

海水养殖罗非鱼补偿生长的生物能量学机制*

王 岩

(上海水产大学渔业学院 农业部水产增殖生态生理重点实验室 上海 200090)

提要 1998年4月28日—6月24日和5月20日—7月14日分别在汕头大学南澳海洋生物实验站研究了杂交罗非鱼停喂(简称绝食)或限量投喂(简称限食)后的补偿生长,探讨了杂交罗非鱼补偿生长的生物能量学机制。结果表明,海水养殖杂交罗非鱼在饱食状态下的能量收支为 $100C = 32.8G + 50.8R + 15.3F + 1.1U$ 。在恢复生长期,对照鱼的食物能和代谢能高于绝食鱼或限食鱼,但其单位体重的食物能、代谢能、生长能、粪能和排泄能均明显低于补偿生长的绝食鱼或限食鱼,绝食或限食后海水养殖杂交罗非鱼的能量收支模式未发生明显变化。

关键词 罗非鱼, 补偿生长, 生物能量学

中图分类号 Q493.8

鱼类补偿生长是指因营养限制而失重的鱼在食物条件恢复正常后所表现出的快速生长。曾受过营养限制的鱼在恢复期间生长率“高于正常摄食的鱼”(Dobson *et al*, 1984; Quiinton *et al*, 1990),“个体增重增加”(Kim *et al*, 1995),以至最终“达到正常体重”(Russell *et al*, 1992)。查明鱼类补偿生长规律对于水产养殖有重要应用意义(Hayward *et al*, 1997)。迄今为止已报道了多种鱼的补偿生长(Bilton *et al*, 1973; Weatherley *et al*, 1981; Dobson *et al*, 1984; Miglavs *et al*, 1989; Quiinton *et al*, 1990; Russell *et al*, 1992; Wieser *et al*, 1992; Jobling *et al*, 1980, 1994; Kim *et al*, 1995; Paul *et al*, 1995; Hayward *et al*, 1997; Wang *et al*, 2000),但关于补偿生长的生物能量学机制尚欠系统的研究。已有研究表明,海水养殖杂交罗非鱼(*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*)经过一段时间停喂(简称绝食)或限量投喂(简称限食)后均能表现出补偿生长(Wang *et al*, 2000; Wang *et al*¹⁾),本文进一步探讨了杂交罗非鱼在补偿生长过程中的能量收支。

1 材料与方法

1998年4月28日—6月24日和5月20日—7月14日在汕头大学南澳海洋生物实验站分别研究了杂交罗非鱼绝食(实验I)或限食(实验II)后的补偿生长。有关实验I和实验II的实验设计、实验鱼规格、实验条件和实验方法等详见前文(Wang *et al*, 2000; Wang *et al*¹⁾)。

* 淡水生物技术与生态学国家重点实验室开放基金资助项目;上海水产大学校长基金资助项目,200015号。

王 岩,男,出生于1965年7月,博士,副教授, E-mail: wangyan@shfu.edu.cn

1) Wang Yan, Cui Yibo, Yang Yunxia *et al*, 2000. Compensatory growth in hybrid tilapia (*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*) reared in seawater, following restricted feeding. *Aquaculture*

收稿日期:1999-10-10,收修稿日期:2000-05-12

生长率根据下式计算(Xie *et al*, 1997):

$$SGR_E= 100(\ln E_t- \ln E_0) / t$$

其中, SGR_E 为以能量为单位表示的生长率, E_0 和 E_t 分别为实验开始和结束时贮存在鱼体内的能量, t 为实验时间。

鱼类能量收支可用下列方程表示:

$$C = G + R + F + U = A + F + U$$

其中, C 为食物能, 系实验期间鱼摄食量(g)与饲料能值(J/g)的乘积; G 为生长能, 等于实验结束时鱼体能量与实验开始时鱼体能量之差; F 为粪能, $F= C(1- D_e)$, 其中 D_e 为能量消化率; U 为排泄能, $U= 24. 83(C_N- F_N- G_N)$, 其中 C_N 为摄食氮, F_N 为粪便排出的氮, G_N 为生长积累的氮; R 为代谢能, $R= C- F- U- G$; A 为同化能, $A= (G+ R)$ (崔奕波, 1989)。

