

# 稚鱼的摄饵和发育

日本水产学会编

上海科学技术出版社



# 稚鱼的摄饵和发育

日本水产学会 编

蔡完其 李思发 译

华汝成 校

上海科学技术出版社

# 稚魚の摂餌と発育

日本水産学会編

恒星社厚生閣

1975

---

# 稚魚的摄餌和发育

日本水产学会 编

蔡完其 李思发 译

华汝成 校

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 上海群众印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 4 字数 84,000

1979年10月第1版 1979年10月第1次印刷

印数: 1—2,000

书号: 16119·662 定价: 0.33元

# 目 录

|                            |    |
|----------------------------|----|
| 一、稚鱼的消化系统.....             | 1  |
| (一)消化器官.....               | 1  |
| 1. 仔鱼和稚鱼消化系统各器官的发育过程 ..... | 1  |
| 2. 仔鱼和稚鱼消化吸收机能的特点 .....    | 8  |
| 3. 仔鱼和稚鱼摄食方式的发展 .....      | 12 |
| 4. 发育阶段的演变和消化系统的发育 .....   | 14 |
| 〔附论〕 研究仔鱼期消化器官的意义.....     | 19 |
| 1. 研究消化器官的必要性 .....        | 19 |
| 2. 摄饵开始期的消化吸收机能 .....      | 20 |
| 3. 向稚鱼演变时的消化吸收 .....       | 24 |
| (二)消化酶.....                | 26 |
| 1. 实验方法 .....              | 26 |
| 2. 虹鳟仔鱼和稚鱼的消化酶 .....       | 27 |
| 3. 饲料组成对虹鳟稚鱼消化酶活性的影响 ..... | 28 |
| 4. 鲤鱼仔鱼和稚鱼的消化酶活性 .....     | 31 |
| 5. 香鱼由仔鱼向稚鱼演变时消化酶的活性 ..... | 32 |
| 6. 黑鲷仔鱼和稚鱼的消化酶活性 .....     | 34 |
| 〔附论〕 日本对虾稚虾的消化酶.....       | 38 |
| 二、饲养条件和发育.....             | 43 |
| (一)环境条件.....               | 43 |
| 1. 适合的环境 .....             | 43 |
| 2. 性状变异 .....              | 45 |
| 3. 临界期 .....               | 49 |
| 4. 互食 .....                | 50 |

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 〔附论〕 饲养环境的管理 .....      | 55  |
| (二) 饵料 .....            | 66  |
| 1. 饵料的种类和使用现状 .....     | 66  |
| 2. 活饵料的必要量 .....        | 79  |
| 〔附论〕 饵料系列 .....         | 85  |
| 三、苗种的大量生产 .....         | 91  |
| (一) 苗种生产的对象鱼 .....      | 91  |
| 1. 有可能进行人工苗种生产的鱼类 ..... | 91  |
| 2. 苗种生产用的饵料 .....       | 93  |
| 3. 饲养环境 .....           | 93  |
| 4. 养殖用苗种 .....          | 94  |
| 5. 放流用苗种 .....          | 95  |
| 6. 今后的课题 .....          | 96  |
| 〔附论〕 苗种生产对象鱼 .....      | 99  |
| (二) 稚鱼的大量培育 .....       | 101 |
| 1. 采卵和亲鱼 .....          | 101 |
| 2. 孵化 .....             | 102 |
| 3. 培育 .....             | 102 |
| 4. 饵料的培养和采集 .....       | 111 |
| 5. 二、三个特殊问题 .....       | 112 |
| 〔附论〕 海产稚鱼的大量培育 .....    | 116 |
| 译后记 .....               | 120 |

# 一、稚鱼的消化系统

## (一) 消化器官

(田中 克)

鱼类一般是多产性的,已知其生活史的初期要经过卵期、仔鱼前期、仔鱼后期及稚鱼期这四个基本发育阶段<sup>1,2)</sup>。这反映了鱼类再生产形式的特性,以及仔鱼和稚鱼在形态、生态、恐怕还有生理方面,有着许多和成鱼不同的特点。缺乏这些知识,就无法能动地控制从卵到稚鱼的整个生活史。

