

鱼类饥饿研究现状

宋昭彬 何学福

(西南师范大学生命科学系 重庆 630715)

关键词 鱼类 饥饿 营养状况

鱼类除了胚胎期依靠卵黄或母体营养外,必须经常从外界环境中获得食物或能量,以维持生长和繁殖。当鱼类得不到食物或食物不足时,存活、生长、发育、繁殖等都将受到极严重的影响。Hjort(1914)最早指出,鱼类种群密度的变动多半取决于当年仔鱼群的存活率。他提出了引起种群密度变动的两种假设:一是仔稚鱼从产卵区漂移、分散;二是大批仔鱼在初次摄食期饥饿所引起的死亡是当年仔鱼群剧烈变动的潜在原因。现在已普遍接受的观点是:“饥饿和敌害、捕食是海洋鱼类仔鱼死亡的主要因素”,因而饥饿成为海洋鱼类补充量研究的焦点之一。早期生活史是鱼类最脆弱、最关键的阶段,对该阶段的研究已受到高度重视^[1]。饥饿对于处于早期生活史的仔稚鱼影响很大,但要在野外区分饥饿仔鱼还有困难,往往只能从自然环境中得到一些间接证据。与仔稚鱼相比,对较大幼鱼及成鱼的饥饿研究在水产养殖、苗种培育上也有重要意义。由于和海洋渔业密切相关,对海水鱼类的饥饿研究比较普遍而深入,相对而言,对淡水种类的研究还很少,在一定程度上影响了鱼类自然资源保护和养殖业鱼种培育。

为了评价鱼类营养状况,探讨摄食水平,区分正常鱼和饥饿鱼,不同的学者已从形态学、生态学、组织学、组织化学、细胞学、生物化学、酶学、代谢生理学等不同的水平作了许多研究。

1 饥饿与鱼体形态性状的关系

由于饥饿,使鱼体的一些外部形态特征和内部解剖性状产生某些特定的变化,如鱼体逐

渐消瘦,头大体小,背薄尾尖,肠管变细,肝胰脏缩小,卵巢发育不良等。为了依据形态特征更准确地描述和评价鱼类的营养地位,常常采用以下这些参数:体重(湿重或干重)、肝重、比肝重(或称肝指数)、胆汁颜色、身体各部分长度及其比例(全长、体长、脊索长、头长、肠长、体高、头高、肌节高、眼径、眼径:头高、眼径:头长、全长:体高、肠长:肌节高等)、丰满度(condition factor)、相对丰满度(relative condition factor),以及特殊饥饿体征:胸角(pectoral angle,鱼体腹面肩带处前后体表形成的夹角)。对大西洋鲱(*Clupea harengus*)和鲈(*Pleuronectes platessa*)仔鱼的研究表明,正常摄食仔鱼的胸角开始时稍有减小,然后增大,而饥饿个体胸角都急剧下降,这主要由于饥饿时鱼体胸腹部围绕肩带处比其它部位更加消瘦,使肩带特别突出的缘故。随着饥饿,鱼体顶部收缩,由正常的凸型变成凹型,从而使眼径:头高增加。相对丰满度随饥饿呈下降趋势^[2]。犬齿牙鲆(*Paralichthys dentatus*)饥饿仔鱼的胸角也比喂食仔鱼相对减小^[3]。用脊索长度在仔鱼饥饿过程中的变化来判断营养状况,在一定程度上也很有效,饥饿个体脊索有退化的现象^[4]。

比肝重被看作是对长期和短期营养方式很敏感的形态学指标^[5]。肝脏是中间代谢的主要器官,在营养不良或饥饿条件下,由于机能上的原因,其重量有所变动;另一方面,作为营养贮藏所,其重量也有变动。此外,肝细胞的肥大和萎缩、肝组织的增殖和减少也与营养状况有

第一作者简介:宋昭彬,男,25岁,硕士;

