

综 述

## 鱼类生长内分泌学和鱼类养殖

### FISH GROWTH ENDOCRINOLOGY AND FISH CULTURE

陈 松 林

Chen Songlin

(长江水产研究所, 沙市 434000)

(Changjiang Fisheries Research Institute, Shashi 434000)

关键词 鱼类, 生长内分泌学, 激素, 养殖

KEYWORDS fish, growth endocrinology, hormone, culture

生长率和饲料转换效率是水产养殖中两个重要的经济指标。鱼类养殖研究的主要目的之一就是引尽可能低的成本获得尽可能多的鱼产品。通过促进鱼类生长(缩短养殖周期)和提高饲料转换效率(降低饲料成本)的途径可以达此目的。而在这两个方面, 内分泌学起着重要的作用。现代研究表明, 鱼类的生长发育是受体内各种内分泌激素调节控制, 鱼类生长的快慢与体内激素水平的高低密切相关。生长内分泌学是研究机体生长发育与激素之间相互关系的科学。鱼类生长内分泌学的研究虽然起步较晚, 但由于其在水产养殖中具有重要的学术意义和应用潜力, 近年来也取得不少进展。像哺乳类一样, 调节鱼类生长发育的内分泌激素主要包括生长激素(Growth hormone)、甲状腺激素(Thyroid hormone)、类固醇激素(Steroid hormone)和胰岛素(Insulin)等四类。本文拟就上述几种激素与鱼类生长发育的关系及其在水产养殖中应用的研究进展作一综合评述。

### (一) 生长激素

#### 1. 鱼类生长激素的分离及测定

调节动物机体生长发育的最重要的内分泌激素就是生长激素(GH)。鉴于生长激素在鱼类内分泌学的基础研究及水产养殖的应用方面的重要意义和应用价值, 近年来, 在许多鱼类上开展了生长激素分离纯化及其测定的研究工作。Farmer等(1976, 1981)在罗非鱼和鲟鱼上开展了垂体GH分离提纯的实验研究。Cook等(1983)从鲤鱼垂体中纯化了GH, 并制备了相应的抗血清。自此以后, 高度纯化的GH相继从大马哈鱼(Wagner等, 1985)、鳊鱼(Kishida等, 1987)、鲮鱼(Kawazoe等, 1988)、鳊鱼(Noso等, 1988)、鳊鱼(Rand-Weaver等, 1989)和大鳞大马哈鱼(LeBail等, 1989)等鱼类上获得。由于获得了鱼类生长激素纯品, 从而大大加快了对鱼类GH化学结构及生化性质的研究进程。现已查明, 鱼类GH在分子量、氨基酸组成及其序列等方面与其它脊椎动物GH具有很大的相似性。分子量约为22000道尔顿左右, 也是由187个氨基酸残基组成的单链多肽。一级结构中含有二个二硫键。目前已经测定了虹鳟、大马哈鱼、银大马哈鱼和鳊鱼等鱼类GH氨基酸序列。

高度纯化的鱼类GH的获得为建立各种鱼类GH的特异免疫测定方法奠定了物质基础。目前, 已经建立了鲤鱼(Cook等, 1983)、大马哈鱼(Bolton等, 1986; Wagner等, 1986)和鳊鱼(Kishida等, 1988)GH的特异放射免疫测定法(RIA)。鱼类GH特异RIA的建立为进一步研究鱼类GH分泌调控机制以及GH的血清水平与鱼类生长的关系提供了有效的技术手段, 使得鱼类生长内分泌学的研究

得以迅速开展起来。

## 2. 鱼类生长激素分泌的调节控制

如同哺乳类一样,硬骨鱼类垂体生长激素的分泌也受下丘脑分泌的生长激素释放因子(GHRH)以及抑制因子(GRIF)的双重调节控制(Ball, 1981)。首先被发现的是在鱼类下丘脑中存在类似哺乳类GRIF 样的物质。GRIF 活性已经在金鱼(Kah 等,1982)和鲤鱼(Olivereau 等,1984)脑及垂体中检测到。Andrews 等(1981)从斑点叉尾鲟、Hobart 等(1980)从鲑鳟鱼胰腺中分离出 GRIF 因子,并测定了其氨基酸序列。这二种鱼类存在着二种不同的 GRIF 分子,其中一种在结构上与哺乳类 GRIF 相同。有关 GRIF 对鱼类 GH 分泌的调节作用已有一些报道。Fryer 等(1979)实验表明哺乳类 GRIF 可以抑制罗非鱼垂体体外释放 GH; Cook 等(1984)用人工合成的哺乳类 GRIF 明显降低金鱼血清 GH 水平,抑制垂体体外释放 GH。金鱼下丘脑视前核含有丰富的 GRIF 样免疫活性物质(Kah 等, 1982),视前区的破坏会刺激 GH 细胞的活动(Fryer, 1981),增加血清 GH 水平和提高生长率(Cook 和 Peter, 1984)。在鲑鳟鱼类, Sweeting 和 McKeown(1986)研究表明 GRIF 抑制银大马哈鱼垂体对 GH 的释放,降低血清 GH 水平。

几种鱼类下丘脑抽提物具有促进垂体分泌 GH 的作用表明在硬骨鱼类下丘脑中可能也存在着生长激素释放因子(GHRH)(Ball, 1981)。Cook 和 Peter(1984)损伤金鱼下丘脑前叶导致生长率下降的实验为这一假设提供了间接证据。用人工合成的哺乳类 GHRH 可以促进金鱼 GH 的分泌则为这一假设提供了直接证据(Peter 等,1984)。Pan 等(1985)报道在鳟鱼下丘脑和垂体中存在着哺乳类 GHRH 样免疫活性物质。最近, Vaughan 等(1987)从鲤鱼下丘脑中分离出了 GHRH 物质,并确定其由 44 个氨基酸残基组成; Ackland 等(1989)从鳟鱼脑中部分纯化了一种 GHRH 物质。另外,从大马哈和银大马哈鱼脑中分离出的 GHRH 制备物具有明显刺激虹鳟体外培养细胞分泌 GH 的生物活性(Parker 和 Sherwood, 1990)。

