

## 延迟首次投喂对胭脂鱼仔鱼生长、摄食及消化酶活性的影响

王 川, 金 丽, 刘晓蕾, 蒲德永, 李秀明, 李 萍, 王志坚, 张耀光\*

(西南大学生命科学学院,淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室,重庆 400715)

**摘要:** 在水温( $19 \pm 0.5$ ) $^{\circ}\text{C}$ 条件下,为研究不同饥饿时间对胭脂鱼仔鱼生长、摄食及消化酶活性的影响,设定两个实验:实验一,设置完全饥饿组(S)和正常摄食组(C);实验二,设置延迟 0(对照组)、1、3、5、7、9 和 11 d 投喂组,分别记作 D0、D1、D3、D5、D7、D9 和 D11。实验历时 29 d。结果显示:(1)孵化后 7 d 胭脂鱼仔鱼初次摄食,14 d 时卵黄物质耗尽,27 d 进入不可逆点期(PNR),在抵近 PNR 时,胸角特征明显,死亡率显著增加;(2)恢复摄食后,D1 和 D3 组仔鱼体质量与 D0 组无显著差异,表现出完全补偿生长效应;(3)在饥饿 1~7 d 过程中,胭脂鱼仔鱼的胰蛋白酶和淀粉酶活性显著下降( $P < 0.05$ ),随着饥饿时间的延长,饥饿 9~11 d 仔鱼的胰蛋白酶和脂肪酶活性显著上升。恢复摄食后 19 日龄时,胰蛋白酶活性随饥饿时间的延长呈先上升后下降的趋势,但淀粉酶活性与其相反,呈先降后升的趋势;29 日龄时,随饥饿时间的延长脂肪酶和淀粉酶活性均呈显著上升趋势。结果表明,饥饿会导致胭脂鱼仔鱼的生长、摄食和消化酶活性产生明显的变化,其补偿生长随饥饿时间的不同而不同;在恢复摄食后,不同饥饿程度仔鱼在不同恢复时间消化酶恢复策略并不一致,饥饿时间越长越倾向于对碳水化物的利用,但其内在机制有待进一步研究。

**关键词:** 胭脂鱼;仔鱼;延迟首次投喂;生长;摄食;消化酶

**中图分类号:** Q 591.9; S 965

**文献标志码:** A

自然环境中很多生物或非生物因素都会对鱼类的生长产生显著影响<sup>[1]</sup>。饥饿通过诱导死亡来调控群体规模,是影响鱼类生存的重要因子之一<sup>[2]</sup>。由于摄食能力、食物可获度及其它环境因素的影响,鱼类在早期生长发育过程中可能经常遭受不同程度的饥饿胁迫<sup>[3]</sup>,进而对其以后的发育和生存产生重要影响<sup>[4-5]</sup>。大量研究发现,鱼类会采取一系列行为和生理适应对策应对饥饿胁迫,维持其重要生理功能,提高其生存适合度<sup>[6-7]</sup>。但不同鱼类在长期的进化过程中,面对饥饿胁迫所采取的生理生态适应机制却不尽相同<sup>[6-7]</sup>。

胭脂鱼(*Myxocyprinus asiaticus*)隶属鲤形目(Cypriniformes),亚口鱼科(Catostomidae),胭脂鱼属。为长江上游特有鱼类,由于过度捕捞、大坝

建设等人为因素的影响,加之胭脂鱼性成熟较晚(至少 6 龄)<sup>[8]</sup>,现野生资源量已濒临灭绝<sup>[9]</sup>,已被列为国家二级保护动物。由于胭脂鱼具有生长速度快和肉质鲜美等特点,因此极具研究价值和开发前景。但在该种鱼的人工育苗过程中发现,早期发育阶段死亡率较高一直是制约其大规模养殖的瓶颈<sup>[10]</sup>。因此,作者对胭脂鱼仔鱼在饥饿胁迫下的生长、摄食和消化酶活性进行了研究,旨在探讨胭脂鱼仔鱼面临饥饿胁迫时的生理生态适应策略,为其增殖放流和规模化养殖提供基础资料。

### 1 材料与方法

#### 1.1 实验材料

胭脂鱼受精卵购于万州水产研究所,带回实验室后在玻璃水族箱(60 cm × 25 cm × 30 cm)中

孵化。实验用水为曝气 48 h 的自来水,平均水温 ( $19 \pm 0.5$ ) $^{\circ}\text{C}$ , pH  $8.09 \pm 0.13$ , DO ( $7.59 \pm 0.63$ ) mg/L,光周期为 14 L:10 D,日换水约 1/3,并用虹吸法去除死鱼和残饵。用做饥饿的仔鱼不予投喂,摄食仔鱼每天投喂时间为 9:00 和 17:00,饲喂饵料为丰年虫卵孵化 24 h 后的无节幼虫。

### 1.2 实验设计与指标分析

**实验设计一** 根据文献资料和预备实验数据,胭脂鱼仔鱼在本实验条件下出膜 7 d 后陆续开口摄食。因此,本实验在出膜 5 d 时,选择健康、活泼仔鱼 3 000 尾,分为完全饥饿组(S)和正常摄食组(C)(每组 3 个重复,每个重复 500 尾)。

**卵黄囊体积变化和形态观察:**胭脂鱼仔鱼出膜后,每天上午 8:00 随机取 5 尾饥饿仔鱼(3 个重复),在 NIKON SMZ-1000 双筒解剖镜下观察形态变化并拍照,用 Image pro Plus 6.0 图像处理软件测卵黄囊长径和短径以计算卵黄囊体积。

**死亡率** S 组从不投喂,直至仔鱼全部死亡,C 组饱食投喂,记录各组仔鱼日死亡数,计算仔鱼的死亡率。

**摄食率和摄食强度** 不可逆点(point of no return, PNR)的确定参照殷名称<sup>[11]</sup>的方法,仔鱼孵化后 7 d 开始,每天 8:30 从 S 组和 C 组中随机取 15 尾仔鱼分别移入 1.0 L 的烧杯,喂饲无节幼虫(密度约为 10.0 个/mL),1 h 后将仔鱼取出,经麻醉(50  $\mu\text{g}/\text{mL}$  MS-222)后在解剖镜下进行形态观察并拍照,然后逐尾解剖检查摄食状况。摄食强度通过解剖检查仔鱼肠管内的无节幼虫的数量确定。仔鱼的摄食率为肠内有无节幼虫的仔鱼尾数占每次观察仔鱼总尾数的百分数<sup>[12]</sup>,当测得 S 组仔鱼的初次摄食率下降至最高初次摄食率一半时,即为 PNR<sup>[13]</sup>。