收稿日期:1996-07-08,修回日期:1997-01-13

关。食物缺乏时,肝脏内的贮藏物被消耗,比肝重下降。越冬也是一种饥饿,有关鲤鱼(*Cyprinus carpio*)在冬季的饥饿实验表明,虽然水温低,使代谢受到抑制,但比肝重也缓慢下降,其结果往往导致早春死亡。这一点在养殖上特别重要,可通过测定比肝重的变化,适时制订必要的措施,保证鱼类正常的营养水平。从胆汁颜色也能推测出鱼的摄饵状况。鱼类胆汁存在胆绿素(biliverdin)和胆红素(bilirubin),胆囊内贮存的胆汁由黄绿色变为青绿色,这是由于胆红素被氧化成胆绿素的缘故。饥饿时,胆汁长期贮存,胆绿素增加,颜色也随之变化。鲮鱼(*Seriola quinqueradiata*)胆汁有从深青或者紫青到绿色和黄绿色一系列颜色,在摄饵后胆囊收缩,胆汁向肠分泌,然后开始贮备肝脏胆汁,这时呈黄绿色,长时间不摄食的鱼,其胆汁为青色^[6]。但表示颜色的用词是主观判定的,缺乏客观标准,如能用适当的科学方法,比如比色法来区分颜色,对正确判定鱼类的营养水平是必要的。

虽然形态学特征能不同程度地反映营养状况,但并不是营养好坏的准确指标,在实验室得到的标准对自然种群也不一定有效,这是因为实验水族箱的限制影响饲养仔鱼的形态学特征和生长率^[2]。然而,这些特征因其直观,测量容易等优点仍被广泛采用,尤其是在野外工作中。

2 饥饿与鱼类生态性状的关系

生态性状的变化对考察鱼类饥饿情况是不可少的。50年代,依夫列夫(Ivlev)就研究了饥饿时六须鲶(*Silurus glanis*)、欧鳊(*Abramis brama*)、拟鲤(*Rutilus rutilus*)和欧鲃(*Alburnus alburnus*)死亡和减重情况,外界理化因子(毒物、pH值、水中溶氧量)和生物条件(寄生虫、捕食者)对饥饿鱼类的影响,并测定了饥饿后恢复供食时,丁鲷(*Tinca tinca*)、白斑狗鱼(*Esox lucius*)、欧鲃摄食强度的变化。

饥饿研究中,常用的生态学指标包括:饥饿致死临界期、不可逆点、巡游速度、反应率、摄食

率、摄食强度、体长、体重、生长速率,对温度、盐度、酸碱度、毒物等理化因子和微生物的抵抗力等。

饥饿致死临界期是指达到50%或100%死亡时的饥饿时间。以前常用此作为:“生理死亡”的界限。Blaxter和Hempel(1963)首先提出“不可逆点”(the point-of-no-return, PNR)的概念,从生态学角度测定仔鱼的饥饿耐力。“不可逆点”是指饥饿仔鱼抵达该点时,尽管还能存活较长一段时间,但已虚弱得不可能再恢复摄食能力,也称“生态死亡”。鱼类存活率随饥饿时间而下降,在达到“不可逆点”前仍保持很高^[7,8]。达到生理死亡时间而未死亡鱼已超过PNR点,并不一定都能恢复到正常水平。因此,在鱼类饥饿耐力测定中,PNR点更具可靠性,同时还应与饥饿后的恢复生长结合起来进行综合评定。

饥饿时,鱼类行为变化显著,主要表现为游泳速度和对刺激的反应率的变化。鱼的游泳方式分避敌和捕食的突发性游泳及索饵活动的巡游性游泳两种。鱼类每作一捕食跳跃动作前必需在水中保持一定的位置,而饥饿个体由于头部脂肪被代谢消耗,失去浮力,常常头朝下,给捕食带来很大困难。目前,国内外专门研究和测定仔鱼饥饿期巡游速度的情况,只殷名称等有报道^[9]。摄食仔鱼的平均巡游速度一般高出饥饿个体在饥饿期的高峰值,说明仔鱼摄食后,随生长和器官发育的完善,持续活动水平增强;但其最大巡游速度仍低于饥饿仔鱼在饥饿期的高峰值,则显示饥饿对巡游活动,特别是瞬间活动的影响。饥饿刺激仔鱼增加巡游速度,是物种潜在的生理适应特性,从而增加鱼体同食饵对象的相遇频率或搜索水体的容量,提高获得摄食的机会,以利于存活,尽管这样需消耗更多能量。饥饿期间仔鱼的反应率和逃游速度(逃避刺激物和敌害的突发性游泳速度)达到最大的时间在“不可逆点”前1-2天,然后随饥饿缓慢下降^[10]。王吉桥等^[11]研究发现,刚开始饥饿时,鱼苗沿池壁成群缓慢游动,轻击池壁,鱼即散去。随着饥饿进行,则烦躁不安,散乱狂

