

文章编号: 1000-0615(2003)05-0443-07

7 种海洋鱼类的生物能量学模式

唐启升, 孙耀, 张波

(中国水产科学研究院, 黄海水产研究所农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 山东 青岛 266071)

摘要: 根据室内流水实验法, 定量研究了黄、渤海生态系统 7 种鱼类能量收支组分, 并建立了相应的生物能量学模式。7 种海洋鱼类的生物能量学模式显著不同, 并可分为 3 类: (1) 较低代谢和较高生长, 如黑、矛尾虎鱼; (2) 较高代谢和较低生长, 如欧氏六线鱼和黑鲷; (3) 代谢和生长均处于中等水平, 如真鲷、红鳍东方鲀和鲈。其差异原因可能与这 7 种海洋鱼类的生态习性不同相关。与淡水肉食性鱼类比较, 7 种海洋鱼类的代谢能明显偏高, 表明海洋鱼类属于高代谢消耗、低生长效率型鱼类。

关键词: 能量收支; 生物能量学模式; 海洋鱼类

中图分类号: Q959.4; S965.399 文献标识码: A

Bioenergetics models for seven species of marine fish

TANG Qi-sheng, SUN Yao, ZHANG Bo

(Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fisheries Resources of Ministry of Agriculture, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Qingdao 266071, China)

Abstract: Based on flow-through method under the laboratory conditions, the energy budgets were measured and the bioenergetics models were described for seven species of fish distributed in the Bohai Sea and Yellow Sea ecosystem. As a result, the patterns of energy allocation for these seven species of marine fish can be classed into three categories: (1) lower metabolic consumption and higher growth efficiency, e. g. Schlegel's black rockfish and finespot goby; (2) higher metabolic consumption and lower growth efficiency, e. g. black porgy and fat greenling; (3) both metabolic consumption and growth efficiency in medium level, e. g. red seabream, tiger puffer and chub mackerel. The significant difference of energy budgets in these seven species of marine fish is presumably related to the species distinction in their ecological habits. In comparison with freshwater carnivorous fish, the metabolism energy in these seven species of marine fish is higher than that of the average in the relative freshwater species, indicating that the marine fish should be categorized as those of high metabolic consumption and low growth efficiency.

Key words: energy budget; bioenergetics model; marine fish

食物网营养动力学是全球海洋生态系统动力学(GLOBEC)研究的重要议题^[1], 因此, 近海生态系统动力学的重要研究任务之一便是从能量转换的角度去分析食物链/网中主要捕食者与被捕食者之间的定量关系, 进而认识上行或下行控制作用对资源生产的影响, 探讨资源优势种的交替规律及补充机

收稿日期: 2002-10-11

资助项目: 国家自然科学基金重大资助项目(497901001); 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043710)

作者简介: 唐启升(1943-), 男, 辽宁大连人, 研究员, 中国工程院院士, 从事海洋生物资源与生态学研究。Tel: 0532-5822941, E

mail: ysfj@public.qd.sd.cn

制^[2]。显然,要解决上述科学问题,首先需要了解海洋高营养层次重要种类的生物能量学特征。但迄今为止,有关该方面的研究在海洋领域涉及尚较少^[3-7]。

鲈(*Scomber japonicus*)、真鲷(*Pagrus major*)、黑鲷(*Acanthopagrus schlegeli*)、红鳍东方 (*Takifugu rubripes*)、矛尾 虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)、黑 (*Sebastes schlegeli*)和欧氏六线鱼(*Hexagrammos otakii*)是黄渤海区域的重要经济鱼种,也是黄渤海生态系统高营养层次的重要生物种类,其中鲈属中上层鱼类,其余均属底层鱼类。开展本项研究,不仅有助于揭示这些高营养层次重要种类的生物能量学特征,也将为生态系统营养动力学建模以及资源管理与增殖活动提供基础的科学资料。