**实验设计二** 同上述实验方法一样,选择仔鱼 10 500 尾移入体积相同的玻璃水族箱,实验共分 7 个不同饥饿处理组(每组 3 个重复,每个重复 500 尾)。分别于仔鱼出膜后第 7、8、10、12、14、16 和 18 天进行首次投喂,饥饿处理时间分别为 0、1、3、5、7、9 和 11 d,将上述各组依次作为对照组(出膜后 7 d, D0)、延迟 1 d 处理组(出膜后 8 d, D1)、延迟 3 d 处理组(出膜后 10 d, D3)、延迟 5 d 处理组(出膜后 12 d, D5)、延迟 7 d 处理组(出膜后 14 d, D7)、延迟 9 d 处理组(出膜后 16 d, D9)和延迟 11 d 处理组(出膜后 18 d, D11)。延

迟投喂实验结束后,各实验组剩余仔鱼饱足投喂,直至 19 日龄和 29 日龄。分别在延迟实验结束时,恢复期 19 日龄和 29 日龄(禁食 12 h 后取材),从每个水族箱中随机取样 10 尾测全长、湿重、干重和含水率,同时另取 20~30 尾用液氮速冻后,备测胰蛋白酶、脂肪酶和淀粉酶活性。

**生长指标的测定** 仔鱼经麻醉后用游标卡尺逐尾测量全长(仔鱼吻端至尾鳍末端);然后将每箱取样仔鱼(10 尾)合并为一个样本,在吸干体表水分后用万分之一天平称量得到湿重,在 70  $^{\circ}\text{C}$  烘箱中烘干至恒重,换算得到每尾仔鱼的平均湿重、干重和含水率。

**消化酶活性的测定** 粗酶液的制备参照 Zeng 等<sup>[14]</sup>的方法。所有消化酶活性均在 25  $^{\circ}\text{C}$  条件下用全波长多功能酶标仪(美国)测定分析。消化酶活性测定包括胰蛋白酶<sup>[15]</sup>、淀粉酶<sup>[16]</sup>和脂肪酶<sup>[17]</sup>。酶活性单位(U)定义:每克湿重组织每分钟释放 1  $\mu\text{mol}$  目标产物的酶量为 1 个酶活性单位。

### 1.3 计算与数据分析

**卵黄囊体积计算:**  $V = 4/3\pi \cdot R/2 \cdot (r/2)^2$   
式中,  $V$  为卵黄囊体积( $\text{mm}^3$ ),  $R$  为卵黄囊长径( $\text{mm}$ ),  $r$  为卵黄囊短径( $\text{mm}$ );

**含水率(moisture content, %)** =  $100 \times [\text{鱼体湿重}(\text{mg}) - \text{鱼体干重}(\text{mg})] / \text{鱼体湿重}(\text{mg})$

**特定生长率(specific growth rate,  $\text{SGR}_x, \%/\text{d}$ ):**  $\text{SGR}_x = [\text{Ln}(X_2) - \text{Ln}(X_1)] / T \times 100$

式中,  $X_1$  和  $X_2$  为前后两次取样测定结果,当  $X$  为  $L$ 、 $W$  时,则分别表示全长( $L$ ,  $\text{mm}$ )和体质量( $W$ ,  $\text{mg}$ ),  $T$  为相邻两次取样的时间长度( $\text{d}$ )。

应用 Excel 2007 软件进行常规数据统计;采用 SPSS 19.0 统计软件进行 ANOVA 单因素方差分析,用 LSD 和 SNK 多重比较检验组间差异,显著水平为  $P < 0.05$ 。数据均表示为平均值  $\pm$  标准误(mean  $\pm$  SE)。

## 2 结果

### 2.1 摄食能力和死亡率

胭脂鱼初孵仔鱼[(6.48  $\pm$  0.42) mg, (10.06  $\pm$  0.37) mm],在水温为(19  $\pm$  0.5) $^{\circ}\text{C}$ 、pH 8.09  $\pm$  0.13 的培育条件下,卵黄囊体积与日龄拟合公式为:

$$V(\text{mm}^3) = 0.0117 D^2 - 0.3444 D + 2.4875$$

( $R^2 = 0.9926$ ,  $n = 210$ )

式中,  $V$  为卵黄囊体积,  $D$  为日龄 (图 1)。

仔鱼出膜 7 d 后开口摄食, 14 d 后卵黄囊基本消失, 其体积仅为  $(0.002584 \pm 0.000071) \text{ mm}^3$  ( $n = 15$ ) (图 1), 因此胭脂鱼仔鱼的混合营养期约为 7 d。对出膜 7~29 d 仔鱼分别进行首次投喂, 其初次摄食率有如下变化: 7 日龄较低, 仅为 33.33%; 8 日龄急剧升至 70.00% ( $P < 0.05$ ); 11~24 日龄, 初次摄食率均维持在 96% 以上, 25 日龄后急剧下降, 在 27 日龄降至 43.33% ( $P < 0.05$ ), 因此胭脂鱼仔鱼的 PNR 期发生在 27 日龄 (表 1)。饥饿仔鱼死亡率从 22 日龄急剧上升, 26

日龄后累计死亡率达 60.89%, 29 日龄时死亡率为 100%, 而正常摄食组 (C) 实验期间的累计死亡率低于 5% (图 2)。因此, 胭脂鱼仔鱼具有摄食能力的时间约为 19 d, 不可逆转期约为 3 d。

S 组与 C 组仔鱼的摄食强度差异明显, 但均随日龄的增加而增加 (表 2)。初开口仔鱼对无节幼虫的摄食强度为  $(2.38 \pm 1.22)$  个/h, 饥饿组仔鱼在 11~14 日龄的平均摄食强度  $(18.98 \pm 3.06)$  个/h 显著高于同期对照组  $(10.65 \pm 2.15)$  个/h ( $P < 0.05$ ), 后随饥饿时间的持续初次摄食强度逐渐降低且显著低于正常摄食组 ( $P < 0.05$ ) (表 2)。

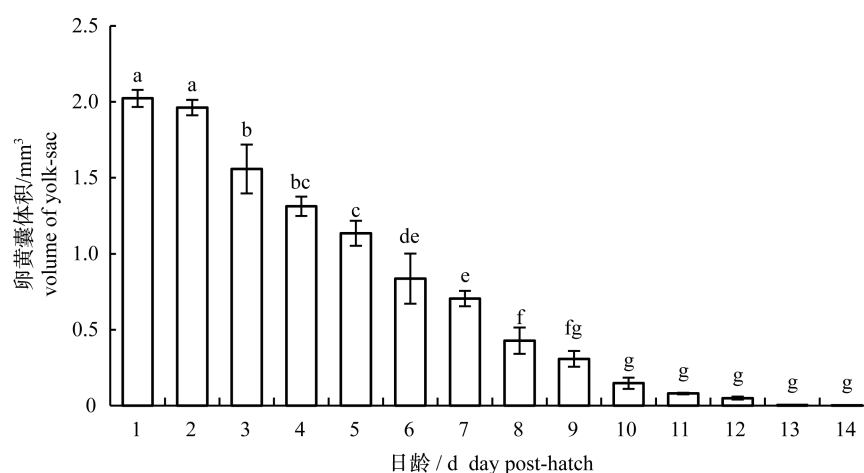


图 1 胭脂鱼仔鱼随日龄的增加卵黄囊体积的变化

柱形图上的不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

Fig. 1 The volume of yolk-sac in *M. asiaticus* larvae in relation to age

Bars without a common letter indicate a significant different ( $P < 0.05$ )

