

仔鱼的开口摄食期及其饵料综述*

朱成德

(江苏省淡水水产研究所, 南京)

ASPECTS ON THE FIRST-FEEDING STAGE AND FOODS OF FISH LARVAE

Zhu Chengde

(Jiangsu Provincial Freshwater Fisheries Research Institute, Nanjing)

Key words Critical period, initial feeding, internal yolk nutrition

鱼类的受精卵在完成胚胎发育的正常过程后经过脱膜孵化成为仔鱼。此时, 初孵仔鱼 (newly hatched larvae) 一般消化道尚未与外界相通, 均有较大的卵黄囊作为孵化后一段时间内继续发育的营养来源。但随着卵黄物质的逐渐消耗, 消化管与口腔接通以后, 仔鱼必需从外界环境中摄取必要的营养物质, 以便进一步发育与生长, 这就是仔鱼的开口摄食期。

许多鱼类的仔鱼在由内源性营养转化到外源性营养的过渡阶段, 往往出现大量死亡。这一过渡阶段, 被一些学者称为“敏感时期 (sensitive period)”, 或是“危险期 (critical period)”, 并应用于鱼类资源的种群分析^[23]和苗、种饲养生产中。如日本苗种生产效率较高的真鲷 (*Pagrus major*) 与横滨黄盖鲈 (*Limanda yoxohamae*) 仔鱼死亡率约 50%, 鲷鱼 (*Seriola quinqueradiata*) 与牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 可达 80%^[17]。死亡的原因是错综复杂的, 其中能否及时补充外源性饵料是个重要的因素。Hjort (1926) 曾指出, 自然界饵料生物的不足是鱼类早期发育阶段死亡率高的原因之一^[13]; Braum (1978) 认为仔鱼后期的成活率主要是饵料供应不及时, 仔鱼对其利用适应的问题^[20]; 陆桂等 (1964, 1966) 报道孵化后 11 天的鲷鱼仔鱼全部死亡, 4—6 天为死亡高峰期, 并认为这完全是由于转入混合营养阶段时饵料基础与仔鱼食性不相适应的结果^[7, 8]; Ware 等 (1981) 通过对仔鱼开口摄食行为的研究, 推测兰米尔环流 (Langmuir circulation) 影响浮游生物的层状分布造成饵料的变化可能是引起南方秘鲁鳀鱼 (*Engraulis ringens*) 渔获量下降的原因^[35]; Schnack (1981) 在太平洋鲱鱼 (*Clupea harengus*) 人工饲养试验中, 提出早期仔鱼由于饵料密度小而发生最高死亡率的结论^[34]; 雷霖霖 (1982) 认为梭鱼 (*Mugil so-inuy*) 在孵化后

* 本文承中国科学院水生生物研究所倪达书教授审阅, 并提供宝贵意见, 特此深表谢忱。
1985年1月24日收到。

5—7 天的仔鱼入池培育中必须提供充足的适口饵料以保证仔鱼的成活率^[14]。

随着鱼类养殖业的迅速发展,对苗、种的需求量越来越大,开口食饵问题更加引起广泛的关注。作者收集部分国内、外有关文献和资料,试对多种仔鱼开食阶段的某些形态结构、摄食时间与个体大小、饵料种类、摄食饵料选择、摄饵量以及几种生态因素对仔鱼开口摄食的影响方面作一初步综合评述,以便为了解这些问题者提供参考。

一、仔鱼消化与摄食相关器官的某些形态发育特点

刚孵出的仔鱼消化系统结构可因种类不同其分化程度有较大的差异,但大体上分为两种类型:粘性卵和浮性卵。粘性卵鱼类为基本构造已大致形成的类型,由于这类卵的卵黄容积通常较大,使孵化发育尽可能在卵内进行;而浮性卵则属另一种类型,为适应漂浮性生活达到尽早孵化,消化系统各器官几乎没有分化(图 1)。尽管消化系统的发育程度在初孵仔鱼中有明显的差异,但在前期仔鱼 (prelarva) 的后期,随着卵黄囊的进一步吸

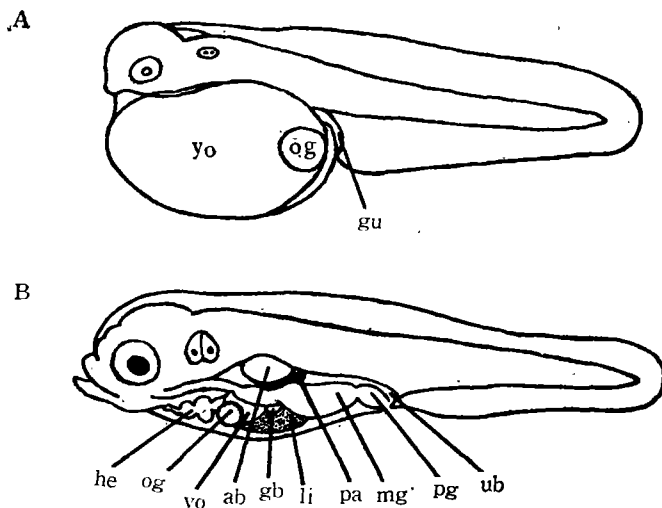


图 1 两类新孵出的仔鱼的比较

A. *Acanthopagrus schlegelii* B. 纹缟鰕虎鱼 (*Tridentiger trignocephalus*)
ab. 鳔 gb. 胆囊 gu. 肠道 he. 心脏 li. 肝脏 mg. 中肠(肠) og. 油球
pa. 胰脏 pg. 后肠(直肠) ub. 膀胱 yo. 卵黄

Fig. 1 Comparison of two types of newly hatched larvae.

