

中国对虾继饥饿后的补偿生长研究

吴立新, 董双林, 田相利

(青岛海洋大学, 教育部水产养殖开放实验室, 青岛 266003)

摘要: 1999 年 7 至 8 月份, 在 25.0 ± 0.5 °C 条件下对中国对虾(湿重, 1.454 ± 0.150 g)进行了不同时间的饥饿处理后再供食的恢复生长实验。对照组 C 连续饱食投喂 32d; 处理组 S4、S8 和 S12 分别饥饿 4、8 和 12d 后再饱食投喂 28、24 和 20d。主要结果如下: 饥饿结束时各处理组的干重和湿重显著低于对照组 ($P < 0.05$); 实验结束时 S4 组和对照组间的干重和湿重差异不显著 ($P > 0.05$), 而 S8 和 S12 两组的干重和湿重仍显著低于对照组 ($P < 0.05$); 恢复生长后各处理组的湿重摄食率显著高于对照组 ($P < 0.05$)。实验结果表明, 中国对虾继饥饿后再恢复喂食出现完全或部分补偿生长效应, 且这种补偿生长效应主要是通过恢复生长阶段食欲增大, 摄食水平提高实现的。

关键词: 中国对虾; 饥饿; 补偿生长

The compensatory growth in the Chinese shrimp (*Penaeus chinensis*) following starvation

WU Li-Xin, DONG Shuang-Lin, TIAN Xiang-Li (Aquaculture Research Laboratory, Ocean University of Qingdao, Qingdao 266003, China)

Abstract: The recovery growth experiment in the Chinese shrimp with initial wet weight of 1.454g, following different periods of starvation, was conducted from July to August, 1999. The experiment lasted for 32 days for each test group. Group C, S4, S8 and S12 were deprived food for 0 (control), 4, 8 and 12 days, respectively. Then each group was refed at *ad libitum* ration level for its rest experimental time. At the end of starvation mean, the body weight of each starved group (S4, S8 and S12) was significantly lower than that of group C. At the end of experiment the mean body weight of group S4 was similar to that of group C, while the body weight of group S8 and group S12 was still significantly lower than that of group C. Upon realimentation after periods of starvation, the feeding rate in terms of wet weight in each previously starved group were significantly higher than those in group C. The results indicated that there was completely- or partially-compensatory effect in the recovery growth in the Chinese shrimp following starvation, and that the compensatory effect mainly resulted from significant increase of the feeding level in the recovery growth.

Key words: *Penaeus chinensis*; starvation; compensatory growth

文章编号: 1000-0933(2001)03-0452-06 中图分类号: S968.22 文献标识码: A

动物继饥饿或营养不足一段时间后恢复喂食, 在恢复生长阶段中出现的高于正常生长速度的快速生长现象称之为补偿生长(Compensatory growth)^[1,2]。在畜禽类及其他一些哺乳类较普遍存在这种现象^[1,3~6], 并已在一些种类的饲养中利用此现象通过改变饲喂制度而提高经济效益^[4,7]。比较而言, 有关水产动物补偿生长的研究起步较晚, 且目前多见于鱼类方面的报道^[8~11]。在虾蟹类, 仅 Bostworth 和 Wolters^[12]报道过克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)的补偿生长现象, 但对其生理生态学机制没有进一步

基金项目: 国家杰出青年科学基金(39725023)和国家重点基础研究发展规划(G19999012011)资助项目

收稿日期: 1999-11-09; 修订日期: 2000-11-14

作者简介: 吴立新(1966-), 男, 江苏省吴江市人, 博士, 讲师。主要从事水产养殖生态学研究。

说明。

虾蟹类是水产动物当中的一个重要类群,其中的一些种类已在世界范围广泛养殖。本研究以我国重要的海水养殖动物——中国对虾为实验对象,研究其补偿生长特点,揭示其适应饥饿胁迫的生理生态学对策,同时拟为对虾养殖中新的高效投饵技术的形成提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验虾的来源和驯养

实验于 1999 年 7 至 8 月份进行。中国对虾取自青岛市郊的养殖池塘,为健康活泼的个体。实验开始前一周将虾转入玻璃水族箱(45cm×25cm×30cm,实际水量 30L)内进行驯养,每箱放养 8 尾。驯养期间每日过量投喂鲜活日本沙蚕(*Neanthes japonica*)2 次(8:00 和 20:00),残饵于下次投喂前收集,粪便及时用吸管取出。采用静水连续充气系统,日换水量为 1/3~1/2。水温控制在 25.0±0.5℃范围(室温由空调控制)。光照周期为 14L:10D。实验用海水盐度为 30‰~32‰,使用前用 300 目筛绢过滤。