除了 GHRH 外,近来研究表明促性腺激素释放激素(GnRH)也表现出刺激鱼类垂体分泌 GH 的功能。Marchant 等(1987)研究表明给雌性或雄性金鱼注射 GnRH 后,其血清 GH 水平明显升高。在垂体碎片灌流实验中也证明鲑鱼 GnRH 具有刺激 GH 分泌的功能。至于刺激 GH 分泌的机理及其与 GHRH 之间的相互关系有待进一步研究。

## 3. 生长激素与鱼类生长的关系及外源 GH 对鱼类生长的促进作用

Peter 等(1984)研究了金鱼血清 GH 水平的季节性变化,发现血清 GH 水平在早春时最高,晚秋和初冬时最低,而生长速率则是在春末时最高,紧接在血清 GH 峰值之后。Marchant 等(1986)较详细地研究了金鱼血清 GH 水平的季节性变化及其与生长的关系。结果表明,血清 GH 含量在三月份最高,随后开始下降,至十一月份达最低值。与此相适应,金鱼生长率在七月份最高,在二月份和三月份最低,显示出血清 GH 水平的季节性变化与生长率的季节性变化相关。同时表明,光照和水温也影响金鱼血清 GH 水平及生长速度。在恒定光照下,水温升高促进 GH 分泌,从而提高生长率。

鉴于血清 GH 水平与鱼类生长之间的相关关系,多少年来,人们一直在寻求通过增加鱼体内 GH 含量促进鱼类生长的方法和途径。方法之一就是将在外源 GH(哺乳类或鱼类来源)通过注射、埋植的方式直接引入鱼体内,升高血清 GH 水平,达到促进生长的目的。迄今已有不少研究表明哺乳类和鱼类垂体来源的天然 GH 对鱼类生长具有明显的促进作用(Donaldson 等, 1979; Weatherley 和 Gill, 1987)。Clarke 等(1977)用提纯的罗非鱼 GH 处理罗非鱼和红大马哈鱼幼鱼,持续 14 天后,观察到明显的促生长效应。Komourdjian 和 Idler(1979)用提纯的天然大马哈鱼 GH 制备物明显促进切除了垂体的虹鳟幼鱼的生长。由于天然 GH 的来源有限,近年来,人们应用基因工程方法合成哺乳类或鱼类的 GH 并在鱼类养殖中进行了成功的试验。重组哺乳类 GH 已经表现出促进鲑鳟类生长的生物活性(Gill 等,1985; Down 等, 1988)。最近,研究表明基因工程合成的一种牛 GH 的类似物(分子量为 21 千道尔顿,比天然牛 GH 分子少 7 个氨基酸残基)对幼龄银大马哈鱼的促生长活性约为天然 GH 的三倍(Down 等,

1989)。由于人们对食用含有哺乳类 GH 的鱼产品存有顾虑,因此最好是用鱼类自身的 GH 作为生长促进剂。随着基因工程技术在水产养殖上的应用,重组鱼生长激素的大量生产已成为可能。Agellon 等(1988)用基因工程重组的虹鳟 GH 制备物处理虹鳟幼鱼,结果表明经 GH 注射后鱼的特定增长率、增重都明显高于对照组。虽然外源 GH 促进鱼类生长的作用不容置疑,但通过注射方法难以在水产养殖实践中进行大规模推广应用。因此,研究外源 GH 作用于鱼体的有效处理途径成了近年来的研究热点之一。许多国家相继开展了这方面的研究工作。Degani 等(1985)首次表明投喂高剂量的牛 GH 可以促进美洲鲑的生长。LeBail 等(1989)表明将牛 GH 灌注到虹鳟直肠内可以被肠壁吸收,并以具有生物活性的分子形式进入血液循环。Moriyama 等(1989)表明通过胃或直肠灌注法引入的重组大马哈鱼 GH 可以被虹鳟肠道吸收进血液中,升高血清 GH 水平。这些结果为重组鱼 GH 在水产养殖中的应用展示了美好的前景。不过,目前尚处在试验阶段,离实际应用尚有一定距离。降低重组鱼 GH 的生产成本,研制能防止 GH 在鱼消化道中被部分消化分解的有效保护剂等将会缩短这一技术在水产养殖中应用的距离。

增加鱼体内生长激素含量的另一途径就是将外源生长激素基因转移到鱼类受精卵中,使其整合到受体鱼基因组中并表达外源生长激素,达到升高血清 GH 水平的目的,在这个方面,我国学者朱作言等(1986)率先将哺乳类生长激素基因转移到泥鳅受精卵中,在世界上首次获得携带人类 GH 基因的鱼,建立了转基因鱼模型。最近,他们检测到人 GH 基因在转基因鲤鱼体内表达合成了人生长激素,并发现转基因泥鳅、银鲫和镜鲤均表现出快速生长效应(朱作言等,1989)。继中国以后,世界上好几个实验室相继开展了外源 GH 基因转移到鱼类受精卵的工作。Chourrout 等(1986)成功将人 GH 基因导入虹鳟受精卵;Brem 等(1988)将人 GH 基因转移到罗非鱼上获得成功。利用人 GH 基因和启动子构建的转基因鱼在水产养殖中推广应用可能存在一定的困难。因为人们对食用含有人生长激素蛋白的鱼产品存有顾虑。因此,人 GH 基因并不是理想的目的基因。最好是克隆出鱼类自身的 GH 基因和高效表达启动顺序用于转基因鱼类育种,构建“全鱼式”转基因鱼。这在水产养殖上将具有更大的应用价值和前景。目前许多学者都在致力于这一研究。朱作言等(1990)从鲤鱼和草鱼基因文库中克隆出生长激素基因和肌动蛋白基因的启动子,在构建快速生长的“全鱼式”转基因鱼方面迈出了可喜的一步。可以预言,在不久的将来,将会有更多的快速生长的转基因鱼问世。