1 材料与方法

1.1 材料来源与驯养

研究中所采用鲈、真鲷、黑鲷、红鳍东方 、矛尾 虎鱼、黑 和欧氏六线鱼均系在青岛沿岸海域捕获或在临近网箱中养成的当年幼鱼。海洋鱼类饲养困难、死亡率高是本项研究一大难点,因此,7种实验鱼都需要一个较长时间的饲养阶段。首先将实验用鱼置于室内小型水泥池中进行预备性驯养,一般需要15~30d使其摄食趋于正常。此后,将其置于实验水槽中驯养,待其摄食再一次趋于正常后(约需7~10d),才能开始能量收支模拟测定实验。

1.2 实验装置和方法

实验采用室内流水测定方法,其装置见图1。大部分鱼类的实验在0.25m³浅蓝色圆形玻璃钢水槽中进行,只有鲈实验使用了1.0m³的圆形有机玻璃水槽。水槽内流水速率的调节,以槽内水体中DO、NH₄-N、pH值和盐度等化学指标与自然海水无显著差别为准,一般水交换量大于6m³·d⁻¹。实验海水经沉淀和砂滤处理。实验中采用自然光照周期,经遮光处理后的实验最大光强为250lx。

能量收支实验的基本条件如表1所示。由于各实验鱼种的生态习性和适应温度不尽相同^[8,9],实验中尽量选择各鱼种适宜的自然温度。实验周期为15d,实验开始和结束时,分别将鱼饥饿1d后称重,精度为±0.1g,实验期间各种鱼的平均生长量±20g。为使数据具有可比性,实验均在最大摄食水平和用玉筋鱼(*Ammodytes personatus*)作饲料的条件下进行。为了减少实验中饲料的流失量,将玉筋鱼加工成去头和内脏、大小适于实验鱼吞食的鱼段。实验中每天投喂饲料2次,每次投喂后,至下一次投喂前收集残饵和粪便。由于残饵被海水浸泡后有较大幅度的增重,故本文中残饵湿重是其干重经鲜饵料含水量校正后的结果。实验结束后,收集各实验组鱼体、粪便和饲料生物样品,经70℃下烘干、粉碎和全样过20目套筛后,进行能值和生化组成分析;能值是采用热量计(XYR-1)直接测定燃烧能方法测定,总氮与总碳是采用元素分析仪(P-E240C)测定,其它则按《食品卫生理化检验方法》(GB/T5009-1996)进行测定^[10]。

本研究所有实验于1998-2000年在黄海水产研究所青岛水实验室内完成。

1.3 模型与参数计算方法

能量收支分配采用 Warren 和 Davis 提出的基本模型^[11]:

$$C = F + U + R + G \quad (1)$$

式中, C 为从食物中摄取的能量; F 为排粪能; U 为排泄能; R 为代谢能; G 为生长能。

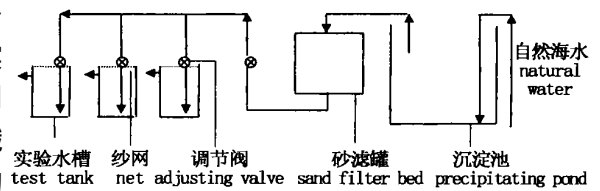


图1 室内流水测定装置

Fig. 1 A schematic diagram of the experiment system

表1 7种海洋鱼类能量收支实验条件

Tab. 1 The conditions of energy budget experiment on seven species of marine fish

鱼种 fish species	实验条件 experiment conditions				
	实验月份 month	温度(°C) temperature	组数 group number	每组尾数 individual number	初始重量(g) initial weight
鲐 <i>S. japonicus</i>	8-9	23.1±0.5	4	6	59.5±9.2
真鲷 <i>P. major</i>	9-10	19.4±0.5	5	5	37.7±6.2
黑鲷 <i>A. schlegeli</i>	9-10	19.8±0.5	5	3	63.4±13.4
红鳍东方 <i>T. rubripes</i>	9-10	19.2±0.9	5	4	35.6±4.5
矛尾 虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	9-10	19.1±0.5	5	2	35.2±9.4
黑 <i>S. schlegeli</i>	10-11	14.7±0.5	4	3	30.5±8.7
欧氏六线鱼 <i>H. otakii</i>	10-11	15.0±1.9	4	20	47.0±6.1

