

高温—最佳温度循环对褐牙鲈生长、能量分配和身体成分的影响

李洁, 黄国强*, 张秀梅, 韦柳枝, 唐夏

(中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003)

摘要: 环境温度短周期波动对鱼类的生长和能量代谢有重要影响, 实验在室内可控条件下, 对褐牙鲈幼鱼在经历高温—最佳温度循环的生长与能量分配进行了研究。在为期 40 d 的实验中, 驯养于 20 °C 的褐牙鲈幼鱼在每个为期 10 d 的循环中分别经历 0 d(H₀)、2 d(H₂)、4 d(H₄)、6 d(H₆) 和 8 d(H₈) 的 26.5 °C 高温胁迫后, 剩余的天数恢复到最佳温度(20 °C)下养殖。实验结束时, 经历不同天数高温胁迫的各处理组的褐牙鲈幼鱼以干重、湿重、蛋白质和能量表示的鱼体重均显著小于对照组(H₀)。实验期间摄食量少和分配于生长的能量减少是导致经历高温胁迫的处理生长减慢的主要原因。经历高温胁迫的处理组的摄食量都显著低于对照组, 但摄食率、消化率以及饲料转化效率都与对照组无明显差异。经受高温处理的 H₂、H₄ 和 H₆ 组分配于生长的能量与对照组没有显著差异, 但 H₄ 组的能量损失于粪便最多, H₆ 组的能量损失于排泄的比例最高。H₈ 组褐牙鲈幼鱼个体分配于生长的能量比例显著低于其他处理, 代谢消耗的能量比例显著高于其他处理。经历不同温度循环处理的褐牙鲈幼鱼单位体重日摄食能与对照组相比没有显著差异, 但分配于生长的能量却显著低于对照组。结果表明, 褐牙鲈幼鱼对高温—最佳温度循环的适应能力较差, 生长受到温度周期波动的抑制。

关键词: 褐牙鲈; 温度波动; 补偿生长; 摄食; 饲料转化效率

中图分类号: Q 178.1; S 917.4

文献标识码: A

水温是最重要的外界因素之一, 直接影响到水生动物的生长、繁殖、发育、摄食、代谢、存活以及分布等生命过程。由于自然界存在季节更替或环境条件变化, 鱼类生活的环境温度经常出现节律性或突发性的变动。而大多数对水生动物学的实验研究都是在实验室恒温条件下进行的。因而, 实验室恒温条件下所得到实验结果, 是否完全符合自然状况下的真实情况, 一直受到人们的质疑^[1]。许多生长模型与实际观测结果相比, 也存在着许多不相符合的地方^[2-3], 这都可能与恒温条件下得到的结果与野外实际变温情况下存在的差异有关。在近岸和养殖水体中, 由于季节变动或人类活动的影响, 温度可能产生短期的反复波动。由于温度是影响鱼类生长和能量代谢的最重要环境因子之一, 因此, 研究短周期温度波动对鱼

类的生长和能量分配的影响有助于揭示温度波动对鱼类的影响及其对温度波动的适应机制。

在自然环境中, 鱼类在胁迫后的补偿生长是鱼类适应变动环境的重要生态对策。鱼类在经受饥饿或营养不良胁迫时生长缓慢, 但在解除胁迫后的一定时间内获得补偿生长^[4-7], 通过饥饿—饱食循环周期可使鱼类获得超补偿生长^[8-9]。有关鱼类营养胁迫后的补偿生长研究结果为某些种类降低养殖过程中的饲料成本或劳动力成本提供了可能。一些鱼类经历低温或高温胁迫后可获得完全补偿生长^[10-13], 为温带或寒带地区某些养殖种类在冬季培育幼鱼降低能源成本提供了潜在的可能, 并使放养时机的选择可能更加灵活。但能否可以通过温度胁迫的循环操作获得完全或超补偿生长以提高养殖系统的温度控制效率尚未见报

收稿日期:2009-11-20 修回日期:2010-05-16

资助项目:国家自然科学基金项目(30600462); 国家支撑计划课题(2006037029019); 中国水产科学院渔业环境与养殖生态重点实验室开放课题

通讯作者:黄国强, E-mail: hgqhugh@yahoo.com.cn

道。鱼类对胁迫的承受能力有限,超出其承受范围,动物非但不能恢复体质量,甚至导致持续性生长阻滞^[14-15]。补偿生长过程中鱼体的特殊生长率表现为先上升一段时间后再恢复至正常水平;如果恢复时间太短生长率尚未恢复至正常水平^[16],就不能体现补偿生长效应^[17];反之,恢复生长时间延长,补偿生长效应在一定程度上就被掩盖而不能体现。本文以褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)为研究对象,对其在经不同时间的高温胁迫及最佳温度恢复后的生长情况进行了研究,以期丰富鱼类补偿生长的生理生态学理论提供资料。

