

渔业生态学

华东师范大学出版社



渔 业 生 态 学

T. J. 皮切尔 和 P. J. B 哈特 著

钱 国 桢 蔡 正 伟 潘 兆 龙 译

钱 国 桢 校

华东师范大学出版社

渔 业 生 态 学

T.J.皮切尔和 P.J.B 哈特著

钱国桢 蔡正纬 潘兆龙 译

钱国桢 校

华东师范大学出版社出版

(上海中山北路 3663 号)

新华书店上海发行所发行 华东师大印刷厂印刷

开本: 787×1092 1/16 印张: 15.25 字数: 380千字

1986年6月第一版 1986年6月第一次印刷

印数: 1—1,000

统一书号: 13135·022 定价: 3.20元

前 言(摘录)

本书论述人类所捕捉的鱼类的生态学。其目的在于述说必须鉴定的、描述的及测试的、分析的以及最后要预测的一些过程,以保证渔业开发利用中最适当的管理。本教程可供生物学,生态学及动物学等专业的大学生和研究生之用,並可提供给应用生态学的主要领域之一的自动控制课程所用。

对于渔业科学中的一般学生,其主要绊脚石是数学;不少学生第一眼看到公式就沮丧起来。为着减轻此问题,本书企图将数学减少到一必要的分量,已经尽量避开可能的推演,用文字或用符号来解释大多数方程。在写本书时对于各种渔业作业上的处理特化性以及严格性均作了简化。因此,本书尽力把鱼看成为脆弱的生态系统平衡中的组成部分,並有专章用来论述营养、进化、鱼类饲养、能量利用及渔业经济,同时也包括渔业模型的主要类型,以及渔业管理。由于篇幅不够,主要的省略就是鱼类行为对渔业的影响,值得注意的是如鱼类对网具的反应,以及鱼类迁徙对人类捕捞的地点、持续时间及捕获量的效果。

本书希望能在广阔观点及方法上使学生在相对而言还未分化专业时容易学习,以使渔业科学更容易与生物学联接起来。此外,本书也希望从已说明的章节中看出渔业生态是一个领域,在此领域中生态学直接与人类每日的活动联系着。

本书第一到第四章与第十一章由潘兆龙翻译;第六到第十章由蔡正纬翻译;第五章由钱国桢翻译。

译者

一九八四、十一、

目

录

第一章	鱼类结构与鱼类群落	(1)
第二章	世界渔业	(25)
第三章	鱼类种群的空间及时间结构	(42)
第四章	鱼类的营养、生长及生产力	(63)
第五章	死亡率的进化意义	(86)
第六章	补充量	(99)
第七章	渔业产量的预测, 剩余产量模型	(125)
第八章	动态库模型及渔业管理	(143)
第九章	渔业经济	(167)
第十章	鱼类养殖	(177)
第十一章	渔业及人类生态学	(196)
附录		(213)
参考文献		(216)

第一章 鱼类结构与鱼类群落

渔业的合理与科学的管理必然取决于对鱼类生物学与生态学的根本理解；那就是鱼是动物的什么类别，它们生活在哪里和怎样生活。这一章简短地描述鱼类基本的结构，介绍不同形式的多样性 (Diversity)，作为它们在其中生活的水生群落的成员，提供一些鱼的例子。因为大部份渔业是针对硬骨鱼类 (Bony fish) (主要是真骨鱼类 (Teleost))，因此虽然也提到软骨鱼类 (Cartilaginous fish) (板鳃类 Elasmobranches)，但是我们的注意力集中在硬骨鱼类上。也有针对哺乳动物，特别是鲸鱼的重要“渔业”，以后在本书适当的地方，我们将提到它们显著的特征。

鱼 体

人们常把掠食者 (Predator) 看作令人不愉快而惹人生气的对象，但是观察一下狗鱼 (pike) 潜随和捕获被食者 (Prey)，将说明使硬骨鱼类在它们的水域环境中，像鸟类在空气中一样敏捷灵活的全部技巧。让我们注视攻击产生时的片刻。狗鱼的金黑色眼睛发现了鲤科鱼类 (Minnows) 的鱼群；它面对鱼群绕着它游动与等待着，或许正在估计行将来临的任务。然后通过打动灵活的尾部，在它追踪途中，细长的狗鱼悄悄地仅向前游动几厘米，通过向前伸展悬挂在鱼体下面的胸、腹鳍灵巧地刹车，而突然停止了游动。吻上的二条视沟通过下视在它的立体视觉中固定了被食者时，狗鱼悬浮着，在水体中伪装着不动。不久，背鳍、臀鳍和尾鳍的后缘以几乎难以觉察的方式开始飘动，因此狗鱼以慢到几乎一点也看不到的速度向前移动。它停止，然后又继续耐心地潜随。感觉到攻击即将来临的鲤科鱼类，侷促不安地聚集起来。在无法预言的时间间隔内，许多个体突然离开鱼群又回转来。现在缓慢前进的狗鱼离被食者的距离在它体长的二倍之内，战斗即将开始。逐渐地，狗鱼把它易弯曲的身体收拢成像绷紧的弹簧一样的 S 形，然后一刹那放开这弹簧，狗鱼用闪电般速度加速前进。在最后的时刻，张开它那有致鱼于死地的牙齿的口。大群黑白相混的鲤科鱼类鱼群，同样迅速地向各个方向逃窜。狗鱼没有抓到它们，但是立刻再一次开始猎获行为，或许这一次是成功的。

像这样的攻击说明了真骨鱼类的几个特点。为了在水体中高效率地活动，它们的体形是流线型的，能够高度精确地给自己定位。许多鱼类不是为了逃脱掠食者追捕就是为了捕获被食者，用它们的鳍以最精巧的方式敏捷地操纵鱼体，或者能够快速加速游动。它们的眼象脑的视觉分析区一样很发达，真骨鱼类能够分辨给人印象深刻的琐事、特征和颜色，嗅觉和空间的侧线感觉也特别敏锐。许多种鱼类已经发展了一种社群的行为 (social behaviour) —— 群集 (schooling)，它起到了对抗掠食者的防御作用和用以改善搜集食物的效率。真骨鱼类的这些能力是通过独特的结构和特定的内部器官来实现的。这一小节目的是概述这些设计精巧的结构在实行它们的生物任务时所使用的装置。进一步的详述，读者可参阅亚历山大 (Alexander, 1974, 1975) 和马歇尔 (Marshall, 1971) 的文章。

