

间歇性投喂模式对梭鱼幼鱼消化系统发育及形态行为的影响

聂广锋^{1,2}, 李加儿^{1*}, 区又君¹, 王鹏飞¹, 温久福¹, 汤清亮³

(1. 中国水产科学研究院南海水产研究所,农业部南海渔业资源开发利用重点实验室,广东 广州 510300;

2. 上海海洋大学水产与生命学院,上海 201306;

3. 广东省鲷科鱼类良种场,广东 珠海 519090)

摘要:为了探讨梭鱼幼鱼对间歇性投喂模式的补偿生长效应,本实验在水温(19 ± 2) °C, pH 7.2, 盐度 3.5, 含氧量 6 mg/L 的条件下,对相同日龄(36 日龄)、相似大小的梭鱼幼鱼分别投喂 1 d 2 次、1 d 投喂 1 次、2 d 投喂 1 次、4 d 投喂 1 次和 8 d 投喂 1 次(设为 S0、S1、S2、S4 和 S8 组),循环投喂 21 d,于 22 d 取样,并测量体质量、体长、体高、头长、肛前长等性状。采用解剖、Bouin's 液固定、石蜡切片、H. E 染色和光学显微镜等技术,对不同实验组梭鱼幼鱼的消化器官形态以及组织结构进行了观察,测量食道、胃和肠道上皮层高度、柱状细胞高、壁厚、肌层厚以及食道和肠道杯状细胞的大小,用 SPSS19.0 软件分析数据,分析间歇性饥饿对其组织学的影响。结果显示:在幼鱼行为上,S0、S1 组集群性较强,运动迅速,S4、S8 组集群性减弱,受惊吓呈分散分布,且运动性稍差。形态结构方面,S0 组个体增长幅度最大,几乎与同期池养育苗的幼鱼生长相同,S1 组个体稍小,体质量上与 S0 组存在显著性差异,S4、S8 组均有不同程度的损伤,表现在头大身小,胃体积减小,壁变薄;肠管壁变薄变透明,肠系膜因脂肪基本消失而萎缩。肝体积明显缩小,颜色由原来的粉红色变深红黄色。组织结构方面,S0 组间组织变化小,不明显。S1、S2 组的黏液细胞显著增多,胃腺细胞发达,但分泌颗粒较小,肠皱壁高度下降,上皮细胞高度显著降低;S0 和 S1 组纹状缘高度无显著变化;S1 组到 S4 组,纹状缘高度渐低甚至不规则;S4、S8 组纹状缘高度显著降低。此外,S8 组消化道变化最为明显,胃肠黏膜中内分泌颗粒减少,肠道纹状缘有断裂脱落现象,从前肠到后肠柱状细胞的高度均显著降低,杯状细胞体积显著变小,肝细胞体积缩小,脂质空泡数量减少,细胞界限不明显,排列不规则,胰腺泡缩小,排列不规则。实验结果表明,梭鱼幼鱼在应对短期间歇性饥饿时,能相应调节自身的形态组织结构,存在补偿效应,但当间歇性饥饿时间增加到一定时间以后,鱼类消化系统组织结构将会发生一些不可逆的变化。

关键词:梭鱼;组织学;幼鱼;饥饿;消化系统

中图分类号: S 963

文献标志码: A

在自然环境中,常因食物分布在时空上的不均匀性、季节更替或环境剧变等原因,在养殖条件下,也常因生命周期中各个时期生长的不同,面临食物资源的短缺而遭受饥饿胁迫,会使鱼类在个体发育过程中面临不同程度的饥饿。生活周期不同的鱼对饥饿的适应方式及耐受能力也不相同,饥饿影响着鱼类的行为、代谢、组织结构、酶活性、

生长和机体组成成分等^[1]。近年来,国内外学者做了大量的探究,主要集中在饥饿或延迟投饵对鱼类早期阶段摄食、存活及生长、生化组成、生理生化指标、糖代谢和行为的影响等方面。目前,国内这方面研究主要集中在对尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)^[2]、半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)^[3]、大菱鲆(*Scophthalmus*

maximus)^[4]、大口黑鲈 (*Micropterus salmoides*)^[5]、星斑川鲮 (*Platichthys stellatus*)^[6-7]、杂交鲟 (*Huso huso* ♀ × *Acipenser baeri* ♂)^[8]、哲罗鱼^[9] (*Hucho taimen*)、红鲫 (*Carassius auratus* red var.)^[10]、许氏平鲉 (*Sebastes schlegeli*)^[11] 和卵形鲳鲹 (*Trachinotus ovatus*)^[12] 的研究。

鱼类对暂时性饥饿产生相对应的适应机制,当环境改善或消失,一些水产动物呈现补偿生长,甚至会超过一直处于充足饵料下的生长,并且饵料的利用率显著提高。但当饥饿超过一定限度时,鱼类会表现出组织器官不可逆的损伤^[13-14],这对养殖条件下鱼类的生长是极不利的,因此需要进行研究,以期建立一种理想的鱼类养殖生产模型,达到效益最大化。

目前多数学者采用“先饥饿再恢复投喂”的单期饥饿模式或“饥饿—投喂—再饥饿—再投喂”的间歇投喂模式来研究鱼类的补偿效应^[15-16]。已有的研究表明,补偿生长在促进鱼类生长、提高饲料转化率和降低劳动强度等方面有积极作用,甚至可以减少氮排放,在某些方面上减少了水体污染。此外,不同鱼类积累营养物质的时间和顺序不同,因此可根据补偿生长规律来调控鱼类营养生长^[17]。然而,鱼类补偿生长却因其种类、生长期、饲料成分、饥饿及再投喂时间的不同而存在很大差异^[18]。

本实验探讨了不同循环饥饿投喂模式对梭鱼 (*Liza haematocheila*) 幼鱼补偿生长的影响,并从形态学、组织学角度分析间歇性饥饿对其的作用,旨在为确立一种降低劳动力强度、减少养殖成本的投喂策略提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验所用梭鱼幼鱼为孵化 31 d 的幼鱼,为广东省鲮科鱼类良种场同一池塘培育的苗种。2014 年 3 月 17 日在苗池中采集,在实验室内暂养 5 d。暂养期间每天投喂 2 次(鳊鱼粉),及时清理残饵及粪便,于每天下午投饵 1 h 后换水。待幼鱼适应后,随机选取健硕、相似规格的梭鱼幼鱼进行实验。

1.2 实验方法

将孵化 36 d、体质量为 0.18 g 的梭鱼幼鱼按照 23 尾/箱置于白色泡沫水箱(60 cm × 45 cm × 45 cm),每箱均设有散气石,控制水箱中氧气含

量。实验组分为 1 d 投喂 2 次(上午和下午各 1 次,其他组均在下午投喂),1 d 投喂 1 次,2 d 投喂 1 次,4 d 投喂 1 次,8 d 投喂 1 次(设为 S0、S1、S2、S4、S8 组),每组设置重复一组,每天下午投喂 1 h 后用软管虹吸清理粪便和残余食物,稍后进行换水,每天换水 1 次,每次换水为水箱总水量的 2/3(等温混合水)。实验用水为经过室内水泥池曝气净化 3 d 以上的井水。实验初饵料为鳊鱼粉(暂养期间及实验前 8 d),而后采用小颗粒饵料和鳊鱼粉混合投喂。实验共持续 22 d,每天观察鱼类吃食及活动情况,实时测量实验水体的溶氧量、pH、盐度以及光照强度^[19-20]。

1.3 形态学测量

实验结束后,用中性福尔马林液固定实验鱼,测量各组的全长、体长、肛前长、头长和体高,用电子天平称量体质量(0.001 g),用 QCapture Pro 6.0 解剖镜下观察、拍照。

1.4 组织学观察

每组取幼鱼 10 尾,常规解剖,取全部肝胰脏及胃,前肠取前端离胃 0.5 cm 处,后肠取距肛门 0.5 cm 处,中肠取肠道中间部分,用 Bouin's 液固定 48 h,常规脱水,石蜡包埋,连续切片厚度为 5~6 μm,HE 染色,用 QCapture Pro 6.0 显微镜观察、拍照。测量消化道肌肉层、管壁的厚度、上皮层高度、褶皱的高度和宽度,以及杯状细胞长短径,测量标准同许晓娟等^[12]和宋海霞等^[21]。

1.5 数据处理

用 SPSS19.0 软件对各组实测实验数据进行单因素方差分析,并用 Duncan 氏多重比较法分析各组间的差异显著性,利用 LSD 法进行单因素方差多重比较。实验分析统计结果用“平均值 ± 标准差(mean ± SD)”表示, $P < 0.05$ 表示同向数据间存在显著性差异, $P < 0.01$ 表示同向数据间存在极显著性差异^[12,22]。

2 结果与分析

2.1 间歇性饥饿对梭鱼幼鱼外部形态与行为的影响

实验初始,各组幼鱼形态以及行为相似,都具有受惊吓集群现象,无外界影响时分散觅食,体型肥满,腹下饱满柔软。随着循环间歇性饥饿时间的延长,各组仔鱼的体质量均不断增加,对照组增加最快,活动性较好,S1 组活动最强,抢食现象严重。

与 S1 相比,S2 组体型稍小,抢食及集群性稍弱,活动正常,夜晚存在分散觅食现象;S8 组增长慢,体型消瘦,肥满度较低,活动性较差,集群性弱,抢食能力差。实验结束后,测量各组的形态性状指标,结果见表 1,与对照组相比,其他各组在全长、体长、肛前长、体高、体质量上存在显著性差异 ($P < 0.05$),两两相互之间也存在显著性差异 ($P <$

