

文章编号: 1000-0615(2001)03-0265-05

·综述·

鱼类补偿生长及其对资源生态学特征的影响

The effect of compensatory growth on patterns of fisheries ecology

朱鑫华, 缪 锋, 线薇薇

(中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071)

ZHU Xin-hua, MIAO Feng, XIAN Wei-wei

(Institute of Oceanology, CAS, Qingdao 266071, China)

关键词: 鱼类; 补偿生长; 生态生理学

Key words: fish; compensatory growth; ecophysiology

中图分类号: Q178.1; S917 文献标识码: A

鱼类的生长是摄入含能食物、同化自身和异化环境的动态平衡过程^[1]。由于水域生态系统内捕食者与被捕食者时空分布格局异质性, 鱼类经常因遭受某些不利环境因子的胁迫而偏离正常条件下的生长轨迹^[2]。当此类因子改善或消失后, 鱼类是否具有某种机制, 促使其恢复正常生长特征? 这种恢复过程最终是接近、赶上还是超过稳定环境下鱼类生长值? 显然, 有关这一现象与机制的阐述, 将有助于了解鱼类对胁迫环境的生态适应对策, 并在鱼类生态学理论探讨和自然与增、养殖渔业生态管理实践中具有重要参考价值。

1 补偿生长及其生态适应

1.1 补偿生长

由于自然界捕食者—被食者结构与功能的多样性, 及其空间缀块分布和季节更替以及环境因素(光照、盐度、温度、空间和营养生态位等)的易变性, 大多数野生生物在它们的生活史中将会遭受一段时期的饥饿或营养缺乏, 即为机体生长发育的胁迫(stress), 其中最明显的现象之一是饥饿引起的生长停滞或负增长。当胁迫条件改善或消失, 动物表现出一个快速的迸发式的生长, 被称为补偿生长(compensatory growth)或获得性生长(catch-up growth)^[2, 3]。补偿生长是高等动物经受一段时间环境胁迫后, 回复到正常环境一段时间内出现的超常生长现象。它普遍发生在贝类, 甲壳类, 鱼类, 鸟类和哺乳类(包括人和家畜)等^[4, 5]。

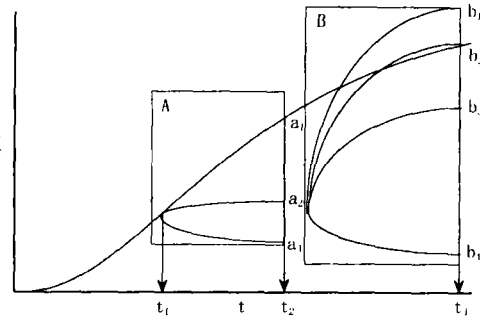


图 1 鱼类个体生长对食物变化的响应对策

Fig. 1 Schematic diagram to describe the response of fish body growth to food fluctuation

1.2 鱼类对环境胁迫的生态适应

鱼类的生长取决于食物—代谢和温度等因素间的相互作用, 并可用 von Bertalanffy 方程描述个体其体长或体重随时间变量的增长过程(图 1)^[1, 2, 6]。在正常条件下, 鱼体体重在时间 t_2 到 t_3 间隔内, 遵循 a_1 到 b_2 的生长规律。在胁迫环境下, 鱼类从饥饿(A 状态)到恢复生长(B 状态)的适应过程, 表现为减速生长(a_2)或

收稿日期: 2000-07-03

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39670574 号、49876024 号); 长江三峡工程开发总公司委托项目[(SX(97)-11-4 号)]。

第一作者: 朱鑫华(1957-), 男, 上海人, 博士, 研究员, 主要从事鱼类生态生理学、河口生态系统学研究。Tel: 0532-2879062-2524, E-mail: xhzhu@yahoo.com

