

稚幼鱼的营养与饲料研究进展

王春芳 解绶启

(中国科学院水生生物研究所; 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

ADVANCES IN NUTRITION AND FEED FOR POSTLARVAE AND JUVENILES

WANG ChunFang and XIE ShouQi

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences; State Key Laboratory for Freshwater Ecology and
Biotechnology, Wuhan 430072)

关键词: 稚幼鱼; 人工饵料; 营养需求; 活饵料

Key words: Postlarvae and juvenile; Artificial diet; Nutritional requirement; Live food

中图分类号: S963 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2004)05-0557-06

在水产养殖中, 稚鱼的营养来源主要依赖于活饵料, 还不能大规模地用人工饵料来饲养早期稚鱼, 尤其是开口期的稚鱼。投喂人工饵料也只是在以活饵料饲养了一段时期以后或是人工饵料和活饵料混合投喂。然而生产活饵料的高昂代价、天气条件对活饵料生产量的影响以及活饵料营养价值的变化, 给稚幼鱼的人工培育带来了极大不便和潜在威胁。Person Le Ruyer 计算了以活饵料(主要是卤虫)饲养尖吻鲈(*Dicentrarchus labrax*)的费用, 饲养稚鱼到 45 日龄时, 生产活饵料的费用占总生产费用的 79%, 在前 3 个月, 活饵料占了饲养费用的 50%, 而活饵料却只占所需饵料总干重的 1.6%^[1]。因此, 寻找合适大小、有吸引力和可消化的人工微粒饵料来替代活饵料饲养稚幼鱼就成为了当前各国营养学家们致力研究的热点。

1 稚幼鱼的营养需求

到目前为止, 关于稚鱼的营养需求研究还不是很多, 近年来只对海水稚鱼必需脂类物质研究较多。研究稚幼鱼对各营养素的需求, 一般是设计不同水平的人工饵料, 以观察研究对象的剂量反应关系, 但这种方法对于那些以活饵料为食, 根本不吃人工饵料的早期稚鱼不起作用。有人提出研究鱼体组成和卵的成分以估计稚鱼对氨基酸的需求^[2], 然而

随着个体发育的进行, 鱼体组织各成分发生着变化, 这些成分在整个鱼体蛋白合成过程中的作用也在变化着, 因而这种方法的可信度也值得怀疑。至于活饵料, 由于其在不同时间、不同个体之间以及不同营养条件下体组成也会变化, 所以根据活饵料生化成分来作为稚鱼营养需求的标准也是一个有争议的问题。下面就有关研究作一简述。

1.1 对蛋白质和氨基酸的需求

人们广泛地开展了海淡水鱼类饵料蛋白最适水平的研究。由于稚幼鱼体组织的快速增长(蛋白的沉积), 蛋白作为早期稚鱼能量的主要来源, 以及稚幼鱼的维持耗能要比成鱼高, 所以稚幼鱼对蛋白质的需求明显要高于成鱼。一般而言, 随着鱼的生长发育, 其蛋白质需要降低^[3]。鱼体最大生长所需的维持蛋白需要量在 5%—20% 之间, 鱼体越小, 这个数值越高^[4], 稚鱼饵料中所需的蛋白量一般在 50%—70% 之间变动^[5]。饵料蛋白主要来源于鱼粉, 在尖吻鲈稚鱼饵料中鱼粉蛋白占干物质的 65%^[6], 也有来源于乌贼肉的, 在金头鲷(*Sparus aurata*)中的加入量为干物质的 40%^[7]。在淡水鱼类中, 还有用半纯化或纯化的酪蛋白作为主要的蛋白来源^[8, 9]。

鱼类不同发育阶段对氨基酸的需求随年龄的增加而下降, 稚鱼的需要量通常要高于幼鱼, 这已在鲫(*Carassius auratus*)中

收稿日期: 2003-08-15; 修订日期: 2004-03-15

基金项目: 中国科学院知识创新方向性项目(ZKCX 211); 中国科学院前沿性创新项目资助

作者简介: 王春芳(1975—), 女, 湖北宜昌人, 博士生, 从事鱼类营养生理方面的研究

通讯作者: 解绶启, sqxie@ihb.ac.cn

得到了证实^[10]。鱼体必需氨基酸的组成常被认为是鱼类对必需氨基酸需求的依据。当鱼类对各种氨基酸需要量的比例与鱼类饲料中所含有的可消化吸收的各种氨基酸比例相近,即达到氨基酸平衡时,就能满足鱼类对氨基酸的需要^[3]。氨基酸的需求在不同鱼种类中变动很大,在所报道的种类中,这种变动至少是两倍,甚至是三倍^[11]。由于单种蛋白源所含的氨基酸不能满足稚幼鱼对所有氨基酸的需求,所以在设计人工饵料时,应考虑采用多种蛋白源,以保证稚幼鱼能够获得平衡的氨基酸。Kanazawa 用几种不同的蛋白源来饲养牙鲆稚鱼,取得了良好的生长结果,因为这些蛋白源所提供的氨基酸和鱼体组织的氨基酸组成相似^[12]。类似的结果也见于香鱼^[13],在香鱼饵料中采用的蛋白源是白鱼粉、骨粉、羽毛粉、乌贼肉、磷虾粉、大豆粉、面筋和啤酒酵母。在饵料中常需添加游离氨基酸,除其营养价值外,还可促进早期稚鱼胰蛋白酶的分泌,有助于对饵料的消化,而且在开口摄食期还能作为诱食剂。卤虫中 7% 的游离氨基酸(卤虫干重)就足以维持早期阶段庸鲈(*Hippoglossus hippoglossus*)的正常生长^[14]。在淡水鱼卵中,游离氨基酸占总氨基酸(游离+蛋白质氨基酸)的 5%^[15]。

