



· 综述 ·

鱼类应激应对策略及其在抗逆育种中的应用

吕为群^{1,2,3*}, 桂建芳⁴

(1. 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306;

2. 上海海洋大学水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学海洋生物科学国际联合研究中心(中国科学技术部), 上海 201306;

4. 中国科学院水生生物研究所, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 湖北 武汉 430072)

摘要: 发展现代水产种业, 引领水产养殖绿色发展, 成为未来水产养殖业可持续发展的保障。应鼓励产业选育推广优质、高效、多抗、安全的水产养殖新品种, 由单纯高产品种转向适宜生态化、集约化养殖模式的优质高效、节料节药、抗逆性强、适应性广的品种。本文分析了当前水产种业存在的一些问题, 剖析了优质、高效、多抗水产养殖品种的耐应激本质, 围绕应激反应、应激恢复、应激应对方式在畜禽种业中的应用案例等, 提出了环境限制育种理念和未来综合性抗逆育种技术发展方向, 助推水产养殖业的可持续发展。

关键词: 水产种业; 环境胁迫; 应对方式; 抗逆育种

中图分类号: S 965

文献标志码: A

近年来, 我国水产养殖业发展迅速, 养殖产量目前约占全球养殖产量的70%。然而, 由于我国水产养殖业管理不规范, 造成水域环境恶化, 种质资源衰退。长期以来在良种选育上都着重生长等数量性状, 轻质量性状; 缺少饲料转化率高、优质、抗病、抗逆、适用于特定养殖模式的突破性新品种; 缺少分品种的保种、选育、扩繁及种质评估等标准化技术规范; 缺少规范的品种性能测试标准; 种苗生产操作规范不健全, 过程难以监管等。虽然产量是水产动物、植物育种的永恒主题, 但抗逆、优质也应逐渐成为选育目标。

在我国最新发布的《关于加快推进水产养殖业绿色发展的若干意见》的规划种业发展部分提出了“完善新品种审定评价指标和程序, 鼓励选育推广优质、高效、多抗、安全的水产养

殖新品种”。产业导向由原来的“增产”转向“提质”, 由单纯高产品种转向适宜生态化集约化养殖模式的优质高效、节料节药、抗病抗逆性强、适应性广的品种。单一性状的极大增强可能导致其他性状弱化, 因此, 产业发展目标应是能同时提高多个优良性状, 实现“优质、高效、多抗”的育种理念, 其中, “多抗”的含义就是“非特异性的抗逆”, 也就是“抗或耐应激”的水产养殖新品种。在畜禽育种研究中, “抗或耐应激”品种具有饲料转化率高、生长速度快、繁殖能力强、肉质好、抗病毒侵害的能力强的特征, 充分体现了“优质高效、节料节药、抗病抗逆性强、适应性广”的理念。

应激是生物为了应对环境变化和自身要求, 重新调整体内动态平衡而进行特异和非特异级联放大的生理反应, 是生物面对突然发生

收稿日期: 2019-09-18 修回日期: 2019-12-25

资助项目: 国家自然科学基金(31572599, 41376134)

通信作者: 吕为群, E-mail: wqlv@shou.edu.cn

的环境变化做出的短期、动态的反应,也是生物适应性的一种。水生动物在自然界生存,其感知危险的能力和正确的应对防御策略尤为重要,它们不光面对环境物理因子和化学因子变化的胁迫,如水质污染、气候突变、缺氧等的变化,还要应对种内种间的斗争防止被捕食,不能有效感知危险的群体在自然界很少存在。环境和群体应激也会严重影响水产动物的生产和生存。在水产养殖过程中,养殖对象难免要面临多个应激因素的刺激和影响,如长途运输、新的养殖环境、养殖空间限制、生物的攻击、水质污染、气候突变、缺氧、病原微生物增多等,这些因素不同程度地引发养殖对象的应激反应,这不但能直接影响动物的正常生长发育,严重的还可导致死亡。因此,选择适应养殖环境且能从应激中快速恢复的品种,开展优质“多”抗逆养殖品种的培育与改良,是确保我国水产养殖业高效和可持续发展的重要途径。

