

·学科进展·

草鱼生物能量学研究进展

崔奕波*

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

[摘要] 对摄取植物及动物性饵料的草鱼的研究表明, 生长率与吸收率之间呈线性关系, 且这一关系不受食物种类影响。这说明, 摄取植物的草鱼生长率较低的主要原因是其吸收率低。一些研究中, 草鱼在摄取植物性饵料时生长缓慢, 主要是未能保证鱼有足够的时间摄食以获取高摄食率。对摄取植物及动物性饵料的草鱼日摄食节律的比较支持了这一假设。生长率与摄食率之间为线性关系。随着摄食率增加, 粪便能及排泄能占食物能的比例变化不大, 标准代谢占食物能的比例下降, 摄食代谢占食物能的比例基本恒定, 生长能占食物能的比例增加。在 22 - 30℃ 之间, 食物能分配于能量收支各组分比例不受温度影响。对体重 12.8 - 95.2 g 的草鱼的研究表明, 草鱼湿重生长率随体重增加而下降, 而能量生长率、摄食率及能量收支均不受体重影响; 鱼体的能值则随体重的增加而上升, 这说明湿重生长率随体重下降的主要原因是由于鱼体能值的上升。研究还说明, 草鱼以植物性饵料为食时, 是可以获得高生长率的。草鱼的能量学特征为高摄食率、高代谢消耗、低生长效率。

[关键词] 生物能量学, 能量收支, 生长, 草食性鱼类

前 言

鱼类能量学是研究食物能在鱼体内分配的学科^[1]。能量以食物能 (C) 的形式进入鱼体, 其中一部分以粪便能 (F) 形式排出体外, 剩下的部分称为吸收能 (A'); 吸收能的一部分以排泄能 (U) 的形式排出体外, 剩下的部分称为同化能 (A); 同化能的一部分在维持生命活动, 能量物质的转化、分解过程中以热能的形式被消耗, 称为代谢能 (R); 剩余的部分才被储存于鱼体内, 称为生长能 (G)。代谢能又可分为: 标准代谢 (R_s), 即用于维持生命活动的最低能量消耗; 特殊动力作用 (SDA), 即与食物在体内吸收、转化有关的能量消耗; 及活动代谢 (R_a), 即与游泳活动有关的能量消耗^[1]。 SDA 与 R_a 在测定上常常难以分离, 有时合称为摄食代谢 (R_f)^[2]。能量收支的组分可表示为单位时间的流通量 (即率), 如生长率、吸收率分别是单位时间生长及吸收的能量; 又可表示为食物能、吸收能或同化能的比例 (即效率), 如生长效率、吸收效率分别表示生长能、吸收能占食物能的比例。鱼类能量学研究多是以肉食性或杂食性鱼类为对象进行的, 关于草食性鱼类的能量学资料较少, 仅限于有关草鱼的几项研究。根据这些结果, 形成了两个有一定影响的观点: (1) 草鱼

* 1996 年度国家杰出青年科学基金获得者。

本文于 1997 年 3 月 25 日收到。

是杂食性动物,其食谱中需要较高比例的动物性饵料以获得高的生长率^[3]; (2) 草鱼的能量学特征是代谢率低,生长效率高,以补偿其植物性饵料能值及消化率低的缺点^[4,5]。90年代以来,我们对草鱼的能量学进行了一系列研究,目的是检验上述观点,并探讨摄食水平、水温、体重对草鱼幼鱼能量收支的影响。本文是对这些研究结果的总结。

1 草鱼是草食性动物还是杂食性动物?

