

综述

# 贝类营养研究进展

## PROGRESS IN THE STUDIES ON MOLLUSCS NUTRITION

谭北平 麦康森 周歧存

(青岛海洋大学水产学院, 266003)

TAN Bei-Ping, MAI Kang-Sen, ZHOU Qi-Cun

(Fisheries College, Ocean University of Qingdao, 266003)

关键词 贝类, 营养

KEYWORDS Molluscs, Nutrition

与鱼虾营养相比, 贝类营养研究起步较晚, 而且进展较慢, 这主要是由于大多数贝类经济价值相对要低一些, 不足以引起研究者和养殖者的兴趣; 另一方面, 贝类主要是以藻类为食, 在现有的生态条件和养殖模式下, 饵料缺乏问题尚不严重。然而在贝类中也不乏经济价值相当高的种类, 如鲍鱼, 而且从长远观点看, 随着集约化养殖的推广, 天然饵料肯定不能满足需要, 用人工饲料部分或全部替代天然饵料势在必行。不少学者已在贝类营养需求以及营养学因素对贝类繁殖力、孵化率、幼体生长的影响等方面做了大量的工作。

## 1 蛋白质

### 1.1 蛋白质的生理功能

贝类同其它动物一样, 从外界摄取蛋白质, 在消化道中经消化分解成氨基酸后被吸收利用, 其生理功能主要表现在: (1) 提供必需和非必需氨基酸, 供体组织的更新、修复及维持体蛋白质现状。(2) 用于幼体生长(体蛋白质增加)。Enright 等[1986] 报道用含碳水化合物高而蛋白质不足的饵料喂养欧洲牡蛎(*Ostrea edulis*) 幼苗, 生长作用很小, 但添加高蛋白的单胞藻后生长明显加快。Langton 等[1977] 研究表明, 饵料蛋白质水平高低直接影响日本蛤仔(*Tapes japonica*) 幼体的生长。半精制饲料或精制饲料的试验表明, 在一定范围内, 随饲料蛋白质水平的上升, 鲍鱼幼体增重率亦随之增加[ Mai 等 1995b, Uki 等 1986a, Britz 1996, Britz 和 Hecht 1997]。(3) 合成多肽激素、酶及卵黄蛋白。(4) 为辅酶及遗传物质(DNA 与 RNA) 的合成提供氮源。(5) 作为部分能量来源。在糖类、脂肪供应充足时, 蛋白质一般不起供能作用。但在食物供应不足或碳水化合物含量下降时也起供能作用, Whyte 等[1989] 报道将长牡蛎(*Grassostrea gigas*) 饥饿处理 401 天, 蛋白质、碳水化合物、脂类提供的能量分别占维持耗能的 44%、33% 与 23%, 这与 Lane[1986] 的结果一致, 他报道蛤仔(*Ranjia cuneata*) 饥饿 134 天, 蛋白质、碳水化合物、脂肪分别提供维持耗能的 47%、49%、13%。在贝类繁殖期体蛋白也是主要能源物质[ Barber 和 Halver 1981], 这可能是由于在这期间糖类和脂肪更多地用于卵黄的积累。

## 1.2 贝类对蛋白质的需求

NRC [1983] 和 Wilson [1989] 已报道了三十多种鱼类、甲壳动物饲料蛋白质的需要量。贝类营养研究明显落后于鱼虾, 关于贝类蛋白质营养需求知之不多。虽然已有一些关于蛋白质营养的文献, 但进行定量需求研究的并不多, 仅见于鲍鱼蛋白质定量需求的研究 [Ogino 和 Kato 1964, Uki 等 1986a, Taylor 1992, Britz 等 1994, Mai 等 1995b, Britz 1996, Britz 和 Hecht 1997]。

用于鲍鱼蛋白质营养需要研究的蛋白源主要是鱼粉 [Ogino 和 Kato 1964, Uki 等 1986a, Britz 等 1994, Britz 1996, Britz 等 1997] 或酪蛋白 [Uki 等 1986a, Taylor 1992, Mai 等 1995b]。酪蛋白被认为是最好的蛋白源 [Uki 和 Watanabe 1992]。关于鱼粉的营养价值尚存在较多的争论, Britz [1996] 用低温鱼粉代替白色鱼粉作蛋白源, 发现鲍鱼增重率、FCE、PER 等值比 Uki 等 [1986a] 的高, 这说明低温鱼粉可能比白色鱼粉更易于消化吸收, 或者 *H. midae* 比皱纹盘鲍 (*H. discus hannai*) 能更好地利用鱼粉。