关于仔鱼和稚鱼的摄饵和发育,用太平洋鲱鱼、远东拟沙丁鱼及鲷等进行了饶有兴趣的实验研究<sup>3)</sup>。日本在苗种生产技术的发展过程中,正在积累很多知识。可是,由于缺乏仔鱼和稚鱼摄食器官形成过程和生理水准等知识,所以难以从本质上理解摄饵和发育或存活和生长等关系。

作者以前主要研究了沿岸性鱼类仔鱼和稚鱼期消化系统的发育过程。在这里,我们以所能见到的仔鱼和稚鱼消化系统发育过程的发育阶段性为重点,来阐明消化系统各器官的构造和机能的特性。

### 1. 仔鱼和稚鱼消化系统各器官的发育过程

(1) 仔鱼前期消化系统的发育 孵化时,仔鱼消化系统的分化程度因种类而异,但基本上可分为二种类型。第一类

为孵化时基本构造已经大体形成的类型，第二类是孵化时消化系统各器官几乎没有分化的类型(图 1.1)。前者包括香鱼 (*Plecoglossus altivelis*)、金鱼 (*Carassius auratus*)、鱯鱼 (*Hemiramphus sajori*)、鰕虎鱼科 (*Gobiidae*)、星点东方鲀 (*Fugu niphobles*)、斑头鱼 (*Agrammus agrammus*) 等由粘性卵孵化的鱼；后者包括日本鯧鱼 (*Engraulis japonica*)、红眼鲷鱼 (*Liza haematocheila*)<sup>4)</sup>、鰹鱼 (*Seriola quinqueradiata*)<sup>5)</sup>、鲈鱼 (*Lateolabrax japonicus*)、真鲷 (*Chrysophrys major*)、黑鲷 (*Acanthopagrus schlegelii*)、石鲷 (*Kareius bicoloratus*) 及牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*)<sup>6)</sup> 等浮性卵孵化的鱼。

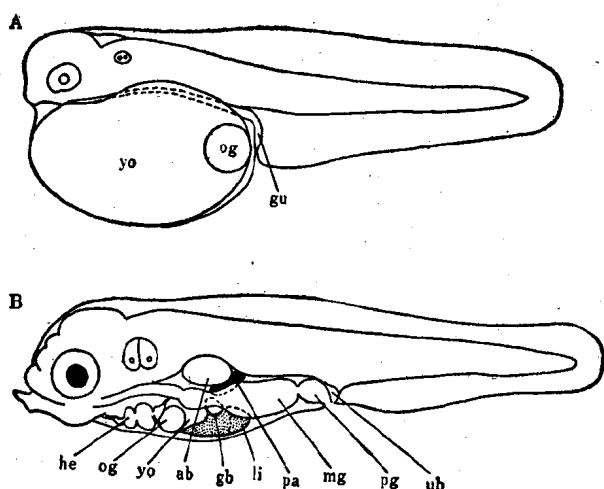


图 1.1 孵化仔鱼消化系统分化程度的比较

A. 黑鲷 B. 纹缟鰕虎鱼 ab. 鳃 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

粘性卵的卵黄密度一般较大，使孵化发育尽可能在卵内进行，以提高孵化率。而浮性卵则适应于漂浮性，并尽早孵化<sup>7)</sup>。由于种族维持方式的不同，孵化时间有长有短，这是孵化时期消化系统分化状态不同的原因。

在上述孵化时刻，消化系统的发育程度虽有显著不同，可是，在仔鱼前期的后半段，消化系统各器官迅速分化，而在向仔鱼后期演变时，则确立了基本的构造(图 1.2: C, D, E)。此时期，所有鱼类均已开口，肛门和外界相通，消化管分为口咽腔、食道、肠、直肠，同时形成肝脏、胆囊、胰脏。胰脏中活泼的酶原颗粒开始形成，在肠和直肠上皮细胞的游离缘上分化出十分发达的条纹缘，碱性磷酸酶的活性迅速升高<sup>8)</sup>。据报道，与香鱼、鲤鱼 (*Cyprinus carpio*)、黑鲷等鱼类各器官的形成相适应，类胰蛋白酶和淀粉酶的活性迅速上升<sup>9)</sup>，并且知道牙鲆胃蛋白酶活性化<sup>6)</sup>。在有胃鱼方面，在仔鱼前期的后半段，食道和肠分化成胃的前驱，但胃壁较薄，胃腺尚未分化。另外，幽门垂这时还没有完全分化。所以可以说，开始摄饵时的仔鱼的消化系统仍是成鱼消化系统的最单纯的基本型。