1 应激反应与应激恢复

生物只有适应其生存环境才能够生存下来。现存的每一种生物,都具有与环境相适应的形态结构、生理特征及行为,这些特性能使生物与环境保持平衡,维持生存并繁殖后代。鱼类为了承受它们所生活的水环境变化带来的危害,能在一定程度上调整这些特性使其与变化的环境保持动态平衡,而适应新环境的个体会存活下来并繁殖后代,在这个过程中应激系统起到决定性的作用。应激反应可以分为3个阶段:应激原识别阶段、生物防御阶段和应激反应结果阶段^[1]。中枢神经系统感受到威胁后,鱼类将从植物性神经系统、神经内分泌系统、行为反应和免疫系统等多方面发生防御反应。与哺乳动物相似,鱼类机体在受到不同的应激因子刺激作用后,在植物性神经系统作用下机体首先大量释放儿茶酚胺类激素,再激活下丘脑-垂体-肾间腺体轴(HPI),产生神经内分泌级联放大反应。下丘脑释放的神经肽促肾上腺皮质激素释放激素(CRH)刺激脑垂体合成和分泌-促肾上腺皮质激素(ACTH),后者通过血液循环到达肾间组织,再刺激其产生皮质醇。这个过程由于涉及到神经肽从脑区释放到血液,因而需要一定的时间,HPI的反应滞后于儿茶酚胺的效应^[2]。

当鱼类根据日常经验察觉到应激原时,无

论这种刺激是否有害,鱼类体内都会发生应激反应^[3]。应激原识别后中枢神经系统感受到威胁,鱼类将从植物性神经系统、神经内分泌系统、行为反应和免疫系统等多方面发生防御反应。应激时机体生理功能的改变常被称为“应激的生物学代价”,良性急性应激反应由于作用时间较短,应激的生物学代价很小,机体内有足够的生物贮备应付应激,对鱼类不构成任何威胁。当体内贮备无法满足应激反应的生物学代价需要时,机体必须调用本来应该用于其他生物功能的生物储备来应对应激,其功能势必受到损害,此时的鱼类就处于亚健康向病理转化阶段,当应激反应危及鱼类健康时,此时的应激就是恶性应激。只有当鱼类得到足够的生物资源补充,使正常的生物功能恢复到应激前的水平,恶性应激才能得以缓解。在自然界和养殖环境中,鱼类经常会面对多个、连续或重复(每日)的应激原的作用,因此,应激后快速恢复是防止恶性应激发生的重要抗逆性状。

应激恢复是体内环境恢复到内稳态范围内的过程。如果应激是急性的且没有造成过度的损伤,则会出现应激完全恢复。但是,当面对长期的应激原或损伤严重的急性应激时,鱼类有可能再无法精确地恢复到相同的内稳态范围内而发生补偿。适应新的外部环境时也会出现短期补偿。在急性应激后,应激指标如皮质醇会在几小时至一天后恢复到正常水平,而其他的生理系统(如免疫系统)将需要至少一周以上才能够恢复正常^[4]。因此,尽管初级和二级应激已经恢复到正常水平,鱼类可能有在损伤性急性或慢性应激原(新的养殖环境、养殖空间限制、其他生物的攻击等)存在的条件下再也不会恢复到正常水平,常见应激恢复一周后出现死亡(恶性应激)率上升的现象^[5-6]。因此,在水产养殖中筛选应激后快速恢复良种,是防止恶性应激发生的关键。

2 应激应对策略

研究人员曾一度认为动物的个体差异是统计上的异常值,而后又认为是环境或社会等级导致的,不过近期的研究结果让我们清晰地意识到动物个体差异及其一致性是动物自适应及遗传的结果^[7-10],在环境变化过程中种群内的个体对应激表型差异是理解生物适应的关键。

虽然到目前为止个体差异产生的机制尚不清晰, 但已有大量的研究表明个体应对应激方式差异与它们的行为差异有关^[11-12], 且不会随着应激条件的变化而改变。根据Koolhaas等^[13]定义, 应激应对方式为某一群体特征的一系列连贯且随时间稳定的行为和生理应激反应。也可以用其他术语来表示动物的行为特征, 如: 性格(personality)、行为综合征(behavioral syndrome)、应对方式(coping style)等^[7, 14-16]。这些特征与健康 and 疾病易感性以及福利之间存在密切联系。

