

鱼类早期生活史的营养与摄食

郑怀平

(盐城工学院海洋工程系, 盐城 224003)

摘要 鱼类早期生活史可划分为胚胎期、仔鱼期和稚鱼期,其营养包括内源性、外源性和混合性三种类型。仔鱼必须在卵黄耗尽前的短时间内建立起外源性摄食,否则,便进入饥饿期。仔鱼的初次摄食率和摄食强度均取决于仔鱼的摄食效率,并随着日龄的增加而增加。摄食节律主要受光照强度的影响。仔鱼对饵料的选择随着日龄的增加而变化,同时与饵料的大小、种类、密度等因素有关。

关键词 鱼类 早期生活史 营养 摄食

分类号 Q954

本世纪60年代以来,围绕着决定鱼类早期存在的生态学因子所展开的鱼类早期生活史(Early Life History of Fish, ELHF)研究,在国际上受到了普遍重视^[1];而近代鱼类养殖业的发展,苗种培育的需要,又为ELHF研究注入了新的内容和动力^[2]。由于早期生活史的营养与摄食是鱼类一生中最为复杂、最重要的部分,它们对鱼类早期的存活和以后的生长都有重要的影响。因此,研究鱼类早期生活史的营养与摄食具有重要的理论意义和实践意义,也是目前国内、外ELHF研究领域的重要内容之一。

1 鱼类早期生活史中的分期

根据鱼类器官结构的发育、营养和摄食等特征,可将鱼类早期生活史划分为胚胎期、仔鱼期和稚鱼期(表1)。

表1 鱼类早期生活史的营养

发育期	营养类型	营养来源
胚胎期	内源性营养	卵黄
仔鱼期		
早期仔鱼	混合性营养	卵黄和外界饵料
晚期仔鱼	外源性营养	外界饵料
稚鱼期	外源性营养	外界饵料

1.1 胚胎期(embryonic stage)

胚胎期,指的是从受精卵分裂开始到仔鱼从卵膜中孵化出为止。在此期,个体在卵膜内发育,

卵膜对胚胎起保护作用。由于胚胎没有独立活动的 ability,其生存取决于外界条件。

1.2 仔鱼期(larval stage)

卵性硬骨鱼类的仔胚从卵膜中孵出,便进入了仔鱼期;而当仔鱼发育到体透明等仔鱼特征消失,各鳍鳍条初步形成,特别是鳞片形成开始,标志着仔鱼期结束。仔鱼期又可分为早期仔鱼(early-stage larva)或卵黄囊期仔鱼(yolk-stage larva)和晚期仔鱼(late-stage larva)。

1.2.1 早期仔鱼或卵黄囊期仔鱼 指的是从卵膜中到卵黄囊和油球被完全吸收这一阶段的仔鱼。仔鱼种类不同,这一期的长短也不同(见表2)。仔鱼在卵黄囊期完成一系列与摄食、消化有关的器官功能发育,开始从内源卵黄营养转入外源摄食营养。卵黄囊仔鱼大多在卵黄耗尽前的短时间内开始向外界摄食,因而构成一个内源和外源共存的混合营养期(mixed feeding stage)。

1.2.2 晚期仔鱼 指的是从卵黄囊和油球耗尽开始到各鳍鳍条发育完整,特别是鳞片开始出现这一阶段的仔鱼。仔鱼经历一个变态期(transformation stage)后进入稚鱼期^[3]。

1.3 稚鱼期(juvenile stage)

稚鱼期从鳞片开始出现到全身披满鳞片为止。鳞片发育完全是稚鱼期结束的标志。在这一期中,胃、肠等消化器官无论在质还是在量上均达

• 收稿日期:1999-03-30

到各个种的成鱼期。

表 2 某些鱼类的初次摄食

种类	初次摄食时间(d)	混合营养时间(d)	卵黄耗尽的时间(d)	文献来源
鼓眼鱼(<i>Stizostedion vitreum</i>)	5	0	5	[5]
尼罗罗非鱼(<i>Tilapia nilotica</i>)	5	5	10	[6]
北海鲱(<i>Clupea harengus</i>)	6	2	8	[7]
大口黑鲈(<i>Micropterus salmoides</i>)	5	7~8	12~13	[8]
真鲷(<i>Pagrosomus major</i>)	2	3~4	4~5	[9]
牙鲆(<i>Paralichthys olivaceus</i>)	2	1~2	3~4	[9]
鲑状黄姑鱼(<i>Nibea miichthioides</i>)	2	3	5	[10]
高体鲷(<i>Seriola dumerili</i>)	3	1	4	[11]
黄盖鲈(<i>Limanda yokohamae</i>)	4	<1	4	[12]

