

鱼类 早期生活史

〔美〕J.H.S. 布拉克特尔 编著

唐小曼 陈思行 等译
陆忠康 许文苡

赵传纲 校

农业出版社

鱼类早期生活史

[美] J. H. S. 布拉克特尔编著

唐小量 陈思行 陆忠康 许文藻等译

赵传纲校

农业出版社

The Early Life History of Fish
Edited by J. H. S. Blaxter
Springer-Verlag
Berlin Heidelberg New York 1974

鱼类早期生活史
〔美〕J.H.S. 布拉克特尔编著
唐小曼 陈思行 陆忠康 许文蔚等译
赵传细校

* * *

责任编辑 陈力行

农业出版社出版（北京朝阳区枣营路）
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm 16开本 16印张 376千字
1990年10月第1版 1990年10月北京第1次印刷
印数 1—570 1^m 定价 8.50 元
ISBN 7-109-00698-0/S·531

译 者 的 话

本书系鱼类早期生活史国际学术研讨会议论文集，内容丰富，涉及面广，既有理论研究方面的文章，也有介绍实际应用研究、调查结果的文章。该书虽出版于70年代，但由于我国目前海洋渔业资源调查研究，特别是鱼类早期发育的研究，尚是薄弱环节，为此，我们认为这本书对我国海洋渔业研究，仍有指导意义。

全书由唐小曼、陈思行、陆忠康、许文苡、杨人伟、谢菅梁等同志翻译。在翻译过程中对本书论文进行了选择和删节。全文由赵传细同志审校。最后向在鱼类定名方面给予帮助的许成玉同志表示感谢。

译 者
1983年6月

引　　言

1967年联合国粮农组织海洋资源研究咨询委员会首次讨论了鱼类早期生活史国际研讨会的计划。认为鱼卵仔鱼的研究对估算鱼类群体的大小，评价群体和补充群体的关系以及帮助解决分类学和分类系统等问题均有参考价值。

海洋资源研究咨询委员会工作组于1969年建议召开一次研讨会，并与国际生物海洋学协会讨论后，苏格兰海洋生物协会 J. H. S. Blaxter 博士同意在筹划指导委员会的协助下召开会议。此事得到国际许多团体的支持和赞同，并给予经济上的资助。

在筹划指导委员会成员的帮助下于1973年5月17—23日在苏格兰奥班的 Dunstaffnage 海洋研究所召开研讨会。来自26个国家约160名代表参加了会议，听取了62份论文报告。

论文的主要议题是鱼卵、仔鱼的调查在鱼类资源数量变动上的应用。普遍认为早期死亡率高是决定未来的繁殖强度和年龄级多少，进而成为渔业的补充群体的重要因素。据报道有些鱼的鱼卵死亡率高可以解释为发育不全，不是由于敌害或海流把鱼卵带到产卵区外。孵化后敌害和饥饿引起的死亡较大，而且许多仔鱼小，需要的饵料也非常小。曾设法确定仔鱼的营养状态，看看海上捕获的仔鱼是否能成活，体弱的仔鱼对浮游生物网的采集是否有选择性。另外，由于仔鱼体质细嫩和虚弱，易受掠食性动物的侵袭而死亡。

研讨会表明，我们对微型分布的知识也很缺乏。通过研讨会对仔鱼的分布重新形成了概念。

现在已知更多有关鱼卵仔鱼对高温、缺氧、硫化氢(H_2S)和重金属等有害因素的忍耐程度。这些资料有助于测定发电站冷却系统排放物造成鱼卵仔鱼死亡，以及废热用于水产养殖的可能性。

生产所需数量的成熟亲鱼是当前亟需之一。温度、光周期和激素注射使用得当，则有助于解决这一问题。在水产养殖领域内，正在开展杂交和其他类型的遗传控制新途径的研究，从而促进生长和成活。

分类的研究在研讨会上也占了一部分，它清楚表明，到目前为止，还有许多鱼类中的幼鱼没有搞清楚。这是由于鱼品种繁多，而且还由于仔鱼在形态上比成鱼难于区别。这是这次研讨会疏忽之处。

本研讨会文集所介绍的海水鱼卵和仔鱼研究现状是十分有益的。它研究范围广，参加讨论人员多，为意见统一和开展今后的研究计划具体化提供了条件。

J. H. S. Blaxter

1974.2.

(赵传纲译)