游,之后紧贴池壁,少动,反应迟纯,临死前头朝下,尾上翘,失去平衡。然而,在野外工作中要准确测定鱼群巡游速度和反应率等还有困难,从而限制了该类指标在评价鱼类营养状况中的应用。

生长也受饥饿影响。通常情况下,随着饥饿的进行,体重急剧下降,表现出负生长。而体长往往无变化,甚至稍有增加,也曾有体长呈负生长的报道。比较有趣的是,饥饿后充足的摄食可使一些鱼超常规速度生长,并能恢复到正常水平或更高,这就是一般定义上的代偿性生长(Compensatory or catch-up' growth)。例如白鲢(*Coregonus lavaretus*)仔鱼断食后再摄饵可加速生长,一些个体恢复生长速度甚为理想,可将这一技术应用在苗种培育中。如果在恢复临界点内延迟投饵,使仔鱼饥饿可提高生长率,更重要的是延长饥饿后,某些个体生命力强,生长良好,间接达到恢复生长^[12]。

在可耐受范围内,温度和饥饿致死时间呈负相关。鲤、鲢、草鱼苗在 20℃、23℃、26℃ 和 29℃ 水温下,50% 和 100% 饥饿致死时间依次缩短^[11]。越冬鱼在不摄食条件下能顺利过冬,也与冬季水温较低有关,温度越低,代谢越低,能量消耗也减少,因而耐饥力相对较强。随着饥饿时间延长,50% 个体能耐的高温范围也呈下降趋势。相对而言,饥饿对盐度并不敏感,Yin M. C. 和 Blaxter 发现:海洋仔鱼进入饥饿期后,低盐耐力不仅不降低,反而随饥饿进展而增加,直到进入垂死阶段,仔鱼的渗透机制完全崩溃,其低盐耐力才消失^[13]。饥饿期间,鱼体质变弱,对 pH 范围、有毒物质、细菌、病毒等的抗性减弱,这大概也是饥饿引起大量死亡的一个因素。

3 饥饿与组织学、细胞学特性的关系

组织学是定性描述鱼类营养状况比较常用的方法,其最突出的特点是:灵敏、客观、容易解释,材料处理过程中发生的收缩也不需进行校正。饥饿直接影响消化系统,营养的好坏率先在消化系统组织学中表现出来。因此,大量的

工作主要集中在对消化道和消化腺的组织学检测上,对于仔稚鱼,更注重食物缺乏对消化系统发育的影响。研究显示,饥饿仔鱼呈现出广泛的组织学衰退,特别是消化道和附属腺体^[14]。主要表现为:肝组织失去连续性和致密性,肝索消失,肝细胞变小,胞间层空隙大,细胞质严重崩溃。组化分析表明,肝细胞中糖原区消失。胰脏腺泡结构不断变得无组织性。肠粘膜不连续,不紧密,细胞不规则,胞间有空隙,吸收细胞和杯状细胞很少。上皮细胞高度严重下降,刷状缘萎缩,不平滑,甚至消失,微绒毛断裂。结缔组织锐减等^[3,11,15]。细胞学观察进一步显示,饥饿状态下,肝细胞线粒体水肿,胰腺泡细胞粗面内质网变小,高尔基体消失。小肠微绒毛密度大大下降,粘膜细胞核膜分离,细胞器萎缩,病变;线粒体肿胀,嵴断裂,溶酶体呈空泡状,内无高电子密度颗粒,内质网溃解^[11,15]。肝脏是贮存营养的重要器官,饥饿使糖原、脂肪、蛋白质等大量消耗。如采用组织化学方法,对切片进行不同的染色,可定性描述这些成分的变化,根据其变化的程度、先后可推断饥饿期间能源物质动用的顺序。如进一步结合酶活性的变化,对研究饥饿生理十分有用。同时,应用显微分光光度法,还可在切片上对这些成分作定量分析。

对沙丁鱼(*Sardina pilchardus*)的研究却发现,饥饿开始后,没有观察到消化器官退化性改变的迹象,但仔鱼缺乏消化活动的组织学证据,和正常摄食仔鱼不同^[16]。