应对方式往往在极端应激的情况下表现得特别明显。在哺乳动物中, 最常见的方法是背部试验^[17], 该试验是将每只仔猪平卧1 min, 然后根据尝试逃跑的次数对猪进行分类。其他方法还有异常物体实验^[18]、新颖环境测试^[19]和个体入侵者测试^[20]。除了行为反应外, 还测量生理反应, 包括皮质醇反应性、心率^[21]、发声^[20]。近年来, 鱼类应对应激方式的研究数量迅速增加, 研究对象有鲤(*Cyprinus carpio*)^[22-23]、尼罗罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)^[24-26]、大西洋鲑(*Salmo salar*)^[27-29]、大西洋比目鱼(*Hippoglossus hippoglossus*)^[30]、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)^[31-34]、欧洲鲈(*Dicentrarchus labrax*)^[35-37]、大西洋鲷(*Sparus aurata*)^[38-40]和褐牙鲈(*Paralichthys olivaceus*)^[41]。在对非洲鲇(*Clarias gariepinus*)的研究中, Martins等^[10]发现了饲料转化率最高的个体是那些对饵料出现后反应迅速, 转移到新环境后能够快速恢复食欲的个体; 这类个体在遭受应激后血液中的HPI轴反应和皮质醇较低。在鲤和欧洲鲈中, 食物有限的情况下能成功摄食的鱼总能够快速找到饵料, 因为这些个体具有较强的冒险能力^[36, 42]。当把它们转移到新环境后, 这些鱼能够更快地恢复摄食, 更高效地利用食物资源^[43]。Pottinger等^[44]通过测量应激后虹鳟血浆中皮质醇含量, 将鱼分为应激后高反应组(应激后皮质醇含量较高)和低反应组(应激后皮质醇含量较低), 发现低反应组的虹鳟通常会赢得社会地位的竞争, 在进入到新的环境中后, 低反应组的鱼会迅速恢复到正常的摄食量^[45]。研究表明, 鱼类的应对应激方式主要分为两种, 分别为: 勇敢(bold)与胆小(shy)、或主动应对(proactive)与被动应对(reactive)、或低反应(low response)与高反应(high response)。勇敢(主动应对、低反应)的鱼相对于胆小(被动应对、高反

应)的鱼具有以下行为特征: ①主动逃离应激原^[43, 46-47]; ②饲料转化率高^[10]; ③转移到新环境后摄食主动^[11]; ④在新环境中更倾向于冒险和探索^[42, 48]; ⑤更高的社会等级(统治阶级)^[38, 49-50]; ⑥对环境应激原不敏感^[31]等。此外, 在神经和应激生理方面的特征: ①具有更低的基础皮质醇量和HPI轴活动^[47]; ②应激时具有更低皮质醇增加量和HPI轴反应^[11, 38, 51]; ③具有更高的交感神经反应和更低的副交感神经反应^[24, 52-53]; ④更低的激素调节^[54]; ⑤更高的耗氧量^[43]等。

在自然环境中, 当鱼类面临危险时行为和生理反应共同决定了生存的能力。在不同的环境和危险面前, 常采用积极勇敢(战斗-逃跑)的防御反应或者消极胆小(躲藏-紧张性静止)的防御反应。然而, 生理基础和应激机制决定了个体选择防御的方式, 目前关于防御反应和环境之间的一致性的研究还比较少。对褐牙鲈活泼性、应激防御反应、应激后摄食恢复速度和频率分析, 发现野生牙鲈明显存在两个行为差异的独立亚群(积极勇敢和消极胆小), 而且两个亚群的存在不会随着环境盐度的变化而改变。我们还发现每个亚群的个体间的行为与其代谢是一致的: 在高盐或低盐环境中, 比起“勇敢”个体而言, “胆小”个体整体耗氧水平较低, 其标准代谢、最大代谢和有氧空间均低于“勇敢”个体。海洋猎食动物斑海豹(*Phoca largha*)通过监测沙中鱼类有节律的呼吸来发现猎物^[55], 在模拟捕食者攻击(急性)应激时, “胆小”个体通过憋气(减少耗氧速率)采用“紧张性静止-隐藏”的反应, 然而“勇敢”个体则通过增加呼吸(增加耗氧率)速率采用“战斗-逃跑”的反应^[41]。通过研究鱼类特性和氧化代谢能力展示了积极和消极的防御反应的差异。

值得注意的是, 根据活泼性、应激防御反应、应激后摄食恢复速度和频率, 在人工养殖牙鲈中发现存在于“勇敢”群体和“胆小”群体之间的中间型(第3个)群体, 该群体在面对模拟捕食者攻击时不或很小地改变其呼吸和耗氧速率, 我们称之为“不反应”中间型群体。此外, 在大多数物种中, 应对方式差异不是独立二项分布的, 大多数个体表现出中间特征的连续分布。Boersma等^[56]认为, 应对方式相对差异的发生取决于种群是野生的还是驯化养殖的, 在野生大鼠群体中, 群体内个体的应对策略呈现独立二项分布: 极端主动和被动反应个体, 具有中间

