

文章编号 :1004 - 7271( 2003 )03 - 0260 - 05

· 综述 ·

# 鱼类补偿生长研究中的几个问题

## Some problems in studies on compensatory growth in fish

王 岩 , 崔正贺

( 上海水产大学渔业学院 , 上海 200090 )

WANG Yan , CUI Zheng-he

( College of Fisheries Science , Shanghai Fisheries University , Shanghai 200090 , China )

关键词 补偿生长 鱼类 营养不良 温度

Key words : compensatory growth ; fish ; malnutrition ; temperature

中图分类号 S917 文献标识码 :A

补偿生长( Compensatory growth )是动物生长中的一种特殊现象、过程或能力,指由于受恶劣环境条件限制而经过一段时期生长停滞或负生长的动物当环境条件重新恢复正常后所表现出的超常生长。鱼类补偿生长问题在 20 世纪 70 年代开始受到关注,迄今为止已研究了鲑科( Salmonidae )鲤科( Cyprinidae )鱈科( Gadidae )鲽科( Pleuronetidae )丽鱼科( Cichlidae )鮰科( Ictaluridae )鳎科( Soleidae )鲆科( Bothidae )刺鱼科( Gasterosteidae )等近三十种鱼的补偿生长。有关鱼类补偿生长的研究进展国内已有综述发表<sup>[1,2]</sup>,但有些问题尚未被涉及或未被深入讨论,本文仅对此进行讨论。

### 1 判断鱼类补偿生长的标准和方法

判断鱼类是否具有补偿生长能力首先必须确定合适的评价标准。通常以恢复阶段鱼生长率( Specific growth rate ,简称 SGR )和体重的变化作为判断是否出现生长补偿的指标,认为补偿生长是“受到一段时间的营养限制而失重的鱼在食物条件恢复正常后所表现出的一段时间的快速生长,该期间内曾遭受营养限制的鱼生长率高于一直正常摄食的对照鱼<sup>[3,4]</sup>”,结果表现为“鱼个体增重的增加<sup>[5]</sup>;以至“达到正常体重<sup>[6]</sup>”。根据恢复生长期间鱼生长率和体重的变化,可将补偿生长分为完全补偿( Complete compensation )和部分补偿( Partial compensation )<sup>[7]</sup>。完全补偿指通过补偿生长受限制鱼的体重可追上甚至超过对照鱼,虹鳟( *Oncorhynchus mykiss* 和 *Salmo gairdneri* )<sup>[3,4]</sup>和红大麻哈鱼( *Oncorhynchus nerka* )<sup>[8]</sup>等可表现出完全补偿,部分补偿指受限制鱼在恢复生长期间生长率( SGR )高于对照鱼,但补偿生长结束时体重仍未赶上对照鱼,这种现象在鱼类中较普遍,如大西洋鳕( *Gadus morhua* )<sup>[7]</sup>、北极红点鲑( *Salvelinus alpinus* )<sup>[9]</sup>、杂交罗非鱼( *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus* )<sup>[10]</sup>和虹鳟( *Salmo gairdneri* )<sup>[11]</sup>等都表现出部分补偿。有的研究者进一步将受限制鱼的体重超过对照鱼的现象称为超补偿<sup>[1]</sup>。

