

海洋鱼类早期摄食行为生态学研究进展

A review on feeding behavior ecology of early development stage of marine fish

王新安^{1,2}, 马爱军², 张秀梅¹, 庄志猛², 于宏²

(1.中国海洋大学, 山东 青岛 266003; 2.中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071)

中图分类号: X17

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2006)11-0069-06

鱼类的早期阶段是指仔、稚、幼鱼期。鱼类早期生长的细微差别对其存活以及整个生活史阶段的生长, 有着不可估量的影响。20世纪60年代以来, 围绕着决定鱼类早期存活的生态学因子所展开的鱼类早期生活史研究, 在国际上受到了普遍重视^[1]; 近二三十年以来, 随着鱼类人工繁育技术的进展, 几乎所有的鱼类都可以通过人工繁育获得鱼苗。鱼类苗种生产实践对相关理论的迫切要求, 使得鱼类的早期摄食行为生态学研究成为了水产学科的一个重要领域。国际海洋开发理事会 (ECES) 和一些国家曾多次举行以仔稚鱼为重点的鱼类早期生活史专题学术会议, 研究内容涉及形态、生态、行为、生长、发育等各个方面^[2]。作者对鱼类的摄食行为、饵料的选择、摄食机理、饥饿和环境因子对摄食的影响等几个方面作一简述。

1 摄食行为

海水鱼类早期采用的捕食浮游动物的方式不是一成不变的, 它会随着发育水平、饵料种类的不同而改变。Hunter^[3]曾将仔鱼的摄食模式分为两种类型: (1) 鲱鱼型: 仔鱼在摄食时, 身体总是呈现弯曲的姿势; (2) 鲈鱼型: 摄食时尾部弯曲而身体其余部分是直的, 所有这些弯曲型姿势均有助于仔鱼的积极摄食。目前, 较为普遍分为以下两种方式^[4]: (1) S型攻击, 如鲱鱼、真鲷和牙鲆等的早期仔鱼。仔鱼发现食物后, 即注视, 产生摄食意图, 然后划动胸鳍, 调整身体与食物的位置, 同时身体弯成“S”型的攻击态,

然后迅速挺直身体前冲捕食, 吞咽, 后退。(2) 咬食攻击型, 如真鲷后期仔鱼。真鲷后期仔鱼发现食物后, 即调整身体与食物的位置, 然后前冲捕食, 吞咽, 后退, 整个过程身体不再呈现摄食姿势。S型攻击摄食方式一般在投喂轮虫的早期使用较多, 而且成功率都较低, 仔稚鱼在摄食刚刚投入的、活动能力较强饵料强的饵料时, 一般也会呈现摄食姿势。随着个体的发育, 运动能力的加强, 以及摄食经验的积累, 摄食时身体的弯曲程度就会逐渐降低直至消失。可见, 鱼在摄食时, 身体弯曲程度与鱼的摄食能力、发育程度成负相关。鱼类早期发育阶段摄食姿势的变化能够从Balon^[2]1981年和1984年提出的跳跃式发育理论得到解释, 该理论认为“鱼类某一器官或组织是在经历了一个连续渐进的发育过程, 达到一定程度后才能够具有一定的功能”。

2 对饵料的选择

目前, 在饵料方面最明显的进展是对天然食饵的利用。随着鱼类仔稚鱼的生长发育, 其营养生理、消化系统结构、口径大小、捕食能力及水中分布等都发

收稿日期: 2005-10-29; 修回日期: 2006-08-18

基金项目: 国家“863”计划资助项目 (2005AA603110); 青岛市自然科学基金资助项目 (05-2-5C-59); 青岛市科技局资助项目 (04-2-HH-67)

作者简介: 王新安 (1970-), 男, 山东枣庄人, 硕士研究生, 研究方向: 鱼类行为学; 马爱军, 通讯作者, E-mail: maaj@ysfri.ac.cn

