

综述

海洋饥饿仔鱼营养状况的研究

RESEARCH OF NUTRITION STATUS OF STARVED MARINE LARVAE

鲍宝龙 苏锦祥

BAO Bao-Long, SU Jin-Xiang

(上海水产大学渔业学院, 200090)

(College of Fisheries, SFU, 200090)

关键词 海洋, 饥饿仔鱼, 营养状况

KEYWORDS marine, starved larvae, nutrition statue

中图分类号 Q493.1; S917

围绕着鱼类早期死亡而展开的经济鱼类补充量变动的研究,一直是本世纪鱼类早期生活史研究领域和渔业生态学研究的核心论题[殷名称 1996]。海区自然条件(主要是饵料条件)造成仔鱼饥饿,导致仔鱼营养状况恶化,进而影响仔鱼的存活。造成仔鱼死亡的研究是鱼类补充量变动研究的一个重要前提,通过海区浮游生物拖网采集到的仔鱼,其中包含有相当程度由于饥饿造成的营养状况低下,而最终有可能死亡的仔鱼数目,而通过计数全部采集到的卵和仔鱼数目来推算鱼类补充量的传统方法,必然存在着明显的误差,这对于我国野生鱼类资源的评估,保护和利用是极为不利的,有必要通过一些方法加以判别和纠正。国外对健康仔鱼和饥饿仔鱼的鉴别大致有:形态学、组织学和生物化学等方面的方法,其中包含的许多观点对于理解人工饲养过程早期仔鱼存在大量死亡的现象也有所裨益。

1 饥饿是影响海洋仔鱼死亡率的主要原因之一

许多学者在研究了海洋鱼类仔鱼摄食所要求的饵料生物临界密度及其在海洋的平均密度之间的悬殊性后,提出了这样一种假设:仔鱼的存活依赖于小规模食饵密集区的存在[殷名称 1991b]。Vlymen[1977]的仔鱼搜索饵料模式证明:仔鱼群一旦发现食饵密集区,便具有停留在密集区摄食的能力。Lasker[1975]发现水层饵料生物密度与风力有关,因此获得启示,提出了“海洋稳定性假设”,即在稳定的海洋气候条件(主要标志是弱风)下,海洋冷热水团间前锋和间

断性的存在和发展,导致仔鱼食饵生物集聚在密集区(出现了所谓的 Lasker 事件)时,仔鱼的食饵可获性增加,生长率和存活率增高[Lasker 1978, 1981]。可见,仔鱼及其食饵生物在海洋中的分布并非随机的,而是以密集区或“层片”(patch)的形式作不均匀分布,许多研究结果也证实了这一论点[Yokota 等 1961, O'Connel 1980]。

但是,Cushing[1990]注意到:鱼类产卵活动高峰与春季浮游植物大量繁殖的高峰时间不一定平行,Kiorboe 等[1985]通过对初次摄食仔鲱的实验研究指出:不能轻易将基于美洲鲱仔鱼的海洋稳定性假设扩展到其它鱼种。可见,即使仔鱼和饵料生物呈“层片”分布,“层片”中的饵料密度也不能完全满足仔鱼初次摄食的需要,这意味着自然海区仔鱼存在着不同程度的饥饿。因此,Hjort[1914]的假设:鱼类早期生活史阶段的初次摄食期是一个可能引起仔鱼大量死亡的危险期,亦称临界期(Critical period),重新引起众多学者的注意,饥饿作为影响仔鱼死亡率的主要原因而成为鱼类补充量研究的焦点之一。

2 饥饿程度和“不可逆点”概念的引入

饥饿既然是引起仔鱼死亡的主要原因之一,那饥饿到什么程度才导致仔鱼死亡呢?Blaxter 和 Hempel[1963]首先提出“不可逆点”(the point-of-no-return, PNR)的概念,“不可逆点”是指饥饿仔鱼抵达该点时,尽管还能生存较长一段时间,但已虚弱得不可能再恢复摄食能力,故亦称“不可逆转饥饿”(irreversible starvation)或“生态死亡”(ecological death)。Lasker 等[1970]进一步阐述了这一概念,即饥饿仔鱼进入 PNR 后,在较长时间内还能消化食物,但仔鱼最终仍然要死亡。PNR 的概念现已得到普遍接受[Theilacker 和 Doresy 1980]。种间或同种不同种群,“不可逆点”的时间差异很大[Yin 和 Blaxter 1987a]。

