

头足类营养生理研究

崔春辉¹, 王兴强^{1,2*}, 曹梅¹, 王力¹, 陈百尧³, 伏光辉³, 孙苗苗³, 李永²

(1. 淮海工学院海洋生命与水学院, 江苏省海洋资源开发研究院, 江苏连云港 222005; 2. 连云港侨海渔业科技有限公司, 江苏连云港 222045; 3. 连云港市海洋与水产业科学研究所, 江苏连云港 222044)

摘要 头足类是我国海洋中重要的渔业资源; 但自 20 世纪末以来, 我国大力发展海洋捕捞业和沿海化工产业, 导致海洋环境破坏, 头足类种质资源急剧减少, 头足类的研究受到极大关注。本文就头足类蛋白质、脂类、碳水化合物、微量元素和矿物质等营养物质的需求方面的研究做了归纳总结, 并对未来的研究进行了展望, 以期为我国头足类繁育、人工养殖和资源保护等方面提供理论支撑。

关键词 头足类; 营养需求; 饲料开发

中图分类号 S963 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)26-0024-03

Study on Nutritional Physiology of Cephalopod

CUI Chun-hui¹, WANG Xing-qiang^{1,2}, CAO Mei¹ et al (1. College of Marine Life and Fisheries, Huaihai Institute of Technology, Jiangsu Institute of Marine Resources, Lianyungang, Jiangsu 222005; 2. Lianyungang Qiaohai Fishery Technology Co., Ltd., Lianyungang, Tiangsu; 3. Marine and Fisheries Research Institute of Lianyungang, Lianyungang, Jiangsu 222044)

Abstract Cephalopod was important fishery resources of Chinese marine. From 20th century end, greatly developing marine fishing industry and chemical industry in coastal region lead to marine environment in China. Germplasm resources of cephalopod reduced sharply. Study of cephalopod attracted attention. The need of cephalopod for nutrient including protein, lipids, carbohydrates, microelement and mineral was summaried. Future research was prospected. It can provide theoretical support for breeding, artificial culture and resource conservation of cephalopod in China.

Key words Cephalopod; Nutritional requirement; Feed development

头足类是软体动物门头足纲所有种类的通称, 是我国重要的渔业资源, 全部为海产, 远海至近海均有分布, 主要物种有乌贼、柔鱼、鹦鹉螺和枪乌贼等, 主要特征是身体分为头、颈和躯干三部分。头足类肉质肥美, 富含蛋白质、氨基酸及各种微量元素, 也可加工成鱼丸、鱼干和鱼粉等。头足类占据海洋食物链的重要一环, 幼体饵料为桡足类、枝角类及其它小型海洋生物, 长大后可以摄食鱼虾蟹, 而头足类也是众多海洋生物如抹香鲸、海鸟的重要饵料来源。由于头足类营养和经济价值较高, 中国沿海渔民素有捕捞头足类的习惯。但由于近年来过度捕捞加上工厂对海洋排放污水造成的污染, 头足类种质资源连年削减, 对于头足类资源保护、人工育种和养殖技术的开发已迫在眉睫。如今部分头足类的育苗技术及成体养殖技术已经取得成功, 如金乌贼、曼氏乌贼和虎斑乌贼等。随着头足类苗种繁育和养殖的规模化、产业化, 配合饲料的开发已经刻不容缓。不少学者在头足类的营养学方面已经做了大量实验研究, 且取得了不少研究成果; 为进一步加快头足类营养学及饵料学方面的研究, 争取早日开发出头足类适口配合饲料, 突破头足类目前只能投喂天然饵料的养殖瓶颈, 为头足类的规模化养殖做出贡献。本文就头足类营养生理研究进行概述, 以期对头足类人工配合饲料的开发提供参考。

基金项目 江苏省科技厅产学研前瞻性联合研究项目 (BY2016057-02; BY2016057-04); 江苏省科技厅政策引导类计划-苏北科技专项 (BN2016070); 连云港市第五期“521 工程”科研项目; 江苏省水产三新工程项目 (Y2016-8); 江苏省水产养殖学品牌专业项目 (PPZY2015B159); 校级大学生实践创新训练计划。

