

武汉东湖鲢、鳙生长的几个问题的研究*

阮 景 莱

(中国科学院水生生物研究所, 武汉)

提 要

采用退算法研究东湖鲢、鳙的生长, 包括生长的基本模式, 瞬时生长率及其变动, 雌、雄鱼生长的差异等问题: 1) 鲢、鳙的生长模式可用 von Bertalanffy 方程来描述, 其中鲢的参数 $l_{\infty} = 99.8$ 厘米、 $W_{\infty} = 17,104$ 克、 $K = 0.3040$ 、 $t_0 = 0.4821$ 年, 鳙的参数 $l_{\infty} = 117.6$ 厘米、 $W_{\infty} = 29,311$ 克、 $K = 0.3088$ 、 $t_0 = 0.5392$ 年; 2) 鲢、鳙的瞬时生长率随着年龄的增长而逐渐下降, 并且不同世代同龄鱼的瞬时生长率有一定的变动, 其变差系数与年龄呈正相关; 3) 鲢、鳙的生长无显著的性别差异。通过对研究结果的综合分析, 阐述了鲢、鳙 4 龄前后出现生长的拐折主要由其个体大小所制约, 种群的不同世代和同一世代的不同个体一样存在生长补偿作用, 以及瞬时生长率与肥满系数之间有着明显的对应关系。所取得的有关参数值可以应用于渔业估算。

东湖是以鲢、鳙为主体的人工放养湖泊, 自 1974 年起鲢、鳙的产量已占东湖总鱼产量的 80% 以上¹⁾。东湖鲢、鳙生长的测定和分析, 不仅是东湖水体生物生产力理论研究的一项主要内容, 而且对于东湖渔业生产实践具有重要的指导意义。我所四室鱼类生态组, 在东湖渔获物统计的工作中, 曾取得了有关鲢、鳙生长的不少资料^{2,3)}。但是, 关于东湖鲢、鳙生长的许多问题, 如生长的基本模式, 年生长变动的规律, 雌、雄鱼生长的差异等, 需要进行深入的研究。本文拟通过对东湖鲢、鳙生长的综合描述和比较分析, 求得上述问题的基本解答, 并为渔业估算提供必要的生态学参数。

材 料 和 方 法

本研究所用的鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*Aristichthys nobilis*) 标本采集于 1979—1980 年, 其数量分别为 773 尾和 896 尾, 包括鱼种 192 尾和 242 尾在内。这些鱼类标本中, 60% 以上的成鱼系取自东湖两年秋季大捕捞时的渔获物, 其余的是在所述期间内不定期地用刺网捕获的。鱼种系取自与东湖相通的天鹅池湖汊。

采集到的标本鱼当即给予测量和称重, 体长的测量读至 1 毫米, 称重则视鱼的大小分别读至 0.01 克、0.1 克和 1 克。对于所有的成鱼标本, 均以胸鳍上方的背侧鳞片为材料进行年龄鉴定, 并在鳞片的前侧部按同一径线测量各年轮及全鳞的半径, 同时对部分鱼种标

* 本所华元渝同志参加部分工作, 郑英同志为插图复墨, 武汉大学计算中心胡绪英同志协助完成鲢、鳙的体长-体重回归方程参数值的计算, 在此一并致谢。

1) 本所四室鱼类生态组, 1980。东湖渔获物的统计和分析(手稿)。

1985 年 7 月 3 日收到。

本的鳞半径进行了测量。此外,通过检查副性征或解剖观察性腺,鉴定了一部分年龄较大的标本鱼(3⁺、4⁺)的性别。

鲢、鳙各龄的体长是根据其鳞径测量值推算的。为选择合适的退算公式,预先对随机抽取的鲢 64 尾(体长 9.5—72.2 厘米)和鳙 62 尾(体长 12.8—74.3 厘米)标本的体长、鳞半径数据分别进行了回归分析,这两组标本的体长幅度与鲢、鳙的总体观测范围基本上一致。分析结果表明,鲢、鳙的体长(l)与鳞半径(s)之间都存在着显著的线性相关,其相关系数(r)分别为 0.980995 和 0.983854,回归方程分别是 $l = 1.45 + 11.229s$ (1) 和 $l = 1.98 + 9.572s$ (2)。经对方程(1)、(2)的回归系数进行总体估计和检验^[2],得 $10.665 \leq \beta_1 \leq 11.793$, $t_1 = 39.82$; $9.122 \leq \beta_2 \leq 10.022$, $t_2 = 42.54$ 。因此,采用修改的 Lee 氏正比例公式^[6],即 $l_n = a + \frac{S_n}{S}(l - a)$ 来推算鲢、鳙各龄的体长,将不会造成显著的误差。根据实际观察,鲢、鳙都是在体长达到大约 1.5 厘米时长出鳞片的,故退算公式中的 a 值统一取为 1.5 厘米。

结 果

(一) 生 长 模 式

东湖鲢、鳙的生命周期比较短。按虚龄计算,年龄最大的鲢是 5(4⁺)—6(5⁺) 龄,而年

表 1 东湖鲢、鳙的体长生长数据

Tab.1 Growth data on the body length of silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	年份 (year)	标本鱼年龄 (age)	标本数(尾) (number of specimen)	各龄的体长 (length of each age group) (cm)				
				l_1	l_2	l_3	l_4	l_5
鲢 (silver carp)	1979	1 ⁺	191	18.1				
		2 ⁺	108	12.8	39.3			
		3 ⁺	101	14.8	38.5	60.1		
		4 ⁺	3	15.5	38.0	55.1	66.6	
		5 ⁺	1	11.2	30.5	49.8	64.3	74.0
	1980	1 ⁺	40	17.2				
		2 ⁺	67	14.9	35.0			
		3 ⁺	62	11.7	31.5	45.6		
		4 ⁺	8	16.0	37.4	58.9	68.7	
	平均 (average)			15.4	36.8	54.8	67.8	74.0
鳙 (bighead)	1979	1 ⁺	283	18.9				
		2 ⁺	129	14.3	39.9			
		3 ⁺	11	16.2	41.0	63.3		
	1980	1 ⁺	160	16.2				
		2 ⁺	69	12.9	36.0			
		3 ⁺	2	15.2	48.7	64.4		
	平均 (average)			16.6	38.8	63.5		

