

鱼类能量学

—— 新观点

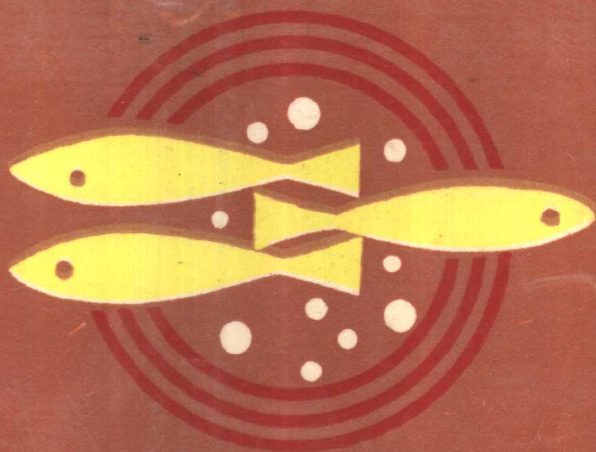
[英]彼得·泰特勒

彼得·凯洛

主编

王安利等译

陆健健校



天津科技翻译出版公司

鱼类能量学

——新观点

[英] 彼得·泰特勒 彼得·凯洛 主编

王安利等译 陆健健 校

天津科技翻译出版公司

津新登字(90)010号

责任编辑 李丕章 刘永生

鱼类能量学——新观点

【英】彼得·泰特勒 彼得·凯洛 主编

王安利等 译

天津科技翻译出版公司出版

邮政编码 300191

新华书店天津发行所发行

天津市长宏印刷厂印刷

787×1092 1/32 印张 9.5 字数 200千

1992年3月第一版 1992年3月第一次印刷

印数1——2500册

ISBN7-5433-0265-9/Q·2

定价 5元

内容提要

本书着重介绍鱼类能量学和鱼类养殖方面涉及的核心问题——食物、摄食、生产（生长和繁殖）及能量收支等。在资源分配和适应的前提下，阐述了新理论对鱼类能量学研究的影响。全书共12章，包括能量分配、代谢范围、最佳觅食理论在鱼类摄食行为上的应用、摄食与消化能量学、鱼类摄食与营养研究的实验室方法、蛋白质与氨基酸的需要量、代谢与摄食的激素调节、生长、繁殖能量学、能量收支的实验室研究和野外研究、鱼类养殖与能量收支等内容。这对我国的水产养殖与管理的科学化具有重要指导作用。同时对促进我国鱼类能量学的研究具有重大现实意义。

本书可供大专院校生物系师生、水产院校养殖系师生、专业研究人员、水产部门管理者以及广大水产养殖技术员参考。

前 言

G·G·温伯格教授发表《鱼类的代谢率与食物需要量》专著，创立鱼类能量学实验研究以来已近30年了。他的最终目的在于发展鱼类养殖与管理的科学方法，为了对迅速扩展的、世界性的水产养殖及渔业管理实践中缺乏需要的信息做出反应，他随后发表了大量文章。

本书的目的不在于全面地综述他的文献，而是注重于那些开始应用于实践的新知识和新理论中的论题。

着重点放在食物、摄食、生产（生长和繁殖）和能量收支，因为这些对鱼类养殖的发展有极大的影响。一些章节对选择实验方法及各种方法隐藏的缺陷提出了忠告。其它章节在资源分配和适应的前提下，讨论了新理论对鱼类能量学研究的影响。我们希望本书提供的资料会引起人们足够的兴趣，并对协助完成温伯格的原定目标有显著的意义。