1 材料与方 法

1.1 实验用鱼来源及驯化

实验用鱼购于胶南市养殖场,运回实验室后暂养 10 d 使其适应环境。适应期间水温调节为 20 ℃,每天过量投饵(升索牌鲈鲉类配合饲料)2 次(07:00 和 19:00),投饵后 15 min 开始清除残饵和粪便。适应期结束后,挑选大小均匀的健康个体作为实验用鱼。

1.2 实验养殖设施及条件

实验于 2006 年 6 月 13 日至 2006 年 7 月 23 日期间在中国海洋大学水产学院鱼类行为实验室进行。褐牙鲈幼鱼按实验设计密度放入水族箱(80 cm × 50 cm × 35 cm,水体 140 L)养殖,海水温度可由控温设备控制。水族箱为循环水系统,连续充气保持溶解氧在 5.5 mg/L 以上,每 3 天换水 1/2,所用海水用筛绢过滤。天然海水的盐度为 30,pH 值为(7.5 ± 0.3),实验室内光照周期为 14 L:10 D。

1.3 实验设计

实验设置了 5 个处理,经 20 ℃驯化后的褐牙鲈幼鱼在为期 10 d 的单个循环中,分别经历 0 d(H₀)、2 d(H₂)、4 d(H₄)、6 d(H₆)和 8 d(H₈)的 26.5 ℃高温胁迫,然后在最佳温度(20 ℃)养殖剩余的天数。每一处理 3 个重复,每个水族箱放入体重为(12.03 ± 0.08) g 的褐牙鲈幼鱼 10 尾,然后每 10 天称重 1 次,研究高温—最佳温度循环对褐牙鲈幼鱼生长的影响。整个实验持续 40 d。

1.4 样品的收集与测定

挑选实验用鱼的同时对每一处理取样品 3 个,每个样品 6 尾,以分析实验用鱼的初始成分。

实验结束时每一水族箱内所有鱼取作一个样品,分析实验结束时鱼体成分。实验用饲料也取 3 个样品用于分析成分。每次投喂后 15 min 开始收集部分粪便作为测定消化率的样品。

实验过程中鱼的投饵量准确称重,收集的残饵 70 ℃烘干至恒重后称重。由于残饵从投入水中到收集到残饵杯约需 1 h,因此饲料投入到海水中浸泡 1 h 测定其溶失系数,以将残饵重量校正为投喂饲料重量。

所有样品分别称重后,用烘箱在 70 ℃烘干至恒重,计算鱼和饲料的含水量(%)。所有样品用元素分析仪测定氮含量并换算为粗蛋白含量(氮含量 × 6.25,%) ,用索氏抽提法测定粗脂肪含量。样品的能值(kJ/g)用 PARR1281 型氧弹仪测定。每个样品测定 3 次,取平均值作为样品各指标的值。

1.5 数据计算

日生长系数 $DGC = (W_{F2}^{1/3} - W_{F1}^{1/3}) \times 100/40$
式中, W_{F2} 和 W_{F1} 分别为时间 t_2 和 t_1 鱼的体重。

能量收支公式 $C_e = G_e + F_e + U_e + R_e$ 中各项的计算公式如下:

$$C_e = I \times GE_{feed};$$

$$G_e = E_{F2} - E_{F1};$$

$$F_e = C_e \times (100 - DR_E)/100;$$

$$U_e = U_N \times 24.83;$$

$$R_e = C_e - G_e - F_e - U_e。$$

式中, C_e 为摄食能(kJ), G_e 为生长能(kJ), F_e 为排粪能(kJ), U_e 为排泄能(kJ), R_e 为呼吸能(kJ); I 和 GE_{feed} 分别为摄食量和饲料的能值(kJ/g); E_{F2} 和 E_{F1} 分别为时间 t_2 和 t_1 时平均每尾鱼能量含量,其计算方法如下:

$$E_{F2} = W_{F2} \times GE_{F2};$$

$$E_{F1} = W_{F1} \times GE_{F1}。$$

式中, GE_{F1} 和 GE_{F2} 分别为时间 t_2 和 t_1 鱼的能值; U_N 为排泄损失的氮量(g),24.83 指排泄 1 g 氮(以氨的形式)所损失的能量(kJ)。 DR_E 为鱼对饲料能量的消化率,采用酸不溶灰分为内源性指示剂测定,其计算方法如下:

$$DR_E = 100 \times [1 - (GE_{feces}/GE_{feed}) \times (AIA_{feed}/AIA_{feces})]$$

式中, GE_{feces} 和 GE_{feed} 分别为粪便和饲料的能值(kJ/g), AIA_{feed} 和 AIA_{feces} 分别为饲料和粪便中酸不溶灰分含量(%)。

