

# 鱼类早期营养程序化对后期生长与代谢影响的研究进展

刘伟<sup>1\*</sup>, 李罗新<sup>1</sup>, 洪宇聪<sup>2</sup>, 孙凯辉<sup>2</sup>, 陈细华<sup>1</sup>, 柴毅<sup>3</sup>

<sup>1</sup>中国水产科学研究院长江水产研究所, 湖北 武汉

<sup>2</sup>广东越群生物科技股份有限公司, 广东省水产苗种开口饲料企业重点实验室, 广东 揭阳

<sup>3</sup>长江大学农学院, 湖北 荆州

收稿日期: 2022年6月9日; 录用日期: 2022年6月19日; 发布日期: 2022年6月29日

## 摘要

动物生命早期来自内源(亲本)和外源(饲料)的营养, 可引发对机体或各器官功能产生长期以至终生的影响, 即营养程序化。在鱼类中, 亲本性腺发育阶段和鱼苗生命早期是营养程序化的关键窗口期。从养殖的经济性、环保性和成鱼的品质角度考虑, 将植物原料、碳水化合物、多不饱和脂肪酸等的营养程序化应用于鱼类的培育, 将为提高鱼类生产性能提供有力支撑。本文简述了近期营养程序化对鱼类生长与代谢影响的研究概况, 以为鱼类营养调控研究与应用提供理论线索。

## 关键词

营养程序化, 鱼类, 生长, 代谢

# Research Progress on Effects of Early Life Nutritional Programming on Growth and Metabolism of Later Life in Fish

Wei Liu<sup>1\*</sup>, Luoxin Li<sup>1</sup>, Yucong Hong<sup>2</sup>, Kaihui Sun<sup>2</sup>, Xihua Chen<sup>1</sup>, Yi Chai<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan Hubei

<sup>2</sup>Guangdong Provincial Key Laboratory of Aquatic Larvae Feed, Guangdong Yuequn Biotechnology Co., Ltd., Jieyang Guangdong

<sup>3</sup>College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou Hubei

Received: Jun. 9<sup>th</sup>, 2022; accepted: Jun. 19<sup>th</sup>, 2022; published: Jun. 29<sup>th</sup>, 2022

\*通讯作者。

文章引用: 刘伟, 李罗新, 洪宇聪, 孙凯辉, 陈细华, 柴毅. 鱼类早期营养程序化对后期生长与代谢影响的研究进展[J]. 水产研究, 2022, 9(2): 55-64. DOI: 10.12677/ojfr.2022.92007

## Abstract

Early animal life, nutrition from endogenous (parent) and exogenous (feed) can trigger long-term or even lifelong effects on the body or organ function, named nutritional programming. In fish, the stage of parental gonad development and early life of larval are critical window periods for nutritional programming. From the perspective of economy, environmental protection and quality of marketable fish, the application of plant materials, carbohydrates and polyunsaturated fatty acids in the nutritional programming of fish culture will provide strong support for improving fish production. In this paper, the effects of nutritional programming on the growth and metabolism of fish were reviewed, in order to provide theoretical clues for the research and application of fish nutritional regulation.

## Keywords

Nutritional Programming, Fish, Growth, Metabolism

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

健康和疾病的发育起源理论认为, 生命早期营养与成年期代谢变化和疾病发生密切相关[1]。生命早期营养可能以 2 种方式引发长期影响: 1) 由刺激或损伤引起细胞结构的变化、缺失; 2) 由早期刺激或损伤引起生理“设置”, 这些生理反应在某些关键阶段, 只会不可逆转地“开启”或“关闭”一次[2] [3]。Lucas (1998)将这些影响称为“营养程序化(Nutritional programming)”, 并定义为在发育关键或敏感时期的营养状况将对机体或各器官功能产生长期以至终身的影响[4], 与之类似的概念也包括代谢程序化(Metabolic programming) [5]、代谢印记(Metabolic imprinting) [6]、胎儿规划(fetal programming) [7]等。

目前, 有关营养程序化的研究, 多集中在人类代谢病方面, 以肥胖、糖尿病、血脂异常等为症状的代谢综合征[8]最为常见, 但在免疫[9]、发育[10]等方面也多有报道, 并以鼠等[11]模式动物进行这方面的研究; 在畜禽方面, 也有不少研究报道了畜禽的胚胎期营养对出生后的机体生理代谢和健康[12] [13] [14]的影响。虽然营养程序化对鱼类影响的研究是个新兴的研究方向[15], 但是已有的大部分报道也表明鱼类生命早期营养程序化也会表现出与其他动物类似的效果。鉴于水产养殖对粮食资源的需求日益增加, 营养程序化是一种以较低的成本和环境影响, 改善生产和食品质量的可行方法[16] [17]。因此, 本文就有关鱼类生命早期营养对后期生长和代谢的影响进行综述, 旨在为正确理解或解决鱼类养殖过程中的一些问题提供理论解析。

## 2. 亲本性腺发育阶段和鱼苗生命早期是营养程序化的关键时期

为满足受精卵和鱼苗早期的正常发育, 在繁殖前期卵子需要积累大量的营养物质。人工养殖条件下, 饲料是营养物质的主要来源, 是影响亲体性腺发育和生殖性能的重要因素[18], 而卵的营养状况反映了亲体的营养状况, 鱼的早期发育依赖于卵中存在的必要营养[19], 营养在孵化前塑造了个体的生理特性, 对出生后的生长和生理功能造成长期影响[20], 许多器官结构和功能在卵黄期(胚胎和仔稚鱼早期阶段)开始