对于只有部分补偿能力的鱼类,只能通过比较恢复阶段受限制鱼和对照鱼生长率来判断是否出现

补偿生长。鱼类生长率与体重相关，二者间关系式为  $\ln G = a + b \ln W$  ( $G$  为 SGR,  $W$  为鱼体重,  $a, b$  为常数) [12]。多数鱼类种类生长率 - 体重回归方程中的  $b$  值往往稳定在 -0.40 左右 [13]。经过营养限制后的鱼体重往往明显减轻,如果在恢复阶段开始时受限制鱼和对照鱼体重差异较大,直接比较二者的 SGR 则很难分辨受限制鱼在恢复阶段所表现出的高 SGR 是因其补偿生长所致,还是由于其个体较小本身 SGR 较高所致。这时应首先校正体重差异对生长率的影响。早期发表的有关鱼类补偿生长的研究中,只有少数研究者考虑到经过营养限制后鱼体重变化对恢复阶段 SGR 的影响并校正了体重差异,如 Russell 等 [6] 和 Hayward 等 [14] 以恢复阶段开始时的鱼体重为协变量,通过协方差分析来消除营养限制后体重差异对恢复期间 SGR 的影响,Wang 等 [10] 利用对照鱼的生长率 - 体重回归方程求出生长率预报值,再计算出预报值与实测生长率间的差值,在此基础上进行方差分析以消除限制阶段结束时杂交罗非鱼体重差异对恢复阶段生长率的影响。近年部分研究者 [15-17] 以鱼体长为协变量来校正鱼个体差异对恢复期间摄食率和生长率等的影响。

经过停喂 (deprived of feed) 或限量投喂 (restricted feeding) 后的鱼不仅体重下降,鱼体的生化组成也相应发生变化,表现为鱼体内水分和灰分百分含量增加,脂肪和能量含量降低 [4, 5, 10, 11, 18-20]。经过补偿生长后饥饿鱼体内的脂肪和能量百分含量通常与对照鱼不再存在显著差异 [4, 5, 10]。王岩 [21] 发现根据全鱼能量评价杂交罗非鱼的补偿生长与用体重为指标得出的结果会存在一定的差异,但是否该用能量作为评价鱼类补偿生长的指标尚待进一步探讨。

## 2 鱼类补偿生长的原因和机制

食物限制,包括停喂和限量投喂,是诱导鱼类补偿生长的常用手段。Bilton 和 Robins [8] 将体重 8g 的红大麻哈鱼先停喂 1-7 周,再按饱食量投喂 8 周,结果饥饿 1-3 周的幼鱼出现完全补偿。虹鳟 [3, 4, 11]、真鱥 (*Phoxinus phoxinus*) [6]、大西洋鳕 [7]、杂交罗非鱼 [10]、杂交太阳鱼 (*Lepomis cyanellus* × *L. macrochirus*) [14]、鲫鱼 (*Carassius auratus*) [17-24]、鲈鱼 (*Dicentrarchus labrax*) [18]、圆鳍雅罗鱼 (*Leuciscus cephalus*)、油白鱼 (*Chalcalburnus chalcoides*)、红眼鱼 (*Scardinius erythrophthalmus*) [22]、大西洋鲑 (*Salmo salar*) [23]、北极红点鲑 (*Salvelinus alpinus*) [25] 等停喂一段时间后再恢复正常投喂都表现出补偿生长。将斑点叉尾鮰 (*Ictalurus punctatus*) [5]、真鱥 (*Phoxinus phoxinus*) [6]、北极红点鲑 (*Salvelinus alpinus*) [9]、虹鳟 [11, 26]、棕鳟 (*Salmo trutta*) [27]、大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*) [28]、莫桑比克罗非鱼 (*Oreochromis mossambicus*) [29]、杂交罗非鱼 [30] 等在低于正常食物水平下投喂一段时间后再恢复正常投喂也会出现补偿生长。研究表明,因停喂或限量投喂所致的补偿生长的强度往往与停喂时间或前期投喂水平有关 [3, 4, 6, 7, 9, 11, 22, 23, 31]。

Schwarz 等 [32] 用低能量和低蛋白饲料饲养鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 一段时间后改喂高能量和高蛋白饲料,未发现曾摄食低能量和低蛋白饲料的鲤鱼表现出补偿生长。

Mortensen 等 [33] 发现在 2℃ 低温下饲养过的大西洋鲑和北极红点鲑转入 11℃ 环境中后表现出补偿生长,随后对大西洋鲑的研究得出了类似的结论 [34]。罗非鱼在较低温度下生活一段时间后转到较高温度下饲养也会出现补偿生长 [35, 36]。Nicieza 等 [37] 指出大西洋鲑经过低温限制后至补偿生长出现之前具有一段时间的停滞。

