DOI: 10.12264/JFSC2024-0303

研究论文

饥饿与复投对鳜肝脏脂肪酸组成和脂代谢的影响

陈春林^{1,2,3},姚晓丽^{1,2,3},曹元乐⁴,赵金良^{1,2,3}

1. 上海海洋大学,农业农村部淡水水产种质资源重点实验室,上海 201306;

2. 上海海洋大学,水产动物遗传育种中心上海市协同创新中心,上海 201306;

3. 上海海洋大学,水产科学国家级实验教学示范中心,上海 201306;

4. 江苏同氿生态环境科技有限公司, 江苏 宜兴 214200

摘要: 为探究饥饿与复投对鳜肝脏脂肪酸组成和脂代谢的影响,将体重(5.57±0.57)g的鳜(Siniperca chuatsi)分为 3 组,每组 3 个平行,实验周期 18 d。根据饥饿时长进行分组,其中,对照组正常投喂活饵 0 d (C₀)、3 d (C₃)、6 d (C₆)、 9 d (C₉)、18 d (C₁₈);饥饿组禁食 3 d (S₃)、6 d (S₆)、9 d (S₉);复投组禁食 3 d 后正常投喂 15 d (S₃R₁₅),禁食 6 d 后 正常投喂 12 d (S₆R₁₂),禁食 9 d 后正常投喂 9 d (S₉R₉)。对各组分别检测鳜生长指标、肝脏脂肪酸组成与脂代谢基 因表达的变化特征,结果显示:(1)随着禁食时间延长,饥饿组体重、肝重、肝指数、肝脏粗脂肪含量均逐渐降低,显 著低于同期对照组(P<0.05); S₉组肝细胞出现空泡化,细胞界限模糊。复投后,S₃R₁₅和 S₆R₁₂组体重、肝重和肝指数 均与 C₁₈ 组间无显著差异(P>0.05), S₉R₉ 组体重和肝重显著小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组肝脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组杆重和肝重显著小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组肝脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显著小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组肝脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显著小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显著小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显者小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显者小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显者小于 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显者小子 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显著小子 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显著小子 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组所脏粗脂肪含量恢复 (P<0.05); S₉R₉ 组体重和肝重显著小子 C₁₈ 组(P<0.05); S₃R₁₅ 组*C*(16: 1n-7、C18: 1n-9)和 C20: 4n-6 相对含量逐渐减少, PUFA (C18: 2n-6、C20: 5n-3、C22: 6n-3)相对含量逐渐增加; 复投后, 除 C20: 5n-3 和 C22: 6n-3 显著高子 C₁₈组, 复投组各脂肪酸相对含量均恢复到 C₁₈组水平(P<0.05)。(3)随着禁食时间 延长,饥饿组脂肪酸合成酶(fasn)、乙酰辅酶 A 羧化酶(acaca)、过氧化物酶体增殖物激活受体 γ (ppar-γ)和脂肪酸 延长酶 6 (elovI6)基因相对表达量显著下降,而肉碱棕榈酰转移酶 1Ab (cpt1ab)和酰基辅酶 A 氧化酶 1 (acox1)基因的相对表达量显素上升(P<0.05)。复投后,复投组 fasn、ppar-γ、S₃R₁₅组 acox1、cpt1ab 和 elovI6 和 S₆R₁₂组 acox1 基因相对表达量恢复(P<0.05)。结果表明,饥饿条件下, 鳜主要动员肝脏 MUFA 和 SFA, 复投后, SFA、MUFA 和 PUFA 都得到恢复; 饥饿会促进脂肪分解代谢、抑制脂肪合成,复投后能够恢复到正常脂代谢水平。

关键词: 鳜; 饥饿; 复投; 脂肪酸; 脂代谢 中图分类号: \$965 **文献标志码:** A

文章编号:1005-8737-(2025)04-0478-12

由于自然环境中食物分布不均、季节变化和 环境改变等诸多因素,大部分野生鱼类在其生命 周期中都会经历饥饿或营养不足的阶段。在饥饿 条件下,鱼体产生的直接反应包括生长表型、代 谢活跃的组织结构和功能的改变;间接反应则表 现在能量代谢、鱼体组成成分、酶活性及免疫反 应等方面的变化^[1-2]。其中,能量供给对鱼类维持 生命和抵抗饥饿胁迫具有重要意义。鱼类会动用 体内储存的能源物质来维持能量代谢需求。肝脏 通常在调节内源性储备物质的代谢变化中起主导 作用,通过消耗能量储备来维持饥饿鱼类的能量 稳态^[3]。大多数鱼类在遭遇饥饿后,会将高能量的 脂肪作为持久的能量来源。杂交条纹鲈(Morone chrysops ♀× M. saxatilis ♂)经2周禁食后,肝重減 少了 4~5 倍,肝脏脂肪含量显著降低^[4]。多佛鳎 (Solea solea)幼鱼短期饥饿后,脂质储存分解情况

收稿日期: 2024-10-08; 修订日期: 2024-11-26.

基金项目:国家现代农业产业技术体系(CARS-46).

作者简介:陈春林(1999-),男,硕士研究生,研究方向为水产养殖.E-mail:1004181525@qq.com

通信作者:赵金良,教授,主要从事水产动物遗传育种研究工作. E-mail: jlzhao@shou.edu.cn

和脂肪酸组成快速变化,脂质含量明显下降^[1]。鳡 (*Elopichthys bambusa*)在经历短期饥饿(8 d)和长 期饥饿(28 d)后均出现肝重显著降低,脂肪酸生 物合成减少,降解上调,脂肪动员显著增加^[5]。

饥饿会改变鱼类组织脂肪酸组成. 当脂肪储 备被动员时, 脂肪酸会被氧化以供能^[6]。Xu 等^[7] 通过研究大菱鲆(Scophthalmus maximus)脂肪酸组 成对饥饿的响应,发现肝脏、肌肉、鳍周围皮下 组织中脂肪酸的动员存在差异,肌肉单不饱和脂 肪酸(monounsaturated fatty acids, MUFA)(C16: 1n-7、C18: 1n-9)、肝脏饱和脂肪酸(saturated fatty acid, SFA)(C14: 0, C16: 0), MUFA (C16: 1n-7, C18: 1n-9 和 C20: 1n-9) 和多不饱和脂肪酸 (polyunsaturated fatty acids, PUFA)(C18: 2n-6, C18: 3n-3)以及鳍周围皮下组织 n-3 PUFA (C18: 3n-3、 EPA 和 DHA)均作为能量底物被消耗。细点牙鲷 (Dentex dentex)受到禁食影响,肌肉脂肪含量急 剧下降, SFA 和 MUFA 出现不同程度的消耗^[8]。 Ölmez 等^[9]发现斑马鱼(Danio rerio)在 70 d 的禁食 中发现: C18: 2n-6 水平显著降低, 长链多不饱和 脂肪酸(LC-PUFA)水平显著升高、参与脂肪酸代 谢的基因 elov15、fads2、cpt1-β、acox1 和 fabp7a 的表达水平受到长期禁食的影响均明显下调。Luo 等^[10]研究表明, 禁食导致斑点叉尾鮰(Ictalurus punctatus)肝脏脂肪酸快速变化, 肝脏总 MUFA 的 相对增加, n-3 脂肪酸含量的相对减少。综上, 脂 质被认为是肝脏中可分解代谢能量的重要来源。

