

[文章编号] 1007-7405(2015)04-0241-08

饥饿对半刺厚唇鱼 (*Acrossocheilus hemispinus*) 仔鱼早期发育的主要影响

秦志清

(福建省淡水水产研究所, 福建福州 350002)

[摘要] 为确定半刺厚唇鱼 (*Acrossocheilus hemispinus*) 仔鱼的饥饿耐受能力及死亡不可逆点 (PNR), 采用实验生态学方法研究了饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼摄食、生长、存活及发育的影响。结果表明, 在 (26.5 ± 3) °C 的水温条件下: 半刺厚唇鱼仔鱼在 5 日龄卵黄囊消失并开口摄食, 其基本不经历混合营养期, 属于极易遭受饥饿胁迫鱼类; 仔鱼最高初次摄食率出现在 6 ~ 11 日龄, 初次摄食期仔鱼的 PNR 发生在孵化后第 15 d, 仔鱼具有摄食能力的时间长达 11 d, 在到达 PNR 后部分仔鱼仍能存活 3 ~ 4 d, 其耐受饥饿的能力较强; 9 日龄饥饿仔鱼全长出现负增长, 17 日龄绝大多数个体因饥饿而死亡; 仔鱼在 PNR 期末出现“胸角”, 而鳔后室萎缩明显和第六条黑色素纵带发育显著滞后可作为鉴别半刺厚唇鱼饥饿仔鱼的重要特征。

[关键词] 半刺厚唇鱼; 仔鱼; 饥饿; 不可逆点; 摄食

[中图分类号] S 966

[文献标志码] A

Effects of Starvation on Feeding, Growth, Survival and Development of *Acrossocheilus hemispinus* Larvae

QIN Zhi-qing

(Freshwater Fisheries Research Institute of Fujian Province, Fuzhou 350002, China)

Abstract: In order to determine its starvation tolerance and point-of -no-return (PNR), the effects of starvation on feeding, growth, survival and development of *Acrossocheilus hemispinus* larvae were investigated at the temperature of (26.5 ± 3) °C using experimental ecological method. The results showed that: the initial feeding of *A. hemispinus* larvae occurred at 5 days of age and the yolk sac of the larvae were disappeared almost at the same time, the *A. hemispinus* larvae, did not experience mixed vegetative period thus it belongs to the fish of highly vulnerable to starvation stress; the highest initial feeding rate of larval emergence was detected at the age of 6 ~ 11 days, the PNR of the larvae occurred at 15 d after hatching. Results also showed that some larvae have a higher hunger-resistane which with feeding ability of 11 d, and some of them were able to survive for 3 ~ 4 d after the PNR; starved larvae exhibited negative growth at age of 9 d when measured in full-length, and most of the starved larvae die at age of 17 d. Larvae in the PNR period did not show “pectoral angle”, while their posterior chamber of the swimbladder shrank significantly, and the development of the 6th black longitudinal bands of these starved larvae was significantly delayed. These characteristics may

[收稿日期] 2015-01-16 [修回日期] 2015-03-25

[基金项目] 国家大宗淡水鱼类产业技术体系基金资助项目 (CARS-46); 福建省属公益类基金资助项目 (2014R1102-9); 福建省农业“五新”工程项目 (闽发改投资 2014482 号); 福建省地方品种资源保护类项目。

[作者简介] 秦志清 (1981—), 男, 硕士, 工程师, 主要从事鱼类育种养殖和营养学研究。

be used for identification of larvae of *A. hemispinus* in starvation.

Key words: *Acrossocheilus hemispinus*; larvae; starvation; point of no return (PNR); feeding

0 引言

半刺厚唇鱼 (*Acrossocheilus hemispinus*) 隶属于鲤科 (Cyprindae)、鲃亚科 (Barbinae)、光唇鱼属 (*Acrossocheilus*)，又叫石板、坑鱼、石湾，分布于湘江、资水、沅水、澧水及福建省的闽江、九龙江、交溪、霍童溪等水系^[1]，是《福建省水产种质资源保护区规划》的保护物种和溪河重要的渔业品种，具有较高的经济、生态和遗传育种价值。近年来，由于原产地生态环境日益恶化，半刺厚唇鱼的种群数量和质量严重衰竭，捕捞产量大幅度减少。为了保护和开发半刺厚唇鱼种质资源，有必要对该鱼开展相关基础研究。

