

اثرات محرومیت و محدودیت غذایی بر عملکرد رشد و ذخایر انرژی در تاسماهیان

نغمه جعفری^۱، بهرام فلاحتکار^{۱*}

^۱گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه گیلان، صومعه سرا، گیلان، ایران.

چکیده

غذا بخش اعظم هزینه‌های پرورشی را تشکیل می‌دهد و این امر اهمیت مدیریت تغذیه در آبی‌پروری را پررنگ‌تر می‌نماید. هدف مطالعه حاضر مروری بر اثر راه‌کارهای محرومیت و محدودیت غذایی بر عملکرد رشد و سوخت‌های فیزیولوژیک تاسماهیان است. طی دوره‌هایی که دسترسی به غذا محدود می‌شود، سازماندهی فرآیندهای متابولیک، راه‌کار مهمی در استفاده مؤثر از ذخایر انرژی محسوب می‌شود. کاهش توده بدنی یکی از پاسخ‌های معمول طی دوره‌های محرومیت و محدودیت غذایی است که در نتیجه کاهش نرخ متابولیک روی می‌دهد. جهت تأمین انرژی برای حفظ سوخت و ساز پایه، کبد نسبت به امعاء و احشاء و عضلات نقش مهم‌تری را نشان. ذخایر بدنی در تاسماهیان به ترتیب از گلیکوژن، چربی و در انتها از پروتئین برای تأمین انرژی بسیج می‌شوند. گلیکوژن کبد منبع اولیه انرژی در تاسماهیان محسوب می‌شود و از این طریق، گلوکز مورد نیاز برای بافت‌ها و سلول‌ها را تأمین می‌کند. با توجه به نقش حیاتی گلوکز در بدن، گلیکوژنولیز و همچنین گلوکونئوز از پیش-سازهای غیر کربوهیدراته سطح گلوکز پلاسما را کنترل می‌کنند. فیزیولوژی گونه، اندازه، شدت و طول محرومیت و محدودیت غذایی سطوح این منابع انرژی را دچار نوسان می‌کنند. قدمت طولانی تاسماهیان این امکان را فراهم کرده که مقاومت بالاتری نسبت به شرایط نامطلوب نشان دهند و قادر به تنظیم متابولیک طی دوره‌های کوتاه مدت و بلند مدت گرسنگی باشند. به دلیل دوره‌های بلند مدت پرورش، هزینه‌های بالای غذا و همچنین رسیدگی نهایی تاسماهیان به ویژه در زمستان لازم است تا برنامه‌های زمان‌بندی غذایی مناسبی بر اساس گونه، وضعیت ماهیان، دمای آب و شرایط پرورشی تعیین شود. این راه‌کارها در دستیابی به رشد حداکثری بدون اثرات منفی روی عملکرد فیزیولوژیک تاسماهیان مؤثر بوده و به موجب آن می‌توانند در هزینه‌های غذا صرفه جویی کرده و تحت شرایط کنترل شده به بهبود کیفیت آب کمک شایانی نمایند.

کلمات کلیدی: بقا، سوخت‌های فیزیولوژیک، غذادهی محدود، گرسنگی، مدیریت تغذیه

* نویسنده مسئول: falahatkar@guilan.ac.ir

مقدمه

با توجه به روند افزایش جمعیت جهان، صنایع غذایی فعلی پاسخگوی نیازها نخواهد بود و انسان باید به فکر منابع پروتئینی جدید باشد. ماهیان به عنوان یک منبع پروتئینی، تأثیر زیادی در تأمین نیازهای پروتئینی انسان‌ها داشته و نقش بارز آن‌ها در حل مشکلات غذایی انسان‌ها مشهود می‌باشد. آبی‌پروری بخش مهمی از پروتئین‌های حیوانی را تولید می‌کند؛ به همین خاطر توسعه آبی‌پروری از اهمیت زیادی برخوردار است. بیشترین تلاش‌ها در آبی‌پروری در ارتباط با راه‌کارهای تغذیه‌ای و بهینه‌سازی ترکیبات غذایی برای گونه‌های مهم و تجاری قابل پرورش می‌باشد (جعفریان، ۱۳۸۷). از جمله مواردی که در زمینه مدیریت مجموعه‌های تولیدی اهمیت دارد، توجه به بازدهی کلی و میزان محصول می‌باشد. عوامل بسیاری در این زمینه دخالت دارند که از مهم‌ترین آن‌ها می‌توان به غذا، مدیریت تغذیه و درک فیزیولوژی رشد اشاره کرد. در صورت شناخت و درک ماهیت پدیده رشد، می‌توان مدیریت پیشرفته‌ای را در زمینه آبی‌پروری اعمال نمود که علاوه بر کاهش هزینه‌های تولید، فضای قابل توجهی را نیز به منظور توسعه و پیشرفت این صنعت به صورت پایدار در آینده فراهم خواهد نمود (مرشدی، ۱۳۹۰). بنابراین هدف اصلی، دسترسی به حداکثر میزان رشد و بازماندگی است که در کوتاه‌ترین زمان ممکن منجر به حداکثر میزان تولید گردد. در این میان غذا و تغذیه آبی‌پرورش، در دسترسی به حداکثر میزان رشد و سلامتی آبی‌پرورش نقش کلیدی دارد (Somanath *et al.*, 2000). کاهش هزینه‌های غذا در آبی‌پروری تجاری، اعمال مدیریت تغذیه و راه‌کارهای مناسب در مواجهه با شرایط متفاوت پرورش از طریق بهینه‌سازی غذا، یکنواختی اندازه ماهی‌ها و نیز کاهش مواد دفعی و هزینه‌های مزرعه بسیار حائز اهمیت است (Schnaittecher *et al.*, 2005). از این‌رو آبی‌پروران از راه‌کارهای مختلفی برای اعمال مدیریت تغذیه‌ای بهتر استفاده می‌کنند که از این موارد می‌توان به تغذیه در حد سیری (satiation)، تغذیه محدود (restricted)