1.2 对脂类的需求

作为稚鱼主要能量来源的脂类物质是稚鱼阶段必不可少的营养元素。研究稚鱼对脂类物质的需求,一般采用经脂肪酸强化的轮虫和卤虫无节幼体饲喂稚鱼,这种方法可以改变轮虫或卤虫的脂肪酸组成,有利于研究稚鱼在不同的脂肪酸水平下的生长状况。也有用人工饵料来确定稚幼鱼对脂肪的最适需要量,尤其是海水稚鱼对磷脂和高度不饱和脂肪酸的需求。作为细胞膜的重要组成成分的 $\pi 3$, $\pi 6$ 系列的高度不饱和脂肪酸(HUFA)对于开口稚鱼的生长和成活极为关键,而且 $\pi 3$ 高度不饱和脂肪酸如二十碳五烯酸(EPA; 20: 5 π 3)和二十二碳六烯酸(DHA; 22: 6 π 3)是稚鱼成活和维持正常生长的重要因子,而海水稚鱼自身不能合成 $\pi 3$ 系列不饱和脂肪酸,因此 HUFA 必须外源补给。其中, DHA 和 EPA 的比例平衡对于维持生物膜的流动性极为重要,一旦比例不平衡,特别是高 EPA 而低 DHA 时,将会导致稚鱼活动性降低和高死亡率。磷脂是稚鱼细胞膜的重要组成成分,在稚鱼阶段,由于稚鱼自身合成的磷脂不能满足细胞高速增殖的需要,因而在饵料中必须添加磷脂。在海水鱼卵中,中性脂肪和磷脂都含有高浓度的多聚不饱和脂肪酸,但磷脂能比中性脂肪更有效地提供不饱和脂肪酸^[16]。总脂水平在稚鱼饵料中通常较高,一般在 18%—30% 之间^[17]。人工饵料中脂肪来源于鱼粉和其他作为蛋白源的物质,其他的脂类如甘油三酯来源于鱼油、动物油和植物油等,磷脂来源于大豆卵磷脂或蛋黄卵磷脂。当用大豆卵磷脂作为磷脂来源时,磷脂的添加水平在尖吻鲈稚鱼中为 6.6%^[6]、在牙鲆稚鱼中为 5%—7%^[18]均取得了较好的生长结果,在香鱼稚鱼中最适水平为 1%—2%^[19]。Zambonino Infante 和 Cahu 指出海水稚鱼饵料中 EPA+ DHA 的最适水平在 3% 干物质左右^[9]。淡水鱼如鲤鱼中,需添加 EPA 和 DHA,并且加入 0.5% 的此类多聚不饱和

脂肪酸,效果超过 1% 的亚麻酸^[4]。

1.3 对碳水化合物的需求

有关稚幼鱼对碳水化合物的需求报道还很少,一般研究都是针对幼鱼和成鱼而言。Wilson 指出几种淡水或暖水鱼类饵料中碳水化合物的含量:沟鲈(*Ictalurus punctatus*) 25%—30%; 鲤(*Cyprinus carpio*) 30%—40%; 鳊鲃(*Anguilliformes*) 20%—30%; 草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*) 37%—56%; 遮目鱼(*Chanos chanos*) 35%—45%; 似石首鱼(*Sciaenops ocellatus*) 约 25%; 条纹石(*Morone labrax*) 25%—30%; 罗非鱼(*Tilapia*) 约 40%^[20]。

1.4 对维生素的需求

关于稚幼鱼维生素需求的研究不是很多。有报道认为,开口摄食时的稚鱼对维生素缺乏的耐受力取决于亲鱼维生素营养的水平^[4]。由于稚幼鱼不能合成维生素,在饵料中必须添加维生素,因快速生长和高代谢率的需要,早期稚鱼对 Vc 含量的要求较高。印鲈(*Cirrhina mrigala*) 稚鱼在 8 周内从 1mg 长到 500mg 左右期间, Vc 的缺乏明显抑制了稚鱼的生长^[20]。Dabrowski 在饵料中加入了相对较高含量的 Vc(约 1500 μ g Vc/ 每克干物质饵料)来饲养印鲈稚鱼,以保证早期发育中体组织抗坏血酸的浓度^[21]。饵料中添加大约 1400 μ g Vc/ g 干物质饵料就足以满足非洲胡鲶(*Clarias gariepinus*) 稚鱼的正常生长和保证组织中抗坏血酸的浓度^[22],这个量要远远高于沟鲈^[23]和大西洋鲑(*Salmo salar*)^[24]稚幼鱼对 Vc 的需求(10—25mg Vc/kg 饵料)。Merieux 等指出对于稚幼鱼、虾而言,饵料中提供稳定的有生物活性的较低水平的 Vc(20—130mg Vc/kg 饵料)可以维持其正常生长和成活,而在饵料中添加 Vc 的浓度达到 1500mg/kg 时,则可以增强其对压力和疾病的抵抗力^[22]。