作者简介 崔春辉 (1994—), 男, 江苏常州人, 硕士研究生, 研究方向: 养殖生态学。* 通讯作者, 教授, 从事养殖生态学研究。

收稿日期 2018-06-05

1 蛋白质和氨基酸

1.1 蛋白质和氨基酸的生理功能 蛋白质是头足类生长、发育、繁殖和维持正常生命活动所必需的营养物质, 头足类的生长发育离不开饵料中的蛋白质; 头足类对饵料蛋白质的利用率特别高, 能迅速的把蛋白质分解成氨基酸, 同时合成自身所需的蛋白质^[1]。蛋白质需求量是营养学研究中必不可少的部分, 头足类幼体的生长过程可以等同为蛋白质不断积累的过程。头足类蛋白质的生理功能主要分为: (1) 构建组织结构, 维持组织机体的更新和修复, 为机体补充必需氨基酸和非必需氨基酸。头足类蛋白质含量极高, 约占干重的 75%~85%。蛋白质是一切生物的物质基础, 是细胞的重要组成部分, 也是修补组织的重要原料, 蛋白质是头足类生长发育的重要组成部分。(2) 重要的能量来源, 是维持生命体新陈代谢不可或缺的物质。Domingues 等^[2]通过研究发现, 头足类对饵料蛋白质利用率可达到 85%~90%。头足类对蛋白质的需求量显著大于其它鱼类和水生无脊椎动物^[1]。(3) 促进生长发育, Domingues 等^[3]通过在饲料中添加蛋氨酸和赖氨酸可以加快商乌贼 (*Sepia officinalis*) 的生长速率; Le 等^[4]的研究表明, 商乌贼摄食液体鱼蛋白浸泡处理后的饲料比未浸泡的饲料具有更高的生长速率。(4) 合成乌贼生长发育所需的酶与激素。卤虫具有极高的粗蛋白含量, 可以为酶及遗传物质合成提供氮源, Villanueva^[5]等研究发现, 乌贼幼体摄食卤虫后体内蛋白酶含量及活性都有提高^[6]。

1.2 头足类对蛋白质和氨基酸的需求量 蛋白质是水产动物生长发育极为重要的营养物质之一, 头足类多为肉食性动物, 对蛋白质的需求量极高。相对于鱼类而言, 国内对头足类蛋白质方面的研究起步较晚, 基础较薄弱, 成果较少。Villanueva 等^[5]研究发现, 真蛸 (*Octopus vulgaris*) 幼体中亮氨酸、赖氨酸以及精氨酸含量极高, 约占氨基酸总量的一半。

Iglesias^[6]等研究发现,亮氨酸、赖氨酸和精氨酸的含量对真蛸类幼体阶段发挥着极大作用,通过在饵料中添加亮氨酸、赖氨酸和精氨酸可以极大提高真蛸幼体的存活率。这些研究表明头足类幼体生长发育阶段亮氨酸、赖氨酸和精氨酸的重要性,应在头足类饲料中适量添加,确保头足类幼体的成活率。Villanueva^[5]等研究发现,真蛸可以通过海水吸收氨基酸;通过在真蛸幼体生活环境中添加苯丙氨酸,发现真蛸幼体的生长速率与苯丙氨酸的浓度成正比关系。通过设置对照,发现生活环境中添加苯丙氨酸后的真蛸幼体存活率是对照组的近三倍,这一现象最早在章鱼幼体上发现,表明头足类幼体可以吸收海水中的氨基酸和己糖^[7]。海水中的氨基酸可以满足头足类部分生长发育的需求,但是摄取能力有限,约占幼体总需求的 10%^[8]。叶坤等^[9]以鱼粉为主要原料分析了不同蛋白质含量对曼氏无针乌贼生长发育的影响,发现曼氏无针乌贼饲料适宜蛋白质含量应为 45.9%~51.5%。蒋敏霞等^[10]提出曼氏无针乌贼对蛋白质的需求量为 38%~45%,并研制出为乌贼提供高蛋白的适口性饲料,但通过饲料喂养的乌贼生长率仅为自然生长乌贼的 25%~33%,这可能是营养物质、蛋白质品质和摄食环境改变共同胁迫的结果^[11]。头足类对蛋白质的需求量可以看成对必需氨基酸和非必需氨基酸的需求的总和。对头足类蛋白质方面的需求若是仅停留在常规蛋白质知识方面而不深入进行氨基酸层面的研究,所得的研究结果是极其有限的。所以,对头足类蛋白质方面的研究不应该停留在蛋白质层面上,而应该继续深入挖掘头足类对氨基酸方面的需求,探究各种氨基酸对头足类生长速率的影响。因此,头足类蛋白质方面的营养学研究重点应放在氨基酸的种类和需求量以及各种氨基酸之间的转换对头足类生长发育的影响上来^[12]。