A. *Acanthopagrus schlegelii* B. *Tridentiger trignocephalus* ab. air bladder
gb. gall bladder gu. intestine he. heart li. liver mg. mid-intestine og. oil
globe pa. pancreas pg. post-intestine ub. urinary bladder yo. yolk sac

收,消化系统各器官迅速分化而向后期仔鱼 (postlarva) 发育。此时仔鱼的消化道一般均可分为口咽腔、食道、肠与直肠,同时形成肝脏、胆囊和胰脏。对有胃鱼来说,前期仔鱼通常最多只具备胃壁极薄的雏形胃结构,而胃腺常未分化,一般也不会具有完全分化的幽门垂。可以说,开口摄食期仔鱼的消化系统只具备最单纯的基本结构^[17]。

除消化道的上述基本结构外,仔鱼发育中口与肛门的形成及其与外界环境的相通仍

是仔鱼即将开口摄食的重要标志,这在不同鱼类中出现的迟早与接通顺序也不一致。例如梭鲈 (*Mugil carinatus*) 初孵仔鱼虽可见口腔与肛门,但与外界均不相通。孵化后3天的仔鱼肛门先与外界相通,4天口通向外界,孵化后5天的仔鱼即可摄取食物^[5]。达氏鲟 (*Acipenser dabryanus*) 初孵仔鱼仅有口咽腔,由食道与卵黄囊相接,孵出后2—3日形成口裂,4—5日后仔鱼上、下颌形成,口能张动,5—6日形成肛门,12—16日龄仔鱼的直肠以肛门通向外界,部分仔鱼开口摄食^[19]。另外,某些鱼类如达氏鲟仔鱼口腔齿的形成对于开口摄食也有相当重要的作用,这对开食仔鱼咬断较大的水蚯蚓以便吞咽颇为重要^[19]。

鳃耙是部分滤食性鱼类摄食的主要辅助器官,但对仔鱼的开口摄食来说一般关系不大或毫不相关。如鲢、鳙鱼开口摄食的仔鱼全长7.0—7.5毫米时虽有鳃耙结构,但尚未起到滤食的作用;花鲢 (*Hemibarbus maculatus*) 孵出后6—8日(全长6.1—7.5毫米)仔鱼可行开口摄食,但其鳃耙结构仅为颗粒状的雏形;而鲈鱼仔鱼的鳃耙结构在开食时远未发育,达10.5毫米的稚鱼期才在鳃弓内缘形成4—5个短小的鳃耙突起^[4]。

鳔的形成与充气对仔鱼从卵黄囊吸收至外源性营养摄食的过渡可能具有重要的作用。多数仔鱼形成鳔并充气是其准备开口摄食的又一标志,因为当卵黄逐渐消耗,鱼体比重增加时,促使了鳔的形成和充气。仔鱼鳔的发育与功能提供了鱼类静力学调节和克服比重增加的能力。因此,仔鱼能够在水体中间漂浮,以致大大减少游泳的能量消耗,并增进捕食效率,这对海洋仔鱼如条纹石鲷 (*Roccus saxatilis*) 等的易于开口摄食是特别重要的^[22]。我国家鱼苗孵化至“腰点”出现(即鳔形成并充气)后下塘饲养也是明显的例证之一。

关于仔鱼对饵料消化吸收的机能有其本身的特点。仔鱼前期向后期发育时,在肠管后部形成括约肌,分化为肠和直肠。直肠粘膜与肠粘膜不同,通常形成绒毛状突起。开口摄食仔鱼在这些绒毛状突起的上半部出现嗜伊红的蛋白质颗粒,在这些颗粒的周围能看到碱性磷酸酶的活性。另外,用电子显微镜能观察到鲤鱼和鳙鱼的吞噬细胞有活泼的吞饮作用。这些事实表明,在部分仔鱼后期的摄食消化中,饲料蛋白质不是在肠、胃内被消化分解成氨基酸加以吸收,而是以高分子状态直接为直肠上皮的吞噬细胞所摄入^[17]。

二、仔鱼开口摄食的时间与个体大小

由于不同鱼类的仔鱼消化器官的发育与所需要的食物类别以及适宜孵化、生长的水温都存在差异,因而其仔鱼的开口摄食时间(孵化后的天数)也很不相同。从卵黄囊或油球等内源性营养物质是否存在来看,通常可以分为两类:开食在卵黄物质完全消失以后(后期仔鱼)和完全消失之前(前期仔鱼)。前者为内源性营养直接转化为外源性营养类型,如鲫鱼 (*Carassius auratus*)、乌鳢 (*Ophiocephalus argus*) 和长春鳊 (*Parabramis pekinensis*) 等^[11], 秘鲁鲱鱼则在卵黄囊完全吸收后平均1.7天开口摄食^[35]。后者却在内源性转为外源性营养之间存在一个混合性营养阶段,即此类仔鱼一面利用剩余的卵黄物质作为能量来源,同时开始从外界环境摄取饵料以弥补内源性营养的不足,如达氏鲟、团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*)、鲢鱼 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、圆口铜鱼 (*Coreius guichenoti*) 和鲃鱼 (*Macrura reevesii*) 等^[15,11,4]。就后者而言,不同种类仔鱼开食时残留