#### 4. 生长激素促进鱼类生长的作用机理

已有足够证据表明,GH 对鱼类生长的促进作用是通过刺激鱼的摄食行为和提高了饲料转换效率来完成的(Matty, 1986; Weatherley 和 Gill, 1987; Komourdjian 等,1976)。一龄银大马哈鱼经牛 GH 处理后,摄食活动明显增强;虹鳟稚鱼腹腔注射提纯的大马哈鱼 GH,摄食活动明显比对照组活跃。Markert 等(1977)发现牛 GH 处理后的银鲑幼鱼的饲料系数明显低于对照组。GH 对摄食和饲料利用的刺激可能是通过直接作用于下丘脑的摄食中枢,也可能是通过降低血糖水平而间接作用于摄食中枢来完成的。GH 可以刺激鱼体脂肪的动用和氧化,使其作为主要的能源物质,而使摄入的氨基酸更多地用于组织生长;GH 还可以直接或间接地促进蛋白质的合成代谢,产生正氮平衡,提高细胞对氨基酸的吸收率和 RNA 合成率,从而提高饲料的利用效率。

生长激素对鱼体组织生长的促进作用也是通过生长调节素(somatomedin)中介的,其定义为在 GH 刺激下产生的、能够调节相应组织生长的血清肽类因子。它的功能是直接作用于细胞水平、刺激组织的生长发育(Daughaday 等,1975)。鱼的肝和肾是生长调节素产生的主要部位。Komourdjan 和 Idler(1979)检测到虹鳟肝中存在生长调节素样活性因子。Lindhal 等(1985)用放射受体方法检测到鲑鱼血清中含有一种类似人胎盘生长调节素样物质,其血清含量在鲑鱼二龄化期间明显升高。目前,有关鱼类生长调节素的研究仅刚刚开始,至于这种物质的合成、分泌与血清 GH 水平的关系及其在促进鱼体生长发育中的作用机理等,有待今后进一步研究。

## (二) 甲状腺激素

甲状腺激素是由甲状腺合成与分泌的一类小分子激素。硬骨鱼类的甲状腺属于弥散和非包被型的腺体,其腺泡结构与哺乳类的相似。甲状腺激素又可分为甲状腺素( $T_4$ )和3,5,3'-三碘甲状腺原氨酸( $T_3$ )。甲状腺激素的合成与分泌受脑垂体的促甲状腺素(TSH)的调节控制,TSH的释放又受下丘脑的促甲状腺素释放激素(TRH)的调节控制。反过来,血液中的甲状腺激素水平又对垂体TSH和下丘脑TRH的分泌具有反馈调节作用。

已有研究表明,硬骨鱼类的甲状腺主要合成与分泌甲状腺素( $T_4$ ),而 $T_3$ 则由 $T_4$ 在外周组织中(主要是肝脏)脱碘转化而来(Milne等,1978;Grau等,1986)。在蛙鲑鱼类上的研究表明, $T_3$ 与肝细胞核中甲状腺激素受体的亲和力大于 $T_4$ ,因而 $T_3$ 的生物活性大于 $T_4$ (Darling等,1982;Bres和Eales,1986)。这一观点受到 $T_3$ 在促进鱼类生长(Higgs等,1979)和早期发育(Cyr和Eales,1983)上的作用大于 $T_4$ 的事实所证明。有关鱼类甲状腺激素的生物化学、代谢及其作用方式已有二篇很好的述评(Donaldson等,1979;Higgs等,1982)。

甲状腺激素与幼鱼生长、发育及存活的关系已有一些报道(Higgs等,1982;Inui和Miwa,1985)。当用抗甲状腺激素化合物处理或切除幼鱼的甲状腺时,导致幼鱼生长发育的停滞,而用外源 $T_4$ 处理后,又能使其恢复生长(Sage,1967;Norris,1969)。Chakarborti等(1984)研究了淡水鲈鱼血清 $T_4$ 水平的季节性变化。结果表明血清 $T_4$ 水平从2月份至7月份逐渐升高,8~9月初达最高值,从9月下旬开始急剧下降,至12~1月达最低值。这与该种鱼在夏季生长较快,而在冬天生长较慢的生长周期相一致。

外源 $T_3$ 或 $T_4$ 处理可以促进幼鱼的生长和提高存活率。Higgs等(1976)给幼龄银大马哈鱼注射 $T_4$ 后明显促进幼鱼生长。在后来的研究中,Higgs等(1979)采用投喂方式研究 $T_4$ 和 $T_3$ 对银大马哈幼鱼生长的影响,结果表明,投喂 $T_3$ 明显促进幼鱼生长,而投喂 $T_4$ 对幼鱼生长的影响不显著。口服处理 $T_3$ 对生长的促进效果也在大西洋鲑、硬头鲈和大鳞大马哈鱼上得到进一步证实(Matty,1986)。Lam(1982)把罗非鱼苗、鲤鱼苗和遮目鱼苗置于 $T_3$ 或 $T_4$ 水溶液中处理一定时间后明显提高这些鱼苗的存活率和生长率。Brown等(1987)报道甲状腺素处理明显提高罗非鱼苗和条纹狼鲈鱼苗的成活率。