实验期间总摄食能、总排粪能和总生长能的计算公式分别为:

$$C = E_C \cdot [W_C(1 - m_c) / W_a] \cdot t \quad (2)$$

$$F = E_F \cdot (W_F / W_a) \cdot t \quad (3)$$

$$G = E_G \cdot [(1 - m_G)(W_t - W_0) / W_a] \quad (4)$$

式中, E_C 、 E_F 和 E_G 分别为实验鱼、粪便和饲料的能值, m_c 和 m_G 分别为实验鱼和饲料所含的水分, W_t 为实验后鱼的湿重, W_0 为实验前鱼的湿重, W_a 为 $(W_t \pm W_0) / 2$, W_C 为饲料日摄入量的湿重, W_F 为日排粪量的干重, t 为实验时间。

排泄能依据氮收支平衡式计算^[12]:

$$U = (C_N - F_N - G_N) \times 24.8 \quad (5)$$

式中, C_N 为食物中获取的氮; F_N 为粪便中损失的氮; G_N 为鱼体中用于生长的氮; 24.8 为每克氮的能值(kJ)。

代谢能的计算式为:

$$R = C - F - U - G \quad (6)$$

2 结果

2.1 生化组成分析和能量收支组分估算

7种海洋鱼类及其粪便、饲料鱼的生化组成分析测试结果如表2。

表2 7种海洋鱼类及其粪便和饲料鱼的生化组成

Tab. 2 The biochemical compositions in 7 marine fishes together with their feces and food

生物种类 species	样品种类 sample	水分 (%) water content	总氮 (% DW) total nitrogen	总碳 (% DW) total carbon	蛋白质 (% DW) protein	脂肪 (% DW) fat	灰分 (% DW) ash	比能值 (kJ·g ⁻¹ DW) energy content
鲐 <i>S. japonicus</i>	全鱼 fish	69.48	9.18	54.66	57.38	35.14	12.67	26.42
	粪便 feces	-	3.93	21.54	25.46	-	-	13.35
真鲷 <i>P. major</i>	全鱼 fish	68.74	7.99	49.95	49.94	31.72	14.86	24.43
	粪便 feces	-	3.84	30.89	24.00	-	-	18.15
黑鲷 <i>A. schlegeli</i>	全鱼 fish	69.79	8.30	50.87	51.88	27.91	13.27	23.75
	粪便 feces	-	3.18	31.28	19.88	-	-	17.17
红鳍东方 <i>T. rubripes</i>	全鱼 fish	70.36	9.79	49.61	67.44	20.11	14.21	21.29
	粪便 feces	-	4.24	29.58	26.50	-	-	12.99
矛尾 虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	全鱼 fish	66.74	8.96	52.49	56.00	26.90	10.68	23.11
	粪便 feces	-	4.00	32.43	25.00	-	-	13.85
黑 <i>S. schlegeli</i>	全鱼 fish	67.69	9.67	51.96	60.44	25.42	11.73	26.20
	粪便 feces	-	3.10	35.77	19.38	-	-	15.65
欧氏六线鱼 <i>H. otakii</i>	全鱼 fish	76.36	9.98	49.97	68.63	18.32	15.31	20.34
	粪便 feces	-	4.16	30.26	26.00	-	-	13.85
玉筋鱼 <i>A. personatus</i>	鱼段 fish fillet*	69.79	9.17	47.73	57.31	16.80	12.48	22.17

* 示去头和内脏后的玉筋鱼样品; DW, 为干重。* means head off and viscera off; DW-dry weight

根据表2和相关的实验数据,应用公式(2)、(3)和(4)计算出7种海洋鱼类的摄食能、排粪能和生长能如表3,其中鲈的摄食能偏高,欧式六线鱼偏低,表明7种鱼的摄食量有显著差异。