本书起始于1982年12月英国渔业协会的学术会议。大多数作者参加了会议。但本书并不是一本会议论文集，所有章节都是在会后专门为本书撰写。

彼得·泰特勒

目 录

前言

第一部分 能量收支的进化方面

第一章 能量分配的适应方面	1
---------------------	---

第二章 鱼类的代谢范围	19
-------------------	----

第二部分 食物与摄食

第三章 最佳觅食理论在鱼类摄食行为上的应用	49
-----------------------------	----

第四章 摄食与消化能量学	81
--------------------	----

第五章 鱼类摄食与营养研究的实验室方法	103
---------------------------	-----

第六章 蛋白质与氨基酸的需要量	129
-----------------------	-----

第七章 摄食和代谢的激素控制	156
----------------------	-----

第三部分 生产

第八章 生长	179
--------------	-----

第九章 繁殖能量学	194
-----------------	-----

第四部分 能量收支

第十章 能量收支的实验室研究	216
----------------------	-----

第十一章 能量收支的野外研究	241
----------------------	-----

第十二章 能量学与鱼类养殖	263
---------------------	-----

第一部分

能量收支的进化方面

第一章 能量分配的适应方面

彼得·凯洛

1.1 引言

鱼类，如所有有机体一样，利用摄入的食物资源（C）作为组织合成（生产，P）的建筑材料，及在推动这种合成和其它物理化学反应的代谢过程中作为燃料。有一部分资源成为废物（E）损失掉。所有这些代谢的方面都可用能量单位（焦耳，4.2焦/卡）来表示，由于所有的生物系统都服从热力学定律，故可构成下式：

$$C = P + R + E \quad 1.1$$

总代谢（R）由一些亚成分组成：标准代谢（ R_s ）即当生物静息时记录的，日常代谢（ R_R ）即当动物在“日常”活动时记录的，摄食代谢（ R_F ）即与动物摄食之后有关（有时称为特殊动力作用或效应），以及活跃代谢（ R_A ）即在动物进行持续性活动（如鱼类游泳）时记录的。如果补充给日常代谢的能量需求具有相加性，那么：

$$R = R_s + aR_{R-s} + bR_{F-s} + cR_{A-s} \quad 1.2$$

这里a、b和c表示进行每种类型代谢的时间份数的常数。P由躯体组分（ P_s ）和繁殖组分（ P_r ）构成。最后，E由粪便

(F)、尿和氨等排泄物(U)，以及如粘液(Muc)等各种各样的分泌物所组成。把这些离散的组分组合起来，我们得到：

$$C = (R_s + aR_{R-s} + bR_{F-s} + cR_{A-s}) + (P_g + P_r) + (F + U + Muc)$$

这种能量收支方程仿效布兰特和格罗夫斯(Brett & Groves, 1979)。能量获取模式(C和 $A = C - F$)将在第3至第5章中作进一步讨论，能量利用模式(R和P)将在第8至第10章里进一步讨论。用于测量能量收支各组分的方法以及来自实验室和野外种群的一些有关总收支的抽样结果将在第10至11章中叙述。

能量在各种代谢需求之间的分配方式，很可能对结构和功能有深刻影响，因而对繁殖(t)、生存(s)和生殖力(n)之间的时间及时分配也有深刻的影响。因此，为了有效地避开捕食者，在活动上的投资就会影响生存(s)；在 P_g 上的投资会影响躯体结构充分发育到能够繁殖(t)所需的时间；以及在 P_r 上的投资会影响生殖力(n) (图1.1)。因此，能量收支对自然选择必然是敏感的(Alexander, 1967)。这就是说，收支组分之间的能量分配是受酶控制的，因而，最终受基因控制，一个种群里某种基因频率是增加还是减少，取决于它们如何影响s, n和t。这种散布和适应的能力习惯用F表示，即以具有特殊性状的个体为单位的增长率来表示。这也可定义为经典的Euler-Lotka方程中的s、n和t项(见Charlesworth, 1980)：