1.2 实验方法

驯化结束后选取体重相近(1.454±0.150g)的虾 268 尾,从中随机选取 5 组(4 尾/组),每组合并称重在 70℃下烘干至恒重,用以估算实验开始时虾体的干物质重量(g)。剩余个体单尾称重后分为 4 组:对照组 C 设 8 个水族箱,每箱放养 4 尾,持续饱食投喂 32d;处理组 S4、S8 和 S12 在饥饿阶段每组 12 个水族箱,每箱 6 尾,分别先饥饿 4、8 和 12d 后再恢复饱足喂食 28、24 和 20d。各处理组在饥饿阶段用带孔(直径为 1cm)的半透明塑料板将水族箱分隔成 6 室,每室放入 1 尾虾以防止个体间互相残食,饥饿结束时拆除塑料隔板。各处理组饥饿结束时均取样 5 组(4 尾/组),以估算虾的干物质含量。恢复摄食时各饥饿处理组均调整为 8 个水族箱,每箱 4 尾。分别测定饥饿处理结束时和恢复生长结束时每尾虾的体重,并将所取得的虾体在 70℃下烘干至恒重。实验阶段各组每隔 4d 单尾称重 1 次。

投喂阶段各实验组每天过量投喂 2 次,每次搜集残饵后进行称重,以确定摄食量。

实验阶段水温为 25.0±0.5℃,日换水量 1/2,溶氧保持 6.0mg/l 以上,氨氮控制在 0.4mg/l 以下。

1.3 计算与数据分析

实验期间虾的生长率(Specific growth rate, SGR)、摄食率(Feeding rate, FR)和食物转化率(Food conversion efficiency, FCE)分别按以下公式计算:

$$SGR(\%/d) = 100 \times (\ln W_2 - \ln W_1) / t$$

$$FR(\%/d) = 100 \times C / [t \times (W_1 + W_2) / 2]$$

$$FCE(\%) = 100 \times (W_2 - W_1) / C$$

其中 W_1 和 W_2 分别为 t_1 和 t_2 时实验虾的湿重(g), C 为摄食饵料的湿重(g), t 为实验时间(d)。

同一水族箱实验数据(平均值)作为一个样本值。各实验组相应的数据经方差分析(ANOVA),若差异显著再作 Duncan's 多重比较检验组间的差异。同期各组的生长率、摄食率和食物转化率数据比较采用协方差分析(ANCOVA),以校正体重的影响。

2 结果

2.1 实验期间中国对虾的死亡率和体重变化

经 4d、8d 和 12d 饥饿后虾的死亡率分别为 S4 2.78%、S8 11.11%、和 S12 25.00%。各实验组恢复生长阶段的死亡率分别为对照组 C 3.12%、S4 3.12%、S8 6.25% 和 S12 9.38%。

随着饥饿时间的延长,虾体的干湿比(干重/湿重)显著降低,由初始的 23.20%下降至饥饿 12d 后的 16.90% ($P < 0.05$);实验结束时各实验组的干湿比无显著差异 ($P > 0.05$) (表 1)。整个实验阶段各组体重(湿重)的变化见图 1。结合表 1 可以看出,饥饿结束时各处理组的干重和湿重显著低于对照组 ($P < 0.05$);实验结束时 S4 组的干重和湿重与持续投喂的对照组没有显著差异 ($P > 0.05$),但 S8 和 S12 两组的干重和湿重仍显著低于对照组 ($P < 0.05$)。

2.2 生长率平方数据

如图 2 所示,恢复生长阶段各实验组的湿重生长率均呈波动变化,从中难以比较各饥饿处理组与对照

组之间的湿重增长率变化差异。

表 1 实验期间中国对虾的体重变化(平均值±标准差)

Table 1 The changes of body weight in *Penaeus chinensis* during the experiment (Mean±S. D.)