表3 摄食能、排粪能和生长能的测定

Tab. 3 Daily consumed energy, feces energy and growth energy

kJ·kg⁻¹

鱼种 species	C±SD	F±SD	G±SD
鲈 <i>S. japonicus</i>	1305.0±223.4	9.6±0.6	282.3±81.7
真鲷 <i>P. major</i>	490.6±101.9	13.4±4.5	127.7±26.0
黑鲷 <i>A. schlegeli</i>	441.9±31.4	12.1±2.7	65.4±13.2
红鳍东方 <i>T. rubripes</i>	552.1±39.6	53.3±6.5	124.4±39.0
矛尾 虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	555.8±123.2	26.4±9.4	191.5±40.6
黑 <i>S. schlegeli</i>	429.4±10.6	16.1±0.8	197.9±21.5
欧氏六线鱼 <i>H. otakii</i>	246.4±115.5	2.5±1.2	30.9±13.4

依据7种海洋鱼类从食物中摄取氮、粪便中损失氮和用于生长的氮的实测结果,按式(5)计算出排泄氮和排泄能(表4)。表4的实测和计算结果表明:(1)7种海洋鱼类从食物中所摄取的氮多数经排泄和排粪过程排出体外,其中排泄是氮支出的主要过程,约占氮总支出过程的57.1%~87.1%;(2)黑 和矛尾 虎鱼用于生长的氮与摄入氮的比例显著高于其它实验鱼类,约占总摄取氮的30.4%~41.1%,其他鱼类用于生长的氮量较少,约占11.7%~25.6%。

表4 7种海洋鱼类的氮收支量及排泄能估算

Tab. 4 Nitrogen budget and excretion energy

鱼种 species	CN±SD g·kg ⁻¹ ·d ⁻¹	GN±SD g·kg ⁻¹ ·d ⁻¹	FN±SD g·kg ⁻¹ ·d ⁻¹	UN±SD g·kg ⁻¹ ·d ⁻¹	U±SD kJ·kg ⁻¹ ·d ⁻¹
鲈 <i>S. japonicus</i>	5.866±0.926	0.981±0.284	0.028±0.002	4.857±0.685	120.5±17.0
真鲷 <i>P. major</i>	2.029±0.422	0.418±0.085	0.028±0.009	1.583±0.334	39.3±8.3
黑鲷 <i>A. schlegeli</i>	1.828±0.135	0.214±0.032	0.021±0.005	1.593±0.146	39.5±3.6
红鳍东方 <i>T. rubripes</i>	2.238±0.161	0.572±0.179	0.174±0.021	1.492±0.337	37.0±3.8
矛尾 虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	2.299±0.509	0.698±0.294	0.076±0.016	1.525±0.337	37.8±9.2
黑 <i>S. schlegeli</i>	1.776±0.044	0.730±0.079	0.032±0.002	1.014±0.037	25.1±0.9
欧氏六线鱼 <i>H. otakii</i>	1.019±0.478	0.152±0.066	0.007±0.004	0.860±0.412	21.3±10.2

根据表3和表4摄食能、生长能、排粪能和排泄能的研究结果和式6,7种海洋鱼类的代谢能如表5所列,其中鲈鱼的代谢能显著高于其它实验鱼类。

2.2 7种海洋鱼类的生物能量学模式

根据表3~5所列出的7种海洋鱼类的能量收支组分,包括摄食能、排粪能、排泄能、代谢能和生长能,相应的生物能量学模式如表6所列。在能量支出中代谢能是主要组分,生长能其次,在各鱼种之间两者的变动幅度均较大,其代谢能占摄食能的比例为44.3%~79.4%,生长能为10.7%~46.1%;排粪能和排泄能相对较低,除红鳍东方 ($F+U=16.5%$),仅占摄食能的9.6%~11.7%。比较这7个模式,其生物能量学特征可分为3类:(1)较低代谢和较高生长,如黑、矛尾 虎鱼;(2)较高代谢和较低生长,如欧氏六线鱼、黑鲷;(3)代谢和生长均处于中等水平,如真鲷、红鳍东方 和鲈。