发育, 此时具有实质性的发育可塑性, 这也意味着使得卵中来自亲本的营养物质成为营养刺激的潜在来源, 可以永久地程序化后代的新陈代谢[17], 会导致子代永久的性状改变[21]。而鱼类的消化系统在刚孵化时尚未完全成熟, 在仔稚鱼期仍在继续发育, 为应对外部因素(如食物、温度等)的变化, 会通过显著的表型可塑性来适应外部环境[22] [23]。因此, 亲本性腺发育阶段和鱼苗生命早期的营养史影响后期的生长和代谢状况。

### 3. 植物原料替代鱼粉和鱼油

鱼粉(FM)和鱼油(FO)是鱼类饲料中优质的蛋白源和脂肪油[24], 但受到资源和价格的限制, 有必要利用价格低廉和来源广的植物原料进行替代[25]。但是过多使用植物原料会导致鱼体生长速度降低、消化性能受损、脂肪积累等问题[26] [27], 而利用营养程序化应该是一种改善鱼类对植物型饲料利用可行策略[28]。

#### 3.1. 亲本

亲本阶段营养程序化的研究报道不多, 估计与亲本营养研究往往对饲养摄食研究较高、耗费时间长、实验过程中需要投入的成本大有关[18]。从已发表的文献报道中来看, 亲本阶段饲喂高植物原料饲料对子代利用植物原料的影响效果不一。Izquierdo 等(2015)为改善子代对高植物原料(HV)饲料的利用, 以不同比例亚麻籽油(LO)替代鱼油的饲料投喂金头鲷(*Sparus aurata*)亲本, 研究植物脂肪酸是否可以作为海洋鱼类早期营养程序化的调节剂。结果发现在亲本饲料中用 80%~100%的 LO 替代鱼油, 不仅降低了产卵量和产卵质量, 而且降低了 45 日龄和 4 月龄幼鱼的生长。但当幼鱼 4 月龄时, 再饲喂 HV 饲料, 发现亲本投喂饲料中 LO 替代鱼油比例大于 60%的, 幼鱼生长发育和饲料利用率明显高于亲本投喂高鱼粉和鱼油饲料的[29]。而更进一步的, 再次对金头鲷幼鱼长期正常饲养(16 个月)后, 重新投喂 HV 饲料, 同样也发现亲本阶段投喂 HV 饲料的会提高此时鱼的生长和对 HV 的利用[30]。类似的, 对鲤鱼(*Cyprinus carpio*)的研究也发现, 在亲本阶段投喂无鱼粉且以植物原料为主(V)的饲料 3000 日度, 孵化的鱼苗正常投喂含鱼粉饲料(F) 4 个月后, 发现亲本摄食 V 饲料与 F 饲料的相比, 当二者子代再摄食 V 饲料后, 亲本摄食 V 饲料的子代后期生长以及对 V 饲料的利用得到了改善[31]。

但即使为同一目的, 同种鱼进行不同营养程序化的效果差异较大。Xu 等(2019)利用 3 种分别含 35% 鱼粉和 10% 鱼油、以混合植物蛋白源(玉米蛋白、蚕豆等)替代 20% 鱼粉、以混合植物蛋白源和混合植物油(亚麻籽油、棕榈油和菜籽油)替代 20% 鱼粉和 8.2% 鱼油的饲料, 投喂金头鲷亲本, 待产卵孵化的鱼苗用常规饲料培育至 3 g 左右后, 用含 5% 鱼粉和 3% 鱼油的饲料养殖, 发现亲本阶段使用的饲料中植物原料替代鱼粉或鱼油均会对子代的生长产生负面影响, 但是植物油替代鱼油后子代的脂肪酸去饱和酶和延长酶活性增加[26]。

#### 3.2. 仔稚鱼

目前, 对仔稚鱼阶段营养程序化的研究报道多于亲本性腺发育阶段。大多数研究均表明在开口后立即进行营养程序化, 即使是短期的, 也可以改善后期对植物原料的利用。Cushman 等(2016)评估了早期投喂含大豆浓缩蛋白(SPC)或豆粕(SBM)的饲料是否会改变斑马鱼(*Danio rerio*)后期对含 SPC 或 SBM 饲料的利用, 在开口后连续 3 天用 SPC、SBM 或对照饲料喂养斑马鱼仔稚鱼, 然后用对照饲料喂养所有仔稚鱼直到幼鱼, 以后再次投喂含 SPC 或 SBM 的饲料。结果发现, 首饲 SPC 的鱼与未饲喂 SPC 的相比, 再饲喂 SPC 更易发生炎症反应; 相反, 首饲 SBM 的鱼, 再饲 SBM 时炎症反应较弱, 肽吸收和脂肪酸运输标记物的表达较高[32]。在二倍体和三倍体大西洋鲑开口期, 分别饲喂含 80% 鱼粉和 4% 鱼油的饲料(M)和含 10% 鱼粉和 0% 鱼油植物型饲料(V) 3 周。随后, 所有鱼在相同条件下投喂商业饲料 15 周, 然后用 V