生变化,从而影响其对不同饵料生物的摄食,加之其长期系统发育所形成的本能和嗜好,从而形成其对饵料生物的选择性。

研究表明^[5],优良的饵料生物则需满足:(1)形态及大小适于仔稚鱼摄食。决定食饵对象是否被仔鱼喜好的最主要特征是大小,通常占口宽的20%~50%。这一尺度的上限由口裂及其宽度(左右口角之间的最大宽度)决定,下限由代谢需要决定^[6]。Hunte 1980年报道:只用单一大小级别的食饵饲养仔鱼,其生长最终会达到搜索和捕捉食饵耗能超过食饵对象的热值阶段,从而危及仔鱼进一步生长和存活。(2)游泳速度及分布便于仔稚鱼摄食。即饵料生物的易得性,通常取决于饵料生物对鱼类的回避能力,是否有防御装置等。正如 Ware 等^[7]指出,“鳀鱼仔鱼似乎很难捕捉运动活泼的饵料,以至它们的开口饵料主要是小型的、比较不活泼的饵料生物”。(3)易消化吸收、营养价值高等要求。在用贝类幼虫饲养初次摄食期仔鱼时,若时间有误,幼虫发育到面盘幼虫时,就失去营养价值。这是因为面盘幼虫长有一个钙化壳,通过仔鱼消化道而不被消化,对仔鱼的生长几乎不起作用。桡足类的幼体和成体以及卤虫的无节幼体被认为是海水鱼育苗获得最佳成活率的活饵料,但是,用卤虫幼体饲养海水仔鱼成败的例子均有,其原因主要是不同来源的卤虫质量不一。

鱼种不同对饵料生物的选择性亦不同,如海洋鱼类仔鱼主要以桡足类为食,淡水鱼类则以轮虫为主要食物^[8]。即使是同一鱼种,在不同的生长发育阶段,对饵料生物的选择性也不同。资料表明^[9,10],部分鱼类在仔鱼阶段能够摄食浮游藻类,如鲷鱼(*Macrura reevesii*)、秘鲁鳀鱼(*Engraulis ringens*)、真鲷(*Pagrosomus major*)等。研究表明^[10],对能够摄食藻类的鱼类,在仔鱼阶段投喂轮虫时,适当地投一些藻类有利于鱼苗的生长和存活,这样做有许多好处:(1)藻类可直接作为开口仔鱼的饵料生物,尤其当轮虫不足时可弥补食物的缺乏;(2)从植物的光合作用来说可以增加水中的氧气,有清新和改良水质的作用;(3)藻类本身可作为轮虫的饵料,使轮虫不会处于饥饿而降低其生物饵料的营养价值。在鱼类的苗种生产中,弄清仔稚鱼对饵料生物的选择性,对合理有效地利用现有饵料、开发新的饵料生物和提高育苗效果具有重要意义。尤其早期仔鱼开口摄食阶段是鱼类早期发育的关键时期,经常发生仔鱼大量死亡的现

象,缺乏充足的适口外源性饵料是造成仔鱼死亡的主要原因之一,从而影响了养殖业的发展。

3 摄食节律

摄食节律是摄食行为学研究的重要内容之一,很多鱼类的摄食活动表现出特定的节律,这是对其生活环境的一种主动适应。关于摄食节律的类型,不同的学者持有不同的观点,有的学者将其划分为白天摄食和晚上摄食两种类型,Helfman^[11]1986年将其分为白天摄食、晚上摄食、晨昏摄食以及无明显节律4种类型。雷霖霖根据鱼类的摄食强度随着昼夜、季节、年龄差异以及周期性的变化更为具体地将摄食节律分为日节律、季节节律、年龄差异和周期性间歇4种类型^[12]。