表 1 不同饥饿期间胭脂鱼仔鱼摄食率的变化

Tab. 1 Changes in feeding rates of *M. asiaticus* larvae during different starvation periods

	日龄/d day post-hatch											
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
饥饿 (S) starved group	$33.33 \pm 8.82$	$70.00 \pm 11.5$	$70.00 \pm 5.77$	$83.33 \pm 8.82$	100	100	100	100	100	100	100	100
投喂 (C) feeding group	$33.33 \pm 8.82$	$83.33 \pm 8.82$	$96.67 \pm 3.33$	100	100	100	100	100	100	100	100	100

	日龄/d day post-hatch											
	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
饥饿 (S) starved group	$96.67 \pm 3.33$	$96.67 \pm 3.33$	100	100	$96.67 \pm 3.33$	$96.67 \pm 3.33$	$76.67 \pm 8.82$	$60.00 \pm 5.77$	$43.33 \pm 8.82$	$40.00 \pm 5.77$	$6.67 \pm 3.33$	
投喂 (C) feeding group	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	

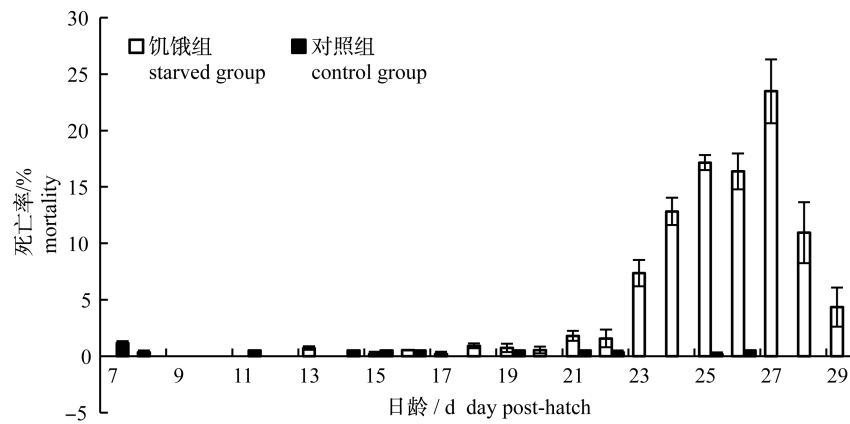


图2 饥饿对胭脂鱼仔鱼死亡率的影响

Fig.2 Effects of starving on mortality of *M. asiaticus* larvae

表2 不同饥饿期间胭脂鱼仔鱼摄食强度的变化

Tab.2 Changes in feeding intensity of *M. asiaticus* larvae during different starvation periods

	日龄/d day post-hatch												个/h, mean $\pm$ SE
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
饥饿(S)	2.38 $\pm$ 0.71	5.39 $\pm$ 1.02	5.35 $\pm$ 1.14	9.24 $\pm$ 0.51	15.33 $\pm$ 1.88*	19.60 $\pm$ 1.67*	22.02 $\pm$ 3.51*	18.97 $\pm$ 1.22*	17.17 $\pm$ 0.81	17.10 $\pm$ 1.06*	17.00 $\pm$ 1.54*	17.71 $\pm$ 1.21*	
投喂(C)	2.38 $\pm$ 0.91	6.06 $\pm$ 0.54	8.35 $\pm$ 0.84	9.57 $\pm$ 0.85	10.65 $\pm$ 0.53	8.83 $\pm$ 1.29	10.03 $\pm$ 1.36	13.09 $\pm$ 1.44	16.41 $\pm$ 1.00	23.20 $\pm$ 0.91	21.57 $\pm$ 1.35	24.25 $\pm$ 2.16	

	日龄/d day post-hatch										
	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
饥饿(S)	15.87 $\pm$ 1.72*	14.79 $\pm$ 1.06	12.50 $\pm$ 0.60	13.15 $\pm$ 1.26	13.23 $\pm$ 1.89	13.82 $\pm$ 1.02	12.42 $\pm$ 0.84*	11.75 $\pm$ 1.62*	7.93 $\pm$ 1.45*	6.40 $\pm$ 1.81*	0.40 $\pm$ 0.31*
投喂(C)	23.17 $\pm$ 0.98	17.43 $\pm$ 0.95	16.52 $\pm$ 1.07	17.19 $\pm$ 0.68	18.71 $\pm$ 3.53	16.79 $\pm$ 1.99	18.35 $\pm$ 1.60	18.51 $\pm$ 0.62	18.48 $\pm$ 1.57	19.39 $\pm$ 1.08	26.20 $\pm$ 5.25

注: \* 表示饥饿组(S)与投喂组(C)之间差异显著( $P < 0.05$ )

Notes: \* denotes a significant difference in values between starved group(S) and feeding group(C)

## 2.2 饥饿仔鱼行为及胸角特征

15日龄时,部分胭脂鱼饥饿仔鱼出现头下尾上、身体失衡的悬浮现象;18日龄时,仔鱼反应迟钝,悬浮现象更为明显,约1/3个体平躺于水族箱底。随饥饿时间的延长,鱼体更为消瘦,胸部和腹部凹入,使肩带外突形成胸角。仔鱼在PNR前后,平躺沉底现象更为普遍,身体消瘦,头大,背鳍和臀鳍均未分化,鳔变小且未分室,肠管变细变直,心博缓慢,胸角特征进一步明显和尖锐(图版)。

## 2.3 延迟首次投喂对胭脂鱼仔鱼生长能力的影响

随着饥饿时间的延长,胭脂鱼仔鱼的全长呈先增加后降低的趋势,湿重和干重显著下降,含水率明显增加( $P < 0.05$ )(表3)。饥饿结束时,D1、D3、D5、D7、D9和D11组仔鱼干重分别比饥饿前

下降了8.25%、15.55%、24.76%、31.67%、38.20%和47.63%。从表4可见,实验结束时(29日龄),D1和D3组仔鱼全长、湿重和干重均与D0组无显著性差异( $P > 0.05$ ),表现为完全补偿生长;而D5、D7、D9和D11组仔鱼均显著低于D0组水平( $P < 0.05$ ),表现为部分补偿生长效应。胭脂鱼仔鱼各处理组在7~19日龄和7~29日龄期间,全长特定生长率和体重特定生长率均随饥饿时间的延长而显著下降( $P < 0.05$ ),但19~29日龄的变化趋势却刚好相反,随饥饿时间的延长而显著增加( $P < 0.05$ )(表5)。