实验数据用 STAT (1992) 软件进行方差分析, 以 HSD 多重比较方法检验组间差异, $P< 0. 05$ 为差异显著标准。

2 结果

2. 1 绝食对杂交罗非鱼补偿生长及其能量收支的影响

由表 1 可见, 实验 I 中当恢复生长开始时的对照鱼鱼体能量明显高于绝食鱼, 恢复 4 周后对照鱼鱼体能量仍明显高于绝食鱼。恢复期间对照鱼生长率明显低于绝食鱼。

表 1 经过绝食后恢复期间杂交罗非鱼的初始鱼体能量、终鱼体能量和生长率

Tab. 1 Initial and end body energy reserve, and specific growth rate (expressed as energy unit) of hybrid tilapia during the recovery period following feed deprivation

处理组	E_0	E_t	SGR_E
C ₁	70. 74±3. 20 ^a	167. 17±7. 12 ^a	3. 07±0. 11 ^a
D ₁	45. 37±1. 07 ^b	138. 06±4. 25 ^b	3. 97±0. 08 ^b
D ₂	23. 27±1. 23 ^c	104. 63±6. 58 ^c	5. 36±0. 32 ^c
D ₄	7. 63±0. 56 ^d	75. 48±4. 78 ^d	8. 19±0. 11 ^d

注: C₁、D₁、D₂ 和 D₄ 分别表示实验 I 中的对照鱼以及前期停喂 1 周、2 周或 4 周的绝食鱼, 表 2、表 3 同; 表中 a、b、c、d 表示 HSD 多重比较结果, 字母相同表示无显著差异, 不同表示差异显著, 表 2、表 4、表 5、表 6 同

经过绝食后恢复生长期间对照鱼以及停喂 1 周、2 周和 4 周的绝食鱼的食物能分别为(304. 84±10. 96)、(307. 24±7. 66)、(254. 50±6. 82) 和(204. 97±6. 79) kJ; 代谢能为(161. 44±9. 39)、(161. 74±6. 46)、(131. 60±4. 07) 和(99. 59±3. 76) kJ; 生长能分别为(96. 44±4. 97)、(92. 69±3. 61)、(81. 37±7. 01) 和(67. 85±4. 26) kJ; 粪能为(44. 20±1. 92)、(49. 99±3. 94)、(39. 07±2. 06) 和(35. 38±1. 99) kJ; 排泄能分别为(2. 77±0. 76)、(2. 82±0. 12)、(2. 46±0. 12) 和(2. 16±0. 12) kJ。其中, 对照鱼的食物能和代谢能与停喂 1 周的绝食鱼无显著差异, 但明显高于停喂 2—4 周的绝食鱼; 对照鱼生长能与停喂 1—2 周的绝食鱼无明显差异, 但明显高于停喂 4 周的绝食鱼; 对照鱼与绝食鱼粪能无明显差异, 但排泄能高于停喂 4 周的绝食鱼。恢复期间实验鱼食物能($n= 20, r^2= 0. 760$)、代谢能($n= 20, r^2= 0. 692$) 和生长能($n= 20, r^2= 0. 541$) 均与恢复生长开始时的鱼体重相关。

由表 2 可见, 恢复期间对照鱼单位体重的食物能、代谢能、排泄能和粪能均明显低于

绝食鱼, 单位体重的生长能与停喂 1 周的绝食鱼差异不显著 ($P = 0.059$), 但明显低于停喂 2—4 周的绝食鱼。

表 2 经过绝食后恢复生长期间杂交罗非鱼单位体重的食物能、生长能、代谢能、粪能和排泄能
Tab. 2 Energy intake, growth energy, metabolism energy, fecal energy and excretion energy per unit body weight of hybrid tilapia during the recovery period following food deprivation