1.5 对矿物质的需求

对稚幼鱼矿物质需求的研究很少,尤其是关于稚鱼的报道还没有见到。

2 稚幼鱼利用人工饵料的情况

在稚幼鱼的早期阶段,用人工饵料来完全替代活饵料或人工饵料和活饵料混合投喂已经进行了很多研究^[25, 26],但普遍认为,人工微粒饵料在此阶段不能达到和投喂活饵料稚鱼相同的效果。到目前为止,尤其是海水鱼的养殖中,还没有用人工饵料进行大规模地养殖开口期稚鱼的成功报道。微粒饵料替代活饵料会出现以下问题:生长缓慢,生长速度远远小于投喂活饵料的对照组;死亡率高,摄食率低,且消化率很低,有的稚鱼虽然有较高的摄食率,但所摄入的人工饵料不能消化,肠内充满饵料而死;鱼体生化成分、器官组织结构等出现异常。

出现这些问题的原因可能有如下几种:此期的稚鱼消化系统发育不完善,缺乏消化干饲料的相应酶类,忽略了活饵料中外源消化酶对稚鱼消化的影响;摄食人工饵料的稚鱼的能量开支要比摄食活饵料的稚鱼高。同时,与活饵料相比,人工微粒饵料的营养成分不能满足稚鱼的特定需求,缺乏某

些生长促进因子或消化酶, 含有稚鱼难以消化的蛋白质和其他的营养成分, 而且可能还有一些抗营养因子。此外, 微粒饵料制作过程中所使用的材料如果很难被稚鱼消化, 则稚鱼无法利用其中的营养物质。如微黏饲料(MBD)中所使用的黏合剂通常是褐藻胶(Alginate)和玉米醇溶蛋白(Zein), 微胶囊饲料(MED)的包膜过程中使用的蛋白质和合成多聚物都已证明难以被稚鱼消化^[26, 27]。而且, 人工饵料通常含60%—90%的干物质(活饵料只含10%), 稚鱼难以破坏这些干硬的颗粒, 导致对这些人工饵料极低的消化率^[28]。

也有许多学者认为, 稚鱼能够从开口期就摄食人工饵料^[4, 29, 30], 尽管稚鱼的生长率较低, 但还是能够持续生长。分析摄食人工饵料的金头鲷稚鱼的形态特征也表明, 半数以上的稚鱼生理状况都良好^[29]。甚至能用40%的大豆蛋白浓缩物替代开口饵料中的动物蛋白来饲养鲤稚鱼而保持着相同的成活率和生长率^[4]。孵出后10日龄的尖吻鲈稚鱼只要供给合适的人工饵料, 即使没有活饵料的存在, 也能完成其消化道的发育过程, 而且适量鱼粉蛋白水解物的加入, 有利于稚鱼消化模式的功能化^[31]。类似的结果也见于其他报道中^[32]。尽管和摄食活饵料相比, 摄食人工饵料的稚鱼的发育可能被延缓或阻碍, 但只要稚鱼还能存活到稚鱼后期, 就有可能进行补偿生长, 赶上摄食活饵料的稚鱼。若能充分认识到这种补偿生长的可能性并进行验证, 则将会给实际生产带来意想不到的效果。

3 发展人工饵料需注意的几个问题

对稚鱼而言, 除了满足特定的营养需求, 饵料颗粒还应具有水稳定性、适口性和可消化性。由于稚鱼的口裂大小对所摄取的对象的大小有着明显的限制性, 因此, 微粒饵料的大小对于稚鱼摄食可得性至关重要, 太小不容易发现, 太大无法吞食, 或即使吞食了, 也会造成消化道堵塞而死。大量研究表明, 稚鱼摄取的饵料宽度一般占其口宽(左右口角之间的最大宽度)的20%—50%, 上限为80%^[33], 通常小于0.1mm^[34]。饵料的制作技术也是稚鱼饵料设计时需重点考虑的。目前, 微粒饲料一般分为三种: 微胶囊饲料(Microencapsulated diet, MED): 是一种液状、胶状、糊状或固体状等不含黏合剂的饲料原料用被膜包裹而成的饲料。这种饲料在水中稳定性主要靠被膜来维持。微黏饲料(Microbound diet, MBD): 是一种用黏合剂将饲料原料黏合而成的饲料。这种饲料在水中稳定性主要靠黏合剂来维持。微膜饲料(Microcoated diet, MCD): 是一种用被膜将微黏饲料包裹起来的饲料, 可提高饲料在水中的稳定性。