## 2.4 延迟首次投喂对胭脂鱼仔鱼消化酶活性的影响

胭脂鱼仔鱼的胰蛋白酶和淀粉酶活性在饥饿1~3d后显著下降( $P < 0.05$ ),饥饿3~7d后降

至最低,胰蛋白酶和淀粉酶活性最低点分别为(1.92±0.26)U和(8.18±1.01)U;脂肪酶活性在饥饿1~7d(除5d外)总体呈现下降趋势,但无显著性差异( $P>0.05$ ,表3)。随着饥饿时间的延长胰蛋白酶活性在饥饿9~11d显著上升( $P<0.05$ );脂肪酶活性则从饥饿第7天[(2.09±0.15)U]至9天[(7.62±0.36)U]急剧上升后保持稳定( $P<0.05$ )(表3)。

恢复投喂后,19日龄胭脂鱼仔鱼的胰蛋白酶和淀粉酶活性迅速升高,脂肪酶活性显著下降( $P<0.05$ ,表4)。胰蛋白酶活性无论在19日龄还是29日龄时,均随饥饿时间的延长呈先逐步增加后下降的趋势;而19日龄时淀粉酶活性变化趋势与其相反,随饥饿时间的延长呈先下降后上升的趋势;29日龄时的脂肪酶和淀粉酶活性则随饥饿时间的延长逐渐上升(表4)。

表3 延迟首次投喂后胭脂鱼仔鱼生长及3种消化酶活性的变化  
Tab.3 The change of growth and three digestive enzymes of *M. asiaticus* larvae with different delayed first feeding time

	mean ± SE						
	D0	D1	D3	D5	D7	D9	D11
全长/mm total length	13.59 ± 0.12 <sup>b</sup>	13.62 ± 0.22 <sup>b</sup>	13.77 ± 0.30 <sup>ab</sup>	14.16 ± 0.08 <sup>a</sup>	13.73 ± 0.09 <sup>ab</sup>	13.68 ± 0.10 <sup>ab</sup>	13.55 ± 0.07 <sup>b</sup>
湿重/mg body weight	9.89 ± 0.10 <sup>a</sup>	10.13 ± 0.24 <sup>a</sup>	10.08 ± 0.22 <sup>a</sup>	9.89 ± 0.16 <sup>a</sup>	9.12 ± 0.17 <sup>b</sup>	8.03 ± 0.28 <sup>c</sup>	7.38 ± 0.21 <sup>d</sup>
干重/mg dry weight	1.74 ± 0.02 <sup>a</sup>	1.59 ± 0.03 <sup>ab</sup>	1.47 ± 0.05 <sup>b</sup>	1.31 ± 0.05 <sup>c</sup>	1.19 ± 0.03 <sup>cd</sup>	1.07 ± 0.07 <sup>d</sup>	0.92 ± 0.06 <sup>e</sup>
含水率/% moisture content	81.99 ± 0.25 <sup>c</sup>	82.68 ± 0.37 <sup>c</sup>	84.56 ± 0.19 <sup>b</sup>	85.71 ± 0.47 <sup>ab</sup>	85.59 ± 0.22 <sup>ab</sup>	85.66 ± 0.22 <sup>ab</sup>	86.54 ± 0.79 <sup>a</sup>
胰蛋白酶/(U/g) trypsin	3.23 ± 0.63 <sup>a</sup>	3.44 ± 0.47 <sup>a</sup>	2.89 ± 0.36 <sup>c</sup>	2.67 ± 0.25 <sup>c</sup>	1.92 ± 0.26 <sup>c</sup>	2.42 ± 0.35 <sup>c</sup>	4.46 ± 0.52 <sup>b</sup>
脂肪酶/(U/g) lipase	3.22 ± 0.77 <sup>bc</sup>	3.51 ± 0.61 <sup>bc</sup>	2.05 ± 0.32 <sup>c</sup>	4.26 ± 1.10 <sup>bc</sup>	2.10 ± 0.15 <sup>c</sup>	7.62 ± 0.36 <sup>a</sup>	5.49 ± 0.71 <sup>ab</sup>
淀粉酶/(U/g) amylase	22.34 ± 0.59 <sup>a</sup>	24.55 ± 0.58 <sup>a</sup>	18.02 ± 0.54 <sup>b</sup>	16.11 ± 0.67 <sup>b</sup>	8.18 ± 1.01 <sup>d</sup>	9.68 ± 0.39 <sup>cd</sup>	10.94 ± 1.31 <sup>c</sup>

注:D0表示对照组,D1、D3、D5、D7、D9、D11分别表示饥饿1、3、5、7、9和11d处理组。同一时间每行上标不同字母不同表示差异显著( $P<0.05$ )

Notes:D0 Denotes control group and D1, D3, D5, D7, D9, D11 denote the groups whose starvation for 1, 3, 5, 7, 9, 11 d respectively; Values at same sample time in each row not sharing a common superscript are significantly different( $P<0.05$ )

表4 延迟首次投喂后(19、29日龄)胭脂鱼仔鱼生长及3种消化酶活性的变化  
Tab.4 The change of growth and three digestive enzymes of *M. asiaticus* larvae with different delayed first time(19, 29 days old)

