

综述

鱼类促摄食物质研究进展

薛 敏^{1,2} 解绶启¹ 崔奕波¹ 钱雪桥¹

(1 中国科学院水生生物研究所; 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; 2 北京友谊通元水产技术开发中心, 北京 100075)

ADVANCES IN STUDIES ON FISH FEEDING STIMULANTS

XUE Min^{1,2}, XIE ShouQi¹, CUI YiBo¹ and QIAN XueQiao¹

(1. Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences; State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology; Wuhan 430072; 2 Beijing Aquaculture Nutrition Research Center, Beijing 100075)

关键词: 鱼类; 促摄食物质

Key words: Fishes; Feeding stimulants

中图分类号: S963.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2003)06-0639-05

一般来说, 缺乏鱼类摄食方面的知识, 就不可能合理地经营养殖业, 而忽视鱼类对饲料的嗜好性也将是饲料科学中的一个重大缺陷。人工配合饲料的适口性包括物理和化学性状两方面的因素。物理性状包括饲料的粒径、形状、颜色、水中稳定性、硬度(硬颗粒或软颗粒)等, 一般可以通过饲料加工工艺的调整与改进达到理想状态; 化学性状主要是指饲料本身的气味和味道。鱼类寻找食物要通过视觉、机械感觉和化学感觉, 其中已证明嗅觉对许多鱼类确定食物的位置起重要作用^[1]。食物的气味能使许多鱼类开始并保持其摄食行为, 确定食物的方位通常需要通过水流带来食物气味引起的嗅觉, 然后朝向水流游动, 直到发现食物。但是摄入的食物是否适口也同样重要, 尤其是对一些抢食性较弱或某些肉食性的鱼类, 饲料需要同时具有引诱性和适口性才能逐渐被驯化吃食人工配合饲料。此外, 随着人们生活水平的提高, 休闲垂钓也迅速发展, 其专业用配合饲料对诱食性和物理性状的要求比其本身的营养结构更为重要。鱼类摄食行为及其对饲料(包括天然饵料)的嗜好性是一个相当复杂的问题, 它有着各种内、外因素的相互深刻的关注。因此, 要探明鱼类的摄食机制并非易事。20世纪70年代以后, 在国际上由于电生理与电化学、摄食行为学以及营养学研究的进展, 鱼类化学感觉和促摄食物质的知识才得到迅速的积累^[2-5]。

1 影响鱼类食欲的内外因素

影响鱼类食欲的因素有很多, 外部因素如光照、溶氧、温度、盐度甚至季节变换, 潮汐规律都会影响到鱼类的摄食行

为。对于养殖鱼类来说, 其本身生理特性和饲料的品质起着更为重要的作用。下面就其中一些重要的方面进行讨论。

1.1 化学刺激剂与鱼类食欲 化学刺激剂包括促进摄食和抑制摄食两种物质, 具有促摄食特性的物质对不同的鱼类所起的作用也不同, 甚至是完全相反的。例如脯氨酸和丙氨酸对褐鳟幼鱼是促摄食物质^[3], 对虹鳟却是抑制摄食的物质^[6]。另外, 不同浓度梯度的化学刺激剂所产生的反应也有差别^[1]。

1.2 激素与鱼类食欲 激素对脊椎动物既是食欲促进剂也可能是抑制剂, 例如雄性激素促进罗非鱼摄食和生长, 雌性激素却抑制生长^[7]。这些变化追寻根本原因是鱼类的生理特性所决定, 天然鱼类随着季节变更, 体内激素分泌也有一定规律。一般鱼类在繁殖季节摄食和生长都会锐减。另外, 某些激素对鱼类来说也是促摄食物质, 如 17 α -甲基睾丸酮可促进鲑鳟鱼类摄食^[8]; 牛生长激素可以促进银鲑(*Oncorhynchus kisutch*)的食欲^[9]; 同样 Chan & Teng 发现饲料中添加促生长激素分泌激素可以提高石斑鱼(*Epinephelus salmonoides*)的摄食量等, 但激素导致的摄食量提高, 在很大程度上是由于代谢率提高造成的^[10]。

