

环境因子对主要洄游性鱼类影响的研究进展

王美垚^{1,2,3}, 李建林^{1,2,3}, 俞菊华^{1,2,3*}

(1. 南京农业大学无锡渔业学院, 江苏无锡 214081; 2. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心

农业部淡水渔业和种质资源利用重点实验室, 江苏无锡 214081; 3. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心水生动物基因中心, 江苏无锡 214081)

摘要 以天然水体中鱼类洄游涉及的环境因子包括盐度、温度、饵料的可获得性为研究要素, 介绍了其对于主要洄游性鱼类鱼体影响的现有研究, 为今后更好开展洄游性鱼类洄游机制研究奠定理论基础。

关键词 盐度; 温度; 饥饿; 洄游鱼类

中图分类号 S917.4 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)01-0012-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.01.003



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress in Influence of Environmental Factors on Major Anadromous Fish Species

WANG Mei-yao^{1,2,3}, LI Jian-lin^{1,2,3}, YU Ju-hua^{1,2,3} (1. Wuxi Fisheries College, Nanjing Agricultural University, Wuxi, Jiangsu 214081; 2. Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture, Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi, Jiangsu 214081; 3. Aquatic Animals Genome Center, Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi, Jiangsu 214081)

Abstract This article selected environmental factors during fish migration including salinity, temperature and availability of feed as research elements, we discussed the current research on the influence of those factors on major anadromous fish species. This article will lay theoretical foundation for future research on migration mechanism.

Key words Salinity; Temperature; Starvation; Anadromous fish species

洄游是鱼类因外界环境因子影响以及自身生理要求、遗传等因素而引起的定向的、主动的周期性往复行为, 是某些鱼类特有的、相对其所处环境而产生的一种长期适应性行为^[1]。因鱼类洄游目的不同而分为索饵洄游、生殖洄游和越冬洄游, 因洄游鱼类所处生活史阶段可分为成鱼洄游和幼鱼洄游, 因洄游方向不同又可分为溯河洄游、降海洄游、海洋性鱼类的洄游以及淡水鱼类的洄游^[1]。在洄游性鱼类中, 较为典型的如大西洋鲑(*Salmo salar*)、银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)、大鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)、中华鲟(*Acipenser sinensis*)、鳗鲡(*Anguilla anguilla*)等^[2-7]。对于洄游性鱼类, 盐度、水温、饵料的可获得性在鱼类洄游中均会对其产生影响, 笔者分别就盐度、温度以及饵料对主要洄游性鱼类的影响研究予以论述。

1 盐度对主要洄游性鱼类的影响研究

1.1 盐度对鲑鱼的影响研究 有关鲑鱼的渗透调节研究多集中在调节作用较为旺盛的组织, 如鳃、肾、肠道等。研究多是集中在探讨渗透调节相关基因及关键调节酶的表达。Tip-smark 等^[8]开展了皮质醇、GH、催乳素对大西洋鲑鳃组织封闭蛋白各亚型的影响研究。翌年, 又开展了盐度作用下, 皮质醇以及催乳素对于大西洋鲑肠组织紧密连接蛋白-15、紧密连接蛋白-25b 表达水平的影响研究。研究表明, 在高渗作用下, 催乳素、皮质醇抑制了紧密连接蛋白-15、紧密连接蛋白-25b 的表达。由于紧密连接蛋白与肠上皮形成及渗透调节有关, 因而体现了在入海洄游前, 除皮质醇、催乳素等,