70年代,波兰科学家关于草鱼的一系列实验^[3]表明,草鱼在以生菜叶为食时,体重几乎没有增长;而当以水蚯蚓为食时,生长率很高。进一步实验表明,当草鱼的食物75%为水蚯蚓,25%为生菜叶时,生长率最高。他们由此得出结论,草鱼是杂食性动物,其食谱中需要75%的动物性饵料。美国Stanley^[6]也表明,当草鱼以伊乐藻为食时,其氮收支为负的(即蛋白质生长为负值)。这些观点与我国长期的养殖实践,及对草鱼在天然条件下食性的直接观察^[7]不符。

为了探讨这一问题,我们比较了以动物及植物性饵料为食的草鱼的生长率及能量收支^[8,9]。实验中,将体重3.85 g的草鱼分成2组,一组投喂水蚯蚓,另一组投喂浮萍。对两组鱼的生长率及能量收支进行了测定,结果表明,两组草鱼均表现出较高的生长率,但以水蚯蚓为食的草鱼的生长率要高于以浮萍为食的草鱼。摄取水草的草鱼湿重摄食率要高于摄取水蚯蚓的草鱼,但吸收效率(吸收率占摄食率的比例)及吸收率要远低于摄取水蚯蚓的草鱼。进一步分析表明,生长率与吸收率之间呈线性关系,且这一关系不受食物种类影响。这说明,摄取植物的草鱼生长率较低,主要是由于其吸收率低的原因。

摄取植物的草鱼的湿重摄食率要比摄取动物的草鱼高得多,但由于植物性饵料的能量含量及吸收效率要比动物性饵料低得多,因此摄取植物的草鱼吸收率较低,造成其生长率较低。摄取植物的草鱼要获得与摄取动物的草鱼相同的吸收率及生长率,必须具有很高的摄食率。据此,我们提出了解释一些实验中摄取植物草鱼生长较低的时间限制假说:摄取植物的草鱼为了获得高的摄食率,必须耗费较长的时间摄食;而在实验室条件下,由于人为干扰等因素,草鱼无法保证足够的时间摄食,这是造成生长率低的原因。根据这一假说,可以作出三个推论:(1) 摄取植物的草鱼花在摄食上的时间比摄取动物的草鱼要长;(2) 摄取植物的草鱼单位时间的摄食强度要高于摄取动物的草鱼;(3) 摄取植物的草鱼每次摄食摄入的干物质量要少于摄取动物的草鱼。

为了检验以上三个推论,我们设计了一个摄食节律实验^[10],分别对摄取水蚯蚓、浮萍及伊乐藻的三组草鱼的摄食日节律进行了测定。结果表明,摄取植物的草鱼表现出24小时连续摄食的特征,不摄食的时间很少;而摄取动物的草鱼有1/4的时间不摄食或摄食强度很低。摄取浮萍的草鱼每分钟吞食次数最高,摄取植物的草鱼每次吞食摄入的干物质量比摄取动物的草鱼低得多。这些结果证实了上述三个推论。

根据这些结果,我们认为草鱼是草食性动物。部分研究得出草鱼摄取植物性饵料生长率低的结论,是实验条件不合适造成的。在我们下面描述的实验中,采用了较先进的养鱼系统,摄取植物性饵料的草鱼生长率均很高,证实了上述观点。

2 摄食水平对草鱼幼鱼生长及能量收支的影响

我们测定了30℃时摄食水平对草鱼生长及能量收支的影响^[11],所用食物为莴苣叶,鱼

的初始体重为 12 - 13 g。结果表明, 生长率与摄食率之间为线性关系。能量收支模式随摄食水平不同而变化, 粪便能占食物能的比例基本恒定 (平均为 50.6%), 排泄能占食物能的比例在 4.5% - 5.9% 之间。标准代谢占食物能的比例随摄食水平增加而下降, 而摄食代谢占食物能的比例基本恒定。生长能占食物能的比例随摄食水平增加而增加。在最大摄食水平, 代谢能占同化能的 74.4%, 而生长能占同化能的 25.6%。

3 温度对草鱼幼鱼生长及能量收支的影响

我们测定了温度为 22℃, 26℃ 及 30℃ 时草鱼的生长及能量收支^[12], 所用食物为莴苣叶, 摄食水平为不限量。鱼的初始体重为 15 - 17 g。结果表明, 草鱼的摄食率及生长率随水温上升而增加。摄食率与温度的关系为幂函数, 生长率与温度的关系为半对数函数。食物能分配于能量收支各组分比例不受温度影响。这样, 可以计算草鱼的平均能量收支式为:

$$100C = 29.89F + 3.30U + 52.48R + 14.34G \text{ 或 } 100A = 78.8R + 21.2G$$

Cui 等^[13]发现, 真鲮在 5 - 15℃ 之间, 能量分配模式没有变化。根据这一结果及文献中的间接数据, 他们提出了鱼类在最大摄食水平能量分配模式恒定的假说: 即在水温不是处于极端水平, 摄食不受限制时, 鱼类的能量分配模式不受水温影响。关于草鱼的结果支持了这一假说。

