

DOI: 10.5846/stxb201211301715

李艳秋,姜志强,孙阳,毛明光,孟祥科.太平洋鳕仔鱼饥饿实验及不可逆生长点的确定.生态学报,2014,34(14):3873-3878.

Li Y Q, Jiang Z Q, Sun Y, Mao M G, Meng X K. Experimental starvation on *Gadus macrocephalus* and definition of the point of no return. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3873-3878.

太平洋鳕仔鱼饥饿实验及不可逆生长点的确定

李艳秋,姜志强*,孙 阳,毛明光,孟祥科

(大连海洋大学,农业部北方海水增养殖重点实验室,大连 116023)

摘要:通过研究饥饿胁迫对太平洋鳕仔鱼生长、形态和行为的影响,确定太平洋鳕仔鱼最佳投饵时间及不可逆点,以期对太平洋鳕人工育苗提供科学参考。实验设饥饿组和摄食组进行研究。结果表明,在水温 10.0—11.0℃ 时,太平洋鳕仔鱼在孵化后第 5 天开始摄食,此时卵黄囊容量约从初孵时的 0.2402mm³降至 0.0062mm³,卵黄囊体积随仔鱼生长逐渐变小。从第 8 日龄开始,饥饿仔鱼的全长、体长、肛前长、体高等指标与摄食组差异极显著($P<0.01$),多项生长指标出现负增长,饥饿组与摄食组仔鱼开鳔率及鳔体积差异明显,表明饥饿对仔鱼生长发育起延迟作用。太平洋鳕仔鱼初次摄食率为 30%,第 7 天初次摄食率达 90%,仅保持 1d。太平洋鳕仔鱼的耐饥饿能力较差,PNR 为 9 日龄。最佳投饵时间为 5—7 日龄。

关键词:太平洋鳕;仔鱼;摄食;饥饿;不可逆点

Experimental starvation on *Gadus macrocephalus* and definition of the point of no return

LI Yanqiu, JIANG Zhiqiang*, SUN Yang, MAO Mingguang, MENG Xiangke

Dalian Ocean University, Key Laboratory of North Mariculture, Ministry of Agriculture, Dalian 116023, China

Abstract: The effects of starvation on growth, morphology and behavior of Pacific cod, *Gadus macrocephalus* larvae were studied to determine the optimal time point of feeding and the point of no return (PNR). The results showed that the larvae starts to eat on 5-day post hatching (dph) under the water temperature 10.0℃ to 11.0℃, and the volume of yolk sac decreased from 0.2402mm³ to 0.0062 mm³ during this period. Compared to the feeding group, the total length, eye diameter, body length, length before anus and body depth of the starvation group showed negative growth after 8dph. Meanwhile, the inflation rate of swim bladder and the volume of swim bladder dropped significantly in the starvation group, which indicated that starvation would lead to delay of larvae development. The initial feeding rate was 30%, and up to 90% on 7dph, holding only one day. It was concluded that the PNR was on 9dph, the optimal feeding time was around 5 to 7dph, and the resistance ability of hunger was poor in the Pacific cod larvae.

Key Words: *Gadus macrocephalus*; larvae; feeding; starvation; the point of no return (PNR)

太平洋鳕(*Gadus macrocephalus*)隶属鳕形目、鳕科、鳕属,分布于太平洋北部沿岸海域,产于我国黄渤海及东海北部,是一种较为名贵的深海鱼类,是鳕科鱼类中的主要捕捞对象。

饥饿是鱼类在自然水域生态系统中经常面临的一种生理胁迫现象,也是影响鱼类正常生长、发育及生存的一个重要环境因子,而仔鱼期是鱼类生活史中最脆弱、对环境条件最敏感的时期,饥饿是导致仔

基金项目:国家 863 计划项目(2012AA10A413)

收稿日期:2012-11-30; 网络出版日期:2014-02-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhqjiang@dlou.edu.cn

