

饥饿对唐鱼仔鱼摄食和生长的影响

陈国柱 方展强*

(华南师范大学生命科学学院 广州 510631)

摘要:用初次摄食率测定法测定饥饿胁迫下唐鱼(*Tanichthys albonubes*)仔鱼耐饥饿能力,观察了饥饿对仔鱼摄食、生长和形态发育的影响。结果表明,水温 24.0~28.5℃条件下仔鱼在孵化后第 2.5~3 d 开口摄食,初次摄食率为 33.3%,最高初次摄食率为 100%并持续 4 d;混合营养期约 2 d;第 5 d 卵黄耗尽,并达到最高摄食强度;第 8.5 d 进入不可逆点(PNR),PNR 有效积温为 222.7 d·℃,第 10 d 死亡率超过 50%,12 d 全部死亡。饥饿对仔鱼发育起延迟作用,混合营养期延迟投喂,仔鱼生长发育水平明显低于正常投喂仔鱼,饥饿仔鱼发育停滞且在 PNR 前后负增长并出现胸角。本文讨论了仔鱼耐饥饿能力与生境、生活史策略的关系。

关键词:唐鱼;仔鱼;摄食率;摄食强度;不可逆点(PNR)

中图分类号 S962.3 文献标识码 A 文章编号 0250-3263(2007)05-49-13

Effects of Starvation on Feeding and Growth of the Larvae of *Tanichthys albonubes*

CHEN Guo-Zhu FANG Zhan-Qiang*

(College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract: In laboratory conditions larvae of *Tanichthys albonubes* were reared in water at 24.0–28.0℃ to examine the starvation tolerance and the changes in feeding ability, growth and morphological change under starvation condition during early development stage. The results showed that: the larvae had feeding ability first time 2.5–3 d after hatching, the initial feeding rate was 33.3%; the highest feeding rate was 100% and lasted 4 d; the mixed feeding stage lasted about 2 d and yolk exhausted 5 d after hatching; while unfed larvae had the strongest feeding intensity; unfed larvae reached the Point-of-No-Return (PNR) 8.5 d after hatching and the sum of effective temperature of PNR was 222.7 d·℃. Death rate of unfed larvae beyond 50% 10 d after hatching and 2 d later they died totally. Feeding had strong effects to delay the growth and morphological development of the larvae, such as feeding delay in mixed feeding stage in which larvae growth rate was significant lower than that in feeding larvae. The unfed larvae growth was retarded also and even entered a negative growth phase while the pectoral angle of unfed larvae appeared before PNR stage. Relationships between larvae's starvation tolerance and their ecological and life historical strategy were also discussed in this paper.

Key words: *Tanichthys albonubes*; Larvae; Feeding rate; Feeding intensity; PNR

基金项目 广东省科技计划项目(No.2004B40101015),农业部渔业生态环境重点开放实验室,广东省渔业生态环境重点开放实验室开放基金(No.2005-9),广东省科技计划项目(No.2006B36601002);

* 通讯作者, E-mail: fangzhanq@scnu.edu.cn;

第一作者介绍 陈国柱,男,博士研究生,研究方向:鱼类繁殖生物学, E-mail: chenguozhu79@163.com

收稿日期 2007-02-13, 修回日期 2007-07-11

唐鱼 (*Tanichthys albonubes*) 隶属鲤科 (Cyprinidae), 鰻亚科 (Danioninae), 唐鱼属的一种小型鱼类, 国家二级保护动物。曾分布于广州白云山及东、北江小溪流^[1,2], 近年在广州从化多个地点发现尚存野外种群^[3,4]。国外学者报道在越南北部某些地方也有唐鱼的自然分布^[5], 同属的另一种 *T. micagemmae* 主要分布在越南中部地区^[6]。2001 年以来, 我国科研人员通过在历史分布地进行放流, 企图逐步恢复和壮大唐鱼野外生活种群。由于该工作的展开, 其后相继报道在野外新发现的自然种群是否属于真正的野生种群, 在不同学者间尚存不同意见^[3,4,7,8]。野外采集到的群体与人工养殖群体的遗传多样性没有显著差异^[7], 这更加深了一些学者的质疑。由于所发现的自然种群在野外均能生存^[4,9], 目前将唐鱼的研究重点转向种群生态学方面, 探讨其持续发展或濒危的生态学机制, 或许对其保护生物学的研究更有意义。

种群早期补充机制一直是鱼类种群生态学研究的重要领域。影响早期补充的主要因素是饥饿和捕食^[10,11], 目前对饥饿因素的研究更为深入。在初次摄食期 (first feeding stage) 因遭受饥饿而引起的死亡是自然状况下仔鱼数量剧烈变动的潜在原因, 而饥饿“不可逆点” (the point of no return, PNR) 是衡量某种仔鱼耐饥饿能力的常用方法^[12]。所谓“不可逆点”是指仔鱼到达该时间点时, 其后尽管还能生存较长一段时间, 但已虚弱得不能再恢复摄食能力, 最终死亡。PNR 后的仔鱼通常会呈中性浮性, 容易被浮游生物网捕获, 仔鱼补充量估算中不排除此类仔鱼就会造成不可低估的误差, 因而必须对样品中仔鱼饥饿状况进行鉴别。鉴别主要有形态、生理和 RNA/DNA 等方法, 其中形态鉴别最为简便。饥饿因素作为影响鱼类早期补充的主要原因到目前为止仍是鱼类早期生活史研究的热点之一^[10,11]。本文测定了唐鱼耐饥饿能力, 并确定其饥饿形态鉴别特征, 研究了实验室条件下饥饿对仔鱼生长、摄食和形态发育的影响, 同时对仔鱼耐饥饿能力与生境、生活史策略关系进行了讨论, 目的是为研究唐鱼野外种群补

充机制提供有参考价值的基础理论资料。

1 材料与方法

1.1 材料与暂养条件 实验于 2004 年 3~5 月、2005 年 2~4 月进行, 并于 2006、2007 年相近时期进行 2 次重复及补充实验。唐鱼亲鱼由本实验室提供, 为 F_3 、 F_4 代群体, 雄鱼体长 (26.2 ± 2.6) mm, 雌鱼体长 (27.5 ± 2.2) mm, 平均产卵量为 400~600 粒。亲鱼以雌雄 1:1 比例置于 $30 \text{ cm} \times 15 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ 玻璃缸中, 水深 10 cm, 其中放有一棵水葫芦 (*Eichhornia crassipes*) 作巢质, 产卵结束后将其捞出。受精卵发育到囊胚中后期, 便转到水体为 800 ml 的 1 000 ml 烧杯中继续培养。仔鱼孵出后的分组见表 1。仔鱼共分为 5 组, 1~4 组每组均用 3 个 1 000 ml 烧杯饲养, 每杯 200 尾, 密度约 0.25 ind/ml。第 1 组为投喂组, 实验期间分别在 8:00、12:00、16:00 时各投喂 1 次, 投喂室内培养的草履虫 (*Paramecium caudatum*), 投喂后的虫体密度大于 150 ind/ml, 并于末次投喂后 2 h 换水一半。为减少密度对投喂仔鱼生长的影响, 实验进行 5 d 后将每杯仔鱼一分为二继续培养。第 2、3 组为混合营养期延迟投喂组, 延迟投喂相应时间后, 投喂管理同第 1 组。第 4 组为饥饿组, 实验期间不投喂, 每天 8:00 时换水 1/2。第 5 组为饥饿死亡率观察组, 每杯仔鱼数量及水体相应减半。该组用于观察饥饿胁迫下仔鱼的死亡率变化, 除 3 个不投喂的平行外, 增设 2 个投喂对照, 其中不投喂的 3 个平行管理按第 4 组方式, 2 个投喂对照的投喂和管理方法按第 1 组。日光灯照明, 光强为 650~750 lx。每天记录室内水温 6 次。实验期间水温变化幅度为 $24.0 \sim 28.5^\circ\text{C}$ 。