微黏饲料中粉状的营养物质要用水稳定性的基质, 如琼脂、角叉藻胶(Carrageenan)或海藻酸钙凝胶(Calcium alginate), 或是用一种蛋白质如酪蛋白(Casein)、玉米醇溶蛋白作为黏合剂。但Gawlicka等指出, 淡水种类的稚鱼很难破坏和消化角叉藻胶基质, 因而限制了对营养物质的利用^[35]。微膜饲料要用糖类(角叉藻胶、海藻胶)或蛋白类(明胶、玉米醇溶蛋白)物质作为黏合剂, 而微胶囊饲料则要用到交联剂

(Cross-linking agent)^[36]。稚鱼破坏胶囊的能力受以下几个方面的影响: (1) 稚鱼的日龄或月龄; (2) 饵料中是否加入外源消化酶; (3) 交联剂的浓度; (4) 微胶囊制作好后的分离(Isolated)过程^[37]。Fernandez Diaz和Yufena研究金头鲷发现, 不论稚鱼的日龄大小, 用明胶作为分散剂(Dispersant)分离的胶囊要比用酒精分离的更易于破坏; 稚鱼破坏胶囊的能力只与胶囊壁的厚度和稚鱼的日龄有关^[17]。

开口饵料的设计还要考虑其他的一些因素, 如热处理对蛋白源质量的影响、视觉和化学刺激的作用、饵料的沉浮性等。因此, 在设计稚鱼饵料尤其是开口饵料时, 要注意使饵料颗粒色彩鲜艳以提高饵料颗粒的可见度, 某些色素如虾青素(Astaxanthin)可以加入到微颗粒中去, 同时, 加入游离氨基酸也有助于刺激稚鱼摄食饵料颗粒, 在投喂过程中, 要让饵料颗粒在水中下沉的过程中被稚鱼所摄食。给稚鱼投喂人工饵料, 饲养的水体环境也不容忽视。水体的理化因子、环境的光照强度、饵料颗粒与饲养水体的对比度等都需满足稚鱼的特定需求。

由此可见, 研发稚鱼的人工饵料不仅是找到合适的营养物质与最佳组合, 还应考虑稚幼鱼消化能力的特点, 人工饵料的性质、大小、外观、活动性、气味以及加工处理的方式对稚幼鱼摄食、消化和吸收的影响等多方面的因素。正是由于这诸多的因素存在, 使得稚鱼人工饵料的研究增加了难度。

4 解决人工饵料投喂稚鱼后出现问题的途径

4.1 人工饵料与活饵料配合投喂(Co-feeding)

大多数研究已证明, 稚鱼若只投喂微粒饲料, 其生长状况和成活率赶不上投喂活饵料的稚鱼。这可能是因为活饵料中的营养因子有利于稚鱼摄食、消化和吸收, 活饵料的自溶产物可能含有神经激素因子(Neurohormonal factors), 如蛙皮素(Bombesin)和缩胆囊素(Cholecystolinin, CCK), 这类因子在调节消化酶的分泌中起着一定的作用^[38]; 也有可能是稚鱼利用活饵料中的外源消化酶作为前体以活化稚鱼肠中的酶原, 以帮助完成消化过程^[39]。活饵料也可能为稚鱼提供刺激胰腺内分泌反应的因子, 食物的存在是刺激牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)胰腺分泌消化酶的因子^[40]。因此, 当卵黄囊还未耗尽时, 在饲养稚鱼的水体中加入活饵料, 可能会刺激与消化有关的激素和/或酶类的合成和分泌, 因而提高稚鱼的成活率。Kolkovski等认为, 活饵料(卤虫)影响人工饵料(MD)被摄食、消化和吸收的机制可能有两种: (1) 间接影响: 通过视觉和化学因子而刺激稚鱼摄食MD; (2) 直接影响: 卤虫的生化组成作用于稚鱼的消化和吸收过程, 卤虫体内的游离氨基酸(FAA)丙氨酸(Alanine)、甘氨酸(Glycine)、精氨酸(Arginine)和复合甜菜碱类物质(Betaine)可以作为金头鲷摄食的化学促进物质^[41, 42]。总的说来, 活饵料对稚鱼有如下作用: 给稚鱼提供外源消化酶以帮助稚鱼完成消化过程; 激活稚鱼肠中的消化酶原, 刺激消化腺分泌消化酶; 能够满足早期稚鱼特定的营养需求; 能够弥补人工饵料中营养成分和某些促生长因子的不足; 能够给予稚鱼视觉和化学上的刺激,

