

# 饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼消化酶活性的影响

刘群 李吉方\* 王晴晴 袁玉仁 温海深

(中国海洋大学水产学院, 青岛 266003)

**摘要** 在水温为 $17.6 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ 条件下, 研究了饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼肝脏和肠主要消化酶活性的影响。实验分4组, 每组设3个平行, 其中A组为对照组, 即在实验过程中正常投喂; B组饥饿5d恢复投喂50d; C组饥饿10d, 恢复投喂45d; D组饥饿15d, 恢复投喂40d。实验结果表明, 蛋白酶、胰蛋白酶随饥饿时间的延长其活性下降明显, 脂肪酶活性虽有下降趋势但不明显, 而淀粉酶则在饥饿初期活性大幅度上升; 恢复投喂后除了肠蛋白酶和肝胰蛋白酶外, 其他消化酶活性均达到对照组水平。

**关键词** 许氏平鲉幼鱼 饥饿 恢复投喂 消化酶活性

**中图分类号** S945.4; S955.486    **文献识别码** A    **文章编号** 1000-7075(2013)02-0052-06

## The activities of digestive enzymes in *Sebastes schlegeli* juvenile after starvation and refeeding

LIU Qun LI Ji-fang\* WANG Qing-qing YUAN Yu-ren WEN Hai-shen

(Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003)

**ABSTRACT** In this study, the specific activity of digestive enzymes of *Sebastes schlegeli* juvenile subjected to starvation and refeeding was determined at  $17.6 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ . The experiment included four treatments, and within each treatment there were three replicates. Treatment A was the control group, which were fed normally during the process of the study. Treatment B experienced 5d food deprivation and 50d refeeding, Treatment C experienced 10d food deprivation and 45d refeeding. Treatment D experienced 15d food deprivation and 40d refeeding. The experimental results showed that the activities of protease and trypsin decreased obviously during the starvation; the activity of lipase went on a downward trend, which was not significant; the activity of amylase increased greatly during the early days of starvation. After refeeding, except protease in intestines and trypsin in liver, activities of all other digestive enzymes returned to the normal level.

**KEY WORDS** *Sebastes schlegeli* juvenile Starvation Refeeding Activities of digestive enzymes

国家自然科学基金课题(41176122)资助

\* 通讯作者。E-mail: lijf@ouc.edu.cn

收稿日期: 2012-03-02; 接受日期: 2012-11-23

作者简介: 刘群(1985-), 女, 博士研究生, 主要从事鱼类生理学研究。E-mail: 253184551@qq.com, Tel: 13553002173

由于自然环境的变化,鱼类经常面临食物短缺的现象。为了适应环境的变化,鱼类通过改变体内消化酶的活性,充分利用体内储藏的营养物质来满足自身正常代谢的需要。国内有关饥饿和恢复投喂对鱼类消化酶影响的研究已有大量报道,钱云霞(2002)研究了饥饿对养殖鲈 *Laterolibrax japonicus* 蛋白酶活力的影响;王燕妮等(2003)研究了饥饿对鲤鱼 *Cyprinus carpio* 淀粉酶活性的影响;郑曙明等(2003)研究了饥饿对虎鲨 *Panaceas polyuranodon* 淀粉酶的影响;高露姣等(2004)研究了饥饿对史氏鲟 *Acipenser schrenckii* 酶活性的影响。探讨饥饿和恢复投喂对鱼类消化酶的影响有助于丰富鱼类营养生理学研究内容。

许氏平鲉 *Sebastodes schlegeli*,隶属于鲉形目 *Scorpaeniformes*、鲉科 *Scorpaenidae*、平鲉属 *Sebastodes*,原称黑鮟,俗称黑石鲈、黑寨鱼,是平鲉属中分布于西北太平洋近岸的温水性鱼种,洄游范围小,卵胎生。目前已对许氏平鲉生物学特征及人工养殖(朱龙等 1999)、消化道组织学(冯晓燕等 2003)、低温胁迫下的补偿生长(王晓杰等 2006)以及野生和养殖许氏平鲉消化酶活力的比较(万军利等 2010)等进行了研究。至今还未见关于饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼消化酶活性影响的报道。本研究分析了饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼消化酶活性的影响,以期为许氏平鲉生理学研究提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验鱼