目前报道的鲍鱼蛋白质需要量为 20%~47%, 但 Mai 等 [1995b] 认为以优质蛋白源为原料, 35% 的蛋白质可以满足鲍鱼的最佳生长需要, 即使饲料蛋白质降至 25%, 鲍鱼生长受抑制的可能性仅为 5%。

蛋白质需要量在某种程度上, 可以看作是单个必需氨基酸和非必需氨基酸需要量的总和。因此, 不去深入了解必需氨基酸需求, 而仅有蛋白质需要量的知识, 其价值是有限的 [林鼎 1994]。

Allen 和 Kilgor [1975] 用  $U-^{14}C$  葡萄糖注射到美国红鲍 (*Haliotis rufescens*) 体内, 发现不能合成 Thr、Val、Met、Ile、Leu、Tyr、His、Phe、Trp、Lys 和 Arg 等 11 种氨基酸。在这 11 种氨基酸中, Tyr 在哺乳动物和甲壳动物体内可由 Phe 合成, 但在贝类体内是否具有同样的合成途径尚未进行研究。

关于水产动物必需氨基酸需要量的研究方法尚待进一步探索。目前研究鱼类必需氨基酸需要量一般都采用 Halver 和他同事建立的方法。用结晶氨基酸混合物同时分别以某一 EAA 试剂制成不同剂量的试验饲料, 以剂量—生长反应曲线拐点来确定需要量。目前只有 4 种鱼的 EAA 得到全面的研究与确定 (鲤、虹鳟、鳊、斑点叉尾鲷)。Ketola [1982] 报道模拟鱼卵或鱼体 EAA 组成调制饲料均能得到较好的生长效果。Arai [1981] 在配制银大麻哈鱼时引入了 A/E 比的概念 (A—各个 EAA 的量, E—EAA 总量), 把以酪蛋白为蛋白源并添加氨基酸混合物的试验饲料的 A/E 比调至与全鱼蛋白 A/E 比相近的水平, 此饲料得到很好的生长效果。Wilson [1985] 按 A/E 比计算, 斑点叉尾鲷全鱼氨基酸模式与 EAA 需要量模式间有密切相关性 ( $R=0.96$ )。Mai 等 [1995b] 以酪蛋白为蛋白源, 以氨基酸混合物调节试验饲料使蛋白质 A/E 比接近于鲍鱼体蛋白质的 A/E 比 ( $R=0.985$ ), 取得了比 Uki 等 [1986a] 以及 Britz [1996] 好得多的生长效果。

## 2 脂类

### 2.1 脂类的生理功能

贝类属于典型的草食性动物, 其脂肪酶活性低, 脂肪利用能力较差。但脂肪对于贝类生长发育却具有十分重要的生理作用。(1) 是生物膜的重要组成部分。饲料脂肪提供的 EFA 作为生物膜磷脂的成分, 维持细胞的正常生理功能, 特别是在相对寒冷的海水环境中, 维持膜的流动性与渗透性 [Whyte 等 1989]。(2) 促进性腺发育, 提高繁殖力。EFA 是合成前列腺素的前体, 而胆固醇是合成性激素的前体 [Sargent 等 1989]。同时脂肪还为卵黄积累提供原料, 促进性腺发育成熟并提高卵的质量与数量。亲贝在产卵前脂肪含量增加而产卵后降低 [Barber 和 Halver 1981], 这可能是由于卵中带走了大量的脂肪的缘故。据此 Robinson [1992] 认为亲贝应投喂脂肪含量较高的饵料。(3) 促进胚胎发育, 提高孵化率。Robinson [1992] 指出刚产出的未受精卵中 n3 系列的脂肪酸明显高于亲贝组织。卵中相对高水平的 n3 系列脂肪酸也许对于胚胎的正常发育是必需的。(4) 促进幼虫变态及幼苗生长。Robinson [1992] 报道由富含 n3 系列脂肪酸的卵孵出的幼虫更易于变态成幼苗, 特别是富含 22:5n3 的卵, 幼苗产量大大提高, 因此认为 22:5n3 对于长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 幼虫发育与生长具有十分重要的作用。Langdon 和 Waldo [1981] 也报道, 在缺乏 DHA (22:6n3) 的藻类中添加 DHA, 显著提