U_N 为排泄损失的氮量(g),计算方法如下:

$$U_N = C_N - G_N - F_N$$

式中, C_N 、 G_N 和 F_N 分别为摄入饲料的氮量(g)、鱼体生长氮量(g)和粪便损失氮量(g),其计算方法分别如下:

$$C_N = I \times N_{\text{feed}};$$

$$G_N = W_{Ft2} \times N_{Ft2} - W_{Ft1} \times N_{Ft1};$$

$$F_N = C_N \times (100 - DR_N)/100.$$

式中, N_{feed} 、 N_{Ft1} 和 N_{Ft2} 分别为饲料氮含量(%),时间 t_1 和时间 t_2 鱼的能值。 DR_N 为鱼对饲料氮的消化率,其计算方法如下:

$$DR_N = 100 \times [1 - (N_{\text{feces}}/N_{\text{feed}}) \times (AIA_{\text{feed}}/AIA_{\text{feces}})].$$

式中, N_{feces} 为粪便氮含量(%).

生长能占摄食能的百分比(G)计算方法为 $100 \times G_e/C_e$,排粪能(F)、排泄能(U)、呼吸能(R)占摄食能的百分比按相同的方法进行计算。

单位体重鱼体每天摄食能 [$FR_e, J/(g \cdot d)$] 的计算方法如下:

$$FR_e = 1000 \times C_e / [(W_{Ft2} + W_{Ft1})/2] / (t_2 - t_1).$$

类似地,对单位体重鱼体每天生长能 [$G_e, J/(g \cdot d)$]、排粪能 [$F_e, J/(g \cdot d)$]、排泄能

[$U_e, J/(g \cdot d)$] 和呼吸能 [$R_e, J/(g \cdot d)$] 分别进行了计算。

所有指标按需要分不同时间段进行计算。

1.6 数据的统计分析

对实验数据进行了单因子方差分析,对 < 30% 和 > 70% 的百分比数据进行反正弦转换后进行了单因子方差分析,并对不同处理间的数据进行了 Duncan 氏多重比较,以 $P < 0.05$ 作为差异显著的标准。数据的统计分析采用 SPSS 11.0 进行。

2 结果

2.1 不同处理下褐牙鲈幼鱼的生长

经过 40 d 不同高温—最佳温度循环养殖后,不同处理的褐牙鲈幼鱼的体重出现显著差异(表 1)。对照处理 H_0 的鱼以湿重、干重、蛋白质和能量表示均为最大,而体重最小的处理在以湿重表达时为 H_8 处理,以干重表示时为 H_8 处理,以蛋白质表示时为 H_6 处理,以能量表示时为 H_8 处理。以不同形式表示的日生长系数也均以 H_0 处理最大,最小值的处理与最小体重处理的一致(表 1)。

表 1 不同处理褐牙鲈幼鱼的生长
Tab. 1 The growth of fish in different treatments

处理 treatment		H_0	H_2	H_4	H_6	H_8
初始鱼 initial fish	W_w (g)	36.21 ± 0.04 ^a	36.03 ± 0.09 ^a	36.27 ± 0.15 ^a	36.29 ± 0.09 ^a	36.20 ± 0.22 ^a
	W_d (g)	9.05 ± 0.09 ^a	9.00 ± 0.10 ^a	9.06 ± 0.05 ^a	9.07 ± 0.09 ^a	9.04 ± 0.08 ^a
	W_p (g)	5.74 ± 0.06 ^a	5.71 ± 0.06 ^a	5.75 ± 0.03 ^a	5.75 ± 0.05 ^a	5.74 ± 0.05 ^a
	W_e (kJ)	201.57 ± 2.01 ^a	200.46 ± 2.24 ^a	201.79 ± 1.00 ^a	202.02 ± 1.68 ^a	201.42 ± 1.68 ^a
结束鱼 final fish	W_w (g)	76.23 ± 2.74 ^b	69.11 ± 0.89 ^{ab}	64.89 ± 2.51 ^a	68.18 ± 4.20 ^{ab}	64.87 ± 3.55 ^a
	W_d (g)	21.93 ± 0.61 ^b	19.86 ± 0.32 ^{ab}	18.83 ± 0.57 ^a	19.70 ± 0.78 ^{ab}	18.75 ± 1.08 ^a
	W_p (g)	12.70 ± 0.36 ^b	12.08 ± 0.20 ^{ab}	11.33 ± 0.34 ^{ab}	10.93 ± 0.43 ^a	11.42 ± 0.66 ^{ab}
	W_e (kJ)	516.88 ± 14.49 ^b	466.55 ± 7.60 ^{ab}	440.37 ± 13.25 ^a	470.38 ± 18.62 ^{ab}	422.02 ± 24.24 ^a
日生长系数 (%) daily growth coefficient	DGC_w	2.33 ± 0.13 ^b	2.00 ± 0.05 ^{ab}	1.77 ± 0.13 ^a	1.93 ± 0.20 ^{ab}	1.77 ± 0.17 ^a
	DGC_d	1.79 ± 0.08 ^b	1.57 ± 0.06 ^{ab}	1.44 ± 0.07 ^a	1.54 ± 0.08 ^{ab}	1.43 ± 0.13 ^a
	DGC_p	1.36 ± 0.07 ^b	1.27 ± 0.05 ^{ab}	1.14 ± 0.06 ^{ab}	1.07 ± 0.06 ^a	1.15 ± 0.11 ^{ab}
	DGC_e	5.40 ± 0.23 ^b	4.76 ± 0.16 ^{ab}	4.35 ± 0.20 ^a	4.77 ± 0.22 ^{ab}	4.08 ± 0.37 ^a