还有相关激素等发挥更重要调节作用, 有待今后进一步研究。Kiilerich 等^[9]开展了盐度对于大西洋鲑鳃渗透调节相关基因如 NKA、Na⁺-K⁺-Cl⁻ 共转运体、H⁺-ATPase、糖皮质激素、盐皮质激素等的表达水平的影响研究。同年, Kiilerich 等^[9]还开展了升盐作用对于大西洋鲑鳃组织糖、盐皮质激素受体、GH、催乳素等的影响研究, 结果表明升盐作用下, 糖、盐皮质激素相互调节并对 NKA、Na⁺-K⁺-Cl⁻ 共转运体、H⁺-ATPase 等发挥调控作用。Yada 等^[10]开展了 GH、IGF-1 对于淡水及海水适应的大西洋鲑免疫及渗透调节相关基因包括 NKA、囊性纤维化跨膜传导调节蛋白、溶菌酶等表达的影响研究, 结果表明相比淡水组鱼, 海水组鱼其鳃组织二者表达水平显著升高, GH、IGF-1 对淡水组鱼的影响作用较为显著, 研究也体现了免疫、渗透调节之间的相互作用。支兵杰等^[11]开展了盐度对大麻哈鱼幼鱼消化酶包括淀粉酶、脂肪酶以及碱性磷酸酶活性的影响, 结果表明大麻哈幼鱼在高盐作用下, 胃的消化能力较强, 肠道则在淡水中消化能力较强, 这可能是大麻哈鱼广盐性渗透调节模式的体现。Lavado 等^[12]开展了升盐对于银大麻哈鱼肝、鳃、上皮组织中细胞色素 P450 以及黄素单加氧酶活性影响研究, 结果表明升盐作用引起各组织中细胞色素 P450 表达升高, 黄素单加氧酶活性在鳃、肝中有升高表达, 而在上皮组织未见变化, 体现了升盐作用对银大麻哈鱼机体代谢能力的积极作用。Choi 等^[13]还开展了低渗作用对于马苏大麻哈鱼肝组织及性腺组织中瘦素、卵黄生成素、雌激素受体表达的影响, 指出盐度变化引起瘦素进而引起鱼类下丘脑-垂体-性腺轴对于鱼类性成熟的调控作用。除了上述鱼类渗透调节研究较为集中的组织包括鳃、肾、肝、肠等, Sangiao-alvarellos^[14]还开展了不同盐度对于金头鲷(*Sparus aurata*) 脑组织能量代谢调控相关酶包括己糖激酶、磷酸果糖激酶水平的影响, 结果表明升盐作用引起了脑组织相关酶活性显著变化, 也体现了脑组织在渗透调

基金项目 中国水产科学研究院基本科研项目(2018HY-XKQ02-03); 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心基本科研业务费专项(2018JBF03)。

作者简介 王美垚(1984—), 女, 天津人, 助理研究员, 博士, 从事水生生物分子生物学研究。* 通信作者, 研究员, 博士, 从事鱼类遗传育种与分子生物学研究。

收稿日期 2019-03-14

节中所发挥的积极作用。

1.2 盐度对鲟鱼的影响研究 相比大西洋鲑, 鲟鱼的渗透调节研究涉及种类较广泛, 包括中华鲟 (*A. sinensis*)、俄罗斯鲟 (*A. gueldenstaedtii*)、尖吻鲟 (*A. oxyrinchus*)、高首鲟 (*A. transmontanus*)、船鲟鱼 (*A. nudiventris*)、短吻鲟 (*A. brevirostrum*)、西伯利亚鲟 (*A. Baerii*)、大西洋鲟 (*A. oxyrinchus oxyrinchus*)、波斯鲟 (*A. persicus*) 等^[15-24]。对中华鲟渗透调节的研究较少, Zhao 等^[15]开展了中华鲟幼鱼盐度耐受试验, 结果表明 8 月龄幼鱼对于高盐适应需要较长时间。Shahkar 等^[16]开展了船鲟盐度耐受试验, 结果表明船鲟可以迅速适应盐度为 8 的半咸水体, 对鱼体血液等生理指标不会产生急性应激作用。Shirangi 等^[17]开展了盐度对波斯鲟鳃组织形态学及渗透调节影响的研究, 结果表明体重大于 2 g 的幼鲟具有高盐耐受性。Jarvis 等^[18]开展了盐度对短吻鲟生理代谢影响的研究, 结果表明脂类物质在鱼类高盐耐受能量供给上发挥重要作用, 高盐可以引起鳃组织中细胞色素 C 氧化酶活性下降。Ziegeweid 等^[19]开展了盐度、温度及体重对于短吻鲟存活率影响的研究, 结果表明淡水组鱼体存活率随温度升高而下降, 对温度的耐受性随体重升高而增强, 盐度与温度交互显著影响幼鱼存活率。Donham 等^[20]、Kusakabe 等^[21]开展了高首鲟渗透调节研究, 结果表明谷胱甘肽-S-转移酶、类固醇合成急性调节蛋白随盐度升高出现上调表达以利于鱼体入海洄游。Vaz 等^[22]开展了营养与盐度对尖吻鲟影响试验, 指出尖吻鲟可以应对急性盐度升高, 但会影响其增长率, 同时营养与盐度协同效应试验是非线性的, 会受到盐度暴露时间的影响。Rodríguez 等^[23]开展了西伯利亚幼鲟的渗透调节研究, 结果表明养殖鲟无法成功实现高盐渗透调节, 而天然水体中的鲟类可以实现。Allen 等^[24]开展了大西洋鲟的渗透调节对鱼体生长影响试验, 结果表明鱼体可实现不同盐度水体适应性调节, 在低盐度环境中生长较快。