	mean ± SE						
	19日龄 19 dph						
	D0	D1	D3	D5	D7	D9	D11
全长/mm total length	15.92 ± 0.43 <sup>a</sup>	15.62 ± 0.08 <sup>a</sup>	15.69 ± 0.16 <sup>a</sup>	14.60 ± 0.20 <sup>b</sup>	13.49 ± 0.13 <sup>c</sup>	13.17 ± 0.16 <sup>c</sup>	12.49 ± 0.11 <sup>d</sup>
湿重/mg body weight	28.89 ± 1.48 <sup>a</sup>	27.40 ± 0.74 <sup>ab</sup>	25.59 ± 0.40 <sup>b</sup>	21.35 ± 0.58 <sup>c</sup>	14.13 ± 0.19 <sup>d</sup>	10.29 ± 0.46 <sup>e</sup>	8.05 ± 0.39 <sup>f</sup>
干重/mg dry weight	4.64 ± 0.17 <sup>a</sup>	4.25 ± 0.21 <sup>b</sup>	3.97 ± 0.19 <sup>b</sup>	3.16 ± 0.08 <sup>c</sup>	2.00 ± 0.11 <sup>d</sup>	1.39 ± 0.07 <sup>e</sup>	0.83 ± 0.12 <sup>f</sup>
含水率/% moisture content	83.21 ± 0.32 <sup>d</sup>	83.74 ± 0.04 <sup>cd</sup>	83.80 ± 0.05 <sup>cd</sup>	84.73 ± 0.04 <sup>bc</sup>	85.22 ± 0.04 <sup>b</sup>	85.88 ± 0.30 <sup>b</sup>	87.25 ± 0.93 <sup>a</sup>
胰蛋白酶/(U/g) trypsin	5.55 ± 0.27 <sup>cc</sup>	4.12 ± 0.41 <sup>e</sup>	7.87 ± 0.71 <sup>b</sup>	9.70 ± 0.16 <sup>a</sup>	6.72 ± 0.75 <sup>bc</sup>	5.47 ± 0.66 <sup>cc</sup>	5.03 ± 0.37 <sup>cc</sup>
脂肪酶/(U/g) lipase	2.00 ± 0.02 <sup>a</sup>	1.45 ± 0.14 <sup>ab</sup>	1.35 ± 0.06 <sup>ab</sup>	1.54 ± 0.16 <sup>ab</sup>	0.89 ± 0.11 <sup>b</sup>	0.89 ± 0.15 <sup>b</sup>	0.79 ± 0.24 <sup>b</sup>
淀粉酶/(U/g) amylase	27.71 ± 0.73 <sup>b</sup>	22.72 ± 2.49 <sup>bc</sup>	16.09 ± 0.87 <sup>d</sup>	18.96 ± 2.01 <sup>cd</sup>	21.62 ± 0.59 <sup>cd</sup>	24.30 ± 2.26 <sup>bc</sup>	35.59 ± 2.83 <sup>a</sup>
	29日龄 29 dph						
	D0	D1	D3	D5	D7	D9	D11
全长/mm total length	18.57 ± 0.02 <sup>a</sup>	18.40 ± 0.11 <sup>a</sup>	18.49 ± 0.13 <sup>a</sup>	17.48 ± 0.05 <sup>b</sup>	16.69 ± 0.12 <sup>c</sup>	15.44 ± 0.09 <sup>d</sup>	15.40 ± 0.03 <sup>d</sup>
湿重/mg body weight	55.18 ± 1.42 <sup>a</sup>	55.26 ± 2.01 <sup>a</sup>	50.88 ± 1.53 <sup>a</sup>	44.43 ± 1.08 <sup>b</sup>	33.64 ± 2.33 <sup>c</sup>	25.04 ± 0.79 <sup>d</sup>	22.05 ± 0.78 <sup>d</sup>
干重/mg dry weight	9.08 ± 0.48 <sup>a</sup>	8.57 ± 0.10 <sup>a</sup>	8.74 ± 0.31 <sup>a</sup>	6.94 ± 0.30 <sup>b</sup>	5.64 ± 0.39 <sup>c</sup>	4.17 ± 0.37 <sup>d</sup>	3.93 ± 0.12 <sup>d</sup>
含水率/% moisture content	82.65 ± 0.15 <sup>a</sup>	82.62 ± 0.17 <sup>a</sup>	82.55 ± 0.06 <sup>a</sup>	82.50 ± 0.06 <sup>a</sup>	82.54 ± 0.06 <sup>a</sup>	82.63 ± 0.17 <sup>a</sup>	82.89 ± 0.12 <sup>b</sup>
胰蛋白酶/(U/g) trypsin	6.21 ± 0.63 <sup>b</sup>	6.13 ± 0.58 <sup>b</sup>	8.84 ± 0.90 <sup>a</sup>	7.13 ± 0.58 <sup>a</sup>	4.95 ± 0.15 <sup>bc</sup>	4.58 ± 0.21 <sup>c</sup>	3.28 ± 0.34 <sup>c</sup>
脂肪酶/(U/g) lipase	0.62 ± 0.05 <sup>c</sup>	0.78 ± 0.17 <sup>b</sup>	0.70 ± 0.08 <sup>bc</sup>	1.00 ± 0.16 <sup>b</sup>	1.47 ± 0.20 <sup>a</sup>	1.31 ± 0.09 <sup>ab</sup>	1.02 ± 0.02 <sup>b</sup>
淀粉酶/(U/g) amylase	10.50 ± 0.37 <sup>b</sup>	10.29 ± 1.01 <sup>b</sup>	11.79 ± 1.65 <sup>b</sup>	16.27 ± 3.56 <sup>ab</sup>	16.38 ± 1.81 <sup>ab</sup>	17.58 ± 1.42 <sup>ab</sup>	20.39 ± 2.50 <sup>a</sup>

注:D0表示对照组,D1、D3、D5、D7、D9、D11分别表示饥饿1、3、5、7、9和11d处理组。同一时间每行上标不同字母不同表示差异显著( $P<0.05$ )

Notes:D0 Denotes control group and D1, D3, D5, D7, D9, D11 denote the groups whose starvation for 1, 3, 5, 7, 9, 11 d respectively; Values at same sample time in each row not sharing a common superscript are significantly different( $P<0.05$ )

表 5 延迟首次投喂后胭脂鱼仔鱼的体质量、全长特定生长率的变化  
**Tab.5 The change of the specific growth rate of body weight and full-length in *M. asiaticus* larvae with different delayed first time**

	全长特定生长率/(mm/d) total length specific growth rate						
	D0	D1	D3	D5	D7	D9	D11
7~19 日龄 7-19 dph	1.41 ± 0.12 <sup>a</sup>	1.26 ± 0.12 <sup>a</sup>	1.30 ± 0.19 <sup>a</sup>	0.5 ± 0.11 <sup>b</sup>	0.03 ± 0.07 <sup>c</sup>	-0.17 ± 0.21 <sup>c</sup>	-0.61 ± 0.10 <sup>d</sup>
7~29 日龄 7-29 dph	1.47 ± 0.06 <sup>a</sup>	1.43 ± 0.07 <sup>a</sup>	1.45 ± 0.09 <sup>a</sup>	1.20 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.99 ± 0.08 <sup>c</sup>	0.63 ± 0.04 <sup>d</sup>	0.62 ± 0.05 <sup>d</sup>
19~29 日龄 19-29 dph	1.55 ± 0.27 <sup>c</sup>	1.64 ± 0.01 <sup>bc</sup>	1.64 ± 0.07 <sup>bc</sup>	1.80 ± 0.11 <sup>abc</sup>	2.13 ± 0.16 <sup>a</sup>	2.03 ± 0.12 <sup>ab</sup>	2.09 ± 0.09 <sup>a</sup>
	体质量特定生长率/(mg/d) weight specific growth rate						
	D0	D1	D3	D5	D7	D9	D11
7~19 日龄 7-19 dph	8.89 ± 0.59 <sup>a</sup>	8.47 ± 0.55 <sup>a</sup>	7.90 ± 0.39 <sup>ab</sup>	6.39 ± 0.49 <sup>b</sup>	2.95 ± 0.54 <sup>c</sup>	0.29 ± 0.38 <sup>d</sup>	-1.75 ± 0.83 <sup>e</sup>
7~29 日龄 7-29 dph	7.80 ± 0.33 <sup>a</sup>	7.80 ± 0.40 <sup>a</sup>	7.43 ± 0.15 <sup>a</sup>	6.82 ± 0.19 <sup>a</sup>	5.53 ± 0.55 <sup>b</sup>	4.21 ± 0.38 <sup>c</sup>	3.63 ± 0.09 <sup>c</sup>
19~29 日龄 19-29 dph	6.49 ± 0.70 <sup>d</sup>	7.01 ± 0.45 <sup>cd</sup>	6.87 ± 0.16 <sup>cd</sup>	7.33 ± 0.49 <sup>bcd</sup>	8.62 ± 0.57 <sup>abc</sup>	8.91 ± 0.63 <sup>ab</sup>	10.09 ± 0.82 <sup>a</sup>