注:同一行内没有相同上标字母的数值相互之间差异显著。

Notes: Values without same superscript in the same row are significantly different from each other.

2.2 不同处理下褐牙鲈幼鱼的摄食、消化率和饲料转化效率

H_0 处理单尾鱼在实验期间的摄食量最大, H_4 处理摄食量最小,而以不同形式表示的摄食率在不同处理间均不存在显著差异(表 2)。不同处理的褐牙鲈幼鱼对饲料蛋白质和能量的消化率(DR_p 和

DR_e) 都较高,并且不同处理间不存在显著差异(表 2)。以不同形式表示的饲料转化效率均以 H_0 处理最高,以湿重、干重、蛋白质和能量表示的最低饲料转化效率分别出现在 H_8 、 H_8 、 H_6 和 H_8 处理,并且在不同形式表示的饲料转化效率中,除最低值外,其他不同处理间不存在显著差异(表 2)。

表 2 不同处理的摄食、消化率和饲料转化效率
Tab. 2 Feeding, digestive rate, and feed conversion efficiency of different treatments

处理 treatment		H ₀	H ₂	H ₄	H ₆	H ₈
摄食量 feed ingestion	FI _w (g)	32.47 ± 1.78 ^b	29.42 ± 2.01 ^{ab}	25.49 ± 0.71 ^a	28.10 ± 2.84 ^{ab}	28.25 ± 2.69 ^{ab}
	FI _d (g)	30.14 ± 1.65 ^b	27.30 ± 1.87 ^{ab}	23.66 ± 0.66 ^a	26.08 ± 2.63 ^{ab}	26.22 ± 2.49 ^{ab}
	FI _p (g)	16.14 ± 0.88 ^b	14.62 ± 1.00 ^{ab}	12.67 ± 0.35 ^a	13.97 ± 1.41 ^{ab}	14.04 ± 1.34 ^{ab}
	FI _c (kJ)	587.03 ± 32.17 ^b	531.84 ± 36.38 ^{ab}	460.85 ± 12.86 ^a	508.04 ± 51.40 ^{ab}	510.75 ± 48.58 ^{ab}
摄食率 (%) feeding rate	FR _w	1.44 ± 0.05 ^a	1.40 ± 0.09 ^a	1.26 ± 0.01 ^a	1.34 ± 0.08 ^a	1.39 ± 0.08 ^a
	FR _d	4.86 ± 0.18 ^a	4.73 ± 0.28 ^a	4.24 ± 0.06 ^a	4.52 ± 0.33 ^a	4.70 ± 0.27 ^a
	FR _p	4.37 ± 0.17 ^a	4.11 ± 0.25 ^a	3.71 ± 0.05 ^a	4.17 ± 0.31 ^a	4.08 ± 0.24 ^a
	FR _c	4.08 ± 0.15 ^a	3.98 ± 0.24 ^a	3.59 ± 0.05 ^a	3.76 ± 0.28 ^a	4.08 ± 0.23 ^a
消化率 (%) digestive rate	DR _p	91.35 ± 2.52 ^a	89.64 ± 1.87 ^a	88.15 ± 2.33 ^a	89.02 ± 1.96 ^a	87.50 ± 2.22 ^a
	DR _c	83.52 ± 1.33 ^a	81.76 ± 1.53 ^a	80.00 ± 1.79 ^a	83.63 ± 1.04 ^a	80.27 ± 2.31 ^a
饲料转化效率 (%) feed conversion efficiency	FCE _w	123.03 ± 2.39 ^b	113.07 ± 4.71 ^{ab}	111.95 ± 7.54 ^{ab}	112.88 ± 3.07 ^{ab}	101.10 ± 3.80 ^a
	FCE _d	42.75 ± 0.35 ^b	39.94 ± 1.11 ^{ab}	41.24 ± 1.46 ^b	41.04 ± 1.63 ^b	36.88 ± 0.72 ^a
	FCE _p	43.14 ± 0.38 ^b	43.72 ± 1.14 ^b	43.94 ± 1.70 ^b	37.28 ± 1.21 ^a	40.30 ± 0.97 ^{ab}
	FCE _c	53.74 ± 0.46 ^b	50.23 ± 1.49 ^b	51.69 ± 1.70 ^b	53.24 ± 2.27 ^b	43.05 ± 0.80 ^a

注:同一行内没有相同上标字母的数值相互之间差异显著。

Notes: Values without same superscript in the same row are significantly different from each other.