负生长(a_3)。这种增长率极小化或负增长,即称为限制性营养胁迫(trophic-dependent stress)^[1]。当系统内胁迫因素的消除或改善时,鱼类生长对策主要表现为超速补偿(Over compensation, b_1)、完全补偿(Complete compensation, b_2)、部分补偿(Partial compensation, b_3)或不能补偿(Non-compensatory, b_4)等响应状态。脂肪恒定模型(Lipostatic model)认为^[7],在补偿生长期,一方面通过积累脂肪组织重量,增加身体脂肪负反馈,尽快克服多食症(hyperphagia);另一方面,快速恢复脂肪与瘦体质量比例(Lean Body Mass, LBM),最终出现体重生长的不完全恢复。在种群水平上,补偿生长可通过种群调节行为得以实现,如密度制约捕食、繁殖力、生长、自然死亡和捕捞死亡等。这种补偿机制可能使衰退甚至枯竭状态的渔业资源得以恢复;而在健康的种群资源量快速增长时,易引起幼鱼密度制约死亡率,调节补充量^[2, 8]。

2 鱼类补偿生长的作用机制

2.1 补偿生长的理论假说

已有研究表明,导致补偿生长的生态生理学因子比较复杂,其中包括种内和种间发育阶段对食物匮乏(deprivation)响应差异^[7],如图1中B状态所示。归结起来,代谢滞后和食欲增强两种假说,常用来解释鱼类的补偿生长现象。

2.1.1 代谢滞后假说

限制性营养胁迫的一个特征就是导致动物个体的代谢水平降低,影响其生理机能。当鱼类恢复到正常的环境条件下,调整食物能量中用于生长的比例,降低代谢水平,出现较高的食物转化率和超生长状态。例如,虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)经饥饿3周后恢复给食时,出现补偿生长是改善了食物转化率所致^[4]。Reimer等也发现大西洋鲑(*Salmo salar*),饥饿2个月后再给食的食物转化率明显高于持续给食的对照组^[9]。

2.1.2 食欲增强假说

动物经过饥饿后在恢复喂食时食欲显著增强,从而大幅度提高摄食率来实现超生长。如北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)在限食8周后恢复给食时,摄食率显著升高而转化率与对照组无明显差异^[6];斑点叉尾鲷(*Ictalurus punctatus*)继饥饿后恢复喂食时出现补偿现象也是摄食率提高所致^[10];邓利等报道饥饿50天的南方鲇(*Silurus meridionalis*),恢复喂食后摄食水平显著升高,并出现显著补偿生长^[5]。

2.2 诱发补偿生长的生态生理因子

在补偿生长研究中,通常认为日粮水平、饥饿时间和饵料质量等是重要的制约因素。另外,温度和光照等同样也会诱发鱼体产生补偿生长现象。

2.2.1 饵料控制

饵料控制主要包括投喂周期、日粮水平和饵料质量等。北极红点鲑的停食饥饿与恢复投喂交替实验结果表明,补偿生长现象分别在饥饿—摄食周期最长(3:3周)和最短(1:1周)出现,但实验结束时各饥饿处理组间体重没有明显差别^[6]。Quinton和Blake报道,较长周期停食饥饿和恢复投喂后,虹鳟SGR高于其它较短周期饥饿的实验组^[11]。另外,交替变化非洲异鳃鲈(*Heterobranchus longifilis*)的日粮水平,发现对照组与实验组间个体生长率没有差别,但食物转化率高于对照组^[12]。虽然日粮水平对SGR影响不显著,但增加日粮水平,则意味着降低了食物转化效率^[11]。

2.2.2 非生物环境影响

在非生物环境因素中,温度、光照和离子辐射等均为鱼类生长的制约因素。温度一方面制约饵料生物生产,另一方面直接影响鱼类机体代谢与同化速率,尤其是蛋白质合成过程具有“温度补偿作用”。在同样温度条件下,适应于低温环境的鱼或经受低温环境驯化的鱼比适应高温环境中鱼的蛋白质合成率要高^[13]。当通过低温抑制生长的大西洋鲑转变至正常状态后,均表现出补偿生长^[14]。当低温实验的罗非鱼个体转移到暖水中后,并没有立即加速生长,而是延迟一段时间后生长超过对照组^[15]。

在同一较高实验温度下,经受短周期光照射的生长速度均低于长周期光照的对照组个体,但当前者转入长光照周期后均表现出明显的补偿生长,最终明显超过了对照组^[16]。Francois等对含有低水平辐射离子环境中的美洲红点鲑(*Salvelinus fontinalis*)的研究发现,稚鱼的生长随辐射离子浓度成比例的抑制,但在随后就出现了补偿生长,到实验结束时所有的组均达到了相似的体重和体长,即达到完全补偿^[17]。