0.05),并且随着间歇饥饿时间的延长,呈现逐渐递减的趋势。在头长上,S1 组与 S0 组之间差异不显著 ($P > 0.05$),与 S2 组、S4 组、S8 组之间存在显著性差异 ($P < 0.05$);S2 组、S4 组、S8 组相互之间差异不显著 ($P > 0.05$),均与对照组存在显著性差异 ($P < 0.05$)。

表 1 间歇性饥饿后梭鱼幼鱼形态性状的变化
Tab.1 Changes in morphological traits of young *L. haematocheila* after intermittent hunger

性状 characters	S0	S1	S2	S4	S8
全长/mm total length	35.16 ± 2.13 ^a	33.08 ± 2.94 ^b	30.65 ± 4.42 ^c	27.8 ± 4.19 ^d	24.4 ± 2.18 ^e
体长/mm body length	29.41 ± 2.14 ^a	27.46 ± 2.45 ^b	25.4 ± 3.87 ^c	22.89 ± 3.59 ^d	20.41 ± 2.78 ^e
肛前长/mm pre-anal length	20.21 ± 1.27 ^a	18.95 ± 1.64 ^b	17.55 ± 2.62 ^c	15.72 ± 2.39 ^d	14.21 ± 2.31 ^e
头长/mm head length	8.07 ± 0.53 ^a	7.78 ± 0.65 ^a	7.17 ± 0.85 ^b	6.88 ± 0.84 ^b	6.77 ± 0.64 ^b
体高/mm trunk height	8.05 ± 0.63 ^a	7.36 ± 0.63 ^b	6.91 ± 1.03 ^c	6.42 ± 0.97 ^d	6.09 ± 0.78 ^e
体质量/g weight	0.538 ± 0.105 ^a	0.447 ± 0.096 ^b	0.384 ± 0.151 ^c	0.286 ± 0.118 ^d	0.247 ± 0.107 ^e

注:同行数据上标小写字母不同表示饥饿组之间差异显著 ($P < 0.05$),下同
Notes:The means of different superscript lower case letters within same line indicate significantly difference ($P < 0.05$). The same below

2.2 间歇性饥饿对梭鱼幼鱼食道的影响

梭鱼食道宽短,前端连通口咽腔,后端直通胃的贲门部,由内向外分为 4 层:黏膜层、黏膜下层、肌层、浆膜。食道与胃分界处有“食道-胃”过渡区。食道黏膜上皮为复层上皮,表层为扁平细胞,之下是柱状上皮细胞和大量的黏液细胞,黏液细胞的体积显著大于肠道黏液细胞。食道的肌层由横纹肌组成,较发达,内层环肌、外层纵肌、纵肌比环肌稍厚,食道最外层为浆膜,由较薄的结缔组织组成(图版 I-1)。S2 组与 S0 组幼鱼食道组织学变化不明显(图版 I-2);S4 组幼鱼食道上皮层细胞不规则排列,黏膜下层和肌肉层均出现疏松,有少部分组织断裂,浆膜偶有破碎(图版 I-3);S8 组大量黏膜上皮脱落,纵肌破碎弥散,外侧柱状上皮细胞破损,细胞界限不明显(图版 I-4)。

间歇性饥饿对梭鱼幼鱼食道的影响见表 2。延长间歇饥饿的时间,食管管壁厚度变小,其中 S0 组与 S1 组差异显著 ($P < 0.05$);其他各组与 S1 组差异不显著 ($P > 0.05$)。上皮层高度由于饥饿的刺激而降低,而后延长间歇饥饿的时间上皮层增厚,致使 S4 组和 S8 组与对照组相比差异显著 ($P < 0.05$),S4 组与 S8 组差异不显著 ($P > 0.05$)。皱褶高度和宽度均呈现先增加后减少的

趋势,其中皱褶高度上,S1 组与 S0 组差异显著 ($P < 0.05$),其次是 S2 组与 S0 组差异不显著;皱褶宽度是 S1 组与其他各组差异显著,其后逐渐降低,S4 组与 S8 组差异显著 ($P > 0.05$)。在杯状细胞的大小上,随着间歇饥饿时间的延长,略微减小,在杯状细胞长径上呈现增加的趋势,但不显著 ($P > 0.05$);杯状细胞短径呈现递减的趋势,同样不显著 ($P > 0.05$)。

2.3 间歇性饥饿模式对梭鱼幼鱼胃的影响

与食道相似,胃的组织结构由内到外可分为 4 层,依次为黏膜层、黏膜下层、肌肉层和浆膜,胃的黏膜层中无杯状细胞充积(图版 II-1),在胃幽门部存在向贲门部突出的胃黏膜褶(图版 II-3)。与胃盲囊部类似,贲门部黏膜层有大量单层柱状细胞,细胞紧密排列,细胞核多在外侧,染色深。胃小凹由黏膜上皮凹陷而成,胃腺明显,开口于胃小凹。胃幽门部胃小凹较小。间歇性饥饿对胃贲门部、胃幽门部均有影响,S1 组胃的组织结构的变化不明显(图版 II-6,7),S2 组肌肉层排列紊乱,肌纤维束出现断裂有空隙产生(图版 II-4,8),S4 组更加明显,并且黏膜层细胞排列疏松,细胞间隙大,黏膜褶间隙加大,黏膜层边缘破碎,部分组织重叠(图版 II-5,9),S8 组黏膜层上皮大量脱落、断裂,胃腺细胞减少(图版 II-10)。

表 2 间歇性饥饿后各组梭鱼幼鱼食道组织结构的变化
Tab.2 The changes in the tissue structure of the esophagus of young *L. haematocheila* after intermittent hunger

食道 esophagus	S0	S1	S2	S4	S8
管壁厚/ μm tube wall thickness	259.75 $\pm$ 28.71 ^a	200.75 $\pm$ 23.92 ^b	176.1 $\pm$ 17.3 ^b	175.25 $\pm$ 21.37 ^b	174.67 $\pm$ 16.51 ^b
上皮层高度/ μm height of the epithelium	160.77 $\pm$ 20.03 ^a	94.3 $\pm$ 8.19 ^c	84.82 $\pm$ 3.59 ^c	114.15 $\pm$ 11.95 ^b	126.67 $\pm$ 7.42 ^b
褶皱高度/ μm fold height	67.03 $\pm$ 6.05 ^b	80.95 $\pm$ 6.84 ^a	66.87 $\pm$ 8.35 ^b	49.3 $\pm$ 5.26 ^c	40.93 $\pm$ 2.28 ^d
褶皱宽度/ μm fold width	30.21 $\pm$ 6.89 ^b	33.55 $\pm$ 5.54 ^a	24.92 $\pm$ 4.53 ^{bc}	24.25 $\pm$ 5.29 ^c	17.55 $\pm$ 1.19 ^d
杯状细胞长径/ μm long diameter of goblet cell	12.5 $\pm$ 1.61 ^a	12.22 $\pm$ 1.11 ^a	13.35 $\pm$ 1.17 ^a	14.5 $\pm$ 2.52 ^a	14.5 $\pm$ 2.33 ^a
杯状细胞短径/ μm short diameter of goblet cell	11.4 $\pm$ 2.64 ^a	10.17 $\pm$ 1.1 ^a	9.93 $\pm$ 1.5 ^a	9.48 $\pm$ 1.37 ^a	9.92 $\pm$ 1.87 ^a
肌层厚/ μm muscle layer thickness	76.33 $\pm$ 7.05 ^a	73.8 $\pm$ 7.32 ^a	59.25 $\pm$ 4.99 ^b	51.75 $\pm$ 7.75 ^c	54.27 $\pm$ 5.45 ^c

胃贲门部、幽门部的组织学性状随着间歇性饥饿模式不同产生的变化见表 3 和表 4, 随着每次投喂间歇时间的延长, 胃贲门部和幽门部的管壁厚度逐渐变小, 上皮层高度也逐渐变低, 但 S8 组显著增高 ($P < 0.05$), 褶皱高度初变化不显著, 与对照组相比, 间隙性饥饿至 S4 组时显著降低 ($P < 0.05$), 但到 S8 组时又显著增高, 同样地, 褶皱宽度随着间歇时间的延长逐渐变窄, 但到 S8

组, 褶皱宽度又恢复到对照组水平, 其中 S0 组与 S1 组差异不显著 ($P > 0.05$), 与 S2 和 S4 组差异显著 ($P < 0.05$), S2 组与 S4 组差异不显著 ($P > 0.05$); 肌肉层厚度上, 随着间歇饥饿时间的延长逐渐变薄, 其中 S1 组与 S0 组相比差异显著 ($P < 0.05$), 与 S2 组相比差异不显著 ($P > 0.05$), S2 组与 S4 组相比差异显著 ($P < 0.05$), S4 组与 S8 组相比差异不显著 ($P > 0.05$)。

表 3 间歇性饥饿后梭鱼幼鱼胃贲门部组织结构的变化
Tab.3 Changes in the tissue structure of the gastric cardia of young *L. haematocheila* after intermittent hunger

胃贲门部 gastric cardia	S0	S1	S2	S4	S8
管壁厚/ μm tube wall thickness	335.67 $\pm$ 38.93 ^a	318.3 $\pm$ 18.89 ^{ab}	290.63 $\pm$ 24.68 ^{bc}	276.23 $\pm$ 26.41 ^{cd}	248.28 $\pm$ 28.78 ^d
上皮层高度/ μm height of the epithelium	95.95 $\pm$ 7.35 ^a	99.97 $\pm$ 18.63 ^{ab}	82.03 $\pm$ 11.78 ^c	75.5 $\pm$ 10.48 ^c	175.78 $\pm$ 8.08 ^d
褶皱高度/ μm fold height	60.13 $\pm$ 4.83 ^a	60.1 $\pm$ 3.46 ^a	60.42 $\pm$ 4.27 ^a	39.38 $\pm$ 1.97 ^b	74.27 $\pm$ 7.93 ^c
褶皱宽度/ μm fold width	27.77 $\pm$ 2.68 ^a	28.72 $\pm$ 1.92 ^a	20.37 $\pm$ 3.31 ^b	21.07 $\pm$ 2.98 ^b	28.95 $\pm$ 2.03 ^a
肌层厚/ μm muscle layer thickness	92.07 $\pm$ 5.27 ^a	74.42 $\pm$ 8.79 ^b	70.25 $\pm$ 9.08 ^b	56.48 $\pm$ 3.88 ^c	52.35 $\pm$ 6.4 ^c