鱼死亡的重要原因之一。Blaxter 等^[1]认为仔鱼的卵黄囊期是仔鱼从内源性营养转向外源性营养所要经历的重要阶段,仔鱼必须迅速建立主动摄食能力才能完成从内源性营养向外源性营养期的转化,以维持正常的早期发育生长。但是,受仔鱼本身的形态发育、生理状态以及环境因子如饵料可获度、水流、水温等影响,该时期的仔鱼容易出现摄食器官发育迟缓、摄食能力低下和营养状况不良等可引发饥饿死亡的问题,导致后期仔鱼乃至早期稚鱼的存活与生长恶化,从而导致较低的成活率。目前,我国关于海水仔鱼饥饿的研究已有一些报道^[2-4],但太平洋鳕的相关研究未见报道。

近几年来,由于过度捕捞、沿岸水域污染,太平洋鳕资源受到严重破坏,已远远不能满足人们的需要。太平洋鳕作为一种优良的海水养殖和增殖新对象,其开发利用前景非常广阔。因而,进行太平洋鳕仔鱼生物学研究,对成功开展其人工育苗有较大的指导意义。本文主要探讨如下两个问题:(1)饥饿环境对太平洋鳕仔鱼生长的影响;(2)初步确定太平洋鳕仔鱼 PNR。

1 材料与方法

1.1 仔鱼及培育条件

1.1.1 初孵仔鱼来源

2011 年 1 月,于大连市黑石礁海区捕捞性腺发育良好的雌、雄亲鱼,于水泥池(5m×3m×1.8m)中暂养。通过腹部挤压获得太平洋鳕成熟卵和精子,干法人工授精获得受精卵,于锥形孵化缸中充气孵化出仔鱼。

1.1.2 仔鱼培育条件

实验于 2011 年 2 月在大连海洋大学农业部北方海水增养殖重点实验室进行。初孵仔鱼于 40L 长方形水槽中培育,培育海水为砂滤海水,盐度 30—31,溶解氧 8.4—8.9mg/L,水温 10.0—11.0℃,pH 7.9—8.0。白天为自然光,光强范围为 200—1000 lx。每天记录水槽内水温;吸底换水一次,换水量达 50%。昼夜以微充气饲养。观察仔鱼的生活习性 & 生长发育变化。

1.1.3 饵料

实验用饵料为褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*)。轮虫在投喂前用小球藻(*Chlorella*

vulgaris)和轮虫强化剂强化培养 12h 以上,强化剂为美国 AlgaMac-3080。

1.2 方法

1.2.1 仔鱼饥饿实验

取当天孵化仔鱼,分别放养于标号为 A、B、C 的 3 个 40L 的水槽中。从仔鱼开口摄食前一天开始,每天定时往 A 水槽中投喂褶皱臂尾轮虫,使水槽中饵料密度保持在 10—15 个/mL,作为正常生长仔鱼。B、C 水槽内不投喂任何饵料,作为饥饿仔鱼。每个水槽的仔鱼放养密度为 20 个/L,放养总尾数每水槽 800 尾。

数据测量:每天随机分别从 A、B 两个水槽中各取仔鱼 10 尾,在显微镜下测量并记录其全长、体长、肛前长、体高、卵黄囊长和高、眼径、鳔长和鳔高。卵黄囊和鳔形状在仔鱼发育过程中为椭球形。卵黄囊体积和鳔体积计算公式为: $V = (4/3) \cdot \pi \cdot (R/2)^2 \cdot L/2$,式中 R 为卵黄囊(鳔)高, L 为卵黄囊(鳔)长。开鳔率 = 鳔充气仔鱼数/样本仔鱼数×100%。

1.2.2 初次摄食率和初次摄食强度

太平洋鳕仔鱼开口后每天从 C 水槽中取仔鱼 20 尾,放入有效水体为 1L 的烧杯中,微充气,投喂轮虫,密度为 10—15 个/mL。3h 后将仔鱼取出,在解剖镜下逐一观察每尾仔鱼的摄食情况,并计数每尾仔鱼摄食的轮虫数,计算初次摄食率和初次摄食强度,初次摄食率 = 摄食仔鱼数/样本仔鱼数×100%,初次摄食强度 = 初次摄食仔鱼消化道内轮虫数/样本仔鱼数。