2.3 补偿生长的生理调节

除了实验中那些直接可控因素外,鱼类的补偿生长过程也是受生理功能的调节,影响鱼类的摄食行为和代谢节律,

最终导致摄食率和食物转化率的变化。

2.3.1 转化率提高

鱼类在某些非正常的环境中,其生理活动降低,从而代谢水平降低。当恢复到正常的环境条件后,较低的代谢水平将持续一段时间,从而使得个体摄入的能量中用于生长的比例增高,表现出较高的食物转化率和超速生长趋势。例如,虹鳟经饥饿3周后恢复给食,出现补偿生长是由改善了食物转化率所致^[4]。Reimer等^[9]也发现饥饿2个月后再给食的大西洋鲑食物转化率明显高于持续给食的对照组。研究表明,补偿生长发生时伴随着部分参与代谢的生物活性物质的含量或活力升高,如鸟氨酸脱羧酶(ODC)的活性以及RNA浓度的升高^[18]或DNA含量的升高^[17]。

2.3.2 摄食率增强

北极红点鲑在限食8周后恢复给食时摄食率显著升高而转化率与对照组无明显差异;斑点叉尾鲷继饥饿后恢复喂食时出现补偿现象,均是摄食率提高的结果^[10]。与之相似的现象也见于南方鲇^[5]、大西洋鲑^[19]。

2.3.3 生化组成变化

在饥饿—补偿生长期,鱼体内脏脂肪在经受短期或长期的饥饿后将部分甚至接近全部被分解利用,但机体脂肪含量变化明显较含水量小。Weatherley和Gill^[2]推测体重增减,可能是鱼体干物质的变化,特别是脂类的变化。但有些种类,主要是蛋白质而非脂肪在被禁食的最初阶段被代谢分解;补偿生长结束时鱼体蛋白质、脂肪、灰分和含水量无明显改变^[20],肝糖元和血糖的浓度、氨基酸、肝脏中的脂类、肌肉中的肌糖元和血糖,以及血细胞值均恢复至饥饿前正常水平^[21]。Kim和Lovell^[10]认为,斑点叉尾鲷躯体含脂量在饥饿过程中明显减少,在补偿生长后明显高于对照组,且饥饿个体间脂类含量也与饥饿强度成正比关系。

2.3.4 性成熟

鱼类性成熟既受物种遗传因素影响,也受生态环境因素的调节。在成鱼阶段,种群密度、食物保障和环境温度被认为是影响鱼类繁殖生物学特性的关键因素。当食物保障良好时,种群性成熟特性受种群密度制约现象较为普遍^[22, 23]。高密度种群加剧种内个体间捕食竞争,从而改变种内个体的生长进程,影响个体的性成熟^[24]。在良好的食物保障条件下,鱼类初次性成熟年龄将提前;降低食物供给可能延缓鱼类性成熟。Reimers等发现,养殖环境下大西洋鲑在第二个冬天的二、三月经受饥饿后,发生了不能完全恢复的补偿生长,但明显降低了五月下旬的性成熟鲑鱼的比例^[9]。

2.4 鱼类摄食行为

鱼类在不适的环境因子出现后,其摄食风险和摄食等级系统分化,往往伴随着行为的改变,以达到适应新的环境的目的,从而导致补偿生长的发生。

2.4.1 摄食风险

Damsgaard和Dill^[25]报道了银大麻哈(*Oncorhynchus kisutch*)幼鱼在春季降海前因食物限制而出现捕食冒险行为。幼鱼在经过几周的食物缺乏后,其行动速度明显高于食物缺乏之前;同时其集群行为也发生了改变,如饥饿组与对照组鱼类相比更多地分享食物,从而增大了自身的风险,但使食物摄入量 and 生长速度明显增加,出现了补偿生长现象。此外,个体大小对捕食能力的反应也出现明显差异。