胃幽门为球形胃底部, 黏膜褶细长, 向内突出的胃皱襞宽大, 数量少 (图版 II - 2), 本实验中, 间歇性饥饿对管壁厚度上, S0 组和 S1 组差异不显著 ($P > 0.05$), 与另外 3 组相比差异显著 ($P < 0.05$), S2 组、S4 组与 S8 组相互之间差异不显著 ($P > 0.05$) (表 4)。在上皮层高度上, S1 和 S2 组

与 S0 组相比, 呈显著增高 ($P < 0.05$), 随后在 S4 组以及 S8 组中又恢复到对照组水平, 与对照组差异不显著 ($P > 0.05$)。黏膜褶高度呈现畸形趋势, 其中 S0 与 S1 组相对较低, 相互之间差异不显著 ($P > 0.05$), 但与 S2 组间差异显著, 至 S4 和 S8 组, 黏膜褶高度更高, 与 S2 组相比也差异显著

($P < 0.05$)。黏膜褶宽度相互之间略有差异,但差异不显著($P > 0.05$)。肌层厚度随着间歇饥饿时间的延长,先递减,随后至 S2 组增厚,随后又递

减,至 S8 组恢复到初始对照组水平。S2 和 S4 组与其他 3 组差异显著($P < 0.05$),相互之间差异不显著($P > 0.05$)。

表 4 间歇性饥饿后各组梭鱼幼鱼胃幽门部组织结构的变化
Tab.4 The changes in the tissue structure of the pyloric stomach of young *L. haematocheila* after intermittent hunger

胃幽门部 stomach pylorus	S0	S1	S2	S4	S8
管壁厚/ μm tube wall thickness	253.68 $\pm$ 5.57 ^a	260.23 $\pm$ 15.04 ^a	207.03 $\pm$ 5.63 ^b	203.93 $\pm$ 4.48 ^b	201.7 $\pm$ 8.64 ^b
上皮层高度/ μm height of the epithelium	158.47 $\pm$ 2.52 ^a	193.97 $\pm$ 15.69 ^b	202.1 $\pm$ 12.6 ^b	158.95 $\pm$ 8.53 ^a	156.88 $\pm$ 7.00 ^a
黏膜褶高度/ μm mucosal folds height	118.52 $\pm$ 8.58 ^a	110.37 $\pm$ 7.86 ^a	176.62 $\pm$ 6.9 ^b	221.78 $\pm$ 9.07 ^c	210.23 $\pm$ 9.48 ^c
黏膜褶宽度/ μm mucosal folds width	25.22 $\pm$ 9.72 ^a	19.42 $\pm$ 3.95 ^a	23.67 $\pm$ 8.53 ^a	26.27 $\pm$ 10.23 ^a	16.88 $\pm$ 5.53 ^a
肌层厚/ μm muscle layer thickness	77.32 $\pm$ 4.6 ^a	60.6 $\pm$ 8.55 ^b	95.18 $\pm$ 7.45 ^c	89.2 $\pm$ 7.88 ^c	60.77 $\pm$ 10.35 ^a

2.4 间歇性饥饿对梭鱼幼鱼肠组织结构的影响

梭鱼幼鱼肠由前、中、后肠 3 个部分构成,前肠管腔最为粗短,中肠长度最长,管腔比前肠稍细,后肠较小,管壁厚度上从前肠到后肠逐渐减小,由黏膜层、黏膜下层、肌层和浆膜层组成。黏膜层为单层柱状上皮,细胞紧密排列,核圆形,染色较深,位于内侧(图版Ⅲ-1、6、11)。黏膜下层含有大量的血细胞,上皮层中每个褶皱中含有清晰可见的空泡状杯状细胞,前肠 2~4 个,中肠 3~5 个,后肠 5~7 个,上皮层中含有少量嗜酸性细胞,肠道各部褶皱高度差异不明显,S1 组前、中、后肠的组织结构无明显变化(图版Ⅲ-2、7);S2 组前后肠组织结构变化明显,细胞开始模糊,组织有疏松、断裂现象,肌肉层与黏膜下层分离(图版Ⅲ-3、8、12)。S4 组及 S8 组肠系脂肪基本消失而萎缩,各部分有不同程度的损伤,肌肉层与黏膜下层断裂,有分离现象,后肠更严重(图版Ⅲ-13)。S8 组肠道上皮组织中出现脱落、断裂等现象(图版Ⅲ-4、5、14)。

间歇性饥饿对梭鱼幼鱼前、中、后肠管壁厚度、上皮层高度、褶皱高度、杯状细胞的大小影响见表 5~表 7。在前肠管壁厚度上,除 S8 组显著减小($P < 0.05$)之外,其他组差异不显著($P > 0.05$),上皮层高度呈现先上升后下降的趋势,与对照组相比,S1 组和 S2 组差异显著($P < 0.05$),

S4 组和 S8 组差异不显著($P > 0.05$);在褶皱高度上,S1 组最高,与其他组差异显著($P < 0.05$),S2 组次之,除 S4 组外,与其他各组差异显著($P < 0.05$),S8 组最小。在褶皱宽度上,呈现逐渐递增的趋势,至 S4 组已与对照组(S0 组)差异显著($P < 0.05$);在杯状细胞长径上,呈逐渐递减的趋势,至 S4 组已与对照组差异显著($P < 0.05$);在杯状细胞短径上,呈现先减小[至 S2 组最小,并与 S0 组差异显著($P < 0.05$)],后又增加,至 S8 组超过对照组的大小(表 5)。

中肠与前肠有类似的趋势,管壁厚、上皮层高度均呈现先显著增厚增高的趋势,至 S1 组最大,后又逐渐降低,低于对照组水平。各组褶皱高度与对照组变化不明显。褶皱宽度除 S2 组外,其他各组互相差异不显著($P > 0.05$)。杯状细胞除 S1 组与对照组相比显著变小之外($P < 0.05$),其他各组差异不显著($P > 0.05$)(表 6)。

在后肠管壁厚度、上皮层高度以及褶皱高度上,与对照组相比,S1 组和 S2 组均显著增厚($P < 0.05$),之后随着间歇饥饿的延长,又降到对照组水平;在褶皱宽度上,对照组的宽度最宽,除与 S2 组差异不显著外,与其他各组差异显著($P < 0.05$),S2 组之后宽度逐渐降低;在杯状细胞的长径上,S2 组最长,但与对照组差异不显著($P > 0.05$),S1 组与 S8 组差异不显著,与对照组差异显著($P < 0.05$)。

表 5 间歇性饥饿后各组梭鱼幼鱼前肠组织学统计数据
Tab.5 The data in the tissue structure of the foregut of young
L. haematocheila after intermittent hunger

前肠 foregut	S0	S1	S2	S4	S8
管壁厚/ μm tube wall thickness	187.1 $\pm$ 16.68 ^a	184.17 $\pm$ 5.9 ^a	193.63 $\pm$ 10.09 ^a	187.63 $\pm$ 13.35 ^a	159.05 $\pm$ 5.02 ^b
上皮层高度/ μm height of the epithelium	144.25 $\pm$ 6.9 ^a	160.13 $\pm$ 6.84 ^b	159.27 $\pm$ 8.27 ^b	147.37 $\pm$ 12.52 ^a	142.1 $\pm$ 11.53 ^a
褶皱高度/ μm fold height	122.92 $\pm$ 7.93 ^a	146.4 $\pm$ 4.72 ^b	130.45 $\pm$ 10.03 ^c	124.53 $\pm$ 7.9 ^{ac}	116.97 $\pm$ 3.61 ^a
褶皱宽度/ μm fold width	50.42 $\pm$ 4.63 ^a	53.17 $\pm$ 3.92 ^{ab}	54.18 $\pm$ 2.04 ^{ab}	55.8 $\pm$ 4.27 ^b	63.28 $\pm$ 3.09 ^c
杯状细胞长径/ μm long diameter of goblet cell	14.17 $\pm$ 1.27 ^a	12.91 $\pm$ 1.07 ^{ab}	12.68 $\pm$ 1.31 ^{ab}	11.88 $\pm$ 1.33 ^{bc}	11.02 $\pm$ 1.05 ^c
杯状细胞短径/ μm short diameter of goblet cell	8.47 $\pm$ 0.98 ^{ac}	7.47 $\pm$ 1.42 ^{abc}	6.23 $\pm$ 1.42 ^b	7.02 $\pm$ 1.53 ^{ab}	8.97 $\pm$ 1.4 ^c

表 6 间歇性饥饿后梭鱼幼鱼中肠组织结构的变化
Tab.6 Changes in the tissue structure of the midgut of young *L. haematocheila* after intermittent hunger