高长牡蛎幼苗的生长。Mai 等[ 1996a, b] 也报道富含 HUFA 的脂肪对于鲍鱼生长具有重要作用。(5) 影响成体的生长。Langdon 和 Waldock[ 1981] 在藻类饵料中添加 18:1n9, 降低长牡蛎的生长率, 富含饱和的氢化椰子油的饲料抑制美洲牡蛎成体的生长, 然而富含 EPA(20:5n3) 和 DHA 的鳕鱼肝油的试验饲料显著提高美洲牡蛎的增重率。

## 2.2 贝类对脂类的需求

如前所述, 饲料脂肪对贝类生长发育具有十分重要的作用, 但报道贝类脂肪需求量的文献尚不多, 目前仅有几篇关于鲍鱼脂肪需求的文献[ Uki 等 1985, Uki 等 1986b, Mai 等 1995a]。

Mai 等[ 1995a] 报道, 脂肪含量 3.11% ~ 7.09% 的饲料对皱纹盘鲍生长较好, 尤以 3.11% ~ 5.15% 效果更佳; 与疣鲍(*H. tuberculata*) 相比, 皱纹盘鲍体内沉积较多的脂肪, 据此认为, 皱纹盘鲍也许能更好地利用饲料中脂肪。Mai 等[ 1995a] 提出皱纹盘鲍脂肪需要量为 3% ~ 5%, 该推荐值与其他研究者的结果相似[ Uki 等 1985, Uki 等 1986b]。

象其它腹足类动物, 在饥饿情况下, 鲍鱼优先利用糖原作为能源[ Carefoot 等 1993], 这说明鲍鱼不能有效地利用脂肪提供能量。因此可以推测脂肪更主要的作用是促进生长而不是供能, 更准确地说是脂肪提供 EFA 而不是脂肪本身促进生长发育。因此可以推测若饲料中单独使用鱼油而不加入玉米油等, 脂肪的需要量可能会更低[ Mai 等 1995a]。

在人工饲料中, 鲍鱼脂肪含量不宜超过 5%, 否则影响生长。在提供足够的 EFA(脂肪需求量的 20%) [ Uki 等 1986b, Uki 和 Watanabe 1992] 的前提下, 可尽量降低脂肪[ Mai 等 1995a]。

不同贝类 EFA 模式并不完全相同。n3 系列脂肪酸对贝类似乎是必需的, 特别是对胚胎发育与幼体生长[ Whyte 等 1989, Robinson 1992, Langdon 和 Waldock 1981]。Webb 和 Chew[ 1983] 报道 n6/n3 比值小于 0.5 的饵料适于美洲牡蛎幼虫的发育, Enright 等[ 1986] 在欧洲牡蛎(*Oyster edulis*) 幼虫和 Whyte 等[ 1989] 在虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*) 幼虫 EFA 需求研究中取得了相似的结果。Mai 等[ 1996a, b] 报道 n3 及 n6 PUFA 对皱纹盘鲍都有促生长作用, 而疣鲍似乎更依赖于 n3 系列。大多数贝类以 EPA 和 DHA 为 EFA[ Whyte 等 1989, Uki 等 1986b, Uki 等 1992]。但 Robinson[ 1992] 报道对长牡蛎起作用的是 22:5n3。Dunstan 和 Volkman[ 1994] 分析野生鲍鱼(*H. discus hannai*) 肌肉氨基酸组成, 发现含很高的 22:5n3 而 22:6n3 却很低。Laing 等[ 1990] 报道马尼拉蛤仔(*Tapes philippinarum*) 并不以 EPA 或 DHA 作为 EFA, 因为它们可以通过延长碳链、去饱和和从短链前体(如 18:3n3) 合成 EPA 和 DHA。但大多数贝类靠延长碳链和去饱和是满足不了生长需要的[ Waldock 和 Holland 1984]。已有学者报道了鱼类饲料中 EPA/DHA 的适宜比例, 如 Rodriguez 等[ 1997] 报道用含 n-3HUFA 但不同 EPA/DHA 比例的饲料喂养金头鲷仔鱼, EPA/DHA 比值越低, 则仔鱼生长越快。Ibeas 等[ 1997] 用同样的方法在该鱼稚鱼研究中发现 EPA/DHA 比值为 2/1 时, 有利于稚鱼生长。