$$1 = \sum_t e^{-Ft} s_n$$

1.3

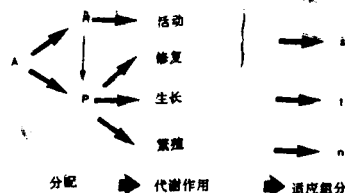


图1·1 能量分配的代谢影响和可能的适应作用

F有时被认为等同于 r ——内禀增长率,但这会导致概念上的混乱 (Sibly & Calow, 1985)。

很清楚,那些使 s 和 n 达到最大、使 t 最小的基因将是最成功的,实际上,自然选择将有助于图1·1中的所有得到最大投资的代谢方面。然而,因为摄食过程和结构本身是受限制的,所以可用于分配的资源也是有限的和受制约的。因此,用在代谢某一方面的资源就不能用在其它方面;例如供给运动的能量,它可以改善逃离捕食者的能力并因之增强 s ,但不能用于生产。这样,就对 n 有负作用,而对 t 有正作用。这意味着,在代谢的各种组分之间存在着对换,而且,适应性的组分彼此影响。从下面的叙述将清楚地看到,这些对换方式对自然选择作用的途径,以及对可能进化的最适解决,均有重要的制约作用 (Calow, 1984a, b)。

本书将讨论与鱼类能量学的一般原理和实践有关的新发展。在引言里,对能量学的适应方面,尤其是对限制选择作用的对换的定义给予了特别注意。因此,主题是生理学必须归结于对适应性的理解及自然选择理论必须归结于对生理学的理解。

全书中,能量学始终被视为等同于生理学。这仅是部分地合理的,因为食物提供了各种资源,也包括能量,而最受

限制的组分可能就是最易受自然选择所影响的，这不一定是能量（第6和12章）。即使如此，能量仍被用于身体的所有过程和全部结构的构成。并且，它是易于被测量和建模的。虽然它不一定总是最合适的通用物，但它可能是最普遍适用的，这也是在此强调它的理由（Calow, 1984a）。

1·2生产和代谢之间的相互作用

在鱼类代谢中，一个明显的矛盾是：利用资源去生产生物量（生长和繁殖），还是消耗在明显的活动上。生物量的生产必须与适应度呈正相关，因为生物量的增加必然会减少从出生至达到具繁殖能力体重之间的时间，因而最终会增加繁殖量。虽然如此，食肉鱼类仍把摄入能量的25%花在活动代谢上（Brett & Groves, 1979；第2和10章）。食草鱼类在这方面代谢的花费或许要少得多（第4章）。游泳在代谢上耗费很大，但它通过逃离捕食者可带来生存上的好处，以及通过顺利捕获猎物带来代谢上的利益。韦尔（Ware, 1975）对游泳的代谢消耗和摄食收益之间的矛盾进行了建模（概括于图1·2中），并发现食浮游生物的幼欧鲈（*Alburnus alburnus*），以能使得用于生产的能量达到最大值的速度游泳。使生长效率（ P_g/C ）和每单位摄食量的生长效率（ P_g/C ）/ C 达到最大值要求有不同的速度，这两者都已被提议作为适应的表现型量度和生理学量度。首先考虑的是：可以预料选择将会使生产率达到最大，因为最终重要的是生产出有生存能力的后代的数目，而不一定是它们被生产的效率。在第2章将进一步讨论这个论点。

如果是生产达到最大值，并且游泳是高代价的，那么我们可以预料，形态学和行为学特征将朝着更节约这些能量消

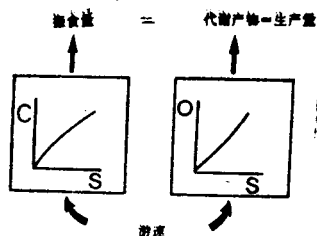


图1·2 增加游速(S)能以阐述过的途径提高摄食率(C), 但会导致以阐述过的方式增加代谢产物(O)。C和O之间的平衡决定生产量P, 以此可计算出S对P、P/C和 $(P/C)/C$ 的影响。论据来自韦尔(Ware, 1975)。

