

网络优先数字出版时间:2015-01-14

网络优先数字出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/45.1075.N.20150114.1023.005.html>

水生动物补偿生长现象及机制研究进展*

Research Advance of Compensatory Growth in Aquatic Animals

黄国强^{1,2}, 李洁², 唐夏², 张灵燕²

HUANG Guo-qiang^{1,2}, LI Jie², TANG Xia², ZHANG Ling-yan²

(1. 广西海洋研究所 广西海洋生物技术重点实验室, 广西北海 536000; 2. 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003)

(1. Guangxi Key Laboratory of Marine Biotechnology, Guangxi Institute of Oceanology, Beihai, Guangxi, 536000, China; 2. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao, Shandong, 266003, China)

摘要:水生动物补偿生长现象及机制的研究对探讨其适应多变的水环境适应策略和提高其养殖效益都具有重要意义,是近30年来水生动物生理生态研究的热点。本文对水生动物营养性胁迫及恢复生长期间的生理生态变化,以及补偿生长的生理、生化和分子机制的相关研究进行综述,还对环境胁迫引起的水生动物补偿生长现象及机制的研究进行总结。总体而言,水生动物的补偿生长研究已涉及到群体、个体、组织器官、生化和分子水平,但是仍需更多的研究成果来补充完善其理论体系。

关键词:水生动物 补偿生长 机制 营养性胁迫 非营养胁迫

中图分类号:S917 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-7378(2015)01-0001-08

Abstract: The phenomenon and mechanism of compensatory growth is important for exploring the adapting strategies of aquatic animals in varied aquatic environment and improving the efficiency of aquaculture. In the last thirty years, the phenomenon and mechanism of compensatory growth has drawn great attention. This review summarized the concept, dynamics of parameters in physiology and ecology in the stressing and restoring periods, and the mechanisms of physiology, biochemistry and molecule biology. Furthermore, the studies on the compensatory growth induced by non-nutritional stress (environmental stress) were also introduced. Overall, the studies on the compensatory growth in aquatic animal at population, individual, organ, tissue, biochemistry, and molecular level are illustrated. However, more researches are needed to improved the theory on the mechanisms of compensatory growth.

Key words: aquatic animal, compensatory growth, mechanism, nutritional stress, non-nutritional stress

0 引言

水生动物在其生活中经常受到胁迫,包括营养胁迫(食物不足或质量低劣)和环境胁迫(温度、盐度、光照等的季节波动和突然变动,还包括污染等人为因素)。在胁迫期间其生长发育比在正常环境中缓慢,表现为生长停滞或负生长^[1]。由于水生动物的繁殖力大小和死亡率的高低往往取决于其个体的

收稿日期:2014-10-11

修回日期:2014-12-10

作者简介:黄国强(1973-),男,博士,研究员,主要从事水产养殖生态学研究。

*国家自然科学基金项目(30600462)资助。

大小^[2],所以如果水生动物缺乏相应的适应胁迫环境的对策,其适合度将降低,不利于种的生存与延续。水生动物适应胁迫环境的主要对策包括行为对策,如洄游、迁移、逃避、减少活动等,以及生理对策,如耐受胁迫、补偿生长等。其中补偿生长指因环境胁迫使生长受到抑制的个体一旦转入正常生长环境后,生长速率明显比一直生活在正常环境中的个体快,这一现象称为补偿生长或获得性生长^[1,3,4]。由于季节性或突发性事件,水生动物会经常受到环境胁迫而导致生长受阻,因此,补偿生长是其适应环境的重要生理生态对策。

在目前的研究中,对补偿生长关注较多且已取得较大进展的是营养胁迫后的补偿生长。养殖动物在胁迫后的补偿生长按程度可以分为4种情况:无补偿生长,部分补偿生长^[3,5,6],完全补偿生长^[7~10],超补偿生长^[11,12]。补偿生长还具有胁迫强度,即环境因子的胁迫强度必须超过一定范围,才能获得补偿生长,但超过一定强度后则不能补偿生长。例如,大西洋鳕(*Gadus morhua*)在较短时间禁食后无补偿生长,而较长时间的禁食后则观察到明显的补偿生长^[13],禁食8周的鱼在12周内即表现出完全补偿生长。有些动物饥饿超过一定时间无完全补偿生长或补偿生长,如尖吻鲈饥饿或25%饱食水平胁迫2周后无完全补偿生长能力^[14]。中国明对虾(*Penaeus chinensis*)经历4%,8%和12%投喂10d后,只有12%处理的具有完全补偿生长^[15]。水生动物的补偿生长现象及机制不仅对于探讨其适应多变的水环境适应策略具有重要理论意义,而且可以为水产动物的养殖能够提供科学依据,对于简化养殖操作、节约养殖成本、加快养殖对象的生长等方面具有应用潜力。对贝类、甲壳类、鱼类等重要经济水生动物类别已有补偿生长现象的报道。补偿生长已成为水生动物生理生态学和营养学研究的热点之一,日益受到人们的重视。本文就水生动物补偿生长现象及补偿生长机制的相关研究进展进行综述,以期为进一步研究补偿生长理论提供参考。

