

文章编号: 1000-0615(2002)06-0556-05

• 综 述 •

日本鳗鲡仔鱼摄食机理及其营养策略

梁旭方¹, 谢 骏², 王秋荣³, Benedikte H Pedersen⁴

- (1. 暨南大学生命科学技术学院生物工程学系, 广东 广州 510632;
2. 中国水产科学研究院珠江水产研究所, 广东 广州 510380;
3. 日本东京水产大学水族养殖研究室, 东京 108-8477;
4. 哥本哈根大学海洋生物实验室, 哥本哈根 DK-3000, 丹麦)

关键词: 日本鳗鲡; 柳叶状仔鱼; 发育; 摄食

中图分类号: Q495; S963 文献标识码: A

The feeding mechanism and nutritional strategy of early and leptocephalus larvae of *Anguilla japonica*

LIANG Xu-fang¹, XIE Jun², WANG Qiu-rong³, Benedikte H Pedersen⁴

- (1. Department of Biotechnology, College of Life Science and Technology, Jinan University, Guangzhou 510632, China;
2. Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Guangzhou 510632, China;
3. Laboratory of Fish Nutrition, Tokyo University of Fisheries, Tokyo 108-8477, Japan;
4. Marine Biological Laboratory, University of Copenhagen, DK-3000, Denmark)

Abstract: Leptocephalus larvae are the unique stage of larval development in all groups of fishes from the superorder Elopomorpha (Anguilliformes, Elopiformes and Notacanthiformes). To explain the leptocephalus strategy of larval development, various attempts have been made on the morphology, physiology and biochemistry of leptocephalus larvae. However, the feeding mechanism of leptocephalus larvae is still unknown. The Japanese eel (*Anguilla japonica*) larvae were found to have well developed scotopic vision, mechanoreception and chemoreception. Both early and leptocephalus larvae of Japanese eel actively ingested a kind of paste food by first touching the food with their snout and then tearing off a big mouthful of the paste with their sharp teeth. Chemoreception was shown to be critical to elicit the feeding response. Feeding by S-flex posture from a distance might be of some significance for the early larvae to catch movable food. It is proposed that the natural food of Japanese eel larvae would be relatively large, rather soft, inactive and negatively phototactic. The developmental mode of sensory system and behavior of Japanese eel larvae seems to be similar to some deep sea fishes but contrast with most marine teleost fishes.

Key words: *Anguilla japonica*; leptocephalus larva; development; feeding

收稿日期: 2002-04-10

资助项目: 广东省自然科学基金项目(980702); 日本东华教育文化交流财团资助项目

作者简介: 梁旭方(1965-), 男, 湖北武汉人, 副教授, 博士, 主要从事鱼类摄食机理与分子生物学研究。E-mail: xliang1@hotmail.com

鳗鲡属(*Anguilla*)鱼类共有19种和亚种,其中以欧洲鳗鲡(*A. anguilla*)和日本鳗鲡(*A. japonica*)最为重要。鳗鲡属鱼类发育需经历奇特的柳叶状仔鱼(leptocephalus larva)阶段,其人工育苗技术是一道世界难题。柳叶状仔鱼现象仅见于真骨鱼类最原始的一个类群海鲢总目 Elopomorpha(鳗鲡目 Anguilliformes, 海鲢目 Elopiformes, 背棘鱼目 Notacanthiformes)。有关柳叶状仔鱼的发育策略,已从形态学、生理学及生物化学等方面进行了不少研究,但柳叶状仔鱼的摄食机理至今不明。

日本鳗鲡的人工诱导催熟试验始于上世纪60年代,日本北海道大学 Yamamoto 等^[1]于1973年进行日本鳗鲡人工授精、孵化获得成功,这在世界上尚属首次。我国在“七五”期间和“八五”期间,由上海水产大学、河北省水产研究所、中国水产科学研究院珠江水产研究所和复旦大学等进行了人工繁殖鳗鲡试验研究,对亲鳗催熟、催产、孵化等方面都取得很大的进展。但是,孵化后3~5d时,仔鳗大量死亡,极少数个体偶尔可最长成活到24d^[2]。目前,日本水产厅养殖研究所 Tanaka 等^[3]通过采用以鲨鱼卵冷冻干燥粉末为主要成份的糊状饲料作为日本鳗鲡的育苗饲料,获得重大突破,在世界上首次使人工孵化仔鳗成活达到253d,体长30mm以上,并已完全变态为柳叶鳗。该研究成果证实导致日本鳗鲡早期仔鱼大量死亡的主要原因是仔鳗摄食问题,而不是仔鳗的异常发育或深海水压等问题。本文重点介绍以人工孵化日本鳗鲡柳叶状仔鱼为材料所获得的最新研究成果,并结合近年来海鲢总目柳叶状仔鱼相关研究进展进行综合分析,以期探讨日本鳗鲡仔鱼摄食机理及其营养策略,并为鳗鲡人工育苗饲料的研制提供参考。