中肠 midgut	S0	S1	S2	S4	S8
管壁厚/ μm tube wall thickness	174.93 $\pm$ 10.07 ^a	188.15 $\pm$ 10.88 ^b	177.82 $\pm$ 7.92 ^a	169.67 $\pm$ 7.24 ^{ac}	160.5 $\pm$ 4.3 ^c
上皮层高度/ μm height of the epithelium	148.52 $\pm$ 3.69 ^{ab}	155.60 $\pm$ 5.55 ^b	147.10 $\pm$ 6.65 ^a	143.55 $\pm$ 6.45 ^{ac}	140.53 $\pm$ 3.9 ^c
褶皱高度/ μm fold height	132.10 $\pm$ 6.68 ^a	132.40 $\pm$ 3.54 ^a	130.28 $\pm$ 11.77 ^a	127.52 $\pm$ 6.31 ^a	132.02 $\pm$ 6.21 ^a
褶皱宽度/ μm fold width	45.93 $\pm$ 2.9 ^a	49.53 $\pm$ 8.08 ^a	62.62 $\pm$ 5.3 ^b	52.23 $\pm$ 3.51 ^a	52.55 $\pm$ 7.47 ^a
杯状细胞长径/ μm long diameter of goblet cell	11.97 $\pm$ 2.22 ^a	7.98 $\pm$ 1.08 ^b	10.97 $\pm$ 1.99 ^a	11.08 $\pm$ 0.94 ^a	10.47 $\pm$ 1.6 ^a
杯状细胞短径/ μm short diameter of goblet cell	8.00 $\pm$ 0.87 ^a	6.95 $\pm$ 1.04 ^a	7.60 $\pm$ 1.12 ^a	8.42 $\pm$ 2.56 ^a	8.02 $\pm$ 0.81 ^a

表 7 间歇性饥饿后各组梭鱼幼鱼后肠组织统计数据
Tab.7 The data in the tissue of the hindgut of young *L. haematocheila* after intermittent hunger

后肠 hindgut	S0	S1	S2	S4	S8
管壁厚/ μm tube wall thickness	146.70 $\pm$ 7.97 ^a	174.68 $\pm$ 4.1 ^b	174.07 $\pm$ 5.21 ^b	158.17 $\pm$ 10.42 ^a	150.35 $\pm$ 5.55 ^a
上皮层高度/ μm height of the epithelium	126.30 $\pm$ 3.74 ^a	158.63 $\pm$ 9.52 ^b	156.23 $\pm$ 5.92 ^b	138.02 $\pm$ 7.64 ^c	120.67 $\pm$ 7.05 ^a
褶皱高度/ μm fold height	103.00 $\pm$ 3.22 ^a	136.08 $\pm$ 10.66 ^c	129.08 $\pm$ 6.63 ^{bc}	124.38 $\pm$ 4.82 ^b	101.63 $\pm$ 3.5 ^a
褶皱宽度/ μm fold width	82.37 $\pm$ 4.18 ^a	68.93 $\pm$ 8.69 ^b	79.57 $\pm$ 3.36 ^a	64.78 $\pm$ 5.39 ^{bc}	59.77 $\pm$ 5.84 ^c
杯状细胞长径/ μm long diameter of goblet cell	12.50 $\pm$ 1.27 ^{ab}	10.37 $\pm$ 0.65 ^c	13.03 $\pm$ 1.94 ^a	11.46 $\pm$ 1.66 ^{bc}	10.02 $\pm$ 1.03 ^c
杯状细胞短径/ μm short diameter of goblet cell	7.77 $\pm$ 1.7 ^a	8.37 $\pm$ 0.95 ^{ab}	10.03 $\pm$ 2.19 ^b	8.55 $\pm$ 1.81 ^{ab}	9.72 $\pm$ 1.66 ^{ab}

2.5 间歇性饥饿对梭鱼幼鱼肝胰脏组织学的影响

梭鱼的胰脏弥散分布于肝脏中,俗称肝胰脏,但二者是相互独立的器官,分泌各自的消化液并

由各自的导管输送^[23]。肝脏最外层为一层浆膜,内侧有无数肝小叶,肝细胞中存在大量的脂质空泡,细胞核位于一侧,肝细胞排列分散,以中央向外呈辐射状。肝静脉清晰可见,其内可见红细胞、

淋巴细胞等(图版Ⅳ-1、2)。

间歇性饥饿对梭鱼幼鱼肝细胞成分影响明显,S1组和S2组表现在脂肪颗粒减少,脂质空泡数量减少,致使细胞显得紧密,肝细胞索明显;血细胞数量增加,体积略有减小,在显微镜下观察到小叶间静脉增多;胰腺泡逐渐缩小(图版Ⅳ-3、4、5、6);在S4组肝细胞内脂肪减少,细胞缩小,肝组织不规则排列,界限模糊,静脉血管中有大量染色深红的细胞,细胞核为紫黑色(图版Ⅳ-7、8);S8组小叶间静脉破裂,肝细胞充血,血细胞体积小,有降解现象,分散在肝脏组织中,细胞质较少,胞外空泡增多,肝血窦在中央静脉附近清晰可见,胰腺泡细胞在小叶间静脉可见减小现象(图版Ⅳ-9、10、11)。

3 讨论

3.1 梭鱼幼鱼消化道结构与功能的关系

在组织学上,梭鱼幼鱼消化道由内向外分为4层:黏膜层、黏膜下层、肌层和浆膜。梭鱼的食道短粗,肌层发达,几乎与胃的肌肉层厚度等同,环肌层厚度仅比纵肌层厚度稍薄,因而食道具有强大的收缩能力,便于将食物迅速推到胃部^[23]。食道中也含有大量的褶皱,具分支,因此可以根据食物的大小和多少进行收缩和展平,扩大了食物通过食道的接触面,食道中有大量杯状细胞,能分泌大量黏液,润滑食物,进而保护上皮细胞免受机械损伤。这与许晓娟等^[12]和刘龙龙等^[24]在饥饿胁迫对卵形鲳鲹幼鱼消化器官组织学影响的研究结果相一致。

与卵形鲳鲹食道的研究结果相似,梭鱼幼鱼食道也存在“食道-胃”过渡区,在过渡区后段有大量杯状细胞分布,杯状细胞分泌大量黏液与消化酶^[25],能对食物初步消化吸收,表明食道和胃在组织学上具有过渡区,梭鱼幼鱼对食物的消化始于“食道-胃”过渡区。

与鲮(*Mugil cephalus*)胃的组织结构特点和功能相似^[26],梭鱼胃盲囊同贲门部结构基本相同,只是各层厚度均大于贲门部,粘膜层为单层柱状上皮,细胞排列紧密,核多位于下部外侧,染色较深,有清晰纹状缘,部分向内凹陷成胃小凹,与胃黏膜垂直,有的黏膜褶弯曲或具有分支,黏膜下固有层中含有丰富的胃腺,腺细胞周围稍大于周围细胞,从组织学观察呈管状腺体,胃盲囊中较贲

门部更多,胃腺更发达,细胞位于外侧。肌层很厚,内层为环肌,不连续,在黏膜褶的底部出现,外为纵肌,在环肌和纵肌之间有结缔组织分隔,厚度不均匀。当梭鱼幼鱼吞食大量的食物后,较粗的纵行肌束和发达的肌层更有利于胃腺分泌的消化液与食物混合,保证能充分地消化食物,特别是食物中的蛋白质^[27]。

胃幽门部黏膜层褶皱较为宽大,无分支,一般为3~4个,单层柱状上皮,无杯状细胞,肌肉发达,类似于鸟类砂囊结构的肌胃,便于食物的研磨和进一步消化。

梭鱼幼鱼肠道系数大,厚度比其他消化道部位小,肠内侧密集分布肠微绒毛,扩大了肠道的消化、吸收面积,促进消化吸收。前肠宽大有利于食物在肠道中暂时存储并快速输送,中肠最长,有利于全方位的食物的消化吸收,后肠管壁细小,延长了食物在肠道中的停留时间,以进一步消化吸收食物。黏膜层含有大量杯状细胞,从前肠到后肠杯状细胞逐渐增多,尤以后肠杯状细胞最多,分泌黏液润滑食物残渣,以便快速排出体外,这与鲮和卵形鲳鲹的研究结果相同^[24,26]。

3.2 间歇性饥饿模式对梭鱼幼鱼消化器官组织学和功能的影响

鱼类在短期饥饿过程中,由于外源营养不足,为了维持机体正常的生命活动,必然要消耗自身的机体组织^[28-29],同时调整机体的消化器官组织结构,增强或减弱,以便利用机体的蛋白质、脂肪等作为能量来源,这会致使组织器官发生变化^[29-30]。长时间的饥饿会导致机体、器官损伤,生存状况受到威胁甚至死亡^[31-33]。本实验研究结果表明,间歇性投喂会使梭鱼幼鱼消化器官发生一些细微的变化,2 d以内至少投喂一次的(S1组和S2组)梭鱼幼鱼部分组织器官出现增强的趋势,表明梭鱼幼鱼调整了自身组织结构,进而提高食物的利用率,随着投喂次数(频率)的减少,部分消化器官出现损伤,但部分组织的补偿生长已不足以抵消饥饿造成的影响,在形态指标上表现显著性差异,在组织学上表现断裂、断层、破碎。尤以S8组消化道组织损伤最为严重,比如消化道管壁变薄,黏膜上皮界限变得模糊,黏膜层逐渐脱落,杯状细胞变小等。

对梭鱼幼鱼采用不同方式投喂使其消化系统发生了一系列相应的变化。短时间的饥饿对梭鱼

幼鱼食道组织结构影响不明显,但随着投喂次数(频率)的减少,食道黏膜层破碎,界限模糊,黏膜上皮逐渐脱落、断裂。这与卵形鲳鲹、鲮幼鱼研究结果相同^[13,26],与哲罗鱼^[34]、金头鲷^[28](*Sparus aurata*)幼鱼的实验研究结果不同,后一类鱼间歇投喂后食道没有发生明显变化,这可能与不同鱼类对饥饿的补偿效应不同有关。