处理	C/W_0	G/W_0	R/W_0	F/W_0	U/W_0
C ₁	21.45±0.40 ^a	6.79±0.27 ^a	11.36±0.54 ^a	3.12±0.13 ^a	0.20±0.01 ^a
D ₁	30.55±0.60 ^b	9.22±0.34 ^a	16.08±0.59 ^b	4.97±0.38 ^b	0.28±0.01 ^b
D ₂	37.61±1.24 ^c	11.99±0.96 ^b	19.50±1.00 ^c	5.75±0.19 ^b	0.36±0.01 ^c
D ₄	56.02±0.73 ^d	18.49±0.66 ^c	27.28±1.07 ^d	9.67±0.44 ^c	0.59±0.03 ^d

注: C/W_0 、 G/W_0 、 R/W_0 、 F/W_0 、 U/W_0 分别表示单位体重的食物能、生长能、代谢能、粪能和排泄能, 单位为 kJ/g

由表 3 可见, 实验 I 恢复期间杂交罗非鱼的能量收支方程为: $100C = 31.7G + 51.4R + 15.9F + 1.0U$ (其中 $A = 38G + 62R$)。对照鱼与绝食鱼的能量分配模式无显著差别。

表 3 经过绝食后恢复生长期间杂交罗非鱼的能量收支

Tab. 3 Energy budget of hybrid tilapia during the recovery period following food deprivation

处理	G/C	R/C	F/C	U/C
C ₁	31.66±1.31	52.89±1.88	14.54±0.66	0.91±0.02
D ₁	30.17±0.88	52.68±1.83	16.23±1.01	0.92±0.03
D ₂	31.78±1.94	51.85±2.02	15.40±0.93	0.97±0.06
D ₄	32.02±1.21	48.64±1.39	17.29±0.94	1.06±0.06

注: G/C 、 R/C 、 F/C 、 U/C 分别为生长能、代谢能、粪能和排泄能占食物能的比例, 单位均为 %

2.2 限食对杂交罗非鱼补偿生长及其能量收支的影响

由表 4 可见, 实验 II 中经过限食后恢复生长开始时对照鱼鱼体能量明显高于限食鱼, 恢复 4 周后对照鱼鱼体能量与前期按体重 3% 投喂的限食鱼已无明显差别, 但仍明显高于前期按体重 0.5% 和 1.5% 投喂的限食鱼。恢复期间对照鱼生长率明显低于前期按体重 0.5% 和 1.5% 份额投喂的限食鱼, 但与前期按体重 3% 投喂的限食鱼无显著差别。

表 4 经过限食后恢复期间杂交罗非鱼的初始鱼体能量、终鱼体能量和生长率

Tab. 4 Initial and end body energy reserve, and specific growth rate (expressed as energy unit) of hybrid tilapia during the recovery period following ration restriction

处理	E_0	E_t	SGR_E
C _{II}	99.26±4.21 ^a	240.57±13.42 ^a	3.15±0.14 ^a
R ₁	65.55±2.10 ^b	196.28±11.18 ^{ab}	3.90±0.28 ^a
R ₂	37.33±0.84 ^c	157.59±11.34 ^{bc}	5.11±0.19 ^b
R ₃	24.04±1.05 ^d	146.99±7.40 ^c	6.46±0.16 ^c

注: C_{II}、R₁、R₂ 和 R₃ 分别表示实验 II 中的对照鱼以及前期按体重 3.0%、1.5% 和 0.5% 投喂的限食鱼, 表 5、表 6 同

限食后恢复期间对照鱼以及前期按体重 3.0%、1.5% 和 0.5% 投喂的限食鱼的食物能分别为 411.76±6.26、392.87±6.58、361.01±5.78 和 354.92±11.30kJ; 代谢能为 207.47±9.26、208.08±11.39、181.20±7.69 和 167.78±9.82kJ; 生长能为 141.31±