鱼类早期阶段摄食节律的研究显然是日节律的研究。事实上,Schwsmann 和 Helfman 的分类方法属于日节律的范畴,雷霖霖^[12]也明确指出,“鱼类的日摄食节律并不相同,可分成白天摄食、晚上摄食、晨昏摄食以及无明显节律4种类型”,即 Helfman 的分类方法。牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)主要靠视觉诱导摄食,仔鱼每天出现3个摄食高峰,分别是早4:00~6:00,午12:00~14:00和晚16:00~18:00,当照度达到1 lx时仔鱼开始摄食,光照强度为18~25 lx时,摄食率最高,具有典型的日摄食节律^[13]。带鱼和鲈鱼的日节律也非常明显,带鱼摄食强度白天高于黑夜,而鲈鱼则在夜间摄食比较强烈,摄食强度黑夜高于白天^[11]。当然,在鱼类的生命周期中,鱼类的摄食日节律可能发生变化。如半滑舌鳎的摄食高峰变态前出现在白天,营底栖生活后属夜间活动类型,白天基本不摄食^[14]。影响鱼类摄食日节律的原因有多种。其中,生态习性的转变对摄食节律有重大的影响,鱼类摄食节律是同其生态习性相适应的,例如^[15],真鲷(*Pagrosomus inajor* Temminck et Schegel)仔、稚鱼阶段生活于水体上层,摄食具有明显的昼夜节律性,主要在白天进行,以06:00~10:00和14:00~18:00摄食活动最为活跃,表现出近晨昏摄食的特点。幼鱼阶段转而生活于深水层,在这一转变过程中,摄食节律也发生变化,和仔、稚鱼相比,幼鱼在晚上20:00~02:00有一摄食小高峰,这与幼鱼比仔、稚鱼感觉器官发育较完善有关。另一方面,鱼类的摄食活动和饵料生物的活动有密切关系。如 Mcnaught 和 Haster 的研究结果^[16]表明,金眼鲈(*Roccus chrysops*)的摄食高峰和其所捕食的浮游动物晨昏时在海面的活动时间相一致。这也提示,不同生态习性饵料生物

的转换对鱼类的摄食节律可能会产生一定影响。自然水域,真鲷仔、稚鱼主要摄食水体上层活动的浮游动物及其幼虫,这些饵料生物一般都有趋光性,多有晨昏在海面活动特性,这和仔、稚鱼晨昏摄食的特点相一致。真鲷幼鱼转入深层生活后将转食一些较大的底层生物,这些生物的活动与光的关系不十分密切,这可能是真鲷幼鱼晚上摄食的一个原因。

鱼类的摄食是一种内源节律^[17-21],是对光照、温度、饵料等周期性变动的生态因子的一种主动适应。摄食节律使鱼的摄食活动表现出主动性。Lissmann 等^[17]的研究表明,一种电鱼 *Gymnorhamphichthys hypostormus* 在饵料出现数小时前就开始活动,并将其它生理机能调动起来,为摄食作好了准备。摄食节律不仅是行为的一种外在形式,而且是以很多生理机能的变化为基础的。Davis 和 John 等^[18,19]的研究结果表明,一些黎明摄食的鱼类在光线达到摄食水平以前很久视网膜运动就开始了,包括掩盖色素分子的运动以及视杆肌样体的收缩和视锥肌样体的舒张。这种变化并不直接依靠光照水平的变化,而主要是依靠自身的内源节律。因此,这种变化保证鱼在黎明光照变化很快时能立即开始摄食,而不必经过较长时间的视觉调整过程,许多晨昏摄食的鱼类都具有这一特点^[15]。摄食节律为苗种培育时确定合适的投饵时间提供了理论依据。在仔、稚、幼鱼期的适宜时间投饵,可以保证鱼有足够的时间捕获饵料。

4 环境因子对摄食生态的影响

特殊的生存环境,使鱼类的生长发育受环境因素的影响较大,特别在早期阶段,由于受到自身发育条件的限制,仔、稚、幼鱼对环境因子的变化更为敏感,环境因素的稍微变化,都会极大影响鱼类的摄食率。这些环境因子主要包括光照、温度、饵料的密度、盐度、pH、溶氧量和氨氮质量浓度等。其中,光照和水温是影响仔、稚、幼鱼摄食效率的最重要非生物因子。

4.1 光照对摄食生态的影响

对于依靠视觉摄食的鱼类,光照是影响摄食的最重大因素之一。不同生态类型的鱼类摄食与光照都有一定的关系^[22]。研究表明,光对于视觉摄食鱼类是必须的,并存在一个适宜光强范围,在此范围内鱼类摄食最为活跃,摄食率最高^[23]。仔鱼通常是视觉摄食者,没有光照就不能产生视觉反映。仔鱼的摄食强度与光照强度之间通常呈 S 型相关^[6]:随着光照从完全黑暗逐渐增强,直到抵达摄食临界光强度,摄食强度才会发生改变;然后摄食强度随光照强度的增大而迅速抵达最大值。Blaxter^[24]1981 年报道,仔鱼摄食的临界光