可见,在食饵缺乏的情况下,最终导致仔鱼死亡的饥饿程度可由 PNR 来描述,并且在自然海区,过了 PNR 的仔鱼通常呈中性浮性[Blaxter 和 Ehrlich 1974, Yin 和 Blaxter 1987b],很容易被浮游生物网捞到。因此,了解持续饥饿导致仔鱼形态、行为及生化成分的变化过程,鉴别 PNR 期仔鱼的工作,在海洋仔鱼调查中是十分重要的。

为了鉴别 PNR 期仔鱼,我们先需采用实验生态学的方法,设计不同饥饿时间对仔鱼形态、组织、行为、生化成分以及生长和存活的影响,确定仔鱼抵达 PNR 的时间,然后把 PNR 期仔鱼的各方面标准综合运用到野外仔鱼营养状况的鉴别。

3 实验生态学方法

在人工饲养条件下,可以设置延迟投饵的时间来了解饥饿程度对仔鱼成活的影响。Lasker 等[1970]首先完成了这个经典试验,测定出美洲鲱仔鱼持续饥饿状况下,于卵黄囊消失后 1.5 天抵达“不可逆点”。以后 Strussmann 和 Takshima[1989]用此法发现齿银汉鱼(*Odontesthes bonariensis*)仔鱼 PNR 发生在孵化后 3.5 天。鲍宝龙等(1996)测定了真鲷和牙鲆仔鱼 PNR 分别发生在 6~7 日龄和 5~6 日龄。在此之前,延迟投饵也不同程度地影响仔鱼的存活率和增长率。

(1)鲍宝龙,苏锦祥,殷名称. 1996. 延迟投饵对真鲷、牙鲆仔鱼生长和存活的影响。

确定 PNR 的方法也可直接采用 Blaxter 和 Hempel[1963]的方法,即先记录仔鱼初次摄食率的最大值,然后,当其初次摄食率下降至最大摄食率50%时的时间点即为 PNR。Blaxter 和 Ehrlich[1974]、Yin 和 Blaxter[1986]和殷名称[1991a]等均采用了此法确定 PNR。

根据 Lasker 等[1970]延迟投饵法和 Blaxter 等[1963]50%初次摄食率法确定真鲷和牙鲆仔鱼 PNR 是完全吻合的(鲍宝龙等 1996)。也有学者喜欢采用仔鱼50%死亡率的标准来简化对 PNR 的测定,一般会比 PNR 迟1~2天[Chantanachookin 等 1990]。

饥饿对仔鱼的行为也有影响,饥饿鲱和鲾仔鱼垂直移动能力减弱,浮力也随饥饿进展而下降。浮力的变化被证明与仔鱼的水分含量变化有关[Ehrlich 1972, Blaxter 和 Ehrlich 1974, Yin 和 Blaxter 1987b, 鲍宝龙等 1997],殷名称和 Blaxter[1989]还深入研究了大西洋鲱,大西洋鳕和欧洲江鲈饥饿仔鱼的巡游速度,发现仔鱼停食后,巡游速度有增快的倾向,一般在 PNR 前两天左右达到高峰值:2.3~3.4体长/秒(鲱)、5.7体长/秒(鳕)、4.1体长/秒(江鲈),此后到50%死亡率出现,巡游速度明显下降。所以我們也可以通过观察和测定仔鱼的行为变化来了解仔鱼的营养状况。