间歇性投喂对梭鱼幼鱼消化道组织结构具有显著性影响,长时间的饥饿使胃黏膜上皮模糊,排列不规则,黏膜层与黏膜下层间隙变大,胃褶皱和上皮细胞高度均呈现先上升后下降的趋势,但随着间歇性饥饿时间的延长使胃肌肉层先与对照组相比无显著变化,后降低较快,可能幼鱼在较短时间的饥饿过程中为了适应缺食的环境而将营养储存在肌肉中,以备在较长时间饥饿时保证能量供应,也可能通过加强胃对营养物质的吸收转化率,达到补偿生长的效果,随着投喂频率的减少,幼鱼肌肉层厚度逐渐下降。胃腺细胞收缩变小,排列紊乱;肠的管壁厚度、上皮层高度在短期饥饿情况下,S1组表现显著增高,之后在S2组、S4组、S8组表现出随着饥饿时间的延长,呈现逐渐下降的趋势。杯状细胞在S2组个体最大,表明幼鱼在S2组对食物的转化吸收率最大,但其他指标与对照组相比已出现下降的趋势,表明饥饿已经对梭鱼幼鱼的生理生化指标产生负面的影响,由此可以得知,在本次实验中,S1组相对来说对饵料的转化吸收率最高,生长较为良好。

在肝组织结构上,梭鱼幼鱼在间歇性饥饿过程中,随着时间的延长,肝出现萎缩并变得非常紧密,肝细胞变小,呈现不规则排列,空泡减少,这与卵形鲳鲹、金头鲷、星斑川鲷肝结构的变化类似。在应对外界间歇性饥饿过程中,不同种类的鱼对不同部位器官贮存的营养物质动用的顺序不同。如草鱼^[35](*Ctenopharyngodon idella*)在应对缺乏外界营养物质时,消耗机体储存的糖原和脂肪,而蛋白质变化不明显;而真鲷^[36](*Pagrus major*)则首先将蛋白质作为转化能量的营养物质,然后是脂类;在对星斑川鲷的组织学观察研究过程中发现,饥饿后星斑川鲷胃、肠、肝组织学变化显著,肝的损伤程度较胃和肠最大,表明星斑川鲷在饥饿过程中先消耗转化肝中的能源物质来补充自身生活需要。在本实验中,采用间歇性饥饿处理各组实验鱼,除肝胰脏之外,消化系统的其他各器官如

食道、胃、肠均出现部分显著增强的趋势,表明在对食物的吸收转化率上显著提高。在肝胰脏中,肝体积缩小,肝中脂质空泡数量减少,肝细胞缩小,细胞界限不明显,没有出现脂质空泡数量增多增大的趋势,表明梭鱼幼鱼在应对间歇性饥饿胁迫时,与星斑川鲷相一致,首先动用肝中的能量来弥补因饥饿带来的部分损失。

参考文献:

- [1] Liu B, He Q G, Tang Y K, *et al.* Effects of starvation on growth, physiological and biochemical parameter of GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(2): 230 - 237. [刘波, 何庆国, 唐永凯, 等. 饥饿胁迫对吉富罗非鱼生长及生理生化指标的影响. 中国水产科学, 2009, 16(2): 230 - 237.]
- [2] Li J, Wang K, Chen J C, *et al.* Effect of different cyclic starvation and refeeding regimes on the compensatory growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(6): 869 - 876. [李建, 王琨, 陈建春, 等. 不同循环饥饿投喂模式对尼罗罗非鱼补偿生长的影响. 水产学报, 2014, 38(6): 869 - 876.]
- [3] Fang J H, Tian X L, Jiang H B, *et al.* Effects of repetitive periods of fasting and satiation feeding on the growth, body composition, metabolism and energy budget of tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(7): 1090 - 1097. [房景辉, 田相利, 姜海滨, 等. 不同循环投喂模式对半滑舌鲷的生长、体成分组成、代谢和能量收支的影响. 水产学报, 2011, 35(7): 1090 - 1097.]
- [4] Wang J J, Wang Y, Ji Y B, *et al.* Preliminary studies on quantitative histology of digestive tract of *Scophthalmus maximus* before and after starvation [J]. Journal of Tianjin Agricultural University, 2013, 20(1): 11 - 15. [王姣姣, 王妍, 季延滨, 等. 大菱鲆饥饿前后消化道的定量组织学初步研究. 天津农学院学报, 2013, 20(1): 11 - 15.]
- [5] Guan S J, Wu R Q, Xie J, *et al.* Effects of starvation on digestive organs and activities of protease and amylase of large mouth bass (*Micropterus salmoides*) [J]. South China Fisheries Science, 2007, 3(2): 25 - 29. [关胜军, 吴锐全, 谢骏, 等. 饥饿对大口黑鲈消化器官、蛋白酶和淀粉酶活力的影响. 南方水产, 2007, 3(2): 25 - 29.]
- [6] Sun X J, Liang Y J, Zhang S L, *et al.* Effects of

- starvation and subsequent feeding on biochemical composition and energy value of *Platichthys stellatus* [J]. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32(1): 24 – 31. [孙向军, 梁拥军, 张升利, 等. 饥饿后再投喂对星斑川鲷生化组成以及能值的影响. 渔业科学进展, 2011, 32(1): 24 – 31.]
- [7] Zhang S L, Liang Y J, Sun X J, *et al.* Effects of starvation and subsequent feeding on morphological and histological structure of digestive system in *Platichthys stellatus* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2012, 19(3): 445 – 452. [张升利, 梁拥军, 孙向军, 等. 饥饿对星斑川鲷消化器官形态结构和组织学的影响. 中国水产科学, 2012, 19(3): 445 – 452.]
- [8] Gao L J, Chen L Q, Song B, *et al.* Effect of starvation on digestive system development of hybrid sturgeon (*Huso huso* ♀ × *Acipenser baeri* ♂) larvae [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2006, 15(4): 442 – 446. [高露姣, 陈立侨, 宋兵, 等. 饥饿对杂交鲟消化系统发育的影响. 上海水产大学学报, 2006, 15(4): 442 – 446.]
- [9] Zhang Y Q, Liu Y, Xu W, *et al.* The effects of starvation on morphology, behavior and digestive system in larval Taimen *Hucho taimen* [J]. Journal of Dalian Ocean University, 2010, 25(4): 330 – 336. [张永泉, 刘奕, 徐伟, 等. 饥饿对哲罗鱼仔鱼形态、行为和消化器官结构的影响. 大连海洋大学学报, 2010, 25(4): 330 – 336.]
- [10] Wu M M, Li J F, Gao H T. Effect of starvation and compensatory growth on growth and body biochemical composition in juvenile *Carassius auratus* Red Variety [J]. Journal of Hydroecology, 2009, 2(5): 80 – 84. [吴蒙蒙, 李吉方, 高海涛. 饥饿和补偿生长对红鲫幼鱼生长和体组分的影响. 水生生态学杂志, 2009, 2(5): 80 – 84.]
- [11] Liu Q, Li J F, Wang Q Q, *et al.* The activities of digestive enzymes in *Sebastes schlegeli* juvenile after starvation and refeeding [J]. Progress in Fishery Sciences, 2013, 34(2): 52 – 57. [刘群, 李吉方, 王晴晴, 等. 饥饿和恢复投喂对许氏平鲈幼鱼消化酶活性的影响. 渔业科学进展, 2013, 34(2): 52 – 57.]
- [12] Xu X J, Ou Y J, Li J E. Effects of delayed feeding on foraging, survival and growth of ovate pompano (*Trachinotus ovatus*) larvae during early developmental stage [J]. South China Fisheries Science, 2010, 6(1): 37 – 41. [许晓娟, 区又君, 李加儿. 迟投饵对卵形鲳鲹早期仔鱼阶段摄食、成活及生长的影响. 南方水产, 2010, 6(1): 37 – 41.]
- [13] Tian X L, Fang J H, Dong S L. Effects of starvation and recovery on the growth, metabolism and energy budget of juvenile tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) [J]. Aquaculture, 2010, 310(1 – 2): 122 – 129.
- [14] 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 – 4): 503 – 515.
- [15] Chen J Y, Chen Y C. Effects of starvation on alimentary canal, HSI and GI of *Pelteobagrus vachelli*. [J]. Journal of Biology, 2010, 27(5): 67 – 68, 83. [陈锦云, 陈玉翠. 饥饿对瓦氏黄颡鱼消化管、肝指数和性腺指数的影响. 生物学杂志, 2010, 27(5): 67 – 68, 83.]
- [16] Huang G, Wei L, Zhang X, *et al.* Compensatory growth of juvenile brown flounder *Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel) following thermal manipulation [J]. Journal of Fish Biology, 2008, 72(10): 2534 – 2542.
- [17] Mao Y B, Liu H Y, Tan B P, *et al.* Effects of different dietary carbohydrate levels and starvation on growth and glucose tolerance ability in grouper (*Epinephelus coioides*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(4): 549 – 558. [毛义波, 刘泓宇, 谭北平, 等. 饲料碳水化合物水平及饥饿处理对斜带石斑鱼生长及葡萄糖耐受能力的影响. 水产学报, 2014, 38(4): 549 – 558.]
- [18] Wang Y, Li C, Qin J G, *et al.* Cyclical feed deprivation and refeeding fails to enhance compensatory growth in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. [J]. Aquaculture Research, 2009, 40: 204 – 210.
- [19] Yang C H, Han Z Z, Liu X, *et al.* The compensatory growth and its mechanism of *Hucho taimen* after starvation [J]. Freshwater Fisheries, 2010, 40(4): 33 – 38. [杨成辉, 韩志忠, 刘霞, 等. 哲罗鱼继饥饿后的补偿生长及其机制. 淡水渔业, 2010, 40(4): 33 – 38.]
- [20] Lou B, Shi H L, Luo J A, *et al.* Effects of starvation and refeeding on oxygen consumption rate and histology of digestive system in Japanese croaker (*Nibea japonica*) [J]. Marine Fisheries, 2007, 29(2): 140 – 147. [楼宝, 史会来, 骆季安, 等. 饥饿和再投喂对日本黄姑鱼代谢率和消化器官组织学的影响. 海洋渔业, 2007, 29(2): 140 – 147.]

