

文章编号: 1004-7271(2007)03-0269-06

网箱养殖大黄鱼对颜色和光强的行为反应

方金¹, 宋利明¹, 蔡厚才², 张禹¹, 叶鹏²

(1. 上海水产大学海洋学院, 上海 200090;

2. 浙江省平阳县南麂岛开发有限公司, 浙江 平阳 325401)

摘要:2005年3月19日-2005年5月22日在浙江省平阳县南麂岛开发有限公司所属的南麂岛综合育苗场进行实地测量以及试验,通过用绿色、白色、红色、黄色、蓝色共5种颜色的光,并且以100 lx、200 lx、300 lx、400 lx、500 lx共5档照度作为刺激源,同时还用7种颜色的网片(黑色、蓝色、绿色、橙色、白色、青绿色、红色)作为刺激源,把实验水池按照离光源的不同距离共分为4个区域,观测大黄鱼对各种刺激的反应。结果表明:大黄鱼对于不同颜色网片的反应有极显著性差异($P < 0.01$),大黄鱼穿过蓝色网片、绿色网片的比例分别为64.97%、52.68%,比其它颜色网片的比例高。在对各颜色光及不同光源照度的反应实验中,5种颜色对大黄鱼的分布无显著性($P > 0.05$)影响,4个区域对大黄鱼的分布有极显著性($P < 0.01$)影响。大黄鱼趋于照度较高区域(0.5~500 lx)比趋于照度较低区域(0~0.5 lx)有显著性差异($P < 0.05$)。发现在照度较高的区域内,大黄鱼对光源照度为300 lx的蓝光或200 lx的绿光有一定的正趋向性。

关键词:网箱养殖; 大黄鱼; 颜色; 光强度; 行为反应

中图分类号: S 971 文献标识码: A

Reactions of cage-cultured large yellow croaker (*Pseudosciaena crocea*) to colors and illumination intensities

FANG Jin¹, SONG Li-ming¹, CAI Hou-cai², ZHANG Yu¹, YE Peng²

(1. College of Marine Science & Technology, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China;

2. Pingyang Nanji Island Development Co. Ltd, Pingyang 325401, China)

Abstract: In this paper, we collected data of *Pseudosciaena crocea* in the breeding farm of Nanji Island Development Co., Ltd. - Pingyang Zhejiang in Nanji Island from March 19, 2005 to May 22, 2005. The experimental pond was separated into 4 areas according to the distance from the light source. By 5 kinds of lights (5 colors: green, white, red, yellow, blue; 5 kinds of illumination intensities: 100 lx, 200 lx, 300 lx, 400 lx, 500 lx) and 7 kinds of nets (black, blue, green, orange, white, bluish green, red) to stimulate *Pseudosciaena crocea*, their reactions were observed. The results showed that: (1) The reactions to the differences among 7 kinds of nets were highly significant ($P < 0.01$). The percentage of *Pseudosciaena crocea* swimming through blue and green nets were 64.97%, 52.68%, respectively; which was higher than other nets. (2) In the experiment of lights, 5 kinds of colors were not significantly different ($P > 0.05$) to the

收稿日期: 2006-05-09

基金项目: 浙江省平阳县南麂岛开发有限公司资助(技04-49); 温州市科技发展计划项目(S2004B024); 上海市重点学科建设项目(T1101)

作者简介: 方金(1983-), 男, 浙江兰溪人, 硕士研究生, 专业方向为鱼类行为学。E-mail: jfang@stmail.shfu.edu.cn

通讯作者: 宋利明, E-mail: lmsong@shfu.edu.cn

distribution of *Pseudosciaena crocea*. The 4 areas were significantly different ($P < 0.01$) to the distribution of *Pseudosciaena crocea*. The differences between *Pseudosciaena crocea*'s trend to higher illumination intensities area (0.5–500 lx) and trend to lower illumination intensities area (0–0.5 lx) was significant ($P < 0.05$). In the higher illumination intensities area, the *Pseudosciaena crocea* had positive tendency to 300 lx of blue light and 200 lx of green light.