(2) 仔鱼后期消化系统的发育 在仔鱼后期，两颚齿、咽头齿、味蕾及肝胰脏等虽已分化，但消化系统的基本构造并未发生质的变化(图 1.3: A, B)。可以说，组成各个器官的细胞数量的增加，以及细胞本身的生长等量的发育，是仔鱼后期消化系统发育的重点。

在从背鳍、臀鳍及尾鳍等鳍条开始分化的仔鱼后期的末期，到这些鳍大致形成的稚鱼的演变期里，消化系统发生显著的变化(图 1.3: C, D)。前驱的胃开始伸张(图 1.4: B)，在它的上皮层，分化出很密的含有对氨基水杨酸(PAS)呈阳

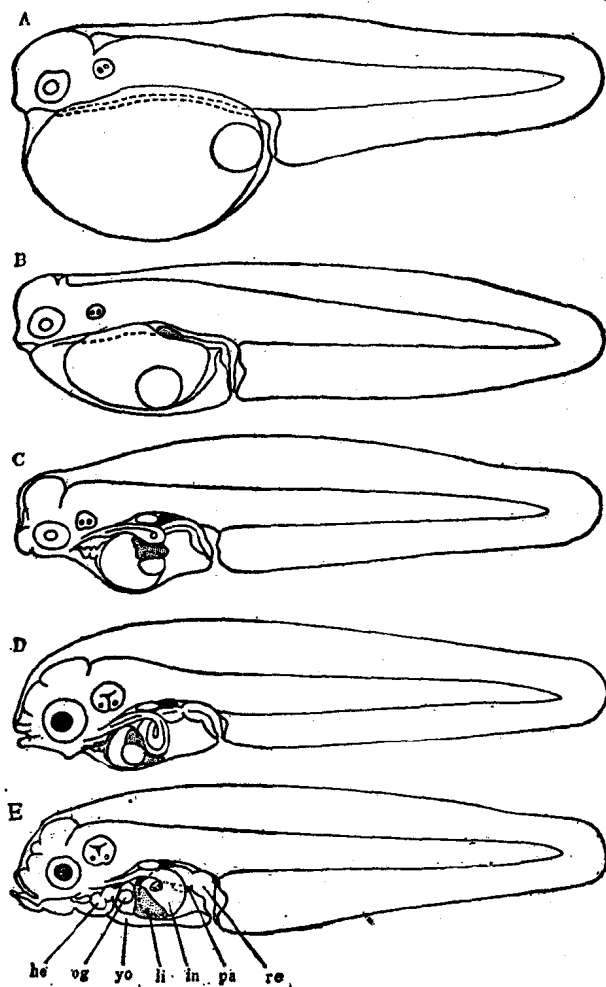


图 1.2 黑鲷仔鱼前期消化系统的发育

A. 刚孵化 B. 孵化后 2 天 C. 孵化后 3 天 D. 孵化后 4 天  
 E. 孵化后 5 天 he. 心脏 in. 肠 li. 肝脏 og. 油球  
 pa. 胰脏 re. 直肠 yo. 卵黄

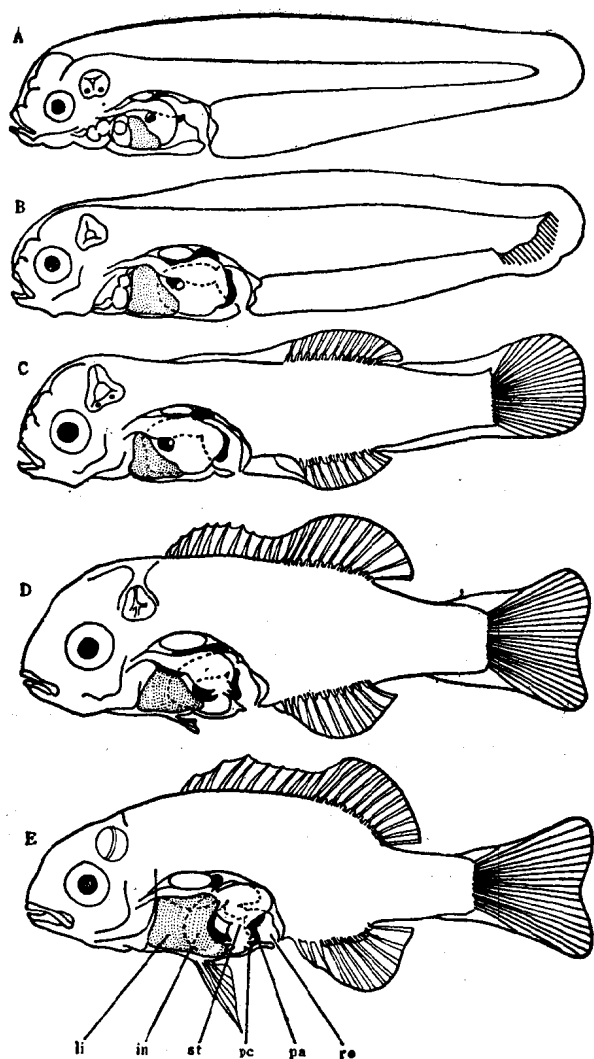


图 1.3 黑鲷仔鱼后期, 稚鱼期消化系统的发育  
 A. 孵化后 5 天 B. 孵化后 15 天 C. 孵化后 25 天 D. 孵化后 30 天 E. 孵化后 40 天 in. 肠 li. 肝脏 pa. 胰脏  
 pc. 幽门垂 re. 直肠 st. 胃

性物质的粘液细胞,肌肉层肥厚,同时,上皮层的下面开始分化出胃腺。在各鳍大体完成的稚鱼演变期间,胃腺数量迅速增加,类胃蛋白酶的活性开始迅速上升<sup>9)</sup>。从胃腺分化到胃机能化这一过程的浮游生活期约经过一周左右,这与30天左右的沿岸性鱼类各鳍鳍条从分化到定型的过程是相适应的。