在图 1.1 和 1.2 中可见到硬骨鱼类的结构。因为水的密度是空气的 800 倍，所以鱼体成为一种最能减少湍流 (turbulence) 和阻力的形状——流线型。硬骨鱼类通过采取一系列沿着

鱼体向后部的S形屈曲来游动,当它们运动时,增加屈曲的幅度。尾鳍增加了推力作用的面积。沿着鱼体长度方向上的40~70对肌肉块精确地定时收缩导致游泳的平稳性。每一对肌肉牵拉坚硬易弯的脊柱(见图1.2 a)。在快速游动的鱼类中例如斜竹筴鱼(Mackerel),原始的鱼体屈曲的活动,已经大大地改变,成为一种仅仅尾部显著活动的方法。与船的螺旋桨作用相类似,通过身体中部的游泳肌,鱼尾快速地前后摆动,通过腱传送它们的力,一起带动缩得很短的尾柄。

游泳肌组成了鱼体重量的一半左右,它分成二类:巡航的结构(Cruising motor)与紧急加速的结构(Emergency acceleration machinery)。通过真骨鱼类的横断面,展现出位于每一边侧缘,色较深的楔形肌肉(图1.2 d)。在鳕鱼(cod)或者鲱鱼(Herring)煮熟了的鱼片里,能看到它是呈暗灰色的肉。这些是红色的游泳肌,它的颜色来自于它们高含量的肌红蛋白。红肌(Red muscle)用来进行连续巡航,它利用脂肪作燃料,通过需氧呼吸来行使其功能的。为此目的,线粒体充满了肌肉细胞。鱼类例如鳕鱼用这种红肌能以每秒约体长2倍的速度,实际上无限期地游动。氧的供应,因此也就是鳃的大小在生理上决定着红肌的数量;鱼类若全部是红肌则就要很大的鳃,这将破坏鱼体的流线型。像斜竹筴鱼,金枪鱼(Tuna)和鲭鱼亚目鱼类(Swordfish)这样一些适于以高速(每秒体长3倍以上速度)持续巡游的鱼类有如此多的红肌,以至氧的供应是至关重要的。为了得到它们的红肌所需要的氧,这些鱼必须不停地巡游;如果斜竹鱼停止游动,它们将因缺氧而死亡。高效快速巡游的如此发展,约束了这些鱼可能完成的任务。许多鲭科鱼类(Scombrid)在商业上的重要性是巨大的;对快速巡游的这种适应说明了为什么它们占领了分布遥远的摄食生态位(Feeding niche)。

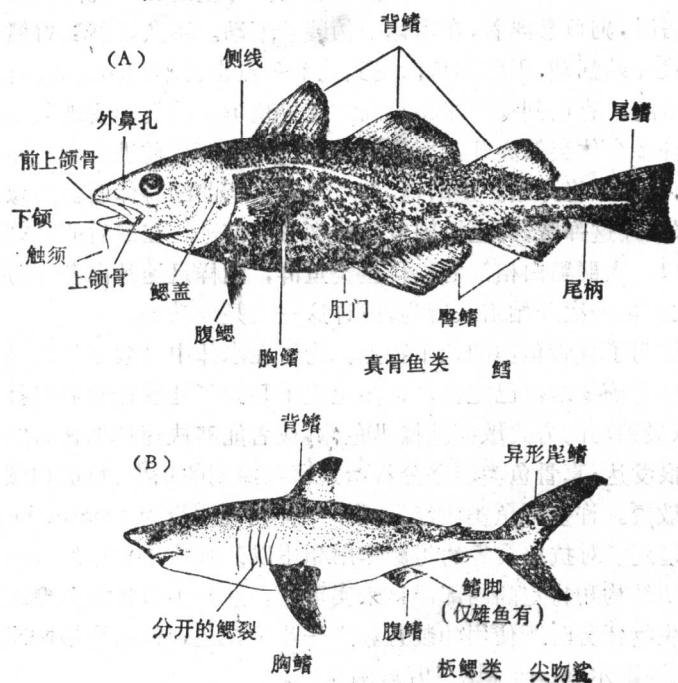


图1.1 (A), 显示典型的真骨鱼类外部特征的鳕鱼。
(B), 显示典型的板鳃类外部特征的鼠鲨 (Mackerel shark)。

由于游泳肌不停活动产生热引起了更有力而快速的巡游。在 30℃ 时肌肉收缩产生的力量比温度较低时有较高效率。在一些鲭鱼亚目鱼里面，代谢热在体内是通过逆向流动的热交换器(Countercurrent heat exchanger)来保存的，在热交换器里面静脉血管与动脉血管互相并排地伸展着。利用这种机制，金枪鱼肌肉的温度能高于水温 10℃。有趣的是有些大的鲨鱼用同样的逆向流动的原理来增加肌肉的效率，可能是因为它们的结构和生态位对游泳能力起到了类似的促进作用。在许多鱼类里，例如鲤科鱼(Cyprinid)与刺鱼科(Stickleback) 的鱼，不排列成肌节的一些单独的红肌操纵着鳍的活动。丁鲷鱼(Tench) 甚至沿着它的消化道也有红肌，可能是为了帮助消化它的植物性食物而提供剧烈地搅动！