以帮助稚鱼摄食人工饵料。综上所述,给稚鱼投喂人工饵料要循序渐进,逐渐加大混合投喂中人工饵料的比 例,旨在提高稚鱼消化酶的活性从而提高利用人工饵料的能力。

4.2 加入蛋白水解物

蛋白水解物一直都被认为是稚鱼的优良蛋白源。许多实验都证明了蛋白水解物在稚鱼营养中的地位和作用^[31]。用蛋白水解物部分替代蛋白质,有助于稚鱼对人工饵料的消化和吸收,并会提高稚鱼的生长率和成活率。然而,Cahu 和 Zambonino Infante 认为蛋白水解物只在稚鱼中有效,而在幼鱼中作用不大,可能是稚鱼中的胞质肽酶活性高于幼鱼^[5]。蛋白水解物替代蛋白质的比例不宜过大,当 75% 的蛋白质都被蛋白水解物替代时,将会带来相反的效果^[43]。类似的结果也见于金头鲷稚鱼中,当饵料中 50% 的蛋白源用水解的乌贼肉替代时,稚鱼的生长下降^[44]。Cahu 等指出,尽管蛋白水解物的替代显著提高了尖吻鲈稚鱼的成活率(19% 的替代),而且稚鱼的质量如骨骼的结构也有所增强,但稚鱼的生长率并没有改善,甚至在高水平替代时(38.5%,58% 的替代),稚鱼的生长会受到抑制^[31]。

4.3 加入游离氨基酸和促摄食物质

游离氨基酸如 L-精氨酸、L-丙氨酸和 L-甘氨酸等和甜菜碱是稚鱼摄食的强有效的化学刺激物质^[45]。游离氨基酸是早期海洋稚鱼的能量物质,由于早期稚鱼的胃还没有发育完善,胃腺还没有出现,缺乏消化蛋白质的胃蛋白酶,所以,摄入游离氨基酸可能更易于被鱼体吸收。Cahu 和 Zambonino Infante 在实验中发现,饵料中加入游离氨基酸能诱导早期稚鱼胰蛋白酶分泌的增加,因而胰腺的消化功能也将增加^[36]。然而用游离氨基酸替代全蛋白应有一个限度,只能是部分地替代。Rodehutsord 等人发现在虹鳟稚鱼中,当饵料中 54% 的蛋白源用游离氨基酸混合物替代时,鱼体重的增加并没有显著高于用全鱼粉蛋白饵料饲养的稚鱼^[46]。这种现象可能是由于短肽和游离氨基酸通过肠的速度太快,以致于稚鱼还来不及很好地吸收利用短肽和游离氨基酸,这些物质就被排除了消化系统^[44]。因此,饵料中全蛋白只能部分地用蛋白水解物和游离氨基酸替代,且替代的比例以不超过 30% 为宜^[41]。

4.4 加入外源消化酶

一般认为,与投喂人工饵料的稚鱼相比,投喂活饵料的稚鱼的快速生长部分归因于活饵料生物中的消化酶的作用。对此,Kolkovski 等人用金头鲷进行验证^[7,47]。结果表明,摄食人工饵料的稚鱼对饵料的消化率非常低,仅达到维持水平,而人工饵料中加入外源消化酶,使稚鱼的消化率提高了 30%,稚鱼的生长率提高了 200%;加入 0.05% 的胰酶制剂就能显著提高($P < 0.05$)20—25 日龄稚鱼对中性脂肪和蛋白质的消化率。Lauff 和 Hoffer 也得出了相似的结论,白鲑稚鱼(*Coregonus sp.*)肠中 70% 的胰蛋白酶活性都来源于活饵料(*Monia sp.*)^[48]。因此来源于活饵料的外源消化酶在稚鱼的消化过程中起着很重要的作用。

与此相矛盾的是,有学者认为外源消化酶对稚鱼的消化

过程没有显著作用。Kurokawa 等采用 ELISA(酶联免疫吸附)方法测定了远东沙脑鱼(*Sardinops melanotictus*)所摄食的活饵料轮虫带入的蛋白酶的活性,研究表明,源于轮虫的蛋白酶活性与 10 日龄稚鱼肠中的总蛋白酶活性之比在饥饿 24h(0 hpf: 摄食后小时数),摄食 2h 的轮虫(2 hpf)和再饥饿 10h(12 hpf)时分别为:0.09,0.6,0.12%^[49]。由此看来,从活饵料中带入的外源消化酶对远东沙脑鱼稚鱼消化过程的作用微不足道,可以忽略。在鲆稚鱼中,源于卤虫的消化酶的活性不到鱼体总消化酶活性的 1%^[50]。鲷(*Solea senegalensis*, Kaup 1858)稚鱼尽管在其孵出后头一个月內一直以活饵料为食,但其消化酶变动的模式却反映了稚鱼自身的消化能力变动,并不是由于摄食活饵料的结果^[51]。

这些研究表明外源消化酶的作用还不太清楚,至于早期稚鱼为什么必须以活饵料为食,还需进一步从各个方面进行深入探讨。而且,外源消化酶作用的效果依赖于鱼的年龄、种类、食性和外源酶的类型,同时还与肠中纹状缘酶如氨基酸酶的发育有关,这些消化酶在消化系统和胃腺还没有发育成熟之前的消化过程中起着重要作用^[52]。