龄最大的鳙仅为 $4(3^+)$ 龄。采用退算法所求得的鲢、鳙各实足年龄(未标出年轮数,下同)时的体长数据列于表 1。

鉴于鲢、鳙的 l_t, l_{t+1} 之间的直线关系(图 1),可以用 von Bertalanffy 方程来描述它

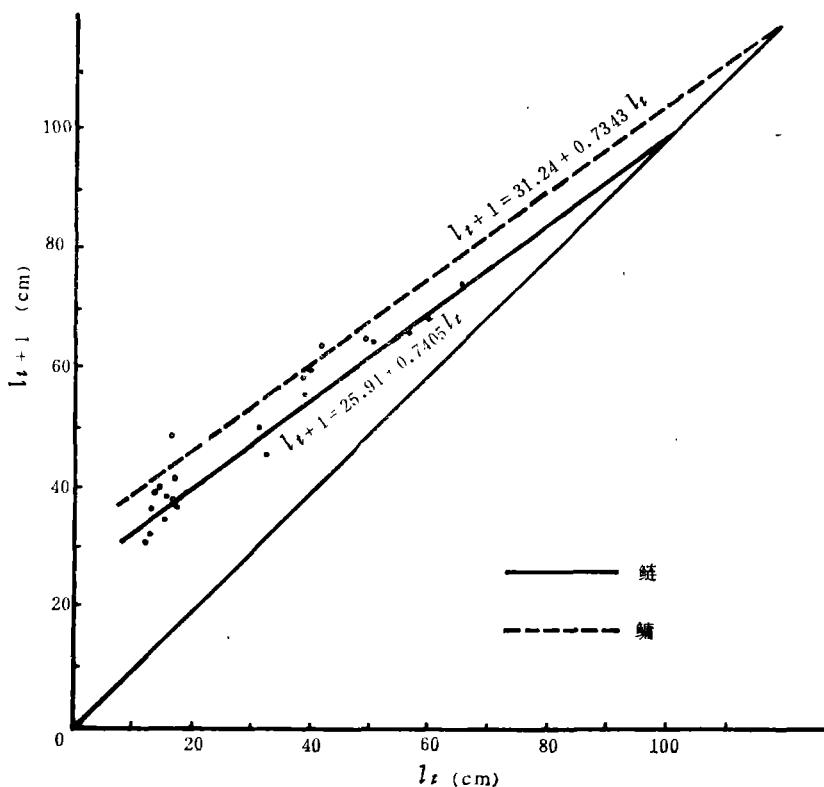


图 1 东湖鲢、鳙体长生长的 Walford 图
(下列各图中鲢、鳙亦分别以实线和虚线表示)

Fig. 1 The Walford plot for increase in the body length of silver carp and bighead in Lake Donghu

表 2 东湖鲢、鳙各龄的体长、体重的理论值与观测值的比较

Tab. 2 A comparison between theoretical and observed values on the body length and body weight at successive ages of silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	数值类别 (value)	体长 (length) (cm)					γ^2*	体重 (weight) (g)					γ^2
		l_1	l_2	l_3	l_4	l_5		W_1	W_2	W_3	W_4	W_5	
鲢 (silver carp)	理论值 (calculated value)	14.5	36.9	53.4	65.5	74.5	0.9978	53	864	2617	4846	7123	0.9978
	观测值 (measured value)	15.4	36.8	54.8	67.8	74.0		60	913	2566	5536	7366	
鳙 (bighead)	理论值 (calculated value)	15.6	42.7	62.6			0.9859	68	1403	4420			0.9908
	观测值 (measured value)	16.6	38.8	63.5				94	1160	4597			

* γ^2 为所拟合的生长曲线对观测值的回归之确定系数^[16]。

们的生长。根据表 1 中鲢、鳙体长生长的平均数据，按照图解拟合法^[6,7]估算了 von Bertalanffy 方程中 l_∞ 、 K 和 t_0 三个参数的值，即：

$$l_t = 99.8 [1 - e^{-0.3040(t-0.4821)}] \quad (\text{鲢})$$

$$l_t = 117.6 [1 - e^{-0.3088(t-0.5392)}] \quad (\text{鳙})$$

由于鲢、鳙的体长-体重回归方程中系数 b 的值均接近于 3 (详后)，并分别按各自的回归方程由 l_∞ 的值求得 W_∞ 的值为 17,104 克和 29,311 克，因此它们的体重生长方程是：