无论是在自然界还是在养殖生产中，鱼类易受到饥饿胁迫的影响^[2]。鱼类的早期发育阶段特别是早期仔鱼更易遭受饥饿胁迫。饥饿一直被认为是引起仔鱼大量死亡的主要原因之一^[3]。自 Blaxter 等^[4]提出仔鱼饥饿死亡的“不可逆点”(PNR)这一概念以来，国内外很多学者围绕仔鱼的饥饿发生过程及机制开展了大量有意义的研究工作，主要涉及饥饿状态下仔鱼的形态学发育^[5~8]，摄食、生长与存活^[9~13]，机体生化组成^[14~16]，仔鱼的摄食、消化器官发育过程^[17~18]，以及仔鱼发生饥饿死亡的机制^[19]等。有关半刺厚唇鱼的相关研究资料极少，目前有报道的研究仅见小规模人工繁育试验^[20]、胚胎及胚后发育观察^[21]和精子活力研究^[22]，而有关饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼的影响未见报道。本文报道了饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼摄食、生长、存活及发育的影响，这对于了解半刺厚唇鱼早期生活史及指导苗种培育生产实践等方面具有重要的意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料与仔鱼培育

试验于 2014 年 5—6 月在福建省淡水水产研究所苗种繁育协作基地进行。试验用仔鱼是由人工催产亲鱼获得的受精卵，在室内玻璃缸中微充气孵化。

仔鱼在孵化出膜后的第五天开始投喂生物饵料。生物饵料采用新型浮游动物采集装置从生物饵料培育池收集（主要为轮虫和枝角类无节幼体），并用 60 目筛网过滤消毒后投喂。在仔鱼出膜后每天上午 10:00 取样，在 Leica 显微系统下观察、拍照、测量并记录相关数据。仔鱼培育期间水温为 (26.5 ± 3) °C。试验用水为经 24 h 曝气处理后的地下井水，每天换水 1 次，每次换水 1/2~1/3。

1.2 试验方法

1.2.1 仔鱼的初次摄食率及饥饿死亡 PNR 的确定

本试验组的仔鱼自始至终不投饵，约 1000 尾初孵仔鱼。从仔鱼孵化后的第五天开始，每天随机取 26~30 尾饥饿仔鱼移入 1000 mL 烧杯中并投喂生物饵料（投喂密度 2~3 个/mL），投喂 3 h 后将仔鱼取出，在解剖镜下逐尾解剖检查其胃内含物。

初次摄食率：消化道内含有生物饵料的仔鱼尾数占测定总尾数的百分数。

饥饿死亡不可逆点 (PNR)^[7]：当饥饿组仔鱼的摄食发生率低于最高初次摄食发生率一半时，为不可逆点的时间。

1.2.2 饥饿对仔鱼生长、存活和发育的影响

将初孵仔鱼随机分为饥饿组和正常投喂组（对照组），每组健康仔鱼 500 尾。从仔鱼孵出后开始，每天上午 10:00 从每个试验组随机取样 5 尾测量仔鱼全长、卵黄囊长径及短径，并观察、拍照和记录仔鱼的形态、行为发育特征。以全长-日龄关系曲线和全长特定增长率 (SGR) 比较饥饿对其生长的影响，以累积死亡率-日龄关系曲线表达饥饿对其存活的影响。

计算公式： $V = 4/3 \cdot \pi \cdot (r/2)^2 \cdot R/2$, SGR = $100\% \times (\lg L_2 - \lg L_1) / [0.4343(t_2 - t_1)]$ ，其中：

V 为卵黄囊体积, R 为卵黄囊长径, r 为卵黄囊短径; L_1 、 L_2 分别是试验开始时和试验结束时仔鱼的全长, t_1 、 t_2 分别表示试验开始时和结束时的仔鱼日龄。

1.3 数据处理

试验结果以平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 表示, 试验所得数据采用 SPSS 17.0 统计软件进行单因素方差分析, 对差异显著者 ($P < 0.05$) 进行 LSD 组间多重比较。

2 结果

2.1 半刺厚唇鱼仔鱼的初次摄食率及 PNR

在 (26.5 ± 3) °C 培育水温条件下, 半刺厚唇鱼仔鱼孵化后第五天 (4 日龄) 开始平游, 已开口但不能闭合; 第六天开口摄食, 卵黄囊消失, 基本不经历混合营养期。

在仔鱼孵化后的第五至第十七天进行首次投喂, 其初次摄食率分别为 0、33.33%、100% (7 ~ 12 d)、85.71%、76.92%、46.67%、28.57% 和 0 (见表 1)。由此可见, 半刺厚唇鱼仔鱼最高初次摄食发生率开始出现在第七天 (6 日龄), 达到 100%, 并维持至第十二天 (11 日龄), 之后迅速降低; 初次摄食期仔鱼耐受饥饿的时间临界点 (PNR) 发生在孵化后第十五天 (见图 1); 仔鱼孵化后第十七天 (16 日龄), 其初次摄食率为 0, 已不具备摄食能力, 至第十八天绝大多数个体因饥饿而死亡。试验结果表明: 在培育水温 (26.5 ± 3) °C 条件下, 半刺厚唇鱼仔鱼具有摄食能力的时间长达 11 d。