1.3 胃肠排空及营养史与鱼类食欲控制 在20世纪70年代就已经研究表明鱼类胃肠排空时间长短与其食欲有密切的关系。鱼类的摄食量是由胃或前肠中食物的密度决定的。在养殖过程中, 营养史也是控制鱼类食欲的重要因素, Hayward 等报道, 经饥饿 2、4、6、10 或 14d 的杂交太阳鱼($\delta L. pernis macrochirus \times \delta L. cyanellus$)再恢复摄食后, 摄食率明显提

收稿日期: 2002-11-21; 修订日期: 2003-05-22

基金项目: 北京市科技新星项目(9558102900); 淡水生态与生物技术国家重点实验室项目资助

作者简介: 薛 敏(1972—), 女, 山西大同人, 北京友谊通元水产技术开发中心主任, 博士; 从事鱼类营养学与生理学的研究

通讯作者: 解绶启 E-mail: sqxie@ib.ac.cn

高^[11]。Qian 等发现异育银鲫经过 2 个星期的饥饿以后, 饱食投喂, 其摄食量将成倍地提高并且能够进行补偿生长, 8 周后其增重率与没有饥饿组之间差异不显著^[12]。这种现象在北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)、斑点叉尾(*Ictalurus punctatus*)等鱼类也有类似报道。

1.4 饲料能量与鱼类食欲 蛋白质、脂肪和能量是饲料提供的三大营养物质。很多研究都认为鱼类摄食能量不足的饲料时, 摄食量会大幅度提高^[13, 14]。提高饲料能量蛋白比(DE/DP)会降低虹鳟(*Salmo gairdneri*)和中国对虾(*Penaeus chinensis*)的摄食量^[13, 14]。

总的来说, 在饲料中添加促摄食物质目的是通过提高鱼类的摄食率来促进生长。而增重的基础是饲料本身良好的营养结构和合理的饲养管理。只有将平衡营养机理与外源促摄食物质的引入进行合理的搭配, 才会起到事半功倍的作用。

2 鱼类对促摄食物质的选择

对鱼类有促摄食效果的物质有单质, 也有数种物质的混合物。一些从天然动物提取物中提取、分离的活性物质, 以及基于这些活性物质的人工合成复合物已经被证明可以起到促摄食的作用^[15-17]。对这些提取物的进一步分析表明, 某些左旋氨基酸、核苷、季铵类、有机酸等在其中是活性物质。这些物质都具有类氨基酸的特点, 如分子量大约小于 1000, 溶于甲醇, 对酸水解稳定, 阳离子交换柱中保持力强及不挥发性等, 这些特点被定义为促摄食物质的必需条件^[18]。而右旋氨基酸常常不起作用或者是抑制剂^[9], 所以在后文中所提到的起促摄食作用的氨基酸全部指左旋性氨基酸。Pierce 分析了鱼类为何对这类物质的嗅、味觉感觉阈值往往达到 $10^{-10} - 10^{-9}$ mol/L 甚至更低的水平, 他认为跟这些物质本身在细胞内的渗透规律有关^[19]。这类物质通过渗漏(Leakage)、排出(Excretion)、组织破坏(Tissue damage)和分解腐烂(Decomposition)等过程从机体中释放出来, 扩散到水体中, 然后迅速地被细菌和许多高级食物链中的动植物所利用, 最终水体中游离的具有促摄食特性的小分子物质浓度仍然保持很低, 使得鱼类能够长期对这些物质保持高度的敏感性^[20]。

鱼类喜欢摄食许多水生动物的提取物, 如乌贼、虾类、贝类和蟹类的提取物对鱼类的促摄食作用都有报道。虽然也曾经有过零星报道, 在这些提取物中, 一些大分子物质, 例如蛋白质, 对甲壳类、贝类和棘皮动物起主要的诱食作用^[21], 但对于大多数水生和陆生动物来说, 起到关键作用的还是一些类氨基酸的小分子活性物质^[3, 18]。此外, 在研究中发现, 鱼虾类对于大多数动物提取物的反应是基于多种小分子物质的复合反应, 而很少只对其中的一种或两种物质敏感^[22]。在对菱体兔牙鲷(*Lagodon rhomboides*)和石鲈(*Orthopristis chrysoptera*)的研究中, 曾对从美洲蓝蟹(*Callinectes sapidus* L.)、弗吉尼亚牡蛎(*Crassostrea virginica*)、条纹鲻(*Mugil cephalus* L.)