强度是 0.1 lx,最好保持在 100~500 lx,但不宜超过 1 000 lx;否则仔鱼会出现明显受惊反应,甚至光休克而死亡。因此,育苗生产时应当注意水体光强度,既要防止日光直射水面,又要改善较暗的光照环境。光照持续时间一般主张与自然白昼保持一致为好。

光照之所以成为重要摄食条件,还和它能增加食饵背景反差相关。通常,仔鱼对食饵对象的反应距离与食饵的背景反差呈正相关。有些食饵对象由于具有特定的性状和颜色,增加了背景反差,容易被仔鱼发现。实验发现:仔鱼对藻类培养的体呈绿色的轮虫,较之单用酵母培养的无色轮虫,摄食率明显提高^[6]。另外,光照之所以成为影响摄食的主要环境因子,还与饵料生物的活动规律密切相关。自然界中,浮游动物及幼体多数具有一定的趋光性,清晨和傍晚通常群集与水体上层活动,有利于仔鱼摄食,这是视觉摄食类型(如真鲷)仔鱼生命活动与饵料生物环境间的一种生态学适应。对于这种类型的鱼类,为了提高仔鱼的开口率,促进生长发育,夜晚适当延长照明时间有益于育苗生产^[25]。

4.2 温度对摄食生态的影响

水温对仔鱼摄食效率亦有重要影响。在不同水温条件下,仔鱼的游泳速度和摄食效率明显不同,对于仔鱼摄食来说,其摄食效率存在着一个最适的温度^[12]。

温度与仔鱼摄食的相关极其复杂。根据个体生态和综合生态学观点,仔鱼或食饵对象的生命过程或各种生态行为都是和温度相关的。特别是温度对卵黄的吸收、器官发育的分化、仔鱼的摄食消化(对食物的消化速率和吸收率)、代谢、对仔鱼和食饵对象的游泳能力、以及对食饵生物繁生、消亡等数量动态的影响,都会不同程度地影响仔鱼搜索、感知以及攻击和捕食能力,以及食饵对象的避免与仔鱼相遇或者相遇后逃避被捕食的能力,从而改变仔鱼的初次摄食时间、摄食节律和摄食效率等。理想的摄食温度应与生长的适温是一致的。但找到这个最适温度却并非十分容易^[6]。

在适当的温度范围内,水温越高,饵料消化越快,摄食量也随之增加。各种鱼类的适宜温度范围不同。真鲷是近海暖水种,适宜温度高而稳定。实验表明,其摄食最适合的水温为 26~28℃,水温低于 10℃真鲷几乎不摄食。但水温高于 28℃时,真鲷摄食也急剧下降。

饵料密度对摄食生态也有重要的影响。对于仔鱼,饵料密度过低,即使是发育强壮的仔鱼,其摄食能力也会受到很大限制,但在饵料密度达到一定程度

以后,再高的饵料密度对仔鱼的摄食强度影响也不明显,这可能是由于在捕食鱼周围有大量饵料时易造成捕食鱼感觉上的混乱,当它决定捕食其中之一时,其它饵料生物的运动将会分散它的注意而造成的,因而在生产过程中,既要保证饵料达到一定的密度,又不能过高^[26]。

盐度也是影响鱼类摄食的重要环境因子。不同鱼类对盐度的适应范围也有较大差异,牙鲆幼鱼的饵料转换效率在盐度 24.16 时最高,盐度 32 时次之,盐度 8 时最低。郑微云^[27]在真鲷幼鱼摄食及其影响因素中实验表明,盐度对真鲷摄食影响很大。最适盐度为 25~30,当盐度低于 10 时,真鲷几乎不摄食,而当盐度高于 30 时,真鲷摄食也急剧下降。这与真鲷适合于较高盐习性相一致。

鱼类摄食率受溶解氧的影响也较大。当溶解氧的饱和度下降到 50%~70% 以下,大多数鱼类的食欲衰退,摄食量剧减。通常情况下,生活习性为喜集群、游泳迅速、杂食性鱼类的需氧量较大。