1.2.3 PNR 的确定

太平洋鳕仔鱼 PNR 确定,以太平洋鳕孵化后日龄表示,每日测定饥饿组太平洋鳕仔鱼的初次摄食率,当所测定的饥饿组仔鱼的初次摄食率低于最高初次摄食率的一半时,即为 PNR 的时间^[1,5]。

1.3 数据处理与计算

实验所得数据用 SPSS17.0 进行统计分析,结果以平均值±标准误表示。比较饥饿组仔鱼与摄食组仔鱼的生长指标采用 t 检验方法,以 $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著,用 Excel2003 运算并绘图。

2 结果

2.1 摄食组和饥饿组仔鱼生长的变化

在培育水温为 10.0—11.0℃ 条件下,初孵仔鱼全

长(4.57 ± 0.07) mm, 体长(4.35 ± 0.16) mm, 体高(1.65 ± 0.01) mm, 肛前长(1.95 ± 0.07) mm, 眼径(0.27 ± 0.00) mm。初孵仔鱼游泳能力很弱, 悬浮于水体表层, 仅尾部有颤动, 有少量色素细胞。鱼体腹面前部有一椭圆形的卵黄囊, 占据身体较大部分, 无油球。消化道未分化。躯体稍弯曲。背、腹及尾部有较窄、无色透明的鳍膜。仔鱼孵化后第 5 天开口摄食; 第 7 天卵黄囊基本消失, 此温度下太平洋鲱仔鱼混合营养期仅 2—3d 时间。10 日龄饥饿组仔鱼全部死亡。由表 1 可以看出饥饿组仔鱼与摄食组仔鱼在 0—6 日龄眼径、肛前长变化差异均不明显, 摄食组仔鱼待摄食后第 3 天开始加速增长, 与饥饿组相比差异极

显著($P < 0.01$)。在摄食后的第 5 天, 仔鱼全长和体长增长显著, 与摄食前相比分别增长了(0.70 ± 0.07) mm 和(0.61 ± 0.04) mm, 而与此对应的饥饿组仔鱼的全长和体长分别减小了(0.41 ± 0.02) mm 和(0.30 ± 0.01) mm。随着卵黄囊的消耗, 摄食组与饥饿组仔鱼在 0—6 日龄内源性营养阶段背部鳍膜明显变窄和内凹, 体高变小。过渡到外源性营养阶段, 摄食组仔鱼背部鳍膜继续变窄, 仔鱼整体开始变粗, 体高增加, 而饥饿组仔鱼, 腹部扁平, 体高继续减小。随着饥饿时间的持续, 饥饿组仔鱼的长度增长减慢、停止甚至负生长, 鱼体消瘦。

表 1 摄食组和饥饿组仔鱼测量表

Table 1 Measuring scale of larvae in feeding group and starvation group (mean $\pm$ SD) (water temperature $T = (10.5 \pm 0.5) ^\circ\text{C}$)