4.5 加入神经肽类物质

在饵料中加入神经肽类物质有增强消化酶的分泌和消化道的蠕动,以提高消化系统的活性作用,因而有助于稚鱼对人工饵料的利用。如蛙皮素和缩胆囊素是垂体神经肽类物质,是胃、肠、胰腺内分泌系统的组成部分。蛙皮素能够刺激消化道的蠕动,HCl 的分泌以及肠壁的血液循环,因而有助于消化。而 CCK 能够诱发胰腺脂肪酶和蛋白酶的分泌,并能促使胆囊的收缩^[53]。Kolkowski 认为饵料中卤虫幼体的存在能够以某种方式刺激稚鱼体内蛙皮素的活性,因而能够增强消化道的蠕动,有助于消化过程的进行^[41]。但也有报道认为,神经肽类物质的加入并没有显著增强稚鱼的生长速度和提高消化酶的活性^[44],这可能是由于饵料中蛙皮素水平的增加可能在稚鱼体内产生了负反馈作用,反而抑制了稚鱼本身神经肽类物质的释放。

4.6 加入磷脂(PL)

饵料中添加磷脂(PL),尤其是磷脂酰胆碱(PC)、卵磷脂的加入,能够刺激稚鱼的摄食活动,但这种作用随年龄的增加而减弱^[54,55]。目前,有两种假设可以解释磷脂添加后稚鱼生长状况增强的现象:一种假设认为,发育稚鱼合成磷脂的能力有限,而饵料中磷脂的加入在稚鱼脂蛋白和细胞成分的合成中起着重要作用^[9]。另一种假设认为,磷脂有助于脂蛋白的合成,因而增强了脂肪从消化道上皮细胞运输到体组织中的效率^[56]。Fontagné 等报道了鲤稚鱼饵料中磷脂的缺乏导致了稚鱼前肠细胞中脂肪滴的积累,而在饵料中加入从蛋黄或大豆中获得的 PC,则阻止了肠细胞中脂肪的变性^[57]。关于磷脂的添加量,当用大豆卵磷脂作为磷脂来源时,香鱼稚鱼饵料中最适添加量为 1%—2%^[19],而在人工饵料中加入 3%—5% 的大豆卵磷脂也取得了很好的结果,生长率和总成活率也都大幅度提高^[12]。

参考文献:

- [1] Person Le Ruyet J. Early weaning of marine fish larvae onto microdiets: constraints and perspectives[R]. Advances in Tropical Aquaculture, Tahiti, Feb. 20—March 4, 1989. Ifemer, Actes de Colloque Brest France, 1993, **9**: 625—642
- [2] Kotola H G Amino acid nutrition of fishes: requirements and supplementations of diets[J]. Comp. Biochem. Physiol., 1982, **73B**: 17—24
- [3] Qian X, Cui Y, Xie S, *et al.* A review of dietary protein requirement for aquaculture fishes[J]. Ada Hydrobiologica Sinica, 2002, **26**(4): 410—416. [钱雪桥, 崔奕波, 解绥启, 等. 养殖鱼类饲料蛋白需要量的研究进展. 水生生物学报, 2002, **26**(4): 410—416]
- [4] Darbrowski K. Ontogenetical aspects of nutritional requirements in fish[J]. Comp. Biochem. Physiol., 1986, **85A**: 639—655
- [5] Cahu C, Zamborino Infante J. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae[J]. Comp. Biochem. Physiol., 2001b, **130C**: 477—487
- [6] Zamborino Infante J L, Cahu C L. High dietary lipid levels enhance digestive tract maturation and improve *Dicentrarchus labrax* larval development[J]. J. Nutr., 1999, **129**: 1195—1200
- [7] Kolkovski S, Tandler A, Kissil G Wm. The effect of dietary enzymes with age on protein and lipid assimilation and deposition in *Sparus aurata* larvae[C]. Fish Nutrition in Practice., Institut National De La Recherche Agronomique, Paris (France), Colloques, 1993b, **61**: 569—578
- [8] RadUnz Neto J, Corraze G, Charlon N, *et al.* Lipid supplementation of caseinbased purified diets for carp (*Cyprinus carpio*) larvae[J]. Aquaculture, 1994, **128**: 153—161
- [9] Szlaminska M, Escaffre A M, Charlon N, *et al.* Preliminary data on semisynthetic diets for goldfish(*Carassius aurata*) larvae[M]. In: Kaushik, S. J., Luquet, P (Eds.), Fish Nutrition in Practice, Edition INRA, Paris, Les Colloques, 1993, **61**: 606—612
- [10] Fiogbé E D, Kestemont P. An assessment of the protein and amino acid requirements in goldfish(*Carassius auratus*) larvae[J]. J. Appl. Ichthyol., 1995, **11**: 282—289
- [11] Cowey C B. Amino acid requirements of fish: a critical appraisal of present values[J]. Aquaculture, 1994, **124**: 1—11
- [12] Kanazawa A. Effects of docosahexaenoic acid and phospholipids on stress tolerance of fish[J]. Aquaculture, 1997, **155**: 129—134
- [13] Kanazawa A. Formulated microdiets[M]. In: Y Yone (Editor), Fish Nutrition and Mariculture. Japan International Cooperation Agency, Tokyo, 1988, 132—146
- [14] Naess T, Gemair Henry M, Naas K E. First feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) using different combinations of Artemia and wild plankton[J]. Aquaculture, 1995, **130**: 235—250
- [15] Dabrowski K. The feeding of fish larvae: present “state of the art” and perspectives[J]. Reprod. Nutr. Dev., 1984, **24**: 807—833
- [16] Sahi M, Hernández Cruz C M, Bessonart M, *et al.* Effect of different dietary polar lipid levels and different n-3 HUFA content in polar lipids on gut and liver histological structure of githhead seabream(*Sparus aurata*) larvae[J]. Aquaculture, 1999, **179**: 253—263
- [17] Fumita H., Takeuchi T, Uematsu K. Effects of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids on growth, survival and brain development of larval Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* [J]. Aquaculture, 1998, **161**: 269—279
- [18] Kanazawa A. Essential phospholipid of fish and crustaceans[M]. In: Kaushik, S. J., Luquet, P. (Eds.), Fish Nutrition in Practice, Edition INRA, Paris, Les Colloques, 1993, **61**: 519—530
- [19] Kanazawa A. Essential fatty acid and lipid requirement of fish[M]. In: C. B. Cowey, A. M. Mackie and J. G Bell (Editors), Nutrition and Feeding in Fish. Academic Press, London, 1985, pp. 281—298
- [20] Agrawal N K, Mahajan C L. Nutritional deficiency disease in an Indian major carp, *Cirrhina mrigala* Hamilton, due to avitaminosis C during early growth[J]. J. Fish Dis., 1980, **3**: 231—248
- [21] Dabrowski K. Ascorbic acids status in the early life of white fish *Cirrhina mrigala* L[J]. Aquaculture, 1990, **84**: 61—70.
- [22] Merchie G, Lavens P, Sorgobos P. Optimization of dietary vitamin C in fish and crustacean larvae: a review[J]. Aquaculture, 1997, **155**: 165—181
- [23] Mustin W G, Lovell R T. Na-Ascorbyl-2 monophosphate as a source of vitamin C for channel catfish[J]. Aquaculture, 1992, **105**: 95—100
- [24] Sandnes K, Torrissen O, Waagbø R. The minimum dietary requirement of vitamin C in Atlantic salmon(*Salmo salar*) fry using Ca ascorbate-2 monophosphate as dietary source[J]. Fish Physiol. Biochem., 1992, **10**: 315—319
- [25] Lee P S, Southgate P C, Fielder D S. Assessment of two microbound artificial diets for weaning Asian sea bass *Lates calcarifer* [J]. Asian Fish Sci., 1996, **9**: 115—120
- [26] Walford J, Lim T M, Lam T J. Replacing live foods with microencapsulated diets in the rearing of seabass *Lates calcarifer* larvae: do the larvae ingest and digest protein membrane microcapsules[J]? Aquaculture, 1991, **92**: 225—235
- [27] Yufera M, Kolkovski S, Fernandez Diaz C, *et al.* Microencapsulated diets for fish larvae: current state of art [R]. Bioencapsulation VII and Microencapsulation Symposium Proceedings, Easton, Maryland, USA. Naval Research Laboratory, Washington, D. C., USA, 1998
- [28] Partridge G J, Southgate P C. The effect of binder composition on ingestion and assimilation of microbound diets (MBD) by barramundi *Lates calcarifer* Bloch larvae[J]. Aquacult. Res., 1999, **30**: 1—8
- [29] Fernandez Diaz C, Yufera M. Detecting growth in githhead seabream *Sparus aurata* L. larvae fed microcapsules[J]. Aquaculture, 1997, **153**: 93—102
- [30] Takeuchi T, Ohkuma N, Ishida S, *et al.* Development of micro particle diets for marine fish larvae[C]. In: Recent Advances in Finfish and Crustacean Nutrition. VIII International Symposium on Nutrition and Feeding of Fish. Las Palmas de Gran Canaria, Spain. 1—4 June 1998. Programme and Abstracts., 1998, pp. 193
- [31] Cahu C, Zamborino Infante J, Quazuguel M M, *et al.* Protein hydrolysate vs. fish meal in compound diets for 10 day old sea bass *Dicentrarchus labrax* larvae[J]. Aquaculture, 1999, **171**: 109—119
- [32] Fernandez Diaz C, Pascual E, Yufera M. Feeding behaviour and prey size selection of githhead seabream *Sparus aurata* L., larvae fed on inert and live food[J]. Mar Biol., 1994, **118**: 323—328
- [33] Yin M C. Feeding and growth of the larval stage of fish[J]. J. Fish.