5 饥饿对摄食的影响

饥饿是影响鱼类早期生命活动的重要因素。如果饥饿时间不长,对其生存不会产生明显的危害作用。当饥饿时间超过忍受阈值,生理机能会受到抑制,生长发育受阻,严重时导致死亡。因此,饥饿作为一种非正常生理状态,是仔稚鱼死亡的原因之一,这种现象越来越受到人们的注意。

海水鱼类的早期发育一般经历胚胎期、仔鱼期、稚鱼期和幼鱼期。仔鱼期是鱼类生命周期最敏感的时期之一,也是生产性育苗的关键阶段^[25]。随着饥饿时间的延长,仔鱼的摄食能力逐渐减弱。当仔鱼饥饿到一定时间时,就不再摄食,临死前偶尔狂游,不久全部死亡。仔鱼对饥饿反映敏感是由于进入外源营养期后代谢逐渐增强,能量消耗加快,用于生长及维持生命活动的能量贮存被迅速利用,难于维持长时间断食过程中的能量消耗,致使摄食和消化机能丧失,导致机体代谢活动失调而死亡^[25]。饥饿对鱼类行为影响的一个重要方面是仔稚鱼在饥饿后的捕食量和捕食速度的变化,可以用 Holling 圆盘方程^[2,28] $N_a = aTN / (1 + a'T_hN)$ 来建立捕食功能反应模型,其中: N_a 为被捕食的食物数量, N 为猎物密度, a' 为瞬时攻击率, T 为捕食者可利用发现猎物的时间, T_h 为处理时间,即捕食者处理猎物所需的时间。饥饿到一定程度鱼类丧失再次摄食能力的饥饿时间称为“不可逆点”(The point of no return, PNR),即 Blaxter 和 Hemple 早期提出的“不可复苏点”,也有的资料称为生态死亡点(Ecological

death),这使得可从生态学角度测定仔鱼的耐饥能力。目前,在养殖实践中测定仔稚鱼初次摄食时间和食物种类以及 PNR 点,对仔稚鱼培育具有重要指导作用^[2]。

关于仔鱼忍受饥饿的“不能复活界限(PNR)”,不同鱼类也有较大差异。大头鳕在 5 时的 PNR 为孵化后的 11 d,即开食后的第六天;日本鲈鱼在孵化后 4.5 d(即开食后的 2.5 d 左右),虽然在第五天仔鱼仍能摄取食物,但不能捕获足够的饵料以保持其存活^[29]。梭鱼在水温 19~26 时,盐度 3 时,其 PNR 约为 6 d,在 3 d 内若不给饵料,给饵后约半数死亡。这证明仔鱼开口摄食后适时投饵具有很大的重要性^[9]。一般来说,受精卵孵化时间长、卵黄容积大、温度低、代谢速度慢,PNR 出现得晚;反之,则出现得早。Yin 和 Blaxter^[30]报道:仔鱼的 PNR 时间还和仔鱼日龄及活动水平相关。鲆鲽类仔鱼在转变为底栖生活后,其耐受饥饿的能力特别强,这可能是由于活动水平降低、节省能量消耗的缘故。

6 摄食机理的研究

摄食是感觉器官、神经器官和运动器官等协调作用完成的。有研究表明,在鱼类的早期发育阶段,不同生态类型的鱼类摄食与光照都有一定的关系^[22],这与视觉是最早发育成熟的感觉器官有关。绝大多数针骨鱼类的仔鱼具有纯视锥型视网膜,在变态为稚鱼时视杆开始分化^[31,32]。Blaxter^[31,32]认为,纯视锥型视网膜是仔稚鱼成功捕食所必须的,而视杆可能用于感知运动和逃避被猎食者所捕食。但是,不同生态习性的鱼,不同的感觉器官在摄食中所起的作用并不相同。近年来,通过这方面的研究,使鱼类早期摄食机理的研究得到完善。