2 低温对主要洄游性鱼类的影响研究

2.1 低温对鲑鱼的影响研究 鲑鱼为冷水性鱼类, 有关鲑鱼低温影响的研究开展得较少, 主要集中在低温耐受性以及营养与低温协同作用对鲑鱼生理代谢的影响等方面。Sigholt 等^[25]开展了低温对于 I 龄大西洋鲑海水耐受性的研究, 测定了不同温度下, 鱼体的死亡率以及血清 Na^+ 、 Cl^- 浓度, 结果表明过低的温度会对大西洋鲑入海洄游产生限制作用。Koskela 等^[26]开展低温对波罗的海鲑鱼采食量、增长率以及体组成影响的研究, 结果表明低温会影响鱼体生化组成, 降低体脂含量。Larsen 等^[27]开展了饥饿及低温协同作用对于银大麻哈鱼代谢组成以及内分泌生理包括胰岛素、IGF-1 以及甲状腺素影响的研究, 结果表明随着温度下降, IGF-1 显著降低, 这也体现了低温对于鱼体生长、免疫等方面所具有的影响作用。

2.2 低温对鲟鱼的影响研究 有关低温对鲟鱼影响的研究开展得也较少。如 Celikkale 等^[28]开展了低温对俄罗斯鲟鱼幼鱼生长率影响的研究, 结果表明相对于其最适温度, 在低温环境中, 俄罗斯鲟体重仍可增加, 但肥满度下降。Kieffer

等^[29]开展了低温对大西洋鲟耐低氧耐受能力影响的研究, 结果表明大西洋鲟对急性缺氧作用具有相对较强耐受力, 且与温度相关。

3 饥饿对主要洄游性鱼类的影响研究

鱼类洄游时, 在经历不同水体的转换中, 饵料的可获得性将对鱼体洄游产生影响, 因而探讨饥饿对洄游性鱼类的影响研究具有重要意义。

3.1 饥饿对鲑鱼的影响研究 饥饿对鲑鱼鱼体代谢的影响研究主要采取饥饿与再投喂的方式。Leggatt 等^[30]开展了饥饿与再投喂对转基因银大麻哈鱼耗氧量影响的研究, 结果表明短期饥饿并不会对鱼体耗氧量产生显著影响。易军等^[31]开展了饥饿对太平洋鲑鱼生长及生化组成影响的研究, 结果表明饥饿 32 d 对鱼体存活率无影响, 体重损失率显著升高。饥饿期间首先利用肝脏糖原和脂肪, 而后利用肌肉脂肪供能。有关饥饿对大西洋鲑鱼影响的研究较多。冯健等^[32]开展了饥饿及再投喂对大西洋鲑鱼所引起的补偿生长效果研究, 结果表明短期饥饿后再投喂可实现完全补偿生长, 长期饥饿后, 则无法实现。Hevrøy 等^[33]开展了短期饥饿对大西洋鲑胃饥饿素、GH-IGF 系统以及 IGFBP 影响的研究, 结果表明饥饿引起了胃饥饿素、GH-IGF 系统内相关基因如 IGF-1 及其受体等表达水平的显著变化, 使鱼体分解代谢加强。饥饿对大西洋鲑影响的研究也已深入到转录组水平。Martin 等^[34]开展了饥饿及攻毒对大西洋鲑肝组织先天免疫水平影响的研究, 结果表明饥饿及攻毒对大西洋鲑肝组织转录组产生了显著影响, 而影响作用很大程度上取决于鱼体的营养状况。饥饿期的鱼体对于急性反应期相关蛋白合成的能量需求更高。