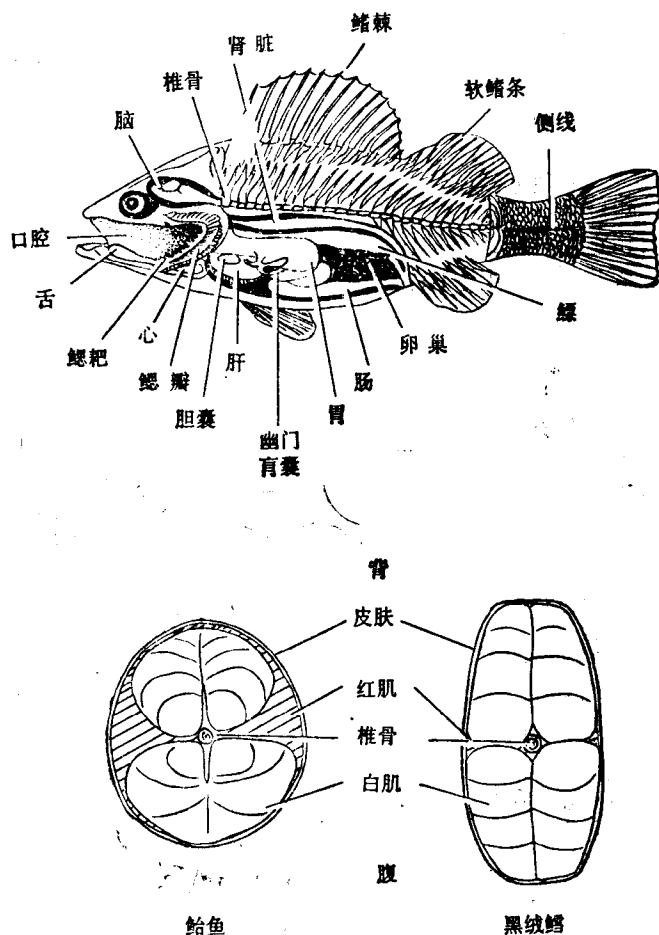


图 1. (上), 已剖开显示真骨鱼类主要的内部器官的鲈鱼(Perch)图解。(下), 通过鲈鱼和黑线鳕(Haddock)的尾区的断面, 显示这二种鱼红肌和白肌部分的差别。
来源: 根据洛夫(Love, 1970)照片画出

白肌(White muscle)构成了像鳕鱼和几乎所有的狗鱼这样一些鱼鱼肉的大部分，这些鱼很少长时间地巡游。白肌没有肌红蛋白，供血贫乏但是淋巴液供应却良好，线粒体不多。它们适于快速有力地收缩，通过厌氧呼吸把糖原还原成乳酸来得到能量。因此，它们产生了氧债

(oxygen debt),很快地疲劳。肌肉块重迭盘旋排列的方式,允许每一肌纤维作最适度收缩,以产生高效率的力量。白肌产生的收缩幅度大而有力,但时间有限;在“反冲起动”(“Kick start”)时,鳕鱼的身体几乎折曲成 90° ,当以每秒体长10倍以上的速度加速时,为了最大限度地增加推力,尾部通常展开。虽然这样的厌氧活动很快就满足了鱼类游动的需要,但是在几秒钟之内,它被迫停下来,鱼已是精疲力尽。因为通过淋巴系统从白肌中抽提出乳酸盐,鱼体复原可能需要几小时。白肌能够保持较长一段时期不太剧烈的活动,于是鱼较慢地达到氧债。如仅用少量白肌以正好超过巡游肌所提供的速度游泳几个小时是可能的,但是鱼最终必将停下来恢复元气。白肌紧急系统的这种精疲力尽决定了钓鱼者在他能把鱼起上岸之前,必须让上钩鱼不断拉动钓线而使其精疲力尽的时间。它也是在设计商品渔具时要考虑的一个关键因子。

鲤科鱼和大多数其它硬骨鱼类,能对危险信号非常快地作出反应。这是因为它们有特殊的直径大的神经原“Mauthner”系统,它们沿着脊髓的长轴方向伸展,发出分支到每块白肌。象著名的枪乌贼(Squid)的巨大的轴突一样,“Mauthner系统”的神经由于它们的特点是直径大,因此比正常的神经轴突冲动传导速率快一些。这与髓质和肌肉顶部的“Mauthner”细胞体中间的直接连结一起,使得真骨鱼类能以少于 $1/5$ 秒时间“反冲起动”。

根据繁殖的对策和它们具较大机动性能可把真骨鱼类与板鳃类区分开来。鲨鱼用其硬的鳍和尾来阻止本身的下沉(见图1.1 B)。大多数鲨鱼比水重,因此如没有尾部以及象水平舵一样的胸鳍的划动所产生的上升力,则它们将下沉。板鳃类的器官已特化成用电和嗅觉来察觉被食者,但是保持了较原始的颌与游泳方法,而真骨鱼类有极好的视觉、游泳方法和具吸引作用的颌。板鳃类首要的(和古老的)适应是体内受精和特化的繁殖器,这使得板鳃类产生少数含大量能量储备,保护良好,并已发育到高级阶段的胚胎。另一方面,真骨鱼类繁殖比较原始,典型的方法是排出大量卵到水里受精和发育,卵很少受到保护,能量储备不多。有些鲨鱼和鳐科鱼类(Rays)是真正的胎生鱼类,产生已完全成形的活的幼体;大多数板鳃类产生少量有外壳包住保护良好的卵,内含有大量而丰富的卵黄,发育到高级阶段的胚胎——即海岸边常人熟悉地称为“美人鱼”“小袋”(Mermaids purses)。

真骨鱼类的鳍是一薄层由许多易弯曲的硬棘支持的组织,每一个硬棘皆能自由活动。鳍能用作浆或者刹车,或者能沿着鳍的长度方向通过的水波作向前的推进;非洲沼泽地的裸臀鱼(Gymnarchid),电鱼(表1.1中的长颌鱼目(Mormyriiformes))完全是用背鳍的波动来游泳的,南美洲裸背鳗亚目(Gymnotids)的鱼,用伸长的臀鳍作同样的活动。在较高级的真骨鱼类中,胸鳍通过进化转移到正好在鳃盖后方鱼体边上的较高的位置上,从而也得到了较大的机动性(图1.1 A)。此后胸鳍和几乎直接位于腹部下前方的腹鳍一起起作用,这样的排列使得鱼在刹住活动时作精确的控制以及作快速的小转弯。