饲料进行 6 周的刺激。结果发现,不同营养史鱼的采食量没有差异,但首饲 V 饲料的鱼生长速度比投喂 M 对的高 24%,饲料效率高 23%。营养史或倍性对远端肠道肠炎评分没有显著影响,只有摄食 V 饲料的三倍体肠炎评分显著增加[33]。类似的,对黄金鲈(*Perca flavescens*)的研究发现,开口阶段投喂 75%的豆粕替代鱼粉饲料(SBMA)与全鱼粉蛋白饲料相比,在 9 个月后同时饲喂 SBMA,其生长速度较高。并且在配子体发育过程中转变为鱼粉饲料,以前饲喂豆粕型饲料并不会影响鱼的生殖功能和卵质量[34]。大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)开口阶段投喂用豆粕强化的丰年虫,当后期用豆粕型饲料投喂时,可以提高后期对豆粕型饲料利用,并改善了肠道结构[35]。

而如果仔稚鱼开口一段时间后,再进行营养程序化,则表现出不同的效果。Geurden 等(2013)用全植物原料喂养 21 日龄的虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)仔稚鱼 3 周,再经过 7 个月的全鱼粉和鱼油饲料饲养,随后再用全植物原料投喂 25 天,结果发现早期投喂全植物原料饲料可以显著提高后期对相同饲料的摄食和饲料利用效率,提升生长速度,表明虹鳟鱼仔稚鱼早期的短期接触植物性饲料可以提高对相同饲料的接受度和利用率[28]。可是,用全植物原料饲料饲喂 13 日龄黄颡鱼 10 天,再用含鱼粉饲料养殖 37 天,随后再用全植物原料饲料投喂,结果发现早期营养规划对黄颡鱼存活率、特定生长率、形态学和体成分的影响早期营养规划对黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)存活率无显著影响,会降低前肠和中肠炎症半定量评分,但后肠的炎症加重[36]。而从 20 日龄开始投喂野生褐鳟仔稚鱼饲料,发现摄食高植物原料饲料,前 9 周的生长并不会比高鱼粉饲料差,但并未发现早期的饲料对褐鳟产生永久性的营养程序化效应[37]。类似的,在仔稚鱼期饲料中添加豆粕和皂素 21 d,并不能改善后期大口黑鲈对豆粕的利用和生长性能,作者认为这可能是由于大口黑鲈第一次饲喂时对饲料的利用较差所致[38]。这些结果显示自开口后,研究营养程序化的开始时机要充分抓住发育关键或敏感时期,否则效果可能受到影响。

#### 4. 多不饱和脂肪酸(PUFA)

与其他动物一样,鱼类对饲料脂类的需要,很大程度上取决于其中的脂肪酸,尤其是多不饱和脂肪酸(polyunsaturated fatty acids, PUFA)的种类和数量。亲鱼饲料,特别是饲料中的脂类和脂肪酸组成,对其繁殖效率和后代的生存起着关键作用[17]。而 PUFA 对人类也具有重要的生理作用,但由于人类缺乏从头合成这些脂肪酸的能力,而必须从食物中获得,鱼类等水生动物中二十碳五烯酸(20:5n-3, EPA)和二十二碳六烯酸(22:6n-3, DHA)等多不饱和脂肪酸含量丰富,从而使得鱼类等水生动物成为人们获得 PUFAs 的主要途径[39]。

在亲本饲料中 PUFA 的营养程序化,不仅可以提高鱼苗的生长速度和成活率,还影响后期的脂肪代谢,进一步的具有改善商品鱼营养价值的潜能。Morais 等(2014)对塞内加尔鳎(*Solea senegalensis*)的研究发现,亲本饲料中 PUFA 水平与幼体的生长速度和 PUFA 合成的相关基因表达水平正相关[40]。Fuiman 等(2015)发现红鱼(*Sciaenop socellatus*)亲本饲喂不同 DHA 水平饲料 2~16 天后[41],子代投喂同种饲料 30 天,结果发现亲本饲喂高 DHA 水平饲料的子代,其组织 DHA 含量是亲本饲喂低 DHA 水平饲料的两倍,并且逃逸反应持续时间和速度、常规游泳速度、生长和存活率与 DHA 在仔稚鱼体内的含量显著升高[42]。因红鱼亲本投喂不同的饵料,产生的卵具有独特的脂肪和脂肪酸组成,尽管仔稚鱼饲喂相同饲料 3 周,在总脂肪酸积累和高不饱和 PUFA 水平方面表现出差异[17]。

另外,用植物源替代鱼粉和鱼油的一个主要问题是缺乏 n-3 长链多不饱和脂肪酸,如二十碳五烯酸(EPA)和二十二碳六烯酸(DHA),而应用亲本营养程序化可望此问题得到改善。在虹鳟亲本植物原料配方饲料中,添加富含 PUFA 如 EPA 和 DHA 的裂壶藻,可以提高子代的成活率,也可以提高 4 月龄投喂相同植物型饲料幼鱼的生长速度,并发现亲体营养对后代的脂类代谢有长久影响[43]。

在仔稚鱼开口饲料中,PUFA 的营养程序化影响鱼类脂类代谢的研究不多,作用效果似乎不如亲本

阶段强。用 n-3 HUFA 的含量分别为 2.32% 和 0.54% 的饲料投喂开口阶段的西伯利亚鲟(*Acipenser baerii*) 仔稚鱼, 结果发现不同饲料可以影响仔鱼期的生长及脂肪代谢相关过程, 而后用同种饲料投喂, 发现随着营养差异的消除, 对鱼的生长和脂肪代谢的影响会逐渐减弱, 但仍影响了鱼体的脂肪酸组成[44], 这可能与成年西伯利亚鲟 HUFA 合成能力逐渐增强有关[45]。