日龄 Age/d	眼径/mm Eyes diameter		体高/mm Body depth		全长/mm Total length		体长/mm Body length		肛前长/mm Length before anus	
	饥饿组 Starvation group	摄食组 Feeding group	饥饿组 Starvation group	摄食组 Feeding group	饥饿组 Starvation group	摄食组 Feeding group	饥饿组 Starvation group	摄食组 Feeding group	饥饿组 Starvation group	摄食组 Feeding group
	饥饿组 group	摄食组 group	饥饿组 group	摄食组 group	饥饿组 group	摄食组 group	饥饿组 group	摄食组 group	饥饿组 group	摄食组 group
0		0.27 $\pm$ 0.00		1.65 $\pm$ 0.01		4.41 $\pm$ 0.07		4.35 $\pm$ 0.16		1.95 $\pm$ 0.07
1		0.28 $\pm$ 0.01		1.58 $\pm$ 0.11		4.56 $\pm$ 0.13		4.37 $\pm$ 0.02		1.96 $\pm$ 0.12
2		0.29 $\pm$ 0.00		1.54 $\pm$ 0.01		4.78 $\pm$ 0.16		4.40 $\pm$ 0.14		1.97 $\pm$ 0.05
3		0.30 $\pm$ 0.00		1.47 $\pm$ 0.09		4.89 $\pm$ 0.08		4.66 $\pm$ 0.13		2.01 $\pm$ 0.06
4		0.32 $\pm$ 0.01		1.36 $\pm$ 0.05		4.94 $\pm$ 0.02		4.68 $\pm$ 0.05		2.07 $\pm$ 0.05
5		0.33 $\pm$ 0.00		1.35 $\pm$ 0.08		5.01 $\pm$ 0.08		4.78 $\pm$ 0.09		2.12 $\pm$ 0.01
6		0.33 $\pm$ 0.00		1.33 $\pm$ 0.04		5.01 $\pm$ 0.07		4.71 $\pm$ 0.10		2.10 $\pm$ 0.00
7		0.34 $\pm$ 0.01		1.22 $\pm$ 0.03		5.14 $\pm$ 0.21 **		4.56 $\pm$ 0.07		2.09 $\pm$ 0.01
8		0.33 $\pm$ 0.01		1.05 $\pm$ 0.01		5.27 $\pm$ 0.04 **		4.39 $\pm$ 0.11		2.06 $\pm$ 0.00
9		0.33 $\pm$ 0.01		1.02 $\pm$ 0.06		5.65 $\pm$ 0.13 **		4.37 $\pm$ 0.06		2.01 $\pm$ 0.01

* 表示摄食组仔鱼和饥饿组仔鱼差异显著($P < 0.05$); ** 表示差异极显著($P < 0.01$)

2.2 仔鱼卵黄囊吸收

卵黄囊的体积随日龄增加而不断减小(图 1), 初孵仔鱼的卵黄囊体积为 0.2402 mm^3 , 随着胚后发育的开始, 仔鱼卵黄囊消耗很快。由图 1 可以看出,

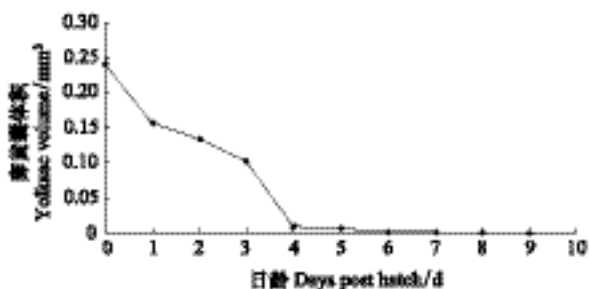


图 1 仔鱼卵黄囊吸收与日龄的关系

Fig.1 Relation between resorption of yolk sac and daily age

在 $10.0—11.0^\circ\text{C}$ 的条件下, 1 日龄和 4 日龄仔鱼卵黄囊消耗较多, 4 日龄时卵黄囊体积降至 0.0091 mm^3 , 6 日龄仔鱼卵黄囊几乎全部消耗完毕, 9 日龄完全看不到仔鱼卵黄囊, 此时仔鱼体内储存的营养已经全部消耗殆尽。

2.3 摄食组和饥饿组仔鱼开鳔率及鳔体积的变化

仔鱼形成鳔及充气是准备开口摄食的重要标志之一。随着胚后仔鱼的发育, 仔鱼开始出现鳔是在第 5 日龄, 饥饿组和摄食组开鳔率均为 10% (图 2), 此时卵黄囊尚未吸收尽, 已经开始准备摄食。第 7、8 日龄时, 摄食组和饥饿组仔鱼开鳔率均逐渐增加, 且摄食组开鳔率要高于饥饿组开鳔率。但随着卵黄囊的消耗, 饥饿组仔鱼未能摄入正常生理所需的营养, 发育迟缓甚至不再发育, 第 9 日龄时, 开鳔率不再增