目 录

种群研究	1
一、高眼鲽 (<i>Pleuronectes platessa L.</i>) 的仔鱼死亡率及以后世代的强度.....	1
二、普里茅斯外海沙丁鱼 (<i>Sardine pilchardus</i> Walbaum) 卵发育大小及生存能力的 季节性变化	11
三、环境对北海鲱成活率的影响	18
四、影响亚速海鳀 (<i>Clupeonella</i>) 早期成活率与资源量的某些因子	26
五、鳕科鱼类仔鱼阶段种群变动的一些观测	29
六、仔鱼和成鱼的死亡率可能取决于密度	38
七、北海鲱仔鱼资源量与群体大小、产卵潜力以及补充量的关系	43
八、克莱特鲱鱼产卵量、仔鱼数量及产卵群体大小间的关系	53
九、沉性卵鱼类种群产卵群体估算中卵子和仔鱼资料的利用	59
十、鱼卵和仔鱼调查在鱼类群体数量变动研究中的重要意义	66
十一、东北大西洋和北海的鲭鱼和鲱鱼仔鱼资源量的季节性变化	69
十二、仔鱼定量调查方法的可靠性	75
分布	83
一、海洋气象站 “I” 的鱼卵和仔鱼的垂直变化和季节性变化	83
二、北海南湾鲽鱼和玉筋鱼仔鱼的摄食与饵料生物分布的关系	86
三、大西洋——斯堪的纳维亚的大西洋鲱鱼 (<i>Clupea harengus L.</i>) 仔鱼的垂直分布.....	93
四、阿拉伯海区浮游生物的季节变化与季风的关系	99
食性和代谢	101
一、缅因湾鲈鱼仔鱼的饵料和摄食	101
二、秘鲁鳀 (<i>Engraulis ringens J.</i>) 仔鱼的饵料.....	104
三、磷虾捕食仔鱼的实验室研究	106
四、鲱鱼仔鱼生长和饥饿期间的化学变化	111
五、硬头鳟 (<i>Salmo gairdneri</i> Richardson) 鱼卵和仔鱼氮废弃物的代谢	118
六、早期仔鱼的摄食、饥饿及重量的变化	124
生理生态	127
一、热休克对河口仔鱼的影响——有关发电厂冷却系统携带物的生态推断	127
二、镉对鲱鱼卵的发育和成活的影响	136
三、鲽鱼卵的耐机械应力和耐光	145
四、硫化氢对 8 种淡水鱼的发育和成活率的影响	156
五、鳎 (<i>Solea solea L.</i>) 早期发育阶段的耐温性	166
六、鲱鱼和鲽鱼仔鱼呼吸系统的发育	174
七、缺氧对康氏亚口鱼、银大马哈鱼、美洲红点鲑和大眼鲷胚胎和仔鱼的影响	184
发育过程	190
一、大西洋鲱鱼和硬头鳟幼鱼脑的生长	190

二、在鱼类遗传和选择性培育中人工雌核发育及其应用	195
三、鲽科鱼类 (Pleuronectidae) 杂交种的雌核发育	200
行动习性	205
一、有关鲱形白鲑 (<i>Coregonus clupeaformis</i>) 仔鱼和后期仔鱼生命活力的几个参数	205
二、鲱和鲱仔鱼避开油分散剂浓度的能力	210
分类	215
一、系统研究海洋真骨鱼类仔鱼期的作用：灯笼鱼科的研究	215
二、鲭科（金枪鱼属）幼鱼分类性状的分析研究	216
三、钻光鱼科 (Gonostomatidae) 鱼类变态的趋异模式——辅助于分类	221
养殖	230
一、使用精液稀释剂人工授精硬头鳕	230
二、在高密度控制条件下实验室饲养鳎鱼 (<i>Solea solea</i> L.) 得到低死亡率	235
三、日臻完善的大菱鲆 (<i>Scophthalmus maximus</i> L.) 仔鱼饲养技术	239
总结	244
鱼类早期生活史学术交流会议的总结	244

种群研究

一、高眼鲽 (*Pleuronectes platessa L.*) 的仔鱼死亡率及以后世代的强度

R. C. A. Bannister D. Harding S. J. Lockwood

(一) 引言

一个种群的恢复能力取决于性成熟群体的年龄组成、生长和繁殖力。如果生长缓慢，个体较大，有大量的性成熟年龄组；如果繁殖力强，相应的产卵量也大，大大地超过成熟群体的极限补充量。这就意味着卵子和仔鱼的死亡率都相当高。由于在未开发和已开发的资源平衡范围内，产卵量是潜在地进行变化，所以补充前的死亡率应当是恰当的，它通过该群体和补充群体的关系，或者其他关系，决定着群体的稳定性，并影响着群体的增殖能力。

某些情况下，资源补充量并不是和群体成简单的比例。补充前的丰歉度，原则上应看作是决定性因子。在数学模式中，补充前的死亡率用非密度制约性和密度制约性两项组合来表示。Ricker 应用了补充群体这一概念，并以公式表示非密度制约性和密度制约性，在这方面暗示了补充量曲线上均有最大值。Beverton 和 Holt 曾介绍过一种表示方式，这种方式能生成 Ricker “圆顶形”，另一位学者认为补充量可达到渐近线。近年来，Harris 能辨别密度制约性死亡（起因于总产卵量）。其目的在于表明，无论圆顶形或渐近线的产生都取决于两个决定性因子中的一个。

推理致使模式发展超出了对鱼卵和仔鱼阶段的研究，从而需要验证模式的效用。本文目的是想以近十年来北海南部和中部高眼鲽产卵场调查鱼卵和仔鱼所得结果来恢复平衡。

(二) 方法

资源记录资料 从英国和荷兰生产渔船队捕获的雌、雄高眼鲽渔获物中取样，测定其常规性长度及年龄，从而得出每季及每年的资源记录资料，它们适用于1947—1971年所有年份或部分年份。它提供其渔获物各年龄组的相对资源量的指数。荷兰与英国渔船队渔获物大部分是北海高眼鲽群体，用其年龄组成资料与世界渔获量资料，以及采用实际种群分析技术可以估算出已开发群体中每个年龄组高眼鲽的总数量。因此，补充群体可看作是用此方法估算出的二龄高眼鲽。产卵期间潜在产卵量可从资源记录资料中计算出来，并可估