近年来,在幼鱼发育内分泌学方面的研究成果表明,在刚受精的蛙鲑鱼类和条纹狼鲈卵子中含有丰富的 $T_3$ 和 $T_4$ ;随着胚胎发育的进行和卵黄囊的吸收,甲状腺激素的含量逐渐减少;以后随着幼鱼甲状腺的形成以及甲状腺功能的完善,幼鱼体内的甲状腺激素水平重新升高(Sullivan等,1987;Tagawa等,1987)。Kobuko等(1987)检测了银大马哈鱼胚胎和鱼苗体内的 $T_4$ 水平,他们发现,受精后20天左右和孵出前10天左右的胚胎体内的 $T_4$ 含量最高,至鱼苗出膜时, $T_4$ 含量明显下降;在孵出后30天,鱼苗体内 $T_4$ 含量则降至最低;在幼鱼开始主动摄食后2周,体内 $T_4$ 含量又重新回升。由此可见,在胚胎和鱼苗早期发育阶段,甲状腺激素起着至关重要的作用。如果能增加胚胎或鱼苗体内的甲状腺激素含量,那么就有可能促进胚胎发育、提高孵化率及鱼苗存活率。这对于提高我国某些名贵经济鱼类在苗种阶段的存活率和生长率具有重要的指导意义和应用潜力。

## (三) 类固醇激素

在过去十多年,有关类固醇激素对鱼类代谢和生长的影响方面也是一个十分活跃的研究领域。研究结果表明某些促合成代谢性类固醇(主要包括雄激素和雌激素)具有促进鱼类摄食、提高饵料转换效率、从而促进鱼类生长的功能。利用外源雄激素或雌激素刺激幼鱼生长的实验报道已较为多见(McBride和Fagerlund,1978;Donaldson等,1979;Matty和Lone,1985)。Simpson(1976)研究了投喂乙基雌烯和甲基睾酮对虹鳟和大西洋鲑幼鱼生长的影响。用剂量为2.5或12.5mg/kg饵料的乙基雌烯投喂虹鳟三个月后,实验鱼的生长速度比对照鱼快15.7~25%,而摄食17 $\alpha$ -甲基睾酮(2.5mg/kg饵料)

的鱼增重率则为 19%。Fagerlund 等 (1978) 研究表明投喂 1 ppm 17 $\alpha$ -甲基睾酮明显刺激银大马哈幼鱼的摄食行为, 提高饵料转换效率。McBride 和 Fagerlund (1976) 报道 11-酮睾酮对幼龄银大马哈鱼的合成代谢具有明显的促进作用。

除蛙鲑鱼类外, 促合成代谢类固醇对其它鱼类的生长也有明显的刺激作用。Katz 等 (1976) 将罗非鱼卵子和胚胎浸浴在含 5mg/L 肾上腺雄酮的水中处理 3 个月, 其生长速度比对照鱼快 10.5%。Lone 和 Matty (1980) 用含有甲基睾酮的饵料饲养鲤鱼种, 持续 90 天, 观察到明显的促生长效应。随后取消甲基睾酮供应, 但在以后相当长时间内, 实验鱼的生长率仍然高于对照组。最近, Manzoor 和 Rao (1989) 用含有 300 和 400ppm 17 $\alpha$ -甲基睾酮的饵料饲养刚出膜的鲤鱼苗, 持续 30 天后改用正常饵料, 饲养一年后发现激素处理鱼的生长速度约比对照组快 35%。Gannam 和 Lovell (1991) 研究了投喂 17 $\alpha$ -甲基睾酮和 11-酮睾酮对斑点叉尾鲷生长的影响, 结果表明 11-酮睾酮明显刺激幼鱼生长, 生长率比对照组约高 12%; 而甲基睾酮则未表现出在蛙鲑鱼类上的那种促生长效果。看来, 鱼的种类不同, 对类固醇的反应性也不尽相同。除雄激素外, 雌性激素也表现出促进幼鱼生长的作用。Lone 和 Matty (1983) 报道给鲤鱼种投喂含乙基雌烯三醇的饵料, 持续 60 天后实验鱼的体重为对照鱼的二倍。Degani (1986) 表明投喂 17 $\beta$ -雌二醇可以刺激慢速生长型美洲鳗的生长。最近, Malison 等 (1988) 研究了雌二醇-17 $\beta$  对金鲈摄食和生长的影响, 并表明雌二醇明显刺激金鲈仔鱼的摄食行为, 促进生长; 并且这种促生长效应在雌鱼比雄鱼更为强烈。

类固醇激素对鱼类生长的促进作用主要通过刺激摄食和提高饵料转换效率来进行。促合成代谢类固醇可以在细胞水平上改变代谢状况, 也可以通过影响摄食行为而在饵料摄取上起作用。有证据表明, 睾酮或 11-酮睾酮明显增加幼鱼消化道中消化酶的活性 (Lone 和 Matty, 1981)。类固醇的另一个作用就是促进鱼肠道对氨基酸的吸收 (Habibi 和 Ince, 1983)。此外, 类固醇还可以通过激活其它内源性促合成代谢激素而间接发挥促合成代谢作用 (Manzoor 和 Rao, 1989)。

类固醇激素作为鱼类生长促进剂的效果不容置疑。并且, 这类激素也可以掺合在饵料中进行投喂, 这一点也能满足水产养殖大规模应用的需要。但是, 人们对食用摄食过类固醇的鱼产品存有恐惧心理, 担心外源类固醇激素在鱼体内残留积聚至有害浓度, 从而影响消费者的身体健康。因此, 类固醇激素在水产养殖中作为生长促进剂的可行性及其应用潜力有待研究。只有确证了这类激素在鱼体中的残留量低于其有害浓度值, 并对消费者健康无不良影响, 才能考虑将这类激素作为鱼类生长促进剂在水产养殖中进行应用。