4 形态学方法

由于仔鱼得不到外源能量,其生命活动所需的能量通过消耗自身的组织来获得,这必然会使仔鱼的外形和某些器官产生变化,可通过测量鱼体各部分比例以及某些种类的特殊体态特征来鉴定仔鱼的饥饿程度。日本鳀等饥饿仔鱼的体高与健康仔鱼存在这明显的差异[Honjo 等 1959, Kostomarova 1962, Arthur 1976]。Blaxter[1971]把人工饲养的 PNR 期仔鲱的条件系数与野外仔鲱条件系数进行比较,作为 PNR 期仔鱼的一个体态综合指标,但这种方法在实际操作时还会遇到一些问题,主要是仔鱼的重量很轻(几十~几百微克),称重上有些困难,且误差较大。后来 Ehrlich 等[1976]采用体高,眼高/头高,并发现在鲱和鲾 PNR 期仔鱼胸鳍处鱼体腹面出现“胸角”(pectoral angle),Yin 和 Blaxter[1986]和殷名称[1991a]在北海鲱、鳕和鲾 PNR 期仔鱼也发现这个明显特征,这在野外仔鱼资源调查中是非常有用的,大大简化了 PNR 期仔鱼的鉴定工作,但“胸角”并不具普遍性,在竹筴鱼、真鲷和牙鲆饥饿仔鱼均未发现[Theilacker 1978]。Yin 和 Blaxter[1986]采用了更多的可比性指标:最大肠高/肛门处脊柱高、眼睛高/眼睛处头高、全长/体高等来鉴别鳕和鲾饥饿仔鱼与健康仔鱼的形态差异。殷名称[1991a]还发现北海鲱 PNR 期仔鱼头部变得显著扁平,头高/眼高 <2 (健康仔鱼 >2),肠壁轮廓模糊,肠管蠕动波消失。Stussmann 和 Takashima[1989]还测量上颌长和下颌长来判别饥饿齿银汉鱼仔鱼。Theilacker[1978]选取了人工饲养的竹筴鱼仔鱼五个形态特征(体长、头长、眼径、胸鳍处体高、肛门处体高),采用逐级判别分析法(stepwise discriminant analysis),即把各组饥饿仔鱼与所有仔鱼形态特征上的差异程度作为变量输入计算机,通过 Malatanobis 距离分析法[Rao 1952]找出差异程度最大的那组仔鱼,并给最先判别出的那组仔鱼以最高分,此后逐步分析下去,直到这个根据差异程度给出的分数等于整个所需分析组别的平均得分,即计算机找不出仔鱼间形态特征的差异为止。Theilacker[1986]把此法应用到野生竹筴鱼饥饿仔鱼的形态特征判别,适当修改了形态特征数据,分别采用头长/体长、眼径/体长、胸鳍处体高/体

(2) 鲍宝龙,苏锦祥,殷名称. 1996. 见52页(1).

长、肛门处体高/体长,判别效果更好。

5 组织学方法

可以通过常规的组织化学和组织切片方法观察饥饿仔鱼能源储备物质和有关消化器官的组织结构变化,来反映仔鱼的营养状况。一般对肠道、肝脏、胰腺等部位进行组织观察。

健康仔鱼肝细胞之间存在着空泡,内含有糖原,五条鲷(*Seriola quinqueradiata*)等仔鱼[Umeda 和 Ochiai 1975, Theilacker 1978, O'Connell 1976, Strussmann 和 Takashima 1989]在饥饿几小时~1天内,肝糖原消失。尾纹裸头虾虎鱼[Watanabe 1985]和齿银汉鱼[Strussmann 和 Takashima 1989]还发现肝细胞膜外形斑驳,着色加深,细胞核从偏细胞中央移至中央,且着色更深,之后,半透明的圆形空泡随饥饿程度加深而数目增多[Strussmann 和 Takashima 1989],伴随着不同大小的曙红着色较深物质的出现,这在五条鲷[Umeda 和 Ochiai 1975]和竹筴鱼仔鱼[Theilacker 1986]中都得到了表现,空泡的增多是坏死细胞质膜分解的需要。随着饥饿的进展,牙鲆和齿银汉鱼胆囊壁表皮层变薄,且胆囊膨大[Chantanachookin 等 1990, Strussmann 和 Takashima 1989]。

胰腺腺泡中酶原颗粒积累被认为是仔鱼饥饿的开始,但随着饥饿的进展,胰腺腺泡排列紊乱。Theilacker[1986]和 O'Connell[1976]发现竹筴鱼和美洲鲷仔鱼酶原颗粒数目逐渐减少,而 Strussmann 和 Takashima[1989]发现齿银汉鱼仔鱼饥饿3天,酶原颗粒不均匀地扩散,同时腺泡破裂,胰腺组织切片染色很杂,酶原颗粒数目增多,而且至死都有相当数量的酶原颗粒。