2 脂质和脂肪酸

2.1 脂质和脂肪酸的生理功能 脂质作为一种重要的营养物质,是能量的重要载体,也是某些脂溶性维生素的载体;脂质可以发挥储能、减压的作用,是性激素等的重要组成部分。头足类虽然是肉食性种类,对脂质的需求量不高,但是脂质在头足类的生长发育过程中仍起着不可替代的重要作用。脂质在头足类生长发育过程中发挥的生理作用主要包括:(1)维持细胞的功能和结构完整性,活体饵料中所包含的不饱和脂肪酸具有维持细胞结构和功能稳定的作用;同时在头足类幼体时期,发挥着保持细胞膜流通性的重要作用。(2)促进性腺发育和细胞增殖分化,确保器官的生长发育;同时分泌性激素,头足类在性成熟后会分泌大量的脂质,促进繁殖。(3)促进胚胎的发育,提高胚胎的孵化率。Sykes 等^[13]研究发现,商乌贼在胚胎发育末期磷脂酰胆碱、磷脂酰乙醇胺、胆固醇和甘油三酯含量较高,磷脂酰丝氨酸、磷脂酰乙醇胺和游离脂肪酸含量显著增加,说明脂类在其胚胎发育过程中有促进作用。(4)提高幼体的存活率。真蛸在浮游阶段中后期死亡率异常升高,原因是缺少 n-3 系列的多不饱和脂肪酸;通常情况下,人工养殖的头足类多不饱和脂肪酸含量较野外含量低,造成了幼体死亡率升高,可能原因是人工养殖

环境下饵料的选择单一,无法提供浮游阶段所必须的多不饱和脂肪酸。(5)作为储备的能量来源,极度饥饿情况下,头足类可以消耗存储的脂质来维持必须的生命活动,头足类消化腺中储存的脂质是极为重要的备用能量来源。

2.2 头足类对脂质和脂肪酸的需求量 头足类与其它水产动物相似,在极度饥饿的情况下会消耗体内的脂质来维持存活,但是头足类对脂质的利用率并不高,脂质更多的担当是促进身体生长发育,为头足类提供生长发育所必须的脂肪酸,头足类生长所需的大多饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸可由自身合成,某些自身不能合成的多不饱和脂肪酸则需要从饵料中摄取。脂质是生物膜的重要组成部分,由类脂和蛋白质组成的脂蛋白是构建细胞膜的重要成分。脂质同时也参与体内营养物质的运输过程。

Benjamín 等^[14]通过研究发现,6%脂质含量的头足类饵料比 20%的头足类饵料更能促进头足类的生长,由此得出结论,低脂饵料更有利于头足类的生长发育,可能原因为过高的脂质含量阻碍了头足类对氨基酸的吸收,因此头足类饵料应低脂化,同时降低饵料的脂质含量并不等于降低脂肪酸含量。头足类饵料的选择,应该保证降低脂质含量的同时提高脂肪酸含量。

李正等^[15]通过研究发现,曼氏无针乌贼体内不饱和脂肪酸含量极高,达到了 58%~59%,特别是 DHA 和 EPA 含量约占总量的 40%,同时通过投喂不同 DHA 含量的饵料饲养乌贼后发现,乌贼体内的 DHA 含量与饵料中的 DHA 含量呈正相关,由此可见头足类的生长发育过程多不饱和脂肪酸是极其重要的营养物质,尤其是 DHA 和 EPA。

头足类脂质方面的研究主要集中在多不饱和脂肪酸方面如 DHA 和 EPA,但是仍然需要进行深入研究,比如不同脂肪酸含量对各阶段头足类生长发育的影响,脂肪酸含量对头足类蛋白质等营养元素的吸收是否有积极效果,这些都需要进行深入研究。