2009年11月在山东烟台百佳水产有限公司采集许氏平鲉幼鱼200多尾,体长 $6.5\pm0.1$  cm,体重 $7.99\pm0.01$  g,在 $90\text{ cm}\times40\text{ cm}\times50\text{ cm}$ 水族箱中暂养7 d(暂养时投喂),实验用的海水预先曝气,水温 $17.6\pm0.2^\circ\text{C}$ ,使用循环泵进行水质过滤,充气泵持续充气,每天换水为养殖水体的1/3,每日投喂升索饵料两次。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 实验鱼的分组

实验设4个组(A、B、C、D),其中,3个饥饿处理组和1个对照组,每组设3个平行。A组为对照组,即在实验过程中正常投喂;B组饥饿5d,恢复投喂50d;C组饥饿10d,恢复投喂45d;D组饥饿15d,恢复投喂40d。待实验鱼适应实验室环境时随机平分到每个平行组16尾。

#### 1.2.2 实验方法及数据处理

每平行组中取1尾鱼,测体长、体重,分离肝胰脏和肠,取肝脏和肠各0.3g,分别加3ml去离子水,在高速组织匀浆机中冰浴匀浆,10 000r/min离心30min,取上清液置于4℃冰箱中保存,24h内检测分析完毕。去内脏的鱼体称重,冷冻保存,以备用做测定体组分。

蛋白酶活性和胰蛋白酶活性测定采用Folin-酚法(刘玉梅等 1991),淀粉酶活性测定采用3,5-二硝基水杨酸显色法(潘鲁青等 1997),脂肪酶活性测定采用聚乙烯醇橄榄油乳化液水解法(刘玉梅等 1991)。蛋白酶和胰蛋白酶活性单位(U)定义为在37℃下每分钟水解干酪素产生1μg酪氨酸(μg/min)。淀粉酶活性单位(U)定义为25℃条件下,每分钟催化淀粉生成1μg麦芽糖(μg/min)。脂肪酶活性单位(U)定义为在37℃条件下,每分钟催化产生1μmol脂肪酸(μmol/min)。

数据的统计使用SPSS 13.0统计软件进行方差分析。每组数据用平均值±标准误表示,各处理平均值用F检验,以P<0.05作为差异显著和P<0.01作为差异极显著来进行显著性比较。最终结果使用Excel 2003整理数据和制作图表。

## 2 结果

### 2.1 饥饿和恢复投喂后许氏平鲉幼鱼蛋白酶活性的变化

许氏平鲉幼鱼肝蛋白酶和肠蛋白酶活性均随着饥饿时间的延长逐渐下降(表1)。饥饿处理5d的肝蛋白酶活性为处理前的69.67%,与对照组相比有显著性差异(P<0.05),肠蛋白酶活性为处理前的86.02%,与对

照组无显著差异。当饥饿时间延长到15d时,肝蛋白酶和肠蛋白酶活性分别占对照组的33.47%和36.56%,与对照组有极显著差异( $P<0.01$ );恢复投喂后,肝蛋白酶和肠蛋白酶活性逐渐恢复,由表1可知肝蛋白酶活性在恢复投喂至实验结束时与对照组无显著差异( $P>0.05$ ),而肠蛋白酶活性在实验结束时没达到对照组水平。

表1 饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼蛋白酶活性的影响(U)

Table 1 Effect of starvation and refeeding on protease activity of *S. schlegeli* juvenile (U)

项目 Items	实验组 Experimental group				
	A	B	C	D	
肝蛋白酶 Liver protease	饥饿结束后 After starvation	184.82±85.14 <sup>Aa</sup>	128.77±55.13 <sup>ABb</sup>	109.31±18.32 <sup>Bb</sup>	61.86±5.15 <sup>Bc</sup>
	投喂结束后 After refeeding	207.96±35.24 <sup>a</sup>	211.12±41.88 <sup>a</sup>	213.52±58.63 <sup>a</sup>	210.95±30.71 <sup>a</sup>
肠蛋白酶 Erepsin	饥饿结束后 After starvation	230.68±30.48 <sup>Aa</sup>	198.44±37.56 <sup>ABa</sup>	113.15±24.19 <sup>Bb</sup>	84.34±19.17 <sup>Bc</sup>
	投喂结束后 After refeeding	213.51±47.48 <sup>a</sup>	201.62±46.69 <sup>ab</sup>	200.15±30.18 <sup>ab</sup>	179.69±25.93 <sup>b</sup>