1.2 方法

1.2.1 投喂和饥饿仔鱼摄食 每天 14:00 时在第 1、4 组中进行, 分别在各组取出 10 尾仔鱼各自放入盛有 20 ml 水的 50 ml 烧杯中驯养 4 h 之后开始进行摄食实验。实验用饵料为草履虫, 其密度的测量方法参考郭峰等^[13], 实验水体 40 ml, 草履虫密度 100 ind/ml, 光照强度为 650~

表 1 实验分组
Table 1 Experimental groups

分组 Group	描述 Description	数量 Number (ind)	用途 Usage
1	投喂组:实验期间正常投喂饵料	200	用于对照 2、3、4 组仔鱼的生长、摄食和形态发育情况
2	延迟投喂 1 d 组:开口摄食后延迟 1 d 进行投喂,其后正常投喂	200	用于观察延迟投喂 1 d 对仔鱼生长和形态发育的影响
3	延迟投喂 2 d 组:开口摄食后延迟 2 d 进行投喂,其后正常投喂	200	用于观察延迟投喂 2 d 对仔鱼生长和形态发育的影响
4	饥饿组:培养期间不投喂	200	用于观察饥饿胁迫对仔鱼的生长、摄食和形态发育的影响
5	死亡观察组:培养期间不投喂,每天记录仔鱼死亡数量 2 次	100	用于观察饥饿胁迫对仔鱼存活的影响

各组均设 3 个平行组,第 5 组同时再设 2 个投喂对照组。Each group had three parallel trials and group 5 added two feeding controls.

750 lx,室温放置 60 min。摄食结束后在解剖镜下逐尾检查摄食情况以统计摄食率(feeding rate),并测定实验结束时草履虫密度,计算仔鱼平均摄食强度(feeding intensity):

(1)摄食率(%) = 肠道中含有草履虫的仔鱼数/实验仔鱼总数;

(2)摄食强度(ind/individual·h) = [(实验前草履虫密度 - 实验后草履虫密度) × 40 ml/实验仔鱼总数] / t; 其中 t 为时间(h)。

当饥饿仔鱼初次摄食比率低于其最高初次摄食比率 50% 时,则视为抵达 PNR 时间^[14],本文从孵出当天算起。

1.2.2 仔鱼生长与发育 每天 16:00 时对 1~4 组仔鱼进行观察。分别由各组取出 5 尾仔鱼,测量体全长、卵黄囊长径 R 和短径 r (通常取高度,当卵黄囊为梨状时,分别测梨形上部和下部两个高度,求得两个最高径之平均值为 r;呈椭圆形时,测最大高度为 r;呈长柱形时,测中部高度为 r),计算卵黄囊容积,容积计算公式^[14]为:

$$(3) 4/3 \times 3.1415 \times R/2 \times (r/2)^2;$$

体全长的增长指标采用瞬时(instantaneous)增长率表示:

(4) $r = (\ln X_1 - \ln X_2) / (t_2 - t_1)$; 其中, r 为日瞬时增长率; X 为体全长(mm); t 为时间(d)。实验期间对仔鱼的重要发育时期特征进行拍照记录。测量和拍照均在 Olympus SZ-ST 连续变倍(18~110 倍)解剖镜下进行,目镜自

带 100 刻度测微尺,数码相机型号为 Canon Powershot A95。

1.2.3 饥饿条件下仔鱼的死亡率 每天 8:00 和 18:00 时记录第 5 组中仔鱼的死亡情况各 1 次,同时将死亡仔鱼及时清除。

1.3 数据分析 数据的表示形式为 Mean ± SD。实验所得数据由 SPSS 13.0 进行统计分析。比较饥饿组仔鱼与投喂组仔鱼的生长指标、摄食率、摄食强度差异,采用 t-检验方法。各组仔鱼比较相应生长阶段生长指标瞬时增长率差异时,采用单因素方差分析(ANOVA)及 LSD 多重比较。分析仔鱼初次摄食率、摄食强度、日龄三者间相互关系,采用相关分析方法。摄食率和瞬时增长率在分析前均作反正弦转换以符合数据分析要求^[15]。

2 结果

2.1 仔鱼的摄食率、PNR 和摄食强度 孵化后第 2.5~3 d 仔鱼开口摄食,当天的初次摄食率为 33.3% ± 16.8% (图 1)。饥饿组仔鱼在第 4 d 达到最高初次摄食率 100% 并保持约 4 d; 第 8 d 初次摄食率显著下降到 89.7% ± 5.5% (P < 0.05, t-检验), 9 d 摄食率急速下降到 50% 以下,第 10 d 下降到 0。由此可确定,饥饿仔鱼的 PNR 为孵出后的 8.5 d (图 1), 平均水温 (26.2 ± 1.3) °C。相关分析显示,饥饿仔鱼初次摄食率变化与日龄(3~10 d)并无显著相关关系 (P > 0.05, R = 0.304)。投喂组仔鱼摄食率由第 4 d 起保持在 100% (图 1)。

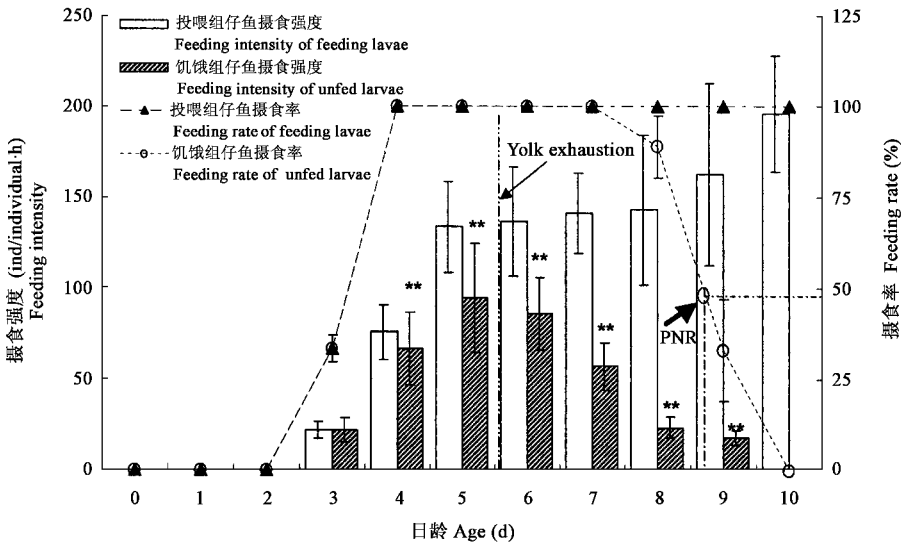


图 1 投喂组和饥饿组仔鱼摄食率、摄食强度变化及饥饿组仔鱼的 PNR [$T = (26.2 \pm 1.3)^\circ\text{C}$]

Fig.1 Feeding rate and feeding intensity change of feeding and unfed larvae and PNR of unfed larvae

**表示同日龄饥饿组仔鱼与投喂组仔鱼摄食强度差异极显著 ($P < 0.01$, t -检验);

粗箭头所指表示饥饿组仔鱼的 PNR, 细箭头表示卵黄耗尽时间点。

** Means there were significant difference between unfed larvae and feeding larvae in the same age in feeding intensity ($P < 0.01$, t -test);

The short black arrow mark PNR of unfed larvae, the long black arrow mark the time of yolk exhaustion.