在氧的供应耗尽,暖和而水浅的淡水水池里,真骨鱼类的祖先发展了呼吸空气的肺。这些肺次生性地用来作为浮力器官。在已经丧失了呼吸空气能力后的早期海洋真骨鱼类中,肺纯粹是这种功能。壁薄而有弹性的鳔(Swimbladder)说明它能在游泳时调节鱼在水中的深度,在这方面鱼类是不必白费能量的。较低等的真骨鱼类从鳔到咽的后部有一根连接管,这些鱼通过这根管子能够从鳔里得到或者失去空气,以及在任何深度调节浮力使比重呈中性。例如鲤鱼为了在较深水中游泳,通过向上游到水表面和吸入较多的空气能调节浮力;当它们回到所要求的深度时,较大的水压将把空气压到呈中性浮力的(neutral buoyancy)体积。相反,为了对较浅的深度进行调节,只要经过口排出空气就行了。在高级的真骨鱼类中,不游到水表

表 1.1 存活着的鱼类的目名一览表。也可见种类数目和在淡水里发现的种类数目。在目名后面的 F, 意味着这个目具有商业上重要的鱼类

目	科	属	种	淡水种类
七鳃鳗目	1	9	31	24
盲鳗目	1	5	32	0
虎鲨目	1	1	6	0
六鳃鲨目	2	4	6	0
鼠鲨目 F	7	56	199	0
角鲨目 F	3	19	76	0
鲛目 F	8	49	315	10
银鲛目	3	6	25	0
角齿鱼目	1	1	1	1
美洲肺鱼目	2	2	5	5
腔棘鱼目	1	1	1	0
多鳍鱼目	1	2	11	11
鲟形目	2	6	25	15
Semionotiformes	1	1	7	7
弓鳍鱼目	1	1	1	1
骨舌鱼目	4	9	15	15
长颌鱼目 F	2	11	101	101
鲱形目 F	4	72	292	25
海鲢目	3	5	11	0
鳗鲡目 F	22	133	603	0
显棘鱼目	3	6	24	0
鲑形目 F	24	145	508	80
鼠鲭目 F	4	7	16	14
鲤形目 F	26	634	3,000	3,000
鲇形目 F	31	470	2,000	1,950
灯笼鱼目 F	16	73	390	0
须鲷目	1	1	3	0
鲑鲈目	3	5	8	8
鳕形目 F	10	168	684	5
鲷鱼目	1	18	55	2
鲛鲷目 F	15	57	215	0
甲刺鱼目	1	1	1	1

续表 1

目	科	属	种	淡水种类
银汉鱼目	16	167	827	500
月鱼目	10	18	36	0
金眼鲷目	15	39	143	0
海鲂目	6	25	50	0
海龙目	6	44	200	2
刺鱼目	2	7	10	3
合鳃目	3	7	13	8
鲉目 F	21	260	1,000	100
豹鲂鲷目	1	4	4	0
海蛾鱼目	1	2	5	0
鲈形目 F	147	1,257	6,880	950
喉盘鱼目 F	3	42	144	2
蝶形目 F	6	117	520	3
鲀形目	8	65	320	8
总计	450	4,032	18,818	6,851

来源：得到纳尔逊 (Nelson, 1976) 的允许。

面也行，这些鱼已经发展了有专门的分泌气体与吸收气体的腺体的鳔。这些鱼已经失去了通到咽部的管子，气体腺根据节约的逆流原理而工作。这些较高等的真骨鱼类对它们的浮力有精确的控制。有些真骨鱼类已经失去鳔，例如象鲛鳔鱼 (*Lophiids*) 一样潜居于底部的鱼类以及常常改变深度的快速游泳的鱼类 (金枪鱼)。

精确地控制鳍与浮力意味着高级真骨鱼类，例如在珊瑚礁上的许多鲈形目鱼类 (*Perciformes*) 能够逗留徘徊也能以令人有深刻印象的敏捷灵活急冲突进。有吸移管作用的口的进化，大概是这一套迷人的有联系的适应的激发器。这种类型的口为了正常地工作，必须精确地着生于适当的位置上。机动性对渔具设计及其性能具有本质上的意义，当然鱼类特有的结构决定了它整个的生活方式，因此也决定了能够作业的渔业的类型。

鱼类的许多适应性辐射进化 (*adaptive radiation*) 是与食性相联系的。例如在非洲的大湖 (Great Lake)，丽鱼科 (*Cichlids*) 的鱼已经向各向辐射，形成了许多种类，在这些种类中间利用了每一种能够想得到的获取食物的方法 (见表 1.2)。通过吃软体动物、甲壳类或者小鱼的丽鱼科鱼类，食性特化从摄食腐屑或者藻类一直延伸到诸如吃鳞片或许甚至吃其它鱼的眼这样一些奥秘的食性。在真骨鱼类的这一种和其它种的种类集合里 (例如珊瑚礁上的蝴蝶鱼) 摄食生态位的这种细微差别可能是由于真骨鱼类可弯曲回转的颌的结构进化潜力所造成的。与此对照，典型的板鳃类鱼类具有只适于一种有效的撕裂或者压碎的，使用不方便的颌，因此大多数板鳃类是吃鱼或者软体动物的。除了鲸鲨 (*Whale shark*)，姥鲨 (*Basking shark*) 和蝠鲼科鱼类 (*Manta rays*) 为了用鳃耙滤食，颌有变化外，其它板鳃类鱼类颌的结构在整个这一类

