

鱼类的胃排空率及其影响因素

张 波, 孙 耀, 唐后升

(中国水产科学院黄海水产研究所, 青岛 266071)

摘要: 鱼类的胃排空率是研究鱼类能量学的重要参数。近年来国外有关研究结果表明, 鱼类的胃排空率除了受鱼体自身生理状况和实验方法的影响以外, 还受许多其它因素, 如: 鱼的种类、鱼体重、温度、食物、摄食频率以及饥饿时间等的影响。这些资料将为我国开展该方面的研究工作提供有价值的参考作用。

关键词: 鱼类; 胃排空率; 影响因素; 综述

Gastric evacuation rate of fish and its influence factors

ZHANG Bo, SUN Yao, TANG Qi-Sheng (Yellow Sea Fisheries Research Institute, CAFS, Qingdao 266071, China)

Abstract: Gastric evacuation rate (GER) of fish is an important parameter of fish bioenergetics. Recent studies indicated that GER of fish was affected by fish species, body weigh, temperature, food, feeding frequency and starvation time, besides the physiology situation of fish and experiment methods. This paper gives a review of GER and provides valuable references for the study of this field.

Key words: fish; gastric evacuation rate; influence factors; review

文章编号: 1000-0933(2001)04-0665-06 中图分类号: S932.2 文献标识码:

鱼类的“胃排空率[Gastric evacuation rate $GER(gh^{-1})$]”是指摄食后食物从胃中排出的速率, 有的用“胃排空时间[Gastric evacuation time $GET(h)$]”来表示同一概念。它除了受鱼体自身生理状况和实验方法的影响以外, 还受鱼的种类、鱼体重、温度、食物颗粒的大小、食物性质、摄食频率以及饥饿时间等的影响, 其中温度、食物和鱼体重最受关注。自 60 年代以来, 国外出现了大量关于鱼类排空率的文献, 到目前为止已经测量了大量不同鱼种的胃排空率, 目前国内仅有少量鱼类肠排空的报道^[1]。在鱼类生态学及能量学研究中, 鱼类的摄食率是一个非常重要且必需的参数, 在野外研究中直接获得该参数是比较困难的, 于是把实验室测得的排空率与野外连续取样所得的胃含物相结合来估算鱼类在自然环境中的日摄食率已被生态学工作者广泛使用^[2,3]。本文综述了近年来国外关于鱼类胃排空率研究的进展, 以期为我国开展该方面的研究工作起到参考作用。

1 鱼类胃排空率的测量方法

在鱼类胃排空率研究中采用了不同技术和方法^[4], 其中主要包括通过连续取样检测胃含物的减少; 胃泵; X-射线; 摄入有放射活性的食物; 记录粪便的产生和记录食欲恢复率等。其中在摄食后以一定时间间隔连续取样检测胃含物减少的方法较常用且简单方便, 不需要复杂的实验设备和实验技术, 特别适合于野外研究。但其缺点在于为了提高准确度, 需要大量取样, 而且不能同时测量个体随不同条件的变化; 胃泵、X-射线和放射性同位素方法适用于实验室研究, 且可在同一个体重复操作, 但对不宜反复操作的仔稚鱼则不适合。

2 鱼类胃排空的方式及模型的选择

鱼类胃排空的方式复杂多样, 研究发现有 3 种具体的表现形式^[5]; 第 1 种的特征是一阶段快速排空后

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目(497901001 号)

收稿日期: 1999-01-24 修订日期: 2000-02-17

作者简介: 张 波(1971~), 女, 青岛人, 硕士, 助理研究员。主要从事实验生态学研究。

紧接着一个稍慢的下降,这种方式被称为固有的、内在的排空方式,典型的发生在摄入小而易碎的低能量食物时;第 2 种的特征是随时间呈直线下降,这种方式被认为不同于内在排空方式,出现在摄入大的、不易碎或高能量的食物时。当以有几何质外壳的虾和蟹等作为食物时,延迟了酶的侵入或食糜从胃中排出,有可能改变内在的排空方式;第 3 种方式是最初的排空较慢(延滞),紧跟着一段快速排空,接着是第二个相对较慢的排空阶段,最后排空曲线变平被认为是食物中不可消化的残余部分引起的,而在摄食后某一点变平则由食物内不可消化部分所占的百分比决定。