仔鱼开口摄食当天的摄食强度比较低, 平均摄食草履虫约为 (22.0 ± 15.6) ind/individual·h (图 1)。开口摄食的第 2 d (孵化后第 4 d), 投喂仔鱼与饥饿仔鱼摄食强度分别为 (76.0 ± 20.5) ind/individual·h 与 (66.6 ± 22.4) ind/individual·h, 差异显著 ($P < 0.05$, 图 1)。开口摄食的第 3 d (孵化后第 5 d, 卵黄消耗完毕), 饥饿仔鱼达到最高摄食强度 (94.6 ± 36.2) ind/individual·h, 随后便下降, 第 8 d (孵化后第 10 d) 摄食率为 0。12 日龄饥饿仔鱼全部死亡。相关分析显示, 摄食仔鱼对草履虫的摄食强度随日龄显著增长 ($P < 0.000$, $R = 0.958$)。饥饿组仔鱼开口摄食后摄食强度与饥饿时间 (3 ~ 10 日龄) 未发现显著相关关系 ($P = 0.535$, $R = 0.172$), 但摄食强度与摄食率显著相关 ($P = 0.009$, $R = 0.840$)。

2.2 仔鱼的生长 初孵仔鱼体全长为 (2.748 ± 0.094) mm, 本文根据生长特点将仔鱼的生长划分为 3 个阶段: 初孵期 (phase from hatching to first feeding) (0 ~ 2 d), 摄食期 (feeding phase) (3

~ 8 d) 和 PNR 期 (PNR phase) (9 ~ 12 d)。

初孵期仔鱼完全依靠卵黄供给营养, 体全长增长迅速, 达 0.427 mm/d, 其后增长率逐日下降 (图 2)。进入摄食期的饥饿仔鱼体全长生长几乎停滞, 平均仅为 0.063 mm/d, 摄食仔鱼由于搜索与摄取食饵耗能, 生长速率也显著下降, 平

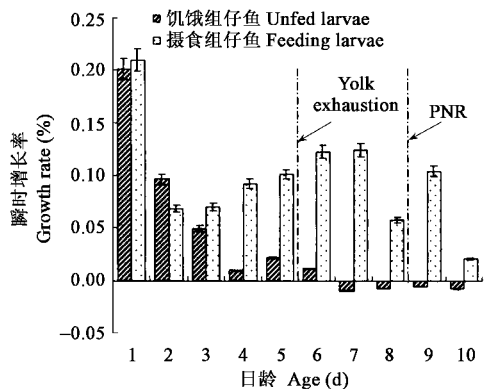


图 2 投喂组和饥饿组仔鱼体全长的日瞬时增长率变化

Fig.2 Change of total body length instantaneous growth rate of feeding and unfed larvae

均 0.357 mm/d, 饥饿仔鱼在卵黄耗尽后 PNR 点出现之前便出现负增长现象(图 2)。进入 PNR 期, 饥饿仔鱼负增长明显, 同期的摄食仔鱼由于不断得到外源营养的补给, 生长速率迅速提高, 达 0.467 mm/d, 超过仔鱼早期发育阶段(0~12

d) 的平均生长率(0.434 mm/d)(图 3)。混合营养期延迟投喂 1、2 d 的仔鱼各阶段的生长率、体全长相应低于同期投喂仔鱼(图 3、4)。各组仔鱼的生长描述方程见表 2, 摄食和延迟投喂仔鱼几近线性生长, 饥饿仔鱼呈自然对数生长。

表 2 不同饲养条件下仔鱼体全长增长和日龄关系的回归分析

Table 2 Regression analysis between total body length and ages of larvae in different feeding conditions

仔鱼 Larvae	回归方程 Regression equation	<i>n</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i> <
投喂仔鱼 Feeding larvae	$L_{(mm)} = 0.278 6d + 2.483 7$	225	0.979 9	0.001
延迟投喂 1 d 仔鱼 Delay feeding 1 d larvae	$L_{(mm)} = 0.337 1d + 2.320 7$	225	0.993 4	0.001
延迟投喂 2 d 仔鱼 Delay feeding 2 d larvae	$L_{(mm)} = 0.304 6d + 2.270 4$	225	0.965 5	0.001
饥饿仔鱼 Unfed larvae	$L_{(mm)} = 0.483 3\ln(d) + 2.835 5$	165	0.828 4	0.001

回归方程中 $L_{(mm)}$ 表示仔鱼体长(单位: mm), d 表示日龄(单位: day), n 为统计标本量, R^2 为相关系数平方, 下同。

In regression equation $L_{(mm)}$, d , n and R^2 were the standard of larvae, age of larvae, sample number and correlation coefficient square, respectively, the same next.

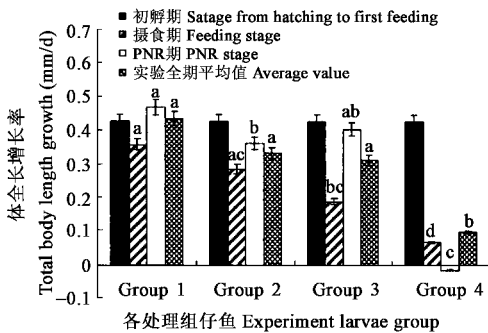


图 3 1~4 组仔鱼不同生长阶段体全长增长率 [$T = (26.2 \pm 1.3)^\circ\text{C}$]

Fig.3 Total body length growth during early development of the four experiment larvae group

初孵期为 0~2 d; 摄食期为 3~8 d; PNR 期为 9~12 d; 平均值为 0~12 d。同系列直柱上标不同字母者表示两者间有显著差异; 含相同字母者表示两者间无显著差异(多重比较 ANOVA-LSD, $P < 0.05$)。垂线段表示标准差, 下同。

Phase from hatching to first feeding: 0~2 d; feeding phase 3~8 d; PNR phase: 9~12 d; average value 0~15 d. Different letter in the columniation of the same series mean they were remarkable difference between them(ANOVA-LSD multiple range test, $P < 0.05$). Uprightness Line means Standard Deviation (SD). The same next.

仔鱼卵黄的消耗有明显的规律性。孵出后的第 2 d 日平均卵黄消耗量最大, 其后逐渐下降。孵出后第 5 d 卵黄基本被吸收(图 5)。4 d

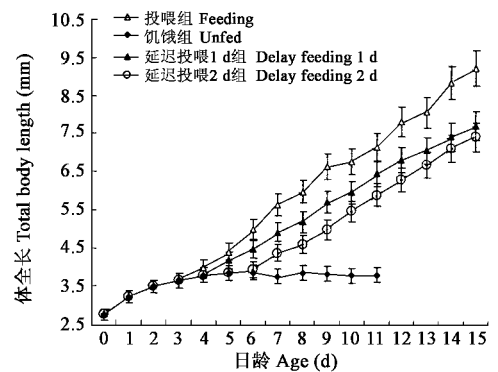


图 4 不同饵料条件下唐鱼仔鱼体全长增长

Fig.4 Total body length growth of larvae in different feeding conditions

内同日龄不同组的仔鱼对卵黄日消耗和剩余量并无显著差异(表 3、图 5, $P > 0.05$), 但在 5 d 时, 饥饿仔鱼残存的卵黄显著高于其他各组(表 3)。仔鱼卵黄囊容积和日龄关系的回归分析方程为: $V_{(mm^3)} = -0.016d + 0.074 1$ ($R^2 = 0.936 6$, $n = 75$, $P < 0.001$); 体全长和卵黄消耗关系的回归分析方程为: $L_{(mm)} = -0.049 4V_{(mm^3)} + 0.199 9$ ($R^2 = 0.953 6$, $n = 75$, $P < 0.001$), 式中 $V_{(mm^3)}$ 表示卵黄囊容积, $L_{(mm)}$ 表示仔鱼体长, n 为统计标本量, R^2 为相关系数平方。