2.2 饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼形态、行为学特征发育的影响

半刺厚唇鱼初孵仔鱼全长 (6.050 ± 0.063) mm, 卵黄囊体积 (3.111 ± 0.302) mm³; 机体透明无色素, 各鳍膜连在一起, 头部紧贴于卵黄囊的前端而下倾; 卵黄囊大而饱满, 前端近圆形, 后端棍棒状, 长度约占仔鱼全长的 2/3。无油球。眼囊圆形, 其稍后端可见耳石 1 对 (见图 2-A)。初孵仔鱼大部分时间侧卧于水体底部, 受惊扰后可作短暂蹿游。

在水温 (26.5 ± 3) °C 条件下, 半刺厚唇鱼仔鱼 4 日龄鳔充气, 口已开, 但不能闭合, 大部分个体已能平游; 5 日龄开口摄食 (见图 2-B), 并初具避光行为, 常见集群于光线阴暗的角落。随着饥饿程度的不断加深, 仔鱼的形态和行为学特征亦发生明显分化。延迟投饵 1 ~ 7 d, 仔鱼集群于水体中下层觅食, 游泳能力强, 受惊吓后迅速蹿游至水体底层暗处躲避; 延迟投饵 8 ~ 9 d, 仔鱼对光照等外源刺激反应迟钝, 游泳能力变弱, 部分贴底贴壁、少活动; 延迟投饵 10 d (14 日龄), 仔鱼对水流失去主动游泳能力, 表现为游动缓慢或基本不动, 多分散于水体底部或壁上, 无集群行为, 对光照等外源刺激无反应; 部分仔鱼先头下尾上倒

表 1 半刺厚唇鱼仔鱼的初次摄食率

Tab. 1 Initial feeding rates of *A. hemispinus* larvae

日龄 Days /d	试验仔鱼数 Larvae number for test /ind	有摄食仔鱼数 Feeding number /ind	初次摄食率 Initial feeding rates /%
4	30	0	0
5	30	10	33.33
6	30	30	100
7	30	30	100
8	30	30	100
9	28	28	100
10	30	30	100
11	30	30	100
12	28	24	85.71
13	26	20	76.92
14	30	14	46.67
15	28	8	28.57
16	30	0	0

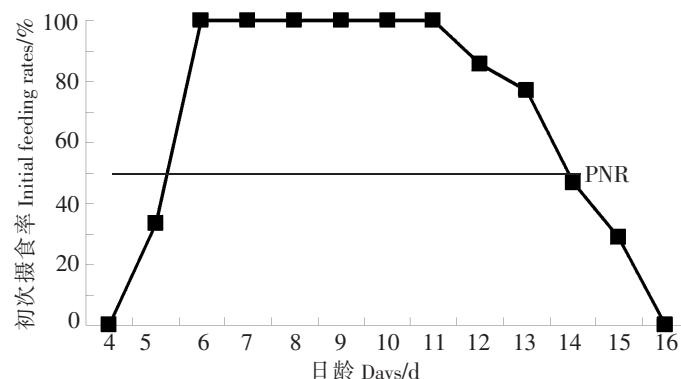
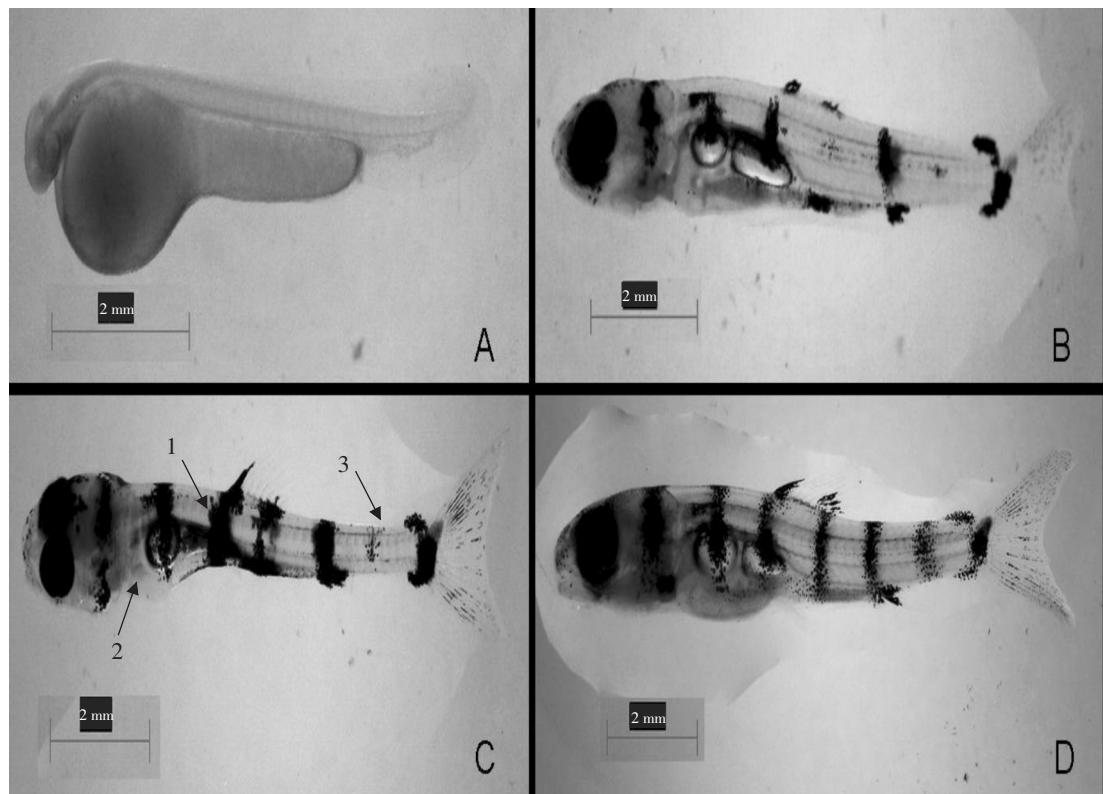