特征应对方式的大鼠通常不会出现在野生种群中,因为它们在不稳定的环境中适应性较低。

3 应激应对策略在育种中的应用

威胁感知是引起应激反应的决定因素,因此心理性应激对动物的危害很大,它使动物体发生显著的生物学变化^[57],而心理性应激在个体间差异明显。研究表明,动物不同品种、个体之间应激反应程度存在着显著差异,并且这种差异具有遗传性。紧张时不动,是家禽抵抗外界攻击的一种反应,体现了家禽本身胆量的大小,把家禽受惊吓后出现紧张性不动的时间长短作为胆量大小指标用在选择鹌鹑(*Coturnix coturnix*)上,通过对鹌鹑的多代选择,发现胆量大小两个家系在反应时间、生长速度、产蛋率、蛋品质上有明显的区别。胆大家系表现在紧张性不动的反应时间短、饲料转化率高、体重比较大、产蛋率孵化率高、肉质较好。胆小家系表现出反应时间长、耗能多、脱毛、产蛋率孵化率低、饲料转化率低、生长速度慢,蛋品质和肉品质较差,死亡率较高。研究结果表明,应激表型可以影响家禽饲料转化率、生长速度、繁殖能力、肉质等。

美国爱荷华州立大学^[58]根据摄食行为中饲料剩余量(RFI)将母猪分成两个群体,即高采食剩余量群体和低采食剩余量群体,连续对猪进行10代选育。发现采食剩余量低的家系不仅食欲旺盛,而且应激后反应低。Dunkelberger等^[59]发现两种品系猪感染PRRSV的免疫反应不同,低RFI猪血液中病毒水平更低、抗体反应更快、生长速度影响更小。研究结果表明,应激表型不仅影响畜体生长,对后代抵抗病毒侵害的能力也有影响。

罗非鱼经过拉网应激后,摄食行为表现出明显的个体差异性。个性活泼的鱼摄食迅速,饵料残留少,其血液内皮质醇水平明显偏低,而且这类鱼在未受到应激时,摄食量和饲料转化率明显高于安静胆小组,表明罗非鱼的抗应激性能与个性差异紧密相连^[22]。Martins等^[10]通过研究不同应激应对方式的非洲鲇个体生长差异,以及这些差异是否与个体饲料摄入量、摄食行为和饲料效率方面相关,结果表明饵料利用率最高效的个体是那些在转移到新环境后对饲料颗粒反应和摄食更快的个体;而这些鱼也

是在急性应激下皮质醇反应较低的个体。对颗粒饲料的高反应速度、更好的饲料转化率和更低的应激反应性在规模化水产养殖条件下是极为有益的。Schjolden等^[52]根据虹鳟基础皮质醇水平和限制运动应激后皮质醇水平将虹鳟分为高反应(HR)和低反应(LR)两个家系,HR家系皮质醇基础值和应激后的数值均显著高于LR家系,连续对两个家系进行选择育种,培育出了高、低应激反应品系的虹鳟。高应激品系(HR)鱼易应激,且从应激中恢复时间长。低应激反应品系(LR)应激后恢复时间较快,较短时间开始摄食。在进一步对这些不同品系虹鳟进行行为学实验的结果表明,LR品系个性活泼,胆大,探索性强,应激时表现得更为积极,通常采取逃跑的策略躲避应激。而HR品系更加被动,在面对应激时候被动忍受。因此,可以选择低反应强度、个性活泼的群体作为育种的对象,可定向培育抗应激鱼类新品种或品系。

4 抗环境胁迫育种策略

当同时受到多个应激原作用时,鱼类首先会在行动上做出反应,有时简单的逃跑就可以避免应激。但当鱼类的行动受到限制时,行为反应将失去作用,这种情况在规模化水产养殖业中尤为突出,此时,行为往往是恶性应激反应的征兆。因此,与生存环境相符合的应激应对策略是动物的重要生存性状。

水生动物在自然界生存,其感知危险的能力和正确的应对防御策略尤为重要。海豹通过监测沙中鲆类有节律的呼吸来发现猎物^[55],不能有效感知危险的中间型(不反应)群体在自然界很少存在。沙质平坦地带生物量较小,没有掩体可以躲避斑海豹的攻击,所以在这样的环境下最好通过憋气,采用“紧张性静止”的反应来躲过海豹捕猎,对危险敏感的“胆小”群体生存机会最大;而在沙质岩礁地带生物量大,有掩体可以躲避斑海豹的攻击,所以在这样的环境下通过增加呼吸速率采用“逃跑”反应并躲藏起来是很好的选择,此外,危险敏感的“勇敢”群体应激恢复较快,对岩礁地带大生物量不会过度恐惧,是这个环境的优势种。因此,在自然界主要是“勇敢”和“胆小”群体,由于两个极端独立群体的存在而保持鲆类种群多样性的完整。