2.3 不同处理下褐牙鲈幼鱼的身体成分

经过 40 d 的养殖,不同处理的褐牙鲈幼鱼的身体水分含量均比初始鱼显著降低,而蛋白质、脂肪和能量含量提高(表 3)。不同处理的结束鱼在水分含量上没有显著差异,但蛋白质含量、脂肪含

量和能量含量都出现显著差异。蛋白质含量以 H₀ 处理的最低而 H₈ 处理含量最高,脂肪含量以 H₀ 处理的最低而 H₆ 处理含量最高,能量含量 H₈ 处理的最低而 H₆ 处理含量最高。

表 3 初始鱼和不同处理结束鱼的身体成分
Tab. 3 The body composition of initial and final fish of different treatments

处理 treatment	初始鱼 initial fish	H ₀	H ₂	H ₄	H ₆	H ₈
水分 (%) moisture	75.01 ± 0.22 ^b	71.21 ± 0.34 ^a	71.26 ± 0.20 ^a	70.96 ± 0.27 ^a	71.03 ± 0.74 ^a	71.10 ± 0.25 ^a
蛋白质 (%) protein	15.85 ± 0.11 ^a	16.68 ± 0.20 ^b	17.48 ± 0.12 ^c	17.47 ± 0.16 ^c	16.08 ± 0.41 ^{ab}	17.61 ± 0.15 ^c
脂肪 (%) lipid	4.55 ± 0.15 ^a	6.24 ± 0.07 ^b	6.77 ± 0.05 ^c	7.20 ± 0.07 ^{de}	7.48 ± 0.19 ^c	6.85 ± 0.06 ^{cd}
能量 (kJ/g) energy	5.57 ± 0.06 ^a	6.79 ± 0.08 ^{bc}	6.75 ± 0.05 ^{bc}	6.79 ± 0.06 ^{bc}	6.92 ± 0.18 ^c	6.51 ± 0.06 ^b

注:同一行内没有相同上标字母的数值相互之间差异显著。

Notes: Values without same superscript in the same row are significantly different from each other.

2.4 不同处理下褐牙鲈幼鱼个体摄食能的分配

在实验期间,H₈ 处理的褐牙鲈幼鱼个体分配于生长的能量比例显著低于其他处理,粪便损失的能量比例在 H₄ 处理显著高于 H₀ 处理和 H₈ 处理,排泄损失的能量比例则以 H₄ 处理的最低而 H₆ 处理含量最高,H₈ 处理代谢消耗的能量比例显著高于其他处理(表 4)。

2.5 不同处理下褐牙鲈幼鱼单位体重日能量收支

对于单位体重而言,不同处理的日摄食能没有显著差异,但用于生长的能量则以 H₀ 处理最多而以 H₈ 处理最少(表 5)。粪便损失的能量以 H₈ 处理最多而以 H₆ 处理最少,排泄损失的能量以 H₀ 处理最多而以 H₄ 处理最少,代谢消耗的能量以 H₈ 处理最多而以 H₄ 处理最少。

表 4 不同处理个体摄食能的分配
Tab. 4 The allocation of ingested energy of individual in different treatments

处理 treatment	H ₀	H ₂	H ₄	H ₆	H ₈
生长(G,%) growth	53.74 ± 0.46 ^b	50.24 ± 1.49 ^b	51.69 ± 1.70 ^b	53.24 ± 2.27 ^b	43.05 ± 0.80 ^a
粪便(F,%) feces	16.48 ± 1.04 ^a	18.24 ± 1.31 ^{ab}	20.00 ± 1.95 ^b	16.37 ± 1.21 ^a	19.73 ± 1.78 ^{ab}
排泄(U,%) excretion	5.27 ± 0.04 ^{bc}	5.02 ± 0.12 ^{ab}	4.83 ± 0.19 ^a	5.65 ± 0.13 ^c	5.16 ± 0.11 ^{ab}
代谢(R,%) metabolism	24.52 ± 0.44 ^a	26.50 ± 1.37 ^a	23.48 ± 1.51 ^a	24.74 ± 2.14 ^a	32.06 ± 0.69 ^b

注:同一行内没有相同上标字母的数值相互之间差异显著。

Notes: Values without same superscript in the same row are significantly different from each other.