组 Groups	C	S4	S8	S12
湿重 Wet weight(g)				
初始 Initial	1.457±0.163	1.437±0.131	1.461±0.191	1.471±0.116
终末 Final	4.071±0.441 ^a	3.975±0.371 ^a	3.346±0.341 ^b	3.024±0.169 ^b
干重 Dry weight(g)				
初始 Initial	0.338±0.038	0.334±0.030	0.339±0.044	0.341±0.027
终末 Final	1.076±0.117 ^a	1.043±0.097 ^a	0.874±0.089 ^b	0.782±0.044 ^b
干重/湿重 Dry weight/Wet weight(%)				
饥饿处理前 Before starvation	23.20±0.87	23.20±0.87	23.20±0.87	23.20±0.87
饥饿处理后 After starvation	23.20±0.87 ^a	20.81±0.69 ^b	18.28±0.82 ^c	16.90±0.61 ^d
恢复生长后 After recovery growth	26.44±0.84	26.23±0.52	26.13±1.03	25.86±0.95

同一行标有不同字母的表示组间差异显著($P < 0.05$). Values with different superscripts in the same row are significantly difference ($P < 0.05$)

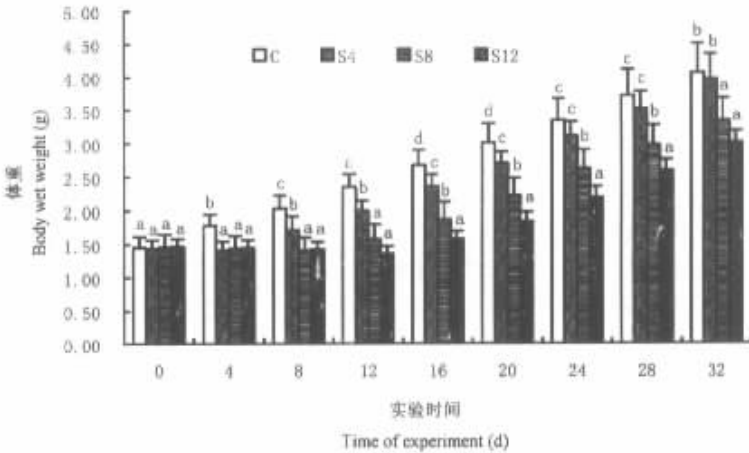


图 1 实验期间各组体重的变化

Fig. 1 Mean body wet weight at different times for *Penaeus chinensis* fed to satiation or held on starvation for various periods during 32-day experiment

同一时期平均数标有不同字母的表示差异显著($P < 0.05$) Means with different letters at the same time are significantly different($P < 0.05$)

2.3 摄食率(FR)

从图 3 可以看出,各饥饿处理组虾恢复生长后食欲增大,湿重摄食率显著高于对照个体($P < 0.05$),但这个增大的摄食率仅持续 4d,尔后降至对照组水平($P > 0.05$)(图 4)。

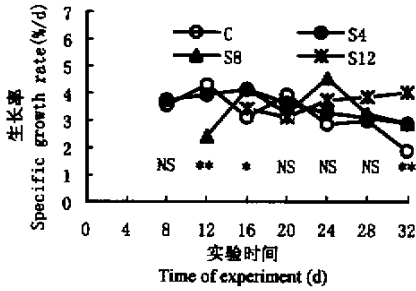


图 2 恢复生长阶段各组湿重生长率(调整后平均值)的变化

Fig. 2 The changes of adjusted mean specific growth rate in terms of wet weight for each group of *Penaeus chinensis* during the course of recovery growth

NS, $P > 0.05$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$.

2.4 食物转化率(FCE)