1 营养性胁迫过程中的补偿生长现象及机制

1.1 补偿生长现象

1.1.1 生长减缓

对哺乳动物的补偿生长研究发现,动物体内的生长激素(GH)在饥饿期间分泌量不但没有减少,反而比正常摄食的个体明显增加,只不过由于其受

体减少,生长激素结合蛋白改变阻碍动物生长,此过程还伴随有类胰岛素生长因子(I(IGF-I)分泌的减少^[16]。但对于鱼类,营养胁迫期间生长激素分泌是否增加还没有明确的结论。有研究结果表明,此时鱼体的RNA/DNA比值下降^[17~20],而RNA/DNA比值与鱼类生长密切相关,比值的大小反映了鱼体内蛋白质合成的相对速率。所以可以推测,由于在胁迫环境中鱼类内分泌调节的变化,使其体内的生长激素活性下降,最终导致了生长减慢。这在动物个体水平上表现出增重量下降甚至负增重^[21]。

1.1.2 器质性变化

鱼类在饥饿期间,随着时间的延长,消化道管腔变窄,管腔壁变薄,胃和肠褶皱减少,肝脏萎缩,同时消化道上皮细胞高度下降,腺细胞缩小,肝细胞内脂滴减少^[22]。斑节对虾(*Penaeus monodon*)在饥饿期间也发现消化腺细胞萎缩、微绒毛变短、内质网数量减少、线粒体膨大,而且13d后所有细胞解体^[23]。Papathanassiou等^[24]发现锯额长臂虾(*Palaemon serratus*)经56d饥饿后R-细胞和F-细胞粗面型内质网的嵴变短,线粒体膨大、数量减少。还有研究发现饥饿期间,鱼类分泌的消化酶活性下降^[22,25~27],肝糖原和肌糖原含量下降^[17,28]。营养胁迫还能对性腺的发育有重要影响,如大西洋鲑(*Salmo salar*)在2月和3月经受饥饿后,5月时雌性成熟比例减少48%,雄性减少32%^[29]。

1.1.3 身体成分变化

由于身体代谢有能量需求,营养胁迫会导致动物营养物质含量减少。如水分上升,蛋白质、脂肪、碳水化合物、能量含量下降^[20,25,30~33]。对于哺乳动物,营养胁迫时代谢机制为了高水平的生长激素会促进动物体内脂肪酸的流动,同时由于分解代谢的激素增加,会促进肌肉细胞释放出氨基酸,用作肝细胞的葡萄糖异生作用,以满足能量的需求^[16]。而对于水生动物,由于胁迫因子和种类的不同,会导致代谢强度和能量来源的差异,并在身体成分的变化上出现不同特征。

1.1.4 代谢率变化

一般来说,处于营养胁迫状态的水生动物其代谢率会降低,很多物种的代谢率呈阶梯式下降,但保持一定水平^[31]。Mayzaud^[34]发现饥饿状态下的哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)、秀箭虫(*Sagitta elegans*)、克氏纺锤水蚤(*Acartia clausi*)的代谢率均先下降后稳定在一定水平。Chapelle等^[35]则发现肥胖沃氏钩虾(*Waldeckia obesa*)在饥饿64d

内的代谢率变化呈波动状态,但 36 d 后稳定为初始代谢的 60%。Mehner 等^[36]认为鱼类处于长期饥饿状态时,对自身贮存能量的利用有两方面的适应:一方面降低代谢水平以节约能量消耗;另一方面又尽可能将代谢保持在一定水平上,以保证在重新获得食物供应或面临其它环境胁迫时能产生适当的应激反应。而对于其它环境因子的胁迫,代谢率的变化则不尽相同。如在低温胁迫时牙鲆的代谢率下降,高温胁迫时反而升高。

1.1.5 行为变化

水生动物在限量供应食物时,会出现摄食等级控制行为,导致群体内个体大小分化,但是随着食物增加至充足后解体^[37];而在复杂的环境中,由于领域行为的存在,这种行为也有可能继续维持。