表 1.2 维多利亚湖(Haplochromus)的热带类群

类 群	营养状况	种 类
1.	食虫的	<i>H. bloyeti</i> <i>H. saxicola</i> <i>H. chilotes</i> <i>H. chromogynous</i> <i>H. empodisma</i>
2.	植食性种类	<i>H. nigricans</i> <i>H. nuchisquamulatus</i> <i>H. lividus</i> <i>H. obliquidens</i> <i>H. cinctus</i> <i>H. paropius</i> <i>H. erythrocephalus</i> <i>H. phytophagus</i> <i>H. acidens</i>
3.	食鳞片的	<i>H. welcommei</i>
4.	底栖甲壳类摄食者	<i>H. dolichorhynchus</i> <i>H. tyrianthinus</i> <i>H. chlorochrous</i> <i>H. cryptogramma</i> <i>H. tridens</i> <i>H. melichrous</i>
5.	食软体动物的	<i>H. sauragei</i> <i>H. prodromus</i> <i>H. granti</i> <i>H. xenognathus</i> <i>H. ishmaili</i> <i>Macropneustes bicolor</i> <i>H. pharyngomylus</i> <i>H. obtueidens</i> <i>H. humilor</i> <i>H. pallidus</i> <i>H. riponians</i> <i>H. theiodon</i> <i>H. aelocephalus</i>
6.	卵与幼鱼扑食者	<i>H. cronus</i> <i>H. bararae</i> <i>H. parvidens</i> <i>H. microdon</i> <i>H. cryptodon</i> <i>H. melanopterus</i> <i>H. maxillaris</i> <i>H. obesus</i>
7.	吃鱼的	<i>H. serranus complex (11 spp)</i> <i>H. prognathus complex (20 spp)</i> <i>H. squanwlatus</i> <i>H. michaeli</i> <i>H. murtini</i> <i>H. guarti</i>
8.	混合的 (大部分发现在 20 米水深以下处的种类, 生态学详见格林伍德和吉(Gee, 1969)的著作)	<i>H. megalops</i> <i>H. piceatus</i> <i>H. paropius</i> <i>H. cinctus</i> <i>H. erythrocephalus (2)^a</i> <i>H. melichrous (4)</i> <i>H. laprogramma</i> <i>H. fusiformis</i> <i>H. dolichorhynchus (4)</i> <i>H. tyrianthinus</i> <i>H. chlorochrous (4)</i> <i>H. cryptogramma (4)</i> <i>H. arcans</i> <i>H. dectocostoma</i> <i>H. gilberti</i> <i>H. paraplagiostoma</i>

注释: ^a 在括弧中见到的也是列在其它类群里面的数字。 来源: 格林伍德 (1969)。

群里,仍然是原始陈旧的,或许因为任何大的变化都可能危及对板鳃类的浮力来说是如此重要的游泳能力。

在硬骨鱼类中间,由于上颌骨与颅骨之间的坚硬连接的消失,同时因为能使得肌肉以最大的力量与范围来操纵颌的上颊骨的减少,真骨鱼的颌变得适应性较大。真骨鱼类颌的主要特征是在前后轴上转动的回转的上颌骨。与前面硬骨的轴不一样,后面的“铰链”是由具褶纹的结缔组织形成的(图 1.1)。当早期的真骨鱼类在白垩纪(Cretaceous)——今天的大麻哈鱼(*Salmonid*)所代表的地质阶段——辐射进化时,回转的颌与口腔肌肉在口张开时,增加了口腔的容积 5~10%,这样在生活中,可藉助拖向后面的水流而有助于捕获被食者。或许以这种方式防止了小型无脊椎动物的逃逸,因此有回转颌结构的鱼在捕食时能够以比颌的吸引作用不存在时少一些的努力,就可成功地捕获各种大小的被食者。