不同鱼类响应饥饿胁迫时对脂肪酸的利用顺 序不尽相同。Sun 等^[11]发现草鱼(Ctenopharyngodon idella)在禁食期间,SFA和MUFA优先氧化, PUFA 次之,在肝脏和脂肪组织中 SFA 消耗大, 而肌肉中 MUFA 消耗大。Barreto-Curiel 等^[12]的研 究表明,黄条鰤(Seriola lalandi)在经历 35 d 禁食 后,肝脏和肌肉组织中的 SFA及 MUFA 被优先动 员作为能量来源,同时部分 PUFA(C18: 2n-6、C20: 5n-3)也出现减少。总体来看,肝脏和肌肉组织中 的 SFA 和 MUFA 在饥饿过程中显著消耗,而 PUFA,尤其是 LC-PUFA,在大多数情况下表现 出优先保存的趋势。彭泽鲫(Carassius auratus var. Pengze)幼鱼同样表现出对脂肪酸氧化利用的高 度选择性,其中 SFA 和 MUFA 更易通过线粒体 β-氧化为机体供能,通常被优先动员利用^[13]。

肉食性鱼类肠道较短,消化系统较为简单, 食物中有较高的营养素,体脂储备较高,但由于 捕食机会性,摄食存在不确定性;而非肉食性鱼 类能连续频繁摄食,肠道相对较长,肠酶、转运体 和微生物群有利于消化大量的纤维食物[14-15]。相 对而言,肉食性鱼类在生理适应和生态行为上更 容易忍受较长时间的禁食。鳜(Siniperca chuatsi) 是我国典型的肉食性鱼类,终身以活鱼饵为食。 自然条件下,由于水域饵料生物不足以及捕食不 确定性,野生鳜常发生饥饿现象;在人工养殖中, 鳜幼鱼也会因为饵料鱼不足、不适口等情况造成 饥饿,甚至自相残食。前期研究表明,饥饿能够诱 导鳜肌肉脂肪酸组成的改变[16],但有关饥饿条件 下鳜营养生理调控机制尚不清楚。本研究通过比 较在饥饿和复投条件下鳜生长性能、肝脏脂肪酸 组成、脂代谢相关基因表达变化, 阐明在饥饿和 复投期间鳜肝脏脂肪酸动员与脂代谢特征,为其 饥饿营养生理调控机制研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用鱼来自江苏同氿生态环境科技有限公司宜兴实验基地,选择健康活泼,体表无损伤的个体。实验在江苏同氿生态环境科技有限公司宜兴实验基地进行,将鳜放入9个规格为1m×1m×1m的网箱中,每个网箱50尾,挂箱暂养7d,每天投喂2次(7:00和18:00),每次投喂足量适口鲫鱼苗直至饱食。养殖期间24h增氧,溶解氧不低于6mg/L,pH为6.8~8.0,氨氮低于0.4mg/L,亚硝酸盐低于0.05mg/L。

开始正式养殖实验前饥饿 24 h, 然后称量鱼 体体重(5.57±0.57)g、体长(6.15±0.26) cm 作为初 始对照值。实验共分为 3 组, 每组 3 个平行, 分别 为对照组(control group): 正常投喂活饵 18 d (C_0 、 C_3 、 C_6 、 C_9 、 C_{18})。饥饿组(starvation group): 禁 食 3 d (S_3)、禁食 6 d (S_6)、禁食 9 d (S_9)。复投组 (re-feeding group): 禁食 3 d 后, 正常投喂 15 d (S_3R_{15}); 禁食 6 d 后, 正常投喂 12 d (S_6R_{12}); 禁食 9 d 后,正常投喂 9 d (S₉R₉)。并在每个时间节点结 束后采样,实验周期为 18 d。每组取 8 尾,用 MS-222 麻醉液(200 mg/L)进行麻醉,擦干水分, 测定体长、体重,解剖后,取出肝脏,去除残留血 液后称重。液氮保存,运回实验室于-80 ℃保存。

1.2 实验方法

1.2.1 生长性能测定 根据所测得的体长、体重和 肝重,分别计算体重增重率(weight gain, WG,%)、 肝重增重率(hepatic liver gain, HLG,%)和肝指数 (hepatosomatic index, HSI,%)。计算公式如下:

> WG= $(W_t - W_0)/W_0 \times 100\%$ HLG= $(W_{Lt} - W_{L0})/W_{L0} \times 100\%$ HSI= $W_{Lt}/W_t \times 100\%$

式中, W_0 为初始体重(g), W_{L0} 为初始肝重(g), W_t 为 实际投喂或禁食天数的体重(g), W_{Lt} 为实际投喂 或禁食天数的肝重(g)。

1.2.2 石蜡切片 单独取对照组(C₁₈)、饥饿组 (S₉)、复投组(S₉R₉)各 3 尾鱼的肝脏,用 Bouin's 固定液固定 24 h,70%~100%梯度乙醇逐级脱水, 二甲苯透明,石蜡包埋。使用常规石蜡切片法,切 片厚 6 μm。经 HE 染色后,组织切片置于显微镜 (尼康 ECLIPES 80i)下观察并拍照。

1.2.3 粗脂肪和脂肪酸含量测定 每组在每个时

间节点取 3 尾冻存的鳜的肝脏,置于-45 ℃冷冻 干燥机脱水后称取 0.2 g样品,粗脂肪采用氯仿甲 醇法进行测定。脂肪酸测定方法参照国家标准 GB 5009.168-2016 第一法(内标法)^[17]。采用上述所 得的粗脂肪,经过 1 mL 正己烷溶解,加入 1 mL 未甲酯化 C19 真空干燥。随后,加入 2 mL BF₃-甲醇至带帽试剂管中,溶解脂肪,并置于 100 ℃ 恒温水浴 25 min。反应后,加入苯和甲醇各 2 mL, 再置于 100 ℃恒温水浴 25 min,转移至 10 mL 离 心管中,并加入 2 mL 蒸馏水, 2 mL 正己烷,震荡 混匀后以 3000 r/min 离心 5 min,取上清。最后, 加 0.5 mL 正己烷再离心 5 min,取上清。最后, 加 0.5 mL 正己烷再离心 5 min,取上清至进样 瓶。在气相色谱仪(GC-2010 型,日本岛津)中检 测,并用校正峰面积归一化法计算各脂肪酸百 分含量。

1.2.4 脂代谢基因表达 每组在每个时间节点取 3 尾冻存肝脏,采用 TRIzol法提取肝组织总 RNA, 并测定 RNA 质量和完整性。使用艾科瑞反转录试 剂盒(AG11705)反转录合成 cDNA,在 Primer-BLAST 程序中设计引物,由上海金唯智生物公司 进行引物合成,引物序列见表 1。实时荧光定量 PCR 反应体系 20.0 μL: 2×SYBR Green Pro Taq HS

基因 gene	引物序列(5'-3') primer sequence(5'-3')	退火温度/℃ annealing temperature	GenBank ID
β-actin	F: GGAGGAGCTGTGGTACGTCG	58.6	AY885683.1
	R: GTTGTAGGTGGTCTCGTGGA		
脂肪酸合成酶	F: GGCCAATCACAAGCCAGAATC	58.6	XM_044177556.1
fasn	R: TGAACCTTGTTGAGTGGCGT		
乙酰辅酶 A 羧化酶	F: CATCAGCACATCACCCCACTC	58.6	XM_044221953.1
acaca	R: TGCAAATACGGTGGCGATAAAC		
酰基辅酶 A 氧化酶 1	F: TCAGTCGGATACAGAGCCAT	58.6	XM_044190487.1
acox1	R: CACACAGCAATTTCTCGCCTT		
脂肪酸延长酶 6	F: TGGATGCAGGAGAACTGGAAGA	58.6	XM_044205941.1
elovl6	R: GTGAGCGACCATAGCACCAG		
过氧化物酶体增殖物激活受体 γ	F: TCAAAACACTGATCAGACATGGTG	58.6	XM_044221024.1
ppar-y	R: CAGGTCCACGGTGTTGAGAC		
肉碱棕榈酰转移酶 1Ab	F: GGTTTGGAGACAGACACCCTT	58.6	XM_044193165.1
cptlab	R: CTGCTCTATTTCCCGTGGCA		

