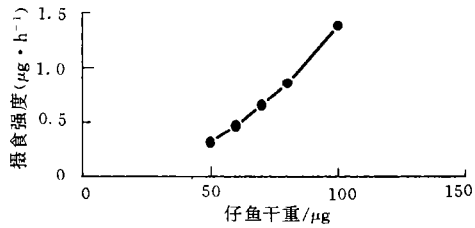


图1 真鲷仔鱼发育反应[据Murdoch(1971)模型]

Fig.1 Developmental response of *P. major* larvae at different concentrations

速度比干重大的仔鱼要略慢, 见图 2。从表 3 中 Ivlev(1960) 方程中的 C_{\max} 可以看到, 真鲷仔鱼摄食能力还是很有潜力的, 尤其在仔鱼干重达到 $100\mu\text{g}$ 时更为明显, 达到 $19.502\mu\text{g}/\text{h}$; 则随仔鱼发育而下降, 这表明随着仔鱼的发育, 饵料密度限制仔鱼摄食作用越来越小。

2.4 真鲷仔鱼的摄食发生率

试验表明, 仔鱼的摄食发生率 (FA) 随饵料密度的提高而增加, 见表 4。4 个干重组的平均摄食发生率在饵料密度 $500\text{ind}/\text{L}$ 时为 $0.560\mu\text{g}/\text{h}$; 在 $7\,000\text{ind}/\text{L}$ 时为 $1.874\mu\text{g}/\text{h}$ 。摄食发生率也随发育而提高, 平均摄食发生率在仔鱼干重 $50\mu\text{g}$ 时为 $0.469\mu\text{g}/\text{h}$, 而到了 $100\mu\text{g}$ 时则提高到 $1.751\mu\text{g}/\text{h}$ 。

仔鱼的食饵操纵时间 (HT) 以及每次发生摄食反应的搜寻时间 (ST) 随其发育

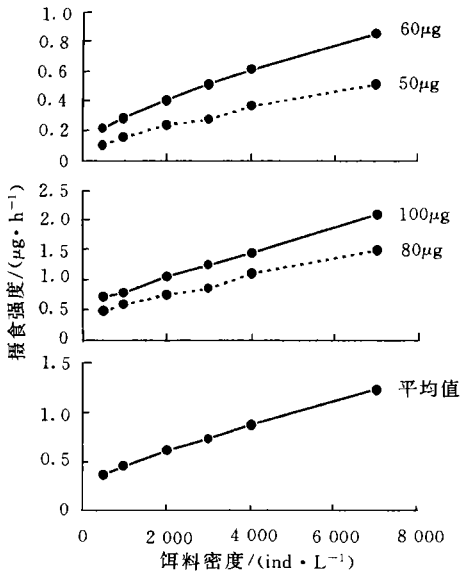


图2 真鲷仔鱼的功能反应[据Ivlev(1960)模型]

Fig.2 Functional response of *P. major* larvae at different larvae dry weight

表3 真鲷仔鱼功能反应Ivlev方程的参数

Tab.3 Parameters of *P. major* larvae functional response in the Ivlev model

W_0 (μg)	Ivlev方程				
	$C_{\max}(\mu\text{g}/\text{h})$	$C_{\max}(\text{n}/\text{h})$	@ ($\mu\text{g}/\text{h}$)	@ (n/h)	r^2
50	0.772	1.104	$2.1E-04$	$1.5E-04$	0.82
60	1.443	2.061	$1.6E-04$	$1.1E-04$	0.89
80	3.896	5.566	$8.0E-05$	$5.6E-05$	0.97
100	19.502	27.860	$1.7E-05$	$1.2E-05$	0.99

表4 真鲷仔鱼的摄食发生率 ($FA, \mu\text{g}/\text{h}$)Tab.4 Feeding attack rates ($FA, \mu\text{g}/\text{h}$) of *P. major* larvae

W_0 (μg)	$P(\text{ind}/\text{L})$						FA 平均值
	500	1 000	2 000	3 000	4 000	7 000	
50	0.178	0.258	0.402	0.467	0.633	0.874	0.469
60	0.341	0.447	0.642	0.817	0.974	1.349	0.762
80	0.726	0.866	1.136	1.391	1.632	2.279	1.338
100	0.996	1.155	1.471	1.794	2.092	2.996	1.751
FA 平均值	0.560	0.682	0.913	1.117	1.332	1.874	