$$W_t = 17104 [1 - e^{-0.3040(t-0.4821)}]^3 \quad (\text{鲢})$$

$$W_t = 29311 [1 - e^{-0.3088(t-0.5392)}]^3 \quad (\text{鳙})$$

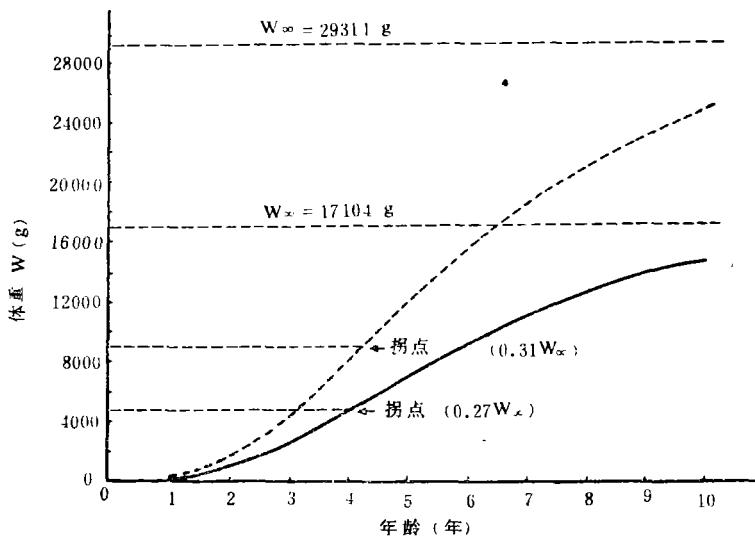
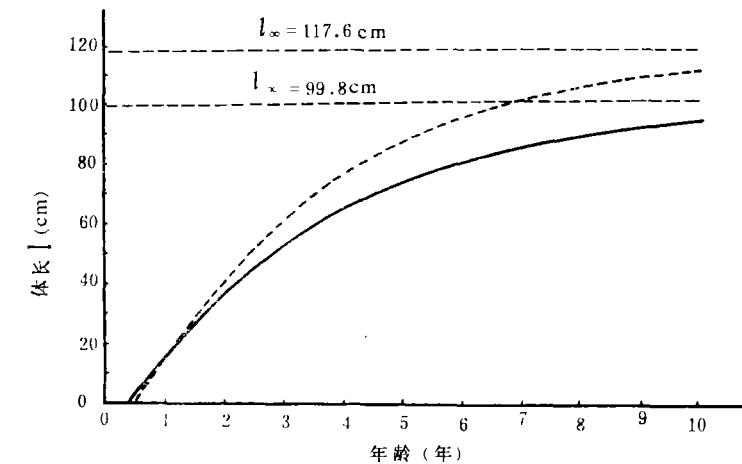


图 2 东湖鲢、鳙的体长、体重 von Bertalanffy 生长曲线

Fig. 2 The von Bertalanffy growth curves in the body length and body weight of silver carp and bighead in Lake Donghu

应用上列生长方程所求得的理论值与“观测值”的比较见表 2, 后者系指由鳞径退算的体长值及其按体长-体重回归方程推算的体重值。表 2 中确定系数 r^2 的值表明, 上列方程相当好地拟合了鲢、鳙的生长数据, 以致于反映出观测值的 98.6—99.8% 的变差。鲢 4 龄和鳙 2 龄的体长、体重的理论值与观测值相差较大, 是因为所述年龄的退算体长的平均值有偏倚, 其理论值符合于实际情况。

根据上列方程所提供的 1—10 龄的理论值, 绘制了鲢、鳙的体长、体重生长曲线(图 2)。由图 2 可见, 鲢、鳙的体长生长曲线是一条逼近于极限长度 (l_∞) 的抛物线, 而体重生长曲线是一条逼近于极限重量 (W_∞) 的非对称 S 型曲线, 其生长拐点处的体重分别为 4,615 ($0.27W_\infty$) 克和 9,099 ($0.31W_\infty$) 克。

(二) 体长-体重关系

东湖鲢、鳙的体长 (l) 与体重 (W) 之间的关系, 可以用指数方程, 即 $W = al^b$ 来表达(图 3)。在应用这一公式进行鲢、鳙的体长、体重数据的回归分析时, 除了按每一种鱼的全部标本进行总体处理之外, 还按几个体长区间和性别进行了分组计算, 并且对所求得的各回归方程进行了 F 检验(表 3)。分组计算的目的在于, 查明鲢、鳙的体长-体重关系在不同生长阶段及雌、雄个体之间可能存在的差异, 以便按合适的体长-体重回归方程来推算已知长度的个体或龄组的未知重量。

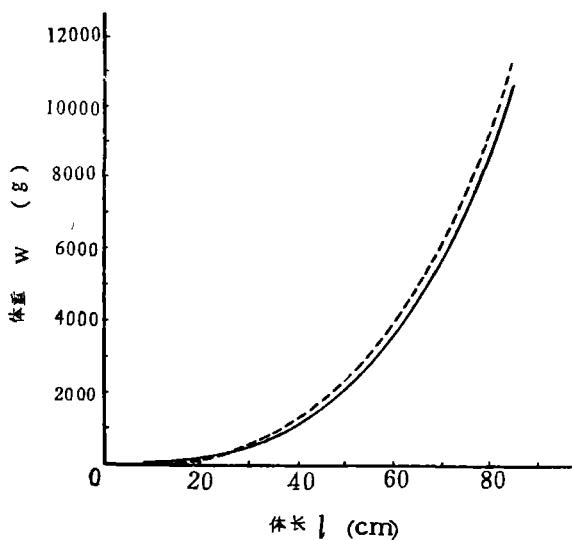


图 3 东湖鲢、鳙的体长-体重关系

Fig. 3 The length-weight relationship for silver carp and bighead in Lake Donghu

从表 3 可以看出: 1) 鲢、鳙的体长-体重总体回归方程中系数 b 的值均接近于 3, 因此它们的生长都基本上属于等距生长^[6]。若按各自的回归方程计算, 同一体长的鳙有比鲢较大的重量。例如, 体长为 20、40 和 60 厘米的鲢分别重 142、1,120 和 3,751 克, 而相同体长的鳙分别重 143、1,146 和 3,876 克。这符合于实际观测结果。2) 鲢、鳙按体长分组计