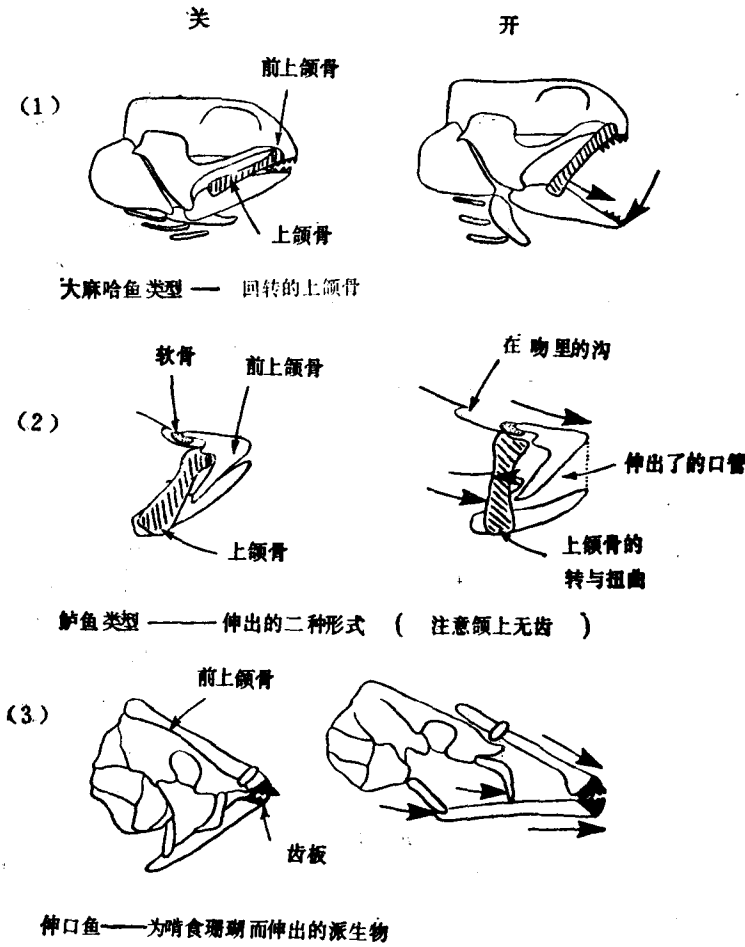


图 1.3 真骨鱼类颌结构的三种类型——只有颅骨和颌的主要骨头。
注意(3)是相当特化的伸口鱼(*Wrasse*)——大多数伸口鱼
不显示出对啃食如此极端的适应

基本的回转颌结构在改善象吸移管一样的吸引机制方面具有巨大的进化潜力；高级的真骨鱼类具有能全部伸出的颌，它们一点也不必用口来攫取被食者，而是通过纯粹的吸引作用打捞与捕获被食者！在图1.2里的图中可见到在鲈鱼中，一种能突出类型的颌，如何进行工作；原理是上颌骨决不构成颌的边缘的一部分，而是象下颌作为一根向下拉的极好的杠杆把口拉开一样地起作用，当它回转时，通过扭曲把前上颌骨向前推到一特殊的软骨结构上。现在前上颌骨是在上颌边缘上唯一的硬骨。当颌前推的时候（因此术语是伸出），在硬骨中间带褶纹的结缔组织没有向前合拢成一管子。在这同时用肌肉扩大了鳃盖腔。所有这些过程发生得如此迅速以致口腔体积增大吸收水流进入口内。观察这种吸引机制的活动是迷人的；在海洋研究实验室的大型水池里，我们能够观察到1米长的鳕鱼慢吞吞地游到较小的青鳉（Pollack）边上，青鳉转过方向，快速地划开。鳕鱼慢吞吞地张开它的海绵状的口，人们能够清楚地看到纤弱的青鳉无法抵抗地被拉入鳕鱼口内，然后就立刻被整个地吞食。一些高级的真骨鱼类有巨大的起吸引作用的口成为潜伏而不活泼的掠食者，例如鮟鱇鱼。其它一些鱼类改善了小孔移吸管的作用（例如剃刀鱼科（Pipefishes）的鱼和海龙科鱼（Syngnathids）），尚还有另一些鱼，为了利用生活在珊瑚礁或者岩礁上的无脊椎动物，把可伸出的颌改变成有巨大力量的“遥控”啃食结构，例如鹦嘴鱼科鱼（Parrotfishes）和隆头鱼科（Wrasses）鱼（见图1.3）。能全部伸出的颌是如此高级以至从真骨鱼基本颌的结构至少单独进化六次——在鲈鱼科、鳕鱼科、鲱鱼科、白鲑亚科、鲤科和虹鳟科鱼里面。这些类群的每一群皆使用了稍有不同的伸出颌的方法。

伸出颌的直接后果之一是在颌的边缘上牙齿减少了许多，因为鱼不再通过咬的方法捕获被食者——虽然为了有助于在吞咽前防止被夹住的较大的被食者逃逸，常常在前上颌骨上面和上腭的里边保留了一些牙齿。因此在消化道的其它地方，以精细复杂的结构发展了新的咀嚼与碾磨区域；例如鲤科鱼类在胃的正前方，鳃区的后部发育了设计巧妙的齿板（咽喉齿（Pharyngeal teeth））。每一种鲤科鱼类有差别极细微的咽喉齿以利用范围稍有不同的食物（分类学上能用这种牙齿鉴定种类）。在一些颌的突起部已变成啃食，括食或者切割结构，在消化道的其它地方有坚硬的碾碎结构的高级真骨鱼里，我们可以看到食性中出现大型植物或者藻类的变化。这是一种板鳃类从未掌握过的技巧。草食性的真骨鱼类例如草鱼（Grass carp）和鳀鱼（Anchovy）和杂食性的真骨鱼类象梭鱼（Mullet）和在美国发现的淡水鲶鱼（Catfish），在它们的胃里面有产生纤维素酶的细菌。真骨鱼类颌的结构进化的重要性真是巨大！

鱼类的感觉器官同样很好地适应于水域环境的压力。为了提供足够的折射以产生清晰的图象，鱼眼的晶体是圆球形的。在陆上，当光线通过角膜的时候，它被大量地折射，因此比较差一些的晶体也足以在网膜上聚焦光线。然而在鱼里面，晶体折射大部分光线，因此必须比较弯曲。此外，为抵销球面象差的影响，折射指数从晶体的中央起要减低下来。栖息在有充足光线的淡水环境中的鱼有引起颜色视觉的视锥（retinal cones）以及用于轮廓特征视觉的杆细胞（rods）。栖息在中间深度的鱼有了很多的眼，在网膜上只有杆细胞以在暗淡的光线下形成精确的图象。一些生活在没有光线的深水区或深沟里的鱼，已经完全失去眼睛，但是在大多数真骨鱼类里，视觉是用来猎取被食者，辨认其它鱼和掠食者以及记住栖息区域的特征。象大多数无脊椎动物一样，视觉是极为重要的感觉。

广泛使用的其它感觉是听觉，侧线系统的感觉和嗅觉。有些真骨鱼类，侦察被食者时，讯号通过具有变形的肌肉块产生电场。几乎所有的板鳃类似乎都有特别敏感的电感受器。在狗鱼里，试验已经显示这些鱼能够探出控制埋藏的被食者鳃部肌肉的神经活动电位！

有典型的脊椎动物内耳鼓膜器的鲱鱼听觉发育良好,大概是因为声音特别是频率较低的声音在水中远距离传播没有衰减好多。鳕鱼能够听到几里外拖网渔船发动机的声音。在鲤科鱼类里,听觉发育特别良好。鲤科鱼类能够区分高音以及最好的人类音乐!它们有从脊椎的一部分发展来的称为“韦伯氏骨片”(Weber's ossicle)的骨连接的链。这些骨片连接膘与内耳,有些象我们自己中耳的硬骨。壁有弹性的膘起着放大频率范围很宽的音频放大器的作用。其它类群的鱼也利用通过膘来放大声音的办法,这些鱼包括鳕鱼和生活在热带海洋里的石首鱼科(Drums or Croakers)的鱼。它们利用膘作为一个共鸣器来增加产生和接受声音的体积。最近已经发现,许多其它鱼类例如鳎科鱼类(Blennies),在它们的社群行为中使用声音。