表 1 实时荧光定量 PCR 扩增引物序列

Fab.1	Primer seq	uences of	real-time	fluorescence	quantitative	PCR a	mplification

Premix 10μL; cDNA 1 μL; 上下游引物各 0.4 μL; RNase-free water 8.2 μL。反应程序: 95 °C, 30 s; 95 °C, 8 s, 58.6 °C, 30 s, 40 个循环; 随后 95 °C, 15 s; 65 °C, 1 min; 95 °C, 30 s 并结束程序。每个 RNA 样品一式三份进行。以 β-actin 为内参基因^[18], 采用 2^{-ΔΔC_i}法换算目的基因的相对表达量。

1.3 数据分析

结果以平均值±标准差(\bar{x} ±SD)表示,使用 SPSS26.0 软件进行 t 检验、单因素方差分析, P<0.05 表明差异显著。图表均使用 Origin 2022 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 饥饿、复投对鳜生长指标的影响

正常投喂条件下,对照组体重、肝重和肝脏 粗脂肪含量呈显著上升趋势(P<0.05)。随禁食时间 延长,饥饿组体重、肝重和肝脏粗脂肪含量下降, 均显著低于同时期对照组(P<0.05),其中,S9组体 重、肝重和肝脏粗脂肪含量分别下降了26.93%、 50%和36.88% (P<0.05)。复投后,S3R15、S6R12组 体重、肝重恢复到C18组水平,S3R15组肝脏粗脂 肪含量恢复。

对照组肝指数在 2.15~2.38 波动。 随禁食时间 延长, 饥饿组肝指数下降, 在 S₉组下降了 31.63% (*P*<0.05), 复投后, 各组肝指数恢复到 C₁₈ 组水 平。 所有实验组, 肝重增重率(损失率)大于体重增 重率(损失率)(表 2)。

2.2 饥饿、复投对鳜肝组织学的影响

对照组(C₁₈ 组)肝细胞大小形态正常, 排列紧 密, 细胞核大而圆, 位于细胞中央, 肝血窦清晰 可见。饥饿组 S₉组肝细胞出现空泡, 细胞核发生 偏移, 细胞界限模糊不清, 且细胞形状不规则。复 投后, 肝组织学变化得到恢复, S₉R₉ 组中仍有少 量空泡(图 1)。



图 1 饥饿、复投下鳜肝组织学比较 a. 对照组(C₁₈); b. 饥饿组(S₉); c. 复投组(S₉R₉). 箭头示空泡化. Fig.1 Comparison of liver histology in *Siniperca chuatsi* after starvation and re-feeding a. Contfol group (C₁₈); b. Starvation group (S₉); c. Re-feeding group (S₉R₉). Arrow shows vacuolization.

2.3 饥饿、复投对鳜肝脏脂肪酸组成的影响

随禁食时间延长, 饥饿组 SFA 和 MUFA 相对 含量下降, 且显著低于对照组(P<0.05), 包括肉 豆蔻酸(C14:0)、棕榈酸(C16:0)、硬脂酸(C18:0)、 棕榈油酸(C16:1n-7)、油酸(C18:1n-9)。随禁食时 间延长, 饥饿组 PUFA 相对含量增加且显著高于 对照组(P<0.05), 包括亚油酸(C18:2n-6)、EPA (20: 5n-3)和 DHA (22:6n-3) (表 3)。

与饥饿组相比,复投组 SFA (C14: 0、C16: 0 和 C18: 0)、MUFA (C16: 1n-7)和 PUFA (C20: 4n-6) 相对含量显著增加(P<0.05),但 PUFA (C18: 2n-6、 n-3 PUFA)相对含量显著降低(P<0.05)(表 3)。与 C₁₈组比较,复投组 SFA、MUFA 和 PUFA 都恢复 至 C₁₈组水平,但从单个脂肪酸来看,复投组 EPA 和 DHA 仍显著高于 C₁₈组(P<0.05)(图 2,表 3)。

2.4 饥饿、复投对肝脏脂代谢基因表达水平的影响

图 3 显示,与对照组相比,饥饿组中 fasn、 acaca、ppar-y 和 elovl6 相对表达量均显著降低 (P<0.05)。复投后, fasn、ppar-y 相对表达量显著 升高,均能恢复到对照组 C₁₈水平(P<0.05); acaca 和 elovl6 都显著上升,仅 S₃R₁₅组 elovl6 相对表达 量与对照组 C₁₈无显著差异(P>0.05)。

											$\overline{x}\pm SD$
指标		र्रो	照组 control gro	dnc		饥饿	钱组 starvation g	roup	复投	组 re-feeding g	dno.
index	C ₀	C3	C,	C,	C_{18}	S_3	\mathbf{S}_6	S_9	S_3R_{15}	S_6R_{12}	S_9R_9
体长/cm body length	6.15±0.26 ^{cf}	6.59±0.21°	7.26±0.37 ^d	7.83±0.26°	9.12±0.18ª	6.19±0.15 ^{cf}	6.07±0.12 ^f	6.03±0.34 ^f	9.05±0.06ª ^b	9.13±0.15ª	8.80±0.29 ^b
体重/g body weight	5.57±0.57 ^{cf}	6.52±0.69°	8.54±1.21 ^d	10.91±1.37°	16.91±1.33ª	4.86±0.59 [€]	4.36±0.53 [₿]	4.07±0.45 [₿]	16.27±0.65ª	16.38±1.49ª	15.11±1.44 ^b
肝重/g liver weight	0.12±0.01 ^{ef}	0.15±0.03°	0.19±0.02 ^d	0.26±0.03°	0.39±0.03ª	0.09±0.02 ^{fg}	0.07±0.01 ^g	0.06±0.01 ^g	$0.37{\pm}0.04^{a}$	0.37±0.03ª	$0.33{\pm}0.04^{\mathrm{b}}$
体重增重率/% weight gain rate		17.06±0.86°	53.32±2.58 ^d	95.87±4.21°	203.59±5.02ª	-12.75 ± 0.16^{f}	-21.72±0.36 ^g	-26.93 ± 0.96^{g}	192.1±3.04ª	194.08±5.12ª	171.27±3.45 ^b
肝重増重率/% HLG		27.73±0.63°	59.66±1.36 ^d	116.67±6.74°	226.89±4.57ª	–26.89±1.23 ^f	–38.66±0.68 ^g	-47.06±1.16 ^h	213.45±2.56ª	214.29±3.67ª	174.79±4.63 ^b
肝指数/% HSI	2.15±0.22 ^b	2.30±0.30 ^{ab}	2.22±0.23 ^{ab}	2.38±0.09ª	2.31±0.10 ^{ab}	1.85±0.34°	1.61±0.10 ^d	1.47±0.27 ^d	2.27±0.23 ^{ab}	2.28±0.01 ^{ab}	2.16±0.10 ^b
肝脏粗脂肪/% liver crude fat	12.88±0.32 ^{de}	13.70±0.68 ^d	15.06±0.11°	16.59±0.12 ^b	17.80±0.76 ^ª	12.31±0.36°	11.14 ± 0.20^{f}	8.13±0.37 ^g	17.59±0.89ª ^b	16.51±0.50 ^b	14.74±0.58°
注: 同一行不同小 ¹ Note: Different lowe	弓字母表示差异」 rcase letters in th	艮著(P<0.05). e same line indi	cate significant	differences ($P<$ (o5).						