(feeding)، گرسنگی (starvation) کوتاه یا بلند مدت و نیز دوره‌های متوالی گرسنگی و تغذیه مجدد (re-feeding) به منظور دستیابی به رشد جبرانی (compensatory growth) اشاره کرد (Lovell, 1998). همه موجودات زنده برای بقای خود به طور مداوم انرژی مصرف می‌کنند اما در بعضی موارد شرایط به گونه‌ای است که دائماً غذا نمی‌خورند و باید با تکیه بر ذخایر غذایی بدن، فرآیندهای اساسی مانند بقا و تولیدمثل را ادامه دهند (Nagy *et al.*, 1999).

ماهیان خاویاری از قدیمی‌ترین مهره‌داران روی زمین و از اجداد اولیه ماهیان استخوانی می‌باشند و با توجه به مطالعات، قدمت آن‌ها بیش از ۲۰۰ میلیون سال و مربوط به دوره دونین پیش‌بینی شده که از این نظر هم عصر دایناسورها بوده‌اند (فلاحتکار و عفت پناه، ۱۳۹۵). با توجه به این‌که تاسماهیان بیشتر از ماهیان استخوانی عمر می‌کنند، دوره‌های منظمی از عدم دسترسی به مواد غذایی را به دلیل نوسانات فصلی طبیعی و تغییرات دمایی تجربه می‌کنند که این شرایط آن‌ها را به عنوان گونه‌هایی مناسب برای انجام مطالعات مربوط به بررسی دوره‌های گرسنگی معرفی می‌کند (Falahatkar, 2012). همچنین تاسماهیان اغلب در طول دوره‌های پرورشی برای بازسازی ذخایر ممکن است متحمل دوره‌های گرسنگی شوند. طبیعی است که قبل از هر اقدامی در زمینه پرورش تاسماهیان و سازگار کردن آن‌ها به سیستم‌های پرورشی بایستی مطالعات پایه روی رشد، تغذیه و فیزیولوژی آن‌ها انجام گیرد. ایران با توجه به وضعیت مناسب اقلیمی و برخورداری از نعمت وجود این ماهیان در دریای خزر از موقعیت بسیار مناسبی جهت پرورش ماهیان گوشتی و خاویار پرورشی برخوردار است. تاسماهیان همواره به دلیل تولید خاویار و گوشت مرغوب مورد توجه بوده‌اند (Chebanov and Billard, 2001). میزان بقا در طول دوره گرسنگی بسته به توانایی ماهی جهت سازگار کردن فعالیت‌های متابولیک در تخصیص مجدد ذخایر برای تأمین نیازهای مختلف بافت، متفاوت است (Weatherley and Gill, 1987). ماهیت این سازماندهی متابولیک در

پاسخ‌های متابولیک گونه‌های مختلف تاسماهیان مورد بررسی قرار داده است.

مفهوم گرسنگی

دانشمندان قرن‌های گذشته از واژه‌های متفاوتی برای زمانی که موجود غذا نمی‌خورد استفاده می‌کردند. از این واژه‌ها می‌توان به Fasting و Starvation اشاره کرد. این واژه‌ها برای اشاره به حالات فیزیولوژیک خاص موجودات مورد استفاده قرار می‌گیرد اما اغلب به جای یکدیگر به کار گرفته می‌شوند (McCue, 2010). در حالت Starvation، موجود با محدودیت غذایی مواجه می‌شود اما تمایل به مصرف غذا دارد. این نوع گرسنگی ممکن است کوتاه و پی در پی (سیکل‌های جزر و مدی)، کوتاه و موقتی (شرایط حاد آب و هوایی) و طولانی و پی در پی (تغییرات طولانی مدت اقلیمی) باشد. در حالت Fasting، غذا در دسترس است اما موجود به دلیل برخی مکانیسم‌های داخلی گرسنگی را انتخاب می‌کند. از جمله شرایطی که منجر به این عمل می‌شود، می‌توان به جلوگیری از شکار شدن، پوست اندازی و رفتارهای تولیدمثلی اشاره کرد. در این شرایط، موجود برای تخصیص زمان و انرژی جهت فعالیت‌های فوق‌الذکر، گرسنگی را ترجیح می‌دهد (McCue, 2010). برای تعریف پیشرفت گرسنگی، اصطلاحات کیفی متفاوتی مورد استفاده قرار گرفته است که در جدول ۱ به آن اشاره شده است. اگرچه این اصطلاحات کیفی، توالی پاسخ‌های فیزیولوژیک را به درستی به تصویر کشیده‌اند، اما گرسنگی یک سری از واکنش‌های فیزیولوژیک پیوسته است که نمی‌توان به آسانی آن را به فازهای جداگانه تفکیک کرد (McCue, 2010).