1 日本鳗鲡仔鱼的摄食行为

日本鳗鲡早期仔鱼对水流等振动刺激的逃避反应极强,甚至远超过敏感型的鲱仔鱼,对强光刺激亦会迅速产生逃避反应。随着日本鳗鲡仔鱼的发育,特别是25~30d后,其体高明显增大,鳍条不断发育,体型逐步转变成柳叶状,巡游能力也日渐增强,甚至较淡水生活期间的幼鳗或成鳗更适于在水层中进行鳗形游动。这与天然海域柳叶鳗存在明显的主动迁移现象很吻合^[4-6]。

日本鳗鲡仔鱼的摄食方式有如下两种类型: S型攻击和触碰后咬食。S型攻击是鲱、真鲷和牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)等一般海水鱼类早期仔鱼普遍采用的捕食浮游动物方式^[7,8],仔鱼在攻击食物前身体弯成“S”型,然后迅速挺直身体前冲捕食。日本鳗鲡早期仔鱼虽然有时能见到这种典型的摄食行为,但对投喂的轮虫摄食成功率极低,2h内几乎见不到成功的捕食。因此,虽然日本鳗鲡仔鱼消化道内可偶然见到摄入的轮虫^[9],但由于摄食量太低,投喂轮虫对日本鳗鲡仔鱼的成活(最多20d左右)并无明显作用,与不投喂的仔鱼(13d)相差并不大^[3]。触碰后咬食的摄食方式在日本鳗鲡早期仔鱼和柳叶状仔鱼均常能见到,用以摄食投喂的以鲨鱼卵冷冻干燥粉末为主要成份并含有磷虾或其它鲜鱼虾抽提液的糊状饲料。日本鳗鲡早期仔鱼和柳叶状仔鱼均以鳗形方式不停游动,触碰到糊状饲料团后立即离开或停住,用吻部反复触碰糊状饲料团后开口至最大,使口裂几乎呈直角压在糊状饲料团上,最后猛然甩头而咬住撕下一满口饲料,咀嚼后吞咽并再次开始以鳗形方式继续巡游。日本鳗鲡早期仔鱼和柳叶状仔鱼均能以这种方式很有效地摄食人工配制的糊状饲料,并达到很大的摄食量,因而许多仔鱼透明的腹部消化道内可见有大量食物。虽然这种糊状饲料不是日本鳗鲡仔鱼的天然食物,但其食物特征非常适于日本鳗鲡早期仔鱼和柳叶状仔鱼摄食,仔鳗异常发达且朝前伸的颌齿在咬住撕下大口糊状饲料中似乎很有作用。上述结果表明日本鳗鲡仔鱼这种触碰后撕咬的取食方式极有可能是它在大洋漂流过程中长达1年的仔鱼期赖以生存的主要摄食方式,同时也说明日本鳗鲡仔鱼的天然饵料应是个体较大、活动性较弱且质地松软的海洋浮游动物。

2 日本鳗鲡仔鱼的摄食机理

日本鳗鲡仔鱼的眼和嗅觉器官以及相关的脑区均很发达,因此可以认为视觉和嗅觉在其行为中有重要作用。但 Pankhurst^[10]研究欧洲鳗鲡视网膜发育并惊人地发现欧洲鳗鲡柳叶状仔鱼视网膜仅由视杆组成,只有到变态后溯河期的稚鱼才具有混合型视网膜。Hulet^[11]研究结果显示美体鳗(*Ariosoma balearicum*)柳叶状仔鱼视网膜也仅由视杆组成并认为是夜视性的。这种视网膜发育过程与一般真骨鱼类完全不同。对于绝大多数真骨鱼类,仔鱼具有纯视锥型视网膜,视杆仅在变态为稚鱼时才分化发育^[8,12]。然而,有些证据显示深海鱼类成鱼的视网膜一般仅具有视杆,其仔鱼也只有纯视杆型视网膜^[12]。这表明鳗鲡仔鱼的行为发育应不同于一般的真骨鱼类,而与缺乏研究的某些深海鱼类较接近,可能代表着一种较原始的模式。Blaxter^[8,12]对英国多种海水鱼类视觉和行为进行长期系统研究并综合其他研究者的成果,最后得出结论认为,纯视锥型视网膜是仔稚鱼成功捕食所必需的,而视杆可能用于感知运动和逃避被猎食者所捕食。综上所述,鳗鲡仔鱼虽然眼发育完好,其视杆型视网膜可能与其趋弱光的昼夜垂直迁移有关,但不可能用于捕食小型浮游动物,这也为鳗鲡仔鱼对轮虫S形攻击的极低成功率所证实。另一方面,日本鳗鲡仔鱼能以吻部反复触碰后咬食的方式有效地摄食糊状饲料,表明嗅觉可能在其摄食中发挥重要作用^[13]。