加,第10日龄仔鱼全部死亡。而摄食组仔鱼开鳔率一直增加,直到第11日龄开鳔率达100%,鳔全部充气。

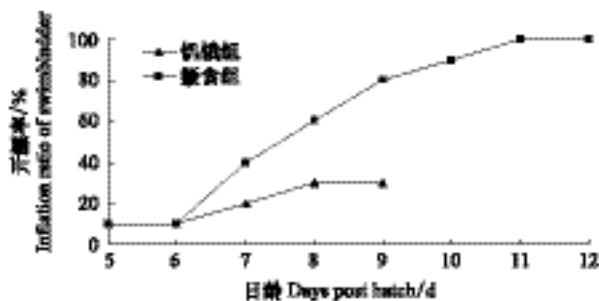


图2 开鳔率随日龄的变化

Fig.2 Inflation rate of swim bladder changes with daily age

同时,饥饿组和摄食组仔鱼鳔体积变化也很明显(图3)。第5日龄时,两组仔鱼鳔体积均为 0.00016mm^3 ,第6、7、8日龄摄食组仔鱼鳔体积均大于饥饿组仔鱼鳔体积,第9日龄时,摄食组仔鱼鳔体积为 0.00362mm^3 ,是饥饿组的2.6倍。

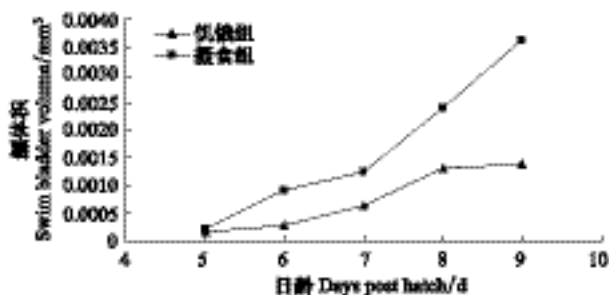


图3 鳔体积随日龄的变化

Fig.3 Swim bladder volume changes with daily age

2.4 仔鱼初次摄食率与PNR的确定

仔鱼初次摄食率变化如图4所示。在 $10.0\sim 11.0^\circ\text{C}$ 条件下,仔鱼破膜后5d,开始摄食外源性营

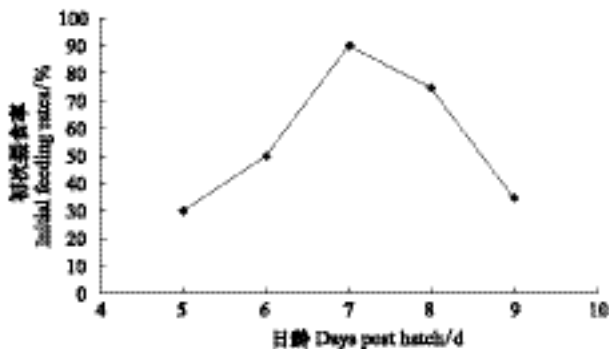


图4 太平洋鲑饥饿仔鱼的初次摄食率

Fig.4 The initial feeding rate of starvated *Gadus macrocephalus* larvae

养,也就是开始饥饿实验后第1天,此时仔鱼初次摄食率为30%,以后逐步上升。第7日龄初次摄食率达到最高值90%,随后逐渐下降,直至第9日龄初次摄食率达到35%。根据PNR点定义,破膜后第9日龄,也就是饥饿5d,即进入PNR期。图5为仔鱼随着饥饿天数增加摄食能力的变化趋势。饥饿3d内,仔鱼摄食能力提高,饥饿3d后,仔鱼摄食能力降低。