## 5. 糖类

糖类亦称为碳水化合物[18], 是自然界最丰富的一类供能营养物, 为节省蛋白质和方便加工, 在鱼类饲料中不可或缺。养殖鱼类从可消化形式的糖类中利用能量的能力因其摄食习惯、解剖生理特征和饲养条件的不同而存在争议, 尤其是肉食性鱼类[46]。虽然对葡萄糖的吸收和代谢与草食性或杂食性鱼类相同[46], 但是通常认为肉食性鱼类糖不耐受(在摄食含 20% 以上碳水化合物饲料的幼鱼, 观察到生长延迟和餐后持续高血糖) [47]。而通过饲料中糖类的营养程序化, 不失为提高鱼类自身对糖类利用一种有效的方法。

有关鱼类糖类营养程序化的研究, 大都集中在仔稚鱼期作为起始阶段, 在第一次开口摄食或开口摄食后不久进行, 以葡萄糖和糊精等多糖的营养刺激为主。而因为葡萄糖易溶于水、机体直接吸收等特点, 作为营养刺激物较为简便, 不仅可以从饲料途径, 还可以在卵细胞发育阶段通过注射以及开口阶段的浸泡来实现。Gong 等(2015)从西伯利亚鲟开口到卵黄吸收完(孵化后 8~12 日龄), 分别饲喂高糖饲料(葡萄糖)和无糖饲料, 在 13 日龄时, 每组鱼被分配到两种处理, 一组喂食高糖(糊精)饲料, 另一组喂食无糖饲料, 直到第 20 周, 结果发现早期的高糖刺激降低了 13、30 日龄和 20 周的末重, 并发现首饲高糖饲料干扰了鱼后期糖异生[48]。更进一步的, 对摄入了不同水平的碳水化合物, 并在生命早期经历了葡萄糖刺激的西伯利亚鲟进行短暂的饥饿和再投喂, 并在饥饿和再投喂期间评估了糖异生反应。发现碳水化合物水平和早期葡萄糖刺激显著影响西伯利亚鲟对饥饿和再取食的代谢反应, 并发现西伯利亚鲟具有完全的生长代偿能力, 但这种能力会被早期葡萄糖刺激所阻碍[49]。Rocha 等(2016)在金头鲷仔稚鱼 35 日龄内反复用高糖(D-葡萄糖)饲料投喂刺激, 35~50 日龄用常规饲料饲养, 50~60 日龄用高糖饲料再刺激。结果与对照组相比, 60 日龄时, 仔稚鱼的生长、成活和氮代谢无显著变化, 但早期受高糖刺激仔稚鱼的葡萄糖代谢偏向于分解和脂肪合成, 表明早期高糖刺激会影响金头鲷葡萄糖利用途径的短期调节[50]。

而在尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)的出膜期, 通过微量注射浓度为 2 M 的葡萄糖溶液进入卵黄。注射 20 周后, 早期葡萄糖刺激的罗非鱼仍出现较高水平的糖酵解酶的表达和活性。在用两种不同糖水平的饲料投喂幼鱼 4 周, 早期的葡萄糖刺激与幼鱼更好的生长性能有关, 早期高糖刺激的罗非鱼表现出较高的糖代谢酶活性和基因表达水平[51]。随后的 32~37 周的养殖发现, 尽管早期葡萄糖注射对鱼的生长性能没有显著影响, 但它提高了脂肪生成、糖酵解和糖异生的能力, 尤其是饲喂高糖饲料的[52]。对鳊的研究发现生命早期糖暴露(浸泡), 在幼鱼阶段投喂高淀粉人工配合, 更容易使其接受人工配合饲料和更好的生长表现[53]。

同样的, 仔稚鱼阶段用高糊精等易消化的多糖类营养物进行刺激, 可以影响后期的代谢。只是, 刺激时间和研究对象不同, 后期的结果有所差异。在虹鳟孵化后, 开口期投喂高糖(糊精)饲料 3 天和卵黄吸收完毕后投喂高糖饲料 5 天, 发现与对照组相比, 在早期受高糖刺激的鱼中, 均发现淀粉酶和麦芽糖酶在幼鱼期有较高的活性, 表明鳟鱼生命早期短暂的高糖刺激可能会永久地影响碳水化合物的消化[54]。方刘(2015)通过对 3 种食性鱼类斑马鱼(杂食)、草鱼 *Ctenopharynx godonidella*, 草食)、鳊(*Siniperca chuatsi*, 肉食)早期高糖(60% 麦芽糊精)刺激, 探讨早期不同阶段高糖处理对不同食性鱼体的后期(幼鱼或成鱼)对糖的利用及代谢调控情况。用高糖饲料在斑马鱼、草鱼开口期投喂, 结果发现早期营养干预对斑马鱼成鱼的生长性能没有影响, 但可以降低成年斑马鱼的血糖水平。而在草鱼中, 生命早期阶段的高碳水化合物

干预,可以促进早期仔稚鱼的生长,且草鱼幼鱼调控自身血糖水平更加稳定,肝糖原存储能力有所提高。而通过早期阶段葡萄糖溶液浸泡探讨鳊鱼仔鱼生长和糖代谢的影响,发现浸泡后的鳊鱼仔鱼经历了由混合营养期到外营养期过渡阶段后,其对葡萄糖代谢的相关基因的表达很活跃[55]。早期高糖营养(34%淀粉)刺激对欧洲黑鲈(*Dicentrarchus labrax*)长期影响的研究发现,仔稚鱼阶段饲喂高糖饲料的幼鱼在低氧胁迫中的表现优于对照组,但当2个月后幼鱼再次饲喂高糖饲料,仔稚鱼期的营养史并没有影响生长和糖代谢,而再次低氧胁迫也未表现出显著差异,表明其适应性改变随着时间的延长而消失[56]。