注:D0 表示对照组,D1、D3、D5、D7、D9 和 D11 分别表示延迟投喂 1、3、5、7、9 和 11 d 处理组。同一时间每行上标不同字母不同表示差异显著( $P < 0.05$ )

Notes:D0 Denotes control group and D1, D3, D5, D7, D9, D11 denote the groups whose starvation for 1, 3, 5, 7, 9, 11 d respectively; Values at same sample time in each raw not sharing a common superscript are significantly different( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

#### 3.1 饥饿对胭脂鱼仔鱼摄食和死亡率的影响

鱼类的初次摄食时间和 PNR 主要与卵子质量、卵黄吸收率和温度有关<sup>[18]</sup>。Shan 等<sup>[19]</sup>对 51 种鱼的初次摄食时间和 PNR 做了比较,认为绝大多数种类在水温 22~32 °C 条件下,出膜 1~3 d 开口,PNR 出现在卵黄耗尽后 2 d 或更短时间;而有些种类在 6~21 °C 条件下 4~8 d 开口,在卵黄耗尽后 3~8 d 达 PNR。依据本实验的结果,胭脂鱼仔鱼 PNR 出现在卵黄耗尽后 13 d,具有摄食能力的时间长达 19 d,这比绝大多数淡水或海水鱼类要长<sup>[19]</sup>,也长于同为亚口鱼科的刀项亚口鱼(*Xyrauchen texanus*)的抗饥饿能力(其在 18 °C 水温条件下,不可逆期为孵化后的 19~23 d)<sup>[20]</sup>,这可能与初孵胭脂鱼仔鱼较大的个体[(6.48 ± 0.42) mg, (10.06 ± 0.37) mm]和卵黄囊体积(2.02 mm<sup>3</sup>)有关,可能是其在长期进化过程中对环境饵料缺失的适应性策略之一。

由于鱼类在发育早期阶段各项功能系统发育并不完善,饥饿可导致其消化功能和营养状况迅速恶化,从而诱导仔鱼死亡<sup>[19-20]</sup>。本实验中,饥饿仔鱼在抵近 PNR 时,死亡率急剧上升(图 2)。在 27 日龄时,累计死亡率达 84.71%,且胸角特征明显(图版)。从不同饥饿程度仔鱼摄食强度的变化式可见,胭脂鱼仔鱼的摄食强度在一定时间范围内随饥饿时间的延长而增加,且显著高于正常摄食组( $P < 0.05$ )(表 2)。这可能是因

为饥饿刺激使胭脂鱼仔鱼的摄食强度增强,是物种对饥饿的一种适应性生态反应。这与大西洋鲱(*Clupea harengus*)的研究结果相似<sup>[21]</sup>。

#### 3.2 延迟首次投喂对胭脂鱼仔鱼生长能力的影响

当食物短缺时,仔鱼的全长和体质量都会受到不同程度的影响<sup>[4]</sup>。大西洋鳕(*Gadus morhua*)仔鱼随饥饿时间的延长,体质量显著下降,但体长与对照组无显著差异<sup>[22]</sup>;鲟(*Acipenser baeri*)和南方鲇(*Silurus meridionalis*)仔鱼随饥饿时间的延长,体长和体质量均低于对照组,但体质量的变化大于体长的变化<sup>[23-24]</sup>。本研究发现,随饥饿时间的延长,各处理组全长呈先增加后降低的趋势,体质量则在饥饿 3~11 d 显著低于对照组水平(D0)(表 3)。可见,胭脂鱼仔鱼面临一定程度的饥饿胁迫时,也存在着不依赖体质量变化的全长生长,其全长生长优于体质量增长,这可能有利于提高其游泳能力,以增强摄食和避敌,进而提高存活率。

大量研究发现,鱼类的补偿生长不仅与其种类相关,而且还受到温度、食性、饥饿时间等因素的影响<sup>[25]</sup>。本研究发现,在恢复投喂后,胭脂鱼仔鱼在不同饥饿处理时间下的补偿生长情况不同,饥饿 1~3 d 仔鱼具有完全补偿生长效应,而饥饿 5~11 d 仔鱼只有部分补偿生长效应(表 4),因此,在胭脂鱼仔鱼的养殖生产中,建议首次投喂时间应在出膜后 7~10 d。此外,本研究还发现 19~29 日龄仔鱼的体质量特定生长率与 7~19 日龄和 7~29 日龄仔鱼的体质量特定生长率

的变化趋势相反(表5),暗示胭脂鱼饥饿仔鱼在重新获得食物的较短时间内呈现一个快速生长期,这与 Ali 等<sup>[26]</sup>认为在一定范围内,仔鱼的饥饿时间与随后的生长率成正相关类似,但其机理还需进一步研究。

### 3.3 延迟首次投喂对胭脂鱼仔鱼消化酶活性的影响

鱼类在整个进化史上都不可避免的会面临饥饿胁迫,但由于不同鱼类栖息环境及自身特性的差异,逐渐形成了不同的生理应对策略<sup>[27]</sup>。大量研究发现,鱼类(特别是仔鱼阶段)会通过改变消化酶活性来适应饥饿胁迫<sup>[28]</sup>。本研究结果显示,饥饿1~7 d 仔鱼的胰蛋白酶、脂肪酶和淀粉酶活性均呈下降趋势(表3),这一方面可能是由于初次摄食仔鱼的消化器官发育不健全,即使遭受短期饥饿也会导致消化器官发生实质性的变化,如消化腺上皮细胞的萎缩等;另一方面,仔鱼在饥饿状态下,消化道无食物蠕动的机械刺激,也没有视觉、嗅觉等感官刺激,从而导致消化腺分泌的消化酶量迅速减少。但随着饥饿时间的延长,饥饿9~11 d 仔鱼胰蛋白酶和脂肪酶活性显著上升(表3),说明胭脂鱼仔鱼在极端饥饿胁迫下,机体可能通过上调自身各种酶活性,使代谢发生适应性改变,以满足各项生理的能量需求,是对饥饿的适应性策略。这种现象在凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)、牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)和虎鲨(*Panaceas polyuranodon*)<sup>[29-31]</sup>等饥饿研究中也发现。