耗的方向进化(经济化原理; Calow, 1984a)。游泳时功的减少也会使鱼类超过代谢范围的可能性降低, 从而减少死亡的机会(第2章)。韦尔(Ware, 1981)证明了这种节约。这包括流线型, 当食物可利用时采取静息的能力, 有效觅食策略的采用, 以及迁移到具丰富食物和/或减少消耗(如较冷的水)的水体的能力。生活在溪流中的鲑科鱼类在水速低的区域“休息”, 以便使游泳的能耗最低, 它们还可紧贴急流以便最大限度地接近漂流中的无脊椎动物, 亦即使其处于净能报酬达到最大的位置(Fausch, 1984)。

另一个不太明显的消耗是把生物量维持在一个有组织的同热力学平衡有些距离的状态。生物组织不断地被热波动、自动氧化和合成失误等解体, 为了维持生存, 被解体的结构必须进行更换和修复。成体的分子和细胞的不断更新就是这个现象的一种表现(Calow, 1978)。并且这些动态过程都要花费建筑材料和能量: 例如, 可能要用25%的基础代谢率来

支付这些消耗 (Waterlow, 1980)。在一餐中摄入新食源以后, 被称为特殊动力作用(见上述)的能量中, 至少要支付一部分用于合成的消耗, 可能包括修复和更换过程 (Parry, 1983; Vahl, 1984; 见第8章, 参阅第12章)。消耗是代谢性的, 因此会制约生产, 但在生活力和生存方面则是受益的。然而, 这个过程的投资未必是固定不变的。来自鱼类以外动物的一些证据表明, 当繁殖后寿命 (由于外在死亡率) 不长时, 对繁殖生产量的投资可能会损害这些维持过程, 从而导致衰老的加速 (Calow, 1978)。在繁殖季节里, 某些鱼类的鳞片脱落更多, 这可能是由于替补的减少; 而半透明性耳石的出现就是躯体构造中蛋白质合成减少的一种标志。一些七鳃鳗和鲑鱼之类的鱼种在繁殖方面大量投资时伴随的高死亡率, 可能是由于加速了衰老过程, 并值得进一步研究 (Larsen, 1973)。

本节讨论可能会得到这样的结论: 应在受生命消耗所决定的生理限度内, 使生物量的生产达到最大。然而, 人们可以通过内分泌操作法把生产率提高到正常水平以上 (第7章), 这暗示着在正常情况下, 有机体的生产量被激素主动控制在生理能力以下。这也意味着, 亚最大生产 (即生长) 率是最适的, 并且表明非生理的或许是生态学的限制在起作用; 例如, 那些比同体重等级的平均生长值生长更快的鱼, 可能更易受捕食者的注意。凯洛 (Calow, 1982) 综述了这些可能性, 这些可能性意味着最大化原理, 如同在食物获得 (觅食理论—第3章) 和利用模型中所运用的那样, 至少在某些情况下将受亚最大控制所调节。埃利斯 (Iles, 1974) 根据在自然情况下观察到的鲑鱼生长模式, 提出该种鱼存在受

内分泌控制的、非最高的生产率。第7章将详细综述内分泌控制代谢的一般特征。

1.3 繁殖和躯体维持之间的相互作用

随着繁殖的开始，繁殖生产、躯体生产和躯体维持之间的相互作用就有可能出现。本节将集中讨论在繁殖和维持之间的相互作用，因为这些作用要求繁殖输出量与亲体存活之间产生了对换。至于繁殖、生长和随后的繁殖成功率之间的复杂相互作用将在下一节讨论。

由于用在代谢方面的资源有限，给形成配子的分配额就有可能减少给维持躯体结构和功能上的份额。这可能导致躯体生物量的减少 (Shevchenko, 1972; Roff, 1983) 和躯体质量的降低 (见上述)。它也可能造成减少游泳活动 (Koch & Wieser, 1983)，并因此使逃避敌害的能力降低。对经受这种过程的亲体来说，所有这些效应同样也可能有增加死亡率的危险 (Calow, 1979; 见第2章)。据报道包括鱼类在内的许多种类，其生殖力和亲体随后的存活率之间存在着负相关 (Calow & Sibly, 1983; 但参见 Bell, 1984a, b)，并且，通过人工阻止繁殖消耗能够延长一些鱼的寿命，尤其是鲑鱼和七鳃鳗 (见 Larsen 的综述, 1973)。