而迅速下降,见表5。食饵操纵时间从 $1.30\text{h}/\mu\text{g}$ 降至 $0.05\text{h}/\mu\text{g}$, 搜寻时间从 $1.97\text{h}/\mu\text{g}$ 下降到 $0.46\text{h}/\mu\text{g}$ 。在饵料密度较低时 ($500\text{ind}/\text{L}$), 干重为 $50\mu\text{g}$ 仔鱼搜寻时间为 $3.94\text{h}/\mu\text{g}$, 而在 $7\,000\text{ind}/\text{L}$ 时, 仅为 $0.80\text{h}/\mu\text{g}$ 。随着仔鱼的发育, 密度的影响愈来愈不重要, 干重 $100\mu\text{g}$ 的仔鱼在饵料密度为 $500\text{ind}/\text{L}$ 时其搜寻时间为 0.70h , 仅为 $7\,000\text{ind}/\text{L}$ 的3倍; 反过来说明, 仔鱼的发育在低饵料密度条件下的搜寻时间变化较大, 从 $50\mu\text{g}$ 到 $100\mu\text{g}$, 在饵料密度为 $500\text{ind}/\text{L}$ 的搜寻时间下降 ($3.94-0.70\text{h}/\mu\text{g}$) 比 $7\,000\text{ind}/\text{L}$ 时的 ($0.80-0.23\text{h}/\mu\text{g}$) 要迅速得多。

表5 真鲷仔鱼的食饵操纵时间 (HT) 以及仔鱼每次摄食反应的搜寻时间 (ST)Tab.5 Handling time and search time of each feeding reaction of *P. major* larvae

W_0 (μg)	HT		$ST(\text{h}/\mu\text{g})$						
	$\text{h}/\mu\text{g}$	h/ind	500	1 000	2 000	3 000	4 000	7 000	平均值
50	1.30	0.90	3.94	2.71	1.74	1.50	1.11	0.80	1.97
60	0.69	0.49	2.05	1.56	1.09	0.86	0.72	0.52	1.13
80	0.26	0.18	0.96	0.81	0.62	0.50	0.43	0.31	0.61
100	0.05	0.04	0.70	0.61	0.48	0.39	0.33	0.23	0.46

3 讨论与结语

Ivlev(1960)方程中的参数值表明, 真鲷仔鱼的功能反应也随仔鱼发育而变化, 食饵操纵时间随仔鱼发育而下降; @ 参数值随仔鱼发育而下降, 表明饵料密度对于仔鱼摄食强度的影响越来越小。本试验结果与 Laurence(1977)用 Ivlev(1960)方程分析冬鲱的结果类似, 而与 Houde 等(1980)对菱羊鲷、线鲷、鲉的研究结果不同, Houde 等认为, @ 参数值随仔鱼发育而增大是由于仔鱼搜寻能力和饵料相遇频率提高的结果。可见, 对于不同的鱼类, @

参数的生物学含义有所不同,其明确的生物学含义有待进一步探讨。

摄食成功率对初次摄食的仔鱼是否能捕食足够的饵料以保证仔鱼生长和存活是个重要因子。真鲷仔鱼初次摄食成功率为 59%,与菱羊鲷(53%)、线鲷(69%)、鲢(49%)、鳙(40%)相接近(Houde *et al*, 1980; Blaxter *et al*, 1971),而明显大于大西洋鲱(10%)和沙丁鱼(5%)(Rosenthal *et al*, 1970; Blaxter *et al*, 1971)。

依据摄食率分析,在 7 000ind/L下,也有 90%的真鲷仔鱼不能进行初次摄食,在如此高的饵料密度下,初次摄食率却如此低,而自然海区的饵料成片层分布(Lasker *et al*, 1978),但饵料密度还是没有超过 500ind/L(Houde *et al*, 1980),其摄食率非常低,而不能建立初次摄食的真鲷仔鱼在水温 16—18℃下将在 12—13 日龄死亡(鲍宝龙等, 1998),这可能是自然海区真鲷仔鱼存活率低的主要原因之一。在真鲷仔鱼的工厂化培育中,开口后几天的轮虫投饵密度应维持在较高水平,因为延迟 2d 建立初次摄食就能影响真鲷仔鱼的存活率,尽管有些仔鱼开始了初次摄食,若它们的摄食强度没能满足仔鱼一定的生长率,它们之中有许多可能仍会死亡(鲍宝龙等, 1998),当仔鱼发育到干重 80μg时,轮虫密度可以稍稍下降一点,因为至此阶段饵料密度限制仔鱼摄食强度的作用比在初次摄食期要小得多,但需要摄食更多的轮虫来满足发育和活动的需要。