## 6. 营养性饲料添加剂

配合饲料虽由多种原料组成,但仍会缺少某些营养成分,不能满足鱼类生长和发育的需要,必须另外补充,如氨基酸、维生素、矿物盐等,这些物质称为营养性添加剂[18]。亲本饲料中营养性添加剂的缺乏或补充可以影响后代的生长和代谢。Skjærven等(2018)投喂足够或少量缺乏1-C营养素(叶酸、维生素B<sub>12</sub>、维生素B<sub>6</sub>、蛋氨酸、胆碱)的饲料,发现斑马鱼亲代1-C营养素缺乏导致脂质包涵体增加,在后代肝脏中发现了686个差异表达基因,其中大部分下调。在甾醇、类固醇和脂类生物合成以及线粒体蛋白合成相关的功能类别中,下调基因富集。亲本1-C营养状态可作为后代基因位点特异性DNA甲基化标记而持续存在,并可能影响F1代肝脏的脂质利用和线粒体蛋白翻译[57]。在商品饲料中添加蛋氨酸(12 g/kg)或/和胆碱(7.4 g/kg)饲喂虹鳟亲本,在子代繁育后用同一种饲料投喂,结果发现不同饲料对亲本体重、饱满度、卵大小或产卵量无显著影响,虽然,亲本饲料中添加胆碱的导致了146日龄的体重显著低于对照组。但是至439日龄时,亲本使用添加剂的要显著高于对照组,表明添加蛋氨酸和胆碱的亲本饲料会产生有利于后代生长的营养程序化[58]。

在仔稚鱼方面,同样,早期饲料中缺乏或补充某些营养性添加剂,亦可对后期的影响生长和代谢产生长期的影响。Panserat等(2017)在虹鳟开口后4周分别持续投喂不添加维生素(NOSUP)、添加满足所有维生素的最低需求(NRC)、添加最适维生素营养量(OVN)的三种饲料。虽然在整个仔鱼期中没有观察到涉及能量和脂质代谢的蛋白质的基因修饰(短期效应),但其中一些基因在幼鱼的肌肉中显示了长期的分子适应(长期效应)。表明,生命早期的短期维生素刺激可能会持久地影响虹鳟鱼的肌肉能量和脂质代谢以及一些肝脏表观遗传标记[59]。在虹鳟鱼苗开口期,分别饲喂对照饲料(C)或蛋氨酸缺乏饲料(MD)2周。接下来,用商业饲料中投喂5个月,然后进行2周的刺激(MD或C饲料),以测试早期蛋氨酸缺乏的程序化效果。结果表明,无论鱼苗饲喂何种饲料,2周的MD饲料都发生了线粒体缺陷,并伴有内质网应激、线粒体自噬和凋亡的增加。此外,首饲MD的鱼后期有关线粒体自噬的关键因素上调,提示早期缺乏蛋氨酸营养刺激导致了该细胞功能的长期改变[60]。

## 7. 总结与展望

综上所述,鱼类亲本性腺发育阶段和鱼苗生命早期是营养程序化的关键窗口期,在此时期通过植物原料、多不饱和脂肪酸、糖、营养性添加剂等的刺激,可以不同程度的影响鱼类后期的生长和代谢,改善植物原料和低值饲料的利用。但仍存在许多重要的问题尚需要进一步探讨。

首先,需要更多的研究来确定营养规划的关键窗口,以及以这种方式产生的规划效果能持续多久;其次,在实际养殖生产中,为尽快培育成大规格鱼种,肥水、投喂等操作必不可少,直接增加了鱼苗的食物可得性,与自然生存环境相比,食物更加充足,可以推测人工养殖条件下鱼体的脂肪沉积应该比自然条件下高。这可能也是导致后期养殖鱼类容易沉积脂肪的原因,应该与营养程序化有关,但需要理论支撑;再次,在人或模式动物中已证明,早期营养可以“预设”动物的免疫系统。当营养不良时,生命早期的生理功能可塑性使得它们能够适应营养不良而存活,这种适应反应通常表现为生长或淋巴器官发

育迟缓和免疫能力降低,而这些表现即使在随后营养条件改善的情况下仍然可以继续保持[61],而鱼类这方面的研究尚缺乏。

## 基金项目

广东省重点领域研发计划项目(2021B0202050001)、财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系资助(CARS-46)、湖北省重点研发计划项目(2020BBB113)。