表 3 东湖鲢、鳙的体长-体重回归方程及其 F 统计量

Tab. 3 Length-weight regression equations and their statistics F for silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	体长幅度 (range in length) (cm)	标本数(尾) (number of specimen)	回归方程 (regression equation)	F
鲢 (silver carp)	1.9—76.4	770	$W = 0.018711l^{2.9818}$	45613.20**
	1.9—15.0	126	$W = 0.018843l^{2.9713}$	12605.11**
	15.1—36.0	255	$W = 0.023034l^{2.9363}$	7064.53**
	36.1—54.0	191	$W = 0.053099l^{2.6939}$	2077.64**
	54.1—76.4	198	$W = 0.0058703l^{3.2626}$	2063.35**
	50.1—72.2(♂)	113	$W = 0.0066658l^{3.2247}$	2125.15**
	50.1—76.4(♀)	123	$W = 0.0025196l^{3.4652}$	4556.34**
鳙 (bighead)	2.9—84.5	786	$W = 0.017489l^{3.0063}$	40993.80**
	2.9—25.0	249	$W = 0.012348l^{3.1817}$	10842.90**
	25.1—50.0	288	$W = 0.040029l^{2.8083}$	4181.01**
	50.1—84.5	249	$W = 0.046258l^{2.7720}$	2539.05**
	52.1—78.3(♂)	32	$W = 0.036454l^{2.8336}$	996.11**
	51.1—84.5(♀)	38	$W = 0.037368l^{2.8338}$	1597.23**

算的体长-体重回归方程的参数 (a 、 b) 值均有明显的变动。经统计, 鲢、鳙分组回归方程的 a 值的变差系数分别是 79.23% 和 54.90%, 而 b 值的变差系数分别为 7.87% 和 7.76%。由此可见, 随着生长过程的推移, 鱼类的体长-体重关系式中 a 值的变动比 b 值的变动大得多。3) 鲢、鳙(体长 50 厘米以上)在体长-体重关系方面存在一定的性别差异, 即同一体长的雌鱼之体重略大于雄鱼。例如, 按照所求得的回归方程计算, 鲢体长为 70 厘米的雌鱼比相同体长的雄鱼重 4.12%, 鳙体长为 75 厘米的雌鱼比相同体长的雄鱼重 2.59%。为判定这一性别差异的显著性, 分别对鲢、鳙的成对回归方程进行了统计检验^[1]。所得结果是: 鲢 $t(b\varphi - b\sigma) = 2.95 > t_{0.05}$ ($d.f. = 232$) = 1.96, $t(a\varphi - a\sigma) = |-4.19| > t_{0.05}$ ($d.f. = 232$) = 1.96; 鳙 $t(b\varphi - b\sigma) = 0.0017 < t_{0.05}$ ($d.f. = 66$) = 1.98, $t(a\varphi - a\sigma) = 0.0705 < t_{0.05}$ ($d.f. = 66$) = 1.98。因此, 东湖鲢的体长-体重关系的性别差异是显著的, 而鳙的体长-体重关系无显著的性别差异。

上述结果表明, 在推算鲢、鳙某一体长的个体的重量时, 应视其个体大小采用相应体长区间的体长-体重回归方程, 并且对于鲢体长 50 厘米以上的个体要按性别分开计算。但是, 对于体长 50 厘米以上的鳙来说, 尚无必要使用不同的体长-体重回归方程, 可以将所求得的雌、雄鱼的回归方程合并起来使用。经按有关公式^[1]计算, 鳙雌、雄鱼的共同回归方程为 $W = 0.036949l^{2.8337}$ (1)。同表 3 中按鳙的混合标本确定的回归方程, 即 $W = 0.046258l^{2.7720}$ (2) 比较, 按回归方程 (1) 推算的一定体长 (50—80 厘米) 的体重值偏高 1.69—4.67%。这一结果的产生, 主要在于回归方程 (1) 和 (2) 是由不同大小的样本 ($N_1 = 70$, $N_2 = 249$) 确定的。鉴于大样本具有更充分的代表性, 使用回归方程 (2) 较为合适。

(三) 年生长率及其变动

为了进一步了解东湖鲢、鳙的生长规律, 根据其各龄的体长、体重的理论值与观测值

计算了瞬时生长率 (G)^[6], 同时按 Vasneцов 的公式计算了生长指标 (C_x)^[21] (表 4)。

表 4 东湖鲢、鳙的瞬时生长率和生长指标

Tab. 4 Instantaneous growth rates (G) and growth Indices (C_x) for silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	年龄 (age) 项目* (Item)	年龄 (age)								
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10
鲢 (silver carp)	$G'-l$	0.9341	0.3696	0.2042	0.1287	0.0861	0.0574	0.0410	0.0297	0.0214
	$G-l$	0.9605	0.4231	0.2017	0.1405					
	$C'x$	13.5437	13.6380	10.9062	8.4330	6.4156	4.6634	3.5266	2.6601	1.9786
	Cx	13.4152	14.6533	11.6652	5.9326					
	$G'-w$	2.7913	1.1082	0.6161	0.3852	0.2554	0.1755	0.1232	0.0878	0.0632
	$G-w$	2.8979	1.1823	0.6582	0.4585					
鳙 (bighead)	$G'-l$	1.0069	0.3826	0.2096	0.1298	0.0861	0.0588	0.0415	0.0289	0.0209
	$G-l$	0.9959	0.3592							
	$C'x$	15.7079	16.3354	13.1229	10.0205	7.5648	5.6311	4.2115	3.0554	2.2760
	Cx	14.0935	19.1134							
	$G'-w$	3.0269	1.1475	0.6295	0.3904	0.2574	0.1759	0.1229	0.0872	0.0624
	$G-w$	2.9718	0.9960							