تاسماهیان به خوبی شناخته نشده است (Gillis and Ballantyne, 1996; Falahatkar, 2012). تاسماهیان طی مهاجرت‌های زمستانه، تغذیه نمی‌کنند؛ بنابراین باید منابع انرژی بسیار زیادی داشته باشند. به همین دلیل به نظر می‌رسد تاسماهیان مهاجر فرم زمستانه انرژی زیادی در کبد، ماهیچه و گنادهایشان ذخیره می‌کنند (فلاح‌تکار و عفت پناه، ۱۳۹۵). پاسخی که ماهی به محدودیت یا محرومیت غذایی می‌دهد به عواملی از جمله سن، شرایط زیستی و سطح ذخایر انرژی بستگی دارد (Black and Love, 1986; Navarro and Gutiérrez, 1995). سازماندهی فرآیندهای متابولیک برای استفاده مؤثر از انرژی ذخیره شده یک راه‌کار مهم در طول گرسنگی است (Gillis and Ballantyne, 1996) و ماهیان را قادر می‌سازد تا در دوران گرسنگی بدون هیچ گونه آسیب طولانی مدت، مقادیر قابل توجهی از ذخایر انرژی و بافت بدن خود را تجزیه کنند (Black and Love, 1986). بنابراین مطالعه در زمینه استفاده از راه‌کارهای مختلف تغذیه‌ای از جمله محرومیت و محدودیت غذایی به اقتصادی کردن پرورش تاسماهیان در مقیاس بزرگ کمک می‌کند، اما قبل از استفاده از رژیم‌های تغذیه‌ای در آبی پروری اثرات محرومیت غذایی باید روی آبی مورد نظر مورد بررسی قرار گیرد. دانستن پاسخ‌های احتمالی ماهی به این وضعیت‌ها یک چالش مهم در آبی پروری می‌باشد، چرا که می‌تواند به جلوگیری از آسیب‌های احتمالی برای سلامتی ماهی و به دنبال آن تولید بهینه کمک نماید (Pérez-Jimenez et al., 2007). این مطالعه اثرات مختلف محرومیت و محدودیت غذایی را با توجه به مطالعات مختلف صورت گرفته بر عملکرد رشد و

جدول ۱: اصطلاحات متفاوت به کار رفته در توصیف پیشرفت گرسنگی (McCue, 2010).

منبع	فازهای گرسنگی		
	۳	۲	۱
Le Maho و همکاران (۱۹۸۱)	بحرانی	صرفه جویی	سازگاری
Wieser و Mendez (۱۹۹۳)	سازگاری	انتقال	استرس
Bines (۱۹۹۹)	غیر قابل برگشت	سازگاری	تخلیه سوخت‌های بدن

مدیریت تغذیه در ماهیان

از آنجایی که بخش زیادی از هزینه‌های پرورش (۶۰-۵۰٪) صرف تأمین غذا می‌شود، مقدار و توزیع غذا نقش بسیار مهمی در مدیریت هزینه‌ها و اثر زیادی روی رشد موجودات دارد؛ زیرا غذادهی کمتر از حد نیاز^۱ منجر به رشد ضعیف در نتیجه گرسنگی، افزایش رقابت غذایی در ماهیان، کاهش بازده تبدیل غذایی (McCarthy *et al.*, 1992; Davies *et al.*, 2006) و ضرر و زیان در آبی‌پروری خواهد شد (Eroldoğan *et al.*, 2006) و غذادهی بیش از حد^۲ باعث کاهش بازده غذایی، از دست رفتن غذا، افزایش هزینه‌ها و تجمع ضایعات شده و روی کیفیت آب اثر می‌گذارد (McCarthy *et al.*, 1992; Yılmaz and Eroldogan, 2011) و از نظر اقتصادی به صرفه نیست. به همین خاطر تعیین سطوح بهینه غذایی در پرورش، امری ضروری است و ممکن است بسته به گونه پرورشی، اندازه بدن و دمای محیط متغیر باشد (Alanärä, 1994; Azevedo *et al.*, 1998). مدیریت تغذیه با توجه به دوره‌های پرورشی طولانی تاسماهیان نقش بسزایی در موفقیت آبی‌پروری این گونه‌ها ایفا می‌کند. میزان جیره غذایی روزانه و تناوب زمانی غذادهی، عوامل کلیدی مؤثرتری در رشد و ضریب تبدیل غذایی هستند. در حالی که برخی پرورش دهندگان با توجه به یک الگوی معین با تغییرات اندکی عمل غذادهی را انجام می‌دهند اما تخمین جیره‌های روزانه با در نظر گرفتن عوامل متعددی مانند عوامل زیستی و محیطی

که بر اشتها تأثیر می‌گذارند، امری مهم و ضروری است. میزان جیره‌بندی را باید با نوسان‌های کوتاه مدت که در اشتها رخ می‌دهد، تطبیق داد و باید آن را با توجه به تقاضاهای غذایی متغیر متناسب با رشد آبی، دمای آب و عوامل محیطی دیگر تنظیم کرد (فلاحتکار، ۱۳۹۴). از این رو، مدیریت تغذیه یک عامل مهم جهت موفقیت در آبی‌پروری محسوب می‌شود (Chatzifotis *et al.*, 2011). اطلاعات در مورد بهینه کردن اثرات راه‌کارهای مختلف غذایی در گونه‌های با منفعت تجاری مانند تاسماهیان که در معرض گرسنگی و غذادهی مجدد قرار می‌گیرند، کم است (Babaei *et al.*, 2016) و گسترش اطلاعات در رابطه با این موارد می‌تواند به تولید و پرورش این ماهیان کمک زیادی کند.

تغذیه بیش از حد

تغذیه بیش از حد یا *ad libitum* نشان دهنده در دسترس بودن مداوم غذاست. تغذیه بیش از اندازه در سیستم‌های آبی‌پروری کاملاً بی‌فایده است، زیرا غذای اضافی که به دلیل خورده نشدن مرطوب شده، تغییر ماهیت می‌دهد و چنین غذایی برای استفاده مجدد قابل مصرف نیست. تغذیه بیش از حد، با بالا بردن ضریب تبدیل غذایی و فساد غذاهای خورده نشده، موجب کاهش کیفیت آب می‌شود. فقط در مراحل اولیه پرورش در تفریخگاه، تغذیه اضافی جزئی، به عنوان یک امر پذیرفتنی انجام می‌شود (فلاحتکار، ۱۳۹۴).