13.65、130.73±12.34、120.26±10.52 和 122.95±6.86kJ; 粪能为 58.48±1.77、50.26±4.42、55.53±2.23 和 60.01±4.20kJ; 排泄能为 4.49±0.17、3.80±0.32、4.03±0.21 和 4.17±0.19kJ。其中对照鱼食物能和代谢能与前期按体重 3.0% 投喂的限食鱼无显著差别,但食物能明显高于按体重 1.5% 或 0.5% 投喂的限食鱼,代谢能明显高于按体重 0.5% 投喂的限食鱼。对照鱼与限食鱼在生长能、粪能和排泄能方面无显著差异。限食后恢复期间食物能($n=20, r^2=0.673$)和代谢能($n=20, r^2=0.346$)与恢复生长开始时鱼体重相关。

由表 5 可见,恢复期间对照鱼单位体重的食物能明显低于限食鱼,单位体重的代谢能、生长能、粪能和排泄能均明显低于前期按体重 0.5% 和 1.5% 投喂的限食鱼,但与按体重 3.0% 投喂的限食鱼无显著差异。

表 5 经过限食后恢复期间杂交罗非鱼单位体重的食物能、生长能、代谢能、排泄能和粪能

Tab. 5 Energy intake, growth energy, metabolism energy, excretion energy and fecal energy per unit body weight of hybrid tilapia during the recovery period following ration restriction

处理	C/ W ₀	G/ W ₀	R/ W ₀	F/ W ₀	U/ W ₀
C _{II}	21.75±0.55 ^a	7.43±0.65 ^a	10.98±0.65 ^a	3.10±0.16 ^a	0.24±0.01 ^a
R ₁	27.66±0.78 ^b	9.23±0.96 ^{ab}	14.62±0.72 ^{ab}	3.54±0.32 ^a	0.27±0.02 ^a
R ₂	35.90±0.63 ^c	11.93±0.96 ^b	18.06±0.98 ^{bc}	5.52±0.22 ^b	0.40±0.02 ^b
R ₄	46.09±1.88 ^d	15.92±0.79 ^c	21.82±1.52 ^c	7.80±0.61 ^c	0.54±0.03 ^c

注: C/ W₀、G/ W₀、R/ W₀、F/ W₀、U/ W₀ 分别表示单位体重的食物能、生长能、代谢能、粪能和排泄能,单位为 kJ/g

由表 6 可见,实验 II 恢复期间杂交罗非鱼的能量收支方程为: $100C=33.9G+50.2R+14.8F+1.1U$ (其中 $A=40G+60R$),限食鱼与对照鱼能量分配模式无显著差异。

表 6 限食后恢复期间罗非鱼的能量收支

Tab. 6 Energy budget of hybrid tilapia during the recovery period following ration restriction

处理	G/ C	R/ C	F/ C	U/ C
C _{II}	34.21±3.01	50.47±2.56	14.24±0.62 ^{ab}	1.09±0.04
R ₁	33.23±3.00	53.02±3.06	12.79±1.12 ^a	0.96±0.07
R ₂	33.23±2.62	50.27±2.44	15.39±0.58 ^{ab}	1.12±0.06
R ₄	34.75±2.04	47.17±1.69	16.90±1.06 ^b	1.17±0.03

注: G/ C、R/ C、F/ C、U/ C 分别为生长能、代谢能、粪能和排泄能占食物能的比例,单位均为%

3 讨论

3.1 海水养殖杂交罗非鱼的能量收支

Xie 等(1997)曾研究了饱食条件下体重为 8.29—11.02g 的淡水尼罗罗非鱼的能量收支($100C=19.6G+62.3R+16.9F+1.2U$,其中 $A=24G+74R$),其结果与 Cui 等(1990)总结出的 14 种鱼在饱食状态下的能量收支模式($A=40P+60R$) 差异较大。关于海水养殖罗非鱼的能量收支以往尚未见过报道。本研究中,体重为 3.28—20.49g 的海水养殖杂交罗非鱼经过绝食或限食后在恢复生长期(饱食条件下)的能量收支极其类似,方程为: $100C=32.8G+50.8R+15.3F+1.1U$ (其中 $A=39G+61R$)。相比之下,本研究结果与 Xie 等(1997)的结果差异较大,但与 Cui 等(1990)的结论基本一致。海水养