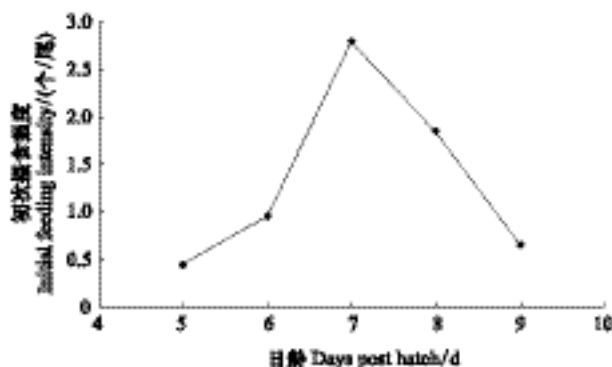


图5 太平洋鲑饥饿仔鱼的初次摄食强度

Fig.5 Initial feeding intensity of starvated *Gadus macrocephalus* larvae

3 讨论

3.1 饥饿对太平洋鲑仔鱼生长及形态发育的影响

仔鱼的生长受到一系列外界因素的影响,营养和温度是其中主要的影响因子,而且在海洋鱼类早期生活史中,由于饵料的缺乏,可以认为营养是影响早期仔鱼存活的一个重要因素。如果仔鱼不能正常摄食而处于饥饿状态,则生长将会受到很大影响。饥饿后太平洋鲑仔鱼出现鱼体发黑,体高比摄食组低,体长比摄食组短,眼径比摄食组小,这与虹鳟(*Salmo gairdneri* Richardson)^[6]、哲罗鱼(*Hucho taimen*)^[7]、大西洋鲱(*Clupea harengus*)^[8]、白甲鱼(*Onychostoma sima*)^[9]等鱼类饥饿实验结果基本相同。在仔鱼饥饿研究中,目前国内有关饥饿对鳔的发育研究较少^[10-13]。本实验测定了饥饿和摄食条件下太平洋鲑开鳔率及鳔体积的变化,由结果可以看出,饥饿对鳔的发生和充气均有很大影响,在Chikara kitajima等^[14]和Tandler^[15]的研究中,均发现了投喂含有n-3 HUFA的饵料对鳔充气具有促进作用。但也有学者持其它观点^[16],认为饵料在鳔的发育上起了比较次要的作用,更倾向于非营养因子影响仔鱼鳔的充气。

3.2 初次摄食率与 PNR

不同种类仔鱼的初次摄食时间不同,太平洋鲱仔鱼在 10.0—11.0℃ 条件下,破膜后第 5 日龄开始摄食。要比 22℃ 黄鲷 (*Taius tumifrons*) 的 4 日龄^[17]、24℃ 黑鲡 (*Müchthys miiuy*) 的 3 日龄^[4]、24℃ 大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea*) 的 3 日龄^[18]、26℃ 囊鳃鲈 (*Heteropneustes fossilis*) 3 日龄^[19] 晚,原因可能与温度有关,一般温度越高,仔鱼初次摄食时间越早。殷名称^[20]曾指出摄食率的高低与最高摄食率持续的长短可以用来判断仔鱼的摄食能力,而 PNR 的长短可以判定仔鱼耐受饥饿的能力。太平洋鲱的最大初次摄食率为 90%,出现在第 8 日龄,仅保持了 1d 时间,与鳀 (*Engraulis japonicus*)^[2] 最大初次摄食率 60% 持续 1d 的初次摄食情况接近,而倒刺鲃 (*Spinibarbus denticulatus*)^[21]、哲罗鱼^[7] 最大初次摄食率 100% 均持续 6d,大黄鱼^[18] 初次摄食率达 80% 以上的时间为 4—5d。忽略温度、卵黄囊大小的影响,对比显示太平洋鲱仔鱼的摄食能力与鳀^[2] 接近,比大黄鱼^[18]、倒刺鲃^[21]、哲罗鱼^[7] 低。从初次摄食时到 PNR,这段时间是鱼类构建外源性营养的重要阶段,太平洋鲱在 10.0—11.0℃ 条件下,PNR 较短为 9d,与黄鲷 PNR 9—10d^[17] 相似,而瓦氏黄颡鱼 (*Pelteobagrus vachelli*) 15d^[22]、杂交鲟 (*Huso huso Linnaeus*×*Acipenser baeri Brandt*) 25—26d^[23]、哲罗鱼 39—40d^[7]。由以上结果可以说明太平洋鲱的摄食能力和耐饥饿能力较差。此外,在人工驯化及大面积饲养过程中,较差的耐饥饿能力大大提高了仔鱼期人工饵料转化的难度。因此,多种饵料同时投喂的混合营养阶段要持续很长一段时间,以提供充足的饵料,降低人工养殖过程中的死亡率。