算出亲鱼群体每个年龄组的平均繁殖力。繁殖力的估算运用1969和1972年间从调查船和生产船在北海南部与中部采样选出的230尾性成熟雌鱼样品。用协方差分析查明各年份、各渔场的log 长度—log 繁殖力的关系并无重大差异。1962—1971年各世代的繁殖力能够直接应用于产卵群体实际数量的估算，从而求出“绝对”潜在产卵量。但是1962年前可利用的实际资料不足，所以繁殖力仅适用于每个年龄组的单位捕捞力量的渔获量（相当于第一季度罗斯托夫特上市渔获中捕捞100h的渔获量）以及产卵量指数。成熟的欧吉夫氏曲线中点在35cm，与五龄雌高眼鲽的平均长度相一致。这样，产卵群体可从5—16龄年龄组中估算出来，删去了16龄以上年龄组资料，而且其他各年份也可以不采用。

鱼卵和仔鱼的调查 1962年和1971年间广泛调查了英吉利海峡南部海湾及北海中部高眼鲽产卵场，对浮性卵和仔鱼进行了定量采样。Beverton 和 Tungate 曾介绍过罗斯托夫特多数用高速浮游生物采集器。采样目的一是对整个浮游生物群落进行大面积研究，同时研究产卵季节环境变化。配合海上工作，在实验室内同时研究卵子和仔鱼的发育速度与温度的关系。

各航次中每站统计了10种卵子和仔鱼，绘制成图，将所选择的数据绘出轮廓线，以平面几何法计算出每个航次调查范围内的总资源量。为了计算每个航次每天收集的各发育阶段的鱼卵和仔鱼数量，对上述数据还要用现场观测的水温进行校正。藉以研究发育阶段的持续时间和以每航次的中点作为平均采样天数，绘出各季各发育阶段的年产量曲线。最后，通过测量这些曲线下方的范围，估算每个阶段的季度产量。以这种方法测出的数据可用来估算每季度各发育阶段仔鱼的死亡量。借助各产卵时期的平均水温，计算每个发育阶段的平均持续时间。根据绘制的季度资源量图，与累计发育阶段持续时间（年龄）相比，则可推算出各季度死亡率曲线。这样，每天的瞬时死亡率曲线（Z）可从这些季度数据（作为 $N_2/N_1 = e^{-zt}$, N_1 为卵子或仔鱼的最初数量， N_2 为t日内成活到下个阶段的数量。t为各发育阶段的平均持续时间），或者从各阶段卵子或仔鱼 loge 数量的适当回归中得出，并与其累积发育阶段持续时间相对照。根据对沙丁鱼卵子所用的资料，分析出每天每平方米内数量的对数变化，得出卵子或仔鱼平均数量变动情况，用残数变化计算各站、各航次以及各季度平均值的置信限，然后将此置信限用于总资源量的估算。

0 龄组和一龄组的调查 使用标准桁拖网及刺网在大不列颠群岛附近高眼鲽索饵场进行调查。这次调查与1968、1969年在英国东北沿岸的调查关系极大。从拖网渔获中估算了0龄组和一龄组的密度，即每百平方米内鱼的数量绘出轮廓线，并以平面几何法估算每次调查的总资源量。1969年以标志试验核对了种群大小的估算。并以拖网捕获的鱼做了长度频率分析，从而估算出几次调查的数量变动及高眼鲽仔鱼的生长情况，最后，用来估算0龄组和一龄组鱼的季度死亡率。这些方法曾和苏格兰 Lock Ewe 的调查及荷兰 Waddensea 的调查方法进行了对照。

(三) 结 果

渔业的补充量 图1表明了1947—1968年世代中补充的二龄鱼群体的实际数量估算值，作为 337.4×10^6 尾高眼鲽的1947—1948年各世代的单位平均值。此数字表明，补充量的变化较小，其变化率只有48.8%。与1919和1924年间产出的北海高眼鲽仔鱼的补充量变

化率(87%)相比较,是不值得注意的,所以图2表示了具有补充量的群体。补充量可看作是二龄高眼鲽的实际数量估算值,资源量用第一季度在罗斯托夫特用100h捕获的5—16龄雌鱼的潜在产卵量来表示。在此数值中,1957—1968年世代的各点位于上方,1957年以前的各世代位于下方。在某种程度上,这个水平的补充量变化可以反映出,近年来有关实际种群估算值的一些问题和这些年中,罗斯托夫特和荷兰的渔船队比战争刚结束时捕到了更多的高眼鲽。另方面,Gulland指明,50年代,小型高眼鲽渔场总捕获量减少而引起了资源明显的增加,这一点表现在渔获物中高眼鲽的平均个体及单位捕捞力量的渔获量都有增加。在1950—1956年和1957—1964年两个时期,罗斯托夫特高眼鲽渔获物的年平均体长的平均值,以及在北海的英国机轮拖网船以3种普通的统计学单位面积(即G7、L8和J8)计算的每100小时捕获的高眼鲽平均量为表1所示:

表1 北海英国机轮拖网站每100小时在单位面积捕获高眼鲽平均量

时 间	罗斯托夫特渔获物平均体长(cm)		单位捕捞力量的英国渔获量(t/100h)		
	♂	♀	G7	L8	J8
1950—1956	31.0	33.5	36.9	62.2	55.2
1957—1964	34.0	38.0	49.2	99.8	77.9

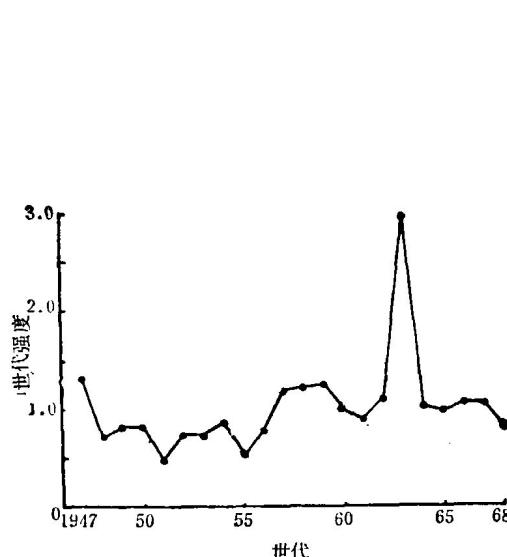


图1 北海的高眼鲽

战后二龄高眼鲽的补充量(实际种群估算量),
可看作是1947—1968年年龄级平均值单位

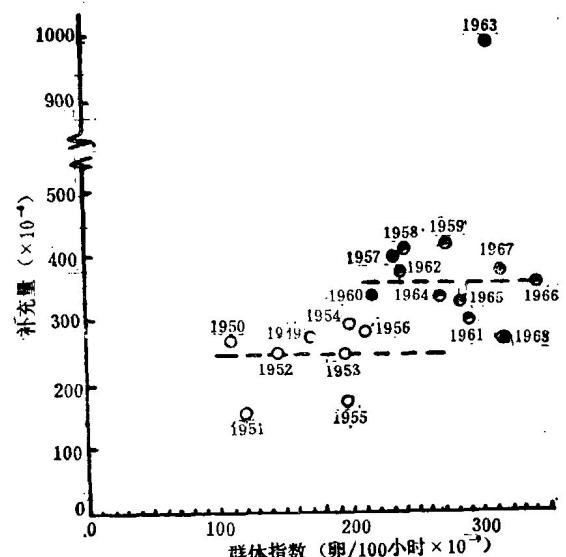


图2 北海的高眼鲽

补充群体和产卵群体;二龄鱼的补充量(实际种群估算量);
罗斯托夫特第一季度年龄组成的资源量,即卵子量/100小时

图1和图2清楚地证实了1963年年龄级补充群体的平均值很高,估计是由 900×10^6 二龄鱼组成,而1962年年龄级仅为 371×10^6 ,1968年年龄级为 268×10^6 。

图3表明,在英国的渔获物中1963年年龄级是很重要的。1958—1962年间资源量大致处于

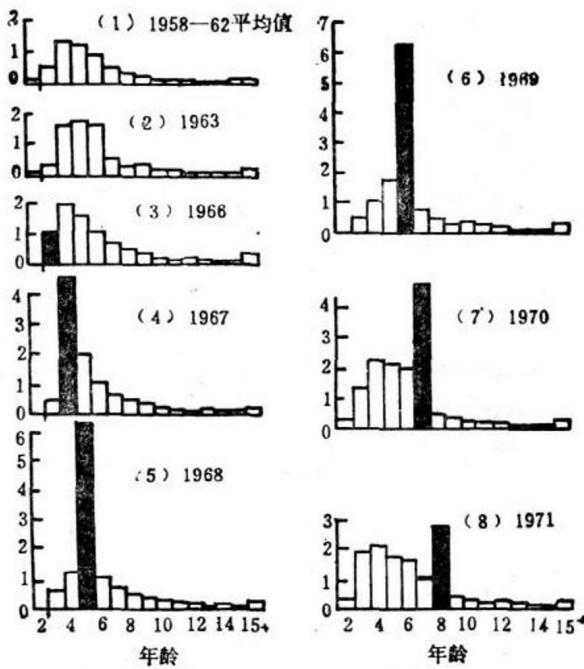


图3 北海的高眼鱈
1958—1971年英国渔获物中的年龄组成资料

稳定状态,图3中的(1)表明英国渔获物中的平均年龄组成。1963年产卵群体有相似的年龄组成(图3(2))。1966—1971年间,1963年龄级的补充群体的作用已清楚说明(图3(3)—(8))。1963年龄级资源量高的结果是生长慢。该年龄级的5、6和7龄雌鱼的平均长度(cm)与1965—1971年间的平均长度间的差异如表2。