- [21] Song H X, Weng Y Z, Fang Q S, *et al.* Studies on the histological changes in gastrointestinal tract of juvenile *Epinephelus coioides* by starvation [J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 2008, 27 (1): 74 – 78. [宋海霞, 翁幼竹, 方琼珊, 等. 斜带石斑鱼幼鱼饥饿前后胃肠道的组织学研究. 台湾海峡, 2008, 27 (1): 74 – 78.]
- [22] Wei G L, Xu G C, Gu R B, *et al.* Histological, and enzymatic comparison of digestive system in juvenile estuarine tapertail anchovy *Coilia nasus* fed formulated diets [J]. Journal of Dalian Ocean University, 2014, 29 (1): 35 – 39. [魏广莲, 徐钢春, 顾若波, 等. 两种配合饲料对刀鲚幼鱼消化系统显微结构和功能的影响. 大连海洋大学学报, 2014, 29 (1): 35 – 39.]
- [23] Wang Q, Chang H M, Meng S Y. Histological study on digestive system of mullet (*Liza haematocheila*) [J]. Sichuan Journal of Zoology, 2008, 27 (5): 740 – 742. [王茜, 常洪敏, 孟思远. 梭鱼消化系统的组织学研究. 四川动物, 2008, 27 (5): 740 – 742.]
- [24] Liu L L, Luo M, Chen F X, *et al.* Study on the compensatory growth following starvation of juvenile golden pompano *Trachinotus ovatus* [J]. Journal of Shanghai Ocean University 2014, 23 (1): 31 – 36. [刘龙龙, 罗鸣, 陈傅晓, 等. 卵形鲳鲹幼鱼的饥饿和补偿生长研究. 上海海洋大学学报, 2014, 23 (1): 31 – 36.]
- [25] Ribeiro F F, Tsuzuki M Y. Compensatory growth responses in juvenile fat snook, *Centropomus parallelus* Poey, following food deprivation [J]. Aquaculture Research, 2010, 41: 226 – 233.
- [26] Yu N, Li J E, OU Y J. On histology of digestive system of wild and cultivated grey mullet *Mugil cephalus* [J]. Marine Fisheries, 2011, 33 (2): 152 – 158. [于娜, 李加儿, 区又君. 野生鲮鱼和养殖鲮鱼消化系统的组织学观察. 海洋渔业, 2011, 33 (2): 152 – 158.]
- [27] Eroldogan O T, Tasxbozan O, Tabakoglu S. Effects of restricted feeding regimes on growth and feed utilization of juvenile Gilthead Sea Bream, *Sparus aurata* [J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2008, 39 (2): 267 – 274.
- [28] Abolfathi M, Hajimoradloo A, Ghorbani R, *et al.* Compensatory growth in juvenile roach *Rutilus caspicus*: effect of starvation and re-feeding on growth and digestive surface area [J]. Journal of Fish Biology, 2012, 81: 1880 – 1890.
- [29] Jiang L H, Zhu A Y, Yuan S B. Effects of starvation on the digestive organs and muscle composition of *Sebastiscus marmoratus* [J]. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32 (2): 22 – 26. [江丽华, 朱爱意, 苑淑宾. 饥饿对褐菖鲉消化道组织及肌肉营养成分的影响. 渔业科学进展, 2011, 32 (2): 22 – 26.]
- [30] Lauzon H L, Gudmundsdottir S, Steinarsson A, *et al.* Effects of bacterial treatment at early stages of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) on larval survival and development [J]. Journal of Applied Microbiology, 108 (2010): 624 – 632.
- [31] Blanquet I, Oliva-Teles A. Effect of feed restriction on the growth performance of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) juveniles under commercial rearing conditions [J]. Aquaculture Research, 2010, 41 (8): 1255 – 1260.
- [32] A R, Wu L X, Jiang Z Q, *et al.* Effects of alternative periods of starvation-refeeding on growth, body composition, and energy budget of juvenile turbot *Scophthalmus maximus* [J]. Journal of Dalian Ocean University, 2013, 28 (5): 462 – 467. [阿荣, 吴立新, 姜志强, 等. 周期性饥饿再投喂对大菱鲆幼鱼生长、生化组成和能量收支的影响 [J]. 大连海洋大学学报, 2013, 28 (5): 462 – 467.]
- [33] Turano M J, Borski R J, Daniels H V. Effects of cyclic feeding on compensatory growth of hybrid striped bass (*Morone chrysops* × *M. saxatilis*) foodfish and water quality in production ponds [J]. Aquaculture Research, 2008, 39: 1514 – 1523.
- [34] Yang C H, Han Z Z, Liu X, *et al.* The compensatory growth and its mechanism of *Hucho taimen* after starvation [J]. Freshwater Fisheries, 2010, 40 (4): 33 – 38. [杨成辉, 韩志忠, 刘霞, 等. 哲罗鱼继饥饿后的补偿生长及其机制. 淡水渔业, 2010, 40 (4): 33 – 38.]
- [35] Zhu Z Y, Hua X M, Yu N, *et al.* Response of lipid and protein metabolism of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) to starvation [J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36 (5): 756 – 761. [朱站英, 华雪铭, 于宁, 等. 草鱼蛋白质和脂肪代谢对饥饿胁迫的响应. 水产学报, 2012, 36 (5): 756 – 761.]
- [36] Zhang B, Sun Y, Tang Q S. The effects of starvation on growth and biochemical composition in *Pagrosomus major* [J]. Journal of Fisheries of China, 2000, 24 (3): 206 – 210. [张波, 孙耀, 唐启升. 饥饿对真鲷生长及生化组成的影响. 水产学报, 2000, 24 (3): 206 – 210.]

Effects of intermittent feeding on the development of the digestive system and morphological behavior for juveniles of *Liza haematocheila*

NIE Guangfeng^{1,2}, LI Jiaer^{1*}, OU Youjun¹, WANG Pengfei¹, WEN Jiufu¹, TANG Qingliang³

(1. Key Lab of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture, South China

Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Guangzhou 510300, China;

2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

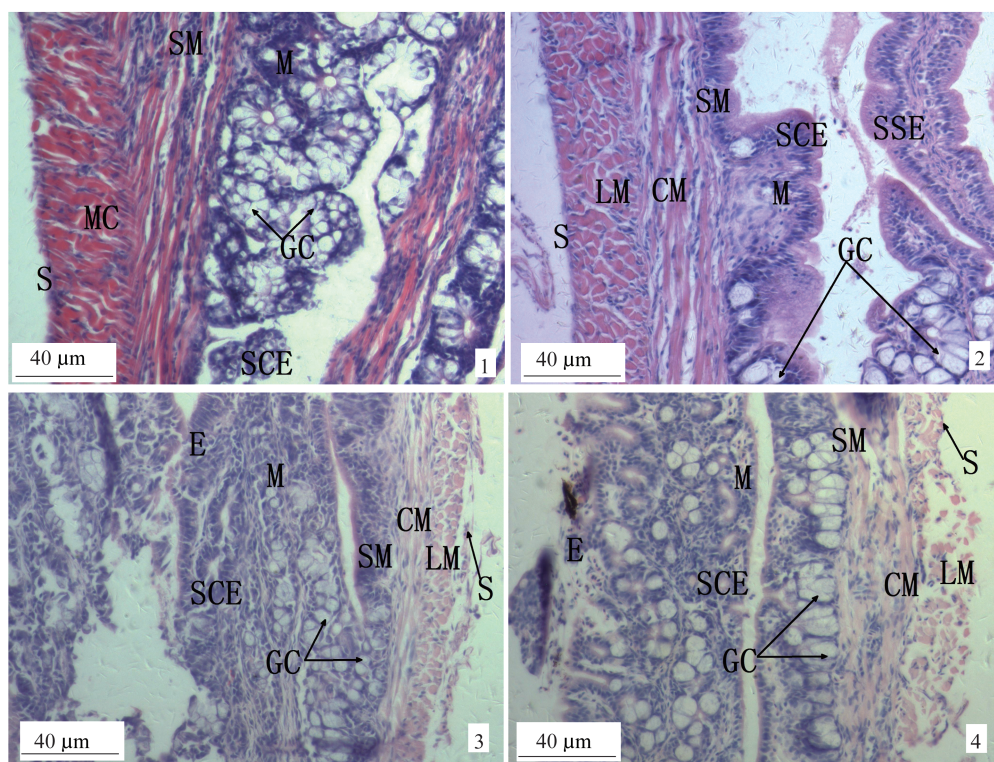
3. Guangdong Well-bred Mullet Fish Farm, Zhuhai 519090, China)