¹ Under feeding² Over feeding

تغذیه در حد سیری

تغذیه در حالت اشباع یا سیری، یعنی غذادهی به آبزبان (در ساعات‌های مشخص) به اندازه حداکثر مقداری که می‌توانند مصرف کنند. پرورش دهندگانی که از این نوع روش تغذیه بهره می‌گیرند بیشینه غذایی را که ماهی‌ها می‌توانند برای چندین مرتبه در طول روز مصرف کنند، به کار می‌برند به طوری که میزان واقعی این غذاها به اندازه ماهی و دمای آب بستگی دارد. برای گونه‌های گوشتخوار، این عمل به هضم غذای زیاد و رشد فراوان منجر می‌شود (فلاح‌تکار، ۱۳۹۴).

محدودیت غذایی

جیره‌های محدود، جیره‌های از پیش تعیین شده‌ای هستند که کمتر از مقدار جیره بیشینه تخمین زده می‌شوند. در واقع روشی است که در آن مقدار غذای فراهم شده از طریق کاهش در نرخ غذادهی روزانه و یا کاهش دفعات غذادهی، محدود می‌شود. این راه‌کار، پتانسیل زیادی در پایین آوردن هزینه‌های تولیدی از طریق کاهش در کمیت غذای استفاده شده در تولید یک کیلوگرم ماهی دارد. توانایی موجودات برای سازگاری با محدودیت غذایی و از سر گرفتن رشد بعد از محدودیت غذایی به خوبی اثبات شده است (Falahatkar *et al.*, 2009). در حالی که پرورش دهندگان عموماً در پی رشد ماهی هستند، اما در چرخه تولید مزارع، دوره‌هایی وجود دارد که به علت سیاست‌ها و اهداف تولیدی، کاهش یا کنترل میزان رشد در نظر است. جیره‌های محدود غذایی به پرورش دهندگان این اجازه را می‌دهد تا کنترل بیشتری بر غذا و ضریب تبدیل آن داشته باشند. جانورانی که در محدودیت غذایی قرار می‌گیرند، کارایی تبدیلی غذایی بهتری را نشان می‌دهند. تفاوت در ضریب تبدیلی غذایی می‌تواند حاکی از تفاوت‌های نرخ متابولیک جانوران با کمبود غذایی و یا تغذیه مداوم باشد. پرورش دهندگان اغلب میزان غذادهی را جهت کاهش مرگ و میر به دلیل شیوع بیماری‌ها (Shoemaker *et al.*, 2003)، بهبود کیفیت آب، کاهش اثرات دستکاری ماهیان و یا صرفاً به علت ناتوانی خود

ماهی برای تغذیه در شرایط آب و هوایی نامساعد محدود می‌کنند (Davis and Gaylord, 2011).

محرومیت غذایی

همه جانداران برای بقا و انجام فرآیندهای طبیعی خود نیاز به سوختی مناسب دارند تا انرژی لازم را فراهم کند (مورای و همکاران، ۱۹۹۶)، در نتیجه به طور مداوم انرژی مصرف می‌کنند اما در بعضی موارد، شرایط به گونه‌ای است که دائماً غذا نمی‌خورند و باید با تکیه بر ذخایر غذایی بدن خود فرآیندهای اساسی مانند بقا و تولیدمثل را ادامه دهند (Nagy *et al.*, 1999). Wing و همکاران (۱۹۸۳) معتقدند که گرسنگی به جای این که اثرات تخریبی یکنواختی روی حیوان داشته باشد آثار متفاوتی دارد و تغییرات تغذیه‌ای می‌تواند وضعیت‌های خاصی مانند پاسخ‌های ایمنی مختلف را تحریک یا سرکوب کند. در جمعیت‌های وحشی به علت کمبود غذا، تغییرات آب و هوایی، تولیدمثل، مهاجرت، دماهای نامطلوب (فصول گرم و سرد) و همچنین به دلیل پراکنش مکانی و زمانی غذا در محیط، ممکن است گرسنگی رخ دهد (Abdel-Tawwab *et al.*, 2006; Caruso *et al.*, 2010; Davis and Gaylord, 2011; Falahatkar, 2012). برای مثال، لاروهای تاسماهیان در مراحل اولیه زندگی خود باید غذای کافی در اختیار داشته باشند. اگر بچه ماهیان در رودخانه غذای کافی در اختیار داشته باشند احتمال مهاجرت زود هنگام آن‌ها خیلی کم است. وقتی غذای کافی در رودخانه موجود نباشد و تمامی مکانیسم‌های فیزیولوژیک ماهی کامل شده باشد بچه ماهیان به ناچار به طرف دریا مهاجرت خواهند نمود و چرخه جدیدی در زندگی آن‌ها که شامل تغذیه در دریا است آغاز خواهد شد (فلاح‌تکار و عفت پناه، ۱۳۹۵). به غیر از ماهیان خاویاری، در سایر ماهیان چنین وضعیتی مشاهده نمی‌شود. برای این که ماهی بتواند مهاجرت کند باید از منابع غذایی زیادی بهره‌مند شود و ذخایر غذایی مناسبی داشته باشد تا مسیر طولانی مهاجرت را طی کند (فلاح‌تکار و عفت پناه، ۱۳۹۵). در فرم مهاجر زمستانه ماهیان خاویاری، زرده‌سازی کامل نشده و ماهی‌ای که