* $G'-l$ 和 $G-l$ 为体长瞬时生长率, $G'-w$ 和 $G-w$ 为体重瞬时生长率, $C'x$ 和 Cx 为生长指标; $G'-l$, $G'-w$ 和 $C'x$ 来自理论值, $G-l$, $G-w$ 和 Cx 则来自观测值; 除 $G-l$ 值是由个体的计算值按年龄统计的以外, 其余系按各龄的体长或体重的平均值求得。

由表 4 可见, 鲢、鳙的瞬时生长率随着年龄的增长而下降, 其下降梯度则随年龄的增长而减小。例如, 鲢 5 龄前体长瞬时生长率 ($G-l$) 下降的百分数依次为 55.95、52.33 和 30.34%, 鳙 5 龄前体重瞬时生长率 ($G'-w$) 下降的百分数依次为 62.09、45.14 和 37.98%。鲢、鳙的生长指标均以 2—3 龄的为最高, 其后随着年龄的增长而下降, 且有下降梯度逐渐增大的趋向。

表 5 东湖鲢、鳙不同世代的瞬时生长率

Tab. 5 Instantaneous growth rates for the various year classes of silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	出生年份 (brood year)	年龄 (age)	项目 (Item)				$G-l$				$G-w$			
			1—2	2—3	3—4	4—5	1—2	2—3	3—4	4—5	1—2	2—3	3—4	4—5
鲢 (silver carp)	1978		0.8557					2.6622						
	1977		1.0815	0.3672				3.2769	0.9954					
	1976		0.9476	0.4498	0.1559			2.8761	1.3279	0.5022				
	1975		0.9157	0.3852	0.1937			2.5871	1.0786	0.6185				
	1974		1.0018	0.4903	0.2555	0.1405	3.0872	1.3271	0.8538	0.4585				
鳙 (bighead)	1978		1.0327					3.1082						
	1977		1.0261	0.2815				3.0623	0.7783					
	1976		0.9290	0.4368				2.7449	1.2136					

东湖鲢、鳙的瞬时生长率，在随年龄增长而递减的同时，存在一定的世代差异，即不同世代同龄鱼的瞬时生长率有明显的变动（表5）。按照表5的数字计算，鲢1—4龄间同龄鱼的体长瞬时生长率（G-l）的变差系数依次为8.94、13.50和24.93%，体重瞬时生长率（G-w）的变差系数依次为9.94、14.47和27.22%；鳙1—3龄间同龄鱼的体长瞬时生长率（G-l）的变差系数分别为5.83和30.58%，体重瞬时生长率（G-w）的变差系数分别为6.66和30.91%。这些数字表明，鲢、鳙的瞬时生长率的世代差异与年龄呈正相关，并且体长、体重瞬时生长率的变动规律相同。

（四）雌、雄鱼生长的比较

东湖鲢、鳙的 von Bertalanffy 生长方程，是根据其种群的雌、雄鱼混合标本的观测数据求得的。但是，在东湖的特定条件下，鲢、鳙不同性别的个体的生长有无差别呢？弄清这个问题，便于确定有否必要为渔业估算提供其不同性别的生长参数。为此，对于鲢、鳙年龄较高的部分标本鱼的体生长数据、体长瞬时生长率（G-l）和体重瞬时生长率（G-w）按照性别进行了分组统计（表6）。

表6 东湖鲢、鳙雌、雄鱼生长的差异

Tab. 6 Differences in growth of the males and females of silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	性别 (sex)	项目 (Item)				G-l			G-w*		
		年龄 (age)	1	2	3	4	1—2	2—3	3—4	1—2	2—3
鲢 (silver carp)	♂	14.1	36.7	56.0	66.7	0.9621	0.4225	0.1810	2.9410	1.2083	0.5842
	♀	14.5	37.6	57.9	69.4	0.9567	0.4341	0.1539	2.9232	1.2454	0.5336
鳙 (bighead)	♂	16.0	42.0	62.4		0.9647	0.3989		2.8478	1.1303	
	♀	16.0	42.3	64.4		0.9652	0.4250		2.8676	1.2044	

* 为便于进行检验，鲢3—4龄和鳙2—3龄的G-w值的计算与G-l值相同（见表4*）。

从表6可见，鲢、鳙雌鱼各龄的体长，以及鳙雌鱼的体长瞬时生长率和体重瞬时生长率都大于雄鱼，而鲢雌、雄鱼的体长瞬时生长率和体重瞬时生长率呈现出不规则的变动。但是，从表6中的成对平均数据之差的绝对值来看，鲢、鳙生长的性别差异随着年龄的增长而加大。例如，鲢雌、雄鱼1—4龄间的体长瞬时生长率依次相差0.56、2.75和17.61%，体重瞬时生长率依次相差0.61、3.07和9.48%；鳙雌、雄鱼1—3龄间的体长瞬时生长率分别相差0.05和6.54%，体重瞬时生长率分别相差0.70和6.56%。为判定其差异的显著性，对表6中的成对平均数据进行了t检验^[2]。所得主要结果是：鲢 $t(l_4) = 1.52 < t_{0.05}$ ($d.f. = 9$) = 2.26, $t(G-l3-4) = 0.71 < t_{0.05}$ ($d.f. = 9$) = 2.26, $t(G-w3-4) = 0.40 < t_{0.05}$ ($d.f. = 9$) = 2.26；鳙 $t(l_3) = 0.64 < t_{0.05}$ ($d.f. = 11$) = 2.20, $t(G-l2-3) = t(G-w2-3) = 0.60 < t_{0.05}$ ($d.f. = 11$) = 2.20。因此，东湖鲢、鳙的生长虽然存在一定的性别差异，但是这一差异不是显著的。在估算鲢、鳙种群的生长时，使用前面按混合标本确定的 von Bertalanffy 方程，将不致造成显著的误差。