图 1 半刺厚唇鱼仔鱼的初次摄食率及 PNR

Fig.1 Initial feeding rates and PNR of *A. hemispinus* larva

挂于水体中上层，后漂浮侧卧于水中；外部形态特征表现为头大躯干小，眼球外凸，肠道和鳔后室萎缩明显，胆囊肿大，自头至尾部的第六条黑色素纵带发育显著滞后（见图 2-C），与对照组形成鲜明对比（见图 2-D）。



说明：A—初孵仔鱼；B—开口仔鱼；C—14 日龄饥饿仔鱼；D—摄食仔鱼的形态特征；1—鳔后室萎缩；2—胆囊肿大；3—第六条黑色素带发育滞后。

Notes: A—Hatching; B—Opening larvae; C—Starving; D—Feeding larvae of 14 days post hatching; 1—Showing the swimming bladder after the chamber to shrink significantly; 2—Showing gallbladder enlargement; 3—Showing the 6th black pigment longitudinal belt development significantly lag.

图 2 各期仔鱼的形态特征

Fig.2 Morphological characters of the yolk-sac larvae

2.3 饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼生长与存活的影响

饥饿组与对照组仔鱼的全长增长情况如表 2、图 3 所示。两组仔鱼的全长增长在开口前基本一致，且保持较快的生长速度。开口后，两组的生长速度开始呈现差异，对照组仔鱼的全长在开口前后有 2 d 左右的缓慢增长期，当其过渡到外源性营养阶段后，6 日龄仔鱼又进入快速增长期，8 日龄时全长达到 10 mm 以上，15 日龄则达到 12 mm 左右；而饥饿组仔鱼在 8 日龄前呈现平缓增长，9 日龄仔鱼开始出现小幅负增长，11 日龄以后仔鱼的全长生长陷入停滞期，17 日龄仔鱼绝大多数个体因饥饿而死亡。

此外，其全长日增长率差异也较大，对照组仔鱼约为 4.26%，而饥饿组仔鱼仅为 2.89%。

因两试验组仔鱼在开口前基本保持 100% 的存活率，为便于统计分析，选择从仔鱼开口当天开始统计饥饿对仔鱼存活影响的数据，如图 4 所示。12 日龄之前仔鱼存活率保持在 90% 以上，13 日龄仔鱼死亡率急剧上升，累计死亡率达到 38%，而在 14 日龄（PNR 时间节点）则达到 74.7%，存活率低于 30%；19 日龄仔鱼因饥饿而全死亡，存活率为 0。