殖杂交罗非鱼生长能占其同化能的比例高于淡水尼罗罗非鱼,表明其生长效率应高于淡水尼罗罗非鱼。

3.2 海水养殖杂交罗非鱼补偿生长的能量学机制

关于鱼类补偿生长的生理学机制尚不清楚(Miglav *et al*, 1989)。研究表明,绝食鱼在恢复期间的快速生长主要得益于增加摄食(Quinton *et al*, 1990; Kim *et al*, 1995; Hayward *et al*, 1997; Miglav *et al*, 1989)和提高对食物的利用效率(Bilton *et al*, 1973; Dobson *et al*, 1984; Russell *et al*, 1992)。对一部分鱼而言,增加摄食是其实现补偿生长的惟一途径(Kim *et al*, 1995; Hayward *et al*, 1997; Miglav *et al*, 1989)。本研究发现恢复期间绝食或限食鱼生长能占其食物能的比例与对照鱼无明显差别,这意味着前期绝食或限食并未导致杂交罗非鱼在恢复期间将更多的食物能用于生长,即绝食或限食鱼表现出的补偿生长并非是其能量收支模式变化的结果。本研究还发现,尽管绝食或限食鱼在恢复期间的食物能明显低于对照鱼或与对照鱼无明显差异,但其单位体重所享的食物能却明显高于对照鱼,并且表现出补偿生长的绝食或限食鱼单位体重的生长能亦高于对照鱼。实验表明增加摄食是海水养殖杂交罗非鱼实现补偿生长的惟一途径(Wang *et al*, 2000; Wang *et al*¹⁾),本研究从生物能量学角度进一步证实了这一结论。

早期研究认为,鱼类在绝食期间代谢水平明显降低,进入恢复阶段后绝食鱼的代谢强度高于对照鱼(Wieser *et al*, 1992)。本研究发现恢复期间虽然绝食或限食鱼单位体重的代谢能高于对照鱼,但其代谢能在食物能中所占的比例与对照鱼无显著差别,可见海水养殖杂交罗非鱼从绝食或限食状态转入正常食物条件后其补偿生长并非得益于代谢机制的变化。恢复期间杂交罗非鱼的食物能与体重显著相关则从侧面证明绝食或限食鱼的补偿生长在很大程度上与其相对较小的个体有关。

3.3 评价鱼类补偿生长的适用指标

目前主要依据恢复生长期间鱼体重的变化判断其补偿生长是否发生。绝食或限食鱼经过恢复生长后体重赶上对照鱼被称为完全补偿(Complete compensation);绝食或限食鱼在恢复生长期间增长率明显高于对照鱼,但其体重最终未能赶上对照鱼被称为部分补偿(Partial compensation)(Jobling *et al*, 1994)。用体重为指标,绝食1周的海水养殖杂交罗非鱼恢复4周后获得完全补偿,绝食2—4周或按体重0.5%—1.5%份额限食4周的杂交罗非鱼能获得部分补偿(Wang *et al*, 2000; Wang *et al*¹⁾)。本研究发现,以鱼体能量为评价指标,绝食1周的海水养殖杂交罗非鱼仅获得部分补偿,这表明用鱼体能量与用鱼体重做为指标来评价鱼类补偿生长有时可得出不同结论。研究证实,经过绝食或限食后鱼体重降低的同时,体内水分含量升高,脂肪和能量含量降低(Jobling *et al*, 1980; Quinton *et al*, 1990; Pastoreaud, 1991; Kim *et al*, 1995);当食物恢复正常后多数绝食或限食鱼表现出较高的增长率(Miglav *et al*, 1989; Jobling *et al*, 1994),同时体内脂肪含量逐渐恢复到正常水平(Quinton *et al*, 1990; Kim *et al*, 1995)。鉴于鱼类在营养限制和随后的恢复生长过程中体重与鱼体生化组成同时发生变化,作者认为用鱼体能量为指标应较体重能更准确地反映出鱼类受限制的程度和补偿生长的强度。