- of China*, 1995, **19** (4): 335—342. [殷名称. 鱼类仔鱼期的摄食和生长. 水产学报, 1995, **19** (4): 335—342.]
- [34] Glamuzina B, Jug Dujkovic J, Katavic L. Preliminary studies on reproduction and larval rearing of common *Dentex dentex* (Linnaeus 1758) [J]. *Aquaculture*, 1989, **77**: 75—84
- [35] Gawlicka A, Mc Laughlin L, Hung S S O, *et al.* Limitation of carageenan microbound diets for feeding white sturgeon *Acipenser transmontanus* larvae [J]. *Aquaculture*, 1996, **141**: 245—265
- [36] Cahu C, Zambonino Infante J. Substitution of live food by formulated diets in marine fish larvae [J]. *Aquaculture*, 2001a, **200**: 161—180
- [37] Fernandez Diaz C, Yufra M. Capacity of gilthead seabream *Sparus aurata* L., larvae to break down dietary microcapsules [J]. *Aquaculture*, 1995, **134**: 269—278
- [38] Chan C B, Hale E. Effect of somatostatin on intragastric pressure and smooth muscle contractility of the rainbow trout Walbaum [J]. *J. Fish Biol.*, 1992, **40**: 545—556
- [39] Tandler A, Kolkovski S. Rates of ingestion and digestibility as limiting factors in the successful application of microdiets in gilthead seabream *Sparus aurata* larvae [J]. *Israeli J. Aquaculture/ Bamidegh*, 1992, **44** (4): 128—129
- [40] Kurokawa T, Suzuki T. Formation of the diffuse pancreas and the development of digestive enzyme synthesis in the larvae of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* [J]. *Aquaculture*, 1996, **141**: 267—276
- [41] Kolkovski S. Digestive enzymes in fish larvae and juveniles—implications and applications to formulated diets [J]. *Aquaculture*, 2001, **200**: 181—201
- [42] Kolkovski S, Koven W, Tandler A. The mode of action of Artemia in enhancing utilization of microdiet by gilthead seabream *Sparus aurata* larvae [J]. *Aquaculture*, 1997, **155**: 193—205
- [43] Carvalho A P C, Escaffre A M, Oliva Teles A., *et al.* First feeding of common carp larvae on diets with high levels of protein hydrolysates [J]. *Aquacult. Int.*, 1997, **5**: 361—367
- [44] Kolkovski S, Tandler A. The use of squid protein hydrolysate as a protein source in microdiets for gilthead seabream *Sparus aurata* larvae [J]. *Aquacult. Nutr.*, 2000, **6**: 11—17
- [45] Xue M, Xie S, Cui Y., *et al.* Advances in studies on fish feeding stimulants [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2003, **27** (6): 639—643. [薛敏, 解绥启, 崔奕波等. 鱼类促摄食物质研究进展. 水生生物学报, 2003, **27** (6): 639—643]
- [46] Rodehutsord M, Mandel S, Pack M., *et al.* Free amino acids can replace protein bound amino acids in test diets for studies in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* [J]. *J. Nutr.*, 1995, **125**: 956—963
- [47] Kolkovski S, Tandler A, Kissil G Wm., *et al.* The effect of dietary exogenous digestive enzymes on ingestion, assimilation, growth and survival of gilthead seabream *Sparus aurata*, L. larvae [J]. *Fish Physiol Biochem*, 1993a, **12** (3): 203—209
- [48] Lauff M, Hoffer R. Proteolytic enzymes in fish development and the importance of dietary enzymes [J]. *Aquaculture*, 1984, **37**: 335—346
- [49] Kurokawa T, Suzuki T. Development of intestinal brush border aminopeptidase in the larval Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* [J]. *Aquaculture*, 1998, **162**: 113—124
- [50] Garcia Ortega A, Verreth J, Segner H. Post prandial protease activity in the digestive tract of African catfish *Clarias gariepinus* larvae fed de-capsulated cysts of Artemia [J]. *Fish Physiol. Biochem.*, 2000, **22**: 237—244
- [51] Ribeiro L, Zambonino Infante J L, Cahu C., *et al.* Development of digestive enzymes in larvae *Solea Senegalensis*, Kaup 1858 [J]. *Aquaculture*, 1999, **179**: 465—473
- [52] Kurokawa T, Shiraishi M, Suzuki T. Quantification of exogenous protease derived from zooplankton in the intestine of Japanese sardine (*Sardinops melanotictus*) larvae [J]. *Aquaculture*, 1998, **161**: 491—499
- [53] McDonald T J, Jomvale H, Nilsson G *et al.* Characterization of gastrin releasing peptide from porcine non-rat gastric tissue [J]. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 1979, **90**: 227
- [54] Koven W M, Kolkovski S, Tandler A., *et al.* The effect of dietary lecithin and lipase as a function of age, on triglyceride incorporation in the tissue lipids of *Sparus aurata* larvae [J]. *Fish Physiol. Biochem*, 1993, **10**: 357—364
- [55] Koven W M, Parra G, Kolkovski S., *et al.* The effect of dietary phosphatidylcholine and its constituent fatty acids on microdiet ingestion and fatty acid absorption rate in gilthead seabream *Sparus aurata* larvae [J]. *Aquacult. Nutr.*, 1998, **4**: 39—45
- [56] Hadas E. The influence of dietary phospholipids on feeding rate and absorption of fatty acids in the larvae of the gilthead seabream (*Sparus aurata*) [D]. MSc Thesis. The Faculty of Agriculture. The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot, Israel, 1998, pp. 62
- [57] Fontagné S, Geurdén L, Escaffre A M., *et al.* Histological changes induced by dietary phospholipids in intestine and liver of common carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae [J]. *Aquaculture*, 1998, **161**: 213—223