پاسخ ماهی به محرومیت و محدودیت غذایی

عوامل زیادی از جمله اندازه ماهی، دمای محیط، محیط زیست ماهی (آب شور یا شیرین) و وضعیت تغذیه‌ای بر میزان متابولیسم موجود اثرگذار است (Jobling, 1994). گرسنگی روی فعالیت‌های متابولیسمی تأثیر می‌گذارد و به طور کلی در طول این دوره به دلیل استفاده از ذخایر انرژی، وزن کاهش می‌یابد و بسیج چربی، کربوهیدرات و اسیدهای آمینه برای تولید ATP توسط بافت‌ها انجام می‌شود (Navarro and Gutiérrez, 1995). در این شرایط جانوران مکانیسم‌های رفتاری، فیزیولوژیک و ساختاری مختلفی را برای حفظ نیازهای متابولیک خود به کار می‌برند تا بتوانند از منابع ذخیره‌ای خود استفاده کنند (Navarro and Gutiérrez, 1995; Figueiredo-Navarro et al., 2002). این مکانیسم‌ها شامل کاهش تحرک، پایین نگه داشتن نرخ متابولیک (Jobling, 1993; Mendez and Wieser, 1980) و اصلاح ظرفیت‌های متابولیک بافت (Guderley et al., 1996)، کاهش فاکتور وضعیت، تغییر در محتوای لیپید و متابولیت‌های خون و عضله است (Navarro and Gutiérrez, 1995).

اثرات محرومیت و محدودیت غذایی بر عملکرد رشد

سازماندهی فرآیندهای متابولیک برای استفاده مؤثر از انرژی ذخیره شده راه‌کار مهمی در طول گرسنگی است (Gillis and Ballantyne, 1996) و ماهیان را قادر می‌سازد که در دوران گرسنگی بدون هیچ گونه آسیب طولانی مدت، مقادیر قابل توجهی از ذخایر انرژی و بافت بدن خود را تجزیه کنند (Black and Love, 1986). رشد، انعکاسی از تفاوت‌های بین سنتز و تجزیه است. رشد منفی یا کاهش وزن، برتری تجزیه بر سنتز را نشان می‌دهد. در مقابل، رشد مثبت یا افزایش وزن، حاکی از برتری سنتز بر تجزیه است (فلاحتکار، ۱۳۹۴). کاهش توده بدنی در پاسخ به گرسنگی یکی از واضح‌ترین وقایع است و به دفعات در پاسخ به گرسنگی ثبت شده است (McCue, 2010). Hung و همکاران (۱۹۹۷) در تاسماهی سفید *Acipenser transmontanus* و شیروان

دارای این مرحله از رسیدگی جنسی است باید یک سال را در رودخانه زندگی کند. باید در این ماهیان منبع انرژی زیادی وجود داشته باشد که در فصل زمستان مهاجرت کرده و ۲۰۰۰ کیلومتر را در ولگای طی کنند. مهاجرت آن‌ها در طول سال ادامه می‌یابد و در طی این مدت غذا نمی‌خورند. بنابراین ماهیان فرم مهاجر زمستانه انرژی خیلی زیادی دارند که در ماهیچه، کبد و گنادها ذخیره شده است (فلاحتکار و عفت پناه، ۱۳۹۵). همچنین محرومیت غذایی در رسیدگی نهایی مولدین تاسماهی در شرایط پرورشی نقش بسیار مهمی دارد؛ زیرا عدم تغذیه در شرایط زمستانه باعث می‌شود که انرژی ماهی صرف تولید تخم با کیفیت و نه رشد گردد. در کنار این موضوع، ماهیان پرورشی ممکن است دوره‌های گرسنگی را همچون ماهیان در شرایط طبیعی تحمل کنند که این امر می‌تواند مربوط به عوامل استرس‌زا، عوامل بیماری‌زا، کدورت و نوسانات دمایی در محیط پرورش باشد (Falahatkar, 2012). چنین تغییراتی در مزارع پرورش ماهی معمولاً محسوس‌تر است. در کنار این استرس‌ها، استرس ناشی از مدیریت ضعیف شامل تراکم، تغذیه و غیره نیز وجود دارد که استرس ناشی از مدیریت ضعیف تغذیه می‌تواند منجر به بروز گرسنگی شود. با توجه به نوسانات دمای آب در تابستان (دمای بالا) یا زمستان (دمای پایین)، غذادهی تاسماهیان در سیستم‌های پرورشی یا حتی شرایط طبیعی ممکن است به مدت ۶-۲ هفته بسته به طول مدت شرایط دمایی نامناسب، اندازه ماهی و راه‌کارهای مدیریتی، محدود شود (Falahatkar et al., 2013). بنابراین در آبی‌پروری، محدودیت یا محرومیت غذایی برای دوره‌های کوتاه مدت که در ماهیان استخوانی نیز مورد بررسی قرار گرفته است، ممکن است بخشی از یک راه‌کار غذایی جهت مرتفع کردن مشکلات کیفی آب، کاهش اثرات سوء استرس ناشی از دستکاری (Davis and Gaylord, 2011)، کاهش مرگ و میر در اثر بیماری یا کاهش هزینه‌های مزرعه باشد (Gaylord and Gatlin, 2000; Wang et al., 2000; Shoemaker et al., 2003; Caruso et al., 2011).