及桃红对虾(*Penaeus duorarum*)的肌肉提取物, 进行分离和行为学反应实验, 最终发现以上提取物对均有较强的促摄食作用, 除海胆外起关键作用的主要有 19 种氨基酸和甜菜碱^[2, 18]。根据报道, 有些促摄食物质是天然提取的, 有些是根据天然物的成分人工合成的物质, 一般合成物质的功效都与天然提取物的作用相当, 这就为促摄食物质的人工生产提供理论基础^[5, 23]。

不同的动物对不同的促摄食物质反应的敏感程度不同。即使同样是对乌贼提取物, 黄条(*Seriola quinqueradiata*)、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)对其中的敏感物质并不完全一样。黄条需要较为复杂的氨基酸、甜菜碱、核苷及有机酸的复合物, 而对大菱鲆来说起主要作用的是其中的次黄嘌呤与次黄嘌呤核苷酸(IMP), 虹鳟只对其中的碱性和芳香类的氨基酸有反应^[6, 24]。甚至, 同一类鱼对同样来源的诱食物质, 反应有相同性也有差异性。如 6 种鲑鳟鱼类, 河鳟(*Thymallus arcticus*)、鲱形白鲑(*Coregonus clupeaformis*)、大西洋鲑(*Salmo salar*)、褐鳟(*Salmo trutta*)、红大马哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)对脯氨酸和 L-AGPA 的味觉电生理反应都很强烈, 但是对丙氨酸的反应强度就有所不同, 另外, 红大马哈鱼还对苯丙氨酸、亮氨酸和甜菜碱反应强烈, 而其他几种鱼却没有反应^[4]。

3 促摄食物质的研究方法

不同研究者在研究促摄食物质的作用是采用不同的方法, 方法上的差异在很大程度上造成结果可比性较差。鱼类摄食行为受到很多因素的制约, 实验条件和方法的不同, 结果差异性可能会很大。不同的行为学装置, 实验鱼的样本数, 评定指标的差异等都可能造成差异。因此, 对于研究方法的统一和规范是摄食行为研究中亟待解决的问题。目前, 确认其中促摄食物质的方法一般有三种: 行为观察法、嗅味觉电生理技术和摄食量法。

3.1 行为观察法 许多研究者设计了不同的行为学生物鉴定装置, 从经典的桥本芳郎的迷宫装置^[25], 到 Carr 等发明的触球法装置^[26], 中间经历了多位研究者的变更与改进^[27, 28], 一直发展到近几年来由于计算机的发展而采用的影像轨迹运动分析系统(Video Tracking and Motion Analysis System; VT-MAS)^[29]。在桥本芳郎所设计实验水槽中(图 1), 其中 I 为入水管, S 为试验液注入管。试验鱼在 C 室中, 注入试验物一定时间后, 检查集鱼室(B 室)中的鱼的尾数, 以集鱼数做为试验液诱食效果的指标^[25]。研究鱼摄食化学感受的另一种方法叫触球法(图 2)。通过将试验饲料由 S 注入橡胶球 S 中, 记录鱼的碰撞次数。将某物在试验饲料中的浓度与碰撞次数进行回归分析, 求出一定时间内碰撞一定次数所需的浓度, 常以一定时间内鱼碰撞 150 次时的浓度作为促摄食效果指标^[26]。林坤龙等的 VT-MAS 实验装置是将预先配好的刺激液悬挂于实验槽两端, 通过计算机软件的记忆和分析功能记录鱼体在水槽中的活动轨迹, 将停留在刺激液滴定区域的时