由于排空方式的复杂性,选择拟合胃排空数据的最佳模型一直是一个争论的问题,目前文献中使用过的模型^[5,6]有:

线性模型	$Y = A - Bt$
指数模型	$Y = (A)\exp(-Bt)$
平方根模型	$Y^{0.5} = A - Bt$
幂函数模型	$Y = 2^{-(t/A)^B}$
逻辑斯蒂克模型	$Y = 100 - A / \{1 + \exp[B(t + C)]\}$
Gompertz 模型	$Y = 100 - (A)\exp[(B)\exp(Ct)]$
倒数模型	$Y = A + B(1/t^{0.1})$ 等

式中, Y 为胃内残余食物的重量、百分比或胃饱满度; t 为摄食后的时间; A 、 B 、 C 为常数。目前较为常用的模型是线性模型、指数模型和平方根模型。不同的胃排空模型有不同的生物学意义,没有哪一种模型能同样很好地适合在不同条件下的胃排空率。许多研究存在着两个方法上的缺点影响了模型的准确性,即:(1)普遍使用集群实验而没有随后评价和校正每尾鱼的摄食量;(2)用排空模型拟合的是平均值而不是观察值。因此只能用统计学方法来选择最佳的排空模型。本文在对真鲷的研究中发现线性模型、指数模型和平方根模型均能很好地拟合实验数据,但通过统计学分析发现指数模型拟合得最好^[7]。

由于有些鱼在胃排空之前存在延滞阶段,而且食物的表面对胃液的渗透也有影响。因此这就对目前普遍使用的线性或指数模型这类没有延滞阶段的体积(体重)依赖模型的有效性提出了疑问。Salvanes 等^[8]认为只有缺乏排空率众多影响因素的资料时,才选用有少量参数的数学模型来拟合排空数据。由于这些模型中所用的参数反映的生物学机制有限,在应用中可能受到限制,因此他建立了一种表面积依赖模型,该模型假设食物的消化是一个表面积决定的进程,消化酶是逐步侵入食物的。这个模型最简单的形式包括 4 个参数:消化速度(即酶侵入食物的速度),食物的长度、半径和密度;其扩展形式增加了消化开始前的时间延迟和环境温度两个参数,其模型为:

$$W_t = 4/3\rho\pi[L_0/2 - d_{s0}e^{aT}(t - t_D)][r_0 - d_{s0}e^{aT}(t - t_D)]^2$$

其中, W_t 为时间 t 时残余食物的重量(g); ρ 为食物的密度(g/cm³); L_0 为食物的初始长度(cm); d_{s0} 为 0℃ 时的消化速度(cm/h); r_0 为食物的初始半径(cm); a 为温度系数(℃⁻¹); t 为摄食后的时间(h); t_D 为消化开始的时间延滞; T 为温度(℃)。Macpherson 等^[9]分析了用表面积依赖模型和非表面积依赖模型模拟的胃排空,认为在大多数情况下表面积依赖模型比非表面积依赖模型更适合,而且表面积依赖模型可以测得在排空过程中发生的转折,这样就减少由排空开始或结束时存在的时间延滞所引起的偏差。

所有这些数学模型都假设食物从胃中排出是平滑、连续的过程,但实际情况并不是这样的。营养物从胃中排出,刺激十二指肠感受器,从这些感受器反馈的信息导致幽门口半径和胃肌活性的改变,其结果是营养物不是平滑、连续的过程,而是脉冲式的排入前肠;另外由于幽门收缩和舒张周期前不是持续的,这样每个排空脉冲持续仅几秒钟。大多数实验的取样时间间隔相对较长,这就意味着食糜的单个脉冲排空没有被看作不连续的事件,而是象一个平滑、连续的过程。由于缺乏生理学基础,到目前为止没有哪种数学模型被认为与排空过程拟合得最好,有很多研究者不同意数学模型是对鱼类胃排空率最好的描述。Jobling^[10]尝试了用胃排空的生理模型来解释食物颗粒大小和能量组成对鱼类胃排空的影响。因为鱼类的胃排空方式由许多相互作用的生理因素包括胃肌产生的推动力、反馈抑制、中枢神经的控制以及胃幽门区域的解剖结