3.3 初次摄食最佳投喂时间

鱼类仔鱼的摄食能力和耐饥饿能力存在一定限度,在人工养殖投喂适口天然饵料时,过早、过量和过晚投喂都会增加仔鱼死亡率^[23]。太平洋鲱仔鱼耐饥饿能力较差,仔鱼卵黄囊消耗快,在 10.0—11.0℃ 的条件下,仔鱼孵出后 4d 即消耗大部分,第 5 天即开口摄食,混合营养期短,为 2—3d。在混合营养期阶段,必须及时满足外源性营养的需求,以补充正常生理活动所需的饵料,仔鱼若在此时期得不到食物,对仔鱼后期的生长发育有明显影响。因此,太平洋鲱仔鱼最佳投喂时间为 5—7 日龄。

References:

- [1] Blaxter J H S, Hemple G. The influence of eggs size on herring larvae (*Clupeaharengus* L.). Rapp Pv Réunion Cons perm int Explor Mer, 1963, 28: 211-240.
- [2] Wan R J, Li X S, Zhuang Z M, Meng Z N. Experimental starvation on *Engraulis japonicus* larvae and definition of the point of no return. Journal of Fisheries of China, 2004, 33(1): 79-83.
- [3] Bao B L, Su J X, Yin M C. Effect of delayed feeding on feeding ability, survival and growth of red sea bream and olive flounder larvae during early development. Journal of Fisheries of China, 1998, 22(1): 33-38.
- [4] San X J, Dou S Z. Effects of delayed first feeding on growth, survival and biochemical composition of croaker *Müchthys miiuy* larvae. Oceanologia Et Limnologia Sinica, 2008, 39(1): 14-23.
- [5] Yin M C. Advances and studies on early life history of fish. Journal of Fisheries of China, 1991, 15(4): 348-358.
- [6] Macleod M G. Effects of salinity and starvation on the alimentary canal anatomy of the rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. Journal of Fish Biology, 1978, 12: 71-79.
- [7] Zhang Y Q, Yin J S, Du J, Jia Z H, Tong G X. Experimental starvation on *Hucho taimen* and definition of the point of no return. Acta Hydrobiologica Sinica, 2009, 33(5): 945-950.
- [8] Enrích K F, Blaxter J H S, Pemberton R. Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae. Marine Biology, 1976, 35: 105-118.
- [9] Li Q, Li M J, Zhou C J, Chen X J. Effects of starvation on feeding and growth of the larvae of *Onychostoma sima*. Freshwater Fisheries, 2009, 39(5): 32-37.
- [10] Cai W C, Liu X Z, Ma X K, Zhan W B. Development and degeneration of swimming bladder and crown-like larval fin in the early life stage of *Cynoglossus semilaevis* Günther. Marine Fisheries Research, 2006, 27(2): 94-98.
- [11] Men Q, Lei J L, Wu Y F. Influence of abnormal development of swimbladder on the larvae rearing of marine fish. Marine Fisheries Research, 2003, 24(1): 80-84.
- [12] Men Q, Lei J L. Morphology and histology of swimbladder development in turbot *Scophthalmus maximus*. Journal of Fishery Sciences of China, 2003, 10(2): 111-116.
- [13] Laetsch D R, Heitlinger E G, Taraschewski H, Nadler S A, Blaxter M L. The phylogenetics of Anguillicolidae (Nematoda: Anguillicolioidea), swimbladder parasites of eels. BMC Evolutionary Biology, 2012, 12(60).
- [14] Kitajima C, Watanabe T, Tsukashima Y, Fujita S. Lordotic deformation and abnormal development of swim bladder in some hatchery-reared marine physoclistous fish in Japan. World Aquaculture Society, 1994, 25(1): 64-77.
- [15] Tandler A, Harel M, Koven W M. Broodstock and larvae nutrition