#### (四) 胰 岛 素

除上述的生长激素、甲状腺激素和类固醇激素外, 胰岛素可能是调节鱼类生长的第四类有效的内分泌激素。鱼类胰岛素是由胰腺  $\beta$  细胞合成与分泌的一种多肽激素, 由两条肽链组成。目前已经分离纯化了银大马哈鱼和太平洋鲑鱼的胰岛素, 并测定了其一级结构 (Plisetskaya 等, 1985; Rusaev 等, 1987)。与哺乳类相比, 蛙鲑鱼类胰岛素在 A 和 B 两条肽链上共有 14 个氨基酸残基不同。

近年来, 建立了蛙鱼胰岛素同源放射免疫测定法 (Plisetskaya 等, 1986), 这为研究鱼类胰岛素的内分泌生理学及其与鱼类生长发育的关系提供了有力的手段。Plisetskaya 等 (1989) 研究表明蛙鱼肝脏胰岛素含量高于其它组织, 并且鱼类胰岛及血液中的胰岛素水平比哺乳类相应部位高出许多; 在蛙鲑鱼类, 大个体鱼类血清胰岛素水平一般高于小个体的鱼类, 从而暗示胰岛素水平与鱼类的生长速率有关。饵料条件和营养状况对鱼类血清胰岛素水平也有影响。饥饿导致血清胰岛素水平下降, 而摄食高蛋白饵料则可明显升高胰岛素水平 (Ince, 1983)。摄食高碳水化合物饲料的鱼血清胰岛素水平高于摄食低碳水化合物饲料的鱼 (Hilton 等, 1987)。

外源胰岛素对鱼类生长的促进作用已有一些实验报道。Ludwig 等 (1977) 用牛胰岛素处理银大马哈鱼持续 70 天, 观察到鱼体特定生长率增加, 饵料系数下降。Ablett 等 (1981) 以每二天间隔给虹鳟注

射牛胰岛素,56天后,实验鱼体重和体长的增长率明显高于对照组。胰岛素在调节鱼类氮代谢中起着极为重要的作用。Ablett等(1981)研究表明胰岛素处理可以促进蛋白质合成代谢、促进 $^{14}\text{C}$ 标记的亮氨酸向鱼类骨骼肌中的整合,增加骨骼肌中蛋白质含量。Plisetskaya等(1984)和Bhattacharya等(1985)研究表明胰岛素处理促进体外培养的银大马哈鱼肝细胞对培养液中氨基酸的吸收。由此可见,胰岛素可以促进氨基酸向组织中的转移、促进蛋白质的合成代谢,从而刺激鱼体生长。

尽管胰岛素在促进鱼类生长方面的效果已经证实,但有关这种激素在水产养殖中的应用方面,目前还涉及不多。考虑到生产成本、促生长效果以及处理途径等方面,胰岛素在鱼类养殖中作为生长促进剂的应用潜力可能比较有限。

## (五) 结 语

综上所述,有关硬骨鱼类生长内分泌学的研究已经引起许多鱼类生理学者和水产养殖者的普遍关注和重视。在生长发育的内分泌激素调节及外源激素对鱼类生长的促进等方面开展了一系列实验研究,并取得了可喜的进展。初步确定了体内GH水平与鱼体生长的正相关关系;通过增加血清GH含量可以促进幼鱼的生长;探索了投喂GH促进幼鱼生长的新途径。在幼鱼发育内分泌学方面,基本弄清了甲状腺激素对于胚胎发育和鱼苗存活的重要意义,证明了外源甲状腺激素处理可以促进幼鱼生长和提高苗种存活率。上述两种激素在鱼类养殖中已显示出很大的应用潜力。至于类固醇和胰岛素,虽然也表现出促进鱼类生长的能力,但由于消费者对食用经类固醇处理的鱼产品存有恐惧心理,以及胰岛素的生产成本过高、注射操作麻烦等因素,因而限制了这两种激素在水产养殖中的大量使用。

近年来,我国在将外源生长激素基因转移到鱼类方面进展较快,成功地获得了能表达外源GH基因的转基因鱼;目前也已经开始了用基因工程技术生产鱼类生长激素的工作。不过,这两条途径最终都是通过增加鱼体内GH含量达到促进鱼体生长的目的。在此值得一提的是,鱼体内GH含量并非越高越好,它也有一个适宜的浓度值。鱼血清GH浓度对垂体GH的合成与分泌乃至下丘脑GHRH的释放都存在着反馈调节机制。因此,在我国开展鱼类生长内分泌学的研究,建立鱼类生长激素的特异定量测定方法,阐明我国主要经济鱼类生长发育过程中体内生长激素的变化规律,提出能最大限度发挥鱼体生长潜能的体内GH水平值,为转基因鱼研究及将来外源GH在鱼类养殖中的合理使用提供科学依据;这对于培育快速生长的鱼类、提高鱼类养殖产量以及提高我国鱼类生长内分泌学的基础研究水平均有着重要的学术意义和应用前景。