表 5 不同处理鱼单位体重日能量收支
Tab. 5 The daily energy budget of unit body weight of the fish in different treatments J/(g · d)

处理 treatment	H ₀	H ₂	H ₄	H ₆	H ₈
摄食能(C _c) consumption	260.67 ± 8.27 ^a	252.72 ± 15.53 ^a	227.79 ± 2.58 ^a	241.96 ± 14.50 ^a	251.65 ± 15.10 ^a
生长(G _e) growth	140.05 ± 4.14 ^c	126.49 ± 3.81 ^{bc}	117.74 ± 3.95 ^{ab}	128.21 ± 3.10 ^{bc}	108.55 ± 8.31 ^a
粪便(F _e) feces	42.95 ± 1.36 ^{ab}	46.11 ± 2.83 ^{ab}	45.57 ± 0.52 ^{ab}	39.60 ± 2.37 ^a	49.65 ± 2.98 ^b
排泄(U _e) excretion	13.72 ± 0.40 ^b	12.72 ± 1.11 ^{ab}	11.00 ± 0.44 ^a	13.71 ± 1.10 ^b	12.95 ± 0.54 ^{ab}
代谢(R _e) metabolism	63.95 ± 2.71 ^{ab}	67.40 ± 7.78 ^{ab}	53.48 ± 3.51 ^a	60.44 ± 8.52 ^a	80.51 ± 3.43 ^b

注:同一行内没有相同上标字母的数值相互之间差异显著。

Notes: Values without same superscript in the same row are significantly different from each other.

3 讨论

3.1 不同温度循环处理对褐牙鲈幼鱼生长的影响

从补偿量角度可将鱼类的补偿生长分为 4 类:超补偿生长、完全补偿生长、部分补偿生长和不能补偿生长^[18]。超补偿生长一般由多个饥饿-饱食循环阶段后获得^[8-9]。虽然褐牙鲈在经历较高和较低温度胁迫后,在随后的最佳生长温度经历一段时间后能够获得完全补偿生长^[11,19],同样的现象还发生在低温水体养殖过的多种鱼类^[10,12-13]。然而本实验中,高温-最佳温度循环处理组与对照组相比,实验结束体重及日生长系数均显著($P < 0.01$)小于对照组,故可以认为所有处理组都未获得完全补偿生长。补偿生长能力的高低和有无取决于鱼的种类和大小、胁迫的程度和持续时间以及恢复生长时间的长短^[20]。黄国强等^[19]的实验中褐牙鲈幼鱼体重差异的减小

主要发生在恢复生长的第二个 10 d,这表明褐牙鲈幼鱼在温度胁迫解除后生长率的上升有一定的延迟,而在本实验中之所有没有出现完全补偿生长现象,可能是由于温度循环过程中没有足够的时间使褐牙鲈幼鱼恢复生长。

由于水温能够通过影响鱼类代谢^[21-22]和内分泌调节途径^[23-25]来改变鱼类的生长。较高的水温使动物个体具有较高的摄食率,而较低的水温则使机体基础代谢降低,从而有利于机体同化和合理利用食物中的能量,使更多的能量用于机体生长和繁殖^[26-27],因此水生动物在适宜幅度的日水温波动条件下生长比恒温条件下快。而在本实验中,相对较长的温度周期变动条件下,褐牙鲈可能一直处于代谢和内分泌的变动调节中,从而在生理上也一直处于非最适于生长的状态,导致了生长率的下降,而不能获得日水温波动和营养条件短周期波动对鱼类生长促进的类似效应。

动物主要是通过提高食物转化率,或增加摄

食量,或通过两种因素协同作用实现补偿生长^[10]。而在本实验中所有温度循环处理组的摄食量都显著低于对照组,摄食率,消化率以及饲料转化效率都与对照组无明显差异,说明摄食量减少是褐牙鲈幼鱼生长缓慢而不能获得完全补偿生长的最主要原因。

3.2 不同温度循环处理对褐牙鲈幼鱼身体成分的影响

在本实验中,褐牙鲈幼鱼经历了不同时间的高温胁迫后,不同处理间的褐牙鲈幼鱼身体的水分含量和能量含量没有显著差异,而蛋白质和脂肪和能量含量显著比对照组高。由于在生长适温范围内,鱼类主要是以体内的脂肪和蛋白质为能源,而在高温环境中,却改为以碳水化合物为主^[28]。在适宜的温度条件下,蛋白质的利用效率以及转化效率都明显提高,当温度过高或者过低其利用效率也降低^[29]。因此,循环中经历高温处理的幼鱼尽管脂肪和蛋白质含量较高,但可能由于碳水化合物消耗比对照组多,因而身体的能量含量与对照组相比未出现显著差异。由此可见,温度变动操作可能通过改变代谢率和代谢底物组成,最终影响鱼体身体主要成分含量。