Key words: cage culture; *Pseudosciaena crocea*; colors; illumination intensities; reactions

近年来,我国海水网箱养殖业发展迅速。在我国各种类型的海水养殖网箱总数已超过 100 万个。海水网箱养殖的鱼类有 30 多种,年产量约 30 万吨^[1]。海水网箱养殖已成为我国海水养殖的支柱产业之一。但是,我国在网箱养殖配套设施的研发方面则比较滞后,机械化和自动化程度均较低。鱼类分级与活鱼起捕设备是亟待解决的问题之一。为了解决大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*)在深水网箱养殖过程中及销售时的分级问题,有必要对其行为习性进行研究。虽然国内外有关鱼类在光场中的行为反应已有较多的研究^[2-8],对大黄鱼的遗传、养殖技术、防治鱼病等方面也有较多的研究^[9],而大黄鱼对各种颜色及不同的光强度的行为反应的研究尚未见报道。本文将研究大黄鱼对不同颜色的网片、不同颜色的光强度的反应,为设计起捕和分级渔具,得出相应的渔法,提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 实验用鱼

2005 年 4 月 7 日捕自平阳县南麂岛开发有限公司的深水网箱。

(1) 对不同颜色网片的反应:共 51 尾,其中对其随机抽测了 10 尾的参数,体长范围为 176~264 mm,平均体长为 222.4 mm,体重范围为 80~270 g,平均体重为 164.2 g。

(2) 对不同颜色以及光强度的反应:共 17 尾,体长范围为 176~264 mm,平均体长为 226.5 mm,体重范围为 80~270 g,平均体重为 163.8 g。

1.1.2 实验场所

平阳县南麂岛开发有限公司综合育苗场的室内水池,4.7×4.8×1.8 m,实验时水温为 18.6℃(±0.1℃),盐度为 29~30(±0.1)。

(1) 对不同颜色网片反应的实验:水深在 0.90~1.10 m 之间。

(2) 对不同颜色、强度光反应的实验:水深在 0.40 m 左右。

1.1.3 实验器材

(1) 实验网:长 5.26 m,高 1.17 m(图 1)。采用了小网目红色网衣,使大黄鱼不能穿越而起到屏障作用。网目大小 $2a = 54.0$ mm,网线直径 $d = 1.10$ mm,三股;横向目数 165 目,纵向目数 33 目;圆柱形塑料泡沫浮子,直径 0.17 m,厚 0.07 m,单个重 79.4 g,净浮力为 1508.7 g,共 14 个;钢管沉子,外径 0.027 m,内径 0.021 m,长 0.08 m,单个重 141.1 g,共 33 个,均匀分布。网衣在水池中呈直立状,底网贴底。

(2) 实验水下灯罩:上海联荣电器灯具厂制,不锈钢。

(3) 水下灯:额定功率 25 W,发出绿色(波长约 525 nm)、白色(波长 400~750 nm)、红色(波长约 625 nm)、黄色(波长约 596 nm)、蓝色(波长约 475 nm)5 种颜色普通灯泡,额定电压 230 V,光强度可用调压器调节电压来控制。

(4) 水下照度计:上海嘉定学联仪表厂生产,型号 ZDS-10F-2D,量程 0.1~2×10⁵ lx,精度为 0.1 lx,误差为 ≤ ±4%。

1.2 实验方法

(1) 对不同颜色网片的反应:在 1.1.3(1)中的红色网衣中间剪掉一块网片,其大小为 1.00×0.98 m,

装上其他不同颜色网片(黑色、蓝色、绿色、橙色、白色、青绿色、红色 7 种颜色),网目尺寸同红色网衣,并在这些网片上剪断几个网目的目脚,“洞”即形成较大尺寸的网目(使鱼可以穿越),如图 1 所示,拖动网具,包围鱼群,缩小鱼类可活动的空间,促使鱼从“洞”中穿过,观测大黄鱼在胁迫的状态下穿越哪种颜色网片的比例最高,连续观测 5 min,记录大黄鱼从该“洞”中穿过的尾数以及未从该“洞”中穿过的鱼的尾数,每种网片试验三次,每次试验间隔 10 min。