梁旭方^[33]1998 年总结鱼类摄食行为的感觉基础,认为对于白昼摄食的中上层鱼类和浅水底层鱼类,视觉在其捕食中均具有重要意义,有些种类甚至在视觉不能起作用时完全不能捕食,说明在具有一定照度的水体中,由于视觉能很好地起作用,鱼类一般优先利用视觉捕食。但也不排斥其它感觉器官对摄食的作用。Dempsey^[34]观察到大西洋鲱幼鱼对饵料生物的抽提液和几种氨基酸有反应,并证实这种反应是由嗅觉决定的。日本竹荚鱼(*Trachurus japonicus*)能为其同类的摄食声所吸引,说明听觉在其摄食中也可以起一定的诱导作用。Townsend^[35]1982 年研究认为,欧鳊(*Abramis brama*)幼鱼主要依靠视觉在白昼摄食,但也能在完全黑暗的环境中利用侧线捕食其前方约 5 mm 的浮游动物。Brawn^[36]1969 年研究大西洋鳕(*Gadus morhua*)的摄食行为,发现大西洋鳕能利用视觉摄食

水层中和底质上较大的食物,对较小的食物只有依靠触须、胸鳍上的味蕾感知后才摄食。此外,还能利用嗅觉发现埋于沙石下的食物,用头推开沙石后摄取食物。凶猛性鱼类除利用视觉捕食外,其它感觉器官的辅助作用也非常重要。对黄尾五条鲷 (*Seriola quinqueradiata*) 捕食行为研究表明,视觉用于捕食前对猎物的近距离识别和定位,嗅觉、听觉则用于对猎物的远距离定向^[37]。

对于夜间摄食或在极低照度条件下摄食,不同鱼类摄食感觉器官分化较大。如大眼鲷(*Priacanthus arenatus*)和黑边单鳍鱼(*Pempheris oualensis*),组织学研究表明其视网膜外存在十分发达的银色反光层,从而能大大提高对光的敏感性。因而这些鱼类可利用其特化的视觉捕食夜间才进入水层的大型浮游动物^[38-40]。侧线感觉器官是有些鱼类的主要摄食感觉器官。Montgomery等^[41]1985年研究针鱼(*Hyporhamphus ihi*)的摄食习性,发现其食物主要为夜间进入水层的浮游动物。组织学研究表明^[42]针鱼头前部发达的侧线管系统是猎物识别的主要器官。Mackie等^[43]1980年研究欧洲鲷(*Solea solea*)的摄食习性,发现欧洲鲷主要在夜间利用化学感觉摄食,视觉作用不大。Kalmijn^[44]1971年研究小点猫鲨(*Scyliorhinus canicula*)的捕食行为,证实鲨鱼对弱电场非常敏感,并可依靠电觉对泥沙中比目鱼产生的电信号和人工模拟的电信号的感受来进行捕食。凶猛鱼类在晨昏及夜间到浅水底层主要利用视觉和侧线机械感觉捕食,其视网膜由于具有很大的会聚性,光敏感性极高,因而在非常低的照度下也能发挥作用,普拉塔索夫^[33]研究黑海凶猛鱼类(三须鲷、黑海石首鱼等)的捕食行为,发现当照度为0.1~0.01 lx时,它们便开始活跃起来,捕食白天型食浮游生物鱼类(银汉鱼、竹筴鱼等)。食浮游生物鱼类的眼睛在这种低照度下几乎不能起作用,而这些凶猛鱼类则可利用其发达的夜视觉和侧线机械感觉进行捕食。这些凶猛鱼类在视觉被除去后仍能正常摄食。其发达的听觉可用于对猎物的远距离识别和定向。

另外,对于几乎所有不同生态习性的鱼类,觅食时通常都不同程度地利用嗅觉、听觉对食物进行远距离定向,特别是那些快速游泳鱼类,而当它们摄取食物后,一般均利用口咽腔味觉、触觉对食物进行最后识别^[33]。

海水鱼类早期生活阶段的研究是中国鱼类学研究的薄弱环节。近年来,在仔稚鱼生物学和生态学的研究上取得了一些进展,尽管这些工作对鱼类学研究以及鱼类养殖起到了积极的推动作用,但大量工作局