## 参考文献

- [1] Barker, D.J. and Osmond, C. (1986) Infant Mortality, Childhood Nutrition, and Ischaemic Heart Disease in England and Wales. *The Lancet*, **327**, 1077-1081. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(86\)91340-1](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(86)91340-1)
- [2] Lucas, A. (1994) Role of Nutritional Programming in Determining Adult Morbidity. *Archives of Disease in Childhood*, **71**, 288-290. <https://doi.org/10.1136/adc.71.4.288>
- [3] Lucas, A., Baker, B., Desai, M., et al. (1996) Nutrition in Pregnant or Lactating Rats Programs Lipid Metabolism in the Offspring. *British Journal of Nutrition*, **76**, 605-612. <https://doi.org/10.1079/BJN19960066>
- [4] Lucas, A. (1998) Programming by Early Nutrition: An Experimental Approach. *The Journal of Nutrition*, **128**, 401s-406s. <https://doi.org/10.1093/jn/128.2.401S>
- [5] Ozanne, S.E. (2001) Metabolic Programming in Animals: Type 2 Diabetes. *British Medical Bulletin*, **60**, 143-152. <https://doi.org/10.1093/bmb/60.1.143>
- [6] 郑辉, 谢云. 代谢印记:妊娠期母体营养状况与其后代成年期肥胖关系的探讨[J]. 中华围产医学杂志, 2008, 11(3): 205-207.
- [7] Lemley, C.O., Littlejohn, B.P. and Burnett, D.D. (2021) Fetal Programming. In: Hopper, R.M., Ed., *Bovine Reproduction*, 2nd Edition, John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, 339-346. <https://doi.org/10.1002/9781119602484.ch27>
- [8] Symonds, M.E., Sebert, S.P., Hyatt, M.A., et al. (2009) Nutritional Programming of the Metabolic Syndrome. *Nature Reviews Endocrinology*, **5**, 604-610. <https://doi.org/10.1038/nrendo.2009.195>
- [9] Campisano, S., La Colla, A., Echarte, S.M., et al. (2019) Interplay between Early-Life Malnutrition, Epigenetic Modulation of the Immune Function and Liver Diseases. *Nutrition Research Reviews*, **32**, 128-145. <https://doi.org/10.1017/S0954422418000239>
- [10] Guilloteau, P., Zabielski, R., Hammon, H.M., et al. (2010) Nutritional Programming of Gastrointestinal Tract Development. Is the Pig a Good Model for Man? *Nutrition Research Reviews*, **23**, 4-22. <https://doi.org/10.1017/S0954422410000077>
- [11] Aguila, M.B., Ornellas, F. and Mandarim-de-Lacerda, C.A. (2021) Nutritional Research and Fetal Programming: Parental Nutrition Influences the Structure and Function of the Organs. *International Journal of Morphology*, **39**, 327-334. <https://doi.org/10.4067/S0717-95022021000100327>
- [12] 吕佳琪, 华雯好, 王恬. 胚胎营养环境对动物出生后营养代谢的调控研究[J]. 动物营养学报, 2016, 28(2): 335-344.
- [13] Yang, C., Zhou, X., Yang, H., et al. (2021) Transcriptome Analysis Reveals Liver Metabolism Programming in Kids from Nutritional Restricted Goats During Mid-Gestation. *PeerJ*, **9**, Article ID: e10593. <https://doi.org/10.7717/peerj.10593>
- [14] Cushman, R.A., Snider, A. and Crouse, M.S. (2021) Can We Developmentally Program the Epigenome to Improve Traits Relevant to Production in Cattle? *Journal of Animal Science*, **99**, 20. <https://doi.org/10.1093/jas/skab054.035>
- [15] Hou, Z. and Fuiman, L.A. (2020) Nutritional Programming in Fishes: Insights from Mammalian Studies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **30**, 67-92. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09590-y>
- [16] Panserat, S., Marandel, L., Seiliez, I., et al. (2019) New Insights on Intermediary Metabolism for a Better Understanding of Nutrition in Teleosts. *Annual Review of Animal Biosciences*, **7**, 195-220. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-020518-115250>
- [17] Hou, Z., Lu, X., Tiziani, S., et al. (2022) Nutritional Programming by Maternal Diet Alters Offspring Lipid Metabolism in a Marine Teleost. *Fish Physiology and Biochemistry*, **48**, 535-553. <https://doi.org/10.1007/s10695-022-01069-1>
- [18] 麦康森. 水产动物营养与饲料学[M] 第二版. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [19] Palace, V.P. and Werner, J. (2006) Vitamins A and E in the Maternal Diet Influence Egg Quality and Early Life Stage Development in Fish: A Review. *Scientia Marina*, **70**, 41-57. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s241>
- [20] Engrola, S., Aragão, C., Valente, L.M., et al. (2018) Nutritional Modulation of Marine Fish Larvae Performance. In:

- Yúfera, M., Ed., *Emerging Issues in Fish Larvae Research*, Springer, Cham, 209-228.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-73244-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-73244-2_7)
- [21] Skjærven, K.H., Mommens, M., Adam, A.-C., *et al.* (2022) Earlier or Delayed Seasonal Broodstock Spawning Changes Nutritional Status and Metabolic Programming of Growth for Next-Generation Atlantic Salmon. *Aquaculture*, **554**, Article ID: 738187. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738187>
- [22] Buddington, R.K., Krogdahl, A. and Bakke-McKellep, A.M. (1997) The Intestines of Carnivorous Fish: Structure and Functions and the Relations with Diet. *Acta Physiologica Scandinavica. Supplementum*, **638**, 67-80.
- [23] Pittman, K., Yúfera, M., Pavlidis, M., *et al.* (2013) Fantastically Plastic: Fish Larvae Equipped for a New World. *Reviews in Aquaculture*, **5**, S224-S267. <https://doi.org/10.1111/raq.12034>
- [24] Le Boucher, R., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., *et al.* (2013) Genotype by Diet Interactions in European Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L.): Nutritional Challenge with Totally Plant-Based Diets. *Journal of Animal Science*, **91**, 44-56. <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5311>
- [25] Le Boucher, R., Quillet, E., Vandeputte, M., *et al.* (2011) Plant-Based Diet in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum): Are There Genotype-Diet Interactions for Main Production Traits When Fish Are Fed Marine Vs. Plant-Based Diets from the First Meal? *Aquaculture*, **321**, 41-48. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.08.010>
- [26] Xu, H., Turkmen, S., Rimoldi, S., *et al.* (2019) Nutritional Intervention through Dietary Vegetable Proteins and Lipids to Gilthead Sea Bream (*Sparus Aurata*) Broodstock Affects the Offspring Utilization of a Low Fishmeal/Fish Oil Diet. *Aquaculture*, **513**, Article ID: 734402. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734402>
- [27] Balasubramanian, M.N., Panserat, S., Dupont-Nivet, M., *et al.* (2016) Molecular Pathways Associated with the Nutritional Programming of Plant-Based Diet Acceptance in Rainbow Trout Following an Early Feeding Exposure. *BMC Genomics*, **17**, Article No. 449. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2804-1>
- [28] Geurden, I., Borchert, P., Balasubramanian, M.N., *et al.* (2013) The Positive Impact of the Early-Feeding of a Plant-Based Diet on Its Future Acceptance and Utilisation in Rainbow Trout. *PLOS ONE*, **8**, Article ID: e83162. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083162>
- [29] Izquierdo, M.S., Turkmen, S., Montero, D., *et al.* (2015) Nutritional Programming through Broodstock Diets to Improve Utilization of Very Low Fishmeal and Fish Oil Diets in Gilthead Sea Bream. *Aquaculture*, **449**, 18-26. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.03.032>
- [30] Turkmen, S., Zamorano, M.J., Fernández-Palacios, H., *et al.* (2017) Parental Nutritional Programming and a Reminder During Juvenile Stage Affect Growth, Lipid Metabolism and Utilisation in Later Developmental Stages of a Marine Teleost, the Gilthead Sea Bream (*Sparus aurata*). *British Journal of Nutrition*, **118**, 500-512. <https://doi.org/10.1017/S0007114517002434>
- [31] Kumar, S., J. Sándor, Z., Biró, J., *et al.* (2022) Does Nutritional History Impact on Future Performance and Utilization of Plant Based Diet in Common Carp? *Aquaculture*, **551**, Article ID: 737935. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.737935>
- [32] Cushman, R.A., Snider, A. and Crouse, M.S. (2016) Soybean Meal and Soy Protein Concentrate in Early Diet Elicit Different Nutritional Programming Effects on Juvenile Zebrafish. *Zebrafish*, **13**, 61-69. <https://doi.org/10.1089/zeb.2015.1131>
- [33] Clarkson, M., Migaud, H., Metochis, C., *et al.* (2017) Early Nutritional Intervention Can Improve Utilisation of Vegetable-Based Diets in Diploid and Triploid Atlantic Salmon (*Salmo salar*, L.). *British Journal of Nutrition*, **118**, 17-29. <https://doi.org/10.1017/S0007114517001842>
- [34] Kemski, M., Wick, M. and Dabrowski, K. (2018) Nutritional Programming Effects on Growth and Reproduction of Broodstock and Embryonic Development of Progeny in Yellow Perch (*Perca flavescens*) Fed Soybean Meal-Based Diets. *Aquaculture*, **497**, 452-461. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.001>
- [35] Molinari, G.S., Wojno, M. and Kwasek, K. (2021) The Use of Live Food as a Vehicle of Soybean Meal for Nutritional Programming of Largemouth Bass Micropterus Salmoides. *Scientific Reports*, **11**, Article No. 10899. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89803-2>
- [36] 李海洁. 早期营养规划对黄颡鱼生长性能、肠道结构和 mtor 信号通路关键因子的影响[D]: [硕士学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2021.
- [37] Michl, S.C., Weis, B., Hutchings, J.A., *et al.* (2017) Plastic Responses by Wild Brown Trout (*Salmo trutta*) to Plant-Based Diets. *Aquaculture*, **476**, 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.04.006>
- [38] Kwasek, K., Wojno, M., Patula, S., *et al.* (2021) The Effect of First Feeding Exposure of Larval Largemouth Bass to a Formulated Soybean Meal-Based or Soy Saponin-Supplemented Diet on Fish Growth Performance and Gut Microbiome. *North American Journal of Aquaculture*, **83**, 312-326. <https://doi.org/10.1002/naaq.10200>
- [39] 魏帮鸿, 杨志刚, 施秋燕, 等. 水生动物脂肪酸延长酶基因研究进展[J]. 基因组学与应用生物学, 2017, 36(10):