在胃机能化的同时,肠的最前部,由于肠壁膨大,开始分化为幽门垂(图1.3: D; 图1.4: B)。从幽门垂的这一分化过程,可知它的构造与肠完全相同。上皮层的形态特征表明,幽门垂是作为吸收器官而存在的。幽门垂开始分化时的体长和孵化后的日数因鱼的种类而有不同,几乎所有鱼类都在向稚鱼演变时开始分化,这是有深远意义的。在仔鱼后期消化管通常呈直线状的香鱼、鲈鱼及鲷鱼<sup>5)</sup>等的肠管,是随着胃的机能化和幽门垂的分化而回旋的。据说,牙鲆所发生的各种变化和变态的进行是密切相关的<sup>9)</sup>。与进行消化吸收作用的这些器官的显著变化相适应,同摄食活动有关的两颌齿及咽头齿也迅速发育起来。

以上所述仔鱼的消化系统,是通过向稚鱼演变而完成构造上的迅速发育,质的方面达到成鱼的标准。

(3)稚鱼期消化系统的发育 在向稚鱼演变的同时,消化系统在质的方面也向成鱼的基本型发育。一进入稚鱼期,各主要器官在量的方面都有了显著的充实,胃、肠、幽门垂等表现出各种固有的类型和数量。香鱼、鲈鱼、红眼鲷、鲷鱼、真鲷及黑鲷等有胃鱼在胃的后背部形成盲囊,贮藏能力更加增大,同时形成了贲门部、盲囊部、幽门部三个部位,并形成固有的胃型(图1.4: C)。观察到全长26.5毫米的鲷鱼稚鱼<sup>5)</sup>、全长26.8毫米的日本竹筴鱼(*Trachurus japonicus*)<sup>10)</sup>