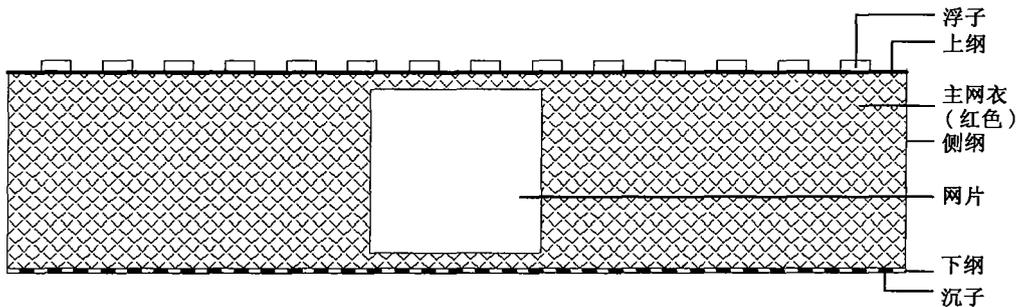


图 1 实验网具示意图

Fig. 1 The sketch of experimental gear

(2)对不同颜色以及光强度的反应:本实验于 5 月 12-21 日进行。魏开建等^[8]给出了水中光照度与距离的关系,呈显著的幂函数曲线相关,利用调压器,保证在 0.40 m 水深的水体中正面距灯具 0.05 m 处的照度相同,采用五档照度,分别为 100 lx、200 lx、300 lx、400 lx、500 lx。采用蓝(波长约 475 nm)、绿(波长约 525 nm)、红(波长约 625 nm)、黄(波长约 596 nm)、白(波长 400~750 nm)色的光进行实验,灯具固定在池底,灯光沿池底水平方向照射,光弧约为 110°,观察大黄鱼的反应情况。

为防止外界光线的干扰,本实验在晚上进行,一个晚上做一种光的实验。实验前在池底已划好区域,共分 4 个区域,整个实验中记录大黄鱼的分布情况。区域分布见图 2。每档照度实验时间为 5 min,每隔 1 min 记录一次数据,得到 5 种颜色光在不同照度下,大黄鱼 5 min 内通过各区的尾数以及记录每 1 min 后大黄鱼在水池的分布情况(单位面积下大黄鱼在水池分布的尾数)。中间间隔 20 min,同种光颜色实验重复 2 次。

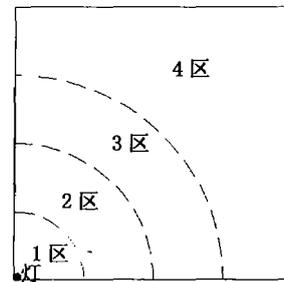


图 2 区域分布图

Fig. 2 Area distribuion

1.3 数据处理

采用 DPS 软件,利用方差分析(ANOVA)来检验,并采用 Duncan's 多重比较分析^[10]。

2 结果

2.1 大黄鱼对不同颜色网片的反应

大黄鱼穿越 7 种不同颜色网片的比例见表 1。大黄鱼穿越 7 种不同颜色网片的比例从高到低的顺序为:蓝色(64.97%)>绿色(52.68%)>橙色(46.27%)>红色(39.06%)>白色(27.72%)>青绿色(14.11%)>黑色(10.51%)。经方差分析得到,大黄鱼对于不同颜色网片的反应有极显著性差

表 1 大黄鱼穿越 7 种不同颜色网片百分比
Tab. 1 The percentage of *Pseudosciaena crocea* swimming through seven kinds of nets %