)						$n=3; \overline{x}\pm SD; \%$
脂肪酸		对,	照组 control groi	dn		饥饿	创 starvation gr	dno	复投	组 re-feeding gr	dnc
fatty acid	C	C3	С¢	C,	C_{18}	S_3	S_6	S_9	S_3R_{15}	S_6R_{12}	S_9R_9
C14: 0	1.75±0.03 ^{bc}	1.74±0.03 ^{bc}	1.87±0.03 ^b	1.96±0.06 ^{ab}	1.91±0.07 ^{ab}	1.43±0.04 ^d	1.41±0.02 ^d	1.34±0.03 ^d	2.04±0.05ª	2.03 ± 0.16^{a}	1.71±0.05°
C15: 0	0.73 ± 0.03^{ab}	0.72 ± 0.04^{ab}	0.65±0.05 ^{bc}	0.69±0.02 ^{abc}	$0.73{\pm}0.03^{ab}$	0.62±0.02°	$0.74{\pm}0.04^{\mathrm{ab}}$	$0.74{\pm}0.03^{ab}$	$0.77{\pm}0.02^{a}$	0.69±0.04 ^{abc}	0.69±0.04 ^{abc}
C16: 0	22.60±1.45 ^{bc}	23.06±2.68 ^b	23.19±1.90 ^b	$23.58{\pm}1.26^{ab}$	24.05 ± 2.00^{a}	22.42±1.12 ^{bc}	21.49±1.48 ^{cd}	20.52 ± 2.00^{d}	$24.00{\pm}2.58^{a}$	23.43 ± 3.85^{ab}	23.75±2.07 ^{ab}
C17: 0	0.81±0.05°	0.82±0.04 ^{bc}	0.83±0.03 ^{bc}	0.88±0.02 ^{bc}	0.92±0.05 ^{bc}	0.89±0.04 ^{bc}	0.81±0.02°	$1.00{\pm}0.05^{ab}$	0.85±0.07 ^{bc}	$1.06{\pm}0.04^{a}$	0.88±0.02 ^{bc}
C18: 0	7.19±0.30 ^{bc}	7.42±0.43 ^b	7.97±0.70ª	8.00±0.23ª	8.09±0.66ª	7.01±0.31°	6.69±0.11°	$5.90{\pm}0.40^{d}$	$8.07{\pm}0.56^{a}$	7.82±0.19 ^{ab}	7.96±0.05ª
C20: 0	0.53 ± 0.01^{cde}	0.46±0.02 ^{de}	0.51 ± 0.01^{cde}	0.52 ± 0.03^{cde}	0.56 ± 0.02^{cd}	0.59±0.03 ^{bc}	$0.69\pm0.04^{\mathrm{b}}$	1.05 ± 0.05^{a}	0.56±0.03 ^{cd}	0.44±0.06°	0.53±0.03 ^{cde}
C22: 0	0.95±0.03 ^{bc}	0.79±0.03 ^{cd}	$0.70{\pm}0.01^{d}$	0.67 ± 0.01^{d}	0.48±0.02°	1.22 ± 0.07^{a}	$1.31{\pm}0.04^{a}$	1.26 ± 0.06^{a}	0.56±0.04 ^{de}	$1.08{\pm}0.05^{\mathrm{b}}$	0.51±0.03°
SFA	34.55±1.91 ^{cd}	35.01±3.27°	35.72±2.73 ^{bc}	36.22 ± 1.63^{ab}	36.74±2.93 ^a	34.17 ± 1.63^{d}	33.14±1.75°	$31.82{\pm}2.62^{\rm f}$	36.85 ± 3.35^{a}	36.55 ± 4.39^{a}	36.03±2.59 ^{ab}
C16: 1n-7	4.94±0.11 ^{bc}	$4.87{\pm}0.09^{\mathrm{bc}}$	$5.02{\pm}0.07^{b}$	5.24 ± 0.05^{b}	5.75±0.05 ^a	4.48±0.03°	3.99±0.04 ^{cd}	$3.58{\pm}0.04^{d}$	6.11 ± 0.30^{a}	$5.80{\pm}0.14^{a}$	6.11 ± 0.05^{a}
C18: 1n-9	29.09±0.21ª	28.55±2.40 ^{ab}	28.03 ± 1.06^{b}	27.25 ± 3.00^{bc}	26.88 ± 1.90^{cd}	28.42±1.60 ^{ab}	27.67±0.20 ^{bc}	26.12 ± 0.08^{d}	$26.54{\pm}1.31^{d}$	26.81 ± 0.96^{cd}	26.24±0.06 ^d
C20: 1n-9	2.09±0.05 ^{ab}	$2.05{\pm}0.04^{\rm ab}$	$2.07{\pm}0.07^{ab}$	2.22 ± 0.15^{a}	$2.18{\pm}0.06^{a}$	2.26 ± 0.05^{a}	2.25 ± 0.03^{a}	$2.28{\pm}0.06^{a}$	$1.93{\pm}0.12^{b}$	$2.08{\pm}0.07^{ab}$	$2.13{\pm}0.08^{ab}$
MUFA	36.12 ± 0.37^{a}	35.47±2.5 ^a	$35.12{\pm}1.2^{ab}$	34.71 ± 3.20^{ab}	$34.81{\pm}2.01^{ab}$	35.16 ± 1.68^{ab}	33.91±0.27 ^b	31.98±0.18°	$34.58{\pm}1.73^{ab}$	$34.69{\pm}1.16^{ab}$	34.48±0.20 ^{ab}
C18: 2n-6	18.16±0.83°	$18.02 \pm 0.50^{\circ}$	17.47 ± 3.00^{cd}	17.75±2.11 ^{cd}	17.37 ± 0.51^{cd}	18.69±0.25°	20.28±0.21 ^b	22.13±0.21 ^a	17.27±0.32 ^{cd}	16.93±1.11 ^d	17.43±0.73 ^{cd}
C18: 3n-6	0.57±0.03°	$0.70{\pm}0.05^d$	0.83±0.09°	$0.93{\pm}0.05^{\mathrm{b}}$	$1.08{\pm}0.08^{a}$	0.49±0.01 ^{ef}	$0.43{\pm}0.02^{\rm f}$	$0.41\pm0.01^{\mathrm{f}}$	$1.01{\pm}0.07^{ab}$	0.80±0.04°	0.55±0.03°
C20: 3n-6	0.87 ± 0.03^{ab}	0.97±0.07ª	0.93 ± 0.04^{ab}	0.92 ± 0.03^{ab}	0.83 ± 0.07^{b}	0.91±0.05 ^{ab}	0.87 ± 0.05^{ab}	$0.89{\pm}0.05^{ab}$	0.93 ± 0.04^{ab}	0.90 ± 0.18^{ab}	0.89±0.05ª ^b
C20: 4n-6	1.94±0.13 ^{cd}	2.20±0.07°	2.86±0.43 ^b	3.22±0.08 ^b	3.87±0.35ª	1.65±0.14 ^d	$1.12 \pm 0.10^{\circ}$	0.96±0.01°	3.45 ± 0.18^{ab}	3.55±0.45 ^ª	3.17±0.41 ^b
C18: 3n-3	1.64±0.04°	1.72±0.03 ^{bc}	$1.80{\pm}0.01^{\rm b}$	1.85 ± 0.03^{b}	2.12 ± 0.04^{a}	1.77 ± 0.06^{b}	1.67±0.01°	1.58±0.01°	$2.1{\pm}0.04^{a}$	$2.08{\pm}0.02^{a}$	2.08 ± 0.03^{a}
C20: 5n-3 EPA	$1.11\pm0.01^{\circ}$	$1.14\pm0.01^{\circ}$	0.96±0.03 ^{cd}	0.84 ± 0.04^{d}	0.63±0.04°	1.33 ± 0.03^{b}	$1.38{\pm}0.04^{ab}$	$1.53{\pm}0.04^{a}$	0.76±0.05 ^{de}	$0.96{\pm}0.08^{cd}$	1.05 ± 0.06^{cd}
C22: 6n-3 DHA	5.03 ± 0.36^{d}	4.80±0.53 ^d	4.28±0.21°	$3.49{\pm}0.28^{f}$	2.66 ± 0.18^{g}	5.83±0.45°	7.21±0.51 ^b	$8.83{\pm}0.22^{a}$	$3.02{\pm}0.42^{\mathrm{fg}}$	$3.63{\pm}0.52^{\rm f}$	4.29±0.45°
n-3PUFA	7.78±0.41 ^d	7.66±0.57 ^d	7.04±0.25 ^{de}	$6.18{\pm}0.35^{ef}$	$5.41{\pm}0.26^{\mathrm{f}}$	8.93±0.54°	10.26 ± 0.56^{b}	11.94±0.27ª	$6.38{\pm}0.51^{\rm ef}$	$6.77{\pm}0.62^{ m dc}$	7.42±0.54 ^d
PUFA	29.33±1.43 ^{cd}	$29.53{\pm}1.26^{cd}$	29.16±4.05 ^{cd}	29.00±2.85 ^{cd}	28.57 ± 1.31^{d}	30.67±1.55°	32.94±0.65 ^b	$36.20{\pm}0.43^{a}$	28.56 ± 1.12^{d}	$28.84{\pm}2.40^{d}$	29.46±1.76 ^{cd}
注: 表中数字为/ Note: Figures in t	脂肪酸相对含量 he table are rela:	t; 同一行不同小 tive content. Dif	\写字母表示差} ferent lowercase	寻显著(P<0.05). letters in the sar	ne line indicate s	significant differ	ence (<i>P</i> <0.05).				