当今水产养殖模式繁多,给养殖动物提供

的养殖环境可以分为两类。常见的集装箱、流水-循环水、工厂化、网箱、池塘、稻田养殖均为水体“限制性”养殖环境; 而大水面、海洋牧场、增殖放流则是“自然性”养殖环境, 它们所对应的“多抗”含义和有效应激应对策略也有所不同。“不反应”中间型群体在“限制性”养殖环境中是优质、高效、多抗、安全的水产养殖品种, 而“勇敢”和“胆小”群体则是“自然性”养殖环境的良种。

值得注意的是, 相较于“胆小”群体牙鲆, 受到应激刺激后的“勇敢”群体和“不反应”群体能更快地从应激中恢复过来并开始正常摄食, 这一点对于限制性水产养殖、大水面、海洋牧场、增殖放流明显具有优势。在长途运输、新的养殖环境、养殖水体空间限制同时伴有盐度应激或温度应激面前, 适应养殖环境的“不反应”中间型群体表现最好, 死亡率最低; 自然界强势的“勇敢”群体表现并不理想。Adams等^[60]认为鲑在高密度和固定饲料来源的养殖环境中, 被动群体无法繁衍, 而积极主动的群体更容易养成日常习惯^[33, 61], 这在集约化养殖的稳定条件下更有利, 但主动群体被迫降低攻击行为应对拥挤应激, 它们的高攻击性倾向导致在高密度养殖中得到更差的福利。在限制性水产养殖模式中, 由于鱼类的行动受到限制, 原来简单逃跑行为就可以避免的应激无法实现, 逃跑行为失去作用, 而引发另一个精神上的应激反应, 很可能引发恶性应激而导致死亡。

5 展望

大部分水产养殖动物都存在应激应对方式差异, 可能以不同的方式影响水产养殖。然而, 在现代水产养殖业中很难依赖现有的个体测试方法来进行筛选, 而且孤立筛选可能使群居物种发生显著的应激反应。因此, 创建群体的筛选方法在未来有利于促进对高密度集约化养殖鱼类进行大规模筛选, 也可能更容易应用于养殖条件下。潜在的大规模筛选方法有缺氧、盐度、温度等喜好性和新环境探索测试方法^[34-35, 37, 39, 61], 此外Andersson等^[62]发现虹鳟首次摄食时间与应激应对方式之间存在耦合关系, 低皮质醇反应(LR)的鱼在第一次摄食时蛋黄储备更大, 这也可以作为一个筛选方法。此外, 也可以通过高深度全基因组重测序, 获得全基因

组精准遗传变异信息(包括SNP、SSR、插入缺失突变等), 开展应激性状的全基因组关联分析(GWAS), 鉴定与应激性状密切关联的基因组变异位点, 构建高通量筛选的分子标记对亲鱼进行筛选。总之, 建立对鱼卵、幼体、成鱼的大规模筛选方法是在现代水产养殖业应用此项技术的关键。

综上所述, 现代规模化水产养殖业中优质高效、节料节药、抗病抗逆性强、适应性广的种苗选育方法应该是符合养殖环境要求的“多”抗逆育种的新方法。该方法的广泛使用必将推动水产养殖种业、健康养殖、灾害防控和绿色水产的发展, 早日实现由“量”到“质”的转变。

参考文献:

- [1] Moberg G P. Animal stress[M]. New York: Springer, 1985.
- [2] Carl P, Kwok C H, Manderson G, *et al.* Forced unfolding modulated by disulfide bonds in the Ig domains of a cell adhesion molecule[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(4): 1565-1570.
- [3] Schreck R M, Soderholm S C, Chan T L, *et al.* Experimental conditions in GMR chronic inhalation studies of diesel exhaust[J]. *Journal of Applied Toxicology*, 1981, 1(2): 67-76.
- [4] Maule A G, Tripp R A, Kaattari S L, *et al.* Stress alters immune function and disease resistance in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*)[J]. *Journal of Endocrinology*, 1989, 120(1): 135-142.
- [5] Schreck K A, Williams K. Food preferences and factors influencing food selectivity for children with autism spectrum disorders[J]. *Research in Developmental Disabilities*, 2006, 27(4): 353-363.
- [6] Davis L L, English B A, Ambrose S M, *et al.* Pharmacotherapy for post-traumatic stress disorder: A comprehensive review[J]. *Expert Opinion on Pharmacotherapy*, 2001, 2(10): 1583-1595.
- [7] Réale D, Reader S M, Sol D, *et al.* Integrating animal temperament within ecology and evolution[J]. *Biological Reviews*, 2007, 82(2): 291-318.
- [8] Pottinger T G, Carrick T R. Modification of the plasma cortisol response to stress in rainbow trout by selective breeding[J]. *General and Comparative Endocrinology*,

- 1999, 116(1): 122-132.
- [9] Øverli Ø, Pottinger T G, Carrick T R, *et al.* Differences in behaviour between rainbow trout selected for high- and low-stress responsiveness[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205(3): 391-395.
- [10] Martins C I M, Schrama J W, Verreth J A J. The consistency of individual differences in growth, feed efficiency and feeding behaviour in African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) housed individually[J]. *Aquaculture Research*, 2005, 36(15): 1509-1516.
- [11] Øverli Ø, Sørensen C, Pulman K G T, *et al.* Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates[J]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 2007, 31(3): 396-412.
- [12] Réale D, Dingemanse N J, Kazem A J N, *et al.* Evolutionary and ecological approaches to the study of personality[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1560): 3937-3946.
- [13] Koolhaas J M, Korte S M, De Boer S F, *et al.* Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology[J]. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 1999, 23(7): 925-935.
- [14] Carter A J, Feeney W E, Marshall H H, *et al.* Animal personality: what are behavioural ecologists measuring?[J]. *Biological Reviews*, 2013, 88(2): 465-475.
- [15] Holmumzki J R, Biggs B J F. Habitat-specific variation and performance trade-offs in shell armature of new zealand mudsnails[J]. *Ecology*, 2006, 87(4): 1038-1047.
- [16] Rey S, Digka N, MacKenzie S J. Animal personality relates to thermal preference in wild-type zebrafish, *Danio rerio*[J]. *Zebrafish*, 2015, 12(3): 243-249.
- [17] Helsing M J C, Hagelsø A M, Schouten W G, *et al.* Individual behavioral and physiological strategies in pigs[J]. *Physiology & Behavior*, 1994, 55(1): 39-46.
- [18] Magnani D, Cafazzo S, Calà P, *et al.* Searching for differences in the behavioural response of piglet groups subjected to novel situations[J]. *Behavioural Processes*, 2012, 89(1): 68-73.
- [19] Hopster H, Van Der Werf J T N, Blokhuis H J. Stress enhanced reduction in peripheral blood lymphocyte numbers in dairy cows during endotoxin-induced mastitis[J]. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 1998, 66(1): 83-97.
- [20] Spake J R, Gray K A, Cassady J P. Relationship between backtest and coping styles in pigs[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2012, 140(3-4): 146-153.
- [21] Korte S M, Ruesink W, Blokhuis H J. Heart rate variability during manual restraint in chicks from high- and low-feather pecking lines of laying hens[J]. *Physiology & Behavior*, 1998, 65(4-5): 649-652.
- [22] Martins C I M, Conceição L E C, Schrama J W. Feeding behavior and stress response explain individual differences in feed efficiency in juveniles of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*[J]. *Aquaculture*, 2011, 312(1-4): 192-197.
- [23] MacKenzie S, Ribas L, Pilarczyk M, *et al.* Screening for coping style increases the power of gene expression studies[J]. *PLoS One*, 2009, 4(4): e5314.
- [24] Barreto R E, Volpato G L. Ventilation rates indicate stress-coping styles in Nile tilapia[J]. *Journal of Biosciences*, 2011, 36(5): 851-855.
- [25] Martins C I M, Silva P I M, Conceição L E C, *et al.* Linking fearfulness and coping styles in fish[J]. *PLoS One*, 2011, 6(11): e28084.
- [26] Martins C I M, Conceição L E C, Schrama J W. Consistency of individual variation in feeding behaviour and its relationship with performance traits in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2011, 133(1-2): 109-116.
- [27] Kittilsen S, Ellis T, Schjolden J, *et al.* Determining stress-responsiveness in family groups of Atlantic salmon (*Salmo salar*) using non-invasive measures[J]. *Aquaculture*, 2009, 298(1-2): 146-152.
- [28] Kittilsen S, Johansen I B, Braastad B O, *et al.* Pigments, parasites and personality: towards a unifying role for steroid hormones?[J]. *PLoS One*, 2012, 7(4): e34281.
- [29] Vaz-Serrano J, Ruiz-Gomez M L, Gjølven H M, *et al.* Consistent boldness behaviour in early emerging fry of domesticated Atlantic salmon (*Salmo salar*): decoupling of behavioural and physiological traits of the proactive stress coping style[J]. *Physiology & Behavior*, 2011, 103(3-4): 359-364.
- [30] Kristiansen T S, Fernö A. Individual behaviour and growth of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed

- sinking and floating feed: evidence of different coping styles[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2007, 104(3-4): 236-250.
- [31] Höglund E, Gjøslen H M, Pottinger T G, *et al.* Parental stress-coping styles affect the behaviour of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* at early developmental stages[J]. *Journal of Fish Biology*, 2008, 73(7): 1764-1769.
- [32] Ruiz-Gomez M D L, Kittilsen S, Höglund E, *et al.* Behavioral plasticity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with divergent coping styles: when doves become hawks[J]. *Hormones and Behavior*, 2008, 54(4): 534-538.
- [33] Ruiz-Gomez M D L, Huntingford F A, Øverli Ø, *et al.* Response to environmental change in rainbow trout selected for divergent stress coping styles[J]. *Physiology & Behavior*, 2011, 102(3-4): 317-322.
- [34] Laursen D C, Olsén H L, Ruiz-Gomez M D L, *et al.* Behavioural responses to hypoxia provide a non-invasive method for distinguishing between stress coping styles in fish[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2011, 132(3-4): 211-216.
- [35] Millot S, Bégout M L, Chatain B. Risk-taking behaviour variation over time in sea bass *Dicentrarchus labrax*: effects of day-night alternation, fish phenotypic characteristics and selection for growth[J]. *Journal of Fish Biology*, 2009, 75(7): 1733-1749.
- [36] Millot S, Bégout M L, Chatain B. Exploration behaviour and flight response toward a stimulus in three sea bass strains (*Dicentrarchus labrax* L.)[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2009, 119(1-2): 108-114.
- [37] Ferrari S, Benhaïm D, Colchen T, *et al.* First links between self-feeding behaviour and personality traits in European seabass, *Dicentrarchus labrax*[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2014, 161: 131-141.
- [38] Castanheira M F, Herrera M, Costas B, *et al.* Linking cortisol responsiveness and aggressive behaviour in gilthead seabream *Sparus aurata*: Indication of divergent coping styles[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2013, 143(1): 75-81.
- [39] Castanheira M F, Herrera M, Costas B, *et al.* Can we predict personality in fish? Searching for consistency over time and across contexts[J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62037.
- [40] Herrera M, Castanheira M F, Conceição L E C, *et al.* Linking risk taking and the behavioral and metabolic responses to confinement stress in gilthead seabream *Sparus aurata*[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2014, 155: 101-108.
- [41] Rupia E J, Binning S A, Roche D G, *et al.* Fight-flight or freeze-hide? Personality and metabolic phenotype mediate physiological defence responses in flatfish[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2016, 85(4): 927-937.
- [42] Huntingford F A, Andrew G, Mackenzie S, *et al.* Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*[J]. *Journal of Fish Biology*, 2010, 76(7): 1576-1591.
- [43] Martins C I M, Castanheira M F, Engrola S, *et al.* Individual differences in metabolism predict coping styles in fish[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2011, 130(3-4): 135-143.
- [44] Pottinger T G, Carrick T R. A comparison of plasma glucose and plasma cortisol as selection markers for high and low stress-responsiveness in female rainbow trout[J]. *Aquaculture*, 1999, 175(3-4): 351-363.
- [45] Pottinger T G, Carrick T R. Stress responsiveness affects dominant-subordinate relationships in rainbow trout[J]. *Hormones and Behavior*, 2001, 40(3): 419-427.
- [46] Brelin D, Petersson E, Winberg S. Divergent stress coping styles in juvenile brown trout (*Salmo trutta*)[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2005, 1040(1): 239-245.
- [47] Silva P I M, Martins C I M, Engrola S, *et al.* Individual differences in cortisol levels and behaviour of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles: Evidence for coping styles[J]. *Applied Animal Behaviour Science*, 2010, 124(1-2): 75-81.
- [48] Øverli Ø, Sørensen C, Nilsson G E. Behavioral indicators of stress-coping style in rainbow trout: do males and females react differently to novelty?[J]. *Physiology & Behavior*, 2006, 87(3): 506-512.
- [49] Øverli Ø, Korzan W J, Höglund E, *et al.* Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout[J]. *Hormones and Behavior*, 2004, 45(4): 235-241.
- [50] Øverli Ø, Winberg S, Pottinger T G. Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout—a review[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2005, 45(3): 463-