2 鱼类早期生活史的营养

鱼类早期生活史的营养是鱼类一生中最复杂的,主要分为:内源性、外源性和混合性三种类型,如表 1 所示。

2.1 内源性营养(endogenous nutrition)

鱼类胚胎期的营养属于内源性营养,其来源有三:1)卵黄,主要发生在中黄卵和端黄卵的鱼类;2)胚盘,发生在胚盘发生的鱼类;3)卵黄分泌物,发生在少黄卵或无黄卵的鱼类。

卵生硬骨鱼类初孵仔鱼大多有一个大的卵黄囊,由于捕食、消化、游泳等器官功能的发育尚不完善,还不具备向外界摄食的能力,这时仍依靠卵黄提供内源性营养。

Balon(1986)^[3]指出,内源性营养供应是鱼类早期生活史中最重要的营养方式,它决定和改变着以后的整个生活史。

2.2 外源性营养(exogenous nutrition)

鱼类自卵黄耗尽进入晚期仔鱼后,其营养的获得全部来自外界食物,已属于外源性营养。外源性营养的开始是与搜索、摄取或饵料相关的器官功能的形成,以及相关的运动模式,特别是巡游模式的建立^[4]相适应的。仔鱼在卵黄囊期就具备了获取外源性营养的能力,但这是仍有内源性营养的供应。

2.3 混合性营养(mixed nutrition)

仔鱼在卵黄即将耗尽的短时间内(数小时到几天),完成了一系列与摄食、消化相关的器官功能发育,具备了从内源性营养向外源性营养转化的条件,开始向外界摄食。然而,这时仍有卵黄提供内源性营养。因此,此阶段的营养供应属于混合性的。混合性营养供应为卵黄囊期仔鱼所特有。

3 鱼类早期生活史的摄食

鱼类胚胎期在卵膜内发育,由卵黄提供内源性营养,无须从外界摄食。初孵仔鱼,器官尚未发育完善,无摄食能力,仍依靠卵黄供给营养。随着卵黄的迅速吸收,与搜索、摄食、运动相关的器官功能形成,仔鱼才具有摄食能力。

3.1 仔鱼初次摄食的时间和饵料种类

初次摄食的仔鱼大多具备色素完善、发育良好和可动的双眼,依靠视觉搜索、选择和捕食活的饵料生物。对以浮游动物为食的仔鱼来说,其捕食方式大多属于“攻击型”^[5]的。由于受到种或种群的遗传特性,卵的大小、质量和孵化时间,以及外界条件的影响,仔鱼初次摄食的时间会有很大的不同,表 2 列出了几种仔鱼初次摄食的时间。

仔鱼初次摄食的饵料种类主要为浮游生物和水生生物的卵,常见的有纤毛虫、裸甲藻、鞭毛藻、轮虫、贝类的卵和担轮幼虫、桡足类的无节幼体、卤虫幼体以及其他甲壳类的卵和无节幼体等。尽管可供仔鱼初次摄食的饵料种类比较多,但对于每种仔鱼来说,初次摄食的饵料种类并不多。随着个体的发育,摄食的饵料种类才逐渐增多。

3.2 饥饿和“不可逆点”

卵黄囊期仔鱼具有摄食能力的时间一般比较短,仔鱼必须在很短的时间内建立起外源性摄食关系,否则就会蒙受进展性的饥饿。饥饿无论对仔鱼本身还是对以后的发育都会造成巨大的不良影响。

“不可逆点”(the point-of-no-return, PNR)的概念,是 Blaxter 和 Hempel(1963)首次提出的,从生态学角度测定仔鱼的饥饿耐力^[6]。PNR 是仔鱼耐受饥饿的时间临界点,指饥饿的仔鱼抵达该点时,尽管还能生存较长一段时间,但 50%