3.2 饥饿对鲟鱼的影响研究 鲟鱼的饥饿影响研究涉及的种类较多, 包括西伯利亚鲟 (*A. Baerii*)、意大利鲟 (*A. naccarii*)、高首鲟 (*A. transmontanus*)、波斯鲟 (*A. persicus*) 等^[35-38]。Ashouri 等^[35]开展了饥饿对西伯利亚鲟生化及形态指标影响的研究, 结果表明西伯利亚鲟对短期饥饿有一定的代谢调节能力, 通过降低基础代谢率以及能量贮存来渡过饥饿期。近期, Morshedi^[39]又开展了短期往复饥饿与投喂对西伯利亚鲟鱼补偿生长影响的研究, 结果表明鱼体在 8 d 饥饿后再投喂均可实现完全补偿生长, 生长指标及血清生化指标等均可得到恢复。Furné 等^[36]分别 2 次对意大利鲟开展了饥饿与再投喂对消化酶活性及抗氧化能力影响的研究, 结果表明饥饿期, 淀粉酶活性先于蛋白酶及脂肪酶而下降, 饥饿 30 d 后, 仍具有较强的蛋白及脂类消化能力, 经过 60 d 恢复投喂, 对脂、蛋白消化力得到较好恢复。饥饿 60 d 期间, 鱼体肝脏抗氧化水平显著下降, 对心、白肌组织则无显著影响。恢复投喂后, 抗氧化能力得到了恢复。Hung 等^[37]开展了饥饿对高首鲟形态学及生化参数影响的研究, 结果表明肝相对于肌肉组织、脂类物质相对于蛋白质在饥饿期是首要供能组织及物质。Han 等^[40]开展了饥饿对高首鲟影响的研究, 结果表明饥饿会引起其热激蛋白表达下降。Yarmohammadi 等^[38]开展了饥饿及再投喂对波斯鲟补偿生长影响的研究, 结果表明西伯利

亚鲟对于短期饥饿后再投喂具有完全补偿性生长作用。

4 展望

鱼类在洄游中将会受到温度、盐度、饵料等的影响,现今研究者们对于主要洄游性鱼类包括鲑鱼、鲟鱼等开展了相关研究,今后还应在不同鱼类上就此开展更为深入的研究,以揭示鱼类洄游中的鱼体代谢调控机制,为更好开展洄游性鱼类野生资源修复提供理论参考。