3 微量元素

3.1 微量元素的生理功能 微量元素通常是指低于体重 0.01% 的矿物元素,微量元素是相对于主量元素来划分的,微量元素通常可以分为生物体内的微量元素和非生物体内的微量元素。微量元素对头足类的生长发育和正常的生理代谢具有极其重要的作用,主要的功能有维持酸碱度平衡,构成骨骼结构及生长,参与体内物质代谢,参与体内酶的反应和维持激素的功能正常化等。微量元素在头足类生长发育过程中的主要生理功能有:(1)促进幼体的生长发育。Hanlon^[16]发现,头足类幼体缺乏锶(Sr)时,游泳行为不受控制、乌贼海蛸蛸的增长缓慢、耳石发展受阻及耳囊上部构造产生缺陷、幼体生长速率降低,当海水中 Sr 浓度达到 8 mg/L 时,几乎能消除异常幼体的产生。(2)提高幼体的存活率。Decleir 等^[17]发现,商乌贼幼体孵化后体内 Cu 含量急剧减少,成活率急剧降低,推测可能是商乌贼幼体阶段对 Cu 有较高的需求,在人工饵料方面适量添加 Cu 的含量可提高商乌贼的存活率。(3)重金属元素及放射性元素的富集对头足类

有极大不利影响^[18]。头足类的消化腺具有富集重金属元素和放射性元素的功能,这些元素的长年累积对头足类的产卵孵化,幼体的生长发育具有非常不利的影响,因此人工养殖头足类需远离放射性元素和重金属元素的污染,水质的选择和管理非常重要。

3.2 头足类对微量元素的需求 头足类获取微量元素的途径有 2 种,一种是通过皮肤和鳃吸收海水中所含的微量元素,另一种是通过食物获取微量元素,虽然头足类具有通过皮肤和鳃吸收海水中微量元素的功能,但这种方式所获得的微量元素并不足以满足头足类自身生活所需,头足类的微量元素摄取主要还是通过饵料中获得,例如 Cu, Fe, Mn, Zn 等。Villanueva 等^[19]通过研究表明,真蛸幼体阶段对 Cu 的需求极高,尤其是在浮游幼体阶段,而真蛸幼体阶段主要投喂卤虫糠虾等作为适口饵料,这些活体饵料并不能满足真蛸幼体阶段对 Cu 的需求,从而导致真蛸幼体存活率较低,生理活性较差,这可能是因为 Cu 元素参与血蓝素的合成,而血蓝素是参与氧气运输的重要物质。Lacoue-Labarthe 等^[19]发现,海水水体的 PH 影响头足类对微量元素的吸收,当海水 PH 偏低时,幼体中更容易富集 Ag,同时 Cd 含量较少,当海水的 PH 在 7.85 时头足类体内 Zn 含量最高,这些数据可能为头足类人工养殖水体 PH 调节,提供一定的理论参考。

目前,我国在头足类微量元素方面的研究极少,而国外对头足类营养元素方面的研究主要集中在重金属元素和放射性元素方面,对常规的微量元素方面的研究还很少。头足类的消化腺中容易积累富集海水中的微量元素,通过检测头足类消化腺的微量元素含量可以检测该地区海水状况,同时可以了解不同时期头足类矿物元素的含量,以及种类变化和降解的情况。

4 维生素

维生素是维持头足类正常生理机能所必需的一类重要微量有机物质,在生长、发育、代谢过程中发挥着极为重要的作用,维生素既不参与构建细胞,也不提供能量,维生素作为一种调节物质,主要在物质代谢过程中发挥作用。在众多维生素中,对头足类有较大作用的主要是维生素 A、维生素 D 和维生素 E,主要在生长、繁殖及胚胎发育过程中发挥作用, LAVENS P 等^[20]发现,鱼卵中维生素 A 和维生素 E 的含量对孵化率及成活率有极大影响。维生素 A 同时也是参与视网膜上感光物质-视紫红质的合成的重要物质,维生素 A 的缺失会造成生长发育缓慢及视力差、骨骼发育不成型等情况。维生素 D 具有影响头足类体内钙和磷代谢的功能,促进钙和磷的吸收,以及促进乌贼骨的钙化。头足类具有较强的利用维生素 D 的能力,能在体内储藏较多量的维生素 D,所以头足类一般不会发生维生素 D 缺乏症。维生素 E 又称为抗不育性维生素或生育酚,主要的作用是维持鱼类正常的生理机能,对鱼类的产卵和卵胚的孵化起着重要作用,维生素 E 同时也是促进机体代谢,促进激素合成以及提高免疫功能的重要物质。