卵黄物质的多寡也存在量的差别。例如太平洋鲱鱼开口摄食仔鱼的卵黄囊近乎消失, 而梭鲈开食仔鱼的卵黄囊直径平均为 0.37 毫米, 占仔鱼全长的 12%, 油球径 0.28 毫米, 占 9.2%^[5]。可能仔鱼在发育过程中具有混合性营养阶段对其本身的成活率有着积极意义。

水温的高低影响仔鱼开口摄食的时间十分明显。一般说冷水性鱼类或低温下生长的仔鱼孵化后开食需要的时间较长, 而温水性鱼类或高温下孵化和生长的仔鱼开食时间较短。如溪红点鲑 (*Salvelinus fontinalis*) 仔鱼开口摄食为孵化后的 23—35 天 (11.1℃); 虹鳟 (*Salmo irideus*) 在 8.3℃ 时孵化后 21 天有个别仔鱼开食, 但在 10℃ 时 16 天的仔鱼

表 1 不同仔鱼开口摄食的时间与个体大小

Tab. 1 Age and individual size of larvae during initial feeding

种 类	水温(℃)	孵化后 日龄	全长 (毫米)	卵黄 物质	资料来源
中华鲟 <i>Acipenser sinensis</i>	17—18	9	20.0	—	长江鱼类, 1976
达氏鲟 <i>A. dabryanus</i>	17—21	11—13	30—31.5	残留	黄德祥, 1980
鲤鱼 <i>Cyprinus carpio</i>	20—25	4	6.5	将消失	长江鱼类, 1976
鲫鱼 <i>Carassius auratus</i>	17—19	8	6.8	消失	长江鱼类, 1976
团头鲂 <i>Megalobrama amblycephala</i>	20—25	5	6.2	少量残留	长江鱼类, 1976
长春鳊 <i>Parabramis pekinensis</i>	21.4—24.4	8	6.9	消失	长江鱼类, 1976
鲢鱼 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	20—23	4—5	8—9*	残留	长江鱼类, 1976
鳙鱼 <i>Aristichthys nobilis</i>	19.4—21.2	4—6	8.1—10.5	残留	长江鱼类, 1976
黄尾密鲮 <i>Xenocypris davidi</i>	20	5	7.0	消失	长江鱼类, 1976
铜鱼 <i>Coreius heterodon</i>	20—24	4—6	8.5—9.3	残留	长江鱼类, 1976
圆口铜鱼 <i>C. guichenoti</i>	22—24	6	10—11	残留	长江鱼类, 1976
黄鲮 <i>Pseudobagrus fulvidraco</i>	23—27	6	8.7—9.7	—	长江鱼类, 1976
乌鳢 <i>Ophiocephalus argus</i>	22—26.5	5	7.4—7.5	消失	长江鱼类, 1976
鳊鱼 <i>Siniperca chuatsi</i>	—	3—7	>5.1*	—	贾长春等, 1974
鳗鲡 <i>Anguilla japonica</i>	—	3	5.2—5.7	残留	王义强等, 1980
铅点东方鲀 <i>Fugu alboplumbeus</i>	19—22.5	7	3.2—4.0	—	雷霖霖, 1981
梭鱼 <i>Mugil so-iuy</i>	—	5	3.4—4.0	残留	林重先等, 1982
梭鱼 <i>Mugil so-iuy</i>	—	3—4	3.2—4.0	残留	江苏省水产所等, 1978
大鳞鲮 <i>M. macrolepis</i>	—	—	2.8	消失	袁永基, 1982
梭鲈 <i>M. carinatus</i>	13.5—21	5	3.05	残留	何大仁, 1982
鲃鱼 <i>Macrura reevesii</i>	27—34	2.5—4.5	5—6	残留	朱成德等, 1985
秘鲁鲱鱼 <i>Engraulis ringens</i>	18	3.5—6.8	3.7—4.4	消失	Ware 等, 1981
北方鲱鱼 <i>E. mordax</i>	18	3.8—4.9	3.9	—	Ware 等, 1981
日本鲱鱼 <i>Scomber japonicus</i>	19	1.9—2.5	3.6	残留	Hunter 等, 1981
大头鳕 <i>Gadus morhua</i>	5	5	—	残留	Ellertsen, 1981
太平洋鲱 <i>Clupea harengus</i>	—	5	>7.02	几乎消失	Gamble, 1981
<i>Anchoa mitchilli</i>	26	2	2.7	—	Chitty, 1981
<i>A. lamprotaenia</i>	26	2	3.6	—	Chitty, 1981
溪红点鲑 <i>Salvelinus fontinalis</i>	11.1	23—35	—	—	Piper 等, 1982
虹鳟 <i>Salmo irideus</i>	8.3	20—30	—	—	Piper 等, 1982
河鲈 <i>S. trutta</i>	11.1	27—31	—	—	Piper 等, 1982
克氏鲑 <i>S. clarki</i>	8.3—10.6	14—23	—	—	Piper 等, 1982
斑点叉尾鲷 <i>Ictalurus punctatus</i>	—	5—10	—	—	Piper 等, 1982