网片颜色	组别			平均值
	1	2	3	
黑色	10.26%	12.20%	9.09%	10.51%
蓝色	67.74%	53.49%	73.68%	64.97%
绿色	75.00%	41.86%	41.18%	52.68%
橙色	52.50%	40.48%	45.83%	46.27%
白色	31.82%	17.14%	34.21%	27.72%
青绿色	13.89%	11.76%	16.67%	14.11%
红色	29.27%	36.73%	51.16%	39.06%

异($P < 0.01$)。穿越蓝色网片与穿越黑色、白色、青绿色、红色网片相比有显著性差异($P < 0.05$),穿越蓝色网片与穿越绿色、橙色网片相比差异不显著($P > 0.05$);穿越绿色网片与穿越黑色、白色、青绿色网片相比有显著性差异($P < 0.05$),穿越绿色网片与穿越红色网片、橙色网片相比差异不显著($P = 0.456$)。大黄鱼对蓝色、绿色网片有较好的穿越能力。

2.2 大黄鱼对不同颜色、不同照度光的反应

2.2.1 光实验过程中,大黄鱼通过1区的情况

1 min 内通过1区尾数见表2。绿光下,大黄鱼通过1区的尾数总体较高。红光、白光下,稍低。经方差分析(100~400 lx 四组数据)表明,5种颜色光对大黄鱼通过1区有极显著性($P < 0.01$)影响,4种光源照度对大黄鱼通过1区有显著性($P < 0.05$)影响。绿光与红光、黄光、白光相比,大黄鱼通过1区尾数有显著性差异($P < 0.05$),绿光与蓝光相比无显著性差异($P > 0.05$);蓝光与红光相比,大黄鱼通过1区尾数有极显著性差异($P < 0.01$),蓝光与黄光、白光相比无显著性差异($P > 0.05$)。300 lx 的光源与200 lx、400 lx 光源相比,大黄鱼通过1区尾数有显著性差异($P < 0.05$)。在光源照度300 lx 下,大黄鱼在绿光(7.0尾)、蓝光(7.8尾)实验情况下,通过1区的尾数是其它颜色光下通过1区尾数的1.5倍左右。大黄鱼对300 lx 的绿光光源、蓝光光源正趋向性反应最为明显。

表2 各颜色光在不同光源照度下,通过1区的尾数
Tab.2 The individuals of *Pseudosciaena crocea* swimming through area 1 in the different illumination intensities with different colors

光源照度 lx	绿光	红光	黄光	白光	蓝光
100	6.8	3.8	4.4	3.8	6.0
200	6.0	3.8	4.6	4.4	4.2
300	7.0	4.4	5.0	5.6	7.8
400	5.8	3.2	4.8	5.2	4.2
500	6.8	4.4	5.8	4.8	-

2.2.2 光实验过程中,大黄鱼在各区的分布情况

每一档光强下,各区分布尾数的趋势线都是呈现倒三角形,即1区、4区分布尾数较高,2区、3区分布尾数较低,平均约为1区、4区分布尾数的1/3(表3)。

表3 5种光在不同的光照度下,单位面积大黄鱼分布的平均尾数
Tab.3 The average individuals of *Pseudosciaena crocea* in the 5 different illumination intensities with 5 different colors