注: 同一行数据右上角符号无相同小写字母者表示处理间差异显著( $P<0.05$ ), 无相同大写字母者表示处理间差异极显著( $P<0.01$ )(下同)

Note : Different small letters in the same line indicate significant difference at  $P<0.05$ , different capital letters in the same line indicate highly significant difference at  $P<0.01$ (the same in the follows)

## 2.2 饥饿和恢复投喂后许氏平鲉幼鱼胰蛋白酶活性的变化

由表2可以看到,饥饿和恢复投喂对胰蛋白酶活性的影响与对蛋白酶的影响相似,即饥饿使肝胰蛋白酶和肠胰蛋白酶活性下降,恢复投喂后胰蛋白酶的活性也随之恢复。饥饿处理5d时,肝胰蛋白酶活性占对照组的46.71%,与对照组就有极显著差异( $P<0.01$ ),在饥饿15d时,肠胰蛋白酶活性是处理前的28.82%,与对照组存在极显著差异( $P<0.01$ );恢复投喂后胰蛋白酶有恢复趋势,在实验结束时肠胰蛋白酶活性恢复到对照组水平,肝蛋白酶活性与对照组仍有显著差异( $P<0.05$ ),但如果恢复投喂时间延长有恢复到对照组水平的趋势。

表2 饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼胰蛋白酶活性的影响(U)

Table 2 Effect of starvation and refeeding on trypsin activity of *S. schlegeli* juvenile (U)

项目 Items	实验组 Experimental group				
	A	B	C	D	
肝胰蛋白酶 Liver trypsin	饥饿结束后 After starvation	51.30±8.78 <sup>Aa</sup>	23.96±5.26 <sup>Ba</sup>	20.83±4.26 <sup>BCa</sup>	13.86±2.27 <sup>Cb</sup>
	投喂结束后 After refeeding	78.10±15.36 <sup>a</sup>	58.30±11.88 <sup>b</sup>	50.26±8.36 <sup>b</sup>	43.99±9.62 <sup>b</sup>
肠胰蛋白酶 Bowel trypsin	饥饿结束后 After starvation	169.85±39.54 <sup>Aa</sup>	110.26±29.07 <sup>Ab</sup>	86.24±8.25 <sup>ABc</sup>	48.95±9.27 <sup>Bd</sup>
	投喂结束后 After refeeding	171.62±34.59 <sup>a</sup>	167.67±22.48 <sup>a</sup>	179.90±34.65 <sup>a</sup>	159.11±29.12 <sup>a</sup>

### 2.3 饥饿和恢复投喂后许氏平鲉幼鱼脂肪酶的变化

从表3可以看出,许氏平鲉幼鱼脂肪酶活性受饥饿和恢复投喂的影响不明显。只是在饥饿初期有升高的趋势,但这种趋势不显著,即使同一种脂肪酶在饥饿后和恢复投喂后也无明显不同。

表3 饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼脂肪酶活性的影响(U)

Table 3 Effect of starvation and refeeding on lipase activity of *S. schlegeli* juvenile (U)

项目 Items	实验组 Experimental group				
	A	B	C	D	
肝脂肪 hepatic lipase	饥饿结束后 After starvation	46.67±5.14 <sup>a</sup>	47.47±5.13 <sup>a</sup>	48.14±8.35 <sup>a</sup>	46.68±5.51 <sup>a</sup>
	投喂结束后 After refeeding	43.83±5.64 <sup>a</sup>	42.31±4.81 <sup>a</sup>	41.25±8.43 <sup>a</sup>	40.39±3.77 <sup>a</sup>
肠脂肪酶 Bowel lipase	饥饿结束后 After starvation	36.28±3.56 <sup>a</sup>	38.44±7.19 <sup>a</sup>	39.15±4.17 <sup>a</sup>	35.34±4.48 <sup>a</sup>
	投喂结束后 After refeeding	33.51±7.81 <sup>a</sup>	35.64±6.39 <sup>a</sup>	34.82±3.41 <sup>a</sup>	31.69±5.18 <sup>a</sup>