## 3 碳水化合物

大多数贝类都能利用饵料中的碳水化合物。碳水化合物的生理功能主要表现在:(1) 是成贝和亲贝的主要能源物质。将长牡蛎饥饿处理 401 天, 体内碳水化合物损失 82%[ Whyte 等 1990]。特别在繁殖季节亲贝体内糖原大量氧化供能, 保证配子的形成[ Walne 1970]。(2) 为胚胎发育和幼体生长供能。Whyte 等[ 1989] 报道虾夷扇贝若饵料中碳水化合物含量高, 则卵及幼虫能量贮存高亦有利于孵化及幼虫变态发育。(3) 糖代谢的中间产物如  $\alpha$ -酮戊二酸、丙酮酸等可以转化为非必需氨基酸。(4) 多余的糖类可以转化为脂肪贮存在体内。Robinson[ 1992] 报道长牡蛎饵料中糖原含量升高则体内脂肪积存增加。(5) 节约蛋白质和脂肪。Whyte 等[ 1989] 报道饵料中高含量的糖类具有节约蛋白质的作用, 使蛋白质用于物质合成而非氧化供能; 同样脂肪酸也可被节约而用于细胞生物膜的形成或者合成脂肪而贮存于体内而不是通过  $\beta$ -氧化被分解掉。

虽然贝类具有纤维素酶, 但却不能很好地利用纤维素。Uki 等[ 1985] 用不同梯度(0% ~ 20%) 的纤维素投喂皱纹盘鲍, 发现随纤维素含量升高, 增重率、PER 及 FCE 等下降, 这说明鲍鱼对纤维素的利用率是很低的。

关于贝类碳水化合物需求量的研究尚无专门的报道。Mai 等[1995a, b] 认为鲍鱼能很好地利用碳水化合物作为能源以及提供其它的营养作用。碳水化合物价廉且使人工饲料制作方便, 水稳定性好, 因此进一步研究鲍鱼对碳水化合物的利用以及评价不同来源碳水化合物的营养价值将是一个十分有意义的领域。

## 4 维生素

在众多必需营养素中, 维生素 E 被认为是鱼类性腺发育和繁殖最重要的。维生素 E 的最重要作用是作为抗氧化剂, 阻止自由基攻击生物膜而保证胚胎正常发育。维生素 E 缺乏导致鲤鱼卵发育迟缓[ Watanabe 和 Takeshima 1977] 并且使孵化率和仔鱼成活率下降。维生素 D 在维持钙、磷代谢平衡和促进钙、磷吸收方面具有重要作用, 推测对于贝壳的形成起着不可或缺的作用。

关于贝类维生素营养的研究目前尚很少进行。Mai 等[1998] 研究了饲料维生素 C 对皱纹盘鲍与疣鲍生长、存活及体内抗坏血酸浓度的影响, 指出饲料中维生素 C 添加水平对皱纹盘鲍生长、存活均无影响, 因此作者推测皱纹盘鲍自身可能具有较强的合成维生素 C 的能力。

目前鲍鱼人工饲料中维生素的添加量一般都是参考鲤、虹鳟等鱼类的需要量。

## 5 矿质元素

同其它水产动物一样, 研究贝类的矿质营养是相当困难的, 因为它们可以通过鳃或皮肤从水中吸收一些矿质元素(如钙、磷、镁、钾、钠、氯及微量元素)。矿质元素特别是常量元素缺乏或供应不平衡, 将对贝类繁殖和幼体生长带来不利影响, 因为在繁殖期间和幼体生长时机体对某些矿质元素会有更高的要求。微量元素是某些酶的辅助因子, 若微量元素不足会导致代谢紊乱, 因而在性腺发育配子发生及胚胎发育过程中, 细胞物质的快速增生将受到抑制。

尽管贝类能从水中吸收一些矿质元素, 但远不能满足自身生长发育需要。Uki 等[1985], Uki 和 Watanabe [1992] 报道在鲍鱼人工饲料中添加 4% 的无机盐混合物(Ogino 配方)能满足鲍鱼的生长需要。