限于形态、生活习性和分类方面的描述。由于过去工作的局限性和研究手段比较落后,即使在生产经验比较丰富的淡水养殖鱼类苗种培育方面,也缺少系统的基础理论来指导和推动生产的发展,更不用说海水养殖所面临的巨大困境了。目前,无论是海水养殖还是淡水养殖,苗种培育期间高死亡率的原因及其预防措施仍是生产实践中迫切需要解决的问题。因此,有必要吸收国外有关的先进理论、技术和方法,紧密结合中国渔业生产实际,深入系统地开展鱼类早期生活阶段摄食行为学的研究。

参考文献:

- [1] 殷名称. 鱼类早期生活史研究与进展[J]. 水产学报, 1991,15(4): 348-358.
- [2] 黎伟新. 仔稚鱼摄食行为研究简述[J]. 水利渔业, 1999,19(5): 6.
- [3] Hunter J R. Feeding ecology and predation of marine fish larvae[A]. Lasker R. Marine fish larvae: Morphology, ecology and relation to fisheries [C]. Seattle: Univ of Washington press, 1981. 34-77.
- [4] 刘晓春,何大仁. 真鲷早期发育阶段行为生态学研究[J]. 热带海洋, 1993,12(3): 17-23.
- [5] 日本水产学会(蔡完其,李思发译), 稚鱼的摄食和发育[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1979. 12-15, 85-90.
- [6] 殷名称. 鱼类仔鱼期的摄食和生长[J]. 水产学报, 1995,19(4): 335-342.
- [7] Ware D M. Behavior of first-feeding Peruvian anchoveta larvae, *Engraulis ringens* [J]. *J Rapp P v Reun Cons int Explor Mer*, 1981,178: 467-474.
- [8] McCullough R D, Stanley J G. Feeding niche dimensions in larval rainbow smelt (*Osmerus mordax*) [J]. *J Rapp P v Reun Cons int Explor Mer*, 1981,178: 352-354.
- [9] 朱成德. 仔鱼的开口摄食期及其饵料综述[J]. 水生生物学报, 1986,10(1): 86-95.
- [10] 高亚辉,傅万里,徐镜波,等. 真鲷早期仔鱼食性转变研究[J]. 台湾海峡, 2000, 19(3): 344-349.
- [11] Helfman G S. Fish behaviour by day, night and twilight[A]. Tong J P. The Behaviour of Teleost fishes[C]. Baltimore Maryland: The Johns Hopkins University Press, 1986. 366-387.
- [12] 雷霖霖. 海水鱼类养殖理论与技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005. 96-101.
- [13] 陈桂梓,殷禄阁,崔兆进. 牙鲆稚鱼摄食量的初步观察[J]. 河北渔业, 1992,2: 12-14.
- [14] 马爱军,柳学周,徐永江,等. 半滑舌鳎早期发育阶段的摄食特性及生长研究[J]. 海洋与湖沼, 2005, 36(2): 130-138.
- [15] 李大勇,刘晓春,何大仁. 真鲷早期发育阶段的摄食节律