1.2 补偿生长机制

1.2.1 食欲增强

研究已发现解除营养胁迫后的某一阶段内,水生动物表现出明显的高摄食率^[6,37~39]。因此,食欲增强被认为是营养胁迫后补偿生长的重要机制。

1.2.2 食物转化效率提高

营养胁迫后,由于生长激素水平高,胰岛素分泌急剧增加,这样动物能将更多的营养用于生长^[16]。已有研究发现解除胁迫后食物转化效率升高^[31,38],而且还有研究发现对虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)进行有限制投喂处理,投喂水平越高食物转化效率越低^[7]。很多学者认为,由于胁迫期间的低代谢率会在解除胁迫后有一段时间的延长,即“代谢滞后假说”,导致了食物转化效率的提高。但这种解释是否可以应用到非营养胁迫后的补偿生长,还需要进一步检验。

1.2.3 食欲和食物转化效率同时提高

有研究发现水生动物在解除营养胁迫后食欲和食物转化效率同时提高^[30],北极红点鲑(*Salvelinus leucomaenis*)从限食转入饱食后即出现类似现象^[5],因此可以认为食欲和食物转化效率同时提高也是补偿生长现象发生的机制之一。

1.2.4 行为变化

关于行为对补偿生长影响研究的报道较少。对虹鳟进行摄食等级控制行为研究发现,正是由于摄食等级控制的存在,在食物供应不足时虹鳟出现群体内个体大小明显分化,其中小个体在转移成单尾养殖并供应充足食物后表现出补偿生长,并且随食物供应的增加至充足后,摄食等级控制解体^[37];但在复杂的环境中,尽管食物供应充足,摄食领域行

为也会维持,从而影响补偿生长的实现^[21]。还有研究发现单尾养殖的杂交太阳鱼(F1: female green sunfish, *Lepomis cyanellus* × male bluegill *L. macrochirus*)的补偿生长能力比群体养殖的强,可能是由于鱼类的社群行为带来消极影响^[40]。

1.2.5 生化及分子机制

动物在恢复生长阶段,食欲增强、转化效率提高、食欲和食物转化效率同时提高,以及行为变化,会导致其生长速度超过对照处理,表现出补偿生长现象。食物转化效率提高已被认为是补偿生长的主要机制^[31,38]。而对于导致动物解除胁迫后食物转化效率提高的机理,Hornick 等^[16]认为,由于生长激素水平高,同时胰岛素分泌急剧增加,使动物能将更多的营养用于生长,如类胰岛素生长因子 IGF-I、甲状腺素等对补偿生长也起到了协同作用。近年在鱼类的补偿生长研究中,激素分泌的动态变化引起了越来越多的关注,其中对 GH-IGF 生长调节轴的研究报道逐渐增多,而对其他相关激素分泌和基因表达的研究也逐渐引起重视。

在鱼类的研究中,限食及恢复投喂对血液 GH 水平的影响并不一致。Picha 等^[41]的研究结果表明,杂交条纹狼鲈(*Morone chrysops* × *Morone saxatilis*)在较低温度并持续饥饿会导致 GH 分泌持续增加,而恢复投喂则会显著降低其分泌,还认为低温和禁食条件下 GH 分泌增加原因是胃促生长素增加、IGF-I 负反馈减少、禁食导致的自发性 GH 释放调节。而 Fox 等^[42]在对莫桑比克罗非鱼(*Oreochromis mossambicus*)的研究中发现,血液 GH 水平不受限食及恢复投喂的影响。而肝脏和肌肉的 GH 受体(GH-R)在限食时显著升高,在恢复投喂一段时间后降到对照水平以下。GH 及其受体 GH-R 在补偿生长中与生长的关系并未明确,还需要更多的研究才能得出进一步的结论。

对多种鱼类的研究发现,血液中 IGF-I 含量升高与鱼类补偿生长的出现有密切关系^[43~46]。补偿生长阶段的生长速度与肌肉 IGF-I mRNA 水平明显正相关^[43,47],而与肝脏 IGF-I mRNA 表达负相关^[44]。这表明 IGF-I 在补偿生长过程中的作用具有组织特异性,可能主要是对肌肉快速生长起作用。IGF-II 在补偿生长中的作用尚不明确,未发现其与生长有密切关系的报道^[42]。

在鱼类补偿生长过程中,有多种生长相关因子以不同的方式参与到生长调节中。Fuentes 等^[48]发现研究者可通过暂时性的 SMAD 信号通道失活来

抑制鱼类肌肉生成抑制素的活性,从而使斑马鱼 (*Danio rerio*) 的肌肉过度生长,表明肌肉生成抑制素的水平及活性对鱼类肌肉生长的调节起到关键作用。有研究发现虹鳟肌肉生成抑制素在饥饿期间分泌增加,而在补偿生长期间分泌减少,并与 IGF-I 和 IGF- I 受体相互协调以获得补偿生长^[49]。Zhu 等^[50] 则发现团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 的肌细胞生成素分泌在饥饿胁迫期间及其后的补偿生长阶段与鱼的补偿生长有明显的正相关性。Chauvigné 等^[47] 发现虹鳟肌肉的 IGF- I mRNA 和成纤维细胞生长因子 2 (FGF2) mRNA 水平在恢复摄食后明显提高,从而认为 IGF- I 和 FGF2 基因的表达可能对鱼类恢复投喂后的补偿生长起到主要贡献。