2.4.2 摄食等级系统分化

Jobling和Koskela^[26]对虹鳟的限食实验结果表明,补偿生长可能是恢复充足给食后短期多食症的结果。在给食不足期间,个体对有限资源竞争的结果导致一些个体可得到足够的食物得以维持生长,而另一些个体可能得不到食物补充,以致体重下降。这种依个体大小而承受不同水平的营养胁迫效应,将随胁迫的时间和个体增大而加剧,导致禁食与恢复摄食间不稳定的等级系统分化。当食物显著增加时,这种系统迅速被打破,先前受较大胁迫的个体出现短期多食症(transient hyperphagia),摄食持续增强并表现出迅速生长。

3 补偿生长现象的应用

3.1 受控系统生态效率调控

在半封闭或封闭水域等受控系统内,生物资源生产是通过能量流动和物质转换等过程实现的。利用动物补偿生长规律,调控网络能流量,提高生长率和食物转化率。其主要途径主要包括:(1)在不影响食物转化率的同时,控制饥饿与恢复摄食节律,提高鱼类的生长速度^[27];(2)在不影响个体生长条件下,采用不同日粮水平交替饲喂的方式,提高转化率^[11];(3)采用变化的环境因子,控制鱼类的性成熟速度^[28]。Reimers等^[9]报导成熟个体在为繁殖活动而积累能量期间,

饥饿对性成熟有着更大的遏制作用。

3.2 自然资源管理

在自然水域,鱼类种群时常遭遇到水文环境异常、饵料生物匮乏及其时空格局异质性等因素的胁迫。在这些环境因素中,被食者数量与质量的变化是影响鱼类种间更替与种群生长最显著的因子。而鱼种间对饥饿或较低营养水平时间长短,存在一个弹性的阈值。尽管饥饿是动物生长的不利因素之一,但很多动物包括鱼类都具有在饥饿后的恢复喂食过程中恢复到生长的能力,即补偿生长的能力^[29]。许多鱼类产生补偿生长现象只需几天的食物缺乏^[27]或一至数周相对较低的摄食水平^[3, 30],这表明补偿生长在自然界中并不是偶然发生的,在自然鱼类种群中可能比以前认为的更普遍的存在。Bertram等^[31]发现在美洲鳕(*Pleuronectes americanus*)的体长一年龄关系受补偿生长现象的作用明显:即仔鱼与稚鱼的生长率之间存在负相关关系。对美洲鳕仔稚鱼的测量结果表明在仔鱼期生长相对较慢的个体由于在稚鱼期的体长一年龄的补偿作用,其持续的5~7周的生长率使个体在稚鱼期1~7周大小一年龄分布趋同。个体在仔鱼期获得的大小优势会在稚鱼期丢失,这种生长变异特性是否能借助于生物能学模型,准确诊断和预测鱼类种群资源增长对食物需求量,是渔业资源管理的一个重要问题^[32]。已有的研究发现由补偿生长产生的模型误差是比模型预测的食物消耗高18%~25%,比预测的生长高24%~37%^[33]。

参考文献:

- [1] Brett J R. Fish Physiology VIII[M]. New York: Academic Press, 1979. 599 - 677.
- [2] Weatherley A H, Gill H S. The Biology of Fish Growth [M]. London: Academic Press, 1987, 133 - 216.
- [3] Miglavs L, Jobling M. Effects of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, with particular respect to compensatory growth [J]. J Fish Biol, 1989, 34(6): 947 - 957.
- [4] Dobson S H, Holmes R M. Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson [J]. J Fish Biol, 1984, 25: 649 - 656.
- [5] 邓利, 张波, 谢小军. 南方鲑继饥饿后的恢复生长[J]. 水生生物学报, 1999, 23(2): 167 - 173.
- [6] Jobling M, Joergensen 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(3): 409 - 419.
- [7] Jobling M, Johansen S J S. The lipostat, hyperphagia and catch-up growth [J]. Aquac Res, 1999, 30(6): 473 - 478.
- [8] 朱鑫华, 王云峰, 刘栋. 温度对褐牙鲈资源补充特征的生态效应 [J]. 海洋与湖泊, 1999, 30(5): 477 - 485.
- [9] Reimers E, Kjørrefjord A G, Stavstrand 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(5): 805 - 810.
- [10] Kim M L, Lovell R T. Effects of restricted feeding regimes on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in ponds [J]. Aquac, 1995, 135(3,4): 285 - 293.
- [11] Quinton J C, Blake R W. The effects of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* [J]. J Fish Biol, 1990, 37(1): 33 - 41.
- [12] Luquet P, Oteme Z, Cisse A. Evidence for compensatory growth and its utility in the culture of *Heterobranchius longifilis* [J]. Aquac Living Resour, 1995, 8(4): 389 - 394.
- [13] 林浩然. 鱼类生理学[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1999. 16 - 58.
- [14] Nieceza A G, Metcalfe N B. Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: response to depressed temperature and food availability [J]. Ecol, 1997, 78(8): 2385 - 2400.
- [15] Chmielevskii D A. The influence of low temperature on the growth of *Oreochromis mossambicus* [J]. J Ichthy, 1998, 38(1): 86 - 92.
- [16] Mortensen A, Damsgaard 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(3-4): 261 - 272.
- [17] Le-Francois N R, Blier P U, Adambounou L T, et al. Exposures to low-level ionizing radiation: effects on biochemical and whole-body indices of growth in juvenile brook charr (*Salvelinus fontinalis*) [J]. J Exp Zool, 1999, 283(3): 315 - 325.
- [18] Arnet S K A, Benfey T J, Cunjak R A. Effect of temporary reduction in feeding on protein and protein synthesis and energy storage of juvenile Atlantic salmon [J]. J Fish Biol, 1996, 49(2): 257 - 276.
- [19] Nieceza A G, Brana F. Analysis of the relationships among different phases of freshwater and marine growth [A]. Biology and Conservation of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) from the Rivers of the Cantabrica Region (Spain) [M]. Madrid: Coleccion Tecnica, 1995. 87 - 106.
- [20] Rueda F M, Martínez F J, Zamora S, et al. Effects of fasting and re-feeding on growth and body composition of red porgy, *Pagrus pagrus* L [J]. Aquac Res, 1998, 29(6): 447 - 452.
- [21] Ince B W, Thorpe A. The effects of starvation and force-feeding on the metabolism of the Northern pike, *Esox lucius* L [J]. J Fish Biol, 1976,

- 8: 79 - 88.
- [22] Cardinale M, Modin J. Changes in size-at-maturity of Baltic cod (*Gadus morhua*) during a period of large variations in stock size and environmental conditions [J]. *Fish Res*, 1999, 41:285 - 295.
- [23] Helser T E, Almeida F P. Density-dependent growth and sexual maturity of silver hake in the north-west Atlantic [J]. *J Fish Biol*, 1997, 51(3):607 - 623.
- [24] Letcher B H, Terrick T D. Maturation of male age-0 Atlantic salmon following a massive, localized flood [J]. *J Fish Biol*, 1998, 53: 1243 - 1252.
- [25] Damsgaard B, Dill L M. Risk-taking behavior in weight-compensating coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* [J]. *Behav Ecol*, 1998, 9(1):26 - 32.
- [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(4): 658 - 667 .
- [27] Hayward R S, Noltie D B, Wang N. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates [J]. *Trans Am Fish Soc*, 1997, 126(3):316 - 322.
- [28] Rowe D K, Thorpe J E, Shanks A M. Role of fat stores in maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1991, 48(2): 405 - 413.
- [29] Broekhuizen N, Gurney W S C, Jones A, et al. Modelling compensatory growth [J]. *Functional Ecol*, 1994, 8(6): 770 - 782.
- [30] Bull C D, Metcalfe N B. Regulation of hyperphagia in response to varying energy deficits in overwintering juvenile Atlantic salmon [J]. *J Fish Biol*, 1997, 50(3): 498 - 510.
- [31] Bertram D F, Chambers R C, Leggett W C. Negative correlation between larval and juvenile growth rates in winter flounder: implications of compensatory growth for variation in size-at-age [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 96(3): 209 - 215.
- [32] 朱鑫华. 胶州湾生态学研究 [M]. 北京:科学出版社, 1995. 190 - 199.
- [33] Whittledge G W, Hayward R S, Noltie D B, et al. Testing bioenergetics models under feeding regimes that elicit compensatory growth [J]. *Trans Amer Fish Soc*, 1998, 127(5): 740 - 746.