表5 代谢能的估算

表6 7种海洋鱼类的生物能量学模式

Tab. 5 The metabolism energy	kJ·kg ⁻¹ ·d ⁻¹
鱼种 species	R±SD
鲈 <i>S. japonicus</i>	892.6±223.4
真鲷 <i>P. major</i>	310.2±66.2
黑鲷 <i>A. schlegeli</i>	324.9±31.4
红鳍东方 <i>T. rubripes</i>	337.4±33.1
矛尾 虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	300.1±69.6
黑 <i>S. schlegeli</i>	190.3±10.8
欧氏六线鱼 <i>H. otakii</i>	191.8±92.0

Tab. 6 Bioenergetics models for 7 marine fish species	模式 models
鱼种 species	
鲈 <i>S. japonicus</i>	100C = 0.8F + 9.2U + 68.4R + 21.6G
真鲷 <i>P. major</i>	100C = 2.7F + 8.0U + 63.2R + 26.0G
黑鲷 <i>A. schlegeli</i>	100C = 2.8F + 8.9U + 73.5R + 14.8G
红鳍东方 <i>T. rubripes</i>	100C = 9.7F + 6.8U + 60.4R + 23.2G
矛尾 虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	100C = 4.8F + 6.8U + 54.0R + 34.5G
黑 <i>S. schlegeli</i>	100C = 3.7F + 5.9U + 44.3R + 46.1G
欧氏六线鱼 <i>H. otakii</i>	100C = 1.0F + 8.9U + 79.4R + 10.7G

3 讨论与结语

目前, 在鱼类生物能量学研究中, 测定排泄能和代谢能主要采用两种方法: 一种是通过排泄和呼吸实验直接测定得到的; 另一种是根据其他能量收支组分的实测结果应用氮收支和能量收支平衡关系计算所得^[13, 14]。考虑到海洋鱼类对环境变化较为敏感以及驯养和实验操作困难等原因, 本研究采用了后一种测定方法。这个方法虽然比较间接, 但是, 它避免了由于应用排泄和呼吸实验测定排泄能和代谢能对鱼类生长实验的干扰, 以及环境变化对生长实验所产生的误差, 这种误差往往难以估算。另外, 鱼类的排泄和代谢量取决于摄食量, 当食物不受限制时, 鱼类摄食量呈波浪式变化^[15-17], 应用直接测定法仅能测定某一时间段内的排泄能和代谢能, 若以其作为整个生长实验期间的平均结果将不可避免地带来误差, 也不尽合理。因此, 在新的测定方法未产生之前, 间接法较适用于海洋鱼类排泄能和代谢能的估算。许多研究结果表明, 鱼类的生物能量学模式受年龄、摄食水平等生理生态因子的显著影响^[18-21]。为了便于各鱼种之间生物能量学模式的比较, 在本研究中, 年龄选择相同发育期的当年幼鱼, 饵料种类为 7 种实验鱼类的主要天然饵料生物——玉筋鱼, 摄食均在最大摄食水平的条件下进行。Cui 和 Wootton^[14] 依据对不同温度下真鲷 (*Phoxinus phoxinus*) 的能量分配模式研究结果, 以及文献中的一些间接证据, 提出了摄食不受限制时, 鱼类食物能分配于能量收支各组分的比例不受温度影响的假设, 淡水鱼类南方鲷和草鱼能量收支的研究支持了这一假设^[22, 23]; 但上述假设却似乎并不适于海洋鱼类。对真鲷、黑鲷等海洋鱼类的研究表明, 在摄食不受限制的实验条件下, 其能量分配模式受温度影响显著^[24, 25]。因此, 本研究在设置不同鱼类实验温度时, 根据各鱼种的生态习性, 尽可能选择适宜其生长的温度, 以便使各实验鱼种的能量收支测定结果能够在相对一致的条件下进行比较。