讨 论

1. 东湖鲢、鳙的 von Bertalanffy 生长方程, 不仅很好地拟合了鲢、鳙的生长观测数据, 而且综合地描述了鲢、鳙生长的基本特征。由图 2 可见, 鲢、鳙早期生长很快, 达到一定大小后生长开始减缓, 并逐渐向“极限大小”逼近。这一生长模式亦为很多鱼类所共有, 其生长拐点所处的年龄一般被认为是鱼类的性成熟年龄。根据理论生长曲线判定, 东湖鲢、鳙的生长拐点分别处在 3.9 和 4.2 龄, 这与其生长指标和体重瞬时生长率的变动出现拐折时的年龄(3—4 龄, 表 4)相符。在华中地区, 鲢一般在 3—4 龄成熟, 鳙的成熟年龄通常为 5 龄^[4]。经解剖观察发现, 东湖 5(4⁺) 龄鲢的精巢呈狭带状, 卵巢处于发育阶段的第 III 期; 4(3⁺) 龄鳙的精巢和卵巢分别呈细管状和狭带状。由此可见, 即使是已到达性成熟年龄的鲢, 也未完成其性腺发育过程, 这主要因东湖的静水条件所致。可以预料鳙到达性成熟年龄时的性腺发育状况将类似于鲢。既然如此, 这时鲢、鳙的生长强度为何出现衰减呢? 有些学者指出, 鱼类的生长率主要决定于它们的个体大小, 而年龄只是鱼类在相对稳定的环境中的个体大小或生长率的一个可靠指标^[12,13]。按照这一概念, 东湖鲢、鳙的生长拐点出现在 4 龄前后, 是由它们当时的个体大小所制约的, 并不在于它们是否到达性成熟年龄。据报道, 钱塘江鲤和鳙的性成熟年龄分别是 3 和 4 龄, 生长拐点则分别处在 4.2 和 4.9 龄, 均落后于性成熟年龄 1 年左右^[3]。看来, 鱼类无论完成性腺发育过程与否, 只要它们的个体达到一定大小就会出现生长的拐折。这里顺便指出, 东湖鲢、鳙的体长-体重关系显示出程度不同的性别差异, 无疑是它们的年龄和性腺发育状况不同的缘故。

虽然鲢、鳙的生长模式相同, 但是鳙的生长率明显地大于鲢, 以致于它们同龄时的个体大小有着显著的差异。按照理论值计算, 鲢、鳙 1、2 龄时的体长分别相差 7.59 和 15.72%, 从 3 龄起同龄的体长相差 17.23—18.19%; 1、2、3 龄时的体重分别相差 28.30、62.38 和 68.90%, 从 4 龄起同龄的体重相差 71.17—72.49%。由此可以看出, 鲢、鳙 3—4 龄前个体大小的差异随着年龄的增长而加大, 以后则稳定在一定的水平上, 其中体重之差的变动开始稳定时的年龄与生长拐点所处的年龄相吻合。从鲢、鳙的生长系数 (K) 值来看, 鳙具有比鲢较高的“内在发育速率” (intrinsic development rate), 或者说某一年龄的鳙比相同年龄的鲢得到了“进一步的发育”, 因为 K 值是物种的内在发育速率的一个指标^[7]。

在东湖渔业生产实践中, 鳙的放养密度一般比鲢低, 但是鳙的产量通常比鲢高¹⁾。这除了其它方面的原因之外, 鳙的生长率大于鲢可能是一个重要因素。然而, 鳙在东湖的生长周期太短, 其生长拐折出现前的生长优势未能得到充分利用, 从渔业经营的角度看这是不够合理的。因此, 适当提高鳙的捕捞规格, 使其生长周期相应地延长, 可以作为进一步提高东湖渔产量的一项措施。

2. 采用退算法研究鱼类的生长, 往往会出现退算所依据的标本鱼年龄越大, 所退算的同一低龄体长值越小的 Lee 氏现象。据不少学者的研究, 这种现象可能由于抽样、退算

1) 本所四室鱼类生态组, 1980。东湖渔获物的统计和分析(手稿)。

方法的错误,快速生长个体的自然早死,选择性捕捞的影响等多种原因所引起^[11,14,17-19]。本文的研究结果表明,除了鲢由1979年的标本鱼退算的2—4龄的体长数据存在Lee氏现象之外,其余几组退算数据的分布均无一定的规律(表1)。显然,这种情况不是抽样或退算方法不当所造成的,否则由不同年份的标本鱼退算的各组体长数据在分布上应当有大致相同的格局。鲢、鳙不同世代的1龄体长数据波动较大,这可能反映了不同年份放湖鱼种规格上的差异。但是,鲢2—4龄的体长数据为何存在Lee氏现象呢?看来,这是鲢的不同世代1龄后的生长率不同的结果,可以把它看作是Lee氏现象的一个特例。

表7 东湖鲢、鳙大小不同的个体的体长生长的比较*

Tab. 7 A comparison of body lengths at successive ages for the size-different individuals of silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	年龄 (age)	项目 (Item)				体长 (length)(l)±S.D. (cm)				$l_A - l_B / l_B (\%)$			
						1	2	3	4	1	2	3	4
		组别 (group)		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
鲢* (silver carp)	♂	17.2±0.28	38.7±1.40	58.8±4.42	68.3±3.20	20.28	10.57	9.29	4.12				
	♂	14.3±3.64	35.0±5.21	53.8±5.40	65.6±3.18								
	♀	17.5±1.30	41.4±3.24	62.7±1.69	70.4±3.05	16.67	16.95	11.17	2.92				
	♀	15.0±1.54	35.4±3.91	56.4±3.67	68.4±2.63								
鳙* (bighead)	♂	17.9±0.33	42.5±0.80	63.0±1.20		20.95	4.94	0.64					
	♂	14.8±1.41	40.5±6.05	62.6±8.28									
	♀	17.7±0.66	42.8±0.54	65.4±1.46		13.46	8.08	3.81					
	♀	15.6±0.89	39.6±4.70	63.0±7.79									