表 3 唐鱼卵黄囊期仔鱼对卵黄的吸收

Table 3 The assumption of yolks of *T. albonubes* yolk-sac stage larvae

日龄 Age (d)	投喂组仔鱼 Feeding larvae			饥饿组仔鱼 Starvation larvae			延迟投喂组仔鱼 Delaying fed larvae		
	卵黄长径 Yolk long diameter yolk (mm)	卵黄短径 Yolk short diameter (mm)	卵黄囊容积 Yolk-sac volume (mm ³)	卵黄长径 Yolk long diameter yolk (mm)	卵黄短径 Yolk short diameter (mm)	卵黄囊容积 Yolk-sac volume (mm ³)	卵黄长径 Yolk long diameter yolk (mm)	卵黄短径 Yolk short diameter (mm)	卵黄囊容积 Yolk-sac volume (mm ³)
0	1.232 ± 0.997	0.314 ± 0.002	0.408 ± 0.008	-	-	-	-	-	-
1	1.071 ± 0.002 ^a	0.277 ± 0.000 5 ^a	0.311 ± 0.001 ^a	1.069 ± 0.004 ^a	0.286 ± 0.002 ^a	0.320 ± 0.001 ^a	1.077 ± 0.008 ^a	0.287 ± 0.001 ^a	0.324 ± 0.003 ^a
2	0.837 ± 0.007 ^a	0.287 ± 0.000 3 ^a	0.126 ± 0.000 3 ^a	0.800 ± 0.002 ^a	0.282 ± 0.001 ^a	0.118 ± 0.000 2 ^a	0.806 ± 0.009 ^a	0.295 ± 0.002 ^a	0.125 ± 0.001
3	0.538 ± 0.016 ^a	0.132 ± 0.009 ^a	0.039 ± 0.001 ^a	0.659 ± 0.005 ^b	0.101 ± 0.001 ^a	0.034 ± 0.0001 ^a	0.592 ± 0.007 ^{ac}	0.108 ± 0.001 ^a	0.034 ± 0.000 1 ^a
4	0.331 ± 0.036 ^a	0.037 ± 0.001 ^a	0.008 ± 0.000 1 ^a	0.274 ± 0.023 ^a	0.024 ± 0.000 3 ^a	0.005 ± 0.000 03 ^a	(1 d) 0.321 ± 0.029 ^a	0.026 ± 0.000 4 ^a	0.006 ± 0.000 003 ^a
							(2 d) 0.317 ± 0.016 ^a	0.023 ± 0.000 3 ^a	0.006 ± 0.000 005 ^a
5	0.039 ± 0.004 ^a	0.004 ± 0.000 3 ^a	0.000 2 ± 0.000 000 1 ^a	0.168 ± 0.020 ^b	0.020 ± 0.000 3 ^b	0.002 ± 0.000 01 ^b	(1 d) 0.129 ± 0.014 ^{ab}	0.010 ± 0.000 1 ^{ab}	0.001 ± 0.000 001 ^b
							(2 d) 0.082 ± 0.016 ^{ab}	0.006 ± 0.001 ^{ab}	0.001 ± 0.000 000 2 ^b

同行同指标比较 数值右上角字母含义同图 3 中所注释。

Compare homologous index within the same row ,the meanings of the letter on left of value were same to the Fig.3 notes.

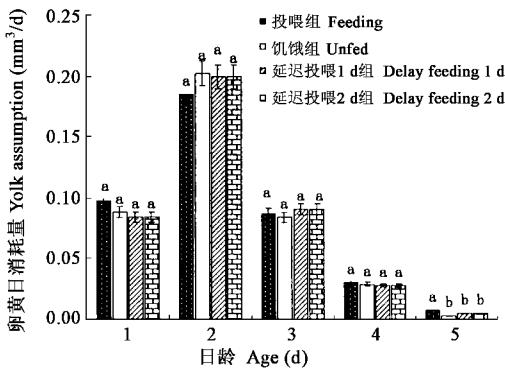


图 5 仔鱼对卵黄的日消耗量

Fig.5 Yolk assumption of larvae per day

2.3 仔鱼的发育 对 2004 年 4 月观察的投喂仔鱼和饥饿仔鱼的发育比较结果进行描述 ,发育水温为(25.1 ± 1.5)°C。延迟投喂 1 d 和 2 d 组仔鱼发育稍迟于投喂组仔鱼。

(1) 初孵仔鱼 :身体无或仅有少量淡灰色色素斑 ,眼亦为无色或浅灰色(图版 I :1)。头部弯曲 ,紧贴围心腔 ,围心腔位于卵黄囊前下

部 ;居维氏管粗大 ,位于卵黄囊近头部两侧 ,血流较缓慢 ,心率为 148 次/s ,血液无色或淡红色。耳囊呈椭圆形 ,耳石两颗。卵黄囊前部长椭圆到椭圆近球形 ,向后部渐细成棒状 ,整体呈梨状。未出现胸鳍原基 ,绕躯干及尾部为一连贯的透明鳍褶。消化系统尚未发育。

(2) 1 d 仔鱼 :头背部黄色加深 ,眼色素形成 ,身体色素花发达 ,颜色加深。居维氏管前移 ,较初孵时稍窄。血液粉红色 ,围心腔扩大 ,心逐步向水平位置发展。未出现口裂和鳃裂。胸鳍芽突出 ,呈弯月状。卵黄囊背部出现鳔的雏形。仔鱼开始以头上尾下方式挂附于烧杯壁。

(3) 2 d 仔鱼 :身体前部黄色加深 ,眼开始能转动。色素花收缩呈色素点 ,以头前部为多。胸鳍芽进一步伸长 ,尚未能动 ,仔鱼偶尔做斜冲游动 ,多黏附在烧杯壁静息。口裂出现 ,见开合动作 ,频率较低。鳃裂出现 ,可见此处部分血液循环。卵黄囊进一步消耗 ,部分仔鱼肠道开始

贯通。心接近水平位,居维氏管收窄形成管状,在腹部前部紧靠围心腔,血液转变为红色。

(4) 3 d 仔鱼:2.5 d 开始,部分仔鱼鳔充气,一室。鳔室侧面观为前部稍钝,后部稍尖的卵圆腔(图版 I:2)。围心腔下凸,心水平位。肠管贯通,管壁出现皱褶;腹内开始形成血管,可见定向血流。卵黄囊进一步消耗,此时外形多呈芒果状,退居腹下。仔鱼游动较活跃,巡游模式建立并开口摄食。

(5) 4 d 仔鱼:色素花收缩成圆点状,体背黄色转淡。卵黄囊收缩呈米粒状,游动活跃。同期投喂仔鱼和饥饿仔鱼体征并无可观察的明显区别,饥饿仔鱼消化道皱褶分明。

(6) 5 d 仔鱼:残存的卵黄囊形状不规则,大部分仔鱼卵黄囊消失(图版 I:3),投喂仔鱼摄食活跃,肠道为食物所充塞,可以在各水层自由游动觅食。饥饿仔鱼可观察到明显的肠褶皱,肠蠕动缓慢。

(7) 6 d 仔鱼:饥饿仔鱼身体颜色变淡,体全长仍有微少增长,腹部由于饥饿而收缩。投喂仔鱼的尾索后端下方隐约出现尾鳍原基,饥饿仔鱼则没出现。

(8) 7 d 仔鱼:饥饿仔鱼腹部由于饥饿而进一步收缩。投喂仔鱼出现尾鳍原基,饥饿仔鱼则仍未出现。

(9) 8 d 仔鱼:饥饿仔鱼出现明显负增长,色素花颜色转淡,发育停滞。投喂仔鱼尾鳍原基开始出现血流,原基范围扩大并使得色素花绕成扇状。

(10) 9 d 仔鱼:饥饿仔鱼腹部大为收缩,游动呆滞,部分仔鱼僵伏在水底,少量仔鱼死亡。同期投喂仔鱼出现尾鳍条原基,头前部色素点成深黑色;由于血液循环系统的进一步发展,身体前部在解剖镜下观察呈浅红色,胸鳍鳍条隐约可见。