## 参 考 文 献

- [1] 朱作言等,1986。人生长激素基因在泥鳅受精卵显微注射转移后的生物学效应。科学通报,31:387—389。
- [2] ——,1989。转基因鱼模型的建立。中国科学,2:147—155。
- [3] ——,1990。鲤鱼和草鱼基因文库的构建及其生长激素基因和肌动蛋白基因的筛选,水生生物学报,14:176—178。
- [4] Ablett, R. F. *et al.*, 1981. The effect of bovine insulin on  $^{14}\text{C}$  glucose and  $^3\text{H}$  leucine incorporation in fed and fasted rainbow trout. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 44: 418—427.
- [5] Ackland, J. F. *et al.*, 1989. Partial purification and characterization of a novel growth hormone releasing factor (GRF) from teleost brain. *Peptides*, 10: 15—19.
- [6] Agellon, L. B. *et al.*, 1988. Promotion of rapid growth of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) by a recombinant fish growth hormone. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 148—151.
- [7] Andrews, P. C. and J. E. Dixon, 1981. Isolation and characterization of a peptide hormone predicted from a mRNA sequence. A second somatostatin from the catfish pancreas. *J. Biol. Chem.*, 256: 8267—8270.
- [8] Ball, J. N. 1981. Hypothalamic control of the pars distalis in fishes, amphibians and reptiles. *Gen. Comp. Endocr.*, 44: 135—170.

- [9] Bhattacharya, S. *et al.*, 1985. The effects of estradiol and triiodothyronine on protein synthesis by hepatocytes of juvenile coho salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **57**: 103—109.
- [10] Bolton, J. P. *et al.*, 1986. Development and validation of a salmon growth hormone radioimmunoassay. *Ibid.*, **62**: 230—238.
- [11] Bres, O. and J. G. Eales, 1986. Thyroid hormone binding to isolated trout (*Salmo gairdneri*) liver nuclei in vitro: binding affinity, capacity and chemical specificity. *Ibid.*, **61**: 29—39.
- [12] Brem, G. *et al.*, 1988. Gene Transfer in Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, **68**: 209—219.
- [13] Brown, C. L. *et al.*, 1987. Occurrence of thyroid hormones in early developmental stages of teleost fish. *Am. Fish. Soc. Symp.*, **2**: 144—150.
- [14] Chakraborti, P. and S. Bhattacharya, 1984. plasma thyroxine levels in freshwater perch: influence of season, gonadotropins and gonadal hormones. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **53**: 179—186.
- [15] Chourrout, D. *et al.*, 1986. High efficiency gene transfer in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) by microinjection into egg cytoplasm. *Aquaculture*, **51**: 143—150.
- [16] Clarke, W. C. *et al.*, 1977. Effect of teleost pituitary growth hormone on growth of Tilapia mossambica and on growth and seawater adaptation of sockeye salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **33**: 174—178.
- [17] Cook, A. F. and R. E. Peter, 1984. The effects of somatostatin on serum growth hormone levels in the goldfish, *Carassius auratus*. *Ibid.*, **54**: 109—113.
- [18] Cook, A. F. *et al.*, 1983. Development and validation of a carp growth hormone radioimmunoassay. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **50**: 335—347.
- [19] Darling, D. S. *et al.*, 1982. Comparisons of thyroid hormone binding to hepatic nuclei of the rat and a teleost, *Oncorhynchus kisutch*. *Endocrinology*, **111**: 1936—1943.
- [20] Daughaday, W. H. *et al.*, 1975. The regulation of growth by endocrines. *Ann. Rev. Physiol.*, **37**: 211—244.
- [21] Degani, G. and M. L. Gallagher, 1985. Effects of dietary 17 $\alpha$ -methyltestosterone and bovin growth hormone on growth and food conversion of slow- and normally growing american eelers (*Anguilla rostrata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**: 185—189.
- [22] Degani, G., 1986. Effect of dietary 17 $\beta$ -estradiol and 17 $\alpha$ -MT on growth and body composition of slow growing eelers. *Comp. Biochem. Physiol., A*, **85**: 243—247.
- [23] Donaldson, E. M. *et al.*, 1979. Hormonal enhancement of growth. In: W. S. Hoar, D. J. Randall and J. R. Brett (Eds), *Fish physiology*, Vol. 8, Bionenergetics and Growth, Academic press, New York, 455—597.
- [24] Down, N. E. *et al.*, 1988. Recombinant bovine somatotropin more than doubles the growth rate of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) acclimated to seawater and ambient winter conditions. *Aquaculture*, **67**: 141—155.
- [25] ———, 1989. A potent analog of recombinant bovine somatotropin accelerates growth in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**: 176—183.
- [26] Fagerlund, U. H. M., *et al.*, 1978. Influence of feeding a diet containing 17 $\alpha$ -methyltestosterone on growth, appetite and food conversion efficiency of underyearling coho salmon. *Proc. Symp. Finfish Nutr. and Feed Technol.*, Hamburg, 20—23 June, 1978.
- [27] Farmer, S. W. *et al.*, 1976. Purification and properties of teleost growth hormone. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **30**: 91—100.
- [28] ———, 1981. Characteristics of growth hormone isolated from sturgeon (*Acipenser gildenstadti*) pituitaries. *Endocrinology*, **108**: 377—382.
- [29] Fryer, J. N. *et al.*, 1979. Somatostatin inhibition of teleost growth hormone secretion. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **39**: 244—246.
- [30] Fryer, J. N., 1981. Hypothalamic lesions stimulating growth hormone cell activity in the goldfish. *Cell. Tissue Res.*, **214**: 387—395.