澳洲鳎 (*A. australis*) 刚孵化仔鱼已被证实具有异常发达的机械感觉, 并在其头部发现突起的并已功能化的游离神经丘^[14]。日本鳎仔鱼对水流振动也异常敏感, 其发达的机械感觉可能用于对活动猎物的 S 形攻击, 但由于仔鱼期侧线系统尚未发育完成, 其定位功能不可能很准确^[15, 16], 故机械感觉仅可能被用于鳎仔鱼近距离捕食个体较大、活动较慢的海洋浮游动物。日本鳎仔鱼对轮虫极低成功率的摄食反应, 很可能是定位尚不准确的机械感觉诱导产生的。另外, 有研究结果显示美洲鳎能感知微弱电场或者是微弱电场的变化, 说明美洲鳎存在电觉或者是磁觉, 并认为美洲鳎在长距离洄游时可利用这种感觉对海洋电场或者是磁场的识别而进行定向^[17]。日本鳎仔鱼能否依靠电觉摄食是个有趣的问题。

日本鳎仔鱼对投喂的以鲑鱼卵冷冻干燥粉末为主要成份的糊状饲料, 通过用吻部触碰后咬食的方式强烈摄食, 糊状饲料的外形轮廓、味道或电解产生的微弱电流均可能成为诱导日本鳎仔鱼摄食的食物信号, 因而视觉、化学感觉或电觉在这种摄食反应中都有可能起作用。当这种糊状饲料表面覆盖 1 层极薄的十分松软的琼脂糖凝胶 (海水制胶) 后, 仅食物的电觉刺激可透过凝胶层而化学刺激则不可以, 这种处理对食物的外形轮廓、表面质地等基本上没有改变, 研究发现这种处理对于日本鳎仔鱼对食物的触碰行为没有影响, 但却完全阻止了它对食物的咬食行为, 说明化学感觉对诱导日本鳎仔鱼咬食食物是至关重要的, 而电觉则基本上没有作用, 同时也说明日本鳎仔鱼对食物的触碰行为很可能是通过视觉诱导产生的。当这种糊状饲料掺入等量充分超声粉碎过的鲜海蜇后, 日本鳎仔鱼仍然摄食但强度低, 说明其化学感觉对食物有很强的选择性。当这种糊状饲料在完全黑暗的条件下投喂时, 日本鳎仔鱼基本上不能正常摄食, 这似乎进一步说明视觉对日本鳎仔鱼摄食的作用, 即可能影响其对食物的触碰行为。然而, 适度光照的作用也可能是通过日本鳎仔鱼的松果体来发挥作用的。有研究结果显示美体鳎存在十分发达的且未被色素覆盖的松果体, 说明光照有可能通过影响激素分泌的昼夜节律来调节不同照度下鳎形目仔鱼的活动性、食欲等, 从而间接控制其摄食的适宜照度^[11]。

3 日本鳎仔鱼的发育历程和营养策略

目前, 日本水产厅养殖研究所 Tanaka 等^[3]人工繁育的日本鳎仔鱼成活达到 253 d, 体长达到 30mm 以上, 并已完成变态为柳叶状仔鱼。Tsukamoto^[18]于 1991 年 6-7 月在马里亚纳群岛西部海域捕获 911 尾全长 7.9~34.2 mm 的柳叶鳎, 并认为马里亚纳群岛西部的北赤道流区是日本鳎产卵场。黄大明等^[2]于 1993 年 3 月在该海域采集到 19 粒发育中的日本鳎胚胎, 分别处于 2 细胞期及神经胚后期, 并确认日本鳎产卵场在马里亚纳群岛西侧、北赤道流北侧边缘海域。这样, 将人工繁育和天然捕获日本鳎仔鱼的资料综合起来, 已能粗略地描述出日本鳎整个的仔鱼发育历程: 日本鳎仔鱼孵化后 20~30 d 变态为柳叶状仔鱼, 随黑潮从马里亚纳群岛西部海域向冲绳群岛南部海域漂流洄游, 在一年内到达中国及日本近岸并再变态为稚鳎 (白仔鳎)^[2, 18-20]。