3.3 不同温度循环处理对褐牙鲈幼鱼能量分配的影响

在适温范围内,鱼类的摄食率、代谢率、生长率随温度的提高而升高,高于最适温度后,代谢率还会升高,但摄食率和生长率会下降^[30-32]。在本实验中,经高于最适温度的高温处理的 H₂、H₄ 和 H₆ 组用于生长和代谢的能量比例与对照组没有显著差异,但在 H₈ 组中,由于经历高温处理时间最长,褐牙鲈幼鱼个体分配于生长的能量比例显著低于其他处理,代谢消耗的能量比例显著高于其他处理。单位体重日代谢能也以 H₈ 组最高,单位体重日生长能以 H₈ 组最低,因此该组鱼的生长最慢。温度波动对水生动物的促生长作用主要是利用其在较高温度时有高的摄食率而在较低温度时有较低的代谢率来获得^[26-27],但本实验的温度波动范围仅为最适温度至较高温度,未观察到明显的提高摄食率和降低代谢率的作用,相反,在经历胁迫时间最长的 H₈ 组中代谢能消耗明显提高,因此未能获得促进褐牙鲈幼鱼生长的效果。

综上所述,褐牙鲈幼鱼在经历了高温—最佳温度循环后,可能由于没有足够的恢复时间,加上

摄食量减少,单位体重日摄食能分配于生长的能量较少,因此未能获得促进生长的效果。尽管补偿生长可能是温度胁迫后适应环境温度变动的重要对策之一,但周期性高温胁迫可能会影响褐牙鲈幼鱼的长期生长。由于本实验仅设置了高温—最佳温度循环,对于适宜的低温—最佳温度循环是否能够促进褐牙鲈幼鱼的生长,尚需进一步研究。

参考文献:

- [1] Precht H, Christophersen H, Larcher W. Temperature and life[M]. New York: Springer-Verlag, 1973.
- [2] Edward R W, Densem J W, Russell P A. An assessment of the importance of temperature as a factor controlling the growth rate of brown trout in stream[J]. Ani Ecol, 1979, 48(2): 501-507.
- [3] Jensen A J. Growth of young migratory brown trout *Salmo trutta* correlated with water temperature in Norwegian rivers [J]. Ani Ecol, 1990, 59(2): 603-614.
- [4] Gibson G T, Gatlin D M. Dietary protein and energy modifications to maximize compensatory growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) [J]. Aquaculture, 2001, 194(3-4): 337-348.
- [5] Xie S, Zhu X, Cui Y, Wootton R J, Lei W, Yang Y. 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(4): 999-1009.
- [6] Tian X, Qin J G. A single phase of food deprivation provoked compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer* [J]. Aquaculture, 2003, 224(1-4): 169-179.
- [7] Ali M, Jauncey K. Evaluation of mixed feeding schedules with respect to compensatory growth and body composition in African catfish *Clarias gariepinus* [J]. Aquacul Nutri, 2004, 10(1): 39-45.
- [8] Chatakondi N G, Yant R D. Application of compensatory growth to enhance production in channel catfish *Ictalurus punctatus* [J]. J World Aquacul Soc, 2001, 32(3): 278-285.
- [9] Ali M, Nicieza A, Wootton R J. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression [J]. Fish and Fisher, 2003, 4(2): 147-190.
- [10] 王晓杰, 张秀梅, 黄国强. 低温胁迫对许氏平鲈补偿生长的影响 [J]. 中国水产科学, 2006, 13(4): 566-572.