Abstract: A 22-day feeding trial was conducted to assess the compensatory growth response to different cyclic starvation and refeeding regimes in juvenile *Liza haematocheila*. The test was performed in the conditions of the water temperature: $(19 \pm 2)^\circ\text{C}$, pH: 7.2, salinity: 3.5, the oxygen content was 6%, the same age (36 days), the similar size, the *L. haematocheila* juvenile were fed: twice a day, once a day, once 2 days, once 4 days, once 8 days (namely S0, S1, S2, S4, S8), cyclic feeding 20 d, sampling at 22 d. We measured morphological characters about the body weight, body length, body height, head length, length before anal and so on. The experiments were carried out using anatomy, Bonn's solution fixation, paraffin sections, H. E staining, optical microscopy techniques to observe the juvenile barracuda's structure, morphology of the digestive organs in different groups. The esophagus, stomach and intestines cortex height, tall columnar cells, wall thickness, muscle layer thickness and the size of the esophagus and intestinal goblet cells were measured. Using SPSS19.0 software for measurement data, we analysed the impact of intermittent starvation on their histology. The results showed: in terms of juvenile behavior, the cluster of S0 and S1 was strong, swift movement, the cluster of S4 and S8 was weak, when they were frightened, they were in sporadic distribution, and the movement was somewhat less. In terms of morphology, the individuals of S0 had the largest increase, almost with the same period the growth of juvenile fish in the nursery pond, individuals of S1 were smaller than S0, there was a significant difference between the groups in the weight in both S0 and S1; S4, S8 had varying degrees of damage, with a big head and a little body, stomach volume was reduced, wall thinning; intestinal wall thinning transparent, mesenteric fat disappeared because of atrophy. Liver volume was significantly reduced with the color change from the original pink to crimson yellow. In tissue structure, S0 inter-group's tissue has somewhat changed, but it was not obvious. S1, S2 had a significant increase in the mucus cells; the gastric cells developed, but the secretory granules decreased, intestinal folds height decreased significantly and epithelial cell height reduced, the striated border height in S0 and S1 did not change significantly; from S1 to S4, the striated border height gradually became smaller, even irregular, S4, S8 group striated border height reduced significantly. In addition, obvious changes could be found in gastrointestinal mucosa of S8 group with fewer endocrine granule, intestinal brush border broken off, height of columnar cells reduced significantly from the front to the rear of intestine, goblet cells was significantly smaller in volume, liver cell shrinkage, reducing the number of lipid vacuoles, cell boundaries obvious and irregular, pancreatic acinar narrow, irregular arrangement. The results showed that when juvenile *L. haematocheila* at intermittent short-term starvation, the fish could adjust itself accordingly in tissue structure, the compensation effect existed, but when the intermittent hunger had a certain period of time, and then the digestive structure will display some irreversible phenomenon.

Key words: *Liza haematocheila*; histology; juveniles; hunger; digestive system

Corresponding author: LI Jiaer. E-mail: lje001@126.com

Funding projects: Guangdong Province Science and Technology Project (2012A020602016); Guangdong Province Oceanic Fisheries Technology Extension Special Projects (A201101D02)

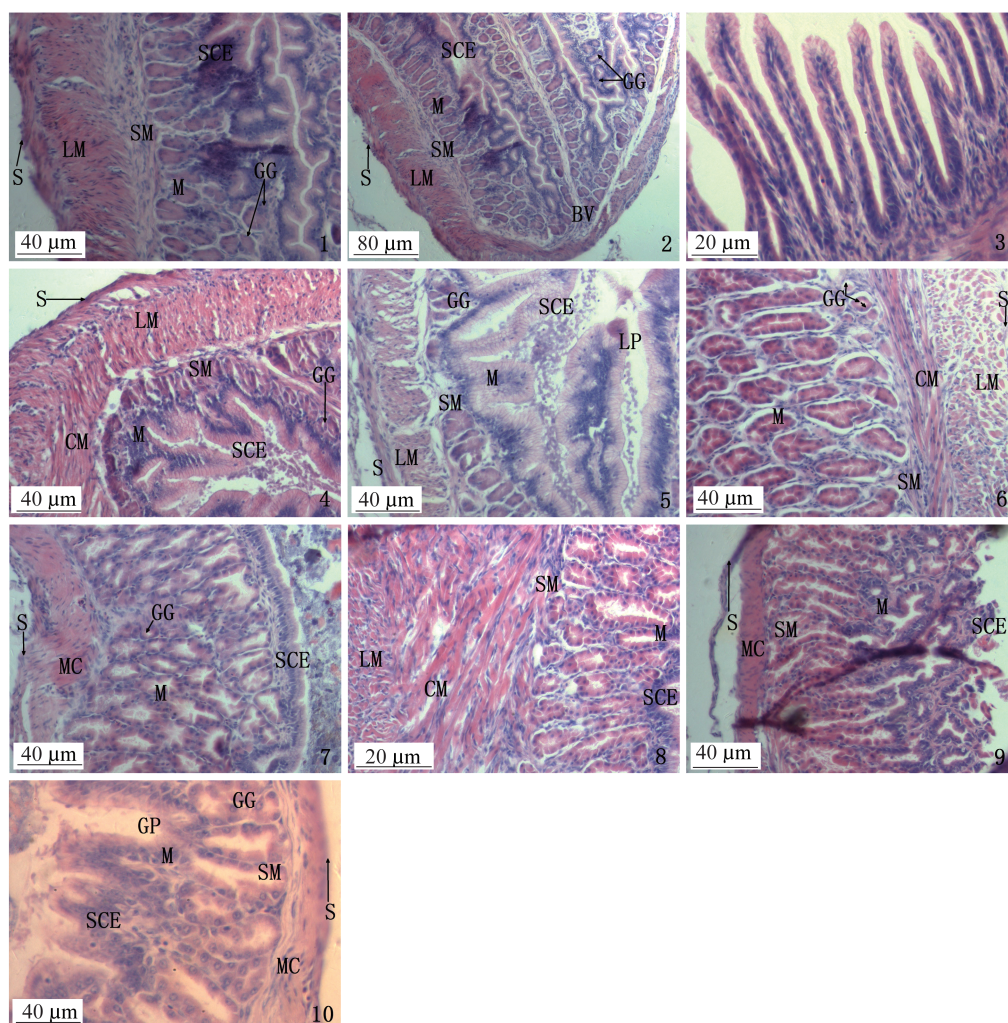


图版 I 间歇性饥饿后各组梭鱼幼鱼食道组织结构

1: 间歇性饥饿 0 d; 2: 间歇性饥饿 1 d; 3: 间歇性饥饿 3 d; 4: 间歇性饥饿 7 d. CM: 环肌; E: 上皮; GC: 杯状细胞; LM: 纵肌; M: 黏膜层; MC: 肌肉层; S: 浆膜层; SCE: 单层柱状上皮; SM: 黏膜下层; SSE: 复层扁皮上皮

Plate 1 The tissue structure of the esophagus of young *Liza haematocheila* after intermittent hunger

1: intermittent hunger 0 d; 2: intermittent hunger 1 d; 3: intermittent hunger 3 d; 4: intermittent hunger 7 d. CM: circular muscle; E: epithelium; GC: goblet cell; LM: longitudinal muscle; M: mucosa; MC: muscle layer; S: serosa; SCE: simple columnar epithelium; SM: submucosa; SSE: stratified squamous epithelium