- in gilthead sea bream *Sparus aurata*-New findings on its mode of involvement in improving growth, survival and swim bladder inflation. *Nutr Abst Rew*, 1996, 66(8): 571.
- [16] Koven A Tandler, Wm kissel G, Friezlander O. The effect of dietary(n-3) polyunsaturated fatty acids on growth, survival and swimbladder development in *Sparus aurata* larvae. *Aquaculture*, 1990, 91: 131-141.
- [17] Xia L J, Shi Z H, Lu J X. Experimental starvation on *Dentex tumifrons* larvae and definition of the point of no return. *Marine Fisheries*, 2004, 26(4): 286-290.
- [18] Yu H R, Mai K S, Duan Q Y, Ma H M, Chanta C, Jose Z, Liu F Z G, Tan B P, Zhang W B, Xu W. Feeding habits and growth performance of larvae and juveniles of *Pseudosciaena crocea* under artificial rearing conditions. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2003, 10(6): 495-501.
- [19] Yufera, Pascual E, Ppelo A. Effect of starvation on the feeding ability of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae at first feeding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1993, 169: 259-272.
- [20] Yin M C. Natural mortality of early life stages of fish. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1996, 20(4): 363-372.
- [21] Huang H G. The starvation endurance of *Spinibarbus denticulatus* larvae. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2010, 25(2): 137-142.
- [22] Ma X Z, Wang W, Gan L, Yuan Y, Zhang W B. Effects of delayed feeding on survival, feeding and growth of *Pelteobagrus vachelli* larvae. *Journal of Fisheries of China*, 2006, 30(3): 223-238.
- [23] Song B, Chen L Q, Gao L J, Chen Y Q, Xu Y M. The effects of starvation on feeding, growth and biochemical composition of hybrid sturgeon larvae. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(3): 333-336.
- 点的确定. *水产学报*, 2004, 33(1): 79-83.
- [3] 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.
- [4] 单秀娟, 窦硕增. 饥饿胁迫条件下黑鲡仔鱼的生长与存活过程研究. *海洋与湖沼*, 2008, 39(1): 14-23.
- [5] 殷名称. 鱼类早期生活史研究与进展. *水产学报*, 1991, 15(4): 348-358.
- [7] 张永泉, 尹家胜, 杜佳, 贾钟贺, 佟广香. 哲罗鱼仔鱼饥饿实验及不可逆生长点的确定. *水生生物学报*, 2009, 33(5): 945-950.
- [9] 李强, 李孟均, 周传江, 陈先均. 饥饿对白甲鱼仔鱼摄食、生长的影响. *淡水渔业*, 2009, 39(5): 32-37.
- [10] 蔡文超, 柳学周, 马学坤, 徐永江, 战文斌. 半滑舌鳎早期发育阶段鳔和冠状幼鳍的生长发育规律研究. *海洋水产研究*, 2006, 27(2): 94-98.
- [11] 门强, 雷霖霖, 武云飞. 鳔器官的发育对人工培育鱼苗的影响. *海洋水产研究*, 2003, 24(1): 80-84.
- [12] 门强, 雷霖霖. 大菱鲆鳔器官发育的形态学与组织学特征. *中国水产研究*. 2003. 10(2): 111-116.
- [17] 夏连军, 施兆鸿, 陆建学. 黄颡鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定. *海洋渔业*, 2004, 26(4): 286-290.
- [18] 于海瑞, 麦康森, 段青源, 马洪明, Chantal Cahu, Jose Zambonino, 刘付志国, 谭北平, 张文兵, 徐玮. 人工育苗条件下大黄鱼仔、稚、幼鱼的摄食与生长. *中国水产科学*. 2003. 10(6): 495-501.
- [20] 殷名称. 鱼类早期生活史阶段的自然死亡. *水生生物学报*, 1996, 20(4): 363-372.
- [21] 黄洪贵. 倒刺鲃仔鱼饥饿耐力的研究. *大连水产学院学报*, 2010, 25(2): 137-142.
- [22] 马旭洲, 王武, 甘炼, 袁琰, 张文博. 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): 223-238.
- [23] 宋兵, 陈立侨, 高露姣, 陈亚瞿, 徐彦明. 饥饿对杂交鲟仔鱼摄食、生长和体成分的影响. *水生生物学报*, 2004, 28(3): 333-336.

参考文献:

- [2] 万瑞景, 李显森, 庄志猛, 蒙子宁. 鳊鱼仔鱼饥饿试验及不可逆