皮肤、肌肉及性腺的显微和电镜观察发现,饥饿条件下,肌肉中肌纤维散乱排列,由于细胞收缩,纤维远远分开,相互间间隙增大,肌节间结缔组织加以维持身体的完整性。饥饿致死鱼苗皮肤破裂,指纹状细胞界限不清,褶皱不平,粘液细胞少,神经丘萎缩^[3,11]。应当看到,营养不足也间接影响生殖、肌肉、泌尿、神经等系统,对这些部分及其发育进程的组织学探讨,是鱼类饥饿研究中一非常有潜力的领域。例如,为证实生殖生长优于躯体生长,可依据减少日粮水平对二者的影响来评价,弄清这些关系,对

水产养殖和苗种培育十分重要。

4 饥饿与生物化学特性的关系

生物化学是定量分析营养状况的有效方法,国外作了大量的工作,测定的成分从葡萄糖、糖原、蛋白质、脂肪已深入到对氨基酸、脂肪酸、胆固醇、甘油三酯、DNA、RNA 等的定量描述,同时,还对一些主要化学成分的变化作了测定,如水、灰分等。生化方法的优点在于,能准确反映肝脏、肌肉、血液内一些主要生化成分的数量动态。在野外工作中,由于取样而有损伤的样本仍能用于分析,还可避免形态学、组织学研究中化学固定剂引起的变化^[17]。

饥饿对肝脏成分的影响最大,以几乎不变的DNA量为标准,糖原与蛋白质一起显著减少,水分、RNA和磷脂等也下降。饥饿后期,由于脂肪和蛋白质进行糖原异生,或多或少对肝糖原有所补偿,使其维持在一较低水平或稍有回升。饥饿期间,血糖水平无显著变化,这与其维持生存有关。随着肝脏贮存物的消耗,肌糖原、肌蛋白等也逐渐被动用。

近年来,RNA:DNA比率的变化被认为是一种极有效的营养指标,能较准确地反映饥饿状况^[4]。鱼类长期饥饿,细胞核相对密集,单位湿重的肝和肌肉组织DNA含量增加,而RNA含量几乎无变化,实际上每个细胞内DNA含量基本是定值,而RNA含量减少了,因此,RNA:DNA比率会下降,Buckley等证实,RNA:DNA比率依赖于食物密度,并建议应迅速将这一比率作为营养地位的反映指标。Gustavo, Bisbal A.等认为,幼鱼中这一比率对饥饿尤为敏感^[3]。RNA:DNA比率还可以作为仔鱼生长速度的指示,RNA的含量直接与蛋白质合成代谢相关,饥饿时RNA:DNA比率减小意味着蛋白质合成速度减慢,生长停止。

饥饿生长特性的研究在生产上有重要意义,如能得到正常生长时鱼体的几种主要生化成分的标准值,以此作对照,可鉴别野生种群或养殖鱼群营养的好坏,从而指导正确、经济地投喂,避免盲目生产。

5 饥饿与其他特性的关系

饥饿时,鱼类代谢发生适应性变化,通过调整身体各种酶的活性,以达到积极利用体内的贮存物质,得以维持生命。鲤饥饿期间,肝胰脏磷酸糖异构酶、葡萄糖-6-磷酸脱氢酶的活性显著降低,而葡萄糖-6-磷酸酶、谷丙转氨酶和谷草转氨酶的活性相似于或高于饥饿前水平。因此,糖酵解,脂肪生成和能量生产明显降低,而糖原合成和氨基酸降解保持不变,并连续向肝胰脏提供葡萄糖,当糖原消耗殆尽后,蛋白质和脂肪酸也充作能源^[19]。

鱼类饥饿时,动用哪部分能源物质,以及动用的先后,因种类而有所不同。有些硬骨鱼类,饥饿时主要能量来源于糖皮质激素促进的糖原异生过程中骨骼肌蛋白质的代谢。Butler(1968)研究美洲鳗鲡(*Anguilla rostrata*)后得出一般性结论:不论是洄游性或无洄游性硬骨鱼类,禁食期间,蛋白质都优先或最终转化为糖类。金鱼(*Carassius auratus*)和驼背鱼(*Notopterus notopterus*)也类似。然而,另外一些种类除蛋白质外,也利用其他能源物质。如,鳗鲡(*Anguilla anguilla*)利用蛋白质和甘油三酯,并且最先动用肝脏和肌肉中的甘油三酯,而不是糖类。日本鳗鲡(*Anguilla japonica*)则利用糖原和脂肪,保存蛋白质。那些主要贮存物为脂肪的种类,如大西洋鳕(*Gadus morhua*)以及一些软骨鱼类,饥饿时优先动用脂类^[20]。