在淡水中性成熟的雄性大西洋鲑较入海后性成熟的雄鲑个体小,Skilbrei 等 [38] 将两类雄鲑养在海水网箱中,发现前者生长率明显高于后者,经过 6 个月后二者体长达到同样规格,认为这种现象是因为前者出现了补偿生长。但 Jobling 和 Jørgensen [25] 发现经过同样的停喂 - 恢复投喂处理后北极红点鲑雌鲑、性成熟的雄鲑和未成熟的雄鲑均表现出补偿生长,并且未成熟的雄鲑的补偿生长强度明显大于性成熟的雄鲑。

综上所述,食物条件恶化、低温限制引起的阶段性生长滞缓均有可能成为诱发补偿生长的原因,因此可以认为补偿生长是鱼类对其生活史中不同阶段环境条件变化的一种综合反应,其能否出现取决于内因(鱼本身的发育、生长规律)和外因(温度、食物等外界环境条件)的两个方面的变化。

鱼类补偿生长的机制还不很清楚。通常认为经过饥饿后由于鱼体内贮存的脂肪和能量含量显著降低而形成的营养胁迫状态是其补偿生长发生的起因,但经过低温限制后鱼体内贮存能未异常降低<sup>[34]</sup>,这意味着饥饿诱导的补偿生长与低温诱导的补偿生长可能存在不同的机制。经过一段时间的停喂或限量投喂后鱼的食欲(appetite)增强,在恢复阶段其摄食率明显高于一直正常投喂的鱼<sup>[4-6,9,14,25]</sup>,表明增加摄食是鱼类实现生长补偿的重要途径之一。经过营养限制后鱼类行为的变化可能是其增加摄食的原因之一,如饥饿后细鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus gorbuscha*)的摄食频率和摄食量明显增加<sup>[39]</sup>,限量投喂后的杂交罗非鱼在恢复阶段摄食速度也明显加快<sup>①</sup>。Damsgaard等<sup>[40]</sup>认为经过食物限制后银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)摄食量增加的原因是其捕食冒险行为(predation risk-taking behavior)增加。Skilbrei等<sup>[38]</sup>推测入海前性成熟的大西洋幼鲑死亡率高于入海后性成熟的幼鲑是因为前者由于专注于摄食而降低了对捕食者的躲避。但饥饿后的鲫鱼在恢复生长阶段的游泳行为无明显变化<sup>[24]</sup>。

部分研究发现停喂或限量投喂过的鱼在恢复期间对食物的利用效率高于对照鱼<sup>[3,6,8,24]</sup>,另外一部分研究则表明经过营养限制的鱼在恢复阶段的食物利用效率未得到明显改善<sup>[5,10,14,17]</sup>,因此,改善对食物的利用效率是否是鱼类实现其生长补偿的机制还有待进一步的研究来确定。部分研究者推测鱼类补偿生长与其在饥饿和恢复阶段代谢率的变化有关<sup>[9]</sup>。但停喂和限量投喂过的海水养殖杂交罗非鱼在恢复期间的能量分配模式与对照鱼无显著差别<sup>[21]</sup>,这表明杂交罗非鱼补偿生长与饥饿前后能量代谢模式变化无关。

恢复阶段环境条件变化对鱼类补偿生长的影响尚缺乏系统的研究。Quinton和Blake<sup>[4]</sup>发现恢复阶段水质恶化削弱了鱼类补偿生长的强度;Gaylord和Gatlin<sup>[41]</sup>发现恢复期间饲料中能量和蛋白含量影响斑点叉尾鮰补偿生长的强度。