- [J]. 热带海洋, 1994, 13 (2): 82-87.
- [16] Mennught D C, Haster A D. Surface schooling and feeding behaviour in the white bass, *Roccus chrysops* (Rafinesque), in Lake Mendocino[J]. **Limnol Oceanogr**, 1961, 6(1): 53-60.
- [17] Lissmann H W, Schwassmann H C. Activity rhythm of an electric fish, *Gymnorhamphichthys bypostormus*[J]. **Ellix Z Vergl Physiol**, 1965, 51 (1): 53-171.
- [18] Davis R E. Daily rhythm in the reaction of fish to light[J]. **Science**, 1962, 137(3528): 430-432.
- [19] John K R, Hunt M. Retinomotor cycles and correlative behaviour in the teleost *Astyanax mexicanus* (Fillipi)[J]. **J Fish Res Board Can**, 1964, 21(2): 591-595.
- [20] Schwassmann H O. Biological rhythms: Their adaptive significance[A]. Ali M A. Environmental Physiology of Fishes[C]. New York: Plenum press, 1980. 613-630.
- [21] Schwassmann H O. Biological rhythms[A]. Hoar W S, Randall D J. Fish Physiology (Vol. 6), Environmental Relation and behaviour[C]. New York: Academic Press, 1971. 371-428.
- [22] Morman R H. Relationship of density to growth and metamorphosis of caged larval sea lampreys, *Petromyzon marinus* Linnaeus in Michigan streams[J]. **J Fish Boil**, 1987, 30: 173-181.
- [23] Batty R S. Effect of light intensity on activity and food searching of larval herring, *Clupea harengus*: a laboratory study[J]. **Mar Biol**, 1987, 94(3): 323-328.
- [24] Blaxter J H S. The rearing of larval fish[A]. Hawkins A D. Aquarium System[C]. London: Academic Press, 1981, 303-325.
- [25] 蔡泽平. 真鲷仔鱼的摄食习性研究[J]. 南海研究与开发, 1998, 1: 6-10.
- [26] 龚小玲, 鲍宝龙, 姜秀凤, 等. 牙鲆仔鱼早期阶段的摄食能力[J]. 水产学报, 2000, 24 (6): 516-521.
- [27] 郑微云, 王桂忠, 郑天凌, 等. 真鲷幼鱼摄食及其影响因素[J]. 海洋科学, 1993, 2: 39-42.
- [28] 赵志模, 郭依泉. 群落生态学原理与方法[M]. 重庆: 科学技术文献出版社, 1990.
- [29] Hunter J R, Kimbrell C. Some aspects of the life history of laboratory-reared Pacific mackerel larvae (*Scomber japonicus*)[J]. **Rap P v Reun Cons int Explor Mer**, 1981, 178: 344.
- [30] Yin M C, Blaxter J H S. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory[J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 1987, 105: 73-83.
- [31] Blaxter J H S. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance[J]. **Trans Am Fish Soc**, 1986, 115: 98-114.
- [32] Blaxter J H S, Staines M. Pure-cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts[J]. **J Mar Biol Asso UK**, 1970, 50: 449-460.
- [33] 梁旭方, 何大仁. 鱼类摄食行为的感受基础[J]. 水生生物学报, 1998, 22 (3): 278-284.
- [34] Dempsey C H. Chemical stimuli as a factor in feeding and intraspecific behavior of herring larvae[J]. **J Mar Biol Ass UK**, 1978, 58: 739-747.
- [35] Townsend C P, Risebrow A J. The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish[J]. **Oecologia**, 1982, 53: 293-295.
- [36] Brawn V M. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*)[J]. **J Fish Res Board Can**, 1969, 26: 583-596.
- [37] Kobayashi H, Fujiwara K. Olfactory response in the yellowtail *Seriola quinqueradiata*[J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 1987, 53: 1717-1725.
- [38] Gladfelter W B. Twilight migrations and foraging activities of the copper sweeper *Pempheris schomburgki* (Teleostei: Pempheridae)[J]. **Mar Biol**, 1979, 50: 109-119.
- [39] Nicol J A C, Zyznar E S. The tapetum lucidum in the eye of the big-eye *Priacanthus arenatus* Cuvier[J]. **J Fish Biol**, 1973, 5: 519-522.
- [40] Wang R T, Nicol J A C, Thurston E L. Studies on eyes of bigeyes (Teleostei: Priacanthidae) with special reference to the tapetum[J]. **Proc R Soc Lond**, 1980, 210B: 499-512.
- [41] Montgomery J C, Saunders A J. Functional morphology of the piper *Hyporhamphus ihi* with reference to the role of the lateral line in feeding[J]. **Proc R Soc Lond**, 1985, 224B: 197-208.
- [42] Saunders A J, Montgomery J C. Field and laboratory studies of the feeding behavior of the piper *Hyporhamphus ihi* with reference to the role of the lateral line in feeding[J]. **Proc R Soc Lond**, 1985, 224B: 209-221.
- [43] Mackie A M, Adron J W, Grant P T. Chemical nature of feeding stimulants for the juvenile Dover sole, *Solea solea* (L.)[J]. **J Fish Biol**, 1980, 16: 701-708.
- [44] Kalmijn A J. The electric sense of sharks and rays[J]. **J Exp Biol**, 1971, 55: 371-383.

(本文编辑：刘珊珊)