柳叶状仔鱼最易识别的特征是具有一个近乎胶质透明的侧扁体型, 有些种类的仔鱼期极度延长, 个体较一般仔鱼大许多, 并且需要进行很长距离的洄游^[21]。欧洲鳎仔鱼从产卵场百慕大群岛东南 Sargasso 海洄游到欧洲近岸历时 3 年, 仔鱼全长达到 60~80 mm。其肠道内除偶然发现残存有少许胶状物质外, 一般没有可分辨的食物^[5]。令人惊奇的是, 对于海鲢总目其它种类大量柳叶状仔鱼食性的研究结果亦然, 同样未能发现有可分辨的食物^[22-24]。美体鳎的消化系统 (包括胰脏在内的附属器官) 在柳叶状仔鱼阶段尚未充分发育^[11]。有关康吉鳎科 Congridae 柳叶状仔鱼及海鲢总目其它种类柳叶状仔鱼的消化系统发育的研究结果也是如此^[2, 24]。因此, 柳叶状仔鱼的营养策略是个令人迷惑的问题。

与鱼体主要由蛋白质构成的一般仔鱼完全不同, 研究发现柳叶状仔鱼主要由粘多糖构成, 这些粘多糖大分子因硫酸盐化而带有负电荷, 其分子间电荷排斥作用导致柳叶状仔鱼富含粘多糖的组织大量蓄积水分子和 Na^+ 离子^[24-26]。美体鳎柳叶状仔鱼的表皮仅有 2~3 层细胞厚, 外层细胞拥有无数与小肠微绒毛外形十分相似的丝状突起, 这种结构被认为能以离子泵方式直接从环境介质中吸收溶解的有机物质^[11, 24]。由于柳叶状仔鱼具有最大的鱼体表面积与体积比, Pfeiler^[24]认为柳叶状仔鱼有可能主要通过其表皮从海水中获取营养物质。这种通过表皮吸收获得溶解的有机物质的方式常见于许多海洋无脊椎动物^[27]。另外, 美体鳎柳叶状仔鱼虽然已具备功能化的循环系统, 但其鳃丝尚发育不完全, 且缺乏红细胞和血红蛋白, 因而认为其极薄表皮进行的气体交换可能在美体鳎柳叶状仔鱼呼吸生理中发挥重要作用^[11, 24]。

日本鳎柳叶状仔鱼以触碰后撕咬方式大量摄食人工配制的糊状饲料, 表明与一般仔鱼一样, 日本鳎柳叶状仔鱼还是主要通过消化道吸收外源营养物质, 只是摄入的食物很快全部通过消化道而被排出体外, 故吸收效率不会高, 同时这可能也是其肠道内很难见到残留物的一个原因。另外, 日本鳎柳叶状仔鱼以细长颌齿撕咬下大块松软食物的一小部分进行吞食的习性, 使其不会摄入坚硬的外壳、内骨骼等, 这可能是其肠道内很难见到残留物的另一个原因。因此, 可以认为日本鳎柳叶状仔鱼通过多种成本低而效率不高的方式获取营养物质及进行呼吸代谢, 具有较大的适应性, 并经

超长的仔鱼期以粘多糖形式逐渐积聚营养以供变态之用,同时这种主要由粘多糖构成的胶质鱼体还能提供一个与海水基本相等的浮力,使柳叶状仔鱼迁移时节省能量。研究还发现欧洲鳗鲡稚鱼(玻璃鳗)的多核肌肉细胞具有以出芽方式产生新的多核肌肉细胞来重新构建肌肉系统的能力^[28],从而使欧洲鳗鲡柳叶状仔鱼在贮备足够营养后能变态成主要由蛋白质构成的一般稚鱼。变态后溯河期的日本鳗鲡稚鱼(白仔鳗)食性研究结果表明,其基本食物是水域中游泳力差的小型动物,采取捕食的方式获取,同时其肠壁上可见很厚的脂肪层^[20,29]。这与欧洲鳗鲡变态后稚鱼已具备较高视敏度的混合型视网膜的研究结果非常一致,同时说明变态后日本鳗鲡稚鱼营养贮备方式也与一般稚鱼相同。