金启增[1992] 报道海水中的重金属元素(汞、铜、锌、镍、银)对合埔珠母贝(*Pinctada martensi*) 的胚胎发育、幼虫变态及幼苗生长等都有严重的不良影响, 这说明贝类育苗的场址选择以及水质管理相当重要。

迄今尚无单个矿质元素营养需求的报道。

## 参 考 文 献

- 林 鼎. 1994. 鱼类营养研究进展. 许振英等主编, 动物营养研究进展. 北京: 中国农业科技出版社. 171 ~ 193
- 金启增. 1992. 珍珠贝科苗生物学. 北京: 海洋出版社. 110 ~ 117
- Allen M V, Kilgore J. 1975. The essential amino acid requirements of red abalone, *Halotis rufescens*. *Comp Biochem Physiol*, 50A(5): 771 ~ 775
- Arai S. 1981. A purified test diet for coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, fry. *Bull Jap Soc Sci Fish*, 47(5): 547 ~ 550
- Barber A, Halver J E. 1981. Effect of dietary protein, lipid and carbohydrate content on the growth, feed efficiency and carcass composition of striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum) fingerling. *Aquacult Fish Manag*, 18(3): 345 ~ 356
- Britz P J. 1996. Effect of South Africa abalone, *Halotis midae*, fed fishmeal-based semi-purified diets. *Aquaculture*, 140(1): 55 ~ 61
- Britz P J, Hecht T, Knauer J, Dixon M G. 1994. The development of an artificial feed for abalone farming. *S Afr J Sci*, 90(1): 7 ~ 8
- Britz P J, Hecht T. 1997. Effect of dietary protein and energy level on growth and body composition of south African abalone *Halotis midae*. *Aquaculture*, 156(2): 195 ~ 210
- Carefoot T H, Qian P Y, Taylor B E, et al. 1993. Effect of starvation on energy reserves and metabolism in the Northern abalone, *Halotis kamschatkana*. *Aquaculture*, 118(2): 315 ~ 325
- Dunstan G A, Volkman J K. 1994. Polyunsaturated fatty acid composition of abalone muscle and artificial diets. *Proc FRDC and CRC (Aquaculture) Abalone, Aquaculture Workshop*, 6 ~ 7 Sept 1994, South Australia Research and Development Institute,