虽然有关补偿生长的生化和分子机制是近年来的热点,但是针对该方向的研究内容还比较分散,尚未形成系统的理论和结论。尽管如此,已发现的多种激素和生长因子及其受体、基因表达在补偿生长过程中与生长的密切关系,为进一步探讨补偿生长的机制提供了研究资料。

2 非营养胁迫后的补偿生长现象和机制

水生动物所受到的胁迫除营养胁迫(食物不足或质量低劣)外,还有非营养胁迫,如水温、盐度、光照等环境因素周期性或突发性的变动,溶解氧的下降等。当环境因素的周期性变动或突变偏离鱼类适宜生存的范围时,其身体将产生应激反应,其内分泌、免疫、行为和物质能量代谢发生变化,从而导致个体生长减慢^[50]。在应激情况下,动物机体通过 3 个反应水平作出反应^[51,52]:一级反应是内分泌活性的变化,主要目的是动员能量;二级反应主要是代谢适应^[53],是由一级反应引起的一系列生理、生化和免疫功能的变化;三级反应是应激反应由适应变为适应不良,最终导致机体对疾病抵抗能力的下降,繁殖能力降低和生长速度减慢^[54]。而在解除这些环境胁迫后,鱼类的应激反应可能逐步消失,然后恢复至正常状态,在个体水平上表现出不同程度的补偿生长或无补偿生长。由此可见,补偿生长能力是鱼类适应变动的生活环境的重要生理对策。由于非营养胁迫因子对鱼类的胁迫能引起类似营养胁迫所导致的生长阻滞、身体水分含量上升、蛋白质和脂肪等营养物质含量下降等反应^[20,55~59],因此非营养胁迫后鱼类可能用类似的补偿生长适应这类胁迫。虽然研究鱼类对环境胁迫有无补偿生长能力及机制,是

了解鱼类适应环境变动能力的基础,对探讨鱼类生长、种群资源变动有重要意义,但目前对补偿生长关注较多的研究主要集中在营养胁迫后的补偿生长方面,有关鱼类对非营养胁迫的反应和补偿生长研究较少,只见有少量有关低温^[21,60]和光照^[61]胁迫后的补偿生长研究。这些研究发现,鱼类处于非适宜温度或光照胁迫后,生长的阻滞可以在解除胁迫后的一定时间内得到完全补偿。Huang 等^[62]发现褐牙鲈 (*Paralichthys olivaceus*) 幼鱼在经历 8.5℃ 低温和 26.5℃ 高温胁迫 10 d,在解除胁迫后 30 d 内即可获得完全补偿生长。张国政等^[63]和王丽华等^[64]发现,在盐度 5 且胁迫 10 d 后,恢复至盐度 19 后 30 d 内褐牙鲈幼鱼也能获得完全补偿生长。李洁^[65]发现褐牙鲈幼鱼在低溶氧胁迫 10 d 后,当溶氧恢复至正常水平 30 d 后也能获得完全补偿生长。关于褐牙鲈幼鱼非营养胁迫的补偿机制,文献^[62~65]报道了其摄食和转化效率方面的研究结果。黄国强等^[66]对温度胁迫及恢复过程中褐牙鲈幼鱼 GH、IGF- I、RNA/DNA 比值和糖原的变化进行了探讨,但未发现生化指标变化与生长有明显的相关性。总的来讲,关于水生动物非营养胁迫的内分泌和生理生化机制还需要进行系统深入的研究。

3 展望

人们对水生动物的补偿生长现象及机制的研究已经超过 30 年,已从群体、个体、器官组织、生化和分子不同层次进行过研究,但这些研究分散于不同种类,而鱼类种间差异较大,所以要建立水生动物补偿生长机制还存在很大困难。因此,选择某些有代表性的模式动物进行不同层次的系统研究,可能更有利于阐明水生动物的补偿生长机制。

对于经济水生动物或大宗养殖的水生物种(如对虾、鲑鳟鱼类、罗非鱼等)而言,补偿生长现象为养殖技术的开发提供了科学依据。已经有利用超补偿生长现象改进养殖措施使养殖鱼类长得比一直饱食的鱼类更大的报道。但是应用补偿生长现象之前,必须确定完全补偿生长或超补偿生长的不可逆点,即针对某种胁迫而言,胁迫时间或体重减少多少以后在养殖周期内不可能再获得完全补偿生长或补偿生长。而不可逆点显然和放养动物的规格与胁迫的类型等有密切的关系。因而,补偿生长现象仍需进行大量试验研究后才能应用到实际养殖中。