4 日本鳗鲡人工育苗和饵料问题

目前,日本水产厅养殖研究所虽然采用人工配制的糊状饲料喂食人工孵化的日本鳗鲡仔鱼取得举世瞩目的突破性进展,但柳叶状仔鱼全长达到 30 mm 以后几乎不再摄食,生长停滞,且已变得十分衰弱^[3]。在天然海域,日本鳗鲡柳叶状仔鱼只有全长达到 53~ 60 mm 左右时才可变态为稚鱼(白仔鳗)^[19],因而全面攻克日本鳗鲡人工育苗难题尚待时日,特别是研制能有效促进后期柳叶状仔鱼生长并变态的全价育苗饲料已成为关注的焦点。

海水鱼类人工育苗在仔鱼期一般普遍投喂强化营养的轮虫、卤虫等浮游动物,人工配合饲料仅在变态完成后的稚鱼期才单独使用。鲑鳟鱼类人工育苗虽然使用人工配合饲料作为开口饵料,但鲑鳟鱼类具有非常大的卵黄囊,开食期仔鱼消化系统包括胰腺等已发育完全,可很好地利用人工配合饲料。另外,虽然某些食性特殊的鱼类,例如高首鲟(*Acipenser transmontanus*),若利用天然饵料作为仔鱼开口饲料则以后转食人工配合饲料十分困难,但其仔鱼期甚短,故一般使用鲑鳟鱼类的人工开口饲料而没有研制专门饲料的必要。

日本鳗鲡仔鱼期长达 1 年,其不同阶段营养和环境需求亟待探明。目前,脂类特别是高不饱和脂肪酸对于开食期仔鱼存活和生长的关键作用已进行了充分研究^[30],蛋白质特别是卵黄囊游离氨基酸库对于仔鱼的重要性也已受到重视^[31],但有关糖类特别是可能易于被仔鱼吸收的单糖或双糖等对于柳叶状仔鱼是否具有特殊营养作用尚未见研究报告。欧洲鳗鲡稚鱼(玻璃鳗)溯河进入淡水时体色加深、变黑,变态为线鳗(*elver*),此过程中 T3/T4 等激素水平发生显著变化。有关激素与环境因子等在日本鳗鲡不同阶段变态过程中的作用也是今后需研究解决的问题。

参考文献:

- [1] Yamamoto K, Yamauchi K. Sexual maturation of Japanese eel and production of eel larvae in the aquarium[J]. Nature, 1974, 251: 220-222.
- [2] Huang D M, Chen S Q. On the life history and techniques for artificial induction of maturation and rearing larvae of Japanese eel[J]. Chinese J Zool, 1997, 32(3): 39-48. [黄大明,陈世群. 鳗鲡的生活史和人工育苗技术探讨[J]. 动物学杂志, 1997, 32(3): 39-48.]
- [3] Tanaka H, Ohta H, Kagawa H. Development of techniques for artificial induction of maturation and rearing larvae of Japanese eel[J]. Bull Jap Soc Sci Fish, 2000, 66: 623-626.
- [4] Tesch F W. Occurrence of eel *Anguilla anguilla* larvae west of the European continental shelf, 1971-1977[J]. Environ Biol Fish, 1980, 5: 185-190.
- [5] Kracht R, Tesch F W. Progress report on the eel expedition of R. V. 'Anton Dohm' and R. V. 'Friedrich Heincke' to the Sargasso Sea 1979[J]. Environ Biol Fish, 1981, 6: 371-375.
- [6] Smith D G. The occurrence of larvae of the American eel, *Anguilla rostrata*, in Straits of Florida and nearby areas[J]. Bull Mar Sci, 1968, 18: 280-293.
- [7] Fukuhara O. Morphological and functional development of Japanese flounder in early life stage[J]. Bull Jap Soc Sci Fish, 1986, 52: 81-91.
- [8] 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.
- [9] Tanaka H, Kagawa H, Ohta H. The first report of eel larvae ingesting rotifers[J]. Fish Sci, 1995, 61: 171-172.
- [10] Pankhurst N W. Retinal development in larval and juvenile European eel, *Anguilla anguilla* [J]. Can J Zool, 1984, 62: 335-343.
- [11] Huet W H. Structure and functional development of the eel leptocephalus *Ariosoma balearicum* (De La Roche, 1809) [J]. Philos Trans R Soc Lon[Biol], 1978, 282: 107-138.
- [12] 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.
- [13] Liang X F, He D R. Sensory basis in the feeding behavior of fishes[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1998, 22: 278-284. [梁旭方,何大仁. 鱼类摄食行为的感觉基础[J]. 水生生物学报, 1998, 22: 278-284.]
- [14] Lokman P M, Young G. Induced spawning and early ontogeny of New Zealand freshwater eels (*Anguilla dieffenbachii*) and (*A. australis*) [J]. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 2000, 34: 135-145.
- [15] Liang X F, Liu J K, Huang B Y. The role of sense organs in the feeding behaviour of Chinese perch[J]. J Fish Biol, 1998, 52: 1058-1067.