消化酶活性既可反映不同鱼种的摄食能力、摄食类型,也可反映出鱼类对营养物质的选择性吸收倾向<sup>[32]</sup>。本研究发现,较短的恢复投喂后(19日龄时),胰蛋白酶活性随饥饿时间的延长,先显著上升后逐渐下降;淀粉酶活性则相反,呈先下降后上升趋势(表4)。暗示胭脂鱼饥饿仔鱼经过较短的恢复期后,短期饥饿仔鱼(饥饿1~5 d),可能通过较高的脂肪酶和胰蛋白酶活性以增强对蛋白质和脂质的利用;而经历较长饥饿期的仔鱼(饥饿7~11 d)可能更倾向对碳水化合物化合物的利用。在29日龄时,脂肪酶和淀粉酶活性随饥饿时间的延长显著上升( $P < 0.05$ )(表4),表明胭脂鱼饥饿仔鱼在经历较长恢复期后,饥饿时间越长越倾向于对脂类和碳水化合物化合物的利用。这也说明不同饥饿程度仔鱼在不同恢复时间其消化酶

的恢复策略并不一致,其内在机制有待进一步研究。

### 参考文献:

- [1] Iguchi K, Mizuno N. Early starvation limits survival in amphidromous fishes[J]. Journal of Fish Biology, 1999, 54(4): 705-712.
- [2] Shoji J, Aoyama M, Fujimoto H, et al. Susceptibility to starvation by piscivorous Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* (Scombridae) larvae at first feeding[J]. Fisheries Science, 2002, 68(1): 59-64.
- [3] Leggett W C, Deblois E. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? [J]. Netherlands Journal of Sea Research, 1994, 32(2): 119-134.
- [4] Han D, Huang S S Y, Wang W F, et al. Starvation reduces the heat shock protein responses in white sturgeon larvae [J]. Environmental Biology of Fishes, 2012, 93(3): 333-342.
- [5] Gwak W S, Seikai T, Tanaka M. Evaluation of starvation status of laboratory reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* larvae and juveniles based on morphological and histological characteristics[J]. Fisheries Science, 1999, 65(3): 339-346.
- [6] McCue M D. Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2010, 156(1): 1-18.
- [7] Krogdahl Å, Marie Bakke-McKellep A. Fasting and refeeding cause rapid changes in intestinal tissue mass and digestive enzyme capacities of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2005, 141(4): 450-460.
- [8] 邓中舜,余志堂,赵燕,等.三峡水利枢纽对长江白鲟和胭脂鱼影响的评价及资源保护的研究[C]//长江三峡工程对生态与环境的影响及其对策研究论文集.北京:科学出版社,1987:42-52.
- [9] 汪松,乐佩琦,陈宜瑜.中国濒危动物红皮书-鱼类[M].北京:科学出版社,2003:1-251.
- [10] 张涛,庄平,章龙珍,等.胭脂鱼早期生活史行为发育[J].中国水产科学,2002,7(3):215-219.
- [11] 殷名称.鱼类生态学[M].北京:中国农业出版社,1995.

- [12] 鲍宝龙,苏锦祥,殷名称. 延迟投饵对真鲷、牙鲆仔鱼早期阶段摄食、存活及生长的影响[J]. 水产学报,1998,22(1):33-38.
- [13] Blaxter J H S, Hemple G. The influence of egg size on herring larvae *Clupea harengus* [J]. Cons Perm Int Explor Mer, 1963, 28: 211-240.
- [14] Zeng L Q, Li F J, Li X M, et al. The effects of starvation on digestive tract function and structure in juvenile southern catsh (*Silurus meridionalis* Chen). Comparative Biochemistry and Physiology, 2012, 162A: 200-211.
- [15] German D P, Bittong R A. Digestive enzyme activities and gastrointestinal fermentation in wood-eating catfishes [J]. Journal of Comparative Biochemistry B, 2009, 179(8): 1025-1042.
- [16] Debnath D, Pal A K, Sahu N P, et al. Digestive enzymes and metabolic profile of *Labeo rohita* fingerling fed diets with different crude protein levels [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2007, 146(1): 107-114.
- [17] Iijima N, Tanaka S, Ota Y. Purification and characterization of bile salt-activated lipase from the hepatopancreas of red sea bream, *Pagrus major* [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 1998, 18(1): 59-69.
- [18] Peña R, Dumas S. Effect of delayed first feeding on development and feeding ability of *Paralabrax maculatofasciatus* larvae [J]. Journal of Fish Biology, 2005, 67(3): 640-651.
- [19] Shan X, Quan H, Dou S. Effects of delayed first feeding on growth and survival of rock bream (*Oplegnathus fasciatus*) larvae [J]. Aquaculture, 2008, 277(1): 14-23.
- [20] Papoulias D, Minckley W L. Food limited survival of larval razorback sucker, *Xyrauchen texanus*, in the laboratory [J]. Environmental Biology of Fishes, 1990, 29(1): 73-78.
- [21] 殷名称. 北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食能力和生长[J]. 海洋与湖沼, 1991, 22(6): 554-560.
- [22] Zhao Y, Chen Y, Brown J A. Impacts of egg and larval size on survival and growth of Atlantic cod under different feeding conditions [J]. Journal of Fish Biology, 2001, 59(3): 569-581.
- [23] Gisbert E, Williot P. Larval behaviour and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) larvae under small scale hatchery production [J]. Aquaculture, 1997, 156(1): 63-76.
- [24] 张怡,曹振东,付世建. 延迟首次投喂对南方鲇 (*Silurus meridionalis* Chen) 仔鱼身体含能量、体长及游泳能力的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 1161-1167.
- [25] McDowall R M. Anadromy and homing: two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? [J]. Fish and Fisheries, 2001, 2(1): 78-85.
- [26] Ali M, Nicieza A, Wootton R J. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression [J]. Fish and Fisheries, 2003, 4(2): 147-190.
- [27] Bar N, Volkoff H. Adaptation of the physiological, endocrine, and digestive system functions to prolonged food deprivation in fish [M]. Comparative Physiology of Fasting, Starvation, and Food Limitation, 2012: 69-89.
- [28] Furné M, García-Gallego M, Hidalgo M C, et al. Effect of starvation and refeeding on digestive enzyme activities in sturgeon (*Acipenser naccarii*) and trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2008, 149(4): 420-425.
- [29] 孟庆武,张秀梅,张沛东,等. 饥饿对凡纳滨对虾仔虾摄食行为和消化酶活力的影响[J]. 海洋水产研究, 2006, 27(5): 44-50.
- [30] Bolasina S, Pérez A, Yamashita Y. Digestive enzymes activity during ontogenetic development and effect of starvation in Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* [J]. Aquaculture, 2006, 252(2): 503-515.
- [31] 郑曙明,王燕妮,聂迎霞,等. 虎鲨饥饿后的补偿生长及淀粉酶活性研究[J]. 华中农业大学学报, 2003, 22(5): 483-487.
- [32] Debnath D, Pal A K, Sahu N P, et al. Digestive enzymes and metabolic profile of *Labeo rohita* fingerlings fed diets with different crude protein levels [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2007, 146(1): 107-114.