### 3 补偿生长在鱼类养殖生产中的应用

尽管现有的研究表明有可能利用补偿生长原理来改善鱼类养殖技术,如采用交替饥饿与恢复投喂的策略使杂交太阳鱼的体重增长增加2倍<sup>[14]</sup>,利用阶段性食物限制处理方法可控制大西洋鲑的性成熟度且对其生长无不良影响<sup>[42]</sup>,等等,但在养殖生产中根据补偿生长原理加快鱼类生长速度并降低养殖成本的实例还未见诸报道。本文作者认为补偿生长原理作为鱼类养殖管理手段应满足以下前提(1)养殖的鱼类具有完全补偿能力或者(2)鱼类实现补偿生长的机制不仅限于增加摄食量,同时包括改善食物效率或者(3)经过补偿生长处理的鱼品质改变,具有较好的肉质和风味。

#### 参考文献:

- [1] 谢小军,邓利,张波. 饥饿对鱼类生理生态学影响的研究进展[J]. 水生生物学报, 1998, 22(2):181-188.
- [2] 吴立新,董双林. 水产动物继饥饿或营养不足后的补偿生长研究进展[J]. 应用生态学报, 2000, 11(6):943-946.
- [3] Dobson S H, Holmes R M. Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson[J]. J Fish Biol, 1984, 25:649-656.
- [4] Quinton J C, Blake R W. The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* [J]. J Fish Biol, 1990, 37:33-41.
- [5] Kim M K, Lovell R T. Effect of restricted feeding regimes on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in pond[J]. Aquac, 1995, 135:285-293.
- [6] Russell N R, Wootton R J. Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) following short periods of food restriction[J]. Environ Biol Fish, 1992, 34:277-285.
- [7] Jobling M, Melby O H, Dos Santos J, et al. The compensatory growth response of the Atlantic cod: effects of nutritional history[J]. Aquac International, 1994, 2:75-90.
- [8] Bilton H T, Robins G L. The effects of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton channel sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*)[J]. J Fish Res Board Can, 1973, 30:1-5.
- [9] Miglavs I, Jobling M. Effects of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr, *Salvelinus*

① Wang Y, Cui Y, Yang Y. Evidence for lack of compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*. 待发表