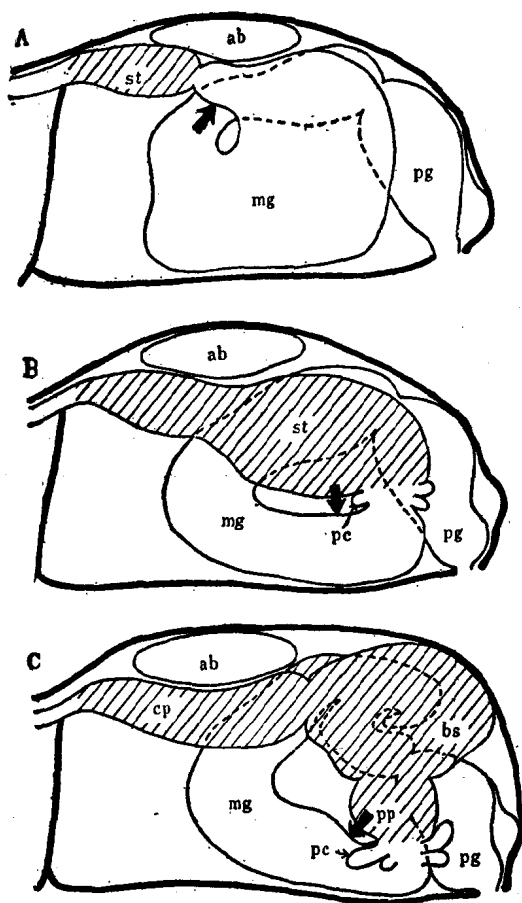


图 1.4 黑鲷仔鱼和稚鱼胃与幽门垂的发育过程

A. 后期仔鱼(孵化后 10 天) B. 稚鱼(孵化后 30 天) C. 稚鱼(孵化后 40 天) ab. 螺 bs. 胃盲囊 cp. 贲门部 mg. 肠  
pc. 幽门垂 pg. 直肠 pp. 幽门部 st. 胃(箭头表示输胆管开口部位)

的胃型是和成鱼一样的固有胃型。幽门垂的分化形式根据种类而不同，鲈鱼的幽门垂一开始就分化为一定数量，它和香鱼、鲷鱼等的幽门垂数量都随着生长而逐渐增多，还能看到分枝类型。在幽门垂数量不太多的鱼类，当肠型变成和成鱼相同的形状时，幽门垂也相应地达到一定的数量。进而，口咽腔中两颌齿和咽头齿也增多，味蕾和粘液细胞也同时增加，鳃耙也有了滤取食物的机能。据报告，鱼类一般是在体长20毫米左右时完成这样的消化系统的（亦即确定了成鱼的消化系统），在黑鲷是15~18毫米，鲈鱼是20~25毫米，红眼鲷是25~30毫米。

虽然没有看到上述稚鱼期消化系统发育有何飞跃变化，但是，各个器官逐渐成长，完成了各种鱼类固有的消化系统的基本分化。

## 2. 仔鱼和稚鱼消化吸收机能的特点

(1) 蛋白质的消化和吸收 由前期仔鱼向后期仔鱼演变时，在肠管后部形成括约肌，分化为肠和直肠。直肠粘膜和肠粘膜不同，通常形成绒毛状突起<sup>11)</sup>。摄饵开始后，在这些绒毛状突起的上半部出现容易染上伊红的蛋白质颗粒（图1.5: B）。在这些颗粒的周围能看到碱性磷酸酶的活性<sup>8)</sup>。另外，用电子显微镜能观察到，鲤鱼和鳊鱼的吞噬细胞有活泼的吞饮运动<sup>12, 13)</sup>。这些事实表明，在仔鱼后期，蛋白质不是分解成氨基酸，而是在高分子状态被直肠上皮吸收的。

从仔鱼向稚鱼演变时，同时发生胃的机能化，开始分泌类胃蛋白酶。业已述及，储藏在胃中的饵料生物经部分消化后，送到直肠。在这一变化的同时，直肠上皮的嗜酸性颗粒逐渐变得不鲜明（图1.5: C）。这可推想为，随着胃的机能