* 体长。

肠道内可见到食物^[33]；鲑鱼仔鱼在 27—34℃ 孵出后 2.5—4.5 天开口摄食^[4]；日本鲈鱼 (*Scomber japonicus*) 的最早开食时间为孵化后的 1.9 天。开口摄食时仔鱼的个体大小一般也随仔鱼种类的不同而出现很大差异 (表 1), 如较小的 *Anchoa mitchilli* 为全长 2.7 毫米, 而较大的达氏鲟全长可达 30 毫米以上。

据报道, 卵黄囊消失前、后, 多种仔鱼开口摄食的个体比较低, 如北方鲢鱼 (*Engraulis mordax*) 为 10%, 太平洋鲱 2—4%, 白鲑 (*Coregonus sp.*) 3—5%, 这是由于开口仔鱼具有较狭的生态灶, 以致选择性较差的原因造成的。但有些鱼类的仔鱼因其运动能力较强, 开口摄食的成功率较高, 如鲈鱼 (*Pleuronectes platessa*) 为 32—62%, 颌针鱼 (*Belone belone*) 达到 60—100%^[30]。*Anchoa mitchilli* 和 *A. lamprotaenia* 孵化后第 2 天开口摄食仔鱼的成功率分别为 36.3% 和 50.3%^[21]。

因此, 仔鱼在孵化后开口摄食的时间就群体而言应该是一个范围, 即在鱼群中往往出现部分仔鱼先行开食的现象, 然后逐渐提高摄食个体的比例。显然, 这与个体发育的不同步性以及个体差异有关。如溪红点鲑 23 天时仅个别仔鱼开口摄食, 35 天时达到 100%; 河鲈 (*Salmo trutta*) 与克氏鲑 (*S. clarki*) 仔鱼个别与全部摄食的时间分别为 27 和 31 与 14 和 23 天^[33]; 鲑鱼孵化后 2.5 天仔鱼摄食个体比例仅为 20%, 3.5 天为 58%, 4.5 天达到 87%^[4]; 日本鲈鱼开口摄食发现于孵化后 1.9 天的仔鱼, 但至 2.5 天时所有仔鱼均可摄食^[29]。

三、仔鱼开食期的饵料种类与摄食选择

在天然水域内, 各种鱼类的仔鱼处于各不相同的生态环境中, 但开口摄食的饵料则基本相似, 都是游动较慢, 易于消化, 大小适口的浮游动物或底栖生物 (表 2)。

正如 Ware 等 (1981) 指出, “鲱鱼仔鱼似乎很难捕食活泼运动的饵料, 以致它们的开口饵料主要是小型的, 比较不活动的饵料生物”^[35]。由于鱼类仔鱼在水域内占有不同的生态灶, 尤其是如达氏鲟和黄鲈等在开食仔鱼阶段主要营底栖生活, 因而以水蚯蚓和摇蚊幼虫等类底栖动物为主要摄食对象。至于凶猛性鱼类的仔鱼开口即行吞食其他仔鱼的描述见于鲸鱼 (*Luciobrama macrocephalus*)^[11] 和鳊鱼 (*Siniperca chuatsi*)^[10]。

因为各自水域饵料生物基础 (种类组成及其密度差异) 的不同与变化以及人工投喂饵料的差别, 在以浮游动物为主要开口食物的仔鱼也存在着一定种类差异。如海洋鱼类的仔鱼主要以桡足类及其幼体为食, 而淡水鱼类显然以轮虫等为主要食物^[30]。作者对全长 5—6 毫米仔鲑开口摄饵观察中发现, 1982 年轮虫与无节幼体的出现率分别为 94% 和 21%, 而 1983 年则正好相反, 分别为 19% 和 81%, 这说明开口仔鲑对这两类大小相近的浮游动物饵料似不存在选择, 只是与人工投喂食物组成的不同密度明显相关^[4]。Gamble 等 (1981) 在水槽饲养的太平洋鲱鱼孵化后 5 天仔鱼肠内发现的主要食物为无节幼体, 少数双壳类的面盘幼虫^[26], 但 Marshall 等 (1937) 与 Bowers 等 (1951) 发现的饵料则以双壳类幼虫为主, 其次才是无节幼体。