本研究结果表明, 7 种海洋鱼类的生物能量学模式有显著差异, 种间代谢能的变化是产生这种差异的主要原因。这个特征可能与海洋鱼类的生态习性差异较大有关。在本研究的 7 种鱼类中, 有 6 种同属底层肉食性鱼类, 但其生态习性则各不相同。黑 和矛尾 虎鱼平常游动较少, 从食物中摄取的能量较少被用于活动代谢上, 因此, 黑 和矛尾 虎鱼属于低消耗、高生长型鱼类。真鲷具有显著的集群洄游和游动觅食特征, 活动代谢量相对较大, 故其能量收支中代谢能分配率较高。黑鲷的集群洄游和游动觅食特征更明显, 且在实验期间黑鲷具有较明显的追逐和互残现象, 这些因素都必然增大其活动代谢量, 从而使黑鲷代谢能分配率显著高于真鲷。欧氏六线鱼是附礁生活的鱼类, 实验环境与生存环境上的较大差距导致其经常处于惊恐状态, 这可能是欧氏六线鱼代谢能分配率在所有 7 种实验鱼类中最高的主要原因。鲈鱼属典型的中上层鱼类, 具有强烈的集群洄游和游动觅食特征, 虽然上述特征在室内个体实验中表现不象天然状态下那么明显, 但仍可用来解释其代谢分配能偏高的现象。这里需要指出, 由于条件限制, 室内实验可能会影响某些鱼种(如鲈和六线鱼)的代谢活动, 应探索新的方法(如应用现场实验)进一步校正所得到的能量学参数。

本研究也揭示了海洋鱼类生物能量学的另一个特征, 即在能量支出组分中, 代谢是影响生长能分配的主要因素, 两者具有较高的相关性($r = -0.98$, $P < 0.01$), 较有代表性的实验鱼种是鲈和黑 。如表 3、5 和 6 的研究结果所示, 虽然鲈的摄食量较大(其摄食能值约为其它实验鱼种的 2.3~5.3 倍), 但因代谢消耗的能量太多(约为其它实验鱼种的 2.6~4.7 倍), 故其用于生长的能量相对较低; 黑的摄食量在 7 种实验鱼种中是比较低的, 但它的生长能却比较高, 仅次于矛尾 虎鱼, 这是因为在摄食能中用于代谢消耗的能量比较少, 而能够有更多的能量用于生长。当然, 也有例外情况出现——其它因素也会对生长能分配有所影响, 但影响较小, 如红鳍东方 属于代谢消耗偏低的鱼类, 但因排粪能偏高, 影响了生长能的分配, 在 7 种实验鱼类中它的生长能处于中等水平。上述分析也基本解释了为什么海洋鱼类种间的生态转换效率有显著差异^[26], 也就是说因为种间代谢特征的不同影响了生长能分配, 从而导致了种间生态转换效率的显著差异。

崔奕波等^[27]建立了 13 种淡水鱼类的平均能量收支模式: $100A = 60R + 40G$, 其中 A 为同化能($A = C - F - U$), 相应的 7 种海洋鱼类(表 7)的平均能量收支式为 $100A = 71.5R + 28.5G$ 。两个收支式有明

显差异,且主要表现在海洋鱼类同化能中用于代谢的比例偏高,而用于生长的比例明显较低。由于两种平均模式都是在最大摄食水平下得到的,且本研究中还注意了实验鱼的适宜生长温度、相近的生长发育阶段和相同的饵料等实验条件的选择,所以,基本可以排除因实验条件不同而造成两种平均模型的显著差异。海洋鱼类与淡水鱼类的生存环境和生态习性都存在着很大差异,海洋环境的特殊性使得海洋鱼类需要有较多的能量用于体内代谢活动,从而降低了生长效率。因此,与淡水鱼类相比,7种海洋鱼类的能量收支属于高代谢消耗和低生长效率类型。