中前肠和后肠组织在仔鱼饥饿过程中有明显的变化,尾纹裸头虾虎鱼仔鱼在饥饿后5小时,中前肠上皮细胞中油滴数目减少,后肠上皮细胞间蛋白质颗粒变小,且对染料亲和性降低[Watanabe 1985],在1天内美洲鲷和竹筴鱼蛋白质颗粒消失,此后,发现中前肠和后肠上皮细胞变平,上皮皱褶消失[Watanabe 1985, Strussmann 和 Takashima 1989, Kostomarova 1962, Umeda 和 Ochiai 1975, Ehrlich 等 1976, O'Connell 1976, Theilacker 1978],细胞质膜相对于细胞核着色较浅,且细胞有所松散,微绒毛和粘膜层细胞脱落[Strussmann 和 Takashima 1989],胃腺分泌小管已明显看不见[Chantanachookin 等 1990],此后,后肠上皮出现形状和分布不规则的空泡,其中包含了黑色的分解物质,随后空泡数目增多,大小增大,这在野生的竹筴鱼[O'Connell 1980]得到佐证。而牙鲆仔鱼[Chantanachookin 等 1990]空泡却在中前肠出现。这些空泡的形成正是死亡细胞结构自溶的结果,所以,空泡的数目和大小是饥饿程度一个很好的指标。

肠上皮细胞高度的降低程度,肠管直径和肠道长度的缩小率也可作为仔鱼饥饿程度的指标[Ehrlich 等 1976, Theilacker 1978, 1986, Hall 和 Bellwood 1995]。Chantanachookin 等[1990]采用“点法”来综合评估饥饿程度,即把各组织病变程度分为三个等级:严重的为1,中等严重的为2,正常的为3。根据此法,牙鲆 PNR 期仔鱼的“点值”为1.3~1.6,而健康仔鱼为2.6~2.9,很清楚地区分出 PNR 期仔鱼。在我们把组织切片结果运用到野生仔鱼时,还应当考虑其它环境条件的波动对饥饿程度的影响。

6 生物化学方法

仔鱼在饥饿开始后,其生化组分如水分、甘油三酯、碳水化合物、氮和灰分等变化更加明

显。仔鱼一般随饥饿进展,水分实际含量下降,但百分含量增加[Yin 等 1993, 殷名称和 Craik 1993],水分百分含量增加可能是细胞变小而细胞间隙变大的结果[Love 等 1968]。由于水分实际含量下降[Ehrlich 1974a, 1974b],仔鱼饥饿开始后基础营养物质发生分解,糖类作为能量贮存物质首先在短时间内被分解,这和组织学切片观察的结果是相符的,此后甘油三酯百分含量下降,且下降的幅度相对于其它营养物质要大得多[May 1971, Balbontin 等 1973]。例如,仔鲱抵达 PNR 时,甘油三酯百分含量下降1.4%,而糖类百分含量只下降0.3%,蛋白质百分含量几乎没有下降,鲱仔鱼情形也是如此[Ehrlich 1974a, 1974b],稍后蛋白质分解,防止糖类进一步下降,蛋白质实际含量下降与仔鱼脂肪含量较低(只占湿重的2%)有关[Ehrlich 1974a]。

水分、灰分、糖类、蛋白质和甘油三酯的实际含量或百分含量可以用来判断仔鱼抵达 PNR 的时间,但要注意的是,根据人工饲养仔鱼得出的数据与野外鱼生化数据比较时,两者仔鱼的体长一定要很接近,因为随着仔鱼的发育,仔鱼抗饥饿的能力是加强的[Ehrlich 1974a, 1974b]。