- alpinus*[ J ]. *J Fish Biol*, 1989, 34 :947–957.
- [ 10 ] Wang Y , Cui Y , Yang Y. Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*, reared in seawater[ J ]. *Aquac*, 2000, 189 :101–108
- [ 11 ] Weatherley A H , Gills H S. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson[ J ]. *J Fish Biol*, 1981, 18 :195–208.
- [ 12 ] Brett J R. Environmental factors and growth[ A ]. *Fish Physiology*, VII Bioenergetics and growth[ C ]. Hoar W S , Randall D J , and Brett J R eds. New York , Academic Press :1979 , 599–667.
- [ 13 ] Jobling M. Growth studies with fish – overcoming the problems of size variation[ J ]. *J Fish Biol*, 1983, 22 :153–157.
- [ 14 ] Hayward R S , Noltie D B , Wang N. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rate[ J ]. *Trans Am Fish Soc*, 1997, 126 :316–322.
- [ 15 ] Zhu X , Cui Y , Ali M , et al. Comparison of compensatory growth responses of juvenile three – spined stickleback and minnow following similar food deprivation protocols[ J ]. *J Fish Biol*, 2001, 58 :1149–1165.
- [ 16 ] Ali M , Wootton R J. Capacity for growth compensation in juvenile three – spined sticklebacks experiencing cycles of food deprivation[ J ]. *J Fish Biol*, 2001, 58 :1531–1544.
- [ 17 ] Xie S , Zhu X , Cui Y , et al. Compensatory growth in the gibel carp following feed deprivation : temporal patterns in growth , nutrient deposition , feed intake and body composition[ J ]. *J Fish Biol*, 2001, 58 :999–1009.
- [ 18 ] Annie Pastoreaud. Influence of starvation at low temperature on utilization of energy reserves , appetite recovery and growth character in sea bass , *Dicentrarchus labrax*[ J ]. *Aquac*, 1991, 99 :167–178.
- [ 19 ] Jobling M. Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of plaice , *Pleuronectes platessa* L.[ J ]. *J Fish Biol*, 1980 , 17 :325–334.
- [ 20 ] Wright D A , Martin F D. The effect of starvation on RNA :DNA ratios and growth of larval striped bass , *Morone saxatilis*[ J ]. *J Fish Biol*, 1985 , 27 :479–485.
- [ 21 ] 王 岩. 海水养殖罗非鱼补偿生长的生物能量学机制[ J ]. *海洋与湖沼*, 2001 , 32( 3 ) :233–239
- [ 22 ] Wieser W , Krummschnabel G , Ojwang – Okwor J P. The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species [ J ]. *Environ Biol Fish*, 1992, 33 :63–71.
- [ 23 ] Reimers E , Kjørrefjord A G , Stavåsstrand S M. Compensatory growth and reduced maturation in second sea winter farmed Atlantic salmon following starvation in February and March[ J ]. *J Fish Biol*, 1993, 43 :805–810.
- [ 24 ] Qian X , Cui Y , Xiong B , et al. Compensatory growth , feed utilization and activity in gibel carp , following feed deprivation[ J ]. *J Fish Biol* , 2000 , 56 :228–232.
- [ 25 ] Jobling M , Jørgensen E H , Siikavuopio S I. The influence of previous feeding regime on the compensatory growth response of maturing and immature Arctic charr , *Salvelinus alpinus*[ J ]. *J Fish Biol*, 1993, 43 :409–419.
- [ 26 ] Jobling M , Koskela J. Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in a subsequent period of compensatory growth[ J ]. *J Fish Biol*, 1996, 49 :658–667.
- [ 27 ] Pirhonen J , Forsman L. Effect of prolonged feed restriction on size variation , feed consumption , body composition , growth and smolting of brown trout , *Salmo trutta*[ J ]. *Aquac*, 1988 , 162 :203–217.
- [ 28 ] Saether B S , Jobling M. The effects of ration level on feed intake and growth , and compensatory growth after restricted feeding , in turbot *Scophthalmus maximus* I[ J ]. *Aquac Research*, 1999 , 30 :647–653.
- [ 29 ] Christensen S M , Mclean E. Compensatory growth in Mozambique tilapia ( *Oreochromis mossambicus* ), fed a sub – optimal diet[ J ]. *Ribarstvo Zagreb* , 1998 , 56( 1 ) :3–19.
- [ 30 ] Wang Y , Cui Y , Yang Y. Compensatory growth in hybrid tilapia , *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus* , reared in seawater following restricted feeding. *Chin J Oceanol Limnol* , 2004 , 22 待刊
- [ 31 ] Paul A J , Paul J M , Smith R L. Compensatory growth in Alaska yellowfin sole , *Pleuronectes asper* , following food deprivation[ J ]. *J Fish Biol* , 1995 , 46 :442–448.
- [ 32 ] Schwarz F J , Plank J , Kirchgessner M. Effects of protein or energy restriction with subsequent realimentation on performance parameters of carp ( *Cyprinus carpio* L. )[ J ]. *Aquac* , 1985 , 48 :23–33.
- [ 33 ] Atle Mortensen , Damsgard B. Compensatory growth and weight segregation following light and temperature manipulation of juvenile Atlantic salmon ( *Salmo salar* L. ) and Arctic charr( *Salvelinus alpinus* L. )[ J ]. *Aquac* , 1993 , 114 :261–272.
- [ 34 ] Maclean A , Metcalfe N B. Social status , access to food , and compensatory growth in juvenile Atlantic salmon[ J ]. *J Fish Biol* , 2001 , 58 :1331–1346.
- [ 35 ] Chervinski J , Yashouv A. The influence of low temperature on the growth of *Oreochromis mossambicus*[ J ]. *Journal of Ichthyology* , 1971 , 23 :125–129.