侧线系统(图 1.1 A)是一种用来察觉水中振动的器官。虽然它的功能尚未全部弄清楚,但因为在基础生物学里面很少涉及它以及这一系统几乎全部是在鱼里面发现,因此我们在这里对它作较为详细的描述。侧线通常位于正好在皮肤与鳞片的下面,沿着鱼体每一边的长轴方向伸展的管子里面,管子有小的孔通到外面。与此类似的一系列穿孔的管道常常在头部形成网状系统,虽然不能肯定它们的功能是否类似于主要的管道。侧线器官有许多小的“神经瘤”器(neuromast organ),这种器官含具变形纤毛的细胞以及称之为杯形器(cupulae)的细微突起,这些突起与感觉毛相连。水的振动推动了杯形器,弯曲了感觉毛,这改变了沿着侧线神经向后通到后脑的脉冲的频率,后脑有特定的分析中心。侧线帮助一些鱼类侦察被食者,用来确定物体的位置,在有集群行为时,辅助视觉监控附近鱼类的方位。

最后,在大多数真骨鱼类和几乎所有的板鳃类里面,嗅觉发育良好,可能是因为寻找食物与产卵皆取决于对水中重要的微量化学物质的察觉。试验已经证明鳗鲡科鱼(Eels)能够觉察水中某些物质的单个分子,鲤科鱼类能够区分它们栖息的水族箱与任何其它的水族箱。有良好视觉的有些鱼类象狗鱼嗅觉差,但是对大多数鱼类来说,嗅觉是太重要了,不能没有它。成熟的大麻哈鱼利用嗅觉回到它们出生的河流里,许多鱼类用嗅觉的指点和信息素(Pheromones)与它们同种的鱼类联系(和交配)。事实上,理解鱼类察觉外部世界的方法与人类的渔具与渔业有关。

在各种水域环境中不同的盐度,未能阻止鱼类的散布。现代的板鳃类实际上仅限于分布在盐水里,但是在淡水、海洋和盐度波动的咸淡水生境里,能够发现真骨鱼类。一种丽鱼科的鱼(*Sarotherodon grahami*)生活在肯尼亚马加迪(Magadi)湖约 40°C, pH11 的苏打溶液里,鳃与肾调节盐与水的平衡(图 1.2(上))。通常脊椎动物的小球肾(glomerular kidney)在真骨鱼类里是一伸长的结构,前端改为内分泌的功能。肾小管系统在一端过滤血液,另一端回收对鱼类所必需的盐类与水分。在淡水鱼里面,为了抵销水的快速渗入,产生稀尿。用鳃来收集损失的盐。在高渗的海洋水里,发生相反的过程;为了保水,浓缩尿,鱼饮水;为保持盐的平衡,通过鳃排出额外积累的钠与氯。肾也排出镁与硫。在真骨鱼类里,主要的含氮废物是氨。除肾外,鳃也排出氨,为了逆浓度与渗透梯度抽提出钠与其它盐类,鳃上有带许多线粒体的非常特化的细胞。可以用许多在海洋与淡水里洄游(大麻哈鱼,鲑科鱼类(Trouts),白鲑亚科,鳗鲡科鱼,鲽形目鱼(Flounders))然而在水和盐构成体制完全不同的情况下功能同样良好的鱼类作为例子来说明真骨鱼类盐和水平衡机制的极好的效率。实际上,人们能够从淡水水族箱中取出中华九刺鱼或者鳗鱼直接放到海水里,在明显痛苦地骚动几秒钟后,它顺利地存活着。甚至发现通常认为专门在淡水里的狗鱼在沿着离岸 1 哩的海洋里游动。在这二种水域水分组成体制中,鱼类耗费于盐、水平衡的能量是不同的,在海水和淡水鱼类养殖时,这可能是需要郑重

考虑的事情。

对天然渔业和鱼类养殖业来说繁殖是极端重要的(见第3、6和10章)。在水域环境中,鱼类只需不太复杂的机制来保证精、卵在适当的条件下相遇。虽然有明显地浪费,但是精、卵还是随意地排到水中,假如鱼类已将足够的能量投入正在发育的性腺,大量的卵将受精和发育到卵黄囊和鱼苗阶段。与板鳃类不一样,真骨鱼类产生大量的卵是普遍的规律;例如1米长的鳕鱼雌鱼将排出100万以上的卵。当受精时,卵象已孵化的幼鱼一样,以浮游生物方式生活,二者皆是被动地为水流所携带与传送。对进行长距离产卵洄游的鱼类来说,这是使这些鱼类的幼体与成体保持在能忍受的环境限度内的理由之一(例如鳕科鱼类,鲈鱼(*Plaice*),鳎科鱼类)。在用完了小的卵黄囊中的能量以后,对年幼的鱼苗来说,关键的时刻是在它们吃第一餐的时候,在这一阶段的死亡率常常是与密度相关的,能决定进入渔业的补充量(*Recruits*)。在第五和第六章里,我们将回到这个题目上来。

图1.2(上)说明了鱼体里性腺的分布情况。卵巢完全包在体腔内,有一根专门的管子通到体外或者象在南乳鱼科中的鱼那样,卵在排入水中之前,能排到体腔里。在产卵时期,精巢的膨大比卵巢较小一些,真骨鱼类的精子经由专门的管子通至体外。性腺每年成熟或者在热带是季节性成熟,这一过程是由内分泌所控制的;成熟的鱼根据环境的触发信号例如温度和白昼长度的变化在一年中的适当时间产卵(见第10章)。在每一种鱼类里,产卵时间通过自然选择已“调到”最适合年幼鱼苗需要的时刻;因此许多温带性鱼类在冬季或者早春产卵。中脑的丘脑下区的释放因子激发垂体特地安排了一整套和谐的代谢变化,这些变化把食物消化的过剩能量汇集用于性腺的生长而不是体细胞的生长。这是通过激发内分泌腺里(性腺,甲状腺等)产生的次生性激素(*secondary hormone*)来达到的。因为对食物的过剩能量有二种可供选择的处理途径,因此了解内分泌系统是与鱼类养殖业所需要的鱼类的身体生长直接有关的。