## Effects of delayed first feeding on the growth, feeding and activities of digestive enzyme of the *Myxocyprinus asiaticus* larvae

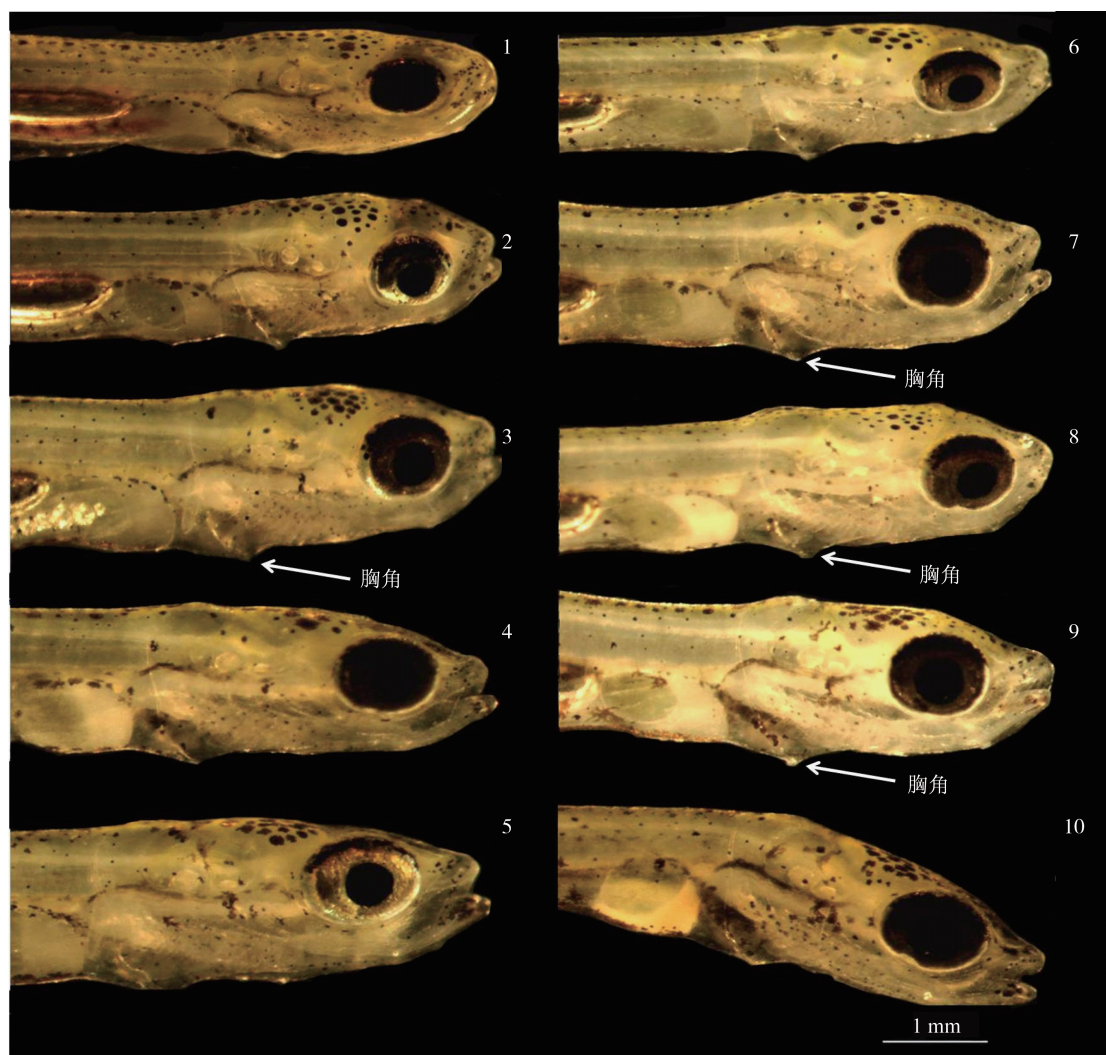
WANG Chuan, JIN Li, LIU Xiaolei, PU Deyong, LI Xiuming, LI Ping,  
WANG Zhijian, ZHANG Yaoguang\*

(Key Laboratory of Freshwater Fish Reproduction and Development, Ministry of Education,  
School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China)

**Abstract:** To investigate the effects of different starvation periods on the growth capacity, feeding and activities of digestive enzyme of the *Myxocyprinus asiaticus* larvae under the condition of water temperature ( $19 \pm 0.5$ ) °C, two experiments were performed. The first one was a controlled experiment with one complete starvation group (S) and one normal feeding group (C). The second was the delayed first feeding experiment along with the initial feeding time groups: 0 (control group), 1, 3, 5, 7, 9 and 11 delayed days groups, denoted as D0, D1, D3, D5, D7, D9 and D11. The total experimental period lasted 29 days. Results showed that: (1) Since hatching, larvae's first feeding was on the 7th day, and the yolk was exhausted on the 14th day, while PNR (the point of no return) appeared on the 27th day, with conspicuous pectoral angle characteristics and significant increase in mortality around the PNR. (2) After refeeding, compared to the control group, the D1 and D3 groups showed no significant difference in body weight, indicating a complete compensation effect. (3) During the 1th to the 7th day starving process, the trypsin and amylase enzyme activity decreased significantly ( $P < 0.05$ ), while when prolonging the starvation time to 9 and 11 days, the lipase and trypsin enzyme activity rose significantly ( $P < 0.05$ ). After refeeding, with starvation time lasting, to the 19th day larvae, the trypsin activity significantly increased and then gradually decreased, but indicated the opposite trend on the amylase activity, to the 29th day larvae, and both of lipase and amylase showed a significant upward trend. To sum up, our results indicated that starvation can cause significant changes of *M. asiaticus* in the larvae growth, feeding and digestive enzymes, along with different compensatory growth mechanism after various starvation time periods. After recovering feeding, the digestive enzymes recovery strategy is not consistent for larvae are with different starvation time. Totally, larvae are inclined to use the small carbohydrates along with starvation time lasting. But the inherent mechanism needs further study.

**Key words:** *Myxocyprinus asiaticus*; larvae; delayed first feeding; growth; feeding; activities of digestive enzyme

**Corresponding author:** ZHANG Yaoguang. E-mail: zhangyg@swu.edu.cn



图版 胭脂鱼饥饿仔鱼胸角特征

1. 18 日龄仔鱼; 2. 20 日龄仔鱼; 3. 22 日龄仔鱼; 4. 23 日龄仔鱼; 5. 24 日龄仔鱼; 6. 25 日龄仔鱼; 7. 26 日龄仔鱼; 8. 27 日龄仔鱼 (不可逆点期); 9. 28 日龄仔鱼; 10. 29 日龄仔鱼

**Plate Pectoral angles of the unfed larvae of *M. asiaticus***

1. 18 dph larvae; 2. 20 dph larvae; 3. 22 dph larvae; 4. 23 dph larvae; 5. 24 dph larvae; 6. 25 dph larvae; 7. 26 dph larvae; 8. 27 dph larvae (PNR); 9. 28 dph larvae; 10. 29 dph larvae