浮游藻类出现在一部分开食仔鱼的肠道内曾引起研究者的较大兴趣, 因此藻类食物在仔鱼开口饵料中的地位和作用问题有过不少的报道与不同的看法。在太平洋鲱鱼仔鱼

表 2 不同仔鱼开口摄食的主要饵料种类

Tab. 2 Chief forms of food of different larvae during initial feeding

仔 鱼 种 类	主 要 饵 料 类 别
达氏鲟 <i>Acipenser dabryanus</i>	水蚯蚓、摇蚊幼虫、枝角类
鲤鱼 <i>Cyprinus carpio</i>	轮虫、小型桡足类
鲢鱼 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	轮虫、枝角类、桡足类及其无节幼体
鳙鱼 <i>Aristichthys nobilis</i>	轮虫、无节幼体
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	轮虫、无节幼体
鲈鱼 <i>Luciobrama macrocephalus</i>	仔鱼、枝角类
花鲢 <i>Hemibarbus maculatus</i>	轮虫、原生动物、藻类
青鱼 <i>Mylopharyngodon piceus</i>	轮虫、无节幼体
沙鳢 <i>Odontobutis obsura</i>	小型浮游甲壳类
黄鳝 <i>Monopterus albus</i>	水蚯蚓、摇蚊幼虫、枝角类
大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>	小型枝角类、桡足类、无节幼体
鲮鱼 <i>Cirrhina molitorella</i>	轮虫、小型枝角类
遮目鱼 <i>Chanos chanos</i>	牡蛎担轮幼虫
梭鱼 <i>Mugil so-iuy</i>	桡足类及其无节幼体、贻贝幼虫、轮虫
鲟鱼 <i>Macrura reevesii</i>	轮虫、无节幼体、藻类
长吻鲢 <i>Leiocassis longirostris</i>	水蚯蚓
太平洋鲱 <i>Clupea harengus</i>	无节幼体、小型桡足类
美洲西鲱 <i>Alosa sapidissima</i>	无节幼体、小型桡足类和枝角类
大头鳕 <i>Gadus morhua</i>	无节幼体
秘鲁鳀鱼 <i>Engraulis ringens</i>	无节幼体、小型桡足类、藻类
香鱼 <i>Plecoglossus altivelis</i>	轮虫、桡足类幼体及卵子
黄鳍金枪鱼 <i>Thunnus albacares</i>	牡蛎幼虫、轮虫

肠内未发现任何藻类食物^[26];大头鳕开口仔鱼肠内有绿色食物,但 Ellertsen 等(1981)认为藻类是少量的,也是不重要的^[23];Ware 等(1981)在秘鲁鳀鱼开口摄食行为的研究中发现开食第一天以浮游植物的辐环藻 (*Actinocyclus*) 和裸甲藻 (*Gymnodinium*) 为主要食物,其后转向以浮游动物的无节幼体和小型桡足类为主。他们转述 Lasker (1975) 曾发现开口摄食的鳀鱼仔鱼是在叶绿素最大的水层中(这是在微风情况下 15 米的深度)以及 Arthur (1976) 注意到单独摄食裸甲藻 (*Gymnodinium splendens*) 不能维持 10—12 天以上北方鳀鱼的正常生长,因为无节幼体 (68×134 微米) 含有 60 微米直径硅藻能量的 23 倍。因之认为仔鱼开口期浮游植物的作用可能是使鱼类适应维持新陈代谢需要以及“学习”摄食浮游动物^[23];Moffatt (1981)进行了小球藻 (*Chlorella*) 水华存在下低密度浮游动物饵料对北方鳀鱼成活率和生长影响的试验,发现仔鱼开口摄食 <10 微米的小球藻,而且在相同浮游动物密度下小球藻存在时仔鱼成活率提高约 25 倍,因而指出小球藻存在的作用可能主要是作为轮虫食物的间接作用,减缓适宜的大小食物组成与营养之间的亏空以及(或是)提供较为丰富的微量元素^[32]。作者在鲟鱼孵化后 2.5 天部分仔鱼肠中最先发现的也是藻类食物(裸藻 *Euglena* 和实球藻 *Eudorina*),并在 5—6 毫米开食仔鱼中的出现率达到 65%^[4],只是一般数量不多,消化状况很差。这里是否可以认为,在仔鲟开食阶段中藻类的食物价值并不重要,其出现率较高可能是吞食浮游动物时其身体上附生和(或)摄食后再被带入仔鱼肠内的。

至于仔鱼对开口饵料的摄食选择,除了双方运动能力与营养需要等要求外,主要决定于仔鱼的口宽、口径和饵料个体的大小以及仔鱼的视觉能力。对实验室和天然仔鱼开口摄食观察表明,家鱼苗在不同大小的轮虫、枝角类的水族箱中往往选择较大的个体,甚至试吃比其口宽为大的个体而不顾失败;北方鲢鱼也有很大的个体选择,主要限制因素是口的大小和饵料的可见性^[32]。据观测,孵化后5—14天的梭鱼仔鱼平均体长3.46毫米,平均口径0.45毫米(0.34—0.62毫米),以贻贝幼虫为主要饵料^[1]。据作者测定全长5.3—6.1毫米仔鲮口宽为193—285微米^[4],一般选择80—150微米宽度的轮虫和无节幼体为开食的主要饵料。Hunter等(1981)对饲养的日本鲈鱼进行观察,结果表明开口摄食饵料的能力与口宽有关,并计算出50%的仔鱼能捕食占口宽85%的饵料生物,而有95%的仔鱼可以吞食占口宽57%的饵料生物^[29]。秘鲁鳀鱼仔鱼开食饵料的最适宽度为仔鱼全长的1.2—2.3%^[33],如以平均全长4.0毫米计算,其最适饵料宽度应为48—92微米。