某些维生素也是头足类体内重要的抗氧化物质,例如

α -生育酚作为维生素 E 最具生物活性的形式,在防止脂质氧化方面起重要作用。Villanueva 等^[21]通过研究发现,真蛸幼体体内有较高含量的维生素 E,经过饥饿处理后,维生素 E 含量急剧下降,后通过喂食桡足类、糠虾等活体饵料后,维生素 E 含量缓慢增加至正常水平,可能原因是头足类体内脂质中有极高比例的多不饱和脂肪酸,多不饱和脂肪酸的高度不饱和性使其极其容易氧化,头足类通过摄取活体饵料中的维生素 E 来实现抗氧化过程,这表明头足类体内具有一个完整的抗氧化还原系统。

类胡萝卜素作为维生素 A 的主要来源在头足类体内含量丰富,而其中,70%-80%是虾青素,剩下的则为 β -胡萝卜素,类胡萝卜素是不能通过自身合成必须从饵料中获取的一种物质,而头足类通常以虾蟹为食,由此可得出头足类获取类胡萝卜素的方式是活体饵料如虾蟹等。

目前,头足类维生素方面的研究主要集中在脂溶性维生素方面如维生素 A、维生素 D 和维生素 E,国外目前在头足类维生素 A 和维生素 E 方面的研究较多,维生素 D 在头足类生长发育过程中促进 Ca 的吸收及海螺鞘的形成起着重要作用。目前我国在头足类维生素需求方面的研究较少,不同种类维生素在头足类不同生长阶段的影响及需求量、头足类对水溶性维生素的需求量及来源等都是以后需要深入研究的。为了保证实现我国头足类的全人工化养殖,对头足类维生素需求方面的研究是目前急需解决的重点。

5 碳水化合物

通过目前的研究不难发现,头足类的主要能量来源是蛋白质,糖原作为摄取碳水化合物后储存在肌肉及组织中的多糖,通过研究其含量可以发现头足类对碳水化合物的需求。蒋霞敏等^[22]对野生拟目乌贼 4 种组织(肌肉、腕、卵巢、缠卵腺)的营养成分进行了分析,其中多糖含量占湿重的 0.20%~0.68%,肌肉组织中的多糖也在运动过程中被消耗。

目前在头足类碳水化合物方面的研究极少,仅有的文献资料也是集中在头足类组织结构中多糖含量的测定,对于头足类在碳水化合物的需求方面缺少系统理论的研究,若要实现头足类的人工化养殖,应在碳水化合物对头足类生长发育的影响及需求量方面进行深入研究。

6 小结与讨论

目前头足类在蛋白质需求方面的研究已经取得了长足进展,然而头足类种类繁多,不同种类的头足类对氨基酸的需求也不相同,在饵料蛋白学中,需要及其比例关系相对不足的氨基酸称为限制性氨基酸,不同种类的头足类限制性氨基酸也不相同,因此,在往后的头足类人工饵料研究过程中,需根据头足类种类添加其所需的限制性氨基酸,同时也应分析研究合适的添加比例确保氨基酸平衡。在头足类脂质需求方面,现有的研究主要集中在二十碳五烯酸以及二十二碳六烯酸两种不饱和脂肪酸方面,而在多不饱和脂肪酸方面的研究则很少,此外饱和脂肪酸方面的研究也极少需要进一步研究。

(下转第 79 页)

密度来看,韭山列岛潮间带高于洞头海域^[12]和嵎泗列岛海域^[14],而低于南麂列岛海域^[13]。潮间带生物的种类分布和资源密度与岛礁本身的生境特点及其外界干扰程度密切相关^[9,15],韭山列岛保护区自建立以来禁止采捕潮间带生物^[4],调查结果显示其潮间带生物量密度和个体密度在浙江沿岸岛礁海域总体处于高水平,表明保护区对潮间带生物资源起一定的保护作用。潮间带生物种类呈现一定的季节差异性^[10],由于该研究只在8月(夏季)实施了一个航次的调查,因此鉴定到的种类不能完全表征研究区域种类数,建议今后增加其他季节的调查,便于全面掌握其资源状况。

潮间带生物种类、生物量和个体密度的分布因地理位置的不同而具有一定差异^[9],3个站位分布来看,无论是物种种类数、生物量密度还是个体密度南韭山站位均低于积谷山和大青山站位。其原因可能为南韭山位于韭山列岛的内测,受海浪和海流冲击较弱,双角互敬蟹(*Hyastenus diacanthus*)、四齿矶蟹(*Pugettia quadridens*)、玫瑰红绿海葵(*Sagartia rosea*)、马粪海胆、紫海胆、颤藻(*Oscillatoria numicida*)等种类都没有出现,致使其种类数较少;而大青山和积谷山暴露于外海,受海浪正面冲击,喜浪种类日本笠藤壶、鳞笠藤壶^[16]和瓦氏马尾藻^[17]等都得到充分发展,密度和生物量都很大。