已虚弱得不可能恢复摄食能力,故亦称“不可逆转饥饿”(irreversible starvation)或“生态死亡”(ecological death)。抵达PNR的时间,从受精、孵化或初次摄食时间起均可以。不同的种类,PNR的时间差异很大,如从初次摄食到PNR的时间,北海鲱为5 d^[7],黄盖鲈为4 d^[12],真鲷和牙鲆分别为4~5 d和3~4 d^[9]。仔鱼抵达该点的时间与鱼卵的孵化时间、卵黄容量及温度等有关。孵化时间长、卵黄容量大、温度低、代谢速度慢,PNR出现晚;反之,则出现早。如升温5℃,可使黄盖鲈提早1 d抵达PNR^[12]。在养殖生产中,仔鱼初次摄食的时间和PNR的测定,对于育苗生产具有重要的意义。

3.3 摄食效率和摄食率

Braum(1978)提出,仔鱼的摄食效率(feeding effectiveness),可以用成功扑食到食饵对象的反应次数,占完成的反应次数的百分数表示。摄食效率随种类而不同,同时也与饵料密度、游泳能力、搜索水量以及小规模的风扰动速度等有关。饵料密度大,仔鱼与饵料相遇的频率增加;仔鱼游泳速度快,搜索水量、风扰动速度大,都可使仔鱼与饵料相遇的频率增加。此外,摄食效率还与日龄有关,仔鱼随着日龄的增加,捕食能力变得越来越强,成功捕食的次数的增多,因而摄食效率也随之提高。

摄食率(feeding rate),指在一份仔鱼样品中,消化道中含有饵料的仔鱼尾数占总尾数的百分数,也称摄食发生率(feeding incidence)。摄食率取决于摄食效率,那些与饵料对象相遇后,成功摄取机率高的仔鱼,摄食率也高。Mathias和Li(1982)还报道过鼓眼鱼稚鱼的短期摄食率(6~24 h)与其食物嗜好性有关^[1]。饥饿可使初次摄食率发生明显的变化,其变化型式一般为:开始较低,此后逐渐升高,高峰出现在卵黄耗尽前后的短时间内,此后开始下降。这在北海鲱、黄盖鲈、真鲷和牙鲆等种类中,都有类似的结果。

3.4 摄食强度

摄食强度(feeding intensity)也被称为摄食比率(feeding ratio)或平均摄食量,指每尾仔鱼消化道中含有饵料生物的平均个数。许多研究都表明,仔、稚鱼的摄食强度主要受日龄、饵料密度、光照度、摄食时间等因素影响。在饵料密度相同时,随着日龄的变大,摄食强度逐渐增大;对于日龄相同的仔、稚鱼,摄食强度随饵料密度增加而增加,

过低的饵料密度,会显著地降低摄食强度。郑澄伟等(1983)^[13]报道过梭鱼的平均摄食强度随日龄的增大而增加,二者间呈直线关系。Mathias和Li(1982)发现,鼓眼鱼稚鱼在剑壮蚤(*Daphnia pulex*)密度100个/L时,摄食强度呈直线上升,但在50~60个/L时,则呈渐进线。殷名称(1991)提出,摄食强度与光照之间通常呈S形相关;随着光照从完全黑暗逐渐增强,直到抵达摄食临界光强度,摄食强度才会发生改变;然后,摄食强度随着光强度增加而迅速抵达最大值。摄食强度随着摄食时间的进程有显著的变化,何大仁等(1983)^[14]在鲮鱼中发现,摄食活动开始时,摄食强度逐渐增强,并在较短的时间内达到最强;然后,随着胃饱满度的增大而减缓;饱食后,便不再摄食。温度对摄食强度没有明显的影响。

3.5 摄食节律

鱼类的摄食节律可分为白天摄食、夜晚摄食、晨昏摄食和无明显节律四种类型。如梭鱼(*Mullet fry*)稚鱼日出前后开始摄食,日落前饱食指数最高,夜晚基本不摄食^[15];鼓眼鱼在上午、傍晚和黄昏时各有一个摄食高峰^[5];黄盖鲈在20 d龄前,无明显的摄食节律,在白天都有较高的摄食强度;在黄昏和黎明也有一定的相对摄食强度,整个夜晚的摄食强度也有白天的40%^[12]。