表2 饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼生长的影响

Tab. 2 Effect of growth on *A. hemispinus* larvae

日龄 Days/d	全长 Full length/cm		日龄 Days/d	全长 Full length/cm	
	对照组 Control group	饥饿组 Hunger group		对照组 Control group	饥饿组 Hunger group
0	6.050 ± 0.063	6.056 ± 0.059	8	10.168 ± 0.156 ^a	9.698 ± 0.127 ^b
1	7.254 ± 0.085	7.252 ± 0.077	9	10.447 ± 0.265 ^a	9.639 ± 0.113 ^b
2	8.156 ± 0.086	8.155 ± 0.092	10	10.479 ± 0.423 ^a	9.632 ± 0.099 ^b
3	9.004 ± 0.208	9.010 ± 0.189	11	10.957 ± 0.199 ^a	9.617 ± 0.083 ^b
4	9.182 ± 0.321	9.179 ± 0.303	12	11.029 ± 0.231 ^a	9.603 ± 0.167 ^b
5	9.210 ± 0.624	9.223 ± 0.222	13	11.238 ± 0.324 ^a	9.622 ± 0.138 ^b
6	9.669 ± 0.275	9.639 ± 0.200	14	11.660 ± 0.172 ^a	9.616 ± 0.226 ^b
7	9.841 ± 0.128	9.672 ± 0.237	15	11.966 ± 0.318 ^a	9.614 ± 0.135 ^b

说明：同日龄仔鱼的上标字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: The same age larvae in different letters indicate significant difference.

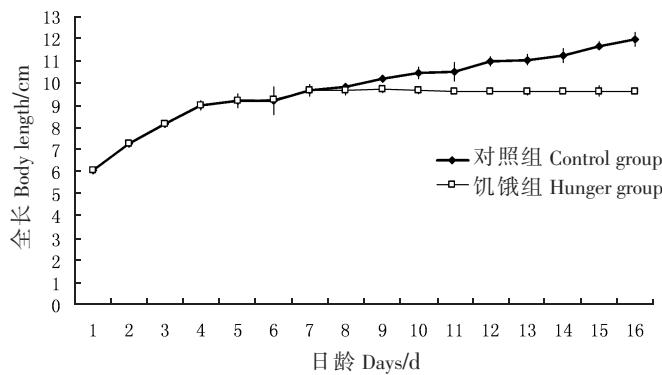


图3 饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼生长的影响

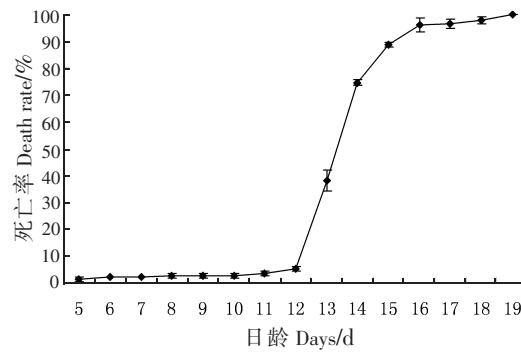
Fig.3 Effect of starvation on growth of *A. hemispinus* larvae

图4 饥饿对半刺厚唇鱼仔鱼存活的影响

Fig.4 Effect of starvation on survival of *A. hemispinus* larvae

3 讨论

3.1 仔鱼的混合营养期及开口摄食时间

鱼类仔鱼一般在建立起外源性营养之前均要经历混合营养阶段。仔鱼混合营养期的长短存在种间差异，且受水温等环境因子的影响。但也有一些鱼类不经历混合营养期，如丁鱥(*Tinca tinca*)在卵黄囊吸收完毕之后才开始摄食^[23]。

为了减小水温和卵黄囊吸收速率等因素对仔鱼混合营养期的种间差异分析的影响，以仔鱼开口摄食到卵黄囊吸收完毕的时间与仔鱼孵化后到开口摄食的时间之间的比率(ΔR)为判别依据，能较客观地反映不同鱼类仔鱼混合营养期的相对状况^[24]。通常将大多数鱼类的混合营养期分为3种类型，即仔鱼混合营养期较长而不易遭受饥饿胁迫的鱼类($\Delta R \geq 1$)、仔鱼混合营养期较短而易遭受饥饿胁迫鱼类($0.1 < \Delta R < 1$)、仔鱼混合营养期极短或基本不经历混合营养期而极易遭受饥饿胁迫鱼类($0 \leq \Delta R \leq 0.1$)^[25]。

在(26.5 ± 3)℃水温条件下，半刺厚唇鱼仔鱼孵化后第六天(5日龄)开口摄食，同时卵黄囊消失，基本不经历混合营养期，可以认为半刺厚唇鱼属于极易遭受饥饿胁迫鱼类。这与牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)^[7]、美国红鱼(*Sciaenops ocellatus*)^[26]的仔鱼相似。