方程1.3指出， F ——适应性对 n ——生殖力 (假如配子的大小近似常数，繁殖上的投资为 Z ；因为 $n = z/k$ ， k 是配子的大小) 和存活率都应有正作用。根据代数学某些简单的假设 (Sibly & Calow, 1983, 和图1.3的说明) 可以证明，如果把 Z 与成体的存活机会 (S_a) 构成坐标图，那么同一个 F 值的这些参数的组合为一组具有负斜率的直线，直线斜率与幼体的存活机会 (S_i) 成比例——即斜率随 S_i 增加而增大。

这些直线是一组适应性等值线，它表示 F 值随着离开原点而逐渐增加（图1·3）。因此 S_a 和 n 的最佳组合，是位于最高 F ——等值线的“可行的组合”。而可行性主要由上面讨论过的对换所决定。

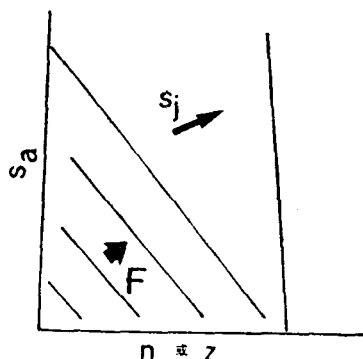


图1·3 S_a 对 n （或 Z ）的适应性等值线，平面是与 S_j 成比例的具有负斜率的直线。如果假设繁殖力和死亡率与年龄无关，则方程1·3就可简化为 $1 = e^{-F'j} S_j n + e^{-F'a} S_a$ 。若 $t_j = t_a = 1$ ，那么整理后 $F = \log_e (S_j n + S_a)$ 。因此若让 F 保持恒定， S_a 的增加必须由 n 成比例地减少来补偿，因为该比例直接依赖 S_j 。在该图中 F 按所示的方向增加，即随着 S_a 和 n 的增加而增加，直观地看这些情况也是合理的。

因此，确定这些可供选择的可行性就变得必要了，但这在实验上是困难的。因为根据定义，自然选择有助于把 S_a 和 Z 的组合限制在所有可行组合中的一个子集——即最佳子集。无论如何，有一条确定完全对换子集的可能途径，那就是对它们的生理学基础进行了解。例如，有一个可能的假说是：资源由躯体维持转移到繁殖，是根据一系列生理学上的优先权进行考虑——第一批少量卵用亲体需求以外的资源所形成

(如动用专供繁殖的贮备)，这对成体的存活是无影响的，接下来形成的少量的卵，动用了维持所需要的非必需的资源，因而对 S_a 有一种抑制的影响；再接下来所形成的少量卵，使用了维持所必需的资源，因此会把 S_a 逼向零点。图1·4 A和B就给出这种假说的对换曲线。图1·4 C和D描述了另一条可采用的途径。在这里，同样是生理学上的优先权在起作用，但永不会达到成体必然死亡这一点，所以 S_a 不会完全减至零点，因而曲线被拉到左侧，产生了S形的关系。

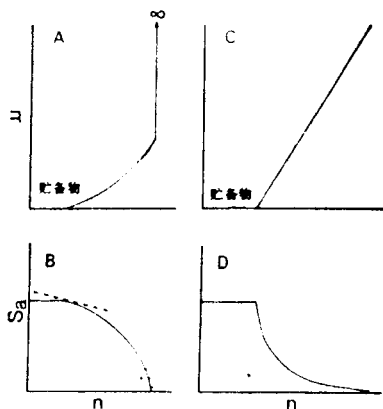


图1·4 繁殖后的死亡率(μ)和存活率(S_a)同繁殖力(n 或 z)的关系。假定成体的死亡率是随机的,故 $S_a = e^{-\mu t}$; A和B与C和D是不同的模式。进一步的说明见正文。B中的点线和断线是适应性等值线,在正文中有说明,仿凯洛(Calow, 1984)。