* 鳙的生长数据仅来自1979年的4(3+)龄标本鱼,鲢的生长数据则是由1979和1980年的5(4+)龄标本鱼统计的,因为按性别和大小分组统计时,1年的标本鱼过少。

在比较和分析鲢、鳙的体长退算数据的过程中,观察到与上述问题有关的另一个重要现象,即鲢、鳙的“生长补偿”(growth compensation)效应。由表7可见,鲢、鳙1龄体长相差较大的个体,随着生长而个体大小逐渐接近,其个体差异的减小多始于1龄之后。在鱼类生长的过程中,较小的个体倾向于赶上较大的个体的现象,称之为生长补偿作用。鱼类的生长补偿,通常是就同一世代的不同个体的生长而言的,但是通过观测一个种群的不同世代的生长也可以看到这一现象。如表8所示,鲢、鳙不同世代的同龄体长、体重的变差系数随着年龄的增长而减小,体长、体重瞬时生长率的变差系数则随着年龄的增长而增大。这两对指标的相关变动表明,在鱼类种群延续和发展的过程中,个体大小平均值小的世代有赶上个体大小平均值大的世代的倾向,这类似于同一世代的生长补偿作用,并且前者有可能是后者的综合效应。由此看来,在鲢出现Lee氏现象的那组退算数据中,1至2龄体长值的异常变动可能反映了不同世代的生长补偿作用。关于鱼类的生长补偿效应,已有不少学者报道过^[9,10,14,15,20],但尚未给予明确的理论解释。鱼类的生长补偿显然是鱼类的生态、生理适应性的一种表现,这一现象和生长拐折的出现可能属于同一个问题,即鱼类的个体大小决定着它们的生长。至于这一生态现象的生理机制如何,有待作深入

的探讨。

表 8 东湖鲢、鳙不同世代的同龄体长、体重及其瞬时生长率的变差系数 (C_v)

Tab. 8 Coefficients of variation (C_v) in body lengths, body weights and instantaneous growth rates at the same age for the various year classes of silver carp and bighead in Lake Donghu

鱼名 (fish)	项目 (Item)	C_v (%)			
		1	2	3	4
鲢 (silver carp)	l	16.94	8.95	11.91	3.31
	$G-l$	8.94	13.50	24.93	
	W	50.45	22.37	37.83	10.76
	$G-w$	9.94	14.47	27.22	
鳙 (bighead)	l	8.65	6.78	1.22	
	$G-l$	5.83	30.58		
	W	29.07	18.40	3.38	
	$G-w$	6.66	30.91		

3. 东湖鲢、鳙的瞬时生长率随着年龄的增长而逐渐下降, 其递减过程则依不同世代而有一定的差别, 显示出鱼类普遍存在的生长规律。鱼类的生长, 除了遗传因子的控制之外, 主要受饵料、温度、化学物质等环境因素的影响。鲢、鳙不同世代的瞬时生长率的波动, 应当归因于不同年份的放湖鱼种规格和环境条件的差异, 同时也反映了不同世代的生长补偿作用。由于缺乏 1975—1980 年期间的饵料生物和水质成分的完整资料, 这里不能对鲢、鳙不同世代生长波动的原因进行具体分析。仅可以指出的一点是, 1980 年鲢、鳙几乎所有龄组(除鳙 2 龄鱼外)的瞬时生长率都见显著下降(表 5), 可能是东湖的富营养化状况进一步恶化的结果。看来, 东湖鲢、鳙的放养密度和比例, 需要根据目前的饵料生物

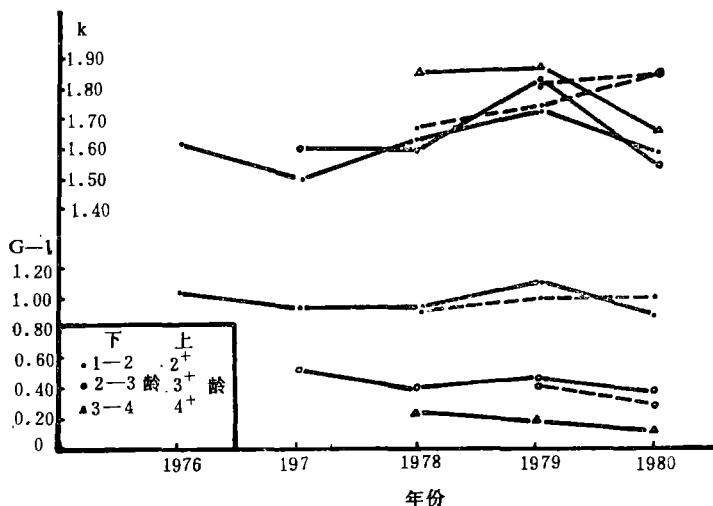


图 4 东湖鲢、鳙不同世代同龄鱼的体长瞬时生长率 ($G-l$) 与肥满系数 (K) 的变动

Fig. 4 The changes of instantaneous growth rates in the body length ($G-l$) and condition factors (K) at the same age for the various year classes of silver carp and bighead in Lake Donghu