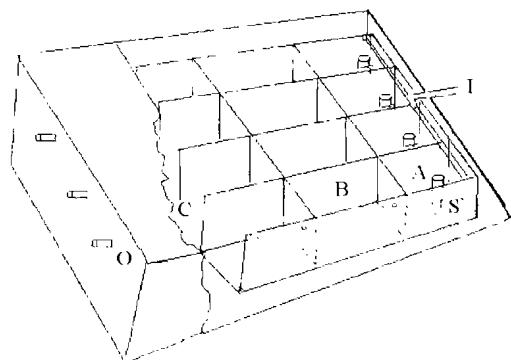


图1 桥本芳郎等的经典迷宫实验装置

Fig.1 The classical behaviour bioassay designed by Hashimoto et al.
S Stimulant, A Barrier, I Inlet, O Outlet, Fish swim from C to B
S. 刺激物; A. 隔间; I. 入水口; O. 出水口; 实验鱼从 C 室游到 B 室

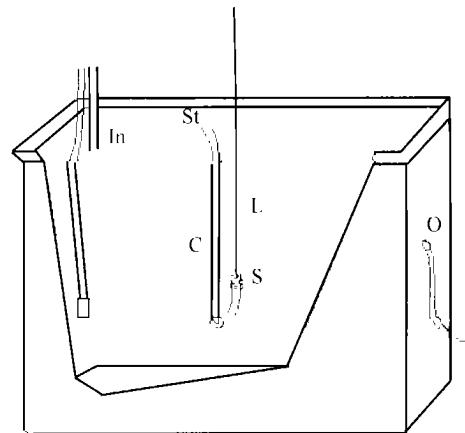


图2 Carr 的典型实验装置截面图

Fig.2 The typical behaviour bioassay designed by Carr In: Inlet
S: Rubber ball, O: Outlet, L: Line, St: Inlet of testing chemicals
In. 进水管; S. 橡胶球; O. 出水管; L. 细线; St. 试液管

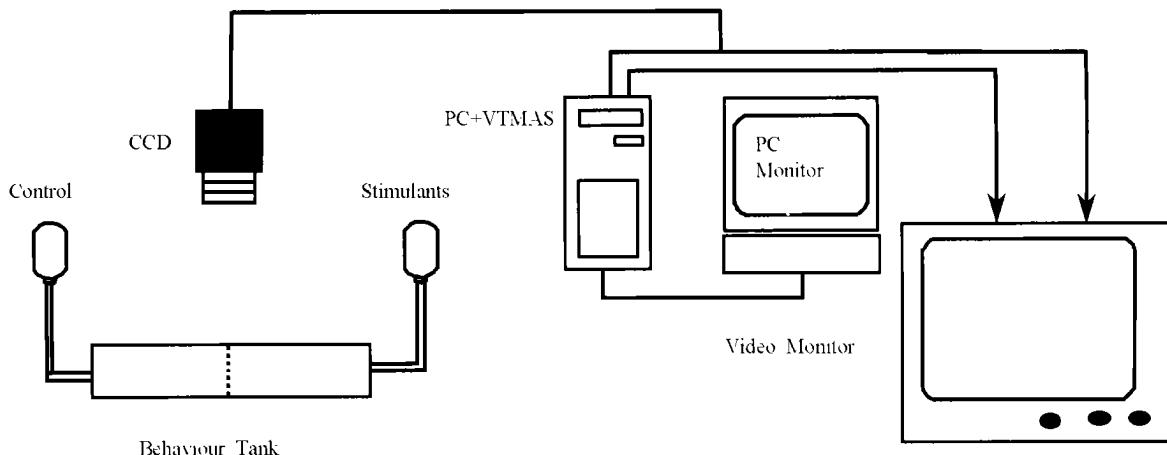


图3 林坤龙等的改进型实验装置

Fig.3 The improved behaviour bioassay used by Lin et al.