对于依靠视觉捕食饵料的仔、稚鱼来说,影响摄食节律的因素主要是光强度,浮游动物的昼夜垂直移动对摄食强度也有一定的影响,温度的影响并不明显。

3.6 饵料选择性

仔、稚鱼对饵料的选择首先受鱼类个体自身发育的影响,随日龄的增加而变化。陆伟民(1994)^[6]报道的大口黑鲈仔、稚鱼对饵料的选择典型地反映了这种变化。大口黑鲈5~9 d龄的卵黄囊期仔鱼对体型较小、运动速度较慢的轮虫和无节幼体有选择性,对其他类别的浮游动物无选择性;10~18 d龄的晚期仔鱼,对枝角类和桡足类幼体有选择性,对轮虫和无节幼体的选择变小,对桡足类成体无选择性;19~32 d龄的稚鱼以枝角类为主食,对桡足类成体的选择性也明显增长,对轮虫已不再摄食。

仔、稚鱼的饵料选择性还与饵料的大小、种类、密度等因素有关。殷名称(1995)^[14]指出,决定饵料对象是否被仔鱼喜好的最主要特征是大小。Mathias和Li(1982)^[13]也曾指出,饵料大小的选

择比种类的选择更为重要。

本文诚挚蒙厦门大学李复雪教授审阅,谨此致谢!

参 考 文 献

- 1 殷名称. 鱼类早期生活研究与其进展. 水产学报, 1991, 15(4): 348~358
- 2 殷名称. 鱼类仔鱼期的营养与生长. 水产学报, 1995, 19(4): 335~342
- 3 Balon, E. K. Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. *Environmental Biology of Fishes*, 1986, 16(1): 11~24
- 4 殷名称, J. H. S. Blaxter. 海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度. 海洋与湖沼, 1989, 22(6): 554~560
- 5 Mathias, J. A. & Li, S.. Feeding habits of walleye larvae and juveniles: Comparative laboratory and field studies. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1982(111): 722~735
- 6 胡玫, 张中英. 尼罗罗非鱼仔鱼、稚鱼和幼鱼消化系统的发育及其食性的研究. 水产学报, 1983, 7(3): 251~259
- 7 殷名称. 北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食能力和生长. 海洋和湖沼, 1991, 20(1): 1~9
- 8 陆伟民. 大口黑鲈仔、稚鱼生长和食性的观察. 海洋和湖沼, 1994, 18(4): 330~334
- 9 鲍宝龙, 苏锦祥, 殷名称. 延迟投饵对真鲷、牙鲆仔鱼早期阶段摄食、存活及生长的影响. 水产学报, 1998, 22(1): 33~38
- 10 吴鼎勋, 洪万树, 张其永. 鲩状黄姑鱼的早期发育研究. 台湾海峡, 1998, 17(1): 149~155
- 11 陈昌生, 黄佳名, 何武华, 等. 高体鲈胚胎及仔稚幼鱼的形态观察. 中国水产科学, 1998, 5(1): 25~29
- 12 周勤, 王迎春, 苏锦祥. 温度对黄盖鲈仔鱼生长、发育、摄食及 PNR 的影响. 中国水产科学, 1998, 5(1): 30~37
- 13 郑澄伟, 徐恭昭, 宋立清, 等. 梭鱼仔、稚、幼鱼日摄食量的初步观察. 鱼类学论文集(第三集). 北京: 科学出版社, 1983. 182~189
- 14 何大仁, 罗会明, 郑美丽. 不同照度下鲻鱼幼鱼摄食强度及动力学. 鱼类学论文集(第三集). 北京: 科学出版社, 1983. 21~27
- 15 林重光, 李文杰, 唐天德. 养殖条件下梭鱼仔、幼鱼摄食行为的研究. 水产学报, 1985, 9(3): 236~241

Nutrition and Feeding of Early Life History of Fishes

Zheng Huaiping

(Department of Ocean Engineering of Yancheng
Institute of Technology, Yancheng 224003, PRC)

Abstract Early Life History of Fish (ELHF) could be divided into embryonic, larval and juvenile stages. There are three types of endogenous, exogenous and mixed nutrition during Early Life History of Fish. Larvae must establish external feeding during the short time before yolk exhaustion, or else, reach to the starvation stage. Both the initial feeding and the feeding intensity which depend on the feeding effectiveness, increase with the development procedure. The feeding rhythm is mainly affected by light intensity. Food selection which varies with larval days increasing, is related to food size, species and density.

Keywords Early Life History of Fish: nutrition: feeding