构所决定,因此理想上的胃排空模型应给所有这些因素具体的参数,但目前这些生理资料还很不完全,而且即使有确切的资料可用,这种数学模型无疑会相当复杂。尽管如此,研究鱼类排空的生理机制能更好地完善排空模型。

3 食物对胃排空率的影响

食物是影响鱼类胃排空率的重要因素,这里从食物种类、性质和摄食频率等方面讨论了食物对胃排空的影响。

3.1 食物种类对胃排空率的影响

黄鳍金枪鱼 *Thunnus albacares* 对摄食 4 种食物中的 3 种有相近的排空率,摄食日本鲭 *Scomber japonicus* 与摄食海公鱼 *Hypomesus pretiosus*、乳白枪乌贼 *Loligo opalescens* 和小公鱼 *Stolephorus purpureus* 相比,被排空的速率明显更慢^[11]。MacDonald 等^[12]给 4 种鱼投喂 3 种饵料(蛤,卤虫,端足类),发现排空蛤的速度比另两种慢。从这些研究中可见在形状、组成上有很大差异的食物类型导致排空率有差异。*Pomatomus saltatrix*、摄食条纹狼鲈 *Morone saxatilis*、浅湾小 *Anchoa mitchilli* 和大西洋油鲱 *Brevoortia tyrannus* 的排空率没有差异^[13],这可能反映了这些食物种类的差异很小;但 Juanes 等^[14]也发现 在摄食大西洋月银汉鱼 *Menidia menidia* 和七刺褐虾 *Crangon septemspinosa* 时排空率也没有差异。

研究不同种类食物排空的差异对评价食物组成,食物的选择以及估算野生鱼类的摄食率都非常有用。由于鱼类在自然状态下摄食的食物种类复杂,要正确估算野生鱼类的摄食率需要完整地分析每种食物排空率的差异,然而关于食物种类对排空的影响仅有少数鱼类的部分食物资料。

3.2 食物的化学性质对胃排空率的影响

在哺乳动物,胃排空率明显地受食物化学组成的影响,胃排空的快慢直接与食物的能量密度相关^[15],现在越来越多的证据表明食物的能量组成也影响鱼类的胃排空,增加能量组成导致排空率减慢。食物能量从 5kJ/ml 增加至 11kJ/ml,蝶鱼 *Pleuronectes platessa* 的胃排空时间加倍^[16];Hofer 等^[17]在拟鲤 *Rutilus rutilus* 也发现高脂肪含量(35%)的卤虫比其他食物排空得更慢些。研究表明用曲线模型比线性模型更适合高能量食物的胃排空数据,From 等^[18]的实验结果表明指数模型使用得最多,另一些研究表明用平方根模型更适合^[19];这与哺乳动物的实验结果不同,在许多哺乳动物,高能量、低能量食物均以线性方式排空^[15]。

3.3 食物的物理性质对胃排空率的影响

Jobling^[10]发现食物组成的变化对鱼类排空率的影响没有哺乳动物那么明显,认为食物颗粒的大小才是控制鱼类胃排空最重要的因素。给定体积的食物的表面积决定于食物颗粒的大小,食物颗粒越小,表面积越大,增加了食物的表面积使食物接触胃酸和酶的面积更大,导致更快的消化和从胃中排出。Dos Santos 等^[20]就发现完整的食物比切碎的食物从大西洋鳕 *Gadus morhua* 胃中的消化和排空要慢得多。除了食物的大小,食物的形状对排空也有影响。越细长的食物排空越快,其原因也是被消化酶接触的面积较大^[8]。

3.4 摄食频率对胃排空率的影响

数项研究表明多次摄食比摄食一次有更高的胃排空率。Laurence^[21]报道自由摄食的黑鲈 *Micropterus salmoides* 的排空率是仅摄食 1 次的 2 倍。Hofer 等^[17]也报道了摄食越频繁排空率越快。Rosch^[22]在研究中发现每天进食 3 次比每天进食 1 次有更高的排空率。每天摄食 1 次,最初的延迟阶段持续达 4h,而每天进食 3 次就没有这样的延迟。他认为这是由于鱼适应了每天 3 次进食这样的摄食条件,每天仅进食 1 次时,需要延迟时间直至激活它的消化系统。间隔 3h 摄入 2 次食物的排空率依赖于它们在胃中的存在方式。若摄入的 2 次食物混合在一起,2 次食物的排空都减慢,整个排空率仍可由排空模型来预测;若它们在胃内仍分别存在,第 1 次摄入的食物的排空并不被延迟,整个排空率增加 35%^[23]。