表 3 创俄、复投对鳜肝脏脂肪酸组成的影响 Tab. 3 Effects of starvation and re-feeding on fatty acid composition in *Siniperca chuatsi* liver

第4期

483





随禁食时间延长,饥饿组 acox1、cpt1ab 相对 表达量均显著升高(P<0.05)。复投后, acox1、 cpt1ab 相对表达量均显著降低(P<0.05),其中, S₃R₁₅组 acox1 和 cpt1ab、S₆R₁₂组 acox1 与 C₁₈组 间无显著差异(P>0.05)。

3 讨论

3.1 饥饿、复投对鳜肝脏脂肪的影响

已有研究证明,鱼类对碳水化合物的利用效 率不高,而以脂肪作为主要能量来源能够更有效 地维持机体的能量平衡和稳定状态^[19]。本研究中, 禁食3d时,鳜肝脏粗脂肪含量开始下降,肝指数 显著降低,表明脂肪酸分解代谢开始发生;禁食 6d和9d时,粗脂肪含量和肝指数均显著降低, 内源性脂肪快速动员;体重和肝重在禁食9d后, 也分别降低了26.93%和50.00%。随禁食时间的延 长,肝细胞出现空泡化现象,这是肝细胞对外部 应激暂时的适应性反应,旨在维持细胞内的稳态。 它可能是一种与脂代谢相关的变化,并存在可逆 性,当胁迫恢复后,肝细胞的空泡得到改善。这种 因环境胁迫而出现的肝细胞空泡现象,在低氧胁 迫下的青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)中也 被发现^[20],但恢复溶氧后的肝细胞变化不得而知。

肝指数下降是饥饿最明显的标志之一。在为期 30 d 的饥饿与复投实验中,许氏平鲉(Sebastes schlegelii)经历 3、6、9 和 12 d 禁食后, 肝指数在



图 3 饥饿、复投对鳜肝脂代谢相关基因相对表达量的影响 不同字母表示各实验组之间存在显著性差异(P<0.05). Fig.3 Effects of starvation and re-feeding on relative expression of lipid metabolism-related genes in liver of *Siniperca chuatsi*

Different letters indicated significant difference between groups (P<0.05).

禁食第9d时,最多下降了64.85%,复投后肝指 数恢复与对照组无显著差异的水平^[21]。尼罗罗非 鱼(*Oreochromis niloticus*)禁食28d后,发现肝指 数随禁食时间延长显著降低了56.44%,复投后有 所提高,但低于实验初水平^[22]。本研究发现,鳜 禁食9d后,肝指数下降了31.63%,复投后,肝指 数恢复到对照组水平,表明营养恢复后,能够使 鳜肝重和体重快速恢复。值得注意的是,在饥饿、 复投过程中,肝重增重率(损失率)始终是大于体 重增重率,表明不管是禁食还是恢复阶段,肝脏 作为活跃的代谢组织,在脂代谢、营养分配和能 量物质储存等方面发挥关键调节作用。

3.2 饥饿、复投对鳜肝脏脂肪酸组成的影响

本研究中, 饥饿组 SFA 和 MUFA 相对含量均 降低,且 MUFA 含量下降更明显, PUFA 相对含量 增加,表明鳜在饥饿生理下,肝脏主要动员 MUFA 和 SFA, 且 MUFA 消耗量更大。虹鳟 (Oncorhynchus mykiss)和瓦氏黄颡鱼(Pelteobagrus vachelli)在禁食期间都观察到肝脏和肌肉以 SFA 或 MUFA 供能为主^[23-24]。因此, 在禁食期间, 鳜 优先利用 SFA 和 MUFA 来快速供能, 而 n-3 PUFA (DHA 和 EPA 等)不能从头合成,必须通过外源性 营养获得或由必须脂肪酸 α-亚麻酸(C18: 3n-3)代 谢转化合成,在鱼类神经发育过程、参与细胞膜 的构建和调节炎症反应等生理功能中具有重要意 义^[25-26],推迟或减少利用这些底物来提高生存率 和适应环境变化,可能更符合鳜对营养变化的适 应性反应。徐杭忠等[16]研究了鳜在短期饥饿下肌 肉脂肪酸的组成, 背肌中 SFA 和 MUFA 含量显著 上升, PUFA 含量显著降低, 说明主要动员 PUFA 来供能。肝脏和背肌分别作为代谢中心和主要运 动组织,在生理功能上存在差异,高能量需求的 背肌可能需要更容易被氧化和动员的 PUFA 来快 速供能。复投后, 鳜会迅速补充能量储备, 以适应 恢复投喂的环境。SFA 不仅可以通过膳食摄入获 得,还能在体内合成。棕榈酸 C16:0 是从头脂肪 合成的主要产物,且C16:0和C18:0广泛存在动 物产品中^[27]。在鳜重新摄食后, SFA 通过内源性 合成和外源性补充得以循环利用并储存,其相对 含量显著增加。MUFA 相对含量先稳定后增加, 这类脂肪酸在 elovl6 和硬脂酰辅酶 A 去饱和酶 (scd)作用下,可由 SFA 转化而来^[28]。本研究中发 现,复投后 elovl6 的表达水平显著上调,将C16:0 延长为C18:0,为 scd 提供底物,参与后续的去饱 和反应,可能与 MUFA 含量增加有关,但需进一 步研究 scd 表达水平的变化以验证这一机制。在 饥饿营养生理下,鳜大量消耗 SFA 和 MUFA 供 能。在短期恢复阶段,SFA 和 MUFA 相对含量可 能优先快速上升,导致 PUFA 相对含量减少。SFA 与不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acids, UFA)之 间的平衡对细胞功能、代谢调节和健康维持起关 键作用。鳜通过膳食摄入补充这些脂肪酸,并重 新平衡代谢,恢复各脂肪酸比例至对照组水平, 是其应对营养波动的重要适应策略。