间在 50% 以上的刺激物判定为具有引诱性, 在整个实验过程中, 可以完全避免操作者的人为干扰^[29] (图 3)。

总的来说以上技术是通过观察鱼类跟踪、寻找刺激物方位的摄食行为为原理。当鱼类置身于有化学刺激物存在的环境中时, 可能表现出某种特定的行为, 这些反应被人为主观地分类, 如抓取(Snapping)、游动(Swimming)、飞快的游动(Darting)等, 而各种刺激物的特性也就根据这些分类标准而确定^[30]。或者将促摄食物质掺入饲料颗粒中, 以吞入、吐出或不理睬的颗粒数占总颗粒数的百分数来表示促摄食效果等^[24]。因为这些方法研究的都是鱼类的瞬时或短期行为, 而没有得到这些化学物质对摄食活动的直接影响的数据, 所以得到的结果在很大程度上并不准确。例如, 鱼在迷宫装置中^[25]的游动会受到很多随机因素的影响, 尤其是实验人员在操作时会造成很大的人为干扰。另外, 游泳速度的快慢也并不能说明鱼是否会将食物吞下并摄取, 而触球法^[26]或者颗粒吞入法所确立的评定指标也存在着诸多的人为主观因素, 这类结果都需要在

大量样品重复的基础上才可能归纳出鱼类对化学刺激物的反应规律。同样的, 通过一些惰性的载体将化学刺激剂引入水体中, 鱼类的咬食、抓取行为并不足以说明其是引诱剂还是抑制剂。因为, 这种研究方法不能区分鱼类是感觉到了食物的味道还是只是一种纯粹的攻击行为。

3.2 电生理法 电生理技术已经被广泛应用于研究味觉和嗅觉对各类化学刺激的反应。通过对鱼类化学感受器(Che moreceptor)施以化学刺激, 记录神经冲动来判断试验液的活性和刺激物质的特性。对于鱼类来说, 嗅觉是距离感受器, 探寻食物源的方位; 味觉是接触感受器, 辨别食物的味道。

鱼类的嗅觉感受细胞主要有两类: 纤毛状的和微绒毛状的(Ciliated and microvillar)。它们在功能上的差异还没有完全查明, 但是根据一些解剖学与生理学的结果, 证实鱼类的嗅觉存在截然不同的两个子系统, 分别对繁殖(性外激素)和摄食(促摄食物质)进行控制^[31]。记录嗅觉电生理的方法有 3 种: (1) 记录嗅觉(或味觉)上皮表面的神经活动; (2) 记录嗅黏膜

的水下嗅电图 (Electro olfactogram, EOG); (3) 记录嗅球的脑电图 (EEG)。鱼类对氨基酸的感觉阈值可以到达 10^{-9} — 10^{-7} mol/L, 对固醇类激素、胆酸盐及前列腺素等的感觉阈值更低, 例如雄性的大西洋鲑在生殖季节可以感觉到 10^{-14} mol/L 的雄性激素^[8]。

鱼类的味觉器官是味蕾, 鱼类的味蕾呈橙形, 由味觉细胞、支持细胞和基细胞组成。顶部形成味孔, 味觉细胞呈长梨形, 顶端有短的微绒毛和许多电子稠密的小管。味蕾的基部由神经纤维分布, 它们和味觉细胞形成突触联系处有许多小囊^[32]。由于鱼类的味蕾散布在身体整个表面, 特别在唇部和触须密度较高, 所以对味觉功能的电生理研究主要是记录分布于口部、鳃须、鳃耙等部位, 控制味觉的面神经、舌咽神经或迷走神经的神经纤维对各种有味物质刺激后产生的电反应^[31]。记录味觉电生理的方法普遍应用于不同鱼类对各种刺激物的味觉反应强度的研究中, 除了对氨基酸反应敏感, 鱼类味觉感受器可以记录到多种有机酸、核苷和胆酸盐等的痕量溶液^[33]。