表7 以同化能表示的7种海洋鱼类能量收支

Tab.7 Budget models expressed by assimilation energy

鱼种 species	模式 models
鲐 <i>S. japonicus</i>	1004 = 76.0R + 24.0G
真鲷 <i>P. major</i>	1004 = 70.8R + 29.2G
黑鲷 <i>A. schlegeli</i>	1004 = 83.2R + 16.8G
红鳍东方 <i>T. rubripes</i>	1004 = 72.2R + 27.8G
矛尾 虎鱼 <i>C. stigmatias</i>	1004 = 61.1R + 38.9G
黑 <i>S. schlegeli</i>	1004 = 49.0R + 51.0G
欧氏六线鱼 <i>H. otaki</i>	1004 = 88.1R + 11.9G

感谢陈超、刘忠强和于宏等为本研究实验鱼采集和驯养提供的建议和帮助。

参考文献:

- [1] Anon. Global ocean ecosystem dynamics (GLOBEC): Implementation plan[R]. IGBP Report 47 (GLOBEC Report 13), Stockholm: IGBP Secretariat, 1999.
- [2] Tang Q S, Su J L. Study on ecosystem dynamics in China coastal ocean I. Key scientific questions and development strategy[M]. Beijing: Science Press, 2000. [唐启升, 苏纪兰. 中国海洋生态系统动力学研究 I. 关键科学问题和发展战略[M]. 北京: 科学出版社, 2000.]
- [3] Hansen M J, Boisclair S B, Brandt S W, et al. Applications of bioenergetics models to fish ecology and management: where do we go from here? [J] Trans Amer Fish Soc, 1993, 122(5): 1019.
- [4] Ney J J. Bioenergetics modeling today: growing pains on the cutting edge[J]. Trans Amer Fish Soc, 1993, 122: 736.
- [5] Boisclair D T, Sirois P. Testing assumptions of fish bioenergetics models by direct estimation of growth, consumption, and activity rates[J]. Trans Amer Fish Soc, 1993, 122: 784.
- [6] Hop H, Tonn W M, Welch H E. Bioenergetics of Arctic cod at low temperatures[J]. Can J Fish Aqua Sci, 1997, 54: 1772.
- [7] Tang Q S. Strategies of research on marine food web and trophodynamics at high trophic levels[J]. Mar Fish Res, 1999, 20(2): 1-6. [唐启升. 海洋食物网与高营养层次营养动力学研究策略[J]. 海洋水产研究, 1999, 20(2): 1-6.]
- [8] Deng J Y, Meng T X, Ren S M, et al. Species composition, abundance and distribution of fishes in the Bohai Sea[J]. Mar Fish Res, 1988, (9): 11-89. [邓景耀, 孟田湘, 任胜民, 等. 渤海鱼类种类组成及数量分布[J]. 海洋水产研究, 1988, (9): 11-89.]
- [9] Zhao C Y, Liu X S, Zeng B G, et al. Marine fisheries resources of China[M]. Zhejiang: Science and Technology Press, 1987. 23-130. [赵传, 刘效舜, 曾炳光, 等. 中国海洋渔业资源[M]. 浙江: 科学技术出版社, 1987. 23-130.]
- [10] Anon. Method of food hygienic analysis, physical chemical section section (GB/T5009-1996) [S]. Beijing: Chinese Standard Press, 1997. 17-24. [食品检验方法—理化部分 (GB/T 5009-1996) [S]. 北京: 中国标准出版社, 1997. 17-24.]
- [11] Warren C E, Davis G E. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish[A]. T biological basis of freshwater fish production (S D Gerking, ed.) [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1967. 175-214.
- [12] Cui Y, Liu X, Wang S. Growth and energy budget of young grass carp, *Ctenopharyngodon idella* Val., fed plant and animal diets[J]. J Fish Biol, 1992, 41: 231.
- [13] Elliott J M. Energy losses in the waste products of brown trout (*Salmo trutta* L.) [J]. J Anim Ecol, 1976, 45: 561-580.
- [14] Cui Y, Wootton R J. Parrem of energy allocation in the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) (Pisces: Cyprinidae) [J]. Funct Ecol, 1988, 2: 57-62.
- [15] Cui Y. Bioenergetics and growth of a teleost, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) [D]. Ph D thesis, University of Wales, Aberystwyth. 1987.
- [16] Farbridge K J, Leatherland J F. Lunar cycles of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, growth and feeding[J]. J Exp Biol, 1987, 129: 165-178.
- [17] Wagner G F, McKeown B A. Cyclical growth in juvenile rainbow trout[J]. Can J Zool, 1985, 63: 2473-2474.
- [18] Cui Y, Hung S S O, Zhu X. Effect of ration and body size on the energy budget of juvenile white sturgeon[J]. J Fish Bio, 1996, 49: 863-876.
- [19] Sun Y, Zhang B, Tang Q S. Effect of ration and food species on energy budget of *Sabastodes fuscescens* [J]. Mar Fish Res, 2001, 22(2): 32.