恢复生长期各饥饿处理组的湿重食物转化率总体呈先低后高的变化趋势,即起初 4d 低于对照组,随后逐渐表现出稍高于对照水平($P > 0.05$)(见图 4)。

3 讨论

3.1 关于中国对虾的补偿生长

有关水产动物补偿生长的研究主要集中在鱼类。从补偿量的角度可将鱼类的补偿生长分为 3 类:(1)超补偿生长(Over-compensatory growth),指经过一段时间限食(Food restriction,包括饥饿)再恢复喂食一段时间的鱼体重增加量超过了相同时间内(饥饿时间+恢复喂食时间)持续喂食鱼的体重增加量^[13];(2)完全补偿生长(Completely compensatory growth),指限食后恢复生长的个体其体重能达到或接近相同时间内持续喂食的鱼^[8,10,14,15];(3)部分补偿生长(Partially compensatory growth),指限食后恢复喂食的鱼生长速度快于持续喂食的鱼,但最终体重不能赶上相同时间内持续喂食的鱼^[11,16~18]。虾蟹类该方面的资料甚少,其中 Paul 等^[19]研究表明,受试的两种蟹(*Chionoecetes baird* 和 *Cancer magister*)分别饥饿 30, 60 和 90d 后在恢复生长阶段均没有补偿生长能力; Bostworth 和 Wolters^[12]则揭示了克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)继饥饿 15 和 30d 后恢复生长时均具有补偿生长效应,而且饥饿 30d 的个体在恢复喂食时生长速度快于饥饿 15d 的个体。本实验中,尽管恢复生长后各饥饿处理组的湿重摄食率显著高于对照组,但由于饥饿结束时各处理组的干湿比(干重/湿重)显著低于对照组,加之甲壳类动物因蜕皮这一生理特性决定其生长率呈波动变化,因此恢复生长后各饥饿处理组的湿重生长率并没有表现出显著高于对照组。从实验期间各组体重变化看,各处理组饥饿结束时的湿重和干重显著低于对照组,而处理组 S4 的终末干重和湿重赶上了对照组,表明该处理组出现完全补偿生长效应;对于

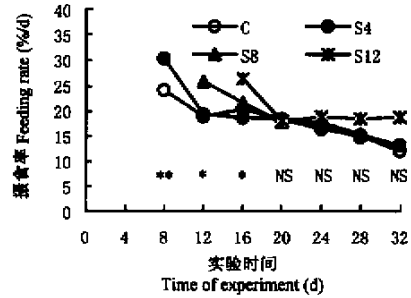


图 3 恢复生长阶段各组湿重摄食率(调整后平均值)的变化

Fig. 3 The changes of adjusted mean feeding rate in terms of wet weight for each group of *Penaeus chinensis* during the course of recovery growth.

NS, $P > 0.05$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$.

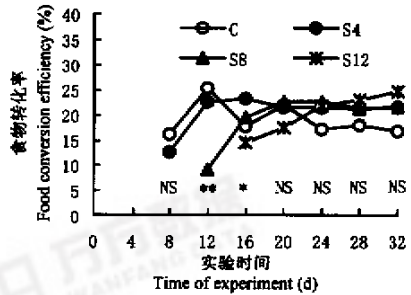


图 4 恢复生长阶段各组湿重食物转化率(调整后平均值)的变化

Fig. 4 The changes of adjusted mean food conversion efficiency in terms of wet weight for each group of *Penaeus chinensis* during the course of recovery growth. NS, $P > 0.05$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$.

处理组 S8 和 S12 两组而言,其终末干重和湿重仍显著低于对照组,结合恢复生长期其干湿比的恢复以及上述摄食率和生长率数据分析,作者认为该两组可能具部分补偿生长效应。

3.2 中国对虾产生补偿生长的生理机制

关于动物补偿生长的生理机制目前尚存在不同的解释,主要有以下 3 种观点:(1)限食使动物的代谢水平降低,当恢复进食时,较低的代谢水平能持续一段时间,这种代谢支出的降低使动物在恢复生长阶段摄入同样的净能用于生长的比例增大,从而提高了食物转化率^[6,13,14,20];(2)限食后恢复喂食时,动物体内将立刻进行高速的合成作用,代谢水平将迅速升高,不可能通过降低代谢水平而明显改善食物转化率。补偿生长的产生是动物在恢复喂食后的一段时间内通过食欲增加,大幅度提高摄食水平来实现的^[8,16];(3)动物在恢复喂食阶段不仅增加食欲,提高摄食水平,而且同时改善食物转化率。因此,补偿生长效应是这两种因素共同作用的结果^[9,10,17]。本实验结果表明,恢复生长后各饥饿处理组湿重摄食率显著高于对照组($P < 0.05$),而各处理组的湿重食物转化率仅在恢复生长后期表现出稍高于对照组水平($P > 0.05$)。这说明中国对虾继饥饿后的恢复生长中出现的补偿生长效应主要是通过提高摄食水平实现的。

3.3 关于中国对虾恢复喂食后一段时间内湿重转化率较低的问题

食物转化率是衡量动物对摄入食物(能量)利用效率的一种指标,它不仅受众多环境因素的影响,而且与其自身的生理状况有关^[1,21~23]。本实验各饥饿处理组恢复生长初始 4d 的湿重转化率显著低于对照组可能与以下几方面因素有关:(1)该时段各饥饿处理组的湿重摄食率显著高于对照组(图 3);(2)虾体水分含量的变化。由于恢复生长阶段各饥饿处理组的含水量由高到低降至对照组水平(表 1),因此可理解为,在恢复喂食后的一段时间内合成相同量的干物质饥饿处理虾相应所吸收的水分要比对照个体少;(3)饥饿对虾体组织器官结构和功能的影响,继而影响机体对食物的消化和吸收,该方面尚待进一步研究。