参考文献:

- [1] Weatherley A H, Gill H S. The Biology of Fish Growth

- [M]. London: Academic Press, 1987: 133-216.
- [2] Wootton R J. Ecology of Teleost Fishes[M]. London: Chapman and Hall Press, 1990: 404.
- [3] Weatherley A H, Gill H S. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson [J]. Journal of Fish Biology, 1981, 18: 195-208.
- [4] Miglavs L, 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]. Journal of Fish Biology, 1989, 34(6): 947-957.
- [5] Miglavs L, Jobling M. Effects of feeding regime on proximate body composition and patterns of energy deposition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* [J]. Journal of Fish Biology, 1989, 35: 1-11.
- [6] Wang Y, Cui Y, Yang Y, et al. Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*, reared in seawater [J]. Aquaculture, 2000, 189: 101-108.
- [7] Quinton J C, Blake R W. The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* [J]. Journal of Fish Biology, 1990, 37(1): 33-41.
- [8] Russell N R, Wootton R J. Appetite and growth compensation in European minnows (*Phoxinus phoxinus*) following short periods of food restriction [J]. Environmental Biology of Fishes, 1992, 34: 277-285.
- [9] Jobling M, Jørgensen E H, Siikavuopio S I. The influence of previous feeding regime on the compensatory growth response of maturing and immature Arctic charr, *Salvelinus alpinus* [J]. Journal of Fish Biology, 1993, 43(3): 409-419.
- [10] 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.
- [11] Chatakondi N G, Yant R D. Application of compensatory growth to enhance production in channel Catfish *Ictalurus punctatus* [J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2001, 32(3): 278-285.
- [12] Hayward R S, Noltie D B, Wang N. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates [J]. Transaction of American Fishery Society, 1997, 126: 316-322.
- [13] Jobling M, Meloey O H, Santos Jdos, et al. The compensatory growth response of the Atlantic cod: Effects of nutritional history [J]. Aquaculture International, 1994, 2(2): 75-90.
- [14] Tian X, Qin J. Effects of previous ration restriction on compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer* [J]. Aquaculture, 2004, 235: 273-283.
- [15] Wu L, Dong S, Wang F, et al. The effect of previous feeding regimes on the compensatory growth response in Chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis* [J]. Journal of Crustacean Biology, 2001, 21(3): 559-565.
- [16] Hornick J L, Van Eanaeme C, Gérardier O, et al. Mechanisms of reduced and compensatory growth [J]. Domestic Animal Endocrinology, 2000, 19: 121-132.
- [17] 高露姣, 陈立侨, 宋兵. 饥饿和补偿生长对史氏鲟幼鱼摄食、生长和身体成分的影响 [J]. 水产学报, 2004, 28(3): 279-284.
- Gao L J, Chen L Q, Song B. Effect of starvation and compensatory growth on feeding, growth and body biochemical composition in *Acipenser schrenckii* juveniles [J]. Journal of Fisheries of China, 2004, 28(3): 279-284.
- [18] Wang S Y, Stickle W B. Changes in nucleic acid concentration with starvation in the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun [J]. Journal of Crustacean Biology, 1986, 6: 49-56.
- [19] Moss S M. Use of nucleic acids as indicators of growth in juvenile white shrimp, *Penaeus vannamei* [J]. Marine Biology, 1994, 120: 359-367.
- [20] Stuck K C, Watts S A, Wang S Y. Biochemical responses during starvation and subsequent recovery in postlarval Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* [J]. Marine Biology, 1996, 125(1): 33-45.
- [21] Maclean A, Metcalfe N B. Social status, access to food, and compensatory growth in juvenile Atlantic salmon [J]. Journal of Fish Biology, 1997, 58: 1331-1346.
- [22] 高露姣, 陈立侨, 赵晓勤, 等. 施氏鲟幼鱼的饥饿和补偿生长研究——对消化器官结构和酶活性的影响 [J]. 中国水产科学, 2004, 11(5): 413-419.
- Gao L J, Chen L Q, Zhao X Q, et al. Starvation and compensatory growth of *Acipenser schrenckii* juveniles—Effects on digestive organs structure and digestive enzymes activity [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2004, 11(5): 413-419.
- [23] Vogt G, Storch V, Quito E T, et al. Midgut gland as monitor organ for the nutritional value of diets in *Penaeus monodon* (Decapoda) [J]. Aquaculture, 1985, 48: 1-12.
- [24] Papathanassiou E, King P E. Effects of starvation on the fine structure of the hepatopancreas on the common prawn *Palaemon serratus* (Pennant) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 1984, 77A: 243-249.