(11) 10 d 仔鱼:部分饥饿仔鱼头部和躯干部交接处的脊索弯曲,身体弯成弓形,胆囊膨大,里面充满淡黄绿色胆汁。同期投喂仔鱼尾部隐约出现鳍条。

(12) 11 d 仔鱼:大部分饥饿仔鱼僵伏水

底,胸角(pectoral angle)较为明显(图版 I:4)。同期摄食仔鱼尾鳍下叶出现锥形鳍条,尾索开始向上歪曲(图版 I:5)。

(13) 12 d 仔鱼:饥饿仔鱼全部死亡。投喂仔鱼胸鳍鳍条明显,开始向变态期过渡。

2.4 饥饿条件下仔鱼的死亡率 饥饿仔鱼死亡率变化见图 6。在 PNR 前饥饿仔鱼的死亡率维持在较低水平,不超过 20%。PNR 后 1~1.5 d,即孵出后第 10 d 左右,仔鱼死亡率超过 50%,第 12 d 稍前全部死亡。因此,它的 PNR 期在本实验条件下,即平均水温(26.5 ± 1.6) $^{\circ}\text{C}$ 条件,为 3 d 左右。实验期间摄食对照组仔鱼的死亡率低于 5%。

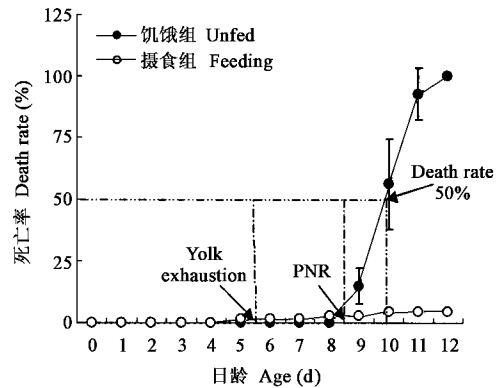


图 6 饥饿条件下仔鱼的死亡率变化(0.25 ind/ml)

Fig.6 Change of death rate of larvae in starvation condition

3 讨论

3.1 唐鱼仔鱼耐饥饿能力 PNR 是衡量鱼类仔鱼耐饥饿能力的常用指标。抵达 PNR 时间长,表明耐饥饿能力强;反之,则耐饥饿能力弱^[14,16]。对 PNR 产生影响的因素主要有仔鱼的孵化时间、卵黄容量、温度及代谢速度等^[10]。不同种类间比较时,单纯使用时间尺度往往会由于不同研究者所采用的实验温度不同而使文献间 PNR 数据缺乏可比性,因而近年有些学者开始在仔鱼 PNR 研究领域使用有效积温(sum of effective temperature)这一概念^[17],以便在比较不同种类仔鱼 PNR 时具备更为合理的标准。

有效积温是指生物体为了完成某一发育阶段所需的一定的总热量,可称为热常数(thermal constant)或总积温(sum of heat),在适宜生长温度范围内它是一个相对恒定的常数,具有种的特异性。PNR 有效积温的计算公式可表示如下:PNR 时间(d)×实验过程平均水温(°C)。表 4 总结我国近十年对 20 余种鱼类仔鱼 PNR 的研究数据,多数种类 PNR 有效积温在 100~250 d·°C 间(表 4),唐鱼的 PNR 有效积温为 222.7 d·°C,与其他种类比较处于中游位置,与分类地位最接近的稀有鮡鲫(*Gobiocypris rarus*)^[6]近似。一些产漂浮性卵的种类,例如鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙(*Aristichthys nobilis*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)和具有油球的叉尾斗鱼(*Macropodus opercularis*)仔鱼 PNR 有效积温均在 300 d·°C 以上,耐饥饿能力较强^[14](表 4)。产大型卵的中华鲟(*Acipenser sinensis*)、史氏鲟(*A. schrenckii*)等种类则在 400 d·°C 以上^[18,19](表 4)。海洋鱼类仔鱼 PNR 有效积温多在 110 d·°C 上下(表 4),而淡水种类多在 200 d·°C 左右(表 4),这可能与海洋鱼类仔鱼在渗透压调节方面消耗能量较多有关。仔鱼的 PNR 特点构成了鱼类生态策略的一个重要部分。

全面了解不同种类仔鱼的耐饥饿能力,应结合各种生活史策略进行考察。一些在江河繁殖、对生态条件要求较高的种类,其仔鱼均具有较强的耐饥饿能力,如鲢、鳙、草鱼、中华鲟、史氏鲟等种类留给仔鱼建立外源营养的时间相当长^[14,18,19]。这是由于仔鱼孵出后从饵料资源贫乏的繁殖地到饵料资源丰富的河汊育肥地需要相当时间,没有足够时间则会失去生存机会,例如长江中游的四大家鱼仔鱼存在相当高的空肠率,遭受饥饿的个体达 40% 以上^[20]。生活在较稳定的湖沼种类仔鱼耐饥饿能力相对弱些,如银鳊(*Carassius auratus*)仔鱼 PNR 有效积温为 209 d·°C 左右。唐鱼栖息环境主要为小溪流、沟渠和农田等小生境^[3,4,7],这些生境稳定性较

差,因而它属于 r-选择适应策略种类(主要特点是个体较小,性成熟时间短且分批多次产卵,能短时间繁殖大量个体)。但是,由于这些小生境营养输入较多,繁殖季节的饵料资源也相对丰富,如轮虫密度在 8 月份可达 134 ind/L^[4],并且在开口摄食后仔鱼有 5 d 左右相对充足的时间寻求建立外源营养,因而仔鱼在初次摄食期建立外源营养机会较大。从这个角度考察,它的耐饥饿能力很好地适应了它的生境特点。目前,唐鱼野外仔鱼营养状况资料相对缺乏,对于饥饿是否为影响其早期存活的主要因素还缺乏相关证据,就本文的研究结果看,仔鱼耐饥饿能力还是比较强的,加上具有极高的初次摄食率,因而推测饥饿可能不是影响它早期补充的最主要因素。然而,根据 Cushing 的相配/不相配理论(match/mismatch theory),仔鱼饥饿情况是否出现,主要取决于鱼类繁殖活动是否与饵料生物的生物量高峰相配,某些年份两者的错位将导致饥饿的出现,从而造成种群年丰度差异,这也提示了在一个地区鱼类繁殖策略很可能反映了饵料生物生产的一般季节形式^[21]。上述理论的研究基础主要来自海洋领域,着眼于小溪流、沟渠和农田等小生境的研究资料并不多见。已有的资料表明,地处亚热带季风气候的广东地区,唐鱼在野外繁殖期很可能在 3~12 月间^[3],并在繁殖期间采取连续产卵的繁殖策略^[22]。这样漫长的繁殖期内饵料生物可以发生很大变动,例如在从化某唐鱼分布点内轮虫密度 6~12 月变动在 2~134 ind/L 间^[4],可见野外条件下唐鱼仔鱼有遭受饥饿的可能,估计主要出现在繁殖初期和末期。这些时期所产生的仔鱼能否补充到种群中去?如果能,又对整个种群结构产生什么影响?对唐鱼仔鱼耳石的研究已经为此类研究提供有利条件^[9],因为耳石上的轮纹可以记录下生活过程中一系列的重要事件,例如营养状况变动等。目前的研究表明,野外条件采集到最大寿命个体在 145 日龄左右*,如果资料无误,则必须对唐鱼的生活史策略作进一步考察。它是如何

* 史方. 唐鱼耳石微结构及自然种群年龄结构调查. 暨南大学硕士学位论文, 2006, 18~23.