表2 1963年年龄级与1965—1971年间的平均长度间的差异

	♂	♀
五龄		
1963年年龄级	32.47	34.23
1965—1971年的平均长度	34.08	36.38
六龄		
1963年年龄级	34.04	36.07
1965—1971年的平均长度	35.93	39.71
七龄		
1963年年龄级	35.57	38.46
1965—1971年的平均长度	37.13	40.68

表2说明1963年年龄级高眼鱈卵、仔鱼和幼鱼的成活率均较高,也许是这些因素都起了作用。

下面讲卵子和仔鱼的死亡特性所引起的1962—1971年间资源补充量的正常和反常现象。

1. 卵子和仔鱼的各阶段 北海高眼鱈的主要产卵场分布很广,从英吉利海峡经过南部

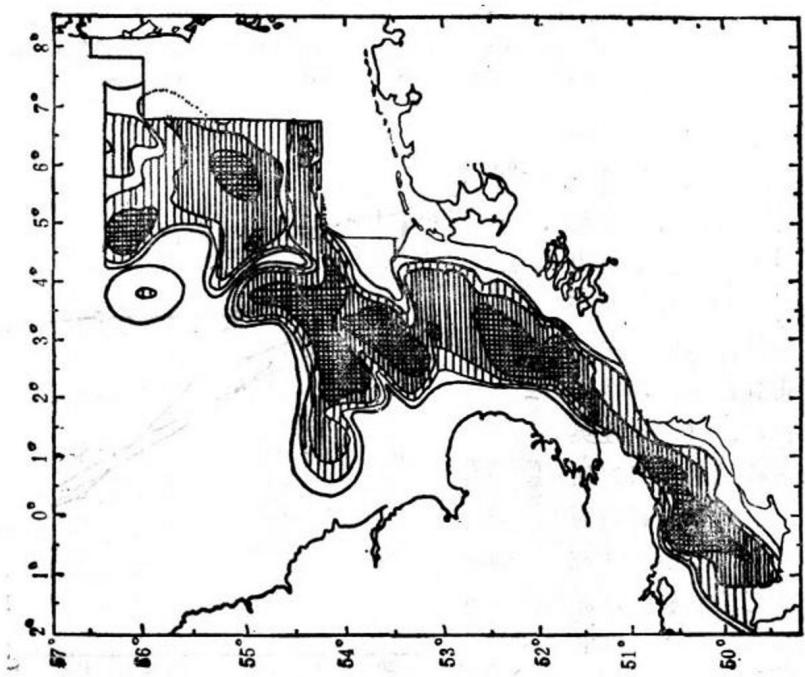


图4 北海的高眼鱥

1971年1月25日和2月12日间RV CORTELLA和RV TRIDENS航次中第I阶段卵子的分布
以零轮廓线表示分布的外界，各轮廓线如下：
5 黑—白为每平方米卵子量0—1 管的水平线为1—3 管的水平线为3—9 小方格为9—27 全黑
色为27。

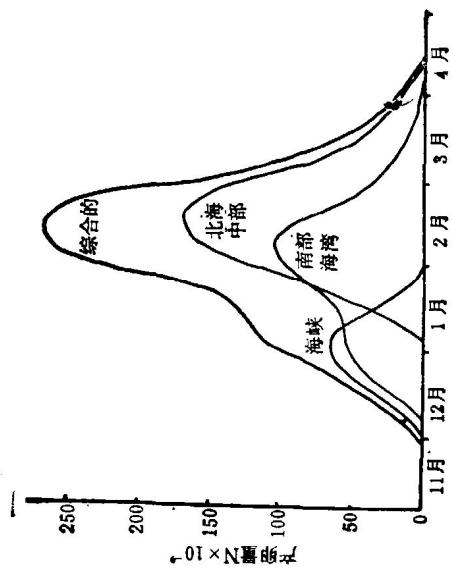


图5 北海的高眼鱥
1968年英吉利海峡和北海高眼鱥第I阶段卵子的数量

表3 北海南部海湾高眼鲽的浮性卵和仔鱼的资源量、死亡量及死亡率的估算值

年 发 育 阶 段	1962			1963			1968			1969			1971		
	N_x	死亡率		N_x	死亡率		N_x	死亡率		N_x	死亡率		N_x	死亡率	
		10^{-12}	%		10^{-12}	%		10^{-12}	%		10^{-12}	%		10^{-12}	%
卵															
I	3.802	12.94	0.040	4.556	26.05	0.046	3.113			2.969	23.38	0.081	2.530	27.19	0.107
II	3.110	8.87	0.024	3.369	1.28	0.002	3.411	21.52	0.072	2.275	6.59	0.018	1.842	23.07	0.076
III	3.017	16.97	0.036	3.331	10.60	0.017	2.677	15.54	0.036	2.125	34.12	0.111	1.417	30.70	0.105
IV	2.624	61.72	0.017	2.978	23.41	0.028	2.261	58.65	0.017	1.400	44.64	0.086	0.982	51.73	0.159
V	0.959	79.17	0.825	2.281			0.935	71.34	0.014	0.873	36.08	0.025	0.474	60.13	0.056
仔鱼	1	0.199	58.28	0.033			0.268	88.06	0.080	0.558	44.80	0.024	0.189	67.73	0.052
2	0.083	94.60	0.099				0.032	79.69	0.054	0.308	3.25	0.0011	0.061	70.49	0.048
3	0.0045	73.53	0.037				0.0065	34.92	0.026	0.298	26.85	0.0093	0.018	85.00	0.054
4	0.0012						0.00098			0.218			0.0027		
卵 I—V		74.78	0.081		49.93	0.019		69.97	0.073		70.60	0.075		81.27	0.116
仔鱼 1—4		94.75	0.082					99.63	0.062		60.93	0.017		98.57	0.052
卵 I—仔鱼 4		99.97	0.064					99.97	0.065		92.66	0.021		99.89	0.061