- [11] Huang G, Wei L, Zhang X, *et al.* Compensatory growth of juvenile brown flounder *Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel) following thermal manipulation [J]. *J Fish Biol*, 2008, 72 (10): 2534 – 2542.
- [12] 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.
- [13] Mortensen A, Damsgård B. Compensatory growth and weight segregation following light and temperature manipulation of juvenile Atlantic salmon (*Salmon salar* L.) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) [J]. *Aquaculture*, 1993, 114:261 – 272.
- [14] Miglavs I, 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, 34:947 – 957.
- [15] Wilson P N, Obsourn D F. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds [J]. *Biol Rev*, 1960, 35:324 – 363.
- [16] Wieser W, Krunmschnabel 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.
- [17] Kim M K, Lovell R T. Effect of restricted feeding regimens on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in ponds [J]. *Aquaculture*, 1995, 135:285 – 293.
- [18] 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.
- [19] 黄国强, 韦柳枝, 张秀梅, 等. 温度操作对褐牙鲈幼鱼的生长和能量分配的影响 [J]. *中国海洋大学学报*, 2010, 40 (2): 38 – 46.
- [20] 邱岭泉, 赵吉伟, 崔喜善, 等. 水产养殖动物补偿生长的研究概况 [J]. *水产学杂志*, 2004, 17 (2): 93 – 99.
- [21] McLaren I A. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive of vertical migration [J]. *Fish Res Bd Can*, 1963, 20:685 – 727.
- [22] Brett J R. Energetic responses of Salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) [J]. *Am Zool*, 1971, 11:99 – 113.
- [23] Imstrand A K, Folkvord A, Stefansson S O. Growth, oxygen consumption and activity of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) reared under different temperature and photoperiods [J]. *Neth J Sea Res*, 1995, 34 (1 – 3): 149 – 159.
- [24] Del Toro-Silva F M, Miller J M, Taylor J C, *et al.* Influence of oxygen and temperature on growth and metabolic performance of *Paralichthys lethostigma* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) [J]. *J Experim Mar Biol Ecol*, 2008, 358:113 – 123.
- [25] Le Roith D, Bondy C, Yakar S, *et al.* The somatomedin hypothesis [J]. *Endocr Rev*, 2001, 22: 53 – 74.
- [26] Wood A W, Duan C, Bern H A. Insulin-like growth factor signaling in fish [J]. *Int Rev Cytol*, 2005, 243: 215 – 265.
- [27] Luckenbach J A, Murashige R, Daniels H V, *et al.* Temperature affects insulin-like growth factor I and growth of juvenile southern flounder, *Paralichthys lethostigma* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 2007, A146 (1): 95 – 104.
- [28] 张美昭, 张兆琪, 郑春波, 等. 牙鲈幼鱼能量代谢的初步研究 [J]. *中国水产科学*, 1999, 6 (1): 75 – 78.
- [29] 孙德文, 詹勇, 许梓荣. 环境温度在鱼类养殖业中的重要作用研究 [J]. *水产养殖*, 2003, 24 (2): 36 – 38.
- [30] 孙耀, 张波, 郭学武, 等. 温度对真鲷能量收支的影响 [J]. *海洋水产研究*, 1999, 20 (2): 54 – 59.
- [31] 孙儒泳, 张玉书. 温度对罗非鱼生长的影响 [J]. *生态学报*, 1982, 2 (2): 111 – 188.
- [32] 雷思佳, 李德尚. 温度对台湾红罗非鱼能量收支的影响 [J]. *应用生态学报*, 2000, 11 (4): 618 – 620.

The growth, energy allocation, and body composition of the brown flounder (*Paralichthys olivaceus*) during the cycles of high temperature-optimal temperature operation

LI Jie, HUANG Guo-qiang*, ZHANG Xiu-mei, WEI Liu-zhi, TANG Xia
(Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: Short-period fluctuations in ambient temperature have a major impact on the growth and energy metabolism of fish. Under indoor controlled conditions, the growth and energy distribution of the brown flounder (*Paralichthys olivaceus*) juveniles undergoing the cycles of high temperature-optimal temperature operation were investigated. During a single 10-day cycle, the 20 °C acclimated juvenile brown flounder were cultured at high temperature (26.5 °C) for different days as follows: 0 d (H₀), 2 d (H₂), 4 d (H₄), 6 d (H₆), and 8 d (H₈), and then maintained at 20 °C (optimal temperature) for the remaining days. The fish were stocked in five recirculating systems and each system was equipped with three aquaria (80 cm × 50 cm × 35 cm, about 140 L). Aeration was continually provided to keep the dissolved oxygen content above 5.5 mg/L. The salinity of the seawater was 30 and pH was 7.5 ± 0.3. A photoperiod of 14 L:10 D was adopted during the experiment. The fish were cultured for 4 cycles (40 d) and at the end of the experiment period, the body weight of fish which experienced different periods of high temperature exposure expressed in dry mass, wet mass, protein, and energy were all significantly lower than those of control group (H₀). The lipid contents of the final fish which experienced high temperature were significantly higher than those of H₀. Similar trend was observed in the protein contents of the final fish, except that H₆ was slightly lower than H₀. Through the experimental period, less feed ingestion and smaller fraction of energy allocated to growth mainly depressed the growth of fish which experienced different periods of high temperature exposure. The feed ingestion of the fish which experienced different periods of high temperature exposure was slightly lower than that of the controls, but the feeding rate, digestibility and food conversion efficiency were not significantly different from those of the control group. The energy allocated to growth in H₂, H₄, and H₆ was not significantly different from H₀. The highest proportion of energy lost in feces and excretion appeared in H₄ and H₆ respectively. The energy distribution in the growth in H₈ was significantly lower than other treatments and its proportion of metabolic energy consumption was significantly higher than other treatments. The daily unit body weight energy ingestion of the fish which experienced different periods of high temperature exposure were significantly different from H₀, but the energy allocated to growth was significantly lower than that of H₀. It could be concluded that the complete and over compensatory growth can not be achieved in similar high-optimal temperature operation. The above results indicated that the juvenile brown flounder showed poor flexibility to the cycle of high-temperature-optimum-temperature operation and temperature fluctuation would impact their growth.

Key words: brown flounder (*Paralichthys olivaceus*); temperature fluctuation; compensatory growth; feeding; feed conversion efficiency

Corresponding author: HUANG Guo-qiang. E-mail: hgqhugh@yahoo.com.cn