另外,由于近些年来集约化养鱼的发展和流水育苗技术的需要,对仔鱼开口人工配合饵料的研究已经引起广泛重视,微型胶囊作为开食饵料在国外已逐步推广应用,苏联已将这种工艺用于鲤鱼、植食性鱼类和白鲑的仔鱼培育中。采用不同配方生产的微型胶囊作为鲤鱼开口饵料与用浮游动物饵料对照的试验具有相似的效果。饵料的颗粒大小在70—500微米宽度不等,可根据不同鱼类的口宽大小和选择能力选用相应的饵料颗粒。开食配合饵料的主要营养物质含量(%)为:蛋白质40—50,脂肪3—5,碳水化合物48—50,灰分3.2—3.6,纤维素0.5—1^[16]。

四、仔鱼开食的摄饵量与环境因素对摄食的影响

开食阶段的仔鱼因正常生长发育的要求需要从环境中摄取一定数量的饵料能源,但其摄饵量随仔鱼种类、生理状态与生态因素而不同。这种了解和研究对于正确评价鱼类资源和解决苗种培育是十分必要的。

开口摄食初期的仔鱼一般食量比较有限,但是不同的种类却有很大差别。如太平洋鲱鱼孵化后5天开口摄食,在20尾7.02毫米以上仔鱼肠道中发现饵料生物36个(近90%为无节幼体),平均1.8个/尾^[26];作者1982年对5.0—5.9毫米全长仔鲮开口摄食的12尾仔鱼测定,肠内平均含有浮游动物5.25个,换算生物量为0.0122毫克^[4],以平均体重约0.4毫克计算,一次肠内含有的饵料量占仔鱼体重的3%左右。另据报道,1尾刚开口摄食的梭鱼仔鱼一餐可摄取166个贻贝幼虫和5个轮虫^[1]。真鲷(孵化后3日,全长3.92毫米)、*Acanthopagrus schlegelii*(全长4.9毫米)、鲈鱼(*Lateolabrax japonicus*)(全长5.36毫米)和条石鲷(*Oplegnathus fasciatus*)(全长3.93毫米)仔鱼每天日间摄食量分别占体重百分比的63—72, 167, 66和48^[39]。但也有的资料提出,孵化后7天的真鲷仔鱼(全长3.9毫米)每日摄食50个轮虫,仅占体重的36%^[17]。

*Anchoa mitchilli*和*A. lamprotaenia*在100个/升饵料生物密度下(95%以上是经过53目筛绢过滤的桡足类及其无节幼体),孵化后2—3日仔鱼开口摄食的日摄食量(表3)表明,个体较大的*A. lamprotaenia*较之个体为小的*A. mitchilli*在同日龄仔鱼的日摄食量要明显为大^[21]。

表 3 *Anchoa* 属两种仔鱼的摄食量比较

Tab. 3 Comparison of feeding on the larvae of two species belonging to the Genus *Anchoa*

项目 \ 种类	<i>A. mitchilli</i>		<i>A. lamprotaenia</i>	
孵化天数	2	3	2	3
体长(毫米)	2.7	2.9	3.6	3.8
仔鱼干重(微克)	6.8	8.1	17.0	21.0
白天时后肠平均饵料个数	3	3	4	4
食物在后肠停留时间(分)	24	21	10	9
摄食率(个/小时)	6.8	8.5	22.5	26.5
日粮量(个/11.5 小时)	78.2	97.8	258.8	304.9
日粮量占体重的%	171.5	180.1	228.0	217.5
白日休息时数(%)	3.6	2.3	1.4	1.2

上面已经讨论到在鱼类的发育早期有一个“危险期”，这是在仔鱼内部急剧进行新的机能和老的机能交替时不能很好适应环境的情况下发生的。环境生态因素的不利条件不仅直接影响开口摄食阶段仔鱼的成活率，而且可以通过影响仔鱼开口摄食起到间接的作用。

饵料密度对仔鱼摄食量有着十分明显的影响。Moude 等(1981)用 *Anchoa mitchilli*, *Archosargus rhomboidalis* 与 *Achirus lineatus* 3 种仔鱼在不同密度饵料下进行摄饵量和生长的试验,发现饵料生物的密度为 50 个/升时,仔鱼可以摄食,但在 1,000 个/升时仔鱼摄饵量较大,可达到占体重的 50—175%^[28](表 4)。这说明不论在天然水域,还是饲养水体,要使开口仔鱼达到一定的摄饵量需要有相应较高的饵料生物密度。

表 4 3 种仔鱼在不同饵料密度下的摄饵量*

Tab. 4 Feeding of the larvae of three species under different food densities

种类 \ 项目	饵料密度 (个/升)	孵化后天数	摄饵数 (个)	体长 (毫米)	摄饵量/体重
<i>Anchoa mitchilli</i>	50	2	1.2	2.8	0.03
	100	2	9.9	3.3	0.19
	1000	2	82.2	3.4	1.42
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	50	2	6.9	2.5	0.08
	100	2	4.3	2.4	0.06
	1000	2	43.9	2.5	0.50
<i>Achirus lineatus</i>	50	3	2.1	2.1	0.03
	100	3	9.0	2.1	0.13
	1000	3	113.3	2.1	1.75