4 体重对草鱼幼鱼生长及能量收支的影响

我们在 30℃ 时, 测定了三组体重的草鱼的生长及能量收支^[14]。三组鱼的平均始重分别为 12.8 g, 37.2 g 及 95.2 g。所用食物为莴苣叶, 摄食水平为不限量。结果表明, 草鱼的湿重及蛋白质生长率随体重增加而下降, 而干重及能量生长率则不受体重影响。体重对摄食率及食物能量分配于能量收支各部分的比例均无显著影响。三组鱼的平均能量收支式为:

$$100C = 23F + 3U + 53R + 21G \text{ 或 } 100A = 72R + 28G$$

三组鱼体的初始干物质含量、蛋白质含量和能量含量无显著差异, 但实验结束时, 这些指标随体重增加而上升。

本研究中, 草鱼湿重生长率随体重增加而下降, 而能量生长率、摄食率及能量收支均不受体重影响; 鱼体的能值则随体重的增加而上升。这说明湿重生长率随体重下降的主要原因是由于鱼体能值的上升。鱼类相对摄食率一般随体重增加而下降^[1]。本研究未得出这一结果, 可能是因为实验鱼体重范围较窄, 并且均为幼鱼的原因。在估算鱼类能量收支及建立鱼类生物能量学模型时, 常常假设鱼体的能值为一常数。而本研究表明, 估算鱼类能量收支及建立能量学模型时, 这一假定是不可靠的, 必须精确测定鱼体能值。

本研究中, 草鱼以莴苣叶为食时, 生长率每天高达 4.5% - 7.2%。Cai 和 Curtis^[15]列举了已报道的实验室条件下草鱼的生长率, 其最高值为每天 3.5%。这说明草鱼以植物性饵料为食时, 是可以获得高生长率的。Cui 和 Liu^[16]对 14 种鱼类在最大摄食水平下的能量收支进行了总结, 得出平均能量收支式: $100A = 60R + 40G$ 。本研究中, 草鱼在最大摄食水平下代谢能占同化能的比例为 72% - 74.4%, 生长能占同化能的比例为 21.2% - 28%。所以, 与其他鱼类比较, 草鱼属于高代谢消耗、低生长效率的鱼类。这一结论与 Stanley^[4]及 Wiley 和 Wike^[5]的观点正好相反。在 Stanley 的研究中, 能量生长是根据湿重生长计算的, 而在计算中

假定湿重的生长均为脂肪生长。这一假设显然是错误的,因为鱼体的主要成分为水分,其次为蛋白质、脂肪和灰分。在 Wily 和 Wike 的研究中,仅测定了摄食、生长及标准代谢,其他组分为根据假设计算的。这两项研究很可能因为采用了错误的假设而得出了错误的结论。