仔鱼的初次开口摄食时间也存在种间差异，并受水温、卵黄囊吸收速率及受精卵质量等多种因素制约。在12.4℃水温条件下，大西洋鳕(*Salmo salar*)仔鱼到41日龄时才开口摄食，这与其水温较

低、卵黄囊吸收速率慢和卵径大等因素相关^[27]；而当水温从 12 ℃升到 21 ℃时，牙鲆仔鱼的开口摄食时间从 7 日龄提前至 2 日龄^[28]。

本研究中，在(26.5 ± 3)℃水温条件下，半刺厚唇鱼仔鱼的开口摄食时间为孵化后第六天（5 日龄），这与刘丽丽等^[20]报道的仔鱼开口摄食时间一致（水温 25 ~ 28℃）。此外，在育苗生产中发现，当培育水温为(21.5 ± 1.5)℃时，仔鱼的开口摄食期为孵化后第七天（6 日龄），比本试验的开口摄食时间延迟了 1 d。这再次证明了仔鱼的开口摄食时间具有明显的温度制约型特征^[6,28]。

3.2 仔鱼的初次摄食率、饥饿 PNR 及饥饿耐受能力

在(26.5 ± 3)℃水温条件下，半刺厚唇鱼仔鱼在开口摄食当天的摄食发生率仅为 33.3%，而 6 日龄饥饿仔鱼的初次摄食率迅速增至 100%，并可维持 6 d，之后才逐渐降低，到 16 日龄降为 0。仔鱼的高摄食率意味着群体具有高效利用外界食物资源的先决生理条件，在资源竞争中有利于提高仔鱼群体存活率^[29]，以保障其种群数量的稳定和下一世代的种质资源补充。半刺厚唇鱼饥饿仔鱼在卵黄耗尽后的 2 d 内，仍保持 100% 的摄食发生率；在到达 PNR 后部分仔鱼仍能存活 3 ~ 4 d，具有摄食能力的时间长达 11 d，这充分表明半刺厚唇鱼仔鱼具有很强的摄食能力和饥饿耐受能力。

PNR 是衡量鱼类仔鱼饥饿耐受能力的常用指标。PNR 时间越长，表明其耐饥饿能力越强；反之，耐饥饿能力越弱^[30]。绝大多数鱼类在其早期发育阶段均存在饥饿死亡不可逆点（PNR）。表达 PNR 的方式主要有日龄或卵黄囊被吸收完毕到 PNR 的时间两种。考虑到仔鱼的开口摄食时间与卵黄囊被吸收速率、水温等存在种间差异性，后者能更客观地反映仔鱼对饥饿的耐受能力^[24]。此外，由于 PNR 存在温度制约型特征，也有利用 PNR-Temperature 积^[7]这一参数来比较不同鱼类的饥饿耐受能力。

有研究认为，仔鱼孵化时间长、卵黄容量大、水温低和代谢速度慢时，PNR 出现就晚；相反则出现早^[3]。半刺厚唇鱼仔鱼的 PNR 出现在卵黄囊被吸收完毕后的第九天，这可能与其孵化时间较长和卵黄囊体积大有关。

很多鱼类的仔鱼在卵黄囊被吸收完后 2 d 之内就达到 PNR，有些鱼类仔鱼的 PNR 甚至不足 1 d^[31]，半刺厚唇鱼仔鱼的 PNR 与太平洋鲱 (*Clupea harengus pallasi*)^[32] 相近，比鳀鱼 (*Engraulis japonicus*)^[8]、浅色黄姑鱼 (*Nibea chui*)^[11]、鮀 (*Silurus asotus*)^[13]、沙氏丁鱥鱼 (*Hyporhamphus sajori*)^[31]、兰州鮀 (*Silurus lanzhou*)^[33] 等大多数鱼类均要长，而比瓦氏黄颡鱼 (*Pelteobagrus vachelli*)^[12]、杂交鲟 (*Huso huso × Acipenser baeri*)^[18] 等鱼类偏短；其 PNR-Temperature 积达 247 (228.6 ~ 265.5)，表明半刺厚唇鱼仔鱼耐受饥饿的能力较大多数鱼类要强。

3.3 饥饿对仔鱼生长、存活与发育的影响

在饥饿胁迫条件下，随着饥饿程度的不断加深，半刺厚唇鱼仔鱼的生长发育趋于停滞甚至出现负增长，并最终导致全部死亡。这是由于卵黄囊营养消耗完毕后，未及时获得外源性营养而导致的必然结果。对于仔鱼的负增长现象，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^[34~35]。