在1962、1963、1968、1969和1971年各季北海高眼鲽卵子和仔鱼的资源估算量（即产卵季节的产卵量 $\times 10^{12}$ ）和死亡估算值（Z）。Z是从 $N_t/N_0 = e^{-zt}$ 中所求得，式中：Z——每天的瞬时死亡率；N₀——0时内的卵子量和仔鱼量；N_t——t时内成活的卵子量与仔鱼量；t——各发育阶段的持续时间（天）。

在分析资源变动中，对1962年和1963年资料中的资源估算量的误差做了初步计算。95%的置信限作为对数平均值的百分率，这样，便适用于季度资源量的估算，得出置信限。在这个平均估算值中，大约卵子阶段的资源估算值为1/2—1/3，仔鱼的资源估算量为1/3—1/4。这些数值小于文献中常常引用的资源估算量的0.5—1倍。

海湾直到北海中部，从1971年产卵高峰期后期，“CORELLA”调查船和“TRTDENS”调查船采集的第I阶段卵子的分布图上可以得到证实（图4）。各产卵场的相对产卵强度虽然逐年变化，从北海中部的产卵场，可以得到证实，现在比1948年以前分布更广。1968年在英吉利海峡和北海直到北纬56°30'所产的第I阶段卵子总数量估计约为150亿粒（ 15×10^{12} ），比北海中部所产的卵子多100亿粒左右，该数值可从图5曲线下方的面积计算出来。

过去10年间对南部海湾调查过5次，即在1962、1963、1968、1969

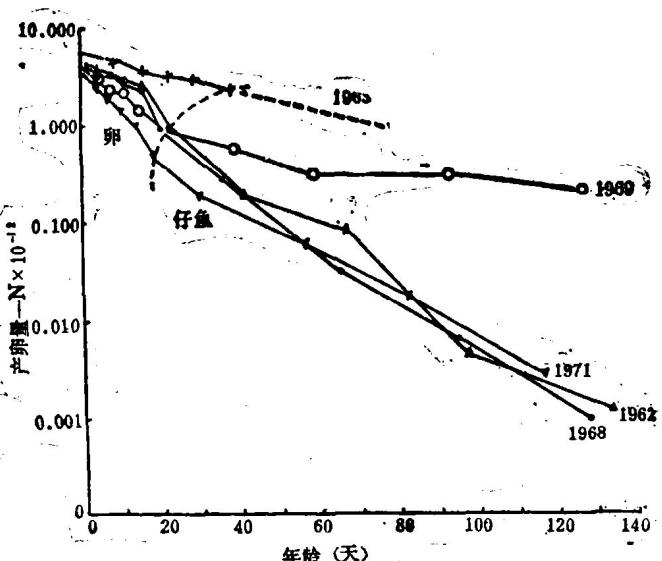


图6 北海的高眼鲽
1962年到1971年间各年卵子和仔鱼的成活率曲线

和1971年的冬季。有机会估算高眼鲽卵子和仔鱼的季度资源量和估算每年各发育阶段仔鱼的死亡率(表3和图6)。从对各年资料的研究表明,南部海湾第I阶段的卵子数量为456—250亿粒,总死亡率一般超过第I阶段卵子和第IV阶段仔鱼(变态前)的90%。进一步研究还查明了补充群体可分成两个组。1962、1965和1971年的卵子和仔鱼可作为正常年份的情况,即卵子阶段的死亡率高于仔鱼阶段,整个季节的死亡率超过99%。死亡率曲线的斜率是急剧升降,这与瞬时死亡率数值Z(每天为0.061—0.065)是一致的,相当于每月平均死亡率为84%左右。在这些年份里,成鱼群体的补充量接近平均值。1963年和1969年的结果是反常的。例如,1963年卵子阶段的死亡率较低,仅为49.9%。在1969年,对整个分布区进行了取样,仔鱼成活率高于卵子阶段,结果第IV阶段仔鱼的总数量比1968年的高出200倍。这两年的第I阶段卵子的数量是类似的。从第I阶段卵子到第IV阶段仔鱼的总季度死亡率为93%。但1963年的调查仅完成了卵子分布的调查,未取得有关仔鱼的资料。不过,根据1969年卵子和仔鱼的资料,1963年二龄鱼补充群体数量明显较多。但这一年,卵子成活率曲线大致以相同速率保持到仔鱼阶段是个问题。

图6表示每年资料的适当回归所提供的死亡率曲线的平均斜率(表4)。回归表明,“正常”年份的斜率是近似的,1963年和1969年斜率较小;良好年份的成活率在上相。因此证明了1963年卵子阶段的良好成活率是由于补充量相当大。这样,可以预测,1969年仔鱼的良好成活率也是由于补充量在平均值以上,实际上从1971年资源记录资料中所得出的结果已经指明。