光源照度 lx	区域	绿光	白光	红光	黄光	蓝光
100	1(0.5~100 lx)	2.04	2.04	1.78	2.04	2.04
	2(0.2~0.5 lx)	0.85	0.76	0.68	0.76	0.76
	3(0.1~0.2 lx)	0.51	0.31	0.46	0.46	0.41
	4(0~0.1 lx)	1.28	1.39	1.37	1.32	1.34
200	1(1.0~200 lx)	3.06	2.04	2.55	1.02	1.78
	2(0.4~1.0 lx)	0.68	0.76	0.59	0.93	0.68
	3(0.1~0.4 lx)	0.46	0.51	0.51	0.36	0.56
	4(0~0.1 lx)	1.25	1.30	1.30	1.41	1.32
300	1(1.5~300 lx)	2.80	1.78	2.55	1.78	3.57
	2(0.6~1.5 lx)	0.34	0.59	0.51	0.85	0.34
	3(0.2~0.6 lx)	0.46	0.36	0.41	0.31	0.46
	4(0~0.2 lx)	1.37	1.43	1.37	1.39	1.30
400	1(2.0~400 lx)	2.04	2.80	1.78	1.78	1.27
	2(0.8~2.0 lx)	0.68	0.68	0.51	0.59	0.42
	3(0.3~0.8 lx)	0.46	0.61	0.31	0.51	0.71
	4(0~0.3 lx)	1.34	1.21	1.48	1.37	1.37
500	1(2.5~500 lx)	1.78	2.04	1.02	1.78	-
	2(1.0~2.5 lx)	1.19	0.76	0.42	0.42	-
	3(0.4~1.0 lx)	0.61	0.56	0.71	0.66	-
	4(0~0.4 lx)	1.16	1.28	1.39	1.34	-

经分析,5种颜色对大黄鱼的分布无显著性($P > 0.05$)影响,4个区域对大黄鱼的分布有极显著性

($P < 0.01$)影响。光源照度 100 lx 下,4 个区域两两之间都有极显著性差异($P < 0.01$)。光源照度 200 lx 下,1 区与 2 区、3 区、4 区有显著性差异($P < 0.05$)。光源照度 300 lx 下,除了 2 区和 3 区之间无显著性差异($P > 0.05$),其它各区两两之间有显著性差异($P < 0.05$)。光源照度 400 lx 下,除 1 区和 4 区、2 区和 3 区外,其它各区之间有极显著性差异($P < 0.01$)。光源照度 500 lx 下,1 区与 2 区、3 区有极显著性差异($P < 0.01$),1 区与 4 区无显著性差异($P > 0.05$)。

可以得到,大黄鱼趋于照度较高区域(0.5 ~ 500 lx)比趋于照度较低区域(0 ~ 0.5 lx)有显著性差异($P < 0.05$)。还有,蓝光在 300 lx 时,大黄鱼在 1 区的分布尾数最高(3.57 尾/ m^2),为池内平均分布尾数(1.06 尾/ m^2)的 3 倍多;绿光在 200 lx 时,大黄鱼在 1 区的分布尾数为 3.06 尾/ m^2 ,接近池内平均分布尾数(1.06 尾/ m^2)的 3 倍(图 3)。说明 200 lx 的绿光光源下以及 300 lx 的蓝光光源下,大黄鱼在 1 区分布尾数相对较高,正趋向性较为明显。

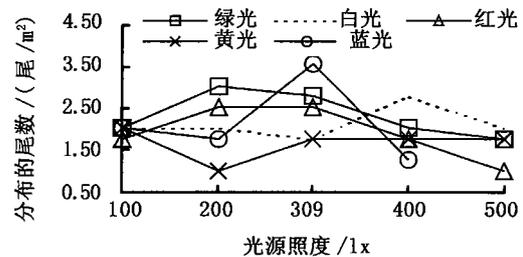


图 3 在五个光源照度下,大黄鱼在 1 区分布的尾数
Fig. 3 The individuals of *Pseudosciaena crocea* distributing in area 1 in the different illumination intensities with different colors