脂质作为能量的利用导致肝脏组织中的脂肪 酸组成发生重大变化。从单个脂肪酸水平看, 肝 脏中 SFA (C16: 0、C18:0), MUFA (C16: 1n-7、C18: 1n-9), PUFA(C20: 4n-6)在禁食 9 d 后都显著降低, 不同类型的脂肪酸都会被显著消耗,表明鳜肝脏 脂肪酸 β-氧化的实际程度是复杂的。鳜肝脏组织 具有较高的 C16: 0 和 C18: 1n-9 含量, 分别占 22.6%和 29.09%, 是三酰甘油合成的主要底物和 β-氧化的首选底物之一^[29],在储存能量和调动方 面都发生显著变化,表明脂肪酸动员可能与每种 脂肪酸的相对丰度存在关联。在瓦氏黄颡鱼^[24]、 饒^[30](Miichthys miiuy)和鲤^[31](Cyprinus carpio)中 均发现高含量的脂肪酸被显著氧化供能。部分 PUFA 也作为能量底物被显著消耗, C20: 4n-6 是 主要的n-6PUFA之一,是多种生物活性分子的前 提,在炎症反应、免疫调节和细胞信号传导中起 作用^[32]。饥饿条件下, 鳜动员 C20: 4n-6 不仅作为 能量供给,还可以调节这些信号通路,作为生理 调节所需的重要前提分子。同时 PUFA 包含多个 双键使其更容易氧化,提供能量的效率更高^[33]。

总的来说, 鳜在饥饿状态下, 主要动员和消耗 SFA 和 MUFA 以满足能量需求, 同时通过合理 调配 PUFA, 维持细胞结构和功能的稳定性, 以 及参与代谢和免疫调节。这种动态平衡帮助鳜在

饥饿状态下生存和适应环境变化。

3.3 饥饿、复投对鳜肝脏脂代谢的影响

在鱼体中,体内的脂质主要来自食物摄入和 体内生物合成等途径^[34]。食物摄入减少或停止会 导致脂质代谢平衡受到破坏、此时恢复到正常的 外部环境,可使机体的脂质代谢恢复到一个新的 平衡。在本研究中, 鳜脂肪酸生成和脂肪积累相 关基因 ppar-y、fasn 和 acaca 在饥饿组的肝脏中 显著下调,禁食导致合成脂肪酸和脂质积累所需 的反应底物减少,脂肪酸合成代谢减弱,脂肪生 成受到了抑制; 而与脂肪酸 β-氧化和脂解相关基 因 cpt1ab、acox1 表达显著上调,表明在禁食9 d 后,为维持机体在禁食期间的能量供应和生理功 能,通过肝脏中线粒体和过氧化物酶体的 β -氧化 途径, 增加脂肪酸的氧化代谢, 以应对能量缺口。 在禁食期间,脂肪分解与脂肪生成之间的平衡发 生了变化,进而影响了脂肪酸的供应与肝脏对脂 肪酸的吸收与利用, 肝指数和脂肪含量随之下 降。此外, ppar-y可能还参与 n-3 PUFA 的代谢调 控。Sun 等^[35]研究黄斑蓝子鱼(Siganus canaliculatus) 发现, ppar-y可以抑制 n-3 PUFA 的合成, 当 ppar-y 的表达被抑制时, Δ6Δ5 脂肪酰基去饱和酶的表达 增强,从而促进 n-3 PUFA 的合成。这与本研究中 饥饿胁迫下鳜肝脏 ppar-y 相对表达量减少以促进 n-3 PUFA 的合成的现象相似, 但这种相关性与机 制在不同鱼类中的适应性仍需进一步研究。

复投后, 鳜肝脏 fasn 和 ppar-y 的相对表达水 平逐渐恢复, 表明鳜重新从外界获取能量后, 脂 质合成代谢增加, 部分合成的脂肪酸用于维持正 常的生命活动, 剩余脂肪酸主要用于脂质的积 累。这与 Tian 等^[36]对尼罗罗非鱼的饥饿再投喂研 究结果相似。acaca 表达水平尽管都有上调, 但仍 未完全恢复, 可能是在短期的复投中, 并不能使 acaca 完全恢复。S₃R₁₅组的 cpt1ab、acox1 和 S₆R₁₂ 组的 acox1 表达水平恢复至对照组水平, 表明在 重新获得食物后, 减少了脂肪酸的分解代谢, 避 免产生过量的过氧化物和氧化应激, 有助于维持 体内代谢的平衡。然而, S₆R₁₂组的 cpt1ab 和 S₉R₉ 组的 cpt1ab、acox1 仍显著高于对照组, 一方面可 能是因为复投时间较短,鱼体尚需时间重新积累 能量储备,脂肪酸的氧化水平保持在较高状态, 以确保能量平衡逐步恢复。另一方面,可能是鳜 在经历补偿生长效应,即饥饿后的快速生长,以 弥补禁食期间的生长停滞,这一过程需要大量能 量,*cpt1ab*和*acox1*的高表达有助于满足这种高代 谢需求^[37]。

*elovl6*是脂肪酸延伸的关键酶,参与将C16:0 或C16:1n-7延伸为C18:0的过程^[38]。通过18d 投喂发现,*elovl6*活性增强,有利于C18:0的积 累。同理,禁食时*elovl6*转录水平下调,C18:0显 著降低,表明C16:0和C16:1n-7底物减少,不能 有效延伸为C18:0,且C18:0作为能源物质被部 分消耗。在复投后,*elovl6*活性显著增加,C16:0、 C16:1n-7和C18:0的水平迅速上升,帮助重建脂 肪储备和恢复正常的生理功能。

4 结论

综上所述,饥饿条件下,鳜肝脏中粗脂肪含 量下降,脂肪酸组成改变,MUFA 和 SFA 被显著 动员;复投后,各脂肪酸含量都会得到恢复。禁食 时,通过下调 ppar-y、fasn、acaca 和 elovl6 抑制 脂肪酸合成,上调 cpt1ab 和 acox1 促进脂肪酸 β-氧化;复投后,ppar-y、fasn、acaca 和 elovl6 上调, 促进脂肪酸合成,恢复正常脂代谢水平。肝脏脂 肪酸是鳜应对饥饿生理的重要能量来源。

参考文献:

- Piccinetti C C, Donati M, Radaelli G, et al. The effects of starving and feeding on dover sole (*Solea solea*, Soleidae, Linnaeus, 1758) stress response and early larval development [J]. Aquaculture Research, 2015, 46(10): 2512-2526.
- [2] Gou N N, Wang K F, Jin T Z, et al. Effects of starvation and refeeding on growth, digestion, nonspecific immunity and lipid-metabolism-related genes in *Onychostoma macrolepis* [J]. Animals, 2023, 13(7): 1168.
- Zhu Q H, Song H J, Zhang Y, et al. Effects of cold stress and starvation on the liver of yellow drum *Nibea albiflora*: Histological alterations and transcriptomic analysis[J]. Aquaculture Environment Interactions, 2020, 12: 359-369.
- [4] Davis K B, Gaylord T G. Effect of fasting on body composition and responses to stress in sunshine bass[J].

Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2011, 158(1): 30-36.

- [5] Xie M, Li S M, Feng Z F, et al. Effects of starvation on the physiology and liver transcriptome of yellowcheek (*Elopichthys bambusa*)[J]. Fishes, 2023, 8(4): 175.
- [6] Arslan G, Bayır M, Yağanoğlu A M, et al. Changes in fatty acids, blood biochemistry and mRNA expressions of genes involved in polyunsaturated fatty acid metabolism in brown trout (*Salmo trutta*) during starvation and refeeding[J]. Aquaculture Research, 2021, 52(2): 494-504.
- [7] Xu H G, Bi Q Z, Meng X X, et al. Response of lipid and fatty acid composition of turbot to starvation under different dietary lipid levels in the previous feeding period[J]. Food Research International, 2022, 151: 110905.
- [8] Suárez M D, Cervera M R, Abellán E, et al. Influence of starvation on flesh quality of farmed dentex, *Dentex dentex*[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2010, 41(4): 490-505.
- [9] Ölmez A, Bayir M, Wang C F, et al. Effects of long-term starvation and refeeding on fatty acid metabolism-relatedgene expressions in the liver of zebrafish, *Danio rerio*[J]. Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences, 2015, 39: 654-660.
- [10] Luo Z, Tan X Y, Wang W M, et al. Effects of long-term starvation on body weight and body composition of juvenile channel catfish, *Ictalurus punctatus*, with special emphasis on amino acid and fatty acid changes[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2009, 25(2): 184-189.
- [11] Sun J, Wu W Y, Ji H. Effect of overwintering on body composition, antioxidant enzyme activities, fatty acid composition, glucose and lipid-metabolic related gene expression of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*)[J]. Aquaculture, 2021, 545: 737125.
- [12] Barreto-Curiel F, Focken U, D'Abramo L R, et al. Metabolism of *Seriola lalandi* during starvation as revealed by fatty acid analysis and compound-specific analysis of stable isotopes within amino acids[J]. PLoS One, 2017, 12(1): e0170124.
- [13] Chen W J, Ding L Y, Deng Y H, et al. Effects of starvation stress on physical indices, muscle fatty acid composition and liver lipoprotein lipase gene expression of juvenile crucian carp (*Carassius auratus var. Pengze*)[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2020, 32(6): 2782-2790. [陈文静, 丁立云, 邓勇辉, 等. 饥饿胁迫对彭泽鲫幼鱼形体指标、肌肉脂肪 酸组成和肝脏脂蛋白脂酶基因表达的影响[J]. 动物营养 学报, 2020, 32(6): 2782-2790.]
- [14] Day R D, Tibbetts I R, Secor S M. Physiological responses to short-term fasting among herbivorous, omnivorous, and

carnivorous fishes[J]. Journal of Comparative Physiology B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 2014, 184(4): 497-512.

- [15] Zhang B Y, Cai G H, Yang H L, et al. New insights on intestinal microorganisms and carbohydrate metabolism in fish[J]. Aquaculture International, 2024, 32(2): 2151-2170.
- [16] Xu H Z, Zhang H D, Wang G L, et al. Comparison of physiological status of short-term starvation and feeding of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) at low temperature in winter[J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(9): 1572-1581. [徐杭忠,张皓迪,王贵龙,等. 冬季低水温鳜 短期饥饿和摄食的生理状态比较[J]. 水产学报, 2022, 46(9): 1572-1581.]
- [17] Jiang X H, Wang X B, Kou L X, et al. A comparative study on the nutrient and fatty acid composition in muscle of *Siniperca scherzeri* in upstream and downstream area of Yalu River[J]. Journal of Fisheries Research, 2023, 45(6): 569-576. [蒋湘辉, 王兴兵, 寇凌霄, 等. 鸭绿江上游和下 游斑鳜肌肉常规营养成分及脂肪酸组成分析[J]. 渔业研 究, 2023, 45(6): 569-576.]
- [18] Yuan X C. The regulation of glucose and lipid metabolism on food intake of grass carp and mandarin fish[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017. [袁小琛. 糖脂代 谢对草鱼和鳜鱼摄食的调控机制[D]. 武汉: 华中农业大 学, 2017.]
- [19] Wu H X, Li W J, Shan C J, et al. Oligosaccharides improve the flesh quality and nutrition value of Nile Tilapia fed with high carbohydrate diet[J]. Food Chemistry: Molecular Sciences, 2021, 3: 100040.
- [20] Chen F J, Duojie D Z, Fu S Y, et al. Effects of different dissolved oxygen levels on the liver tissue structure and antioxidant enzyme activities of Lake Qinghai *Gymnocypris przewalskii*[J]. Freshwater Fisheries, 2021, 51(5): 13-20. [陈 付菊, 多杰当智, 付生云,等. 不同溶解氧水平对青海湖 裸鲤肝组织结构及抗氧化酶活性的影响[J]. 淡水渔业, 2021, 51(5): 13-20.]
- [21] Mao S Q, Wang B L, Xu P. Effects of starvation for various days and re-feeding on growth and body compositions in rockfish *Sebastes schlegeli*[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2017, 30(1): 26-31. [冒树泉, 王秉利, 许鹏. 饥饿不同时间 后投喂对许氏平鮋生长及体成分的影响[J]. 水产学杂志, 2017, 30(1): 26-31.]
- [22] Tian J, Tu W, Zeng L B, et al. The changes in growth, serum biochemical indices and GH/IGF-I/IN mRNA expression abundance of *Oreochromis niloticus* during fasting and re-feeding[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(6): 900-907. [田娟, 涂玮, 曾令兵, 等. 饥饿和再投喂期间尼

罗罗非鱼生长、血清生化指标和肝胰脏生长激素、类胰岛 素生长因子-I 和胰岛素 mRNA 表达丰度的变化[J]. 水产 学报, 2012, 36(6): 900-907.]