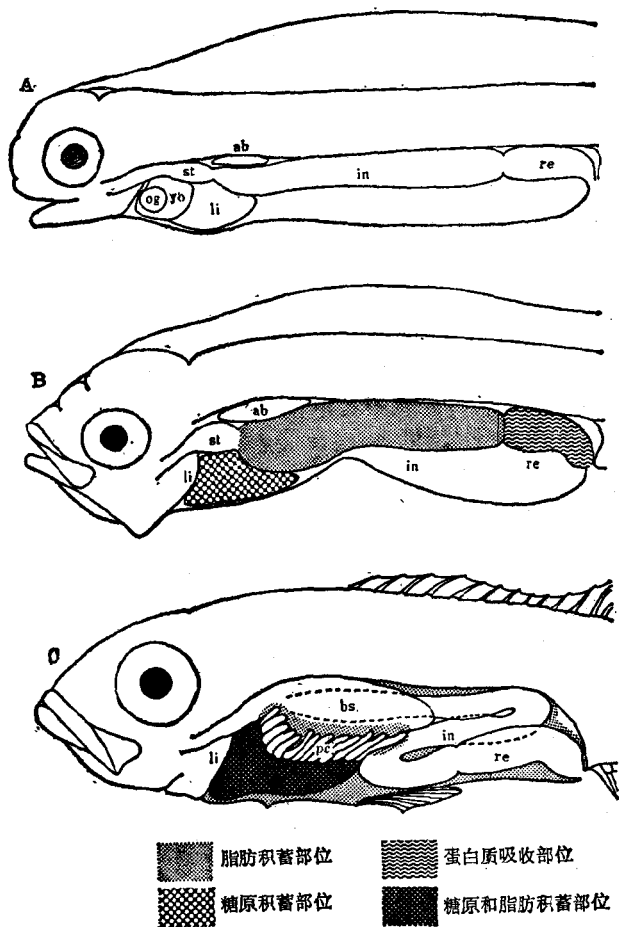


图 1.5 表示仔鱼和稚鱼营养源吸收和积蓄部位的模式图

A. 前期仔鱼 B. 后期仔鱼 C. 稚鱼 ab. 鳃 bs. 胃盲囊  
li. 肝脏 in. 肠 og. 油球 pc. 幽门垂 re. 直肠 st. 胃  
yo. 卵黄

化，由于类胃蛋白酶的分泌，蛋白质的消化吸收机构发生大变化。刚出生的哺乳动物的小肠，是借助吞噬细胞运动，摄取初乳中被动免疫所授与的抗体蛋白质的<sup>14,15</sup>。而鱼类是依靠更普遍的营养上的要求进行细胞内蛋白质消化的，而且很有意思的是，这仅限于个体发育的初期。但在属于无胃鱼的金鱼可以看到，即使在成鱼，蛋白质也是通过吞噬细胞的运动摄取的<sup>16</sup>，把仔鱼的蛋白质消化吸收机构搞清楚，对于解释无胃鱼的消化吸收机构，想必可提供重要的线索。

脊椎动物，包括鱼类在内，蛋白质通常分解为氨基酸而被吸收<sup>15,17</sup>。摄饵开始时，在仔鱼的胰脏中已经准备了酶原颗粒，这时候，能看到鲤鱼和黑鲷的仔鱼的胰蛋白酶类酶的活性迅速上升<sup>9</sup>。另外，在组织化学上，查明了牙鲆仔鱼在孵化后第五天开始摄食的时候，胃蛋白酶活性呈阳性<sup>9</sup>。还弄清楚了，在摄食开始的时候，肠上皮细胞的微细构造在本质上已与成鱼无大差别，达到了标准<sup>18</sup>。因此，可以推想，即使在仔鱼后期，饵料中容易消化的蛋白质也是在肠腔内分解成氨基酸，与游离的氨基酸一同为肠上皮吸收的。可是，如后面所述的那样，因为肠上皮对脂肪的吸收和积蓄也起有重要作用，而肠上皮对氨基酸的吸收究竟有多大作用，有待于今后研究。

(2)脂肪的消化和吸收 和直肠上皮不同，后期仔鱼的肠上皮在开始摄饵后充满了很多脂肪粒子<sup>19</sup>。脂肪粒子出现的状态，因鱼的种类及水温等各种环境条件而变化，而在摄饵活泼的仔鱼，几乎全部肠上皮都出现脂肪粒子（图 1.5, B）。成鱼的脂肪是贮藏在肝脏里的<sup>17</sup>，可是，通过心脏、肠静脉、肝静脉及背大动脉等的血管系统的内部检查，知道后期仔鱼的肝脏中通常是不积蓄脂肪的。这一事实表明，在仔