### 2.4 饥饿和恢复投喂后许氏平鲉幼鱼淀粉酶的变化

实验表明,饥饿处理使许氏平鲉幼鱼淀粉酶的活性呈上升趋势,而恢复投喂使淀粉酶活性有所下降(表4)。据表4结果可知,饥饿处理5d时,肝淀粉酶和肠淀粉酶活性与对照组有显著差异( $P<0.05$ ),当饥饿时间延长到10d时,肝淀粉酶活性与对照组有极显著差异( $P<0.01$ ),继续饥饿(15d)肠淀粉酶活性与处理前相比有极显著差异( $P<0.01$ );恢复投喂后淀粉酶活性与对照组相比有所下降,但与对照组无显著差异( $P>0.05$ )。

表4 饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼淀粉酶活性的影响(U)

Table 4 Effect of starvation and refeeding on amylase activity of *S. schlegeli* juvenile (U)

项目 Items	实验组 Experimental group				
	A	B	C	D	
肝淀粉酶 Liver amylase	饥饿结束后 After starvation	455.78±53.72 <sup>AA</sup>	819.04±73.26 <sup>ABb</sup>	1 039.67±108.32 <sup>Bb</sup>	961.86±83.25 <sup>ABb</sup>
	投喂结束后 After refeeding	447.21±62.39 <sup>a</sup>	324.48±63.98 <sup>a</sup>	339.65±58.36 <sup>a</sup>	387.59±37.17 <sup>a</sup>
肠淀粉酶 Enteramylase	饥饿结束后 After starvation	492.19±48.03 <sup>AA</sup>	927.46±73.26 <sup>ABb</sup>	1 023.63±204.19 <sup>Bb</sup>	1 163.59±239.17 <sup>Bb</sup>
	投喂结束后 After refeeding	463.27±37.61 <sup>a</sup>	397.28±46.51 <sup>a</sup>	362.21±33.08 <sup>a</sup>	379.69±52.73 <sup>a</sup>

### 3 讨论

生物受到饥饿胁迫时,会动用体内贮藏的营养物质来满足自身生长和代谢的需要,由于利用物质的优先顺序不同,不同的酶在受到不同程度的饥饿处理时表现出来的活性也不同。在本研究中,许氏平鲉幼鱼受到饥饿胁迫时优先利用糖原,其次是脂肪,最后是蛋白质。

已有研究显示,鱼类在受到饥饿胁迫时蛋白酶活性下降,恢复投喂后蛋白酶活性恢复。柴鹏等(2007)通

过饥饿和恢复投喂对锦鲤 *Cyprinus carpio* 幼鱼消化酶活性影响分析,认为锦鲤幼鱼在受到饥饿胁迫时蛋白酶活性有明显的下降,恢复投喂后饥饿处理组蛋白酶活性大幅度上升;侯凤霞等(2007)研究发现,尼罗罗非鱼 *Oreochromis niloticus* 在饥饿过程中蛋白酶活性呈下降趋势,恢复投喂后其活性有所回升;经过饥饿的千年笛鲷 *Lutjanus sebae* 蛋白酶活性明显下降,恢复投喂后其蛋白酶活性与饥饿前相比有所回升但仍低于对照组水平(区又君等 2007)。本研究中,饥饿和恢复投喂对许氏平鲉幼鱼蛋白酶和类胰蛋白酶活性的影响与上述结论一致,即饥饿时蛋白酶活性下降且随着饥饿时间的延长这种差异越显著,恢复投喂后蛋白酶活性逐渐恢复。出现这种情况的原因是:其一,鱼类能通过嗅觉等感觉器官影响中枢神经系统对消化腺的分泌,食物缺乏时鱼类就没有了这种嗅觉和视觉的刺激作用(Bishal *et al.* 1995);其二,食物在消化道内的机械刺激能促进消化腺的分泌,当食物不足时这种机械刺激减少或不足都能使消化酶的分泌量减少(谢小军等 1998);其三,饥饿后期使鱼类消化器官结构发生变化,分泌细胞减少导致消化酶分泌量下降(付世建等 1999)。但王志铮等(2006)研究发现,麦瑞加拉鲮鱼 *Cirrhina mrigola* 在饥饿后期蛋白酶活性出现上升的趋势,大口黑鲈 *Micropodus salmoides* 随着饥饿时间延长其蛋白酶活性先上升后下降(关胜军等 2007),具体原因还有待于进一步研究。