基于电生理反应的敏感性, 鱼类的嗅、味觉电生理除了被应用在繁殖行为学和摄食行为学的领域中外, 还广泛地被环境科学所采用。例如, 虹鳟能够感觉到 10^{-7} — 10^{-5} mol/L 的河豚毒素, 敏感度是 L-脯氨酸的 4 倍^[34]。此外, 通过鱼类的 EOG 反应, 可以检测到水体中极其微量的重金属物质^[22]。但是在研究促摄食物质的过程中, 嗅、味觉电生理反应的结果与行为学方法的结果不完全一致, 能引起强烈神经冲动的物质未必具有诱引作用; 相反, 不能或只能引起微弱神经冲动的物质有时却有强烈的促摄食效果^[1]。而且嗅觉与味觉对刺激源的反应往往不尽相同。如通过 EEG 和味觉反应对褐篮子鱼 (*Siganus fuscescens* H.) 的研究结果表明, 色氨酸对嗅、味觉反应均很灵敏, 脯氨酸和谷氨酸对味觉敏感, 丙氨酸、谷氨酸盐、精氨酸和赖氨酸对嗅觉反应强烈^[23,35]。

3.3 摄食生长 相对而言, 以精确摄食量为指标, 或通过观察鱼类对定量的不同口味的饲料颗粒的摄食或拒绝的情况来评定促摄食物质的效果, 是一种更为有效的研究方法。最初研究摄食的方法仍然是短期实验, 如 Hidaka 在研究河豚的摄食行为时, 将其摄食反应分为 5 级: (1) 0 级: 食物颗粒入口后即吐出; (2) 1 级: 食物颗粒在口中停一会后吐出; (3) 2 级: 小部分颗粒被吞下; (4) 3 级: 大部分颗粒被吞下; (5) 4 级: 一口即将颗粒吞下^[22]。这种方法在评价促摄食效果的时候同样存在人为主观性。

近年来, 研究鱼类摄食率的方法有了很多的改进。例如, Toften 等在研究乌贼提取物对大西洋鲑的摄食行为的影响时, 通过在饲料中添加微型铅化玻璃作为标记物, 以肠道 X 光片中标记物的浓度来判断摄食量的多少。但是在对实验鱼拍 X 光片前要将鱼麻醉, 并且经过一系列的操作, 很难避免对鱼造成的应激反应, 而影响后期的正常摄食。另外, X 光片的质量直接影响到计数结果, 而且不同的人难免有计数误差^[16]。

最近, 报道了一种以稀土元素氧化物为标记物测定饲料

消化率以及鱼类对不同适口性饲料的选择比率的方法^[36]。目前, 已经有 12 种稀土元素氧化物 (Y_2O_3 , Yb_2O_3 , Dy_2O_3 , Eu_2O_3 , Gd_2O_3 , La_2O_3 , Lu_2O_3 , Nd_2O_3 , Pr_2O_3 , Tb (III and IV), Sc_2O_3 , Sm_2O_3) 被证明可以替代 Cr_2O_3 作为标记物^[37]。这种方法为测定鱼类对多种不同口味的食物的选食性提供了一条新的途径, 饲料中的标记物为惰性物质, 不会影响到鱼类的正常吃食和代谢, 用不同稀土元素标记过的饲料同时等量投喂给一批鱼, 通过在粪便中各种稀土元素的相对比率来确定其相对应的饲料的适口性。这种方法的优点在于可以在鱼类正常摄食的情况下, 客观准确地判断其对含有不同刺激物的饲料的选择性。Xue & Cui 应用该方法对 6 种促摄食物质对异育银鲫摄食选择性进行了研究, 结果表明一种合成乌贼提取物的促摄食作用最为明显, 而且添加浓度对饲料适口性的影响显著^[38]。但是长期摄食生长实验的缺点是, 选食周期长, 不能在较短时间内对大批的可能具有促摄食潜力的物质进行筛选。

综上所述, 在鱼类行为的诸多研究方法中, 各有利弊, 首先应以摄食行为装置和嗅、味觉电生理的方法, 筛选出鱼类反应敏感, 且明显有引诱作用的促摄食物质, 然后通过长期摄食生长实验对所筛选出来的物质进行精确摄食验证, 将是最为理想的研究途径。

参考文献:

- [1] Pitcher T J. The behaviour of teleost fishes [M]. London and Sydney: Groom Helm, 1986, 152—176
- [2] Carr W E S, Kenneth M, Blumenthal J, et al. Chemoreception in the pigfish, *Orthopristis chrysopterus*: The contribution of amino acids and betaine to stimulation of feeding behavior by various extracts [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1977, **58A**: 69—73
- [3] Meams K J. Sensitivity of brown trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry to amino acids at the start of exogenous feeding [J]. *Aquaculture*, 1986, **55**: 191—200
- [4] Hara T J, Kitada Y, Evans R E. Distribution patterns of palatal taste buds and their responses to amino acids in salmonids [J]. *J Fish Biol*, 1994, **45**: 453—465
- [5] Kubitz F, Lovshin L L, Lovell R T. Identification of feed enhancers for juvenile largemouth bass *Micropterus salmoides* [J]. *Aquaculture*, 1997, **148**: 191—200
- [6] Adron J W, Mackie A M. Studies on the chemical nature of feeding stimulants for rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson [J]. *J Fish Biol*, 1978, **12**: 303—310
- [7] Silverstone T. Appetite and Food Intake: Report of the Dahlem Workshop on Appetite and Food Intake [M]. West Berlin: Abakon/Dahlem, 1976, 84—88
- [8] Moore A, Scotte A P. 17 α -Testosterone is a potent odourant in precocious male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) Parr [J]. *Phil Trans R Soc*, 1991, **332B**: 241—244
- [9] Markert J R, Higgs D A, Dye H M, et al. Influence of bovine growth hormone on growth rate, appetite and food conversion of yearling salmon on, *Oncorhynchus kisutch*, fed two diets of different composition [J]. *Can J Zool*, 1977, **55**: 74—83

[10] Chua T E, Teng S K. Economic production of estuary grouper, *Epinophelus salmoides* Maxwell, reared in floating net cages [J]. *Aquaculture*, 1980, **20**: 187—228

[11] Hayward R S, Noltie D B, Wang N. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates [J]. *Trans Am Fish Soc*, 1997, **126**: 316—322

[12] Qian X, Cui Y, Xiong B, *et al.* Compensatory growth, feed utilization and activity in gibel carp, following feed deprivation [J]. *J Fish Biol*, 2000, **56**: 228—232

[13] Cho C Y, Kaushik S J. Nutritional energetics in fish: energy and protein utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) [M]. *World Rev Nutr Diet*, 1990, **61**: 136—172

[14] Xue M, Li A, Dong S, *et al.* Studies on the optimum DF/DE for different sizes of *Penaeus chinensis* [J]. *J Ocean University of Qingdao*, 1998, **28**(2): 245—251[薛敏, 李爱杰, 张显娟. 中国对虾幼虾饲料中最佳蛋白能量比的研究. 青岛海洋大学学报, 1998, 28(2): 245—251]

[15] Takaoka O, Takii K, Nakamura M, *et al.* Identification of feeding stimulants for marbled rockfish [J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1990, **56**: 345—351

[16] Toften H, Jørgensen E H, Jobling M. The study of feeding preference using radiography: oxytetracycline as a feeding deterrent and squid extract as a feeding stimulant in diets for salmon [J]. *Aquacult Nutr*, 1995, **1**: 145—149

[17] Aliro B, Vinicius R C. Feeding behavior in juvenile snook, *Centropomus undecimalis* I. Individual effect of some chemical substances [J]. *Aquaculture*, 1998, **169**: 25—35

[18] Can W E S, Chaney T B. Chemical stimulation of feeding behavior in the pinfish, *Lagodon rhomboides*: characterization and identification of stimulatory substances extracted from shrimp [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1976, **54A**: 437—441

[19] Pierce S K. Invertebrate cell volume control mechanisms: a coordinated use of intracellular amino acids and inorganic ions as osmotic solute [J]. *Biol Bull*, 1982, **163**: 405—419

[20] Poulet S A, Martin Jezequel V, Head R N. Distribution of dissolved free amino acids in the Ushant front region [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1984, **18**: 49—55