象板鳃类一样,有些真骨鱼类已经进化到了胎生(*viviparity*)的繁殖方法,而有些真骨鱼类对卵和幼鱼有行为上的照管。在绵鳚(*Zoarcus viviparus*)和人们所熟悉的观赏鱼缸鲈里(*Lebistes reticulatus*)发现了真正胎生的例子。许多有重要商品价值的丽鱼科鱼类是“口育鱼类”(“*mouthbrooders*”),在母体或者父体口中保留受精卵,直到这些卵发育到相当高级的鱼苗时为止。在某一个时期,当危险来临时,年幼的鱼苗可利用双亲的口作为避难所,这样细致的照管在高级的真骨鱼类和人们熟悉的哺乳类与鸟类中间提供了另一种平行的现象。

鱼类的多样性

鱼类已使自己适于生活在范围广泛的生境(*habitats*)里。从小水池到4公里深的海洋,从低于0℃的北极到40℃的温泉已经发现了20,000种左右的鱼。已开发的种类构成了这一总数的较小一部分,在1972年秘鲁鳀鱼渔业衰退之前,它构成了世界总渔获量6,500万吨的15%左右(见第7章)。在下一章我们将提出已捕捞类群的更完整的资料;在这里我们只提出在已发现的全部种类范围内的迹象与证据。通过表1做到了这一点,表中可见到鱼类的所有的目,它们的多样性以及每一目有多少淡水的种类。在目名后面的字母“F”表示了被捕捞的主要类群。大部分种类是真骨鱼类(它也具有最大的生物量(*Biomass*))。在纲下面,有几个目,它们包含了大部分的种类例如鲤形目(鲤鱼),鲶形目(鲶科),鲉形目(杜父鱼科,鲈鲉)和鲈形目(梭鲈)。为了说明鱼类在水域生态系(*Aquatic ecosystem*)中所起的作用,下面一节描述一些热带与温带的水生群落。

鱼类生活在什么地方和怎样生活

许多已开发鱼类种群 (Fish population) 的理论是建立在每一种鱼能够以孤立的方式加以处理的假设上。现在正在摆脱如此的单纯无知。这一节提供了背景材料, 本书后面要讨论的许多过程将对这些背景材料进行评价。鱼类是它们在其中生活的生态系的组成部分, 因此减少一个种类的种群对其它种类有深远的后果。我们没有篇幅去描述所有水域系统的差别, 因此我们选择了维多利亚湖 (Lake Victoria) 和中大西洋大陆架区域来代表热带的气候。北海 (North Sea) 和英国的湖泊与河流来代表温带的气候。

在每一节我们将讨论鱼类的集合群 (Assemblage)。因此如果明确我们使用的某种特定的类群是什么意思, 将是有益的。为了描述在一特定区域生活在一起的各种不同种类的集合 (Collection), 最经常使用“群落” (“Community”) 这一术语。这个术语已经以许多不同的方法来加以定义 (Emlen, 1973; Ricklefs, 1979), 每一方法皆强调了集合在一起的各个种类之间的一些相互关系。在下面的群落描述时, 我们想要强调各个种类中间的营养关系, 因此, 当我们说到群落例如维多利亚湖鱼类群落时, 含有营养关系是它们之间相互作用象征的意思。在大的区域范围内例如北海, 在某些种类中间有显著的空间分离 (spatial separation), 这种分离必将阻止任何密切的联系, 但是这将明确地不予讨论。

维多利亚湖和它的鱼类群落

维多利亚湖位于北纬 $0^{\circ}21'$ 和南纬 $3^{\circ}0'$ 中间, 横跨赤道。它的面积为 68,635 平方公里, 但是平均深度 (仅 93 米) 是浅的 (见图 1.4)。与非常深的湖泊 (坦噶尼噶湖 (Tanganyika), 1600 米和马拉维湖 (Malawi) 722 米) 不一样, 维多利亚湖不是地堑系统 (rift valley system) 的一部分。湖泊浅意味着从 9 月~1 月的冬季, 整个深度是混合的状态, 从 1 月~5 月有分层现象 (stratification)。在整个一年的过程中, 当湖泊温度没有明显变化时, 水柱的翻转几乎完全是由风控制。

在湖泊的中央区域 50 米以下大部分底质是淤泥, 显然在岛屿中间的一些水道有砾石或沙子。隐蔽的湖叉和湖湾底部复盖有二米厚的大量清彻的藻类, 这些藻类是丽鱼 (*Sarotherodon esculenta*) 的重要饵料。有些地方湖岸线是沙质的, 在其它一些地方是岩质的, 但是纸莎草 (*Cyperus papyrus*) 床复盖了大片延伸的湖底, 在有些区域它堵住了进水河流的口子, 这样形成了溶氧量非常低的沼泽。

热带湖泊的生产力还没有进行充分研究, 以能得出许多一般性原则 (比德尔, Beadle 1974)。Talling (1965) 比较了维多利亚湖与温德梅尔湖 (Lake Windermere) 的初级生产力 (primary production)。维多利亚湖的日总生产力 (gross daily production) 大约是温德梅尔湖的 5 倍, 年总生产力 (annual gross production) 也有类似的不同。维多利亚湖的年总生产力估算是 $950 \text{ 克碳米}^{-2}\text{年}^{-1}$, 而在温德梅尔湖只有净生产力的资料可以利用, 净生产力是 $20.4 \text{ 克碳米}^{-2}\text{年}^{-1}$ 。这加上耗费在呼吸上的生产力仍然意味着热带湖泊的总生产力比较高。乌干达乔治湖 (Lake George, Uganda) 的研究 (比德尔, 1974) 已经证明藻类的呼吸在热带也非常高。这意味着其它有机体可利用的生产力的总量比人们认可的总量少得多。热带生境的全年初级生产力是非常恒定的, 虽然在维多利亚湖 7 月和 9 月的有风季节时, 水柱的混合增加, 这样重新分配了营养物质, 促进了生产力。生产率在空间上也有变化, 湖湾与河口比湖泊中央部分的生产率高一些。这部分是因为河流里带下来的营养物质所引起, 部分是因为在浅的湖湾, 水体混