رشد، کاهش مقاومت ماهیان و تغییر در شاخص‌های فیزیولوژیک شود (Wedemeyer et al., 1990). با این حال عدم تغییر در مقادیر کورتیزول طی گرسنگی کوتاه مدت در تاسماهی سبیری گزارش شده است (Ashouri et al., 2014). این موضوع نشان می‌دهد که تاسماهیان توانایی تنظیم متابولیک برای تحمل دوره‌های کوتاه مدت گرسنگی را دارند. توانایی تاسماهیان در مقابله با محرومیت و محدودیت غذایی می‌تواند به پرورش دهنده در کنترل رشد ماهی و مدیریت هزینه‌ها کمک کند. رشد تحت تأثیر دو دسته عوامل محیطی (درجه حرارت، شوری، وضعیت تغذیه‌ای) و عوامل زیستی (اندازه ماهی، عوامل رفتاری) است. مهم‌ترین هدف در فعالیت‌های آبی‌پروری حفظ رشد بهینه ماهیان است (Jobling, 1994). تاسماهیان سبیری که با ۵۰٪ کاهش در مقدار غذا نسبت به ماهیان غذادهی شده حد سیری تغذیه می‌شدند، کاهش معناداری در وزن نهایی نشان ندادند که این موضوع به برخورداری از ذخایر درونی کافی و همچنین برخورداری از انرژی خارجی که توسط غذای دریافتی تأمین می‌شد، بر می‌گردد (جعفری، ۱۳۹۶). این در حالی است که در مطالعه شیروان (۱۳۹۲) و علیزاده افشار (۱۳۹۳)، تاسماهیان سبیری و روسی *Acipenser gueldenstaedtii* با تغذیه محدود (۱٪ وزن بدن) کاهش وزن معناداری نسبت به ماهیان شاهد داشتند. با توجه به این‌که تاسماهیان در مطالعه شیروان و همکاران (۱۳۹۲) و علیزاده افشار و همکاران (۱۳۹۳) در اوزان پایین مورد بررسی قرار گرفتند به نظر می‌رسد که پاسخ به محرومیت و محدودیت غذایی تا حد زیادی به اندازه ماهی و میزان محدودیت غذایی وابسته است که این موضوع طی دوره‌های محدودیت غذایی با هدف کنترل رشد باید مورد توجه قرار گیرد. از آنجایی که در دوران محدودیت غذایی معمولاً ماهی جهت تأمین انرژی مورد نیاز خود مجبور به استفاده از ذخایر درونی بدن است و از طرفی چون گرسنگی منجر به هیدراته شدن بافت‌ها می‌شود (Love, 1970; Jobling, 1980)، کاهش رشد در ماهیان امری طبیعی است؛ بنابراین افت ترکیبات آلی بدن با تغییر در

و همکاران (۱۳۹۲) در تاسماهی سبیری *Acipenser baerii* طی گرسنگی بلند مدت (۸-۱۰ هفته)، Liu و همکاران (۲۰۱۱) در تاسماهی چینی *Acipenser sinensis* و Yarmohammadi و همکاران (۲۰۱۲) در تاسماهی ایرانی *Acipenser persicus* طی گرسنگی‌های کوتاه مدت (۴ هفته) افت وزنی ماهیان را گزارش کردند. فیل ماهی (*Huso huso*) طی ۵ هفته محدودیت غذایی در دمای زیر ۱۰ درجه سانتیگراد در وزن نهایی، نرخ رشد ویژه کاهش معناداری را نشان دادند (Falahatkar et al., 2013). بین ماهی‌هایی که در معرض محدودیت و محرومیت غذایی قرار می‌گیرند، به دلیل اختلاف در تحمل این شرایط و همچنین رقابت بر سر منبع محدود غذایی، اختلاف در وزن و طول دیده می‌شود (Jobling, 1994). کاهش وزن در طول زمان، نتیجه کاهش نرخ متابولیسم در طول دوره محرومیت غذایی است (Hung et al., 1997). دخالت‌های هورمونی مانند کاهش تری‌یودوتیرونین^۳ (T3) و تیروکسین^۴ (T4) در دوران محرومیت غذایی به موجودات اجازه می‌دهد که انرژی‌شان را توسط کاهش در نرخ متابولیسم پایه حفظ کنند (Hornick et al., 2000). مطالعه گرسنگی کوتاه مدت روی تاسماهی سبیری از عدم تغییر هورمون‌های تیروئیدی خبر داد. احتمالاً کاهش آزادسازی هورمون‌های تیروئیدی از بافت تیروئید منجر به عدم تغییر معنادار گردیده است (Ashouri et al., 2013). در مواردی که تحمل دوره‌های محرومیت غذایی از دامنه تحمل ماهیان فراتر رود، تلفات در ماهیان مشاهده خواهد شد. بعد از ۸ هفته گرسنگی در تاسماهیان سبیری و ۴-۲ هفته گرسنگی در تاسماهیان چینی تلفات مشاهده شد. به نظر می‌رسد غذادهی به تاسماهیان جوان باید در محیط‌های پرورشی به عنوان یکی از پیش‌شرط‌های لازم برای بقا انجام شود (شیروان و همکاران، ۱۳۹۲؛ Liu et al., 2011). از طرفی اعمال محرومیت غذایی می‌تواند به عنوان یک عامل استرس‌زا مطرح گردد و منجر به کاهش

³ Triiodothyronine

⁴ Thyroxine

تیمارها باشد. Falahatkar و همکاران (۲۰۱۳) طی مطالعه‌ای که روی فیل ماهی در شرایط زمستانه (دمای زیر ۱۰ درجه سانتیگراد) انجام دادند، بهترین ضریب تبدیل غذایی را در سطح غذایی ۱٪ وزن بدن گزارش کردند. این مطالعه نشان داد که برنامه زمان‌بندی غذایی باید بر اساس دمای آب، شرایط پرورشی و مشاهدات قبلی از وضعیت گونه مورد بررسی صورت گیرد. بنابراین بسیار حائز اهمیت است که یک برنامه زمانی مناسب با توجه به نرخ غذایی جهت دستیابی به رشد حداکثری تعیین شود تا به موجب آن هزینه‌های تولیدی از جمله هزینه‌های غذا کاهش یابد. کاهش ضریب تبدیل غذایی همراه با کاهش محتوای چربی بدن در بهبود کیفیت گوشت و مدیریت هزینه‌ها به پرورش دهنده کمک می‌نماید (Shimeno *et al.*, 1997).