一些研究表明,饥饿使鱼类脂肪酶活性降低,恢复投喂后酶活性升高。杨代勤等(2007)在研究饥饿对黄鳝 *Morone saxatilis* 消化酶活性的影响时发现,饥饿 3d 时,除了胃组织的脂肪酶活性下降不明显外,前肠、后肠和肝脏脂肪酶活性均明显下降,随着饥饿时间的延长脂肪酶活性下降缓慢;饥饿第 4 天时,翘嘴鮊 *Culter alburnus* Basilewsky 幼鱼脂肪酶活性下降到与对照组存在显著差异的水平,随着饥饿时间的进一步增加,脂肪酶活性下降幅度减小,恢复投喂后脂肪酶活性恢复到正常组水平(樊启学等 2008)。饥饿使得脂肪酶活性降低的主要原因与蛋白酶活性下降的原因一致。另外一些研究结果显示,短期的饥饿使得脂肪酶活性升高但饥饿时间延长脂肪酶活性下降。区又君等(2007)在研究千年笛鲷幼鱼消化酶活性时发现,饥饿 2d 时饥饿组的脂肪酶活性与同期对照组相比升高,当饥饿处理 4d 时其脂肪酶活性下降,这说明在短期的饥饿胁迫下千年笛鲷脂肪酶在饥饿刺激下分泌增加,吸收利用体内储藏的物质以维持正常的生命活动。也有饥饿使脂肪酶活性升高的现象,如黑棘鲷 *Acanthopagrus schlegelii* 幼鱼在饥饿 3d 时脂肪酶活性低于对照组水平,但随着饥饿时间增加脂肪酶活性反而高于对照组水平,恢复投喂后,脂肪酶活性下降,当恢复投喂至 10d 时酶活性就与实验前无显著差异(龙章强等 2008);史氏鲷幼鱼在饥饿处理 7d 时胃和肝脏中的脂肪酶活性低于对照组,继续饥饿时其脂肪酶活性高于对照组水平,并且随着饥饿时间的延长这种差异越明显(高露姣等 2004)。黑鲷和史氏鲷幼鱼出现这种情况的主要原因是饥饿初期通过减少脂肪酶的分泌来减少物质的代谢,但当饥饿时间延长时,机体的代谢发生适应性变化通过提高脂肪酶的活性,积极利用体内贮藏的脂肪来维持生命。在本研究中,许氏平鲉幼鱼脂肪酶活性只是在饥饿初期有上升的趋势,并且饥饿时的脂肪酶活性高于恢复投喂后的酶活性,但这种变化不明显,这说明在饥饿时许氏平鲉幼鱼通过分泌脂肪酶利用体内贮藏的脂肪来提供能量,但主要的能量来源不是脂肪。

在研究饥饿对鲤鱼酶活性影响时发现,饥饿期间鲤鱼肝胰脏中的磷酸糖异构酶、葡萄糖-6-磷酸脱氢酶的活性显著下降,而葡萄糖-6-磷酸酶、谷丙转氨酶和谷草转氨酶的活性高于或与饥饿前无差异(Shimeno *et al.* 1990)。王燕妮等(2001)在研究鲤鱼的补偿生长时发现,饥饿后鲤鱼的淀粉酶活性大幅度上升,而恢复投喂后则有所下降。在本研究中也得到了相似的结论,饥饿 5d 时许氏平鲉幼鱼淀粉酶活性远大于对照组,且饥饿时的淀粉酶活性也远高于恢复投喂后的活性。这说明许氏平鲉幼鱼在受到饥饿胁迫时通过大量分泌淀粉酶,更好地利用体内贮存的物质如糖原等,以便适应恶劣的生活环境,恢复投喂后由于食物充足,外源的饥饿胁迫消失,使淀粉酶的活性逐渐下降到对照组水平。

许氏平鲉幼鱼在受到饥饿胁迫时,由于利用体内贮存营养物质的优先顺序不同,导致消化营养物质的酶的活性也不同。本研究中许氏平鲉幼鱼在食物缺乏时优先利用体内的糖原物质提供能量,致使糖原的含量下降,进而促进淀粉酶的分泌增加以补充机体对糖原的需要;当糖原物质消耗完时,再利用机体的脂肪提供能量,所以在本实验中饥饿初期处理组的脂肪酶与对照组相比有升高的趋势,但这种现象不明显,说明动用的脂肪很少;由于没有食物的刺激,蛋白酶的活性在饥饿处理时下降,但恢复投喂后其活性也逐渐恢复。