- 37. [孙 耀, 张 波, 唐启升. 摄食水平和饵料种类对黑 能量收支的影响[J]. 海洋水产研究, 2001, 22(2): 32- 37.]
- [20] Sun Y, Zhang B, Guo X W, et al. Effect of body weight on energy budget of *Sabastodes fuscescens*[J]. Mar Fish Res, 1999, 20(2): 66- 70.
[孙 耀, 张 波, 郭学武, 等. 体重对黑 能量收支的影响[J]. 海洋水产研究, 1999, 20(2): 66- 70.]
- [21] Xie Q S, Cui Y B, Yang Y X. Effect of body weight on growth and energy budget of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*[J]. Aquac, 1997, 157: 25- 34.
- [22] Cui Y, Chen S, Wang S. Effect of temperature on the energy budget of the grass carp, *Ctenopharyngodon idellus* Val [J]. Oceano et Limno Sinica, 1995, 26(2): 16- 174. [崔奕波, 陈少莲, 王少梅. 温度对草鱼能量收支的影响[J]. 海洋与湖沼, 1995, 26(2): 169- 174.]
- [23] Xie X. Pattern of energy allocation in the southern catfish, *Silurus meridionalis*[J]. J Fish Biol, 1993, 42(2): 197- 207.
- [24] Sun Y, Zhang B, Guo X W, et al. Effect of temperature on energy budget of *Pagrosomus major*[J]. Mar Fish Res, 1999, 20(2): 54- 59.
[孙 耀, 张波, 郭学武, 等. 温度对真鲷(*Pagrosomus major*) 能量收支的影响[J]. 海洋水产研究, 1999, 20(2): 54- 59.]
- [25] Sun Y, Zhang B, Guo X W, et al. Effect of temperature on energy budget of *Sparus macrocephalus*[J]. Acta Ecol Sin, 2001, 21(2): 186- 190. [孙 耀, 张 波, 郭学武, 等. 温度对黑鲷(*Sparus macrocephalus*) 能量收支的影响[J]. 生态学报, 2001, 21(2): 186- 190.]
- [26] Tang Q S, Sun Y, Guo X W, et al. Ecological conversion efficiencies of 8 fish species in Yellow Sea and Bohai Sea and main influence factors [J]. J Fish China, 2002, 26(3): 193- 225. [唐启升, 孙 耀, 郭学武, 等. 黄渤海 8 种鱼类的生态转换效率及其影响因素[J]. 水产学报, 2002, 26(3): 193- 225.]
- [27] Cui Y, Liu J. Comparison of energy budget among six teleosts III. Growth rate and energy budget[J]. Comp Biochem Physiol, 1990, 97A: 381.