3 讨论

3.1 大黄鱼对不同颜色网片的反应

整个实验过程中大黄鱼对各种颜色网片的反应不一样,估计大黄鱼具有一定的辨色能力。大黄鱼穿越不同颜色网片的尾数比例有极显著性差异($P < 0.01$)。穿越蓝色网片的比例最高,绿色网片次之,说明蓝色、绿色的网片对大黄鱼阻拦效果较差。蔡厚才等^[11]认为,网片对鱼的阻拦效果与网片颜色有着密切的关系,背景颜色是一个极为重要的因素,一般来说,网片颜色与背景颜色的对比度越小,网片对鱼的阻拦效果就越差。蓝、绿色网片对大黄鱼的阻拦效果比较差,可能就是因为蓝、绿色网片在海水中的对比度比较小。神田等^[12]认为,网片对竹筴鱼、麦鳮、鲤的阻拦效果随网片的颜色而异,红色网片阻拦效果最大,黄色次之,蓝绿色最小。神田等^[12-13]通过野外水池实验发现,红色网片对虹鳟的阻拦效果最好,橙、黄色次之,蓝色再次,蓝绿色最差。小池等^[14]曾用 3 种不同颜色的流刺网做过野外水池实验,结果表明,在白天褐色网片对虹鳟、美洲红点鲑的阻拦效果最大,青灰色次之,蓝绿色最小;在黎明、傍晚及夜间褐色网片的阻拦效果仍最大,但蓝绿色网片的阻拦效果比青灰色网片大。小池^[15]还进一步用以上流刺网进行了海上生产调查,结果发现青灰色及蓝绿色刺网的渔获量明显高于褐色刺网。这些研究结果也均表明蓝绿色网片对鱼的阻拦效果最差。

3.2 大黄鱼对不同颜色、不同照度光的反应

在光反应实验中,鱼体体长与水池长度之比约为 1 : 20,鱼体体积与实验水体体积之比约为 1 : 30 000,而实验鱼仅有 17 尾,可见大黄鱼在水池内的密度是相当小的,大黄鱼的活动空间很大。没有灯光照射下,大黄鱼可以在 4 个区内自由游动,池内 4 个区单位面积下分布的几率理论上是相等的。因此,可以通过观察大黄鱼通过各区的尾数及在各区的分布尾数来推测其对不同颜色、不同照度光产生的反应情况。

大多数鱼的视觉光谱范围大约在 400 ~ 750 nm 之间^[16],本次试验各色光的光谱都在此范围内。实验中,大黄鱼在一定时间内通过蓝、绿光下 1 区的尾数也比其它颜色光下多,而且在 1 区的分布尾数较多(特别是在 200 lx、300 lx 照度下),说明大黄鱼对蓝、绿色光正趋向反应比较明显。推测与大黄鱼平时生活环境中的光颜色有关。大黄鱼平时生活在水的中下层,太阳光由于海水的吸收作用随着水深增加长波段光很快就会消失,而只剩下蓝绿色光波,所以大黄鱼更习惯于蓝绿色光环境。这与上述网片实验结果也是相一致的。此外,实验中,5 种颜色光对大黄鱼的分布无显著性($P > 0.05$)影响,这并非说明大黄鱼对不同颜色光的反应完全相同,而只能认为在同一种颜色光下,大黄鱼在水池中的分布和活动主

要受照度大小所支配。大黄鱼趋于照度较高区域(0.5~500 lx)比趋于照度较低区域(0~0.5 lx)有显著性差异($P < 0.05$)。相对暗环境来说,大黄鱼更喜欢趋于照度较高的区域。野生大黄鱼通常栖息于水深60 m以内的近海中下层^[9],是一种喜暗的鱼类,但是网箱养殖大黄鱼栖息于水深8 m内的水层。网箱养殖大黄鱼栖息环境的照度比野生大黄鱼栖息环境的照度高。环境的改变可能导致大黄鱼习性有了一定的改变,适应了照度较高的生活环境,以致得到该结果。这从深水网箱养殖大黄鱼在夏天的正午阳光照射下也能上浮摄食这一现象可得到进一步证实。

3.3 下一步实验及改进

在颜色网片实验中,仅仅是7种颜色间的变化,可以增加一组(不加网片,空着)与由7种不同颜色网片组成的实验网进行对比实验来进行观测。这样更能说明大黄鱼对颜色的选择性,以及可以观测其分别对有无物体的视觉反应。还有,实验中,采用人为胁迫的方式进行驱赶,不能客观反映出大黄鱼对颜色的喜好程度。所以此实验中大黄鱼对蓝色、绿色网片有明显的正趋向性的结果仅在胁迫状况下得到。