## 参 考 文 献

- 万军利. 2010. 野生和养殖许氏平鲉消化酶活力的比较. 生态学杂志, 29(5):1035-1038
- 区又君, 刘泽伟. 2007. 饥饿和再投喂对千年笛鲷幼鱼消化酶活性的影响. 海洋学报, 29(1):86-90
- 王志铮, 施建军, 吕敢堂, 申屠琰, 陈雪君. 2006. 受短期饥饿胁迫下麦瑞加拉鲮鱼幼鱼的生长、肌体组分及其内脏消化酶活性的变化特征. 海洋与湖沼, 37(3):218-224
- 王晓杰, 张秀梅, 黄国强. 2006. 低温胁迫对许氏平鲉补偿生长的影响. 中国水产科学, 13(4):566-571
- 王燕妮, 张志蓉, 郑曙明. 2001. 鲤鱼的补偿性生长及饥饿对淀粉酶的影响. 水利渔业, 21(5): 6-7
- 付世建, 邓利, 张文兵, 张耀光, 谢小军. 1999. 南方鮎幼鱼胃和肝脏的组织结构及其在饥饿过程中的变化. 西南师范大学学报, 24(3):336-342
- 冯晓燕, 郑家声, 王梅林. 2003. 许氏平鲉消化道的组织化学研究. 中国海洋大学学报, 33(3):399-403
- 龙章强, 彭士明, 陈立侨, 刘超, 张伟, 王玥, 叶金云. 2008. 饥饿和再投喂多黑鲷幼鱼体质量变化、生化组成及肝脏消化酶活性的影响. 中国水产科学, 15(4):606-614
- 关胜军, 吴锐全, 谢骏, 王广军. 2007. 饥饿对大口黑鲈消化器官、蛋白酶和淀粉酶活力的影响. 南方水产, 3(2):25-29
- 刘玉梅, 朱谨钊, 吴厚余, 施奠簇. 1991. 中国对虾幼体和仔虾消化酶活力及氨基酸组成的研究. 海洋与湖沼, 22(6):571-575
- 朱龙, 隋风美. 1999. 许氏平鲉的生物学特征及其人工养殖. 现代渔业信息, 14(4):21-24
- 杨代勤, 陈芳, 阮国良, 胡成文, 曹胜欢. 2007. 饥饿对黄鳝消化酶活性的影响. 应用生态学报, 18(5):1167-1170
- 郑曙明, 王燕妮, 聂迎霞, 叶坤芬. 2003. 虎鲨饥饿后的补偿生长及淀粉酶活性研究. 华中农业大学学报, 22(5):483-487
- 侯凤霞, 张健东, 叶富良, 陈刚, 周晖, 施刚, 汤保贵. 2007. 饥饿和再投喂对尼罗罗非鱼蛋白酶活性的影响. 广东海洋大学学报, 27(4):11-15
- 柴鹏, 李吉方, 吴蒙蒙, 陈竟敏. 2007. 饥饿和再投喂对锦鲤幼鱼几种消化酶活性的影响. 水利渔业, 27(4):12-14
- 钱云霞. 2002. 饥饿对养殖鲈蛋白酶活力的影响. 水产科学, 21(3): 6-7
- 高露姣, 陈立侨, 赵晓勤, 庄平. 2004. 施氏鲟幼鱼的饥饿和补偿生长研究及对消化器官结构和酶活性的影响. 中国水产科学, 11(5):413-419
- 谢小军, 邓利, 张波. 1998. 饥饿对鱼类生理生态学影响的研究进展. 水生生物学报, 22(2):181-188
- 樊启学, 程鹏, 刘文奎. 2008. 饥饿和再投喂对翘嘴鲌幼鱼消化酶活性的影响. 中国水产科学, 15(3):439-445
- 潘鲁青, 王克行. 1997. 中国对虾幼体消化酶活力的实验研究. 水产学报, 21(1):26-31
- Bishal GA, Bengtson DA. 1995. Description of the starving condition in summer flounder, *Paralichthys dentatus*, early life history stages. Fish Bull 93:217-231
- Shimeno SD, Keygali M. 1990. Takeda. Metabolic adaptation to prolonger starvation in carp. 日水质, 56(1):35-41