越冬、为何寿命如此之短、繁殖群体是如何补充、种群内的世代结构如何分布?上述问题均与仔鱼早期存活特点有密切关系,更可能与仔鱼耐饥

饿能力有重要联系,因此,在开展唐鱼种群生态学研究时仔鱼营养状况调查应当成为重要研究内容之一。

表 4 部分鱼类仔鱼的不可逆点
Table 4 PNR of some species larvae

种类 Species	发育水温 Water temperature ($^{\circ}\text{C}$)	平均水温 Average water temperature ($^{\circ}\text{C}$)	开口初次 摄食率 Initial feeding rates (%)	最高 摄食率(%) The highest initial feeding rate	抵达 PNR 的 时间 The point of no return (d)	抵达 PNR 积温($\text{d}\cdot^{\circ}\text{C}$) Sum of effective temperature of PNR	资料来源 Reference
中华鲟 <i>Acipenser sinensis</i>	18.0~21.0	19.5	-	-	24	468.0	[18]
史氏鲟 <i>A. schrenckii</i>	23.0~27.0	25.0	40	100	16.5	412.5	[19]
军曹鱼 <i>Rachycentron canadum</i>	28.0~32.0	30	10	50	6.5	195.0	[38]
黄盖鲈 <i>Limanda yokohamae</i>	10.5~19.0	13.1	20	100	8.8	115.3	[39]
		15.2	30	100	7.9	120.1	
		16.5	35	100	7.8	128.7	
		18.1	30	100	7.4	133.9	
大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	13.5~14.0	13.75	20	100	10	137.5	[40]
浅色黄姑鱼 <i>Nibea chui</i>	24.0~24.8	24.4	30	50	5	122.0	[29]
白斑狗鱼 <i>Esox lucius</i>	17.0~20.0	18.5	91.5	100	13	240.0	[23]
鳊 <i>Siniperca chuatsi</i>	19.5~31.0	19.5	5	10	7.9	154.4	[26, 27]
		25.0	20	40	8	200.0	
		28.0	10	20	7	196.0	
		30.0	15	15	5.8	175.0	
		31.0	10	10	4.8	148.5	
沙氏下鱨鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	24.2~24.8	24.5	91.3	100	3.5	85.8	[11]
鳊鱼 <i>Engraulis japonicus</i>	23.0~24.8	43.9	9.5	94	6	143.4	[37]
点带石斑鱼 <i>Epinephelus malabaricus</i>	26.0	26.0	18.1	70	8	208	[33]
大西洋鲱 <i>Clupea harengus</i>	-	13.1	20	48	11	114.1	[24]
真鲷 <i>Pagrosomus major</i>	16.0~19.0	17.5	10	85	6.5	113.8	[25]
牙鲆 <i>Paralichthys olivaceus</i>	16.0~19.0	17.5	10	25	5.5	96.3	
红鳍东方鲀 <i>Takifugu rubripes</i>	15.0~17.0	16.0	20	95	15.5	248.0	[30]
瓦氏黄颡鱼 <i>Pelteobagrus vachelli</i>	24.5~25.5	25.0	15	100	14.5	362.5	[41]
黄颡鱼 <i>P. fulvidraco</i>	-	24.0	15	100	8	192	[42]
		28.0	30	100	7.5	210	
		32.0	25	95	6	192	
		36.0	30	80	5	180	
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	-	19.0	40	80	16.5	313.5	[14]
鳙 <i>Aristichthys nobilis</i>	-	19.0	45	95	16.5	313.5	
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	-	19.0	30	90	16.5	313.5	
银鲫 <i>Carassius auratus</i>	-	19.0	40	90	11	209.0	
稀有鮡鲫 <i>Gobiocypris rarus</i>	-	25.0	16.0	100	9	225.0	[16]
唐鱼 <i>Tanichthys albonubes</i>	24.0~28.0	26.2	33.3	100	8.5	222.7	本研究
叉尾斗鱼 <i>Macropodus opercularis</i>	-	28.0	15.6	100	12.5	350.0	待发表资料

3.2 饥饿对仔鱼摄食的影响 饥饿条件下唐鱼仔鱼初次摄食率及摄食强度的变化规律和大多数种类仔鱼一致,从开始较低水平逐步上升到顶峰,然后回落直到为 0。仔鱼开口初次摄

食率为 33.3%左右,与多数卵生硬骨鱼类仔鱼情况相近(表 4)。多数卵生硬骨鱼类仔鱼开口初次摄食率不会超过 50%(表 4),但沙氏下鱨鱼(*Hyporhamphus sajori*)和白斑狗鱼(*Esox*

lucius 均超过 90% ,这可能与它们优异的摄食器官和孵化时器官系统已充分发育有关^[11 23]。唐鱼仔鱼具有 100% 最高初次摄食率的时间为 4 d ,与其他鱼类比较属于较为优异的种类。高的初次摄食率意味着仔鱼群体具备了在饵料供应充足的情况下获得高成活率的优良生物学基础 ,如四大家鱼人工育苗成活率均可达到相当高的水平^[14]。唐鱼仔鱼在实验室饲养条件下也能达到相当高的成活率 ,如本实验条件下摄食仔鱼在单纯的草履虫培养条件下 12 d 内的成活率达 95% 以上 ,具备了实验动物所要求的基本生物学特点^[20]。部分鱼类如浅色黄姑鱼 (*Nibeia chui*)、鳊 (*Siniperca chuatsi*)、大西洋鲱 (*Clupea harengus*)、牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 等最高初次摄食率均不超过 50%^[24-28] ,具体原因还缺乏相应研究资料。

唐鱼仔鱼摄食强度在 3~5 d 里随着饥饿时间的延长而增加 ,并在 5 d 卵黄耗尽时达到最高峰 ,随后回落。仔鱼在短期饥饿期间摄食强度随饥饿时间延长而增强的现象可能由饥饿通过刺激仔鱼增加游泳活动水平和耗能来实现 ,例如大西洋鲱 ,它在卵黄耗尽后达到最高初次摄食强度^[24]。而唐鱼、牙鲆和红鳍东方鲀 (*Takifugu rubripes*) 等种类仔鱼均在卵黄耗尽当日达到最高峰^[25 29] ,即在混合营养期内摄食强度逐步增加。这部分仔鱼可能不是单纯由于饥饿刺激而提高摄食能力 ,更可能是在卵黄持续供能的条件下器官系统继续发育完善而增强了摄食能力。由于表 4 所列大部分种类没有明确报道混合营养期与摄食强度关系 ,目前尚没有足够的资料对上述两种现象下结论。

3.3 饥饿对仔鱼生长发育和存活的影响 唐鱼初孵仔鱼发育极不完善 ,直到 2.5 d 以后才能开口摄食 ,此前可利用口窝上的粘附腺分泌黏性物质粘附在水草等物体上 ,一方面躲藏起来 ,另一方面可对抗水流的冲击 ,这是鲤科鱼类仔鱼普遍具备的特点^[30]。仔鱼直到巡游模式建立才具有摄食能力 ,也与多数鱼类仔鱼的发展规律一致。大多数种类仔鱼的混合营养期在 1~2 d ,部分鱼类则不具备混合营养期 ,如丁鲷