参考文献

- [1] Wilson P N and Osbourn D F. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. *Biol. Rev.*, 1960, **35**:324~363.
- [2] 崔奕波. 鱼类生物能量学的理论与方法. *水生生物学报*, 1989, **3**(4):369~383.
- [3] Drew K R and Reid J T. Compensatory growth in immature sheep 1. The effects of weight loss and realimentation on the whole body composition. *J Agric Sci.*, 1975, **85**:193~204.
- [4] Mersmann H J, MacNeil M D, Seideman S C, et al. Compensatory growth in finishing pigs after feed restriction. *J Anim Sci.*, 1987, **64**:752~764.
- [5] Pitts G C. Cellular aspects of growth and catch-up growth in the rat: A reevaluation. *Growth.*, 1986, **50**: 419~436.
- [6] Plavnik I and Hurwitz S. The performance of broiler chicks during and following a severe feed restriction at an early age. *Poultry Sci.*, 1985, **64**:348~355.
- [7] Summer J D, Spratt D, Atkinson J L. Restricted feeding and compensatory growth for broilers. *Poultry Sci.*, 1990, **69**:1855~1861.
- [8] Kim M K and Lovell R T. Effect of restricted feeding regimens on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in ponds. *Aquaculture*, 1995, **135**:285~293.
- [9] Miglavs I and 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 Fish Biol.*, 1989a, **34**:947~957.
- [10] Russell N R and Wootton R J. Appetite and growth compensation in European minnows(*Phoxinus phoxinus*) following short periods of food restriction. *Environ Biol Fish.*, 1992, **34**:277~285.
- [11] Weatherley A H and Gill H S. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J Fish Biol.*, 1981, **18**:195~208.
- [12] Bostwyck J and Wolters W R. Compensatory growth in juvenile red swamp crawfish, *Procambarus clarkii*. In: Romaine R P ed, *Eighth International Symposium on Astacology*. Baton rouge, La-USA, Louisiana state univ,

Printing office, 1995, 648~656.

- [13] Dobson S H and Holmes R M. Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J Fish Biol.*, 1984, **25**:649~656.
- [14] Bilton H T and Robins G L. The effect of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton Channel sockeye salmon fry, *Oncorhynchus nerka*. *J Fish Res Bd Can.*, 1973, **30**(1):1~5.
- [15] Paul A J, Paul J M, Smith R L. Compensatory growth in Alaska yellowfin sole, *Pleuronectes asper*, following food deprivation. *J Fish Biol.*, 1995, **46**:442~448.
- [16] 邓利, 张波, 谢小军. 南方鲑继饥饿后的恢复生长. *水生生物学报*, 1999, **23**(2):168~173.
- [17] Luquet P, Oteme Z J, Cisse A. Evidence for compensatory growth and its utility in the culture of *Heterobranchus longifilis*. *Aquat Living Resour.*, 1995, **8**:389~394.
- [18] Miglvas I and Jobling M. The effects of feeding regime on proximate body composition and patterns of energy deposition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *J Fish Biol.*, 1989b, **35**:1~11.
- [19] Paul J M, Paul A J, Kimker A. Compensatory feeding capacity of 2 brachyuran crabs, tanner and dungeness, after starvation periods like those encountered in pots. *Alaska Fish Res Bull.*, 1994, **1**:184~187.
- [20] Reimers E, Kjørrefjord A G, Stavostrand S M. Compensatory growth and reduced maturation in second sea winter formed Atlantic salmon following starvation in February and March. *J Fish Biol.*, 1993, **43**:805~810.
- [21] Kelso J R M. Conversion, maintenance, and assimilation for walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, as affected by size, diet, and temperature. *J Fish Res Bd Can.*, 1972, **29**:1181~1192.
- [22] Wurtsbaugh W A and Davis G E. Effects of fish size and ration level on the growth and food conversion efficiency of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J Fish Biol.*, 1977, **11**:87~98.
- [23] 谢小军, 邓利, 张波. 饥饿对鱼类生理生态学影响的研究进展. *水生生物学报*, 1999, **22**(2):181~188.