参考文献

- [1] SECOR D H. Specifying divergent migrations in the concept of stock: The contingent hypothesis[J]. Fisheries research, 1999, 43(1/2/3): 13-34.
- [2] MCCORMICK S D, HANSEN L P, QUINN T P, et al. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. Canadian journal of fisheries & aquatic sciences, 1998, 55(1): 77-92.
- [3] BARTON B A, SCHRECK C B, EWING R D, et al. Changes in plasma cortisol during stress and smoltification in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* [J]. General & comparative endocrinology, 1985, 59(3): 468-471.
- [4] STEWART H A, NOAKES D L G, COGLIATI K M, et al. Salinity effects on plasma ion levels, cortisol, and osmolality in Chinook salmon following lethal sampling[J]. Comparative biochemistry and physiology part A, 2016, 192: 38-43.
- [5] AUGUST S M, HICKS B J. Water temperature and upstream migration of glass eels in New Zealand: Implications of climate change[J]. Environmental biology of fishes, 2008, 81(2): 195-205.
- [6] WHITE E M, KNIGHTS B. Environmental factors affecting migration of the European eel in the Rivers Severn and Avon, England[J]. Journal of fish biology, 1997, 50(5): 1104-1116.
- [7] CHEN Y L, CHEN H Y. Temperature selections of *Anguilla japonica* (L.) elvers, and their implications for migration [J]. Marine & freshwater research, 1991, 42(6): 743-750.
- [8] TIPSMARK C K, SØRENSEN K J, MADSEN S S. Aquaporin expression dynamics in osmoregulatory tissues of Atlantic salmon during smoltification and seawater acclimation [J]. Journal of experimental biology, 2010, 213(3): 368-379.
- [9] KILLERICH P, KRISTIANSEN K, MADSEN S S. Cortisol regulation of ion transporter mRNA in Atlantic salmon gill and the effect of salinity on the signaling pathway[J]. Journal of endocrinology, 2007, 194(2): 417-427.
- [10] YADA T, MCCORMICK S D, HYODO S. Effects of environmental salinity, biopsy, and GH and IGF-I administration on the expression of immune and osmoregulatory genes in the gills of Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. Aquaculture, 2012, 362/363: 177-183.
- [11] 支兵杰, 刘伟, 赵春刚, 等. 盐度对大麻哈鱼幼鱼消化酶及碱性磷酸酶活力的影响[J]. 上海海洋大学学报, 2009, 18(3): 289-294.
- [12] LAVADO R, APARICIO-FABRE R, SCHLENK D. Effects of salinity acclimation on the expression and activity of Phase I enzymes (CYP450 and FMOs) in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) [J]. Fish physiology and biochemistry, 2014, 40(1): 267-278.
- [13] CHOI Y J, KIM N N, SHIN H S, et al. The expression of leptin, estrogen receptors, and vitellogenin mRNAs in migrating female chum salmon, *Oncorhynchus keta*; The effects of hypo-osmotic environmental changes [J]. Asian Australas J Anim Sci, 2014, 27(4): 479-487.
- [14] SANGIAO-ALVARELLOS S, ARJONA F J, MARTÍN DEL RÍO M P, et al. Time course of osmoregulatory and metabolic changes during osmotic acclimation in *Sparus auratus* [J]. Journal of experimental biology, 2005, 208(Pt 22): 4291-4304.
- [15] ZHAO F, QU L, ZHUANG P, et al. Salinity tolerance as well as osmotic and ionic regulation in juvenile Chinese Sturgeon (*Acipenser sinensis* Gray, 1835) exposed to different salinities [J]. Journal of applied ichthyology, 2011, 27(2): 231-234.
- [16] SHAHKAR E, KIM D J, MOHSENI M, et al. Effects of salinity changes on hematological responses in juvenile ship sturgeon *Acipenser nudiventris* [J]. Fisheries & aquatic science, 2015, 18(1): 45-50.
- [17] SHIRANGI S A, KALBASSI M R, KHODABANDEH S, et al. Salinity effects on osmoregulation and gill morphology in juvenile Persian sturgeon (*Acipenser persicus*) [J]. Fish physiology & biochemistry, 2016, 42: 1741-1754.
- [18] JARVIS P L, BALLANTYNE J S. Metabolic responses to salinity acclimation in juvenile shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum* [J]. Aquaculture, 2003, 219: 891-909.
- [19] ZIEGEWEID J R, JENNINGS C A, PETERSON D L, et al. Effects of salinity, temperature, and weight on the survival of young-of-year shortnose sturgeon [J]. Transactions of the American fisheries society, 2008, 137(5): 1490-1499.
- [20] DONHAM R T, MORIN D, TJEERDEMA R S. Salinity effects on activity and expression of glutathione S-transferases in white sturgeon and Chinook salmon [J]. Ecotoxicology & environmental safety, 2006, 63(2): 293-298.