اثرات محرومیت و محدودیت غذایی بر متابولیسم کربوهیدرات

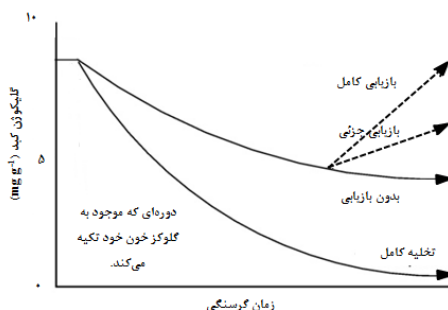
عملکرد متابولیک اولیه و اصلی کبد، تنظیم غلظت اکثر متابولیت‌های خون، به خصوص گلوکز و اسیدهای آمینه می‌باشد. حفظ گلوکز خون با ظرفیت استفاده از گلیکوژن کبد مرتبط است و در صورت ادامه روند گرسنگی، به فعالسازی بعدی گلوکونئوزنز^۵ کبد و کلیه (Foster and Moon, 1991; Yarmohammadi *et al.*, 2013) و کاهش در نرخ مصرف گلوکز (Moon and Foster, 1995) وابسته است. کربوهیدرات به صورت گلیکوژن ۶-۱ درصد وزن کبد و ۱/۳-۰/۲ درصد وزن تر بدن را تشکیل می‌دهد. نوسانات میزان گلیکوژن کبد متغیر است مثلاً برخی گونه‌ها نظیر کپور معمولی *Cyprinus carpio* می‌توانند بیش از ۱۰ درصد گلیکوژن، در کبد ذخیره کنند. در هنگام نیاز بدن، گلیکوژن کبد اولین ماده‌ای است که در طول گرسنگی بسیج و از طریق مسیر آنزیمی شکسته شده و به صورت گلوکز به بافت‌های مورد نظر انتقال می‌یابد. گلوکز نقش کلیدی به عنوان منبع انرژی در طول دوره محرومیت غذایی دارد. Liu و همکاران

محتوای آب بافت‌ها و اندام‌ها پوشش داده می‌شود. با این وجود، گاه افت وزنی بدن محدود شده و یا حتی ممکن است که در طول گرسنگی ثابت بماند (Love, 1970). طبق مطالعه Gillis و Ballantyne (۱۹۹۶) روی تاسماهی دریایچه‌ای *Acipenser fluvescens* بعد از ۶۰ روز گرسنگی، اگرچه ماهیان گرسنه کاهش وزن معناداری را با تیمار شاهد نشان دادند اما در طول دوره ۶۰ روزه، این کاهش وزن در ماهیان گرسنه معنادار نبوده است که به نظر می‌رسد جایگزینی ترکیبات از دست رفته از بافت‌ها با آب می‌تواند در حفظ حجم و وزن ماهی گرسنه مؤثر باشد. دلیل اصلی در جایگزینی ترکیبات آلی از دست رفته با آب ناشناخته است (Navarro and Gutiérrez, 1995)، اما یکی از دلایل می‌تواند این باشد که محتوای آب بافت‌ها در نتیجه افزایش فشار اسموتیک بافت‌ها که مرتبط با افزایش سطوح متابولیک است، زیاد می‌شود. احتمال دوم این است که سلول‌ها به نوعی، مواد آلی از دست رفته را با آب به منظور حفظ اندازه و عملکرد خود در طول دوره گرسنگی جایگزین می‌کنند.

علاوه بر کنترل رشد بهینه، ضریب تبدیل غذایی از جمله پارامترهایی است که اهمیت زیادی برای پرورش دهندگان دارد. در اکثر موارد تیمارهای با محدودیت غذایی نسبت به تیمارهای غذایی شده در حد سیری بهبود معناداری در ضریب تبدیل غذایی نشان می‌دهند (شیروان و همکاران، ۱۳۹۲؛ علیزاده افشار و همکاران، ۱۳۹۳؛ جعفری، ۱۳۹۶). به عبارتی اگرچه حداکثر رشد در حالت تغذیه در حد سیری دیده می‌شود اما بهترین ضریب تبدیل غذایی در سطح تغذیه کمتر از حد سیری رخ می‌دهد (Cacho *et al.*, 1990). پایین بودن ضریب تبدیل غذایی در تیمارهای با غذایی محدود را می‌توان به برخورداری از زمان کافی برای هضم و جذب کامل غذا که در مقدار کم برای ماهیان فراهم شده، نسبت داد (شیروان و همکاران، ۱۳۹۲). در واقع در غذایی حد سیری، به علت در دسترس بودن بیش از حد غذا، قبل از جذب کامل، تقریباً همه مواد غذایی موجود در آن سریعاً دفع شده که می‌تواند دلیلی بر افزایش ضریب تبدیل غذایی در این