当今对鱼类饥饿研究已发展到各个领域,评价的标准各不相同。但究竟选择什么方法才能得到比较准确的结论呢?前人的研究中比较推崇组织学和生物化学检测。实际运用中,最好能以这两类特征的变化为主,结合其他性状的变化,进行综合评价。此外,还必须注意实验室研究同野外分析间的偏差,根据具体情况,对不同的种类,选择适当指标,使其灵敏而又可行。

致谢 张耀光教授审阅全文,衷心感谢。

参 考 文 献

- 1 殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展. 水产学报, 1991, 15(4): 348~358.
- 2 Ehrlich, K. F., J. H. S. Blaxter, R. Pemberton. Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae. *Marine Biology*, 1976, 35: 105~118.
- 3 Gustave, A. Bisbal, David A. Bengtson. Description of the starving condition in summer flounder, *Paralichthys dentatus*, early life history stages. *Fishery Bulletin*, 1995, 93(2): 217~230.
- 4 Wright, D. A., F. D. Martin. The effect of starvation on RND:DNA ratios and growth of larval striped bass, *Morone saxatilis*. *J. Fish Biol.*, 1985, 27: 479~485.
- 5 Fosler, A. R., Houlihan D. F. Hall. Effects of nutritional regime on correlates of growth rate in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): Comparison of morphological and biochemical measurements. *Nutr. Abst. Rev. (Series B)*, 1993, 63(10): 5057.
- 6 尾崎久雄. 鱼类消化生理(上). 上海: 上海科学技术出版社, 1983. 283~285.
- 7 Yin M. C., J. H. S. Blaxter. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1987, 105(1): 73~83.
- 8 郭仁杰. 延迟第一次投饵时间对鳊鱼苗成长与存活之影响. 养鱼世界(台湾), 1993, 7: 60~66.
- 9 殷名称, J. H. S. Blaxter. 海洋鱼类仔鱼在早期发育和饥饿期的巡游速度. 海洋与湖沼, 1989, 20(1): 1~8.
- 10 Yin M. C., J. H. S. Blaxter. Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation. *Mar. Biol. (Berl.)*, 1987, 96(4): 459~468.
- 11 王吉桥, 毛连菊, 姜静颖等. 鳃、鳔、脾、草鱼苗种和鱼种饥饿致死时间的研究. 大连水产学院学报, 1993, 8(2、3): 58~65.
- 12 Dabrowski, K. 断食后再摄饵可加速仔鱼生长. 国外水产, 1989, 1: 9.
- 13 Yin M. C., J. H. S. Blaxter. Temperature, salinity tolerance, and buoyancy during early development and starvation of Clyde and north sea herring, cod, and flounder larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1987, 107(3): 279~290.
- 14 Yufera, M., E. Pascual, A. Polo *et al.* Effect of starvation on the feeding ability of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae at first feeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1993, 169(2): 259~272.
- 15 Kjårvik, E., T. Van Der Meer, H. Kryvi *et al.*, Early development of the digestive tract of cod larvae, *Gadus morhua* L., during start-feeding and starvation. *J. Fish Biol.*, 1991, 38: 1~15.
- 16 Silva, A., A. Miranda. Laboratory rearing of sardine larvae, *Sardina pichardus* (Walb.), and early effects of starvation: A preliminary experiment. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 1992, 8(1): 163~174.
- 17 Fraser, A. J., J. R. Sargent, J. C. Gamble *et al.* Lipid class and fatty acid composition as indicators of the nutritional condition of larvae Atlantic herring. *Am. Fish. Soc. Symposium*, 1987, 2: 129~143.
- 18 邓会山, 王吉桥, 张喜昌. 饥饿不同时间德国镜鲤 (*Cyprinus carpio*) 血清、肝及肌组织生化成分的变化. 大连水产学院学报, 1993, 8(4): 57~61.
- 19 Shimeno, S., D. Keygali, M. Takeda. Metabolic adaptation to prolonged starvation in carp. 日本志, 1990, 56(1): 35~41.
- 20 Bernard, W. Ince, Alan Thorpe. The effect of starvation and force-feeding on the metabolism of the Northern pike, *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.*, 1976, 8: 79: 88.