另一些研究发现连续摄食的鱼类比不连续摄食的排空更慢,Jobling^[19]认为这种胃排空的延迟是由于能量丰富的食物排入前肠引起的负反馈作用的缘故;另外,2 次食物在胃中重叠降低了表面积或体积的比率也导致排空率的降低。

4 温度对胃排空率的影响

水温对排空的影响已在许多鱼种进行了探讨。Garcia 等^[24]发现食物对鲤 *Cyprinus carpio* 排空率的影

响很少,而温度对排空率的影响占排空率在每个月间差异的 72%~91%。Windell 等^[25]发现虹鳟 *Salmo gairdneri* 的排空率随温度的升高而上升,在 0~5℃ 差异最大,而在 15~20℃ 差异最小,这表明在低温范围升高 5℃ 比高温范围升高 5℃ 产生的影响更大。Kapoor 等^[26]指出温度可能通过对 5 个方面的影响来影响排空率:(1)摄食率;(2)消化酶的水解活性;(3)胃和肠道的活动;(4)消化液的分解速率;(5)肠道的吸收率。另外,Dos Santos 等^[27]发现鳕鱼在相似的温度、但不同季节(春、秋)的胃排空率相似,这表明季节影响在这个种类不是太重要;但 Higgins 等^[28]报道了相反的发现,鲑 *Salmo salar* 的胃排空率随季节变化。

排空率与温度有一定函数关系。Smith 等^[29]和 Ruggerone^[30]用线性关系分别描述了狭鳕 *Theragra chalcogramma* 和银大马哈鱼 *Oncorhynchus kisutch* 的排空率与温度的关系;更多的研究表明排空率与温度呈指数相关^[31,32],即: $GER = ae^{6T}$,其中 a 随食物类型变化而变化。尽管大量的研究表明鱼类的排空率随着温度上升,开始快速上升,当水温继续上升至接近该种的耐受温度时达到最大,超过极值就急剧下降,并不表现出有最佳温度,但 Hershey 等^[33]发现二次方程比指数函数描述粘杜父鱼 *Cottus cognatus* 的排空率和温度之间的相互关系更好,Johnston 等^[34]也用二次方程描述大眼鲈鲈 *Stizostedion vitreum vitreum* 的排空率与温度间的相互关系,并且发现如同其它生理过程一样,排空也有最佳温度。因此他认为在其它研究中所得出排空率随温度单调上升的关系可能是由于测量温度低于该种鱼的最适温度,并建议在更广的温度范围内考察它们之间的关系。

5 鱼体重或年龄对胃排空率的影响

鱼体重对排空率的影响是一个有争论的问题,许多研究者^[31]认为鱼的体重不是影响胃排空的重要因素,但 Dos Santos 等^[20]认为这是由于在这些研究中,实验用鱼的体重范围和取样数量都相对较小的缘故;Flowerdew 等^[35]发现胃排空时间随着鱼体重的增加而明显下降,其相互关系为 $GET = aBW^{-b}$;但是 Basi-mi 等^[36]发现体重小于 50g 的鲈鱼的排空率是大鱼的 30%~60%,而体重在 50~300g 鲈鱼的排空率并不随体重的增加而显著上升。

Lambert^[37]认为排空方式随着鱼类体重和年龄变化是由于幼鱼和成鱼的胃肠道结构不同引起的,但 Jobling^[10]认为对幼鱼和成鱼排空方式的差异更确切的解释是由于摄食的食物类型不同的缘故。Mills 等^[38]认为用成鱼的排空模型来解释幼鱼的排空是不恰当的,他从胃的发育解释了幼鲈排空时间与鱼体重的关系。小于 20mm 的幼鲈的消化道、胃和肠未分化,消化道似类简单的直管,对食物的控制很少,所以食物通过得快,随着胃发育成明显的囊和幽门区域。胃容量随鱼体重增加而趋向于上升,增加了贮存能力,延长食物的经过;但又由于长至 30~40mm,体重更小的鱼胃扩张更大,胃扩张导致胃蠕动、胃酶和酸的分泌,又加快了消化和排空率,因此幼鲈的排空时间随鱼体重增加而上升,至接近 36mm 时就保持恒定了。