1) 同第233页脚注。

致谢 本研究得到中国科学院水生生物研究所崔奕波研究员、杨云霞实验师、解绶启副研究员、朱晓鸣副研究员,以及汕头大学海洋生物实验室蔡发盛副教授、林伟雄高级工程师的热情帮助,谨致谢忱。

参 考 文 献

- 崔奕波, 1989. 鱼类生物能量学的理论与方法. 水生生物学报, 13(4): 369—383
- Bilton H T, Robins G L, 1973. The effects of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton channel sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*). J Fish Res Bd Can, 30: 1—5
- Cui Ybo, Liu Jiankang, 1990. Comparison of energy budget among six teleost. III. Growth rate and energy budget. Comp Biochem and Physiol, 97(A): 381—384
- Dobson S H, Holmes R M, 1984. Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. J Fish Biol, 25: 649—656
- Hayward R S, Noltie D B, Wang N, 1997. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. Trans Am Fish Soc, 126: 316—322
- Jobling M, Jorgensen E H, Sikavonpio S I, 1980. The influence of previous feeding regime on the compensatory growth response of maturing and immature Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. J Fish Biol, 43: 409—419
- Jobling M, Meloy O H, Dos Santos J, Christiansen B, 1994. The compensatory growth response of the Atlantic cod: effects of nutritional history. Aquaculture International, 2: 75—90
- Kim M K, Lovell R T, 1995. Effect of restricted feeding regimes on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in pond. Aquaculture, 135: 285—293
- M gllavs I, Jobling M, 1989. Effects of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. J Fish Biol, 34: 947—957
- Pastoreaud A, 1991. Influence of starvation at low temperature on utilization of energy reserves, appetite recovery and growth character in sea bass, *Diocentarchus labrax*. Aquaculture, 99: 167—178
- Paul A J, Paul J M, Smith R L, 1995. Compensatory growth in Alaska yellow fin sole, *Pleuronectes asper*, following food deprivation. J Fish Biol, 46: 442—448
- Quiinton J C, Blake R W, 1990. The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. J Fish Biol, 37: 33—41
- Russell N R, Wotton R J, 1992. Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) following short periods of food restriction. Env Biol Fish, 34: 277—285
- Wang Yan, Cui Yibo, Yang Yunxia *et al*, 2000. Compensatory growth of hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*, reared in seawater. Aquaculture, 189: 101—108
- Weatherley A H, Gills H S, 1981. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. J Fish Biol, 18: 195—208
- Wieser W, Krumschnabel G, Ojwang-Okwor J P, 1992. The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species. Env Biol Fish, 33: 63—71
- Xie Shouqi, Cui Yibo, Yang Yunxia *et al*, 1997. Energy budget of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in relation to ration size. Aquaculture, 154: 57—68

BIOENERGETICS OF HYBRID TILAPIA (*OREOCHROMIS NILOTICUS* $\times$ *O. AUREUS*) REARED IN SEAWATER, IN RELATION TO COMPENSATORY GROWTH

WANG Yan

(College of Fisheries, Shanghai Fisheries University, Key Laboratory of Ecology and Physiology of Aquaculture, Minister of Agriculture of China, Shanghai, 200090)

Abstract Compensatory growth of hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* $\times$ *O. aureus*) reared in seawater, following a period of feed deprivation or ration restriction, were studied at Nan' ao Marine Biology Station, Shantou, China, between April and July, 1997, respectively. Bioenergetic mechanism of hybrid tilapia in relation to compensatory growth is discussed in this paper. Energy budget of excessively fed hybrid tilapia can be expressed as $100C = 32.8G + 50.8R + 15.3F + 1.1U$. During the recovery period, energy intake and metabolism energy are higher in the control fish than those in the deprived or restricted fish. However, the ratio of energy intake, metabolism energy, growth energy, fecal energy, and excretion energy, to body weight at the start of the recovery period are lower in the control fish than those in the deprived or restricted fish which exhibited compensatory growth. There are no significant differences in energy budget between the control fish and the deprived or restricted fish.

Key words Hybrid tilapia, Compensatory growth, Bioenergetics