DNA 和 RNA 在仔鱼生长和发育过程中起着关键作用。DNA 可以控制细胞和核体积,进而影响细胞的生长率[Cavalier-Smith 1978],DNA 含量可以作为生物量指标[Holm-Hansen 等 1968]和细胞数目[Regnault 和 Luquet 1974, Zeitoun 等 1977, Foster 等 1993]。蛋白质合成的速率主要由 RNA 合成、转移和降解的量决定,RNA 浓度与生物有机体的生长率有关[Sutcliffe Jr. 1965, 1970, Buckley 1979b, Houlihan 等 1989, Mathers 等 1992, Foster 等 1993],而且已证明 RNA/DNA 与食物可得性密切相关[Bulow 1970, Haines 1973, Bulow 等 1978, Buckley 1979b],在饥饿期间可观察到鳕和冬鲱仔鱼 RNA/DNA 下降,并可作为一个衡量仔鱼营养状况比较敏感和可靠的指标[Buckley 1979a, 1979b, 1980],Buckley[1981]进一步检测发现90%人工饲养健康仔鱼 RNA/DNA 在3.5~6.0之间,80%野生仔鱼在3.5~6.0之间,而所有饥饿仔鱼 RNA/DNA < 3.5,并随饥饿程度加剧而下降。而饥饿4~6天的鳕仔鱼 RNA/DNA 在2.0~2.5,健康仔鱼在3.2~4.9之间。Clemmesen[1985]也证明 RNA/DNA 是判别鲱和大菱鲆仔鱼营养状况最灵敏的指标,在仔鱼饥饿4~5天后,饥饿仔鱼与健康仔鱼 RNA/DNA 差异十分明显,并且不受仔鱼本身发育的影响,把 RNA/DNA 与饥饿天数进行回归分析可以得出较高的精确率。值得注意的是,在把实验室得出的结果应用到野生仔鱼营养状况鉴定时,应考虑到野生仔鱼与人工饲养仔鱼生化成分含量上存在着一些差异,野生仔鱼 DNA、RNA 和蛋白质含量相对较高[Lasker 等 1970, Blaxter 1971, Ehrlich 1975, Balbontin 等 1973, Buckley 1981, Bergeron 和 Boulhic 1994]。

另外,Gatesoupe[1986]发现狼鲈(*Dicentrarchus labrax*)初孵仔鱼游离氨基酸含量较高,至10日龄达到最低,而饥饿仔鱼游离氨基酸量下降速度要比健康仔鱼慢,看来游离氨基酸指标可能会是仔鱼营养状况的一个指标。

参 考 文 献

- 殷名称, Blaxter J H S. 1989. 海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度. 海洋与湖沼, 20(1):1~8.
殷名称. 1991a. 北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食能力和生长. 海洋与湖沼, 22(6):554~560.
殷名称. 1991b. 鱼类早期生活史研究与进展. 水产学报, 15(4):348~358.
殷名称, Craik J C A. 1993. 鲱、鲱卵和卵黄囊期仔鱼发育阶段生化成分的变化. 海洋与湖沼, 24(2):157~165.
殷名称. 1996. 鱼类早期生活史阶段的自然死亡. 水生生物学报, 20(4):363~372.