- [25] 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.
Zheng S M, Wang Y N, Nie Y X, et al. Study on the recovery growth after starvation and amylase activity in *Pangasius polyuranodon* [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2003, 22(5):483-487.
- [26] Kerambrun P, Guerin J P. Changes in amylase activity of *Letomysis lingvura* in relation to experimental feeding[J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 1993, 105A(2):303-310.
- [27] Leung K M, Chen H L, Chu K H. Effects of Starvation on Biochemical Composition and Digestive Enzyme Activities in the Hepatopancreas of the Shrimp *Metapenaeus ensis* [C]. Hirano R, Hanyu I (eds.). Proceedings of the Second Asian Fisheries Forum. Tokyo, Japan, 1989:17-22.
- [28] 殷帅文, 林学群, 陈洁辉. 限食和再恢复投喂对鲢鱼生化组成的影响[J]. 水生生物学报, 2004, 28(3):253-259.
Yin S W, Lin X Q, Chen J H. Effect of feed deprivation or ration restriction and refeeding on biochemical composition of mud carp, *Cirrhinus chinensis* [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2004, 28(3):253-259.
- [29] Reimers E, Kjørrefjord A G, Stavostrand S M. Compensatory growth and reduced maturation in second sea winter farmed Atlantic salmon following starvation in February and March[J]. Journal of Fish Biology, 1993, 43(5):805-810.
- [30] 林小涛, 周小壮, 于赫男, 等. 饥饿对南美白对虾生化组成及补偿生长的影响[J]. 水产学报, 2004, 28(1):47-53.
Lin X T, Zhou X Z, Yu H N, et al. The effects of starvation on biochemical composition and compensatory growth in *Penaeus vannamei* [J]. Journal of Fisheries of China, 2004, 28(1):47-53.
- [31] 姜志强, 贾泽梅, 韩延波. 美国红鱼继饥饿后的补偿生长及机制[J]. 水产学报, 2002, 26(1):67-72.
Jiang Z Q, Jia Z M, Han Y B. The compensatory growth and its mechanism of red drum, *Sciaenops ocellatus*, after food deprivation[J]. Journal of Fisheries of China, 2002, 26(1):67-72.
- [32] Barclay M C, Dall W, Smith D M. Changes in lipid and protein during starvation and the moulting cycle in the tiger prawn, *Penaeus esculentus* Haswell [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1983, 68:229-244.
- [33] Cuzon G, Cahu C, Aldrin J F, et al. Starvation effect on metabolism of *Penaeus japonicus* [J]. Proceedings of World Mariculture Society, 1980, 11:410-423.
- [34] Mayzaud P. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton IV. The influence of starvation on the metabolism and biochemical composition of some species [J]. Marine Biology, 1976, 37:47-58.
- [35] Chapelle G, Peck L S, Clarke A. Effects of feeding and starvation on the metabolic rate of the necrophagous Antarctic amphipod *Waldeckia obesa* [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1994, 183:63-76.
- [36] Mehner T, Wisner W. Energetics and metabolic correlates of starvation in juvenile perch (*Perca fluviatilis*) [J]. Journal of Fish Biology, 1994, 45:325-333.
- [37] Jobling M, Koskela J. Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in a subsequent period of compensatory growth[J]. Journal of Fish Biology, 1996, 49(4):658-667.
- [38] 张波, 孙耀, 唐启升. 饥饿对真鲷生长及生化组成的影响[J]. 水产学报, 2000, 24(3):206-210.
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.
- [39] Nikki J, Pirhonen J, Jobling M, et al. Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually [J]. Aquaculture, 2004, 235:285-296.
- [40] Hayward R S, Wang N, Noltie D B. Group holding impedes compensatory growth of hybrid sunfish [J]. Aquaculture, 2000, 183(3-4):299-305.
- [41] Picha M E, Strom C N, Riley L G, et al. Plasma ghrelin and growth hormone regulation in response to metabolic state in hybrid striped bass; Effects of feeding, ghrelin and insulin-like growth factor-I on *in vivo* and *in vitro* GH secretion [J]. General and Comparative Endocrinology, 2009, 161(3):365-372.
- [42] Fox B K, Breves J P, Davis L K, et al. Tissue-specific regulation of the growth hormone/insulin-like growth factor axis during fasting and re-feeding: Importance of muscle expression of IGF- I and IGF- II mRNA in the tilapia [J]. General and Comparative Endocrinology, 2010, 166(3):573-580.
- [43] Picha M E, Biga P R, Galt N, et al. Overcompensation of circulating and local insulin-like growth factor-1 during catch-up growth in hybrid striped bass (*Morone chrysops* × *Morone saxatilis*) following temperature and feeding manipulations [J]. Aquaculture, 2014, 428-429:174-183.
- [44] Picha M E, Silverstein J T, Russell Borski J. Discordant regulation of hepatic IGF- I mRNA and circulating IGF- I during compensatory growth in a teleost,