参 考 文 献

- [1] 崔奕波. 鱼类生物能量学的理论与方法. 水生生物学报, 1989, 13: 369-383.
- [2] Cui Y, Wootton R J. The metabolic rate of the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.), in relation to ration, body size and temperature. *Functional Ecology*, 1988, 2: 157-161.
- [3] Fischer Z, Lyakhovich V P. Biology and bioenergetics of grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). *Posilk. Arch. Hydrobiol.*, 1973, 20: 521-557.
- [4] Stanley J G. Energy balance of white amur fed *Egeria*. *Water Hyacinth Control Journal*, 1974, 12: 62-66.
- [5] Wiley M J, Wike L D. Energy balances of diploid, triploid and hybrid grass carp. *Transactions of American Fisheries Society*, 1986, 115: 853-861.
- [6] Stanley J G. Nitrogen and phosphorus balance of grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, fed elodea, *Egeria densa*. *Transactions of American Fisheries Society*, 1974, 103: 587-592.
- [7] 贺锡勤, 谢洪高. 武昌东湖草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 的食性. 见: 太平洋西部渔业研究委员会第九次全体会会议论文集. 北京: 科学出版社, 1966. 6-13.
- [8] 崔奕波, 王少梅, 陈少莲等. 摄食动物性饵料与摄食植物性饵料的草鱼幼鱼氮收支的比较. *自然科学进展*, 1991, 2: 449-451.
- [9] Cui Y, Liu X, Wang S et al. Growth and energy budget of young grass carp, *Ctenopharyngodon idella* Val., fed plant and animal diets. *Journal of Fish Biology*, 1992, 42: 231-238.
- [10] Cui Y, Chen S, Wang S et al. Laboratory observations on the circadian feeding patterns in the grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) fed three different diets. *Aquaculture*, 1993, 113: 57-64.
- [11] Cui Y, Chen S, Wang S. Effect of ration size on the growth and energy budget of the grass carp, *Ctenopharyngodon idella* Val.. *Aquaculture*, 1994, 123: 95-107.
- [12] 崔奕波, 陈少莲, 王少梅. 温度对草鱼能量收支的影响. *海洋与湖沼*, 1995, 26: 169-174.
- [13] Cui Y, Wootton R J. Pattern of energy allocation in the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.) (Pisces: Cyprinidae). *Functional Ecology*, 1988, 2: 57-62.
- [14] 崔奕波, 陈少莲, 王少梅. 体重对草鱼幼鱼生长及能量收支的影响. *水生生物学报*, 1996, 20 (增刊): 172-177.
- [15] Cai Z, Curtis L R. Effects of diet on consumption, growth and fatty acid composition in young grass carp. *Aquaculture*, 1989, 81: 47-60.
- [16] Cui Y, Liu J. Comparison of energy budget among six teleosts. III. Growth rate and energy budget. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1990, 97A: 381-384.

PROGRESS IN THE STUDY OF BIOENERGETICS OF THE GRASS CARP

Cui Yibo

(Institute of Hydrobiology, CAS, Wuhan 430072)

Abstract Comparison of growth and energy budget of grass carp fed plant and animal diets showed that a linear relationship existed between growth rate and absorption rate, which was not affected by food type. This suggested that the lower growth rate of grass carp fed plants was

mainly caused by the lower absorption rate. It was hypothesized that the low growth rate of plant-eating grass carp in some studies was a result of the failure to ensure sufficient feeding time to achieve a high consumption rate. This hypothesis was supported by evidence from an experiment on the circadian feeding rhythm of grass carp fed plant and animal diets. The relationship between growth rate and ration was linear. With increases in ration, variations in the proportion of food energy lost in faeces and nitrogenous excreta were small, the proportion spent in standard metabolism decreased, that spent in feeding metabolism remained unchanged and that used for growth increased. The pattern of energy allocation was not affected by water temperature over the range 22–30°C. Growth rate in wet weight decreased, growth rate in energy, food consumption and pattern of energy allocation remained unchanged, and body energy content increased with fish size over the range 12.8–95.2 g, suggesting that the decrease in wet weight growth with fish size was mainly caused by an increase in energy content. Growth rates of grass carp fed lettuce leaves were among the highest reported under laboratory conditions, suggesting that grass carp fed plant diets can attain high growth rates. The bioenergetics of the grass carp was characterized by a high consumption rate, high metabolic expenditure and low growth efficiency.

Key words bioenergetics, energy budget, growth, herbivorous fish genome, bioinformatics, functional genomics

· 信 息 ·

1998年9月将举办中瑞同步辐射双边研讨会

中瑞同步辐射双边研讨会是由中国科学院原子核研究所主办国家自然科学基金委员会与瑞典自然科学理事会共同发起和资助的。

时 间：1998年9月 会期1周

地 点：上海

会议代表：20—22名，其中瑞典科学家10名，中国科学家10—12名。中国科学家主要来自中国科学院物理所，中国科技大学和中国科学院原子核所

会议语言：英文

联 系 人：许洪杰

联系电话：021-59530998

传 真：021-59528021