纵观鱼类排空率的研究,可以发现以下几个问题:(1)尽管关于鱼类胃排空率的研究已作了大量的工作,但所得结果差异较大,许多研究得出了相互矛盾的结论,而且目前关于鱼类排空的生理机制还研究得较少;(2)由于实验设计未标准化,使结果难以进行比较。Jobling^[10]重新分析了一些结果,发现一些研究者就没有给数据以适合的数学表达式,因此认为要比较不同实验的结果,必须用标准的方法重新分析已发表的数据。为了使鱼类排空率的研究进一步深入,在研究中应该控制温度、鱼体体重、食物相对大小、摄食频率、饵料种类和排空实验前的饥饿时间的长度等实验条件,并使实验条件尽可能接近鱼类生活的自然环境,以便能更好地把结果推广到野外,正确估计摄食率。

参考文献

- [1] 岩田滕哉,陈少莲,刘肖芳. 鲢和鳙的氮平衡研究 I. 在高温季节(夏季)氮平衡几个参数的测定. 水生生物学报, 1986, 10(4): 297~310.
- [2] Swenson W A, Smith L L. Gastric digestion, food consumption and food conversion efficiency in walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1973, (30) (8): 1327~1336.
- [3] Jobling M. Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Fish Biol.*, 1981, 19(2): 245~257.

- [4] Talbot C, Higgins P J, Shanks A M. Effects of pre-and post-prandial starvation on meal size and evacuation rate of juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, 1984, **25**(5): 551~560.
- [5] Hopkins T E, Larson R J. Gastric evacuation of three food types in the black and yellow rockfish *Sebastes chrysomelas* (Jordan and Gilbert). *J. Fish Biol.*, 1990, **36**(5): 673~682.
- [6] Haywar R S, Bushmann M E. Gastric evacuation rates for juvenile largemouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1994, **123**(1): 88~93.
- [7] 张 波, 孙 耀, 唐后升. 真鲷的胃排空率. *海洋水产研究*. 1999, **20**(2): 86~89.
- [8] Salvanes A G V, Aksnes D L, Giske J. A surface-dependent gastric evacuation model for fish. *J. Fish. Biol.*, 1995, **47**(4): 679~695.
- [9] Macpherson E, Lleonat J, Sanchez P. Gastric emptying in *Scyliorhinus canicula* (L.): a comparison of surface-dependent and non-surface dependent models. *J. Fish Biol.*, 1989, **35**(1): 37~48.
- [10] Jobling M. Influences of food particle size and dietary energy content on patterns of gastric evacuation in fish: test of a physiological model of gastric emptying. *J. Fish Biol.*, 1987, **30**(3): 299~314.
- [11] Olson R J, Boggs C H. Apex predation by yellowfish tuna (*Thunnus albacares*): independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1986, **43**(9): 1760~1775.
- [12] MacDonald J S, Waiwood K G, Green R H. Rates of digestion of different prey in Atlantic cod (*Gadus morhua*), ocean pout (*Macrozoarces americanus*), winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, **39**(5): 651~659.
- [13] Buckel J A, Conover D O. Gastric evacuation rate of piscivorous Young-of-the-Year bluefish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1996, **125**(4): 591~599.
- [14] Juanes F, Conover D O. Rapid growth, high feeding rate, and early piscivory in young-of-the-year bluefish, *Pomatomus saltatrix*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1994, **51**(8): 1752~1761.
- [15] Kalogeris T J, Reidelberger R D, Mendel V E. Effect of nutrient density and composition of liquid meals on gastric emptying in feeding rats. *Am. J. Physiol.*, 1983, **244**: R865~R871.
- [16] Jobling M. Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L.: effects of dietary energy level and food consumption. *J. Fish Biol.*, 1980, **17**(1): 187~196.
- [17] Hofer R, Forstner H, Rettenwander R. Duration of gut passage and its dependence on temperature and food consumption in roach, *Rutilus rutilus* (L.), laboratory and field experiments. *J. Fish Biol.*, 1982, **20**(3): 289~301.
- [18] From J, Rasmussen G. A growth model, gastric evacuation, and body composition in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, 1836. *Dana*, 1984, **3**: 61~139.
- [19] Jobling M. Mythical models of gastric emptying and implication for food consumption studies. *Environ. Biol. Fish.*, 1986, **16**: 35~50.
- [20] Dos Santos J, Jobling M. Gastric emptying in cod *Gadus morhua* L.: effects of food particle size and dietary energy content. *J. Fish Biol.*, 1988, **33**(4): 511~516.
- [21] Laurence G C. Digestion rate of larval largemouth bass. *New York Fish and Game Journal*, 1971, **18**: 52~56.
- [22] Rosch R. Effect of experimental conditions on the stomach evacuation of *Coregonus lavaretus* L. *J. Fish Biol.*, 1987, **30**(5): 521~532.
- [23] Fletcher D J, Grove D J, Basimi R A, et al. Emptying rates of single and double meals of different food quality from the stomach of the dab, *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.*, 1984, **25**(4): 435~444.
- [24] Garcia L M, Adelman I R. An in situ estimate of daily food consumption and alimentary canal evacuation rates of common carp *Cyprinus carpio* L. *J. Fish Biol.*, 1985, **27**(4): 487~494.
- [25] Windell J T, Kitchell J F, Norris D O. Temperature and rate of gastric evacuation by rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1976, **105**(6): 712~717.
- [26] 万方数据, Kapoor H, Verighina I A. The alimentary canal and digestion in teleosts. In: Russell, F. S. & Yong, M., eds. *Advances in Marine Biology* (Vol. 13) London: Academic Press, 1975. 109~239.