参考文献

[1] 宁波市韭山列岛海洋生态自然保护区条例[N].宁波日报,2017-12-20

(上接第26页)

目前头足类养殖主要面临的问题有卵孵化率低,幼体孵化率低,饵料的成本过高以及乌贼喷墨造成的死亡问题,需要解决这些问题必须解决头足类营养需求。当前最主要的问题还是头足类的饵料问题,虽然我国目前已有团队以虾蟹及明胶为原料制成人造饵料并在真蛸的养殖实验过程中获得了成功,但尚未有人大面积采取投喂人工饵料的养殖模式,头足类的饵料问题一直是制约人工养殖发展的一大难题,希望以后的研究可以攻克这一难题。

参考文献

[1] LEE P G. Nutrition of cephalopods: Fueling the system[J]. Marine and freshwater behaviour and physiology, 1994, 25(1/2/3): 35-51.
[2] DOMINGUES P, DIMARCO F, ANDRADE J, et al. The effects of diets with amino acid supplementation on the survival, growth and body composition of the cuttlefish *Sepia officinalis*[J]. Aquaculture international, 2005, 13(5): 423-440.
[3] DOMINGUES P. Development of alternative diets for the mass culture of the European cuttlefish *Sepia officinalis*[D]. Faro: University of the Algarve, 1999: 5-9.
[4] LE BIHAN E, PERRIN A, KOUETA N. Influence of diet peptide content on survival, growth and digestive enzymes activities of juvenile cuttlefish *Sepia officinalis*[J]. Vie et milieu, 2006, 56(2): 139-145.
[5] VILLANUEVA R, KOUETA N, RIBA J, et al. Growth and proteolytic activity of *Octopus vulgaris* paralarvae with different food rations during first feeding, using *Artemia* nauplii and compound diets[J]. Aquaculture, 2002, 205(3/4): 269-286.
[6] LEGER P. The use and nutritional value of *Artemia* as a food source[J]. Oceanography marine biology annual review, 1986, 24: 521-623.
[7] CASTILLE P L, LAWRENCE A L. Uptake of amino acids and hexoses from sea water by octopus hatchlings[J]. Physiologist, 1978, 21(4): 4-13.
[8] FERGUSON J C. A comparative study of the net metabolic benefits derived from the uptake and release of free amino acids by marine invertebrates[J]. Biological bulletin, 1982, 162(1): 1-17.

(005).
[2] 宁波市人民代表大会常务委员会关于修改《宁波市韭山列岛海洋生态自然保护区条例》的决定[N].宁波日报, 2017-12-20(005).
[3] 叶然, 魏永杰, 沈继平, 等. 2012年夏季韭山列岛附近海域初级生产力估算及其与环境因子的关系[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2014, 33(2): 120-124.
[4] 蔡燕红, 张海波, 王薇. 宁波市海洋保护区建设和管理现状及对策研究[J]. 海洋开发与管理, 2011, 28(9): 105-108.
[5] 陈水华, 颜重威, 范忠勇, 等. 浙江韭山列岛的黑嘴端凤头燕鸥繁殖群调查初报[J]. 动物学杂志, 2005, 40(1): 96-97.
[6] 张亚洲, 贺舟挺. 春、夏季韭山列岛海洋生态自然保护区海域渔业资源分析[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2013, 32(4): 292-298.
[7] 张洪亮, 徐开达, 贺舟挺, 等. 韭山列岛附近海域渔业资源分析[J]. 海洋渔业, 2008, 30(2): 105-113.
[8] 贺舟挺, 张洪亮, 徐开达, 等. 韭山列岛自然保护区岩相潮间带底栖生物多样性与分布[J]. 渔业信息与战略, 2012, 27(2): 151-156.
[9] 范明生, 卢建平, 蔡如星, 等. 宁波海岛潮间带生态学研究Ⅰ. 种类组成与分布[J]. 东海海洋, 1996(4): 48-56.
[10] 卢建平, 蔡如星, 胡建云, 等. 宁波海岛期间带生态学研究Ⅱ. 数量组成与分布[J]. 东海海洋, 1996(4): 57-66.
[11] 朱四喜, 周唯, 章飞军. 舟山群岛不同底质潮间带夏季大型底栖动物的群落结构特征[J]. 海洋学研究, 2010, 28(3): 23-33.
[12] 卢周, 陆京明, 周化斌, 等. 洞头南北片山海洋特别保护区潮间带大型底栖生物群落的时空分布[J]. 温州大学学报(自然科学版), 2016, 37(3): 38-48.
[13] 汤雁滨, 廖一波, 寿鹿, 等. 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种生态位[J]. 生态学报, 2016, 36(2): 489-498.
[14] 廖一波, 曾江宁, 陈全震, 等. 嵎泗海岛不同底质潮间带春秋大型底栖动物的群落格局[J]. 动物学报, 2007, 53(6): 1000-1010.
[15] 应顺有, 赵威飞, 苏怀栋, 等. 浙江岱山岛修造船厂附近夏季潮间带的生物种类组成、数量分布及生物多样性研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2012, 31(4): 301-308.
[16] 黄英, 柯才焕, 周时强. 国外对藤壶幼体附着的研究进展[J]. 海洋科学, 2001, 25(3): 30-32.
[17] 毕远新, 张亚洲, 丰美萍, 等. 渔山列岛海藻场空间分布格局及成因分析[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2017(5): 373-378.