实验中,未做大黄鱼对超过500 lx光的反应情况,未得到大黄鱼最敏感的光强范围,今后需要进一步测试大黄鱼的最适照度范围。本试验也未获得大黄鱼最敏感的光的波段和波长,是呈单峰还是多峰等均需进一步研究。

实验中,大黄鱼受到光源的刺激,往光源方向游动,然后在光源附近徘徊,适应该环境后游离光源,所以一般情况下,大黄鱼随时间在1区的分布尾数是先增加后下降的。对于这一现象以及大黄鱼在照度较高的1区停留时间,由于实验环境的条件所限,需作进一步观测。

由于条件的限制,实验中是按照人为划定的区域来分,以灯为中心划圆,以后的研究中应采用等照度线。本次实验中无法测定500 lx蓝光的数据,今后应对其作进一步的研究。

两组实验中,特别是光实验中,实验样本较少,实验中随机性较大,故不能完全代表网箱养殖大黄鱼对光的反应,今后要增加样本数来进行更为广泛的观测。

上海水产大学海洋学院的邹晓荣、叶旭昌和张健三位教师,参加了本试验研究的数据测定和试验工作,试验过程中还得到了浙江省平阳县南麂岛开发有限公司综合育苗场、深水网箱养殖场全体职工的大力支持,谨致谢忱。

参考文献:

- [1] 鲁伟,关长涛,林德芳,等.网箱养殖鱼类柔性分级系统的试验研究[J].海洋水产研究,2005,25(3):61-67.
- [2] 俞文钊,何大仁,郑玉水.在光梯度条件下蓝圆鲹、鲈鱼的行为反应[J].厦门大学学报(自然科学版),1978,17(4):1-13.
- [3] 徐永淦,刘理东.我国鱼类及某些海洋无脊椎动物趋光生理研究评述[J].海洋科学,1984,8(6):58-61.
- [4] Pitcher T J. The behaviour of teleost fishes[M]. London & Sydney: Croom Helm, 1986.
- [5] 普拉塔索夫 B P. 鱼类的行为[M]. 何大仁,俞文钊,译.北京:科学出版社,1984.
- [6] 何大仁,蔡厚才.鱼类行为学[M]. 厦门:厦门大学出版社,1998,16:29-33.
- [7] 普拉塔索夫 B P. 鱼类视觉及近距离定向[M]. 何大仁,罗会明,译. 厦门:厦门大学出版社,1980:91.
- [8] 魏开建,张海明,张桂蓉. 鳊鱼苗在光场中反应行为的初步研究[J]. 水利渔业,2001,21(1):4-6.
- [9] 谢忠明. 大黄鱼养殖技术[M]. 北京:金盾出版社,2004.
- [10] 唐启义,冯明光. 实用统计分析及其计算机处理平台[M]. 北京:中国农业出版社,1997.
- [11] 蔡厚才,何大仁,周仕杰,等. 尼罗罗非鱼对不同颜色定置网片的反应特性[J]. 台湾海峡,1992,11(1):69-73.
- [12] 神田献二,小池篤. 漁網の色に関する研究—I-III[J]. 日本水産学会誌,1958,23(10):612-624.
- [13] 神田献二,小池篤. 漁網の色に関する研究-IV[J]. 日本水産学会誌,1958,23(11):680-683.
- [14] 小池篤,神田献二,水仓通男. 北洋鲑鱒流刺網の色彩に関する基礎的一実験[J]. 日本水産学会誌,1958,24(1):5-8.
- [15] 小池篤. 北洋鲑鱒流刺網の色彩が罹網尾数に及ぼす影響[J]. 日本水産学会誌,1958,24(1):9-12.
- [16] 董裳亮. 鱼类生理学[M]. 北京:科学出版社,1988:40.