- the hybrid striped bass (*Morone chrysops* × *Morone saxatilis*) [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2006, 147(2): 196-205.
- [45] Montserrat N, Gabillard J C, Capilla E, et al. Role of insulin, insulin-like growth factors, and muscle regulatory factors in the compensatory growth of the trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2007, 150(3): 462-472.
- [46] Imsland A K, Foss A, Roth B, et al. Plasma insulin-like growth factor-I concentrations and growth in juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): Effects of photoperiods and feeding regimes [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2008, 151(1): 66-70.
- [47] Chauvigné F, Gabillard J C, Weil C, et al. Effect of refeeding on IGF- I, IGF- II, IGF receptors, FGF2, FGF6, and myostatin mRNA expression in rainbow trout myotomal muscle [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2003, 132(2): 209-215.
- [48] Fuentes E N, Pino K, Navarro C, et al. Transient inactivation of myostatin induces muscle hypertrophy and overcompensatory growth in zebrafish via inactivation of the SMAD signaling pathway [J]. *Journal of Biotechnology*, 2013, 168(4): 295-302.
- [49] Montserrat N, Gómez-Requeni P, Bellini G, et al. Distinct role of insulin and IGF- I and its receptors in white skeletal muscle during the compensatory growth of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) [J]. *Aquaculture*, 2007, 267(1-4): 188-198.
- [50] Zhu K, Chen L, Zhao J, et al. Molecular characterization and expression patterns of myogenin in compensatory growth of *Megalobrama amblycephala* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 170: 10-17.
- [51] 周显青, 孙儒泳, 牛翠娟. 应激对水生动物生长、行为和生理活动的影响 [J]. *动物学研究*, 2001, 22(2): 89-92.
Zhou X Q, Sun R Y, Niu C J. The effects of stress on aquatic animal's growth, behavior and physiological activity [J]. *Zoological Research*, 2001, 22(2): 89-92.
- [52] Pickering A D. The concept of biological stress [M] // Pickering A D. *Stress and Fish*. [s. n.]: Academic Press, 1981: 38-48.
- [53] Van Weerd J H, Komen J. The effects of chronic stress on growth in fish: A critical appraisal [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1998, 120(1): 107 - 112.
- [54] Barton B A, Schreck C B, Barton L D. Effect of chronic cortisol administration and daily acute stress on growth, physiological conditions, and stress responses in juvenile rainbow trout [J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1987, 2: 173-185.
- [55] Wang S Y, Stickle W B. Biochemical composition of the blue crab *Callinectes sapidus* exposed to the water-soluble fraction of crude oil [J]. *Marine Biology*, 1988, 98(1): 23-30.
- [56] Stuck K C, Watts S A, Wang S Y. Relationship between BP (*Baculovirus penaei*) and energy reserves in larval and postlarval Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* [J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1996, 24(3): 191-198.
- [57] Lim C. Replacement of marine animal protein with peanut meal in diets for juvenile white shrimp, *Penaeus vannamei* [J]. *Journal of Applied Aquaculture*, 1997, 7(3): 67-68.
- [58] Wu L, Dong S. Compensatory growth responses in juvenile Chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*, at different temperatures [J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2002, 22(3): 511-520.
- [59] Wu L, Dong S. Effects of protein restriction with subsequent realimentation on growth performance of juvenile Chinese shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*) [J]. *Aquaculture*, 2002, 210(1-4): 343-358.
- [60] Mortensen A, Damsgård B. Compensatory growth and weight segregation following light and temperature manipulation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) [J]. *Aquaculture*, 1993, 114: 261-272.
- [61] Nicieza A, Metcalfe N B. Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: Responses to depressed temperature and food availability [J]. *Ecology*, 1997, 78: 2385-2400.
- [62] 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: 2534-2542.
- [63] 张国政, 黄国强, 田思娟, 等. 盐度胁迫及恢复对褐牙鲈幼鱼生长、能量分配和身体成分的影响 [J]. *水产学报*, 2008, 32(3): 402-410.
Zhang G Z, Huang G Q, Tian S J, et al. Effect of salinity stress and following recovery on the growth, energy allocation and composition of juvenile *Paralichthys olivaceus* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2008, 32(3): 402-410.
- [64] 王丽华, 黄国强, 田思娟, 等. 盐度对褐牙鲈幼鱼生长的影响及其在盐度胁迫后的补偿生长 [J]. *中国水产科学*, 2008, 15(4): 615-621.
Wang L H, Huang G Q, Tian S J, et al. Effect of salinity on the growth of brown flounder, *Paralichthys olivaceus* and its compensatory growth following salinity manipulation [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2008, 15(4): 615-621.