I—V发育阶段的卵子回归截距提供了一个粗略的零时(即刚产卵后)产卵量的估算值(表5);这样能够算出更接近实际产卵量。如果该数值用来按比例地估算第I阶段卵

表4 北海南部海湾卵子和仔鱼的死亡率*

年 份	I—V阶段的卵子	I—4阶段的仔鱼	I阶段卵子至4阶段仔鱼
1962	-0.0744	-0.0589	-0.0659
1963	-0.0209	—	—
1968	-0.0714	-0.0611	-0.0685
1969	-0.0740	-0.0095	-0.0209
1971	-0.1185	-0.0576	-0.0665

* 每年每个产卵季节的log_e值回归和从每个发育阶段的季度平均水温值估算出的平均年龄(天)的对照。回归斜率提供了日死亡率。

表5 高眼鲽卵子资源量的估算值(数值×10⁻¹²)

年 份	第 I 阶 段	产 卵 量*
1962	3.802	6.171
1963	4.556	5.104
1968	3.113	5.258
1969	2.969	4.178
1971	2.530	4.058

* I—V阶段的卵子log_e值回归截距中的估算量与每季度平均年龄的对照

子的总数，即1968年北海为150亿粒卵，则总产卵量约为250亿粒。以产卵量和年龄的资料计算5—16龄年龄组总资源量估算值的相应卵子估算量，即估算量 $\times 10^{-12}$ ，见表6。

以此为依据，1962—1967年的产卵量为400—420亿粒，当1963年年龄进入性成熟群体时，继此之后3年的产卵量高达500亿粒以上。然而，1968年的产卵量也同样较大，这就存在着矛盾。下述一些因素与此有关，即部分是由于海区间的差异，在这些海区个别鱼群卵子分布块的数量增多，而群体整个分布区却参考了实际种群资料，部分是由于假设：所有名义上的成熟群体实际上每年仅部分参加产卵；部分还由于假设该群体的总产卵量是很多的。如果撇开这些因素，每年的估算量也会有所不同。同样值得注意的是，由于1963年年龄，1969年产卵群体增多，最终成活率也很高。

表 6

1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
42.4	43.4	41.5	40.8	40.7	40.8	55.6	53.9	52.8

0龄组和1龄组各阶段 于1968年7月在菲利湾补充群体高峰时期，高眼鲽0龄组的数量估计为 0.263×10^6 ，1969年6月估计为 15×10^6 ，1969年比1968年的总估算量增加55倍。这表明，在这个产卵场，1969年年龄在仔鱼漂浮阶段的增长强度就已经很明显，而且一直持续到幼鱼阶段。

表 7 近岸高眼鲽幼鱼群体月平均递减率测定值

海 区	年 份	死亡率($\pm 2S.D.$)	采 样 日 期
a. 0龄高眼鲽			
爱尔兰海			
爱尔兰湾港口	1963	30	
	1964	35	
	1965	50	
红码头湾	1964	40	
苏格兰西岸			
埃维湾	1965	46 (39—51)	
	1966	46 (36—54)	
	1967	49 (23—66)	
	1968	39 (32—45)	
北海			
默里湾	1968	46 (34—56)	
	1969	70 (54—81)	
	1972	43 (22—58)	
b. 0—1龄组高眼鲽			
爱尔兰海			
爱尔兰湾港口	1963—65	15	12—4月
北海			
瓦登西	1969—70	9	9—5月
泽兰	1969—70	14	9—5月
开阔海岸	1969—70	19	9—5月
默里湾	1968	13	7—9月

一般，从 \log_e 值回归斜率与冬季开始的补充群体高峰期的时间对比中，可研究产卵场内0龄组高眼鲽的死亡率，此死亡率保持到次年进入一龄组。0龄组数量的这个递减率已是过高估计，因为继春季高眼鲽1龄组补充群体的出现，冬季捕获量却明显下降。冬季川鲽和箭齿鲽的幼鱼也有这种情况。在默里湾进行的标志放流试验表明，由于春季1龄组补充群体的缘故，高眼鲽幼鱼没有向海洄游，因此，过高估计递减率必会影响冬季渔汛中幼鱼可利用率的变化。

在爱尔兰海、埃维湾及北海进行的高眼鲽0龄组和一龄组种群平均递减率的研究见表6。1龄组高眼鲽的平均死亡率一般每月为30—50%。在默里湾1968年的死亡率为46%，而在北海正常年份也是如此，不过，1969年当鱼的密度较高时，每月死亡率为30%。另方面，0龄组和一龄组的死亡率也低（每月为9—19%），1968和1969年年龄级也有同样情况，然而，这种情况是根据两个不同的海区——默里湾和瓦登西——进行的观察研究。这些结果证明，控制鱼类早期发育阶段数量的密度制约过程仍然取决于0龄和一龄种群。