(*Tinca tinca*) ,它在卵黄吸收完以后才开始摄食^[31]。唐鱼仔鱼混合营养期大约为 2 d ,在混合营养期中延迟投喂就会导致生长发育的延迟 ,而且随着延迟投喂时间的延长危害加重 ,这即为大多数学者所认同的进展性饥饿现象^[24]。在饥饿条件下仔鱼生长发育停滞甚至出现负增长现象 ,最终全部死亡。对于仔鱼生长(如体全长)出现的负增长现象 ,现在一般认为是骨骼系统尚未发育完善的仔鱼为保障活动耗能 ,提高摄食和存活机会的一种策略^[14 24 32]。这种现象在不同鱼类仔鱼的出现时间各异 ,大西洋鲱、唐鱼、丁鲷均出现在 PNR 前^[24 31] ,且大西洋鲱和唐鱼出现在卵黄耗尽后 1 d ,而丁鲷则在卵黄耗尽后紧接着出现。在研究仔鱼早期生长时通常可以将其划分出 3 个相期 ,初孵时的快速生长期、卵黄消失前后的慢速生长期和不能建立外源营养的负生长期^[24 32 33] ,唐鱼仔鱼与之基本相符。

无论投喂、混合营养期延迟投喂还是饥饿 ,唐鱼仔鱼卵黄消耗规律都基本一致 ,消耗高峰出现在第 2 d ,这与真鳊 (*Pagrosomus major*) 特点相同^[25] ,而丁鲷则出现在孵化后第 1 d^[31]。在实验过程中唐鱼各组仔鱼卵黄长短径和卵黄容量基本无明显差异 ,尽管在卵黄接近消耗完毕的当天 ,摄食组仔鱼残留的卵黄显著高于其他各组 ,但由于残留量极小 ,可认为各组间的差异无特别的生物学意义。真鳊投喂和饥饿仔鱼对卵黄消耗也无显著差异^[25]。上述现象表明 ,尽管进入了混合营养期 ,内外源营养的吸收仍遵循着各自独立的途径进行。

饥饿仔鱼死亡率超过 50% 的时间出现在 PNR 前还是 PNR 后 ,在不同的种类中表现不同。唐鱼饥饿仔鱼在 PNR 前的死亡率不高 ,PNR 后的 1~1.5 d 才迅速超过 50% ,鲢、鳙、草鱼、银鲫仔鱼出现在 PNR 后的 3~4 d [水温 (19.0±1.0)°C]^[14] ,而稀有鮎鲫仔鱼则出现在 PNR 前 1.5 d [水温 (25.0±1.0)°C]^[16]。仔鱼 50% 死亡率出现在 PNR 之后 ,意味着在 PNR 前饥饿仔鱼如能得到食物则尚有较大恢复可能 ,反之 ,可能性较小。研究资料已证实 ,唐鱼饥饿

仔鱼在 PNR 前 1 d 恢复投喂,其最终存活率虽低于 30%,但仔鱼仍能迅速恢复到或接近正常生长水平^[34],这种特点对其种群野外生存显然是有利的。部分鱼类,如真鲷和牙鲆的仔鱼,无论饥饿还是投喂仔鱼都会出现 50% 以上的死亡率,可见除了饵料条件外,其他生态因子和仔鱼本身的活力对存活的影响也相当重要^[25]。

饥饿胁迫常使仔鱼的外形和某些器官产生变化,因而可以通过测量身体各部分比例以及某些特殊体态特征来判别仔鱼的饥饿程度。某些种类,如大西洋鲱和鳕(*Gadus macrocephalus*)的仔鱼 PNR 以后会出现“胸角”特征^[35],可用于野外饥饿仔鱼的鉴别。然而,并不是所有种类饥饿仔鱼都会出现这一特征,如真鲷和沙氏下鱈鱼饥饿仔鱼均未发现“胸角”^[11,36],而鳀鱼(*Engraulis japonicus*)和半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*),无论摄食仔鱼还是饥饿仔鱼均可观察到胸角^[36,37],某些种类在实验室研究条件下的饥饿形态表现与野外调查结果相差较大^[20]。通过测量身体各部分形态性状比例作为鉴别饥饿仔鱼指标可靠性更高^[35],例如,大西洋鲱饥饿仔鱼的头高/眼高 < 2,而健康仔鱼 > 2^[24]。唐鱼仔鱼在饥饿胁迫下在 PNR 期会出现胸角,并且表现出一系列的消瘦特征:脊索弯曲,身体弯成弓形,胆囊膨大,里面充满淡黄绿色胆汁等,而摄食仔鱼则不会出现。因而从形态上便可对饥饿仔鱼作初步判断,但要准确判断还需要结合形态形状比例的测定以及更为有效的手段,如 RNA/DNA 比率等^[10,35]。

参 考 文 献

- [1] 潘炯华,钟麟,郑慈英等.广东淡水鱼类志.广州:广东科技出版社,1991,77~78.
- [2] 乐佩琦,陈宜瑜,张春光等.中国动物红皮书:鱼类.北京:科学出版社,1998,68~70.
- [3] 易祖盛,陈湘霖,巫锦雄等.野生唐鱼在广东的再发现.动物学研究,2004,25(6):551~555.
- [4] 程炜轩,林小涛,刘汉生等.唐鱼自然群体栖息地水环境调查.生态科学,2006,25(2):143~146.
- [5] Kottelat M. Freshwater fishes of northern Vietnam. A preliminary check-list of the fishes known or expected to occur in northern Vietnam with comments on systematics and nomenclature. Washington:World Bank,2001,140.
- [6] Freyhof J,Herder F. *Tanichthys micagemmae* a new miniature cyprinid fish from Central Vietnam (Cypriniformes: Cyprinidae). *Ichthyol Explor Freshwaters*,2001,12(3):215~220.
- [7] 舒斌,蒙子宁,易祖盛等.唐鱼野生与养殖群体遗传多样性的随机扩增多态分析.中山大学学报(自然科学版),2006,45(1):77~81.
- [8] 方展强,陈国柱,马广智.唐鱼胚后发育观察.中国水产科学,2006,13(6):869~877.
- [9] 史方,孙军,林小涛等.唐鱼仔鱼耳石的形态发育及日轮.动物学杂志,2006,41(4):10~16.
- [10] 殷名称.鱼类早期生活史研究与进展.水产学报,1991,15(4):348~358.
- [11] 万景瑞,蒙子宁,李显深.沙氏下鱈鱼仔鱼的摄食能力和营养代谢.动物学报,2003,49(4):466~472.
- [12] Blaxter J H S,Hemple G. The influence of eggs size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *Cons Perm Int Explor Mer*,1963,28:211~240.
- [13] 郭峰,张军,李文芳等.一种简便实用的原生动植物分离和计数方法.同济大学学报(医学版),2001,22(4):73~74.
- [14] 殷名称.鲢、鳙、草、银鲫卵黄囊仔鱼的摄食生长、耐饥饿能力.见:中国鱼类学会编.鱼类学论文集(第六辑).北京:科学出版社,1997,69~79.
- [15] 张力.SPSS 13.0 在生物统计中的应用.厦门:厦门大学出版社,2006,78.
- [16] 王剑伟,乔华,陶玉岭.稀有鮰鲫仔鱼的摄食和耐饥饿能力.水生生物学报,1999,23(6):648~654.
- [17] Dou S, Masuda R, Tanaka M, et al. Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae. *Jour of Fish Biol*,2002,60:1363~1380.
- [18] 庄平,章龙珍,张涛等.中华鲟仔鱼初次摄食时间与存活及生长的关系.水生生物学报,1999,23(6):560~565.
- [19] 黄晓荣,庄平,章龙珍等.延迟投饵对史氏鲟仔鱼摄食、存活及生长的影响.生态学杂志,2007,26(1):73~77.
- [20] 宋昭彬,曹文宣.长江中游四大家鱼仔鱼营养状况的初步研究.动物学杂志,2001,31(4):16~20.
- [21] 殷名称.鱼类早期生活史阶段的自然死亡率.水生生物学报,1996,20(4):365~372.
- [22] 陈国柱,方展强,马广智.唐鱼胚胎发育观察.中国水产科学,2004,11(6):489~496.
- [23] 海萨,杜劲松,刘昆仑等.白斑狗鱼仔、稚鱼的摄食与生长.水利渔业,2006,26(6):40~43.
- [24] 殷名称.北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食和生长.海洋与湖沼,1991,22(6):554~560.