- [81] Gannam, A. L. and R. T. Lovell. 1991. Effects of feeding 17 $\alpha$  methyltestosterone, 11-ketotestosterone, 17 $\beta$ -oestradiol, and 3, 5, 3-triiodothyronine to channel catfish. *Aquaculture*, **92**: 359—366.
- [82] Gill, J. A. et al., 1985. Recombinant chicken and bovine growth hormones accelerate growth in aquacultured juvenile pacific salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Bio/Technology*, **3**: 643—646.
- [83] Grau, E. G. et al., 1986. The thyroid gland on the Hawaiian parrotfish and its use as an in vitro model system. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **61**: 100—108.
- [84] Habibi, H. R. and B. W. Ince, 1983. Effects of steroids and sex reversal on intestinal absorption of L-leucine in vitro in rainbow trout. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **52**: 438—444.
- [85] Higgs, D. A. et al., 1976. Influence of bovine growth hormone and L-thyroxine on growth muscle composition, and histological structure of the gonads, thyroid, pancreas, and pituitary of coho salmon. *J. Fish Res. Bd. Can.*, **33**: 1585—1603.
- [86] ———, 1979. Influence of orally administered L-thyroxine of 3,5,3'-triiodo-L-thyroxine on growth, food consumption and food conversion of underyearling coho salmon. *Can. J. Zool.*, **57**: 1974—1979.
- [87] ———, 1982. Application of thyroid and steroid hormones as anabolic agents in fish culture. *Comp. Biochem. Physiol.*, **63B**: 143—176.
- [88] Hilton, J. W. et al., 1987. Effect of oral 3,5,3'-triiodo-L-thyroxine on dietary glucose utilization and plasma insulin levels in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Fish Physiol. Biochem.*, **4**: 118—120.
- [89] Hobart, P. et al., 1980. Cloning and sequence analysis of cDNA encoding two distinct somatostatin precursors found in the endocrine pancreas of anglerfish. *Nature*, **283**: 137—141.
- [90] Ince, B. W., 1983. Pancreatic control of metabolism. In control processes in *Fish physiology*. PP. 89—102, Croom Helm, London.
- [91] Inui, Y. and S. Miwa, 1985. Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **69**: 450—454.
- [92] Kah, O. et al., 1982. Localisation immunocytochimique de la somatostatine dans le cerveau anterieur et thypophyse de deux Teleosteens. le cyprio (*Carassius auratus*) et Gambusia sp. *Comptes Rendus (Serie III)* **294**: 519—524.
- [93] Katz, Y. et al., 1976. Effects of adrenosterone on gonadal and body growth in *Tilapia nilotica*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **29**: 414—418.
- [94] Kawazoe, I. et al., 1988. Isolation and characterization of growth hormone from yellowtail, *Seriida quineradiata*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**: 393—399.
- [95] Kishida, M. et al., 1987. Isolation of two forms of growth hormone secreted from eel pituitary (in vitro). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **64**: 478—488.
- [96] Kishida, M. and T. Hirano, 1988. Development of radioimmunoassay for eel growth hormone. *Nipp. Suis. Gakkaish.* **54**: 1321—1327.
- [97] Kobuke, L. et al., 1987. Thyroxine content in eggs and larvae of coho salmon. *J. Exp. Zool.*, **242**: 89—94.
- [98] Komourdjian, M. P. et al., 1976. The effect of porcine somatotropin on growth, and survival in seawater of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Can. J. Zool.*, **54**: 531—535.
- [99] Komourdjian, M. P. and D. R. Idler. 1979. Chum salmon fractions: Somatotropic activity and cytoimmunofluorescence studies. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **37**: 343—349.
- [100] Lam, T. J., 1982. Applications of endocrinology to fish culture. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **39**: 111—137.
- [101] LeBail P. Y. et al., 1989. Purification of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) GH for receptor study. *Fish Physiol. Biochem.*, **7**: 243—251.
- [102] ———, 1989. Intestinal transfer of growth hormone into the circulatory system of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Exp. Zool.*, **251**: 101—107.
- [103] Lindhal, K. I. et al., 1985. The presence of somatomedin in the Baltic salmon (*Salmo salar*), with special reference to smoltification. *Aquaculture*, **45**: 177—183.