- [27] Dos Santos J, Jobling M. Factors affecting gastric evacuation in cod *Gadus morhua* L., fed single-meals of natural prey. *J. Fish Biol.*, 1991, **38**(5): 697~714.
- [28] Higgins P J, Talbot C. Growth and feeding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). In: C. B. Cowey, A. M. Mackie & J. G. Bell, eds. Nutrition and feeding in fish London: Academic Press. 1985. 244~263.
- [29] Smith R L, Paul J M, Paul A J. Gastric evacuation in walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1989, **46**(3): 489~493.
- [30] Ruggerone G T. Gastric evacuation rates and daily ration of piscivorous coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* Walbaum. *J. Fish Biol.*, 1989, **34**(3): 451~464.
- [31] Persson L. The effects of temperature and meal size on rate of gastric evacuation in perch, *Perca fluviatilis*, fed on fish larvae. *Freshwat. Biol.* 1981, **11**: 131~138.
- [32] Persson L. Rate of food evacuation in roach (*Rutilus rutilus*) in relation to temperature, and the application of evacuation rate estimates for studies on the rate food consumption. *Fresh. Biol.*, 1982, **12**: 203~210.
- [33] Hershey A E, MacDonald M E. Diet and digestion rates of slimy sculpin, *Cottus cognatus*, in an Alaskan Arctic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1985, **42**(3): 483~487.
- [34] Johnston T A, Mathias J A. Gut evacuation and absorption efficiency of walleye larvae. *J. Fish Biol.*, 1996, **49**(3): 375~389.
- [35] Flowerdew M, Grove D J. Some observations of the effects of body weight, temperature, meal size and quality on gastric emptying time in turbot, *Scophthalmus maximus* (L.) using radiography. *J. Fish Biol.*, 1979, **14**(2): 229~238.
- [36] Basimi R A, Grove D J. Gastric emptying rate in *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.*, 1985, **26**(5): 545~552.
- [37] Persson L. The effects of temperature and meal size on rate of gastric evacuation in perch, *Perca fluviatilis*, fed on fish larvae. *Freshwat. Biol.*, 1981, **11**: 131~138.
- [38] Lamber T C. Gastric emptying time and assimilation efficiency in Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). *Can. J. Zool.*, 1985, **63**: 817~820.
- [39] Mills E L, Ready R C, Jahncke M, et al. A gastric evacuation model for young perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1984, **41**(3): 513~518.