- 4159-4165.
- [40] Morais, S., Mendes, A.C., Castanheira, M.F., *et al.* (2014) New Formulated Diets for *Solea senegalensis* Broodstock: Effects of Parental Nutrition on Biosynthesis of Long-Chain Polyunsaturated Fatty Acids and Performance of Early Larval Stages and Juvenile Fish. *Aquaculture*, **432**, 374-382. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.04.033>
- [41] Perez, K.O. and Fuiman, L.A. (2015) Maternal Diet and Larval Diet Influence Survival Skills of Larval Red Drum *Sciaenops ocellatus*. *Journal of Fish Biology*, **86**, 1286-1304. <https://doi.org/10.1111/jfb.12637>
- [42] Fuiman, L.A. and Perez, K.O. (2015) Metabolic Programming Mediated by an Essential Fatty Acid Alters Body Composition and Survival Skills of a Marine Fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282**, Article ID: 20151414. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1414>
- [43] Cardona, E., Segret, E., Cachelou, Y., *et al.* (2022) Effect of Micro-Algae *Schizochytrium* sp. Supplementation in Plant Diet on Reproduction of Female Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*): Maternal Programming Impact of Progeny. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, **13**, Article No. 33. <https://doi.org/10.1186/s40104-022-00680-9>
- [44] 艾立川. N-3HUFA 对西伯利亚鲟亲鱼繁殖力及子代发育和脂肪代谢的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2015.
- [45] Luo, L., Wei, H., Ai, L., *et al.* (2019) Effects of Early Long-Chain N-3hufa Programming on Growth, Antioxidant Response and Lipid Metabolism of Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii* Brandt). *Aquaculture*, **509**, 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.05.032>
- [46] Krogdahl, Å., Hemre, G.I. and Mommsen, T. (2005) Carbohydrates in Fish Nutrition: Digestion and Absorption in Postlarval Stages. *Aquaculture Nutrition*, **11**, 103-122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2004.00327.x>
- [47] Callet, T., Hu, H., Larroquet, L., *et al.* (2020) Exploring the Impact of a Low-Protein High-Carbohydrate Diet in Mature Broodstock of a Glucose-Intolerant Teleost, the Rainbow Trout. *Frontiers in Physiology*, **11**, Article No. 303. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00303>
- [48] Gong, G., Xue, M., Wang, J., *et al.* (2015) The Regulation of Gluconeogenesis in the Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii*) Affected Later in Life by a Short-Term High-Glucose Programming during Early Life. *Aquaculture*, **436**, 127-136. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.044>
- [49] Liang, X., Wang, J., Gong, G., *et al.* (2017) Gluconeogenesis during Starvation and Refeeding Phase Is Affected by Previous Dietary Carbohydrates Levels and a Glucose Stimuli during Early Life in Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii*). *Animal Nutrition*, **3**, 284-294. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2017.06.001>
- [50] Rocha, F., Dias, J., Geurden, I., *et al.* (2016) High-Glucose Feeding of Gilthead Seabream (*Sparus aurata*) Larvae: Effects on Molecular and Metabolic Pathways. *Aquaculture*, **451**, 241-253. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.09.015>
- [51] Kumkhong, S., Marandel, L., Plagnes-Juan, E., *et al.* (2020) Glucose Injection into Yolk Positively Modulates Intermediary Metabolism and Growth Performance in Juvenile Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Frontiers in Physiology*, **11**, Article No. 286. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00286>
- [52] Kumkhong, S., Marandel, L., Plagnes-Juan, E., *et al.* (2021) Glucose Injection into the Yolk Influences Intermediary Metabolism in Adult Nile Tilapia Fed with High Levels of Carbohydrates. *Animal*, **15**, Article ID: 100347. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100347>
- [53] Xiao, Q., Li, J., Liang, X.-F., *et al.* (2020) Programming of High-Glucose Diet Acceptance in Chinese Perch (*Siniperca chuatsi*) Following an Early Exposure. *Aquaculture Reports*, **18**, Article ID: 100534. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100534>
- [54] Geurden, I., Aramendi, M., Zambonino-Infante, J., *et al.* (2007) Early Feeding of Carnivorous Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) with a Hyperglucidic Diet during a Short Period: Effect on Dietary Glucose Utilization in Juveniles. *American journal of physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **6**, R2275-R2283. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00444.2006>
- [55] 方刘. 鳊鱼、草鱼、斑马鱼早期高糖营养程序化对糖代谢调控的研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [56] Zambonino-Infante, J.L., Panserat, S., Servili, A., *et al.* (2019) Nutritional Programming by Dietary Carbohydrates in European Sea Bass Larvae: Not Always What Expected at Juvenile Stage. *Aquaculture*, **501**, 441-447. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.11.056>
- [57] Skjærven, K.H., Jakt, L.M., Fernandes, J.M.O., *et al.* (2018) Parental Micronutrient Deficiency Distorts Liver DNA Methylation and Expression of Lipid Genes Associated with a Fatty-Liver-Like Phenotype in Offspring. *Scientific Reports*, **8**, Article No. 3055. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21211-5>
- [58] Cleveland, B.M., Leeds, T.D., Picklo, M.J., *et al.* (2020) Supplementing Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) Broodstock Diets with Choline and Methionine Improves Growth in Offspring. *Journal of the World Aquaculture Society*, **51**, 266-281. <https://doi.org/10.1111/jwas.12634>

- [59] Panserat, S., Marandel, L., Geurden, I., *et al.* (2017) Muscle Catabolic Capacities and Global Hepatic Epigenome Are Modified in Juvenile Rainbow Trout Fed Different Vitamin Levels at First Feeding. *Aquaculture*, **468**, 515-523. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.11.021>
- [60] Seite, S., Masagounder, K., Heraud, C., *et al.* (2019) Early Feeding of Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) with Methionine-Deficient Diet over a 2 Week Period: Consequences for Liver Mitochondria in Juveniles. *Journal of Experimental Biology*, **222**, Article ID: jeb203687. <https://doi.org/10.1242/jeb.203687>
- [61] 邓凯东, 张佑祥. 早期营养对免疫系统的长期调节作用[J]. 农业科学与技术(英文版), 2004, 5(3): 11-16.