- [65] 李洁. 限制溶解氧供应对褐牙鲈幼鱼生长的影响及其机制的实验研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011.
Li J. Effects of Restricted the Supply of Dissolved Oxygen on the Growth of Juvenile Brown Flounder, *Paralichthys olivaceus* and the Mechanism[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2011.
- [66] 黄国强, 李洁, 唐夏, 等. 温度胁迫及恢复过程中褐牙鲈幼鱼 GH、IGF- I、RNA/DNA 比值和糖原的变化[J]. 南方水产科学, 2012, 6: 16-21.
- Huang G Q, Li J, Tang X, et al. Changes of GH, IGF- I, RNA/DNA ratio and glycogen content of juvenile brown flounder during thermal stress and restoration[J]. South China Fisheries Sciences, 2012, 6: 16-21.

(责任编辑: 尹 闯)

投稿指南

1 来稿要求

1.1 稿件要素

稿件内容必须包括: 题目、作者姓名、作者所在单位、所在省份和城市、邮政编码、中文摘要、关键词、英文题目、作者英文姓名、作者英文单位、英文摘要、英文关键词、正文、致谢(非必选)、参考文献等内容。

1.2 题目

应以简明、确切的语言反映稿件的重要思想和内容, 一般不超过 20 字。

1.3 作者与单位

多位作者姓名用逗号隔开。所有作者均须注明所在单位全称、省份城市及邮编。

1.4 汉语姓名译法

姓在前名在后, 姓用大写字母, 名首字母大写, 双名字中间加一短线(如: 欧阳奋发, OUYANG Fen-fa)。

1.5 中、英文摘要

用第三人称撰写, 应完整准确概括论文的实质性内容, 试验研究论文摘要须标注【目的】……【方法】……【结果】……【结论】4 个要素。英文摘要与中文摘要内容相对应(Abstract: 【Objective】……【Methods】……【Results】……【Conclusion】)。

1.6 首页脚注标识要素

资助项目: 项目名称(项目编号)。作者简介包括: 姓名(出生年-), 性别, 学位, 职称或职务, 主要研究方向。如有通讯作者, 请注明×××为通讯作者, 包括: 姓名(出生年-), 性别, 学位, 职称或职务, 主要研究方向, E-mail。

1.7 稿件正文

试验研究论文应包括引言、材料与方法、结果与分析、讨论(非必要项)、结论等要素。引言须标注【研究意义】……【前人研究进展】……【本研究切入点】……【拟解决的关键问题】……等基本内容, “讨论”与“结论”部分须分开阐述。各层次标题用阿拉伯数字连续编号, 如 0; 1, 1.1, 1.1.1; 2, 2.1, 2.1.1……层次划分一般不超过 3 级。

1.8 参考文献

所有类型的中文文献须对应翻译成英文。编排格式如下:

- [1] 陈宝玲, 宋希强, 余文刚, 等. 濒危书科植物再引入技术及其应[J]. 生物学报, 2010, 30(24): 7055-7063.
Chen B L, Song X Q, Yu W G, et al. Re-introduction technology and its application in the conservation of endangered orchid[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(24): 7055-7063.

1.9 图和表

稿件可附必要的图和表, 表用三线表表示, 忌与文字表述重复, 表的主题标题要明确。图表名、图表注及图表中所有的中文须有英文对照。图要大小适中, 清晰, 标注完整; 照片尽量选用黑白照片。

1.10 量和单位

量名称及其符号须符合国家标准, 采用法定计量单位(用国际通用符号, 如面积单位“亩”换算成“公顷 hm²”)。书写要规范化, 并注明外文字母的大小写、正斜体及上下角标。容易混淆的字母、符号, 请特别注明。

2 注意事项

2.1 本刊已开通网络投稿系统, 投稿请登陆 <http://gxkx.cbpt.cnki.net/>, 使用网上投稿和查稿系统。我刊审稿周期为 1 个月, 1 个月后可另投他刊。

2.2 稿件一经采用, 酌收版面费; 刊登后, 付稿酬含(《中国学术期刊(光盘版)》、中国期刊网、万方数据网及台湾华艺 CEPS 中文电子期刊服务网等)网络发行的稿酬, 同时赠送样刊 2 本。

2.3 本刊入编《中国学术期刊(光盘版)》、中国期刊网、万方数据网及台湾华艺 CEPS 中文电子期刊数据库并已加入 CNKI 优先数字出版合作协议。

2.4 囿于人力、物力有限, 本刊只通过期刊采编系统发送“稿件处理意见”, 如需纸质意见, 请向编辑部索取。