在研究饥饿对早期仔鱼生长的影响时，通常可以将其划分为 3 个生长相期：初孵时的快速生长期、卵黄囊消失前后的慢速生长期和不能建立外源营养的负生长期^[36]。在饥饿胁迫下，半刺厚唇鱼仔鱼的生长也呈现这种生长时相，不同的是半刺厚唇鱼自 9 日龄仔鱼出现小幅负增长后，11 日龄以后的仔鱼即陷入长达 5 ~ 8 d 的生长停滞期。

一般认为，仔鱼会通过某种生理适应机制来延缓自身机体发育进程，以应对饥饿胁迫^[25]。在饥饿胁迫状态下，半刺厚唇鱼 11 日龄之前的仔鱼存活率均能保持在 100%，在 14 日龄（PNR 时间节点）的存活率则低于 30%，仔鱼 50% 死亡率发生在 PNR 当天，至 19 日龄仔鱼才因饥饿而全死亡。这再次充分说明半刺厚唇鱼仔鱼的饥饿耐受能力很强。

如前所述，半刺厚唇鱼仔鱼的卵黄囊在开口摄食时即被吸收完，那么它是依靠什么作为营养来存活那么长时间以获取高存活率？推测认为，除了仔鱼应对饥饿胁迫的生理适应机制（如降低代谢水

平)发挥作用之外,仔鱼通过消耗机体自身生化成分来换取生存机会的可能性比较大。具体原因还有待于进一步的研究。

饥饿胁迫通常会造成仔鱼的外部形态特征和某些器官发生变化,因此,要准确判别仔鱼的饥饿程度,可通过测量机体各部分形态学性状的比例及某些特殊体态特征来表示^[37]。半刺厚唇鱼仔鱼在饥饿胁迫下表现出一系列明显的饥饿所导致的形态和行为学特征,如仔鱼对水流失去主动游泳能力,多分散于水体底部或壁上,无集群行为,对光照等外源刺激无反应;外部形态特征则表现为头大躯干小,眼球外凸,肠道和鳔后室萎缩明显,胆囊肿大,自头部至尾部的第六条黑色素纵带发育显著滞后,而正常摄食的仔鱼则不会出现这些特征。仔鱼在PNR期末出现“胸角”(Pectoral angle),而鳔后室萎缩明显和第六条黑色素纵带发育显著滞后可作为鉴别半刺厚唇鱼饥饿仔鱼的重要特征。

[参考文献]

- [1] 福建鱼类志编写组. 福建鱼类志: 上卷 [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 1984: 337-338.
- [2] 秦志清, 林建斌, 樊海平, 等. 饥饿和补偿生长对吉富罗非鱼摄食、生长及体成分的影响 [J]. 集美大学学报: 自然科学版, 2011, 16(4): 252-257.
- [3] 殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展 [J]. 水产学报, 1991, 15(4): 348-358.
- [4] BLAXTER J H S, HEMPEL G. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.) [J]. Cons Perm Int Explor Mer, 1963, 28: 211-240.
- [5] YIN M C, BLAXTER J H S. Morphological changes during growth and starvation of larval cod (*Gadus morhua* L.) and flounder (*Platichthys flesus* L.) [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1986, 104: 215-228.
- [6] YIN M C, BLAXTER J H S. Feeding ability and survival during starvation of marine larvae reared in the laboratory [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1987, 105: 73-83.
- [7] DOU S, MASUDA R, TANAKA M, et al. Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae [J]. Journal of Fish Biology, 2002, 60: 1363-1380.
- [8] 万瑞景, 李显森, 庄志猛, 等. 鳀鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定 [J]. 水产学报, 2004, 28(1): 79-83.
- [9] BISBAL G A, BENGTSON D A. Effects of delayed feeding oil survival and growth of summer flounder *Paralichthys dentatus* larvae [J]. Marine Ecology Progress Series, 1995, 121: 301-306.
- [10] GISBERT E, WILLIOT P. Larval behaviour and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) larvae under small scale hatchery production [J]. Aquaculture, 1997, 156: 63-76.
- [11] 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 [J]. 大连水产学院学报, 2005, 20(4): 300-304.
- [12] 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 [J]. 水产学报, 2006, 30(3): 321-328.
- [13] 乔志刚, 常国亮, 张建平, 等. 延迟投饵对鮈仔鱼摄食、存活和生长的影响 [J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(2): 130-134.
- [14] 殷名称, 哈维 S M, 凯克 J C A. 江鲽在卵和卵黄囊期仔鱼发育阶段生化成分的变化 [J]. 动物学报, 1993, 39(3): 272-279.
- [15] WESTERMAN M, HOLT G J. RNA: DNA ratio during the critical period and early larval growth of the red drum *Sciaenops ocellatus* [J]. Marine Biology, 1994, 121: 1-9.
- [16] GWAK W S, TANAKA M. Developmental change in RNA: DNA ratios of fed and starved laboratory-reared Japanese flounder larvae and juveniles, and its application to assessment of nutritional condition for wild fish [J]. Journal of Fish Biology, 2001, 59: 902-915.
- [17] GISBERT E, CONKLIN D B, PIEDRAHITA R H. Effects of delayed first feeding on the nutritional condition and mortality of California halibut larvae [J]. Journal of Fish Biology, 2004, 64: 116-132.
- [18] 高露姣, 陈立乔, 宋兵, 等. 饥饿对杂交鲟消化系统发育的影响 [J]. 上海水产大学学报, 2006, 15(4): 442-447.
- [19] LAUREL B J, BROWN J A, ANDERSON R. Behaviour, growth and survival of redfish larvae in relation to prey availa-