* 95%以上的饵料为无节幼体与桡足类。

仔鱼开口摄食的行为一般是依靠视觉完成的,因此很多种仔鱼具有明显的昼夜摄食节律,即白昼摄食,夜间停止,并因之被认为是视觉摄食。不同鱼类仔鱼的开食对光强度的要求也不一致。据报道,大头鳕的仔鱼在光强度为 0.1—0.4lx 之间即可摄食丰年虫

(*Artemia*) 的无节幼体^[23]; 白鲢的仔鱼在白色光照强度的摄食下限约为 1.5 lx (Braum, 1964)^[20]; Michiyasu Kiyono 等(1981)进行光照对黑鲷 (*Mylio macrocephalus*) 孵化后 3—4 天开口仔鱼摄食影响的试验, 指出仔鱼白天摄食, 夜间停止, 但在人工光照下可以连续摄食。他们引用了 Blaxter (1966) 最低摄食光照强度低于 10 lx 的资料。试验结果表明, 在水面 0, 100, 1,000, 3,000 和 10,000 lx 照度下各试验组每日食物消耗量分别为 85, 92, 105, 230 和 178 个牡蛎幼虫, 这种消耗量相当于孵化后 10 天仔鱼的摄饵量^[24]。因此, 可以在某些鱼类苗种培育中采用人工光照以增加仔鱼开口摄食时间和摄食量, 加速仔鱼的生长, 提高成活率。

伏见徹 (1983) 还描述了孵化后 3—4 天真鲷仔鱼在不同光照强度和各种温度下的平均摄饵数量(轮虫), 并认为开食第一天光照强度与摄饵关系更为密切, 中区强度在第二天时对仔鱼摄食影响不大; 温度对仔鱼开食摄饵量有明显的影响, 在 16.3—25.3℃ 范围内, 温度与摄饵量成明显的正相关^[19](表5)。Braum (1964) 也进行了不同温度下白鲢仔鱼摄食成功率的对比试验, 在 12℃ 时为 31.2%, 而在 5.3℃ 时仅为 4.1%^[20]。

表5 真鲷孵化后 3—4 天仔鱼在不同光照与温度下的平均摄饵数

Tab. 5 Average feeding amount of 3—4 days old larvae of *Pagrus major* under different light densities and temperatures

光照强度 (lx)	平均摄饵数(个)	温度(℃)	平均摄饵数(个)
75—270	3.4	16.3	1.87
200—660	2.3	18.0	3.17
750—1600	2.4	20.2	5.85
1000—4500	2.8	22.5	5.65
1400—16000	5.2	25.3	7.30

卵黄物质的吸收程度是确定大多数仔鱼开口摄食的重要标准, 这对仔鱼孵化管理和鱼苗培育具有很大的积极意义。因为在卵黄吸收后较长时间不投饵, 有些仔鱼即拒绝摄食, 而缺食饥饿将导致仔鱼体弱, 以后即使饵料丰富也不能正常摄食了。这对温水性鱼类的开食较之冷水性更为重要, 因为前者新陈代谢率较高, 卵黄较快消失, 故须尽早投饵。

关于仔鱼忍受饥饿的“不能复活界限 (PNR)”, 不同鱼类也有较大的差异。大头鳕在 5℃ 时的 PNR 为孵化后的 11 天, 即开食后的第六天; 日本鲈鱼在孵化后 4.5 天 (即开食后的 2.5 天左右), 虽然在第五天仔鱼仍能摄取食物, 但不能捕获足够的饵料以保持其存活^[29]。梭鱼在水温 19—26℃, 盐度 30‰ 时, 其 PNR 约为 6 天, 在 3 天内若不给饵料, 给饵后约半数死亡。这证明仔鱼开口摄食后适时投饵具有很大的重要性。另外, Fei Hu 等(1981)进行盐度对鲮鱼 (*Mugil cephalus*) 仔鱼影响的试验, 结果表明推迟孵化后 2—5 天开口摄食对成活率影响不大, 尽管个体较小, 体质瘦弱, 但与饲养水体的盐度有密切关系, 即在饥饿状态下, 25.5‰ 的盐度至少能忍耐 13 天, 而在 31‰ 时仅能活 9 天^[24]。

至于水温对大鳞大麻哈鱼 (*Oncorhynchus tshawytscha*) 仔鱼开口摄食配合饵料中蛋白质含量的影响有如下描述: Fowler (1980) 的试验结果表明, 在 12℃ 和 5.2℃ 时均以 50% 蛋白质含量食物生长最好, 而 Mertz (1972) 报道水温 14.5℃ 时最低蛋白质含量的需要量为 55%, 而水温 4.5℃ 时为 40%^[25]。因此, 对大鳞大麻哈鱼来说, 似以低温下要求的蛋白质含量较高温时低。