- 474.
- [51] Trenzado C E, Carrick T R, Pottinger T G. Divergence of endocrine and metabolic responses to stress in two rainbow trout lines selected for differing cortisol responsiveness to stress[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2003, 133(3): 332-340.
- [52] Schjolden J, Pulman K G T, Pottinger T G, *et al.* Serotonergic characteristics of rainbow trout divergent in stress responsiveness[J]. *Physiology & Behavior*, 2006, 87(5): 938-947.
- [53] Verbeek P, Iwamoto T, Murakami N. Variable stress-responsiveness in wild type and domesticated fighting fish[J]. *Physiology & Behavior*, 2008, 93(1-2): 83-88.
- [54] LeBlanc S, Höglund E, Gilmour K M, *et al.* Hormonal modulation of the heat shock response: insights from fish with divergent cortisol stress responses[J]. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2012, 302(1): R184-R192.
- [55] Niesterek B, Dehnhardt G, Hanke W. Hydrodynamic sensory threshold in harbour seals (*Phoca vitulina*) for artificial flatfish breathing currents[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2017, 220(13): 2364-2371.
- [56] Boersma G J, Benthem L, Van Beek A P, *et al.* Personality, a key factor in personalized medicine?[J]. *European Journal of Pharmacology*, 2011, 667(1-3): 23-25.
- [57] Ellis W L. Perceived stress levels among HIV/AIDS-infected mothers: the role of over-the-counter products[J]. *Social Work in Health Care*, 2012, 51(9): 850-867.
- [58] Colpoys J D, Johnson A K, Gabler N K. Daily feeding regimen impacts pig growth and behavior[J]. *Physiology & Behavior*, 2016, 159: 27-32.
- [59] Dunkelberger E B, Grechko M, Zanni M T. Transition dipoles from 1D and 2D infrared spectroscopy help reveal the secondary structures of proteins: application to amyloids[J]. *The Journal of Physical Chemistry B*, 2015, 119(44): 14065-14075.
- [60] Adams C, Huntingford F. Behavioural syndromes in farmed fish: implications for production and welfare[J]. *Behaviour*, 2005, 142(9-10): 1207-1221.
- [61] Basic D, Winberg S, Schjolden J, *et al.* Context-dependent responses to novelty in Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), selected for high and low post-stress cortisol responsiveness[J]. *Physiology & Behavior*, 2012, 105(5): 1175-1181.
- [62] Andersson M Å, Laursen D C, Silva P I M, *et al.* The relationship between emergence from spawning gravel and growth in farmed rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*[J]. *Journal of Fish Biology*, 2013, 83(1): 214-219.

Stress coping strategy and its application in stress resistance breeding in fish

LÜ Weiqun^{1,2,3*}, GUI Jianfang⁴

(1. *National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;*

2. *Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;*

3. *International Research Center for Marine Biosciences at Shanghai Ocean University, Ministry of Science and Technology, Shanghai 201306, China;*

4. *Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)*

Abstract: Developing modern aquaculture seed industry, and leading the green development of aquaculture, will secure the sustainable aquaculture industry in the future. New aquaculture varieties with high quality, high efficiency, multi-resistance and safety advantages should be encouraged to breed and popularize in aquaculture seed industry, and shift from pure high-production yield to high quality, high efficiency, feed saving, drug saving, stress resistant and wide adaptability varieties suitable for ecological and intensive aquaculture mode. In this paper, some problems existing in aquaculture seed industry were analyzed, and indicated that the foundation of high quality, high efficiency and multi-resistance aquaculture varieties is stress resistance. Arrangement of topics related to stress resistance select breeding technology, including stress response, stress recovery, stress coping style and the case studies of stress coping style in animal and poultry seed industry were discussed, the concept of environmental restricted breeding and the future direction of comprehensive stress resistance breeding technology were introduced. This study may lay the foundation to promote sustainable aquaculture in China.

Key words: aquaculture seed industry; environmental stress; coping style; stress resistant breeding

Corresponding author: LÜ Weiqun. E-mail: wqlv@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China(31572599, 41376134)