- [21] KUSAKABE M, ZUCCARELLI M D, NAKAMURA I, et al. Steroidogenic acute regulatory protein in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*): cDNA cloning, sites of expression and transcript abundance in corticosteroidogenic tissue after an acute stressor [J]. General & comparative endocrinology, 2009, 162(2): 233-240.
- [22] VAZ P G, KEBREAB E, HUNG S S O, et al. Impact of nutrition and salinity changes on biological performances of green and white sturgeon [J]. PLoS One, 2015, 10(4): 1-17.
- [23] RODRÍGUEZ A, GALLARDO M A, GISBERT E, et al. Osmoregulation in juvenile Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) [J]. Fish physiology and biochemistry, 2002, 26(4): 345-354.
- [24] ALLEN P J, MITCHELL Z A, DEVRIES R J, et al. Salinity effects on Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus oxyrinchus* Mitchell, 1815) growth and osmoregulation [J]. Journal of applied ichthyology, 2014, 30(6): 1229-1236.
- [25] SIGHOLT T, FINSTAD B. Effect of low temperature on seawater tolerance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts [J]. Aquaculture, 1990, 84(2): 167-172.
- [26] KOSKELA J, PIIRHONEN J, JOBLING M. Effect of low temperature on feed intake, growth rate and body composition of juvenile Baltic salmon [J]. Aquaculture international, 1997, 5(6): 479-487.
- [27] LARSEN D A, BECKMAN B R, DICKHOFF W W. The effect of low temperature and fasting during the winter on metabolic stores and endocrine physiology (insulin, insulin-like growth factor-I, and thyroxine) of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* [J]. General & comparative endocrinology, 2001, 123(3): 308-323.
- [28] CELIKKALE M S, TIMUR M, MEMIS D. Influence of acclimation to the cold water on growth rate of Russian sturgeon juveniles (*Acipenser gueldenstaedtii*, Brandt & Ratzenburg, 1833) [J]. Turkish journal of fisheries & aquatic sciences, 2003, 2(2): 137-140.
- [29] KIEFFER J D, BAKER D W, WOOD A M, et al. The effects of temperature on the physiological response to low oxygen in Atlantic sturgeon [J]. Fish physiology and biochemistry, 2011, 37(4): 809-819.
- [30] LEGGATT R A, DEVLIN R H, FARRELL A P, et al. Oxygen uptake of growth hormone transgenic coho salmon during starvation and feeding [J]. Journal of fish biology, 2003, 62(5): 1053-1066.
- [31] 易军, 岳秀英, 冯健. 饥饿对太平洋鲑鱼生长及生化组成的影响 [J]. 四川畜牧兽医, 2005, 32(4): 29-30.
- [32] 冯健, 李程琼, 梁桂英, 等. 淡水养殖太平洋鲑鱼饥饿后补偿性生长效果研究 [J]. 中山大学学报 (自然科学版), 2005, 44(3): 86-89.
- [33] HEVRØY E M, AZPELETA C, SHIMIZU M, et al. Effects of short-term starvation on ghrelin, GH-IGF system, and IGF-binding proteins in Atlantic salmon [J]. Fish physiology and biochemistry, 2011, 37(1): 217-232.
- [34] MARTIN S A M, DOUGLAS A, HOULIHAN D F, et al. Starvation alters the liver transcriptome of the innate immune response in Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. BMC Genomics, 2010, 11(1): 1-20.
- [35] ASHOURI G, YAVARI V, BAHMANI M, et al. The effect of short-term starvation on some physiological and morphological parameters in juvenile Siberian sturgeon, *Acipenser Baerii* (Actinopterygii: Acipenseriformes: Acipenseridae) [J]. Acta ichthyologica et piscatoria, 2013, 43(2): 144-149.
- [36] FURNÉ M, GARCÍA-GALLEGO M, HIDALGO M C, et al. Effect of starvation and refeeding on digestive enzyme activities in sturgeon (*Acipenser naccarii*) and trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Comparative biochemistry & physiology part A: Molecular & integrative physiology, 2008, 149(4): 420-425.
- [37] HUNG S S O, LIU W, LI H B, et al. Effect of starvation on some morphological and biochemical parameters in white sturgeon, *Acipenser transmontanus* [J]. Aquaculture, 1997, 151(1/2/3/4): 357-363.
- [38] YARMOHAMMADI M, SHABANI A, POURKAZEMI M, et al. Effects of starvation and re-feeding on compensatory growth performance, plasma metabolites and IGF-I gene expression of Persian sturgeon (*Acipenser persicus*, Borodin 1897) [J]. Iranian journal of fisheries sciences, 2013, 12(2): 465-483.
- [39] MORSHEDI V, KOCHANIAN P, BAHMANI M, et al. Compensatory growth in sub-yearling Siberian sturgeon, *Acipenser baerii*, Brandt, 1869: Effects of starvation and refeeding on growth, feed utilization and body composition [J]. Journal of applied ichthyology, 2013, 29(5): 978-983.
- [40] HAN D, HUANG S S Y, WANG W F, et al. Starvation reduces the heat shock protein responses in white sturgeon larvae [J]. Environmental biology of fishes, 2012, 93(3): 333-342.