[21] Gurin S, Can W E S. Chemoreception in *Nassarius obsoletus*: The role of specific stimulatory proteins [J]. *Science*, 1971, **174**: 293—295

[22] Hara T J. Fish chemoreception [M]. London: Chapman & Hall, 1992

[23] Ishida Y, Kobayashi H. Stimulatory effectiveness of amino acids on the olfactory response in alivorous marine teleost, the rabbitfish *Siganus fuscescens* Houttuyn [J]. *J Fish Biol*, 1992, **41**: 737—748

[24] Mackie A M, Adron J W. Identification of inosine and inosine 5'-monophosphate as the gustatory feeding stimulants for the Turbot, *Sphoeroides maximus* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1978, **60A**: 79—83

[25] Hashimoto Y, Konosu S, Fusetani N, *et al.* Attractants for eels in the extracts of short-necked clams. I. Survey of constituents eliciting feeding behavior by the omission tests [J]. *Bull Jpn Soc Sci Fish*, 1968, **34**: 78—83

[26] Can W E S. Chemoreception and feeding behavior in the pigfish, *Oreopristis chrysopterus*: Characterization and identification of stimulatory substances in a shrimp extract [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1976, **55A**: 153—157

[27] Meams K J. Response of Atlantic salmon (*Salmo salar* L) yearlings to individual L-amino acids [J]. *Aquaculture*, 1985, **48**: 253—259

[28] Saglio P H, Fauconneau B, Blanc J M. Orientation of Carp, *Cyprinus carpio* L., to free amino acids from *Tubifex* extract in an olfactometer [J]. *J Fish Biol*, 1990, **37**: 887—898

[29] Lin K, Ting T, Huang B. Behavioural responses to feeding attractants in elver and juvenile *Anguilla rostrata* [J]. *J Shanghai Fisheries University*, 1998, **7**(Suppl): 397—399[林坤龙, 丁琮显, 黄宝贵. 美洲鳗线及幼鳗对摄铒诱物之行为反应. 上海水产大学学报, 1998, 7(Suppl): 397—399]

[30] Meams K J, Ellingsen O F, Doving K B, *et al.* Feeding behaviour in adult rainbow trout and Atlantic salmon parr, elicited by chemical fractions and mixtures of compounds identified in shrimp extract [J]. *Aquaculture*, 1987, **64**: 47—63

[31] Hara T J, Kitada Y, Evans R E. Distribution patterns of palatal taste buds and their responses to amino acids in salmonids [J]. *J Fish Biol*, 1994, **45**: 453—465

[32] Lin H. The Physiology of Fishes [M]. Guangzhou: Guangdong Higher Education Press, 1999[林浩然编. 鱼类生理学. 广州: 广东高等教育出版社, 1999]

[33] Zeng C, Hidaka I. Single fiber responses in the palatine taste nerve of the yellowtail *Seriola quinqueradiata* [J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1990, **56**: 1611—1618

[34] Yamamori K, Nakamura M, Matsui T, *et al.* Gustatory responses to tetrodotoxin and saxitoxin in fish: A possible mechanism for avoiding marine toxins [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1988, **45**: 2182—2186

[35] Ishida Y, Hidaka I. Gustatory response profiles for amino acids, Glycinebetaine and nucleotides in several marine teleosts [J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1987, **53**: 1391—1398

[36] Refstie S, Storebakken T, Roem A J. Feed consumption and conversion in Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed diets with fish meal, extracted soybean meal or soybean meal with reduced content of oligosaccharides, trypsin inhibitors, lectins and soya antigens [J]. *Aquaculture*, 1998, **162**: 301—312

[37] Austreng E, Storebakken T, Thomassen M S, *et al.* Evaluation of selected trivalent metal oxides as inert markers used to estimate apparent digestibility in salmonids [J]. *Aquaculture*, 2000, **188**: 65—78

[38] Xue M, Cui Y. Effect of several feeding stimulants on diet preference by juvenile gibel carp (*Carassius auratus gibelio*), fed diets with or without partial replacement of fish meal by meat and bone meal. *Aquaculture*, 2001, **198**: 281—292