- 鲍宝龙, 苏锦祥, 殷名称. 1997. 饥饿状态下真鲷仔鱼早期阶段的高温、低盐耐力和浮力. 上海水产大学学报, 6(2):90~95.
- Arthur D K. 1976. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax* and *Trachurus symmetricus*. Fish Bull, USA. 74:517~530
- Balbontin F, Silva S S, Ehrlich K F. 1973. A comparative study of anatomical and chemical characteristics of reared and wild herring. Aquaculture, 2:217~240.
- Bergeron J P, Boulhic M. 1994. RNA/DNA ratio and assessment of nutritional condition and growth of marine fish larvae: A test of experimental placing with sole (*Solea solea* L.). ICES J Mar Sci, 51(2):181~190.
- Blaxter J H S, Hempel G. 1963. The influence of egg size on herring larvae. J Cons Int Explor Mer, 28:211~240.
- Blaxter J H S. 1971. Feeding and condition of Clyde herring larvae. Rapp P-V Reun Cons Int Explor Mer, 160:128~136.
- Blaxter J H S, Ehrlich K F. 1974. Change in behaviour during starvation of herring and plaice larvae. In: The early life history of fish. Springer-Verlag, Berlin. 575~588.
- Buckley L J. 1979a. Biochemical changes during ontogenesis of cod (*Gadus morhua* L.) and winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) larvae. Symposium on the early life history of fish. Woods Hole, Massachusetts, USA. 10~27.
- Buckley L J. 1979b. Relationships between RNA-DNA ratio, prey density, and growth rate in Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae. J Fish Res Bd Can. 36:1497~1502.
- Buckley L J. 1980. Changes in RNA, DNA, and protein during ontogenesis in winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and the effect of starvation. Fish Bull, USA. 77(3):703~308.
- Buckley L J. 1981. Biochemical changes during ontogenesis of cod (*Gadus morhua* L.) and winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) larvae. Rapp P-V Reun Cons Explor Mer, 178:547~552.
- Bulow F J. 1970. RNA-DNA ratios as indicators of recent growth rates of a fish. J Res Bd Can. 27:2343~2349.
- Bulow F J, Coburn C B, Cobb C S. 1978. Comparisons of two bluegill populations by means of the RNA-DNA ratio and liver-somatic index. Trans Am Fish Soc, 107:799~803.
- Cavalier-Smith T. 1978. Nuclear volume control by nucleoskeletal DNA, selection for cell volume and cell growth rate, and the solution of the DNA c-value paradox. J Cell Sci, 34:247~278.
- Chantanachookin C. 1990. Morphological and histological changes of digestive organs in starved Japanese flounder larvae, *Paralichthys olivaceus*. In: Hirano R, Hanyu I, ed. The Second Asian Fisheries Forum. Asian Fish Soc, Manila, Philippines. 991.
- Clemmesen C. 1985. Laboratory studies on RNA/DNA ratios of starved and fed marine fish larvae. ICES C M, 36.
- Cushing D H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish from spawning ground to nursery ground. J Con Int Explor Mer. 43:43~49.
- Ehrlich K F. 1972. Morphometrical, behavioural and chemical changes during growth and starvation of herring and plaice larvae. Ph D thesis, Stirling University, Scotland, 130.
- Ehrlich K F. 1974a. Chemical changes during growth and starvation of herring larvae. In: Blaxter J H S, ed. The early life history of fish. Springer-Verlag, Berlin. 301~323.
- Ehrlich K F. 1974b. Chemical changes during growth and starvation of larval *Pleuronectes platessa*. Mar Biol, 24:39~48.
- Ehrlich K F. 1975. A preliminary study of the chemical composition of sea-caught larval herring and plaice. Comp Biochem Physiol. 51B:25~28.
- Ehrlich K F, Blaxter J H S, Pemberton. 1976. Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae. Mar Biol, 35:105~118.
- Foster A R. 1993. Effects of nutritional regime on correlates of growth rate in juvenile Atlantic cod *Gadus morhua*: Comparison of morphological and biochemical measurements. Can J Fish Aquat Sci, 50: 502~512.
- Gatesoupe F J. 1986. The effect of starvation and feeding on the free amino acid composition of sea bass larvae, *Dicentrarchus labrax*. Oceanis, 12(4): 207~222.
- Haines T A. 1973. An evaluation of RNA-DNA ratio as a measure of long-growth in fish populations. J Fish Res Bd Can, 30:195~199.
- Hall K C, Bellwood D R. 1995. Histological effects of cyanide, stress and starvation on the intestinal mucosa of *Pomacentrus coelestis*, a marine aquarium fish species. 47(3):438~454.

- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp P-V Reun Cons Int Explor Mer, 20:1~228.
- Holm-Hansen O, Sutcliffe W H Jr. 1968. Measurement of desoxyribonucleic acid in the ocean and its ecological significance. Limnol. Oceanogr, 13:507~514.
- Honjo K, Kitachi T, Suzuki H. 1959. On the food distribution and survival of post larval iwashi-1-Distribution of food organisms, the food of the anchovy and ecological related species along the southwestern Pacific coast of Honshu, Sep. - Nov. 1958. Reports on the major coastal fish investigations, and the investigations for forecasting of oceanographic conditions and fisheries (preliminary report), (Engl. transl. by S. Hayashi)
- Houlihan D F. 1989. Effect of ration on protein turnover in cod. Aquaculture, 79:103~110.
- Kiorboe T. 1985. Fish feeding by larval herring *Clupea harengus* L. Dena, 95:96~107.
- Kostomarova A. 1962. Effect of starvation on the development of the larvae of bony fishes. Tr Inst Morf Zhivot, 40:4~77.
- Lasker R, Feller H M, Theilacker G H, et al. 1970. Feeding, growth, and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. Mar Bio, 5:345~364.
- Lasker R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae; the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish Bull USA, 73:453~462.
- Lasker R. 1978. The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current; identification of factors contributing to recruitment failure. Rapp P-n Reun Cons Int Exp Mer, 173:212~230.
- Lasker R. 1981. Marine fish larvae. Washington Univ Press, Seattle. 131.
- Love R M, Rebertson I, Strachan I. 1968. Studies on the North Sea cod. VI. Effects of starvation 4. Sodium and Potassium. J Sci Food Agr, 19:415~422.
- Mathers E M, et al. 1992. Nucleic acid concentrations and enzymes activities as correlates of growth rate of the saithe *Polachius virens*; growth rate estimates of open-sea fish. Mar Bio, 112:363~369.
- May R C. 1971. Effects of delayed initial feeding on larvae of the grunion, *Leuresthes tenuis* (Ayres). Fish Bull Fish Wildl Serv USA, 69(2):411~425.
- O'Connell C P. 1976. Histological criteria for diagnosing the starving condition in early post yolk-sac larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard. J Exp Mar Biol Ecol, 25:285~312.
- O'Connell C P. 1980. Percentage of starving northern anchovy, *Engraulis mordax* larvae in the sea as estimated by histological methods. Fish Bull NOAA, 78:685~692.
- Rao C R. 1952. Advanced statistical methods in biometric research. John Wiley and Sons, Lond. 390.
- Regnault M, Luquet P. 1974. Study by evolution of nucleic acid content of prepuberal growth in shrimp, *Crangon vulgaris*. Mar Biol, 25:291~298.
- Stussmann C A, Takashima F. 1989. PNR, histology and morphometry of starved pejerrey *Odontesthes bonariensis* larvae, Nippon Suisan Gakkaishi, 55:237~246.
- Sutcliffe W H Jr. 1965. Growth estimates from ribonucleic acid content in some small organism. Limnol. Oceanogr, 10:253~258.
- Sutcliffe W H Jr. 1970. Relationship between growth rate and ribonucleic acid concentration in some invertebrates. J Fish Res Bd Can, 27:606~609.
- Theilacker G H. 1978. Effect of starvation on the histological and morphological characteristics of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, larvae. Fish Bull NOAA, 76:403~414.
- Theilacker G H, Dorsey K. 1980. Larval diversity. In Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Interv Oceanogr Comm, Rep. Unesco, Paris. 28:105~142.
- Theilacker G H. 1986. Starvation induced mortality of young sea caught jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods. Fish Bull NOAA, 84:1~17.
- Umeda S, Ochiai A. 1975. On the histological structure and function of digestive organs of fed and starved larvae of the yellowtail, *Seriola quinqueradiata* (in Japanese, English summary). J Ichthyol Jap, 21:213~219.
- Vlymen W J. 1977. A mathematical model of the relationship between larval anchovy *Engraulis mordax* growth, prey micro-distribution, and larval behavior. Environ Biol Fishes, 2:211~233.

- Watanabe Y. 1985. Histological changes in the liver and intestine of freshwater goby larvae during short-term starvation. Bull Japan Soc Sci Fish, 51:707~709.
- Yin M C, Blaxter J H S. 1986. Morphological changes during growth and starvation of larval cod (*Gadus morhua* L.) and flounder (*Platichthys flesus* L.). J Exp Mar Biol Ecol, 104:215~228.
- Yin M C, Blaxter J H S. 1987a. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. J Exp Mar Biol Ecol, 105:73~83.
- Yin M C, Blaxter J H S. 1987b. Temperature, salinity tolerance, and buoyancy during early development and starvation of Clyde and North Sea herring, cod and flounder larvae. J Exp Mar Biol Ecol, 107:279~290.
- Yin M C, Harvey S M, Craik J C A. 1993. Biochemical changes during development of eggs and yolk-sac larvae of flounder, *Platichthys flesus* L. Acta Zool Sin, 39(3):272~279.
- Yokota T. 1961. Studies on the feeding habit of fishes. Rep Nankai reg Fish Res Lab. 14:234.
- Zeitoun I H. 1977. DNA, RNA, protein, and free amino acids during ontogenesis of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J Fish Res Bd Can, 34:83~88.