- [54] Lone, K. P. and A. J. Matty, 1980. The effect of feeding methyltestosterone on the growth and body composition of common carp. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **40**: 409—424.
- [55] ———, 1981. The effects of feeding androgenic hormones on the proteolytic activity of the alimentary canal of carp. *J. Fish Biol.*, **18**: 353—358.
- [56] ———, 1983. The effect of ethylestrenol on the growth, food conversion, and tissue chemistry of the carp. *Aquaculture*, **32**: 39—55.
- [57] Ludwig, B. et al., 1977. A preliminary study of insulin participation in the growth regulation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Zool.*, **55**: 1756—1758.
- [58] Mallison J. A. et al., 1988. Growth and feeding responses of male versus females yellow perch (*Perca flavescens*) treated with estradiol-17 $\beta$ . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**: 1942—1948.
- [59] Manzoor P. K. M. and G. P. S. Rao, 1989. Growth improvement in carp (*Cyprinus carpio*) sterilized with 17 $\alpha$ -methyltestosterone. *Aquaculture*, **76**: 157—164.
- [60] Marchant T. A. et al., 1986. The relationship between circulating growth hormone levels and somatic growth in the goldfish, *Carassius auratus*. R. Billard et J. Marcel, Ed. *Aquaculture of cyprinids*, INRA, Paris, 1986.
- [61] ———, 1987. A novel action of gonadotropin-releasing hormone in the goldfish (*Carassius auratus*): The stimulation of growth hormone secretion. *The proceeding of the third international symposium on reproductive physiology of fish*, Newfoundland, Canada, 2—7 August 1987.
- [62] Markert, J. R. et al., 1977. Influence of bovine growth hormone on growth rate, appetite, and food conversion of yearling coho salmon fed two diets of different composition. *Can. J. Zool.*, **55**: 74—83.
- [63] Matty, A. J., 1986. Nutrition, hormones and growth. *Fish physio. Biochem.*, **2**: 141—150.
- [64] Matty A. J. and K. P. Lone, 1985. Hormonal control of metabolism and feeding. PP. 185—208. In *Fish Energetics New perspective*, London.
- [65] McBride, J. R. and U. H. M. Fagerlund, 1973. The use of 17 $\alpha$ -methyltestosterone for promoting weight increases in juvenile pacific salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30**: 1099—1104.
- [66] ———, 1976 Sex steroids as growth promoters in the cultivation of juvenile coho salmon. *Proc. World Maricult. Soc.*, **7**: 145—161.
- [67] Milne, R. S. and J. F. Leatherland, 1978. Effect of ovine TSH, prolactin and bovine growth hormone on plasma thyroxine and trifiodothyronine levels in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Comp. Physiol.*, **124**: 105—110.
- [68] Moriyama S. et al., 1989. Intestinal uptake of recombinant salmon growth hormone following intragastric or rectal administration to rainbow trout (*Salmo gairdneri*). 1st Int. Marine Bioch Conf., 4—6 sept. 1989. Tokyo, Japan. Abstr. P. 42.
- [69] Norris D. O., 1969. Depression of growth following radiothyroidectomy of larval chinook salmon and steelhead trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **98**: 104—106.
- [70] Noso T. et al. 1988. Isolation and Characterization of growth hormone from a marine fish, bonito (*Katsunorus pelamis*). *Int. J. Peptide. protein Res.*, **32**: 579—589.
- [71] Olivereau, M. F. et al. 1984. Somatostatin in the brain of some teleosts. *Cell Tiss. Res.*, **238**: 289—296.
- [72] Pan J. X. et al., 1985. Multiple forms of human pancreatic growth hormone releasing factor like immunoreactivity in teleost brain and pituitary. *Endocrinology*, **116**: 1663—1665.
- [73] Parker, D. B. and N. M. Sherwood, 1990. Evidence of a growth hormone-Releasing hormone-like molecule in salmon brain, *Oncorhynchus keta* and *O. kisutch*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **79**: 95—102.
- [74] Peter, R. E. et al., 1984. Human pancreatic growth hormone-releasing factor (hpGRF) stimulates growth hormone release in goldfish. *J. Exp. Zool.*, **231**: 161—163.
- [75] Plisetskaya, E. M. et al., 1984. The effect of insulin on amino acid metabolism and glycogen content in isolated liver cells of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **78 A**: 773—778.

- [76] —————, 1985. Characterization of coho salmon insulin. *Reg. Pept.*, **11**: 105—116.
- [77] —————, 1986. The assay of salmon insulin in homologous radioimmunoassay. *Fish physiol. Biochem.*, **1**: 37—43.
- [78] —————, 1989. Physiology of fish endocrine pancreas. *Fish physiol. Biochem.*, **7**: 39—48.
- [79] Rand-Weaver, M. *et al.*, 1989. Isolation and characterization of growth hormone from Atlantic cod. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **73**: 260—269.
- [80] Rusacov, Y. I. *et al.*, 1987. Amino acid sequence of salmon insulin. *Biokhimiya*, **52**: 211—217.
- [81] Sage, M., 1967. Response of pituitary cells of poecilia to changes in growth induced by thyroxine and thiourea. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **8**: 314—319.
- [82] Simpson, T. H., 1976. Endocrine aspects of salmonid culture. *Proc. R. Soc. Edinburgy, Sect. B.*, **75**: 24—252.
- [83] Sullivan, C. V. *et al.*, 1987. Thyroid hormones in blood plasma of developing salmon embryos. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **65**: 337—345.
- [84] Sweeting, R. M. and B. A. McKeown, 1986. Somatostatin reduce plasma growth hormone levels during seawater adaptation in coho salmon. *Canada. J. Zool.*, **64**: 2062—2063.
- [85] Tagawa, M. and T. Hirano, 1987. Presence of thyroxine in eggs and changes in its content during early development of chum salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **68**: 129—135.
- [86] Vaughan, J. *et al.*, 1987. Purification and characterization of a GRF-like immunoreactive peptide from carp hypothalamus: In: The Endocrine Society, *69th Annual Meeting*, pg. 50 (Abstract 116).
- [87] Wagner, G. F., *et al.*, 1985. Further characterization of growth hormone from the chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **60**: 27—34.
- [88] Wagner, G. F. and B. A. McKeown, 1986. Development of a salmon growth hormone radioimmunoassay. *Ibid.*, **62**: 452—458.
- [89] Weatherley, A. H. and H. S. Gill, 1987. *The biology of fish growth*. Academic Press, New York.

## 《中国淡水养殖技术发展史》

由中国水产学会组织全国 14 位专家经过多年编写的《中国淡水养殖技术发展史》已由中国科学技术出版社出版。该书反映了我国二千多年来淡水养殖技术发展的全貌，内容涉及养殖品种发展史、苗种培育发展史、池塘养鱼发展史、湖泊养殖发展史、水库养殖发展史、稻田养鱼发展史、网箱养鱼发展史、养殖机械发展史、养鱼饲料发展史、金鱼养殖发展史等。该书不仅介绍我国淡水养殖各个发展时期各项技术的突破过程，而且重点叙述了近几年来各项新技术的要点，对广大渔业生产者和水产科技人员具有实用价值。

该书每册售价 6.6 元(包括邮寄费)，需购者可通过邮局或银行汇款，款到即将书寄出。书款请寄：江苏省无锡市宝界桥《科学养鱼》编辑部，邮政编码：214081。开户银行：农行无锡市大浮营业所，帐号：53102023，户名：淡水渔业研究中心科技开发服务部。来款时请注明“购买《中国淡水养殖技术发展史》”。