[9] 叶坤, 王秋荣, 席峰, 等. 饲料蛋白质水平对曼氏无针乌贼生长性能和饲料利用率的影响[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2012, 17(4): 247-252.
[10] 蒋霞敏, 王春琳. 一种用软配合饲料喂养曼氏无针乌贼的方法: 200810060118[P]. 2008-08-20.
[11] 林鼎. 鱼类营养研究进展[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1994: 171-193.
[12] 常抗美, 吴常文, 吕振明, 等. 曼氏无针乌贼增殖养殖开发与利用的研究进展[J]. 中国水产, 2008(3): 55-56.
[13] SYKES A V, ALMANA E, LORENZO A, et al. Lipid characterization of both wild and cultured eggs of cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) throughout the embryonic development[J]. Aquaculture nutrition, 2009, 15(1): 38-53.
[14] GARCÍA B G, GIMÉNEZ F A. Influence of diet on on-growing and nutrient utilization in the common octopus (*Octopus vulgaris*) [J]. Aquaculture, 2002, 211(1/2/3/4): 171-182.
[15] 李正, 蒋霞敏, 王春琳, 等. 饵料对曼氏无针乌贼幼体生长、成活率及营养形成的影响[J]. 大连水产学院学报, 2007, 22(6): 436-441.
[16] HANLON R T, BIDWELL J P, TAIT R. Strontium is required for statolith development and thus normal swimming behaviour of hatchling cephalopods[J]. Journal of experimental biology, 1989, 141: 187-195.
[17] DECLER W, LEMAIRE J, RICHARD A. Determination of copper in embryos and very young specimens of *Sepia officinalis* [J]. Marine biology, 1970, 5(3): 256-258.
[18] MIRAMAND P, BENTLEY D. Concentration and distribution of heavy metals in tissues of two cephalopods, *Eledone cirrhosa* and *Sepia officinalis*, from the French coast of the English Channel [J]. Marine biology, 1992, 114(3): 407-414.
[19] VILLANUEVA R, BUSTAMANTE P. Composition in essential and non-essential elements of early stages of cephalopods and dietary effects on the elemental profiles of *Octopus vulgaris* paralarvae [J]. Aquaculture, 2006, 261(1): 225-240.
[20] LAVENS P, LEBEGUE E, JAUNET H, et al. Effect of dietary essential fatty acids and vitamins on egg quality in turbot broodstocks [J]. Aquaculture international, 1999, 7(4): 225-240.
[21] VILLANUEVA R, ESCUDERO J M, DEULOFEU R, et al. Vitamin A and E content in early stages of cephalopods and their dietary effects in *Octopus vulgaris* paralarvae [J]. Aquaculture, 2009, 286(3/4): 277-282.
[22] 蒋霞敏, 彭瑞冰, 罗江, 等. 野生拟目乌贼不同组织营养成分分析及评价[J]. 动物营养学报, 2012, 24(12): 2393-2401.