- [ 36 ] Zhang Z , Runham N W . Effects of food ration and temperature level on the growth of *Oreochromis niloticus* ( L. ) and their otoliths [ J ]. *J Fish Biol* , 1992 , 40 : 341 - 349 .
- [ 37 ] Nicieza A G , Metcalfe N B . Growth compensation in juvenile Atlantic salmon : Responses to depressed temperature and food availability [ J ]. *Ecology* , 1997 , 78 : 2385 - 2400 .
- [ 38 ] Skilbrei O T . Compensatory sea growth of male Atlantic salmon , *Salmo salar* L. , which previously matured as parr [ J ]. *J Fish Biol* , 1990 , 37 : 425 - 435 .
- [ 39 ] Godin J G J . Effect of hunger on the daily pattern of feeding rates in juvenile pink salmon , *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum [ J ]. *J Fish Biol* , 1981 , 19 : 63 - 71 .
- [ 40 ] Damsgaard B , Dill L M . Risk - taking behavior in weight - compensating coho salmon , *Oncorhynchus kisutch* [ J ]. *Behav Ecol* , 1998 , 9 : 26 - 32 .
- [ 41 ] Gaylord T G , Gatlin III D M . Dietary protein and energy modifications to maximize compensatory growth of channel catfish ( *Ictalurus punctatus* ) [ J ]. *Aquac* , 2001 , 194 : 337 - 348 .
- [ 42 ] Thorpe J E , Talbot C , Miles M S , et al . Control of maturation in cultured Atlantic salmon , *Salmo salar* , in pumped seawater tanks , by restricting food intake [ J ]. *Aquac* , 1990 , 86 : 315 - 326 .

## 欢迎订阅 2004 年《水产学报》

《水产学报》是中国水产学会主办的水产科学技术的学术性刊物。创刊于 1964 年。主要刊载渔业资源、水产养殖和增殖、水产捕捞、水产品保鲜与综合利用、渔业水域环境保护、渔船、渔业机械与仪器以及水产基础研究的论文、简报和综述。并酌登编委介绍、学术动态和重要书刊的评价等。

本刊为双月刊，大 16 开。国内外公开发行。每期单价 15 元，全年订价 105 元(含邮费)。国内邮发代号 4-297。读者可在当地邮局订阅，也可直接汇款至编辑部订阅。编辑部还有《水产学报》(1964-2001 年)全文检索光盘。定价 200 元(含邮费)。欢迎订阅。

编辑部地址：上海市军工路 334 号，上海水产大学 48 信箱，邮编 200090。

联系电话 (021)65710232，传真 (021)65680965。

E-mail :scxuebao@online.sh.cn。

## 欢迎订阅 2004 年《上海水产大学学报》

《上海水产大学学报》是上海水产大学主办的以水产科学技术为主的综合性学术刊物。主要反映各学科科研成果，促进学术与教学研究的交流与繁荣。主要刊载渔业资源、水产养殖和增殖、水产捕捞、水产品保鲜与综合利用、渔业水域环境保护、渔船、渔业机械与仪器、渔业经济与技术管理以及水产基础研究等方面的论文、调查报告、研究简报、综述与评述、简讯等，并酌登学术动态和重要书刊的评价等。

本刊为季刊，大 16 开。国内外公开发行。每期单价 6 元，全年订价 30 元(含邮费)。国际标准刊号 :ISSN 1004-7271，国内统一刊号 :CN31-1613/S。国内邮发代号 4-604，国际发行代号 :4822Q。读者可在当地邮局订阅，也可直接汇款至编辑部订阅。编辑部还有《上海水产大学学报》(1992-2001 年)全文检索光盘，定价 50 元(含邮费)。欢迎订阅。

编辑部地址：上海市军工路 334 号，上海水产大学 48 信箱，邮编 200090。

联系电话 (021)65710232，传真 (021)65680965。

E-mail :xuebao@shfu.edu.cn。