图7概括了1962和1963年年龄级成活率曲线类型。卵子、仔鱼和成鱼阶段的资源估算量是有用的，同时0龄及一龄组鱼的资源量是从平均死亡率中算出的。0龄组和一龄组的自然死亡率是指数递减，即从0.71到0.14。用这些死亡率绘制的曲线导致出年瞬时死亡率0.1，这时的鱼为二龄鱼。这个数值进一步说明，已调查到的并继续开发的资源和未开发种群的预测资源两者之间瞬时死亡率均为0.1。假设一批不同海区的资料与另一些资料不矛盾，曲线则表明了补充前死亡过程的密度制约性，其中，当资源递减时，早期死亡率也急剧递减。曲线还表明，方程式中两个世代早期死亡率间的差别。

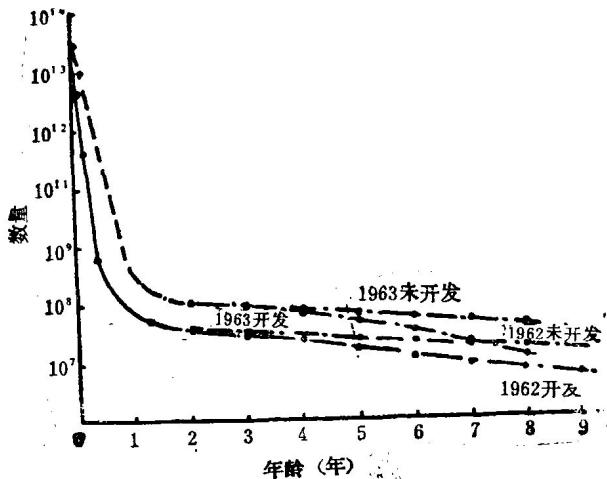


图7 北海的高眼鲽
(1962年和1963年世代的成活率)
1.1962年开发 2.1962年未开发 3.1963年开发 4.1963年未开发

(四) 讨 论

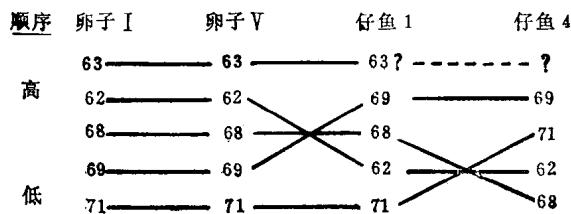
从卵子到一龄末期的资料表明，早期死亡率高是多产种群的特点。资料也与Hjort的见解一致，他认为世代强度在很大程度上取决于浮游阶段。根据1962年世代的平均值、1963年的卵子调查结果预报，以后2年或3年的渔业有很好的补充量。同样，根据1962、1968和1971年的仔鱼死亡率特性和1969年仔鱼数量的资料预测出，1969年世代补充群体良好。

这些资料从理论上说明，补充前死亡率不仅随种群密度变化，还随环境特性变化。当然，在各世代的平均寿命中，所观察到的每个阶段的死亡率之间有明显不同，因此，每月

可能有80%的卵子和仔鱼死亡。0龄组每月死亡40%，一龄组每月死亡10—20%。在成鱼生命的最初几年（5—15龄），死亡率每年约为10%。这样，以后死亡率随年龄增大而减少。

在专门考察卵子和仔鱼时，我们可以看到死亡特性在年内和年间的差别。图6表明，一个世代从卵子第I阶段到第IV阶段的死亡率是稳定的。在1期仔鱼以后，死亡率稳定或者稍有下降。在1962、1968和1971年各世代中，第IV—V阶段卵子数量的减少与孵化是相符合的。在一个世代内发生稳定的卵子死亡率可能是由于发育不良或被捕食所致。在整个变态阶段，仔鱼死亡率稳定或者稍有下降可能仅仅是由于被捕食的缘故。在1962和1971年世代孵化时，死亡率增高的原因尚未弄清楚。

从I—V阶段卵子和1—4期仔鱼的丰歉度排列顺序，可看出各世代的作用，如下：



尽管1962、1968和1971年世代的丰歉度有变化，但直到卵子第V阶段，排列顺序没有变化。按1962、1968和1971年世代的最初卵子量的比较，这些世代的顺序却应颠倒，并且除1963年世代外，1969年世代的仔鱼数量高于所有世代。表1和图6表示，由于仔鱼阶段密度制约作用，1962、1968和1971年世代的变化是始终一致的。可是，1963年世代产的卵子量最高，以及1969年世代从卵子第V阶段起，其数量相当于1962和1968年世代的平均值。对这两个产卵量来讲，都需要有非密度制约作用。然而，这样仍不能说明，世代必须分作密度制约的产物或非密度制约的产物，但这两个过程对任何世代的丰歉度都必定起作用。

在上述讨论中，Harding和Talbat都谈到了1963年不正常的低温状况，但是，鳕鱼和鲳的这个世代资源仍旧很好。这可能有两种作用：低温延长了发育过程和增加了可能被捕食的持续时间。因此，我们可以假设在1963年极低的温度下，掠食者的数量或许较少；分布不正常，或者不能像在正常温度下那样大量地捕食，这样就减少了卵子和仔鱼的死亡率。另外，孵化的延长使得仔鱼与其饵料生物同时产生。我们期望即使掠食者的数量照常，仔鱼的成活率也会增加。

参考文献（略）

（唐小曼译）