- [16] Liang X F. Advances in prey identification and localization by fish with the lateral line mechanoreception[J]. Chinese Journal of Zoology, 1998, 33(2): 49- 52. [梁旭方. 鱼类侧线机械感觉猎物识别和定位的研究进展[J]. 动物学杂志, 1998, 33(2):49- 52.]
- [17] Rommel S A, McCleave J D. Oceanic electric fields: perception by American eels[J]. Science, 1972, 176:1233- 1235.
- [18] Tsukamoto K. Discovery of the spawning area for Japanese eel[J]. Nature, 1992, 356: 789- 791.
- [19] Tabeta O, Takai T. Leptocephali of *Anguilla japonica* found in the waters south of the Okinawa Islands[J]. Bull Jap Soc Sci Fish, 1975, 41: 137- 145.
- [20] Fu L J, Li B, Liu Y X. Food habits of the Japanese eel elvers from the river mouth areas of China[J]. Reservoir Fisheries, 1993, 13(4): 16- 17. [富丽静, 李 勃, 刘义新. 中国沿海河口地区鳗苗食性的初步研究[J]. 水利渔业, 1993, 13(4): 16- 17.]
- [21] Smith D G. Guide to the leptocephali (Elopiformes, Anguilliformes, and Notacanthiformes)[J]. NOAA Tech Rep NMFS Circular, 1979, 424: 1- 39.
- [22] Raki S N. Congrid eels of the Eastern Pacific and key to their leptocephali[J]. NOAA Tech Rep Natl Mar Fish Serv[J]. 1985, 22: 1- 19.
- [23] Alexander E C. A contribution to the life history, biology and geographical distribution of the bonefish, *Albula vulpes* (Linnaeus)[J]. Dana Rep Carlsberg Found, 1961, 53: 1- 51.
- [24] Pfeiler E. Towards an explanation of the developmental strategy in leptocephalus larvae of marine teleost fishes[J]. Environ Biol Fish, 1986, 15: 3- 13.
- [25] Pfeiler E. Glycosaminoglycan breakdown during metamorphosis of larval bonefish *Albula*[J]. Mar Biol Lett, 1984, 5: 241- 249.
- [26] Comper W D, Laurent T C. Physiological function of connective tissue polysaccharides[J]. Physiol Rev, 1978, 58: 255- 315.
- [27] Preston R L, Stevens B R. Kinetic and thermodynamic aspects of sodium-coupled amino acid transport by marine invertebrates[J]. Am Zool, 1982, 22: 709- 721.
- [28] Willemsse J J, Lieuwma-Noordanus C. The generation of new 'white' muscle fibers by budding in the lateral musculature of elvers *Anguilla anguilla* (L.) during normal development[J]. Experientia, 1984, 40: 990- 992.
- [29] Liu Y X, Xie Y H, Li B, et al. Preliminary study on the feeding habit of the upstream migratory elver of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in the estuary of northern Yellow Sea, China[J]. Fishery Science, 1992, 11(2): 4- 7. [刘义新, 解玉浩, 李 勃, 等. 辽东半岛(黄海北部)溯河鳗苗食性的初步研究[J]. 水产科学, 1992, 11(2): 4- 7.]
- [30] Watanabe T, Kitajima C, Fujita S. Nutritional value of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: a review[J]. Aquac, 1983, 34: 115- 143.
- [31] Ronnestad I, Fyhn H J, Gravningen K. The importance of free amino acids to energy metabolism of eggs and larvae of turbot (*Scophthalmus maximus*)[J]. Mar Biol, 1992, 114: 517- 525.