和水质条件予以调整。

在鱼类生长的研究中,通常根据 Fulton 氏肥满系数(K)来评价一个种群在某一环境中生长的好坏,并由此而判定这个种群所在环境的优劣。鱼类的瞬时生长率和肥满系数,是从不同角度反映鱼类生长情况的两个指标,二者之间可能存在一定程度的对应关系。据报道,鱥的体长瞬时生长率依其肥满系数而变动,即肥满系数愈大生长速度愈快^[8]。为了考察鲢、鳙生长过程中是否存在这种对应关系,计算了鲢、鳙各龄标本鱼的肥满系数,并将各个世代同龄鱼的体长瞬时生长率与相应的肥满系数值标绘于图 4,其中 1979 年以前的有关肥满系数值是引用的^[9]。由图 4 可见,鲢、鳙不同世代同龄鱼的体长瞬时生长率与肥满系数的变动基本上一致,虽然这两个指标所对应的实际年龄有一定的偏差。另外,由表 4 和 5 可以看出,鲢、鳙的体重瞬时生长率与体长瞬时生长率之间的比值(约等于 $W = aL^b$ 中的 b 值)是相对稳定的,因此它们的体重瞬时生长率与肥满系数之间存在类似的对应关系。

参 考 文 献

- [1] 中国科学院数学研究所统计组,1979。常用数理统计方法。116—118 页。科学出版社。
- [2] 杨纪珂、汪安琦译(斯奈迪格, G. W. 等著), 1964。应用于农学和生物学实验的数理统计方法。100—102、136—178 页。科学出版社。
- [3] 陈马康等,1984。钱塘江几种经济鱼类的生长研究。生态学报,4(2): 181—187。
- [4] 钟麟等著,1965。家鱼的生物学和人工繁殖。17—18 页。科学出版社。
- [5] 湖北省水生生物研究所第四室鱼类生态组,1976。武昌东湖渔获物的分析研究及合理放养的初步探讨。水生生物学集刊,6(1): 16—26。
- [6] Bagenal, T. B. (Ed.), 1978. Methods for assessment of fish production in fresh waters. (IBP Handbook No. 3, 3rd edition). pp. 101—136. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- [7] Beverton, R. J. H. and S. J. Holt, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. pp. 282—288. Fishery Invest., Lond., Ser. 2, 19.
- [8] Brown, M. E., 1957. The physiology of fishes (vol. 1). pp. 361—400. Academic Press Inc., Publishers, New York.
- [9] Ford, E., 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924—1933. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 19: 305—384.
- [10] Gilbert, C. H., 1914. Contributions to the life history of the sockeye salmon, No. 1. Rep. B. C. Comm. Fish., 1913: 53—78.
- [11] Hile, R., 1936. Age and growth of the ciscoe, *Leucichthys artedi* (Le Sueur), in the lakes of the northeastern highlands, Wisconsin. Bull. Bur. Fish. U. S., 48(19): 211—317.
- [12] Larkin, P. A., et al., 1957. Size as a determinant of growth rate in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Trans. Am. Fish. Soc., 86: 84—96.
- [13] Parker, R. R. and P. A. Larkin, 1959. A concept of growth in fishes. J. Fish. Res. Board Can., 16: 721—745.
- [14] Ricker, W. E., 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield. J. Fish. Res. Board Can., 26: 479—541.
- [15] Scott, D. C., 1949. A study of a stream population of rock bass. Invest. Indiana Lakes Streams, 3: 169—234.
- [16] Silliman, R. P., 1969. Comparison between Gompertz and von Bertalanffy curves for expressing growth in weight of fishes. J. Fish. Res. Board Can., 26: 161—165.
- [17] Smith, S. H., 1956. Life history of lake herring of Green Bay, Lake Michigan. Fishery Bull. Fish. Wildl. Serv. U. S., 57: 87—138.
- [18] Taylor, C. C., 1958. A note on Lee's phenomenon in Georges Bank haddock. Spec. Publ. Int. Commn NW. Atlant. Fish., 1: 243—251.
- [19] Thompson, H., 1923. Problems in haddock biology with special reference to the validity and utilization of the scale theory. Rep. Fishery Bd Scotl., 1922(5): 78.

- [20] Watkin, E. E., 1927. Investigations of Cardigan Bay herring. *Univ. Coll. Wales. (Aberystwyth), Rep. Mar. Freshwater Invest.*, 2.
- [21] Чугунова, Н. И., 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб, с. 153. Изд-во Академии Наук СССР, Москва.

STUDIES ON SEVERAL ASPECTS OF GROWTH OF SILVER CARP AND BIGHEAD CARP IN LAKE DONGHU, WUHAN

Ruan Jingrong

(*Institute of Hydrobiology, Academia Sinica, Wuhan*)

Abstract

Silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, and bighead, *Aristichthys nobilis*, form the dominant fish populations in Lake Donghu. In 1979—80, the author studied the growth of silver carp and bighead carp by back calculation, including their growth patterns, instantaneous growth rates (G), differences between males and females in growth, etc. The results showed that the growth patterns of the two species can be described by von Bertalanffy growth equation pretty well, the parameter values of which for silver carp were $l_{\infty} = 99.8$ cm., $W_{\infty} = 17104$ g., $K = 0.3040$, $t_0 = 0.4821$ yr.; and those for bighead carp were $l_{\infty} = 117.6$ cm., $W_{\infty} = 29311$ g., $K = 0.3088$, $t_0 = 0.5392$ yr. The instantaneous growth rates for the two species declined gradually with age and varied at the same age for their various year classes to some degree, coefficients of variation for them being correlated positively with age. There were no significant sexual differences in both length and weight increases for the two species of fish. After comparing and analysing the results of this research and relevant studies, the author explained that the occurrence of growth inflexion at the age of four or so in silver carp and bighead was determined by their size rather than by their age at that time. It was observed that the effects of growth compensation existed in various year classes of the two populations as well as in various individuals of the same year class. And in the process of growth for the two species, the changes of their instantaneous growth rates were apparently in correspondence with the changes of their condition factors (K). The parameter values derived in this research can be applied to fishery assessment.

Key words Growth, silver carp, bighead