- bility [J]. Journal of Fish Biology, 2001, 59: 884-901.
- [20] 刘丽丽, 郑欣欣, 尤永隆, 等. 半刺厚唇鱼的人工繁殖试验 [J]. 淡水渔业, 2010, 40(2): 57-61.
- [21] 陈熙春. 半刺厚唇鱼胚胎与胚后发育观察 [J]. 福建水产, 2013, 35(3): 181-186.
- [22] 刘丽丽, 林丹军, 尤永隆. 不同氯化钠浓度及 pH 值对半刺厚唇鱼精子活力的影响 [J]. 福建畜牧兽医, 2010, 32(1): 10-12.
- [23] 凌去非, 李思发, 乔德量, 等. 丁鱥胚胎发育和卵黄囊仔鱼摄食研究 [J]. 水产学报, 2003, 27(1): 43-47.
- [24] 单秀娟, 窦硕增. 饥饿胁迫条件下黑鮸 (*Miichthys miiuy*) 仔鱼的生长与存活过程研究 [J]. 海洋与湖沼, 2008, 39(1): 14-23.
- [25] 秦志清. 黑莓鲈仔鱼的饥饿试验及 PNR 的确定 [J]. 福建农业学报, 2014, 29(12): 1167-1173.
- [26] ROBERTS D E, MOREY L A, HENDERSON G E, et al. The effects of delayed feeding, stocking density and food density on survival, growth, and production of larval red drum, *Sciaenops ocellatus* [J]. Journal of the World Aquaculture Society, 1978, 9(1/4): 333-343.
- [27] HANSEN T J, MÜLLER D. Yolk absorption, yolk sac constrictions, mortality, and growth during first-feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar*) incubated on Astro-turf [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1985, 42: 1073-1078.
- [28] DOU S, MASUDA R, TANAKA M, et al. Effects of temperature and delayed initial feeding on the survival and growth of Japanese flounder larvae [J]. Journal of Fish Biology, 2005, 66: 362-377.
- [29] 陈国柱, 林小涛, 许忠能, 等. 饥饿对食蚊鱼仔鱼摄食、生长和形态的影响 [J]. 水生生物学报, 2008, 32(3): 314-321.
- [30] 李强, 李孟均, 周传江, 等. 饥饿对白甲鱼 (*Onychostoma sima*) 仔鱼摄食、生长的影响 [J]. 淡水渔业, 2009, 39(5): 32-37.
- [31] 万瑞景, 蒙子宁, 李显森. 沙氏丁鱥鱼仔鱼的摄食能力和营养代谢 [J]. 动物学报, 2003, 49(4): 466-472.
- [32] MCGURK M D. Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on the rates of growth and mortality of Pacific herring larvae [J]. Marine Biology, 1984, 84: 13-26.
- [33] 赵红雪, 吴旭东, 李力, 等. 饥饿对兰州鲇仔鱼摄食和生长的影响 [J]. 农业科学学报, 2010, 31(4): 19-23.
- [34] 殷名称. 鲢、鳙、草、银鲫卵黄囊仔鱼的摄食生长、耐食能力 [C] //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.
- [35] 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 [J]. 高技术通讯, 2003, 13(5): 87-91.
- [36] 张海发, 刘晓春, 刘付永忠, 等. 饥饿对斜带石斑鱼卵黄囊期仔鱼摄食、存活及生长的影响 [J]. 中山大学学报: 自然科学版, 2009, 48(1): 51-55.
- [37] 陈国柱, 方展强, 马广智. 唐鱼仔鱼对饥饿应对策略研究 [J]. 华南师范大学学报: 自然科学版, 2006(1): 108-113.

(责任编辑 朱雪莲 英文审校 张子平)