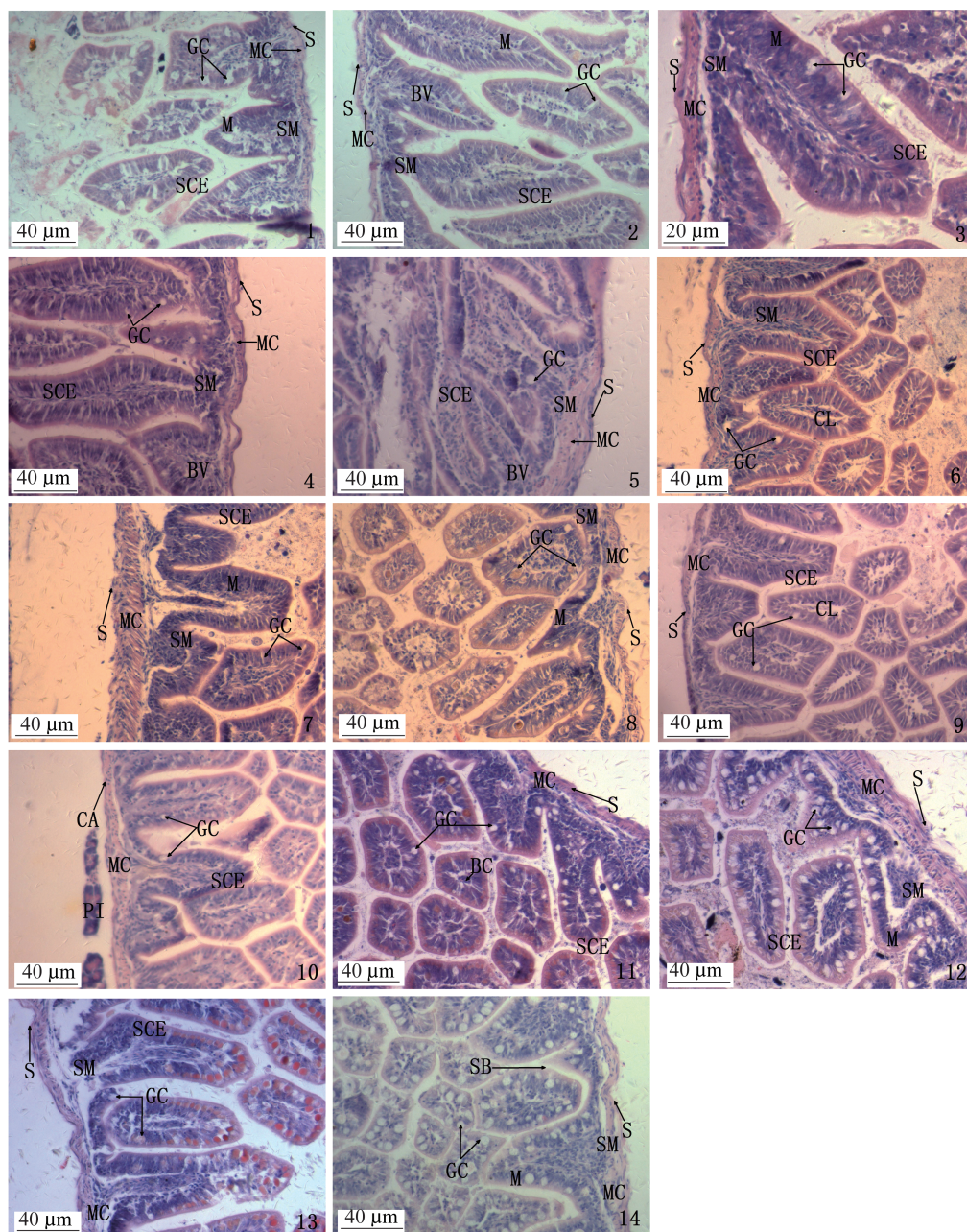


图版 II 间歇性饥饿后各组梭鱼幼鱼胃组织结构

1:间歇性饥饿0 d 幽门胃; 2:间歇性饥饿0 d 幽门胃; 3:间歇性饥饿0 d 胃黏膜褶; 4:间歇性饥饿1 d 幽门胃; 5:间歇性饥饿3 d 幽门胃; 6:间歇性饥饿0 d 贲门胃; 7:间歇性饥饿0.5 d 贲门胃; 8:间歇性饥饿1 d 贲门胃; 9:间歇性饥饿3 d 贲门胃; 10:间歇性饥饿7 d 贲门胃。BV:血管; CM:环肌; GG:胃腺; GP:胃小凹; LM:纵肌; LP:固有层; M:黏膜层; MC:肌肉层; S:浆膜层; SM:黏膜下层; SCE:单层柱状上皮

Plate 2 The tissue structure of the stomach of young *Liza haematocheila* after intermittent hunger

1:intermittent hunger 0 d pyloric stomach; 2:intermittent hunger 0 d pyloric stomach; 3:intermittent hunger 0 d gastric mucosal folds; 4:intermittent hunger 1 d pyloric stomach; 5:intermittent hunger 3 d pyloric stomach; 6:intermittent hunger 0 d gastric cardia; 7:intermittent hunger 0.5 d gastric cardia; 8:intermittent hunger 1 d gastric cardia; 9:intermittent hunger 3 d gastric cardia; 10:intermittent hunger 7 d gastric cardia. BV:blood vessel; CM:circular muscle; GG:gastric gland; GP:gastric pit; LM:longitudinal muscle; LP:lamina propria; M:mucosa; MC:muscle layer; S:serosa; SM:submucosa; SCE:simple columnar epithelium

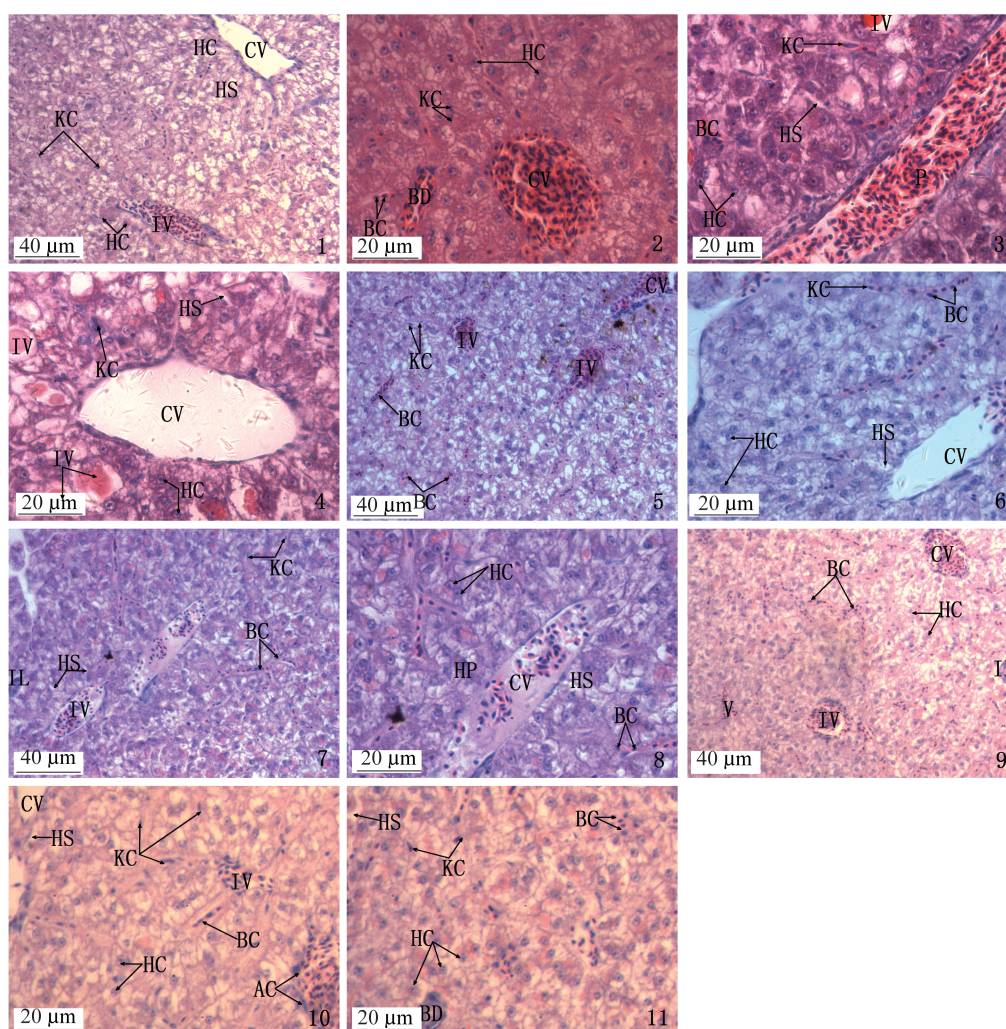


图版Ⅲ 间歇性饥饿后梭鱼幼鱼肠道组织结构的变化

1:间歇性饥饿0 d 前肠; 2:间歇性饥饿0.5 d 前肠; 3:间歇性饥饿1 d 前肠; 4:间歇性饥饿3 d 前肠; 5:间歇性饥饿7 d 前肠; 6:间歇性饥饿0 d 中肠; 7:间歇性饥饿0.5 d 中肠; 8:间歇性饥饿1 d 中肠; 9:间歇性饥饿3 d 中肠; 10:间歇性饥饿7 d 中肠; 11:间歇性饥饿0 d 后肠; 12:间歇性饥饿1 d 后肠; 13:间歇性饥饿3 d 后肠; 14:间歇性饥饿7 d 后肠。BC:血细胞; BV:血管; CL:中央乳糜管; GC:杯状细胞; M:黏膜层; MC:肌肉层; S:浆膜层; SB:纹状缘; SCE:单层柱状上皮; SM:黏膜下层

Plate 3 Changes in the tissue structure of the intestine of young *Liza haematocheila* after intermittent hunger

1:intermittent hunger 0 d foregut; 2:intermittent hunger 0.5 d foregut; 3:intermittent hunger 1 d foregut; 4:intermittent hunger 3 d foregut; 5:intermittent hunger 7 d foregut; 6:intermittent hunger 0 d midgut; 7:intermittent hunger 0.5 d midgut; 8:intermittent hunger 1 d midgut; 9:intermittent hunger 3 d midgut; 10:intermittent hunger 7 d midgut; 11:intermittent hunger 0 d hindgut; 12:intermittent hunger 1 d hindgut; 13:intermittent hunger 3 d hindgut; 14:intermittent hunger 7 d hindgut. BC: blood cell; BV: blood vessel; CL: central lacteal; GC: goblet cell; M: mucosa; MC: muscle layer; S: serosa; SB: striated border; SCE: simple columnar epithelium; SM: submucosa



图版 IV 间歇性饥饿后梭鱼幼鱼肝胰脏组织结构的变化

1:间歇性饥饿 0 d; 2:间歇性饥饿 0 d; 3:间歇性饥饿 0.5 d; 4:间歇性饥饿 0.5 d; 5:间歇性饥饿 1 d; 6:间歇性饥饿 1 d; 7:间歇性饥饿 3 d; 8:间歇性饥饿 3 d; 9:间歇性饥饿 7 d; 10:间歇性饥饿 7 d; 11:间歇性饥饿 0 d, 胰脏。AC:胰腺泡细胞; BC:血细胞; BV:血管; BD:胆管; CV:中央静脉; HC:肝索; HS:肝血窦; HP:肝细胞索; IL:小叶间动脉; IV:小叶间静脉; KC:库普弗细胞; P:胰脏; V:静脉(肝脏)

Plate 4 Changes in the tissue structure of the hepatopancreas of young *Liza haematocheila* after intermittent hunger

1:intermittent hunger 0 d; 2:intermittent hunger 0 d; 3:intermittent hunger 0.5 d; 4:intermittent hunger 0.5 d; 5:intermittent hunger 1 d; 6:intermittent hunger 1 d; 7:intermittent hunger 3 d; 8:intermittent hunger 3 d; 9:intermittent hunger 7 d; 10:intermittent hunger 7 d; 11:intermittent hunger 0 d, pancreas. AC: acinar cells; BC: blood cell; BV: blood vessel; BD: bile duct; CV: central vein; HC: hepatic cord; HS: hepatic sinusoid; HP: hepatic cell cord; IL: Interlobular arteries; IV: interlobular vein; KC: Kupffer cell; P: pancreas; V: vein (liver)