致谢 承蒙中国水产科学研究院黄海水产研究所雷霖霖研究员,姜言伟、柳学周二位副研究员等热情支持,谨致谢忱。

参 考 文 献

- 鲍宝龙, 苏锦祥, 殷名称, 1998. 延迟投饵对真鲷、牙鲆仔鱼摄食、生长和存活的影响. 水产学报, 22(1): 33—38
- Blaxter J H S, Staines M E, 1971. Food Searching Potential in Marine Fish Larvae. In: Crisp D J ed. Fourth European Marine Biology Symposium. Cambridge: Cambridge Univ Press, 467—485
- Houde E D, Schekter R C, 1980. Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Env Biol Fish*, 5(4): 315—334
- Hunter J R, 1972. Swimming and feeding behavior of larval anchovy, *Engraulis mordax*. U S Fish Bull, 70: 821—838
- Ivlev V S, 1960. On the utilization of food by planktophage fishes. *Bull Math Biophysics*, 22: 371—389
- Lasker R, Iweifel J R, 1978. Growth and Survival of First-feeding Northern Anchovy Larvae (*Engraulis mordax*) in Patches Containing Different Proportions of Large and Small Prey. In: Steele J H ed. *Spatial Pattern in Plankton Communities*. New York: Plenum Publ Corp, 329—354
- Laurence G C, 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, larvae during the period from hatching to metamorphosis. U S Fish Bull, 75: 529—546
- Murdoch W W, 1971. The developmental response of predators to changes in prey density. *Ecology*, 52: 132—137
- Rosenthal H, Hempel G, 1970. Experimental Studies in Feeding and Food Requirements of Herring Larvae (*Clupea harengus* L.). In: Steele J H ed. *Marine Food Chains*. Berkeley: Univ Calif Press, 344—364

FEEDING ABILITY OF *PAGROSOMUS MAJOR* LARVAE DURING EARLY DEVELOPMENT—ITS DEVELOPMENTAL AND FUNCTIONAL RESPONSES

YIN Ming-cheng, BAO Bao-long, SU Jin-xiang

(Fisheries College, Shanghai Fisheries University, Shanghai, 200090)

Abstract The feeding ability of red sea bream (*Pagrosomus major*) larvae at 2—12 age in days to rotifer (*Brachionus plicatilis*) was studied from April, 1995 to May, 1996. The larvae were supplied by the Xiaomai island breeding base, Yellow Sea Fisheries Institute. Seven groups were set with rotifer densities of 500, 1 000, 2 000, 3 000, 4 000, 5 000, 7 000ind / L respectively. Each group included around 20 red sea bream larvae. Feeding rates and feeding intensities were tested and were used to establish a developmental and functional responses model. The results show that the feeding intensity level ranged from 0.316 $\mu\text{g} / \text{h}$ to 1.374 $\mu\text{g} / \text{h}$ with larvae developing at 2—12 age in days. Capture success rate reached 59% to 70% at 2—12 age in days. The average feeding attack rates increased from 0.469 $\mu\text{g} / \text{h}$ to 1.751 $\mu\text{g} / \text{h}$, the handling time decreased from 1.30h / μg to 0.05h / μg , and searching time of each feeding reaction minuses from 1.97h / μg to 0.46h / μg as red sea bream larvae grew from 50 to 100 μg dry weights. Feeding intensities from 0.376 $\mu\text{g} / \text{h}$ to 1.248 $\mu\text{g} / \text{h}$ and average of feeding attack rates increased from 0.560 $\mu\text{g} / \text{h}$ to 1.874 $\mu\text{g} / \text{h}$ as 500ind / L of rotifer density heightened to 7 000ind / L. At the 500ind/L level, the searching time was 3.94h / μg , but it was only 0.80h / μg at the 7 000ind / L level. As red sea bream larvae grew, the influence of prey concentration became progressively insignificant.

Key words *Pagrosomus major* Larvae *Brachionus plicatilis* Feeding ability

Development response Function response

Subject classification number Q958.8