[25] 鲍宝龙 苏锦祥,殷名称.延迟投饵对真鲷牙鲆仔鱼早期阶段摄食存活及生长的影响.水产学报,1998,22(1):33~38.

[26] 张晓华 苏锦祥,殷名称.不同温度条件对鳊鱼仔鱼摄食和生长发育的影响.水产学报,1999,23(1):91~94.

[27] 张晓华 崔存礼.温度对鳊鱼仔鱼饥饿耐力的关系.安徽农业大学学报,2000,27(4):391~393.

[28] 黄良敏 谢仰杰,张光后等.延迟投饵对浅色黄姑鱼仔鱼摄食生长和存活的影响.大连水产学院学报,2005,20(4):300~303.

[29] 姜志强 姜国建,张弼.红鳍东方鲀仔鱼期摄食与生长的研究.大连水产学院学报,2002,17(1):20~24.

[30] 孟庆闻 缪学祖,俞泰济等.鱼类学.上海:上海科技出版社,1989,39~40.

[31] 凌去非 李思发,乔德量等.丁鲷胚胎发育和卵黄囊仔鱼摄食研究.水产学报,2003,27(1):43~47.

[32] 邹记兴 向文州,胡超群等.点带石斑鱼仔鱼营养转换期的摄食与生长.高技术通讯,2003,13(5):87~91.

[33] Farri D A. A change in the early growth rate of four larval marine fishes. *Limnol Oceanogr*,1959,4:29~36.

[34] 陈国柱 方展强,马广智.唐鱼仔鱼对饥饿应对策略研究.华南师范大学学报(自然科学版),2006(1):108~113.

[35] 鲍宝龙 苏锦祥.海洋饥饿仔鱼营养的研究.上海水产大学学报,1998,7(1):51~58.

[36] 万瑞景 李显深,庄志猛等.鳊鱼仔鱼饥饿实验及不可逆点的确定.水产学报,2004,28(1):79~83.

[37] 庄志猛 万瑞景,陈省平等.半滑舌鳎仔鱼的摄食与生长.动物学报,2005,51(6):1023~1033.

[38] 初庆柱 叶富良,宋波澜等.军曹鱼仔鱼期的摄食与生长.湛江海洋大学学报,2005,25(3):8~12.

[39] 周勤 王迎春,苏锦祥.温度对黄盖鲈仔鱼生长发育摄食及PNR的影响.中国水产科学,1998,15(1):30~37.

[40] 丘丽华 姜志强,秦克静.大泷六线鱼仔鱼摄食及生长的研究.中国水产科学,1999,16(3):1~4.

[41] 马旭洲 王武,甘炼等.延迟投饵对瓦氏黄颡鱼仔鱼存活、摄食和生长的影响.水产学报,2006,30(3):323~328.

[42] 李秀玉 林小涛,廖志洪等.温度对黄颡鱼仔鱼摄食强度及饥饿耐受力的影响.生态科学,2005,24(3):243~245.

图 版 说 明

1. 初孵仔鱼; 2. 3 d 仔鱼(巡游模式建立); 3. 5 d 仔鱼(卵黄耗尽); 4. PNR 仔鱼(孵出后第 10 d); 5. PNR 时对应的正常摄食仔鱼(孵出后 10 d)。

Explanation of Plate

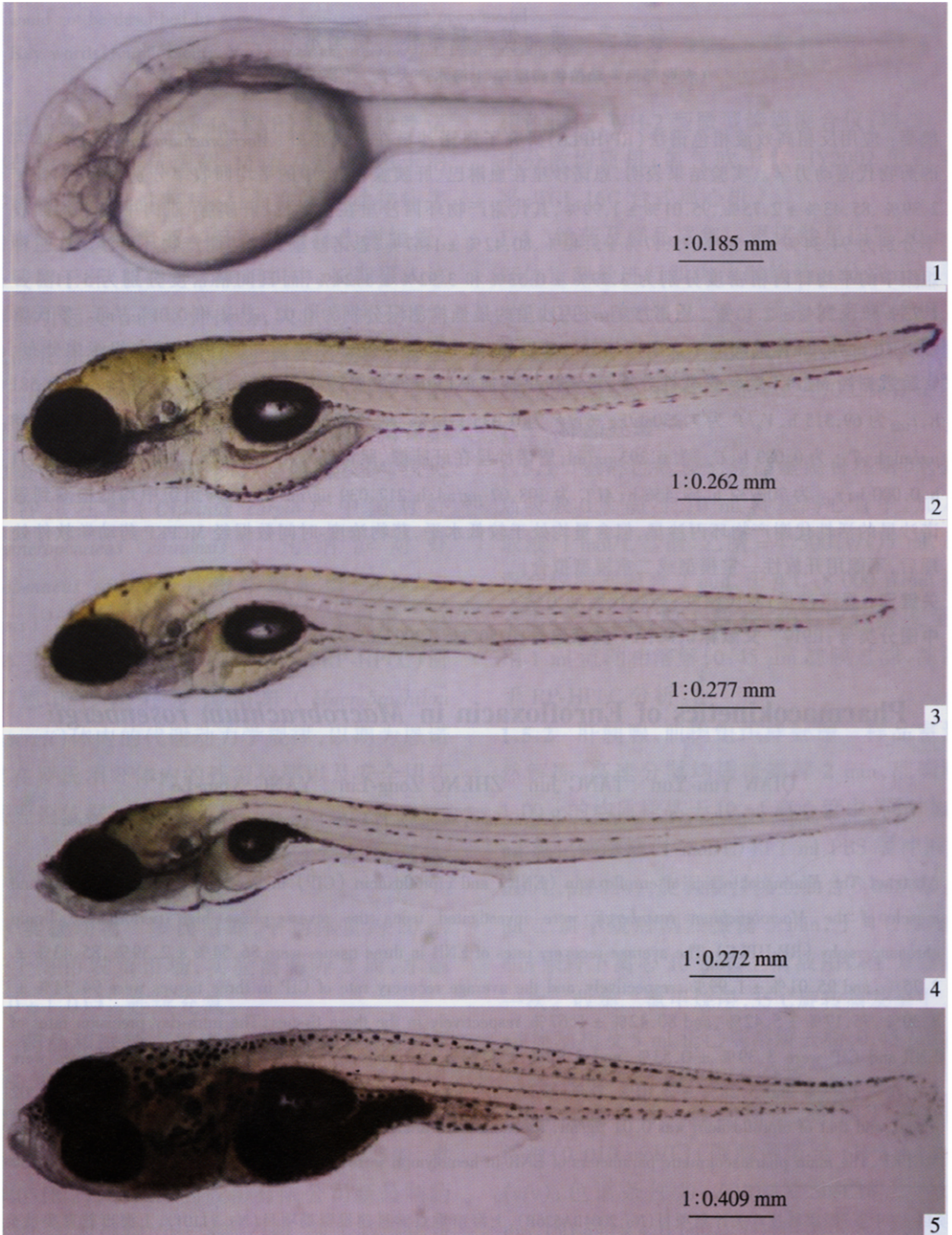
1. Hatching larvae; 2. Cruising swimming was formed (3 d after hatching); 3. The yolk was absorbed completely (5 d after hatching); 4. The PNR larvae (10 d after hatching); 5. The feeding larvae (10 d after hatching).

陈国柱等:饥饿对唐鱼仔鱼摄食和生长的影响

图版 I

CHEN Guo-Zhu *et al.*: Effects of Starvation on Feeding and Growth of the Larvae
of *Tanichthys albonubes*

Plate I



图版说明见文后