Adelaide, South Australia

- Enright C T, Newkirk G F, Craigie J S, et al. 1986. Evaluation of phytoplankton as diets for juvenile *Oyster edulis* L. *J Exp Mar Biol Ecol*, 96(1): 1~13
- Ibeas C, Cejas J R, Fores R, et al. 1997. Influence of eicosapentaenoic to docosahexaenoic acid ratio (EPA/DHA) of dietary lipids on growth and fatty acid composition of gilthead seabream (*Sparus aurata*) juveniles. *Aquaculture* 150(1): 91~102
- Ketola H G. 1982. Amino acid nutrition of fishes: Requirements and supplementation of diets. *Comp Biochem Physiol*, 73B(1): 17~24
- Laing I, Child A R, Janke A. 1990. Nutritional value of dried algae diets for larvae of *Manila clam* (*Tapes philippinarum*). *J Mar Biol Assoc UK*, 70(1): 1~12
- Lane J M. 1986. Allometric and biochemical studies on starved and unstarved clam, *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831). *J Exp Mar Biol Ecol*, 95(1): 131~143
- Langdon C J, Waldo J M. 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat. *J Mar Biol Ass UK*, 61(4): 431~448
- Langton R W, Winter J E, Roels O A. 1977. The effect of ration size on the growth and growth efficiency of the bivalve mollusc *Tapes japonica*. *Aquaculture* 12(2): 282~292
- Mai K, Mercer J P, Donlon J. 1995a. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. III. Response of abalone to various levels of dietary lipid. *Aquaculture*, 134(1): 65~80
- Mai K, Mercer J P, Donlon J. 1995b. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. IV. Optimum dietary protein level for growth. *Aquaculture* 136(2): 165~180
- Mai K, Mercer J P, Donlon J. 1996a. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. V. The role of polyunsaturated fatty acids of macroalgae in abalone nutrition. *Aquaculture* 139(1): 77~89
- Mai K, Mercer J P, Donlon J. 1996b. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino VI. Further evaluation of the nutritional value of dietary fatty acids using purified diets. In: Li Deshang (Chief editor). Proceedings of the international symposium on aquaculture, Qingdao, P.R. China. Qingdao Ocean University Press. 15~26
- Mai K. 1998. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. VII. Effects of dietary vitamin C on survival, growth and tissue concentration of ascorbic acid. *Aquaculture*, 161(3): 383~392
- NRC. 1983. Nutrition requirement of warmwater fishes and shell fishes. National Academy Press, Washington, D C. 102
- Ogino C, Kato N. 1964. Studies on the nutrition of abalone. II. Protein requirements for growth of abalone, *Haliotis discus*. *Bull Jap Soc Sci Fish*, 30(6): 523~526
- Robinson A M. 1992. Dietary supplements for the reproductive conditioning of *Crassostrea gigas* kumamoto (Thunberg). II. Effects on glycogen, lipid and fatty acid content of broodstock oysters and eggs. *J Shellfish Res*, 11(3): 443~447
- Rodriguez C, Perez J A, Izquierdo M S. 1997. Influence of the EPA/DHA ratio in rotifers on gilthead seabream (*Sparus aurata*) larval development. *Aquaculture* 150(1): 77~89
- Sargent J R, Henderson R J, Tocher D R. 1989. The lipids. In: J. E. Halver (Editor), Fish nutrition, 2nd edn. Academic Press, New York, NY. 153~218
- Taylor B. 1992. Abalone nutrition; optimum protein levels in artificial diets for *Haliotis kamtschatkana*. *J Shellfish Res*, 11(5): 556
- Uki N, Kemuyama A, Watanabe T. 1985. Development of semipurified test diets for abalone. *Bull Jap Soc Sci Fish*, 51(7): 1005~1012
- Uki N, Kemuyama A, Watanabe T. 1986a. Optimum protein level in diets for abalone. *Bull Jap Soc Sci Fish*, 51(12): 1825~1833 (In Japanese with English abstract)
- Uki N, Sugiura M, Watanabe T. 1986b. Requirement of essential fatty acids in the abalone *Haliotis discus hannai*. *Bull Jap Soc Sci Fish*, 52(7): 1013~1023
- Uki N, Watanabe T. 1992. Review of nutritional requirements of abalone (*Haliotis* spp.) and development of more efficient artificial diets. In: S. A. Shepherd, M. J. Tegner and S. A. Guzman Del Proo (Editors), Abalone of the World: Fisheries, Biology and Culture. Proceedings of the 1st International Symposium on Abalone. Fishing News Books, Oxford. 504~517
- Waldo J M, Holland D L. 1984. Fatty acid metabolism in young oysters, *Crassostrea gigas*; polyunsaturated fatty acids. *Lipids*, 19

(3): 332~336

- Walne P R. 1970. The seasonal variation of meat and glycogen content of seven populations of oysters, *Ostrea edulis*(L.), and a review of the literature. Fishery Invest Lond Ser 2, 26(3): 33pp
- Watanabe T, Takeshima F. 1977. Effect of  $\alpha$ -tocopherol deficiency on carp IV. Deficiency symptoms and change of fatty acid and triglyceride distribution in adult carp. Bull Jap Soc Sci Fish, 43(6): 819~830
- Webb K L, Chew F L E. 1983. Phytoplankton as a food source for bivalve larvae. In: G D Pruder, C Langdon, D Conklin (Editors), Proceedings of the Second International Conference on Aquaculture Nutrition: Biochemical and Physiological Approaches to Shellfish Nutrition. Louisiana State University, Baton Rouge, La, 272~291
- Whyte J N C, Bourne N, Hodgson C A. 1989. Influence of algal diets on biochemical composition and energy reserves in *Patinopecten yessoensis* (Jay) larvae. Aquaculture, 78(3):333~347
- Whyte J N C, Englar J R, Carswell B L. 1990. Biochemical composition and energy reserves in *Crassostrea gigas* exposed to different levels of nutrition. Aquaculture, 90(1):157~172
- Wilson R P. 1985. Amino acid and protein requirements of fish. In: Cowey, C. B., Machie, A E, Bell J G (Editors). Nutrition and Feeding in Fish. Academic Press, London. 1~16
- Wilson R P. 1989. Amino acids and proteins. In: J. E Halver (Editor), Fish nutrition, 2nd edn Academic Press, New York. 111~151