参 考 文 献

- [1] 中国科学院海洋研究所海洋鱼类繁殖研究组, 1982. 海水梭鱼室内育苗试验的初步观察. 梭鱼鲷研究文集. 117—119 页. 农业出版社.
- [2] 王义强等, 1980. 河鳗人工繁殖的初步研究. 水产学报, 4(2): 147—156.
- [3] 江苏省水产科学研究所等, 1978. 梭鱼人工繁殖及育苗的研究. 南京大学学报(自然科学版), (3): 75—84.
- [4] 朱成德、金伴道, 1985. 鲷鱼仔幼鱼食性与生长的初步研究. 水生生物学报, 9(1): 9—19.
- [5] 何大仁等, 1982. 梭鲷胚胎及早期仔鱼的研究. 梭鱼鲷研究文集. 198—211 页. 农业出版社.
- [6] 林重先、李文杰等, 1982. 梭鱼鱼苗池的饵料生物组成和鱼苗食性及生长的研究. 水产学报, 6(4): 359—367.
- [7] 陆桂等, 1964. 钱塘江鲷鱼的自然繁殖及人工繁殖. 上海水产学院论文集. 1—28 页.
- [8] 陆桂等, 1966. 钱塘江鲷鱼增殖问题的初步研究. 太平洋西部渔业委员会, 第七次全体会议论文集. 95—101 页. 科学出版社.
- [9] 赵传绍等, 1983. 金枪鱼类和金枪鱼渔业. 海洋出版社.
- [10] 贾长春等, 1974. 鳊鱼的人工繁殖. 水产科技情报, (10): 12—17.
- [11] 湖北省水生生物研究所鱼类研究室, 1976. 长江鱼类. 科学出版社.
- [12] 唐小曼等译(尼科里斯基著), 1962. 鱼类生态学. 农业出版社.
- [13] 袁永基等, 1982. 大鳞鲂人工育苗的初步试验. 梭鱼鲷研究文集. 212—222 页. 农业出版社.
- [14] 雷霖霖等, 1965. 梭鱼人工育苗的研究. 海洋水产研究资料. 23—33 页. 农业出版社.
- [15] 黄德祥, 1980. 达氏鲷仔鱼消化系统的发育及摄食初期食性的初步观察. 水产学报, 4(3): 285—293.
- [16] 谢洪民译(苏联 «РІР»), 1984. 微型胶囊开食饵料. 淡水渔业, (3): 19.
- [17] 蔡完其、李思发译(日本水产学会编), 1979. 稚鱼的摄饵和发育. 上海科学技术出版社.
- [18] 代田昭彦, 1975. 若幼鱼及び稚仔鱼の口徑と餌料. 水产饵料生物学. 170—187 页. 恒星社厚生阁版.
- [19] 伏见徹, 1983. 稚仔鱼的摄饵量. 轮虫的生物学与大量培养. 69—93 页. 恒星社厚生阁版.
- [20] Braum, E., 1978. Ecological aspects of the survival of fish eggs, embryos and larvae. Ecology of freshwater fish production, p. 102—126. Blackwell Scientific Publications.
- [21] Chitty, N., 1981. Behavioral observation of feeding larvae of bay anchovy, *Anchoa mitchilli* and bigeye anchovy, *Anchoa lamprotaenia*. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 475—480.
- [22] Doroshev, S. I. et al., 1981. Initial swim bladder inflation in the larvae of physoclistous fishes, and importance for larvae culture. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178, 495—500.
- [23] Ellertsen, B. et al., 1981. Some biological aspects of cod larvae (*Gadus morhua* L.). Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 316.
- [24] Fei Hu and I-Chiu Liao, 1981. The effect of salinity on the eggs and larvae of grey mullet, *Mugil cephalus*. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 460—466.
- [25] Fowler, L. G., 1981. Starting diet for chinook salmon fry. Pro. Fish-cult., 42(3): 165—166.
- [26] Gamble, J. C. et al., 1981. Growth and feeding of Atlantic herring larvae reared in large plastic enclosures. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 121—134.
- [27] Heinrich, J. W., 1981. Culture feeding and growth of alewives hatched in the laboratory. Pro. Fish-cult., 43(1): 1—5.
- [28] Houde, E. D., 1978. Critical food concentration for larvae of three species of subtropical marine fishes. Bull. Mar. Sci., 28: 395—411.
- [29] Hunter, J. R. and C. Kimbrell, 1981. Some aspects of the life history of laboratory-reared Pacific mackerel larvae (*Scomber japonicus*). Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 344.
- [30] McCullough, R. D. and J. G. Stanley, 1981. Feeding niche dimensions in larval rainbow smelt (*Osmerus mordax*). Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 352—354.
- [31] Michiyasu Kiyono and Reijiro Hirano, 1981. Effects of light on the feeding and growth of black porgy, *Mylio macrocephalus* (Basilewsky), postlarvae and juveniles. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 334—336.
- [32] Moffatt, N. M., 1981. Survival and growth of northern anchovy larvae on low zooplankton densities as affected by the presence of a *Chlorella* bloom. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 475—480.
- [33] Piper, R. G. et al., 1982. Nutrition and feeding. Fish hatchery management, p. 208—262. Department of the Interior U. S. Fish and Wildlife Service.
- [34] Schnack, D., 1981. Studies on the mortality of Pacific herring larvae during their early development, using artificial in situ containments. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 135—142.
- [35] Ware, D. M. et al., 1981. Behavior of first-feeding Peruvian anchoveta larvae, *Engraulis ringens* J. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 467—474.