鱼后期，肝脏与脂肪代谢无关，肠上皮不仅对脂肪的吸收，而且也对脂肪的积蓄及代谢起重要作用。

肠上皮脂肪的积蓄过程是与仔鱼后期的营养转换过程密切相关的，对于不得不从外界摄取能量的摄饵开始期的仔鱼来说，脂肪可以说是特别重要的营养素。甲壳类无节幼体的含脂量相对比较高，无论是从消化性还是营养组成方面，对摄饵开始期的仔鱼可说都是适宜的。仔鱼期后期几乎全部是通过肠上皮积蓄脂肪的，但转向稚鱼时，就逐渐变得不清楚了。另一方面，在这个时期，脂肪既在肠壁和胰脏周围积蓄，同时也在肝脏中贮藏（图 1.5: C），脂肪积蓄和代谢的类型发生了变化。

关于仔鱼期脂肪酶的分泌，曾有人用牙鲆作组织化学的研究<sup>6)</sup>，但详情不明。在吸收积蓄脂肪的仔鱼后期初始时，脂肪酶分泌中心——胰脏机能化，并把酶原颗粒分泌到肠腔中。而在脂肪吸收时，未见肠上皮游离缘有吞噬细胞运动<sup>13,20,21)</sup>。所以，在仔鱼后期，估计和成鱼一样，脂肪在肠腔中是分解成脂肪酸和甘油后被吸收的。

(3) 碳水化合物的消化和吸收 脊椎动物，包括鱼类在内，葡萄糖及其贮藏型糖原可说是最重要的碳水化合物。在仔鱼前期消化系统各器官中，几乎没检查出糖原（图 1.5: A），可是，金鱼、黑鲷、星点东方鲀等仔鱼一开始摄饵，肝脏中就开始积蓄糖原<sup>8)</sup>（图 1.5: B）。金鱼摄饵 1 小时后，在其肝脏中即可检出糖原，而香鱼仔鱼和稚鱼停食时糖原则急速减少，这些事实暗示，这些糖原的来源是饵料中的碳水化合物。

已知鲤鱼和黑鲷开始摄饵时淀粉酶活性迅速上升<sup>9)</sup>。发现香鱼的仔鱼亦有淀粉酶<sup>22)</sup>。因此，饵料浮游生物本身的碳

水化合物和被捕食的浮游动物在肠内部分被消化的碳水化合物，在仔鱼肠腔中被消化吸收后，有可能在肝脏里再合成糖原。但是，一般浮游动物碳水化合物的含量是不高的，干重不超过其体重的1~3%<sup>23-25</sup>。在日本鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 的停食试验中，发现肝脏中的糖原水准在饥饿过程中恢复<sup>26, 27</sup>，而观察到香鱼仔鱼和稚鱼也有同样的现象<sup>8</sup>。这一事实意味着，在仔鱼期发现了糖的新生机能，仔鱼肝脏中的部分糖原，来源于糖的新生。正常的个体在向稚鱼演变后，肝脏中还继续积蓄糖原(图 1.5: C)。

### 8. 仔鱼和稚鱼摄食方式的发展

(1) 仔鱼的摄食方式 关于仔鱼和稚鱼的摄饵，已有总论<sup>3, 40</sup>，这里只就摄饵和消化管内饵料生物的输送与消化系统构造的关系举二、三个例子来说明。开始摄饵的仔鱼，尤其是由浮游性卵孵化出来的仔鱼，味蕾、两颚齿、咽头齿通常不发达，鳃耙也处于未分化状态。故依靠视觉捕食的饵料生物在口咽腔里大体上不经过选择和机械消化，就迅速地送入肠管。在具有直线状肠管的香鱼、金鱼、鳊鱼、鲈鱼、鰕虎鱼科仔鱼及石鲈等鱼类，饵料生物被运送到肠和直肠交界的前部；而在黑鲷、真鲷、褐菖鲷 (*Sebastes marmoratus*) 等具有环状肠管的鱼类，则贮藏在肠前部。香鱼和池沼公鱼 (*Hypomesus olidus*) 的仔鱼主要是在肠管的后半部有一种纤毛上皮细胞，据报道，它对饵料物质的输送起着重要作用<sup>18, 28, 29</sup>。但是，一般认为仔鱼的肠和后肠上皮是没有纤毛的。饵料生物在肠内依靠肠的蠕动和分节运动等受到机械的消化，脂肪等容易游离的成分首先被吸收；尔后，饵料生物输入直肠，主要是通过吞噬细胞运动摄取蛋白质后，把壳壁排