区别这些可替代途径的可能方式是：假定用于配子形成的投资依据饥饿条件下起作用的同一组生理学优先权而分配(Calow, 1984b)。如果这是真的，那么饥饿鱼群的存活曲

线应能为对换曲线的形成提供某种线索。图1·5表示12种鱼苗在这方面的资料(取自Ivlev, 1961)。一些鱼类具有一个最初的高死亡率时期,但这或许代表“弱者”的死亡。若忽视了这一点,曲线就变得十分含糊不清了。另一些鱼类的存活数连续地减至零点,还有一些鱼类随饥饿的继续而慢慢地减少,因此曲线被拉到右侧。然而,直观检验表明,这种差别并非始终都很明显。对于在饥饿条件下的存活情况,还需做更多的工作,特别是老龄鱼。

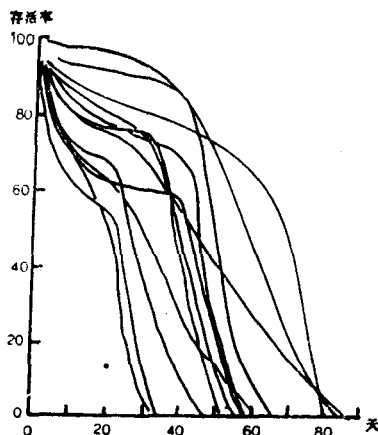


图1·5 饥饿鱼苗的存活曲线: 天=饥饿时间, 仿艾夫列夫 (Ivlev, 1961)。

这些对换曲线表示 S_0 和 n 的各种组合, 它们对具有特定生物学性质的各种生物是适宜的。对于图1·4A和B中的曲线, 最优组合非常容易被确定, 因为这里只有一个点与线性等值线正切, 因此答案只有一个。显然, 最优组合在此将依

赖于等值线的斜率,并进而依赖于 S_j (见上述)。如果斜率浅(幼体存活差)、 n 值低和繁殖后存活机会好,那么重复生殖是最合适的(见图中间的断线)。如果斜率陡(幼体存活好), n 值高和繁殖后存活机会差,那么终生只繁殖一次是有利的(见点线)。此外,成体存活由于受繁殖投资以外的因子所影响(与内在因子相对的外来因子),将会改变曲线的位置和最适度。当繁殖消耗由亲体繁殖后的存活来补偿(参见下面第(2)点),可以证明,如果 S_j 为定值,则由于外来因子造成的 S_i 减低而有助于提高繁殖上的投资(Schaffer, 1979; Calow, 1983a, b)。

斯特恩斯(Stearns, 1983a, b)已通过研究夏威夷水库中食蚊鱼(*Gambusia affinis*)不同种群的生殖力检验了这些预见。稳定型水库里的鱼比波动型水库里的鱼体小、瘦长,并具有较低的生殖力和繁殖分配额。在此基础上,人们足以推测,在波动型水库成体的死亡率应比在稳定型水库高和/或有更多的波动,对幼体而言则相反。但是,研究中并未直接测定死亡率,同时还存在一些复杂的因子;特别是有证据说明,针对水位短期波动,在生命周期的特征中有相当明显的表现型可塑性,也不能排除沉没效应的可能性。

对于鱼类而言,还没有利用特定年龄死亡率信息对各种预见进行严格检验的其它好资料。此外,还有一些复杂情况,

(1)繁殖常常要求有行为模式配合,这使亲体更易招来意外之灾、疾病和捕食者。这种与繁殖投资有关的方式,可能与上述生理学影响十分不同。例如鲢科鱼类在到达产卵场的过程中,在进行任何繁殖投资之前,可能会遇到相当多的危