- [23] Messina M, Tulli F, Calligaris M, et al. Effects of long term feeding diets differing in protein source and pre-slaughter starvation on biometry, qualitative traits and liver IGF-I expression in large rainbow trout[J]. Italian Journal of Animal Science, 2009, 8(sup2): 866-868.
- [24] Qin C J, Shao T, Yang J P, et al. The effect of starvation on lipid metabolism of darkbarbel catfish, *Pelteobagrus vachelli*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2015, 39(1): 58-65. [覃川杰, 邵婷, 杨洁萍, 等. 饥饿胁迫对瓦氏黄颡鱼脂肪代谢的影响[J]. 水生生物学报, 2015, 39(1): 58-65.]
- [25] Xu H G, Turchini G M, Francis D S, et al. Are fish what they eat? A fatty acid's perspective[J]. Progress in Lipid Research, 2020, 80: 101064.
- [26] Kabeya N, Yevzelman S, Oboh A, et al. Essential fatty acid metabolism and requirements of the cleaner fish, ballan wrasse *Labrus bergylta*: Defining pathways of long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis[J]. Aquaculture, 2018, 488: 199-206.
- [27] Wu Q X, Shi D D, Dong T, et al. Serum saturated fatty acids including very long-chain saturated fatty acids and colorectal cancer risk among Chinese population[J]. Nutrients, 2023, 15(8): 1917.
- [28] Zhao G Y, Tan Y Y, Cardenas H, et al. Ovarian cancer cell fate regulation by the dynamics between saturated and unsaturated fatty acids[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(41): e2203480119.
- [29] Stubhaug I, Lie Ø, Torstensen B E. β-Oxidation capacity in liver increases during parr-smolt transformation of Atlantic salmon fed vegetable oil and fish oil[J]. Journal of Fish Biology, 2006, 69(2): 504-517.
- [30] Liu M H, Luo H Z, Fu R B, et al. Biochemical composition, amino acid and fatty acid composition in juvenile of *Miichthys miiuy* under short-time starvation[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2009, 33(2): 230-235. [柳敏海,罗海忠,傅荣兵,等.

短期饥饿胁迫对鮸鱼生化组成、脂肪酸和氨基酸组成的影响[J].水生生物学报,2009,33(2):230-235.]

- [31] Varga D, Hancz C, Szabó A. Selective mobilization of fatty acids in common carp (*Cyprinus carpio*) during long-term starvation[J]. Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation—International Journal of the Bioflux Society, 2020, 13(3): 1366-1373.
- [32] Tocher D R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish[J]. Reviews in Fisheries Science, 2003, 11(2): 107-184.
- [33] Tocher D R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish[J]. Aquaculture Research, 2010, 41(5): 717-732.
- [34] Dietrich M A, Hliwa P, Adamek M, et al. Acclimation to cold and warm temperatures is associated with differential expression of male carp blood proteins involved in acute phase and stress responses, and lipid metabolism[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2018, 76: 305-315.
- [35] Sun J J, Chen C Y, You C H, et al. The miR-15/16 cluster is involved in the regulation of vertebrate LC-PUFA biosynthesis by targeting pparγ as demonostrated in rabbitfish *Siganus canaliculatus*[J]. Marine Biotechnology, 2020, 22(4): 475-487.
- [36] Tian J, Wen H, Zeng L B, et al. Changes in the activities and mRNA expression levels of lipoprotein lipase (*LPL*), hormone-sensitive lipase (*HSL*) and fatty acid synthetase (*FAS*) of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) during fasting and re-feeding[J]. Aquaculture, 2013, 400-401: 29-35.
- [37] Zhong J, Li P C, Yao F, et al. Effects of different cyclic starvation and refeeding methods on growth, metabolic enzymes activities and body composition of juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*)[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2020, 32(3): 1445-1453. [钟娟, 李鹏程, 姚峰, 等. 不同循环饥饿-投喂策略对草鱼生长、代谢酶活性及体成分的影响[J]. 动物营养学报, 2020, 32(3): 1445-1453.]
- [38] Li Y N, Pang Y N, Zhao Z Q, et al. Molecular characterization, nutritional and insulin regulation of Elovl6 in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Biomolecules, 2020, 10(2): 264.

Effects of starvation and re-feeding on hepatic fatty acid composition and lipid metabolism in mandarin fish (*Siniperca chuatsi*)

CHEN Chunlin^{1, 2, 3}, YAO Xiaoli^{1, 2, 3}, CAO Yuanle⁴, ZHAO Jinliang^{1, 2, 3}

- Key Laboratory of Freshwater Fishery Germplasm Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
- 2. Shanghai Collaborative Innovation for Aquatic Animal Genetics and Breeding, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
- National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
- 4. Jiangsu Tongjiu Ecological Environment Technology Co., Ltd., Yixing 214200, China

Abstract: To investigate the effects of starvation and re-feeding on hepatic fatty acid composition and lipid metabolism in mandarin fish (Siniperca chuatsi), fish with an average body weight of (5.57±0.57) g were divided into three groups with three replicates in each group. The control group was fed live bait normally for 0 days (C_0) , three days (C_3), six days (C_6), nine days (C_9), and 18 days (C_{18}). The starvation groups were deprived of food for three days (S_3) , six days (S_6) , or nine days (S_9) , whereas the re-feeding groups were deprived of food for three days followed by normal feeding for 15 days (S_3R_{15}), six days followed by normal feeding for 12 days (S_6R_{12}), or nine days followed by normal feeding for nine days (S_9R_9). The experiment lasted for 18 days, during which changes in growth indices, hepatic fatty acid composition, and lipid metabolism gene expression were examined. The results showed that: (1) With prolonged starvation, body weight, liver weight, hepatosomatic index, and liver crude fat content in the starvation groups gradually decreased, significantly lower than those in the corresponding control group (P < 0.05). In the S₉ group, hepatocytes showed vacuolation, and cell boundaries became unclear. After re-feeding, there were no significant differences in body weight, liver weight, and hepatosomatic index (HIS) between the S_3R_{15} , S_6R_{12} , and C_{18} groups (P>0.05), whereas body weight and liver weight in the S_9R_9 group were significantly lower than those in the C_{18} group (P < 0.05). Crude fat content in the S_3R_{15} group recovered (P < 0.05), whereas hepatocytes morphology in the S_9R_9 group was not fully recovered. (2) As starvation progressed, the relative contents of saturated fatty acid (SFA) (C16: 0, C 18: 0), monounsaturated fatty acids (MUFA) (C16: 1n-7, C18: 1n-9), and 20: 4n-6 in the liver of the starvation group gradually decreased, while the relative contents of polyunsaturated fatty acids (PUFA) (C18: 2n-6, C20: 5n-3, C22: 6n-3) gradually increased. In the re-feeding group, the relative contents of all fatty acids were recovered to the levels of the C_{18} group, except for C20: 5n-3 and C 22: 6n-3, which were significantly higher than those in the C_{18} group (P < 0.05). (3) As the duration of starvation increased, the relative expression levels of fatty acid synthase (*fasn*), acetyl-CoA carboxylase (*acaca*), peroxisome proliferator-activated receptor gamma (*ppar-y*), and elongation of very long-chain fatty acids protein 6 (*elovl6*) significantly decreased, whereas the relative expression levels of carnitine palmitoyltransferase 1Ab (cpt1ab) and acyl-CoA oxidase 1 (acoxI) significantly increased (P < 0.05). After re-feeding, the relative expression levels of fasn and ppar-y in all re-feeding groups, acox1, cpt1ab, and elov16 in the S₃R₁₅ group, and acox1 in the S₆R₁₂ group were recovered (P < 0.05). These results indicate that MUFA and SFA are primarily utilized in the liver of mandarin fish under starvation conditions, whereas SFA, MUFA, and PUFA contents could be recovered after re-feeding. Starvation promotes lipolysis and inhibits lipogenesis, whereas re-feeding can recover normal lipid metabolism. This research provides fundamental data on the physiological mechanisms of nutritional regulation during starvation in mandarin fish.

Key words: *Siniperca chuatsi*; starvation; re-feeding; fatty acid; lipid metabolism Corresponding author: ZHAO Jinliang. E-mail: jlzhao@shou.edu.cn