⁵ Gluconeogenesis

در ارتباط است (Furné et al., 2012). در مطالعات، Gillis و Ballantyne (۱۹۹۶) روی تاسماهی دریاچه‌ای به مدت ۶۰ روز و Yarmohammadi و همکاران (۲۰۱۲) روی تاسماهی ایرانی به مدت ۸ هفته سطوح گلوکز خون ثابت باقی ماند. ثابت ماندن گلوکز طی دروان گرسنگی نشان دهنده فعال شدن پدیده گلوکونئوژنز از پیش‌سازهای غیر کربوهیدراته در موجود گرسنه است که شامل سنتز گلوکز و گلیکوژن از لاکتات یا اسیدهای آمینه حقیقی یا گلیسرول حاصل از لیپولیز است (مورای و همکاران، ۱۹۹۶) که می‌تواند دو دلیل داشته باشد: (۱) گلیکوژن کبدی می‌تواند یک منبع ذخیره‌ای یدکی باشد (۲) تولیدات کبدی گلوکز ۶- فسفات باعث تبدیل کربن‌های سیال به گلیکوژن می‌شود (Navarro and Gutiérrez, 1995). این در حالی است که در ظاهر، گونه‌های مختلف در بازبایی ذخایر گلیکوژنی اختلافاتی دارند (شکل ۱). در مطالعات Hung و همکاران (۱۹۹۷) روی تاسماهی سفید به مدت ۱۰ هفته، کاهش معناداری در سطوح گلوکز خون مشاهده شد. کاهش در سطوح گلوکز خون به دلیل سطوح ناکافی گلیکوژنولیز^۹ و نیاز به فعال شدن گلوکونئوژنز اشاره دارد. تفاوت در مطالعات مختلف می‌تواند به دلیل تفاوت در سابقه تغذیه قبلی، تفاوت بافت‌ها در ذخیره-سازی لیپیدها، راه‌کار به کار رفته برای بسیج ذخایر انرژی و به خصوص گونه، اندازه ماهی و طول مدت محرومیت غذایی باشد (Navarro and Gutiérrez, 1995; Pérez- Jimenez et al., 2007; Caruso et al., 2010).



شکل ۱: پاسخ‌های متفاوت تنظیم گلیکوژن کبدی (McCue, 2010).

(۲۰۱۱) با مطالعه روی تاسماهی چینی به این نتیجه رسید که گرسنگی منجر به کاهش محتوای گلیکوژنی کبد و عضلات می‌شود و گزارش کردند که گلیکوژن به عنوان منبع انرژی اولیه مورد استفاده قرار می‌گیرد. در تاسماهی *Acipenser shrenckii* محتوا گلیکوژنی کبد و عضله در هفته اول کاهش و بعد از ۲۰ روز گرسنگی افزایش پیدا کرد (Gao et al., 2004). همین روند برای تاسماهی دریاچه‌ای (Gillis and Ballantyne, 1996) نیز برقرار بود. این امر قابلیت گلوکونئوژنز تاسماهیان جهت حفظ هموستازی گلوکز را نشان می‌دهد (Gillis and Ballantyne, 1996). کاهش شاخص کبدی (HSI^۶) در مطالعات صورت گرفته نشان دهنده نقش مؤثر کبد در تأمین انرژی بدن می‌باشد و بهبود آن نشان می‌دهد که تاسماهیان قادر به حفظ قند خون هستند. کاهش HSI در فیل ماهی گرسنه به مدت ۶ هفته گزارش شده است (Falahatkar, 2012). کاهش معنادار گلیکوژن کبدی تا ۹۱٪ در تاسماهی سفید (Hung et al., 1997) و همچنین در تاسماهی چینی گزارش شده است (Xiao et al., 2011). گلیکوژن کبدی انگشت قدهای تاسماهی آموز طی ۷ تا ۲۱ روز گرسنگی نسبت به گلیکوژن ماهیچه، محتوای چربی و پروتئینی کاهش معناداری را نشان داد (Gao et al., 2004). ظاهراً در تاسماهیان کبد طی دوره‌های گرسنگی نسبت به بافت ماهیچه آسیب-پذیرتر است (Xiao et al., 2011).

اندازه‌گیری سطح گلوکز خون یکی از شاخص‌های فیزیولوژیک در موجودات گرسنه است (McCue, 2010). طبق مطالعه صورت گرفته توسط Furné و همکاران (۲۰۱۲) روی تاسماهی آدریاتیک *Acipenser naccarii* سطوح گلیکوژن کبدی و گلوکز پلاسما بعد از ۷۲ روز گرسنگی کاهش یافت. بسیج چشمگیر گلوکز در تاسماهیان با اوج فعالیت آنزیم‌های هگزوکیناز^۷ و پیرووات کیناز^۸ همراه است. کاهش فعالیت در آنزیم‌های یاد شده با تثبیت هایپوگلاسمی و سطوح پایین گلیکوژن کبدی

^۶ Hepatosomatic index

^۷ Hexokinase

^۸ Pyruvat kinase

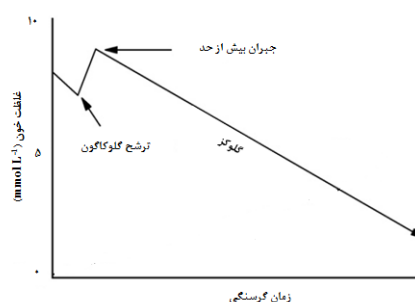
^۹ Glycogenolysis

اگرچه سطح گلوکز خون بین گونه‌ها متفاوت است اما در طول زمان، افت شدید گلوکز (مثلاً کاهش بیش از ۵۰ درصدی گلوکز خون) رخ نمی‌دهد؛ چون تبدیل شدن ذخایر به گلوکز به صورت مستقیم به مقدار گلوکز موجود در خون بستگی دارد. این راه‌کار برای نگهداری انرژی سیستم عصبی و به خصوص در گونه‌هایی که در معرض دوره‌های گرسنگی بلند مدت هستند، بسیار مهم است (Suarez and Mommsen, 1987).

اثرات محرومیت و محدودیت غذایی بر متابولیسم چربی
چربی‌ها دارای مزیت‌های زیادی به عنوان سوخت فیزیولوژیک یا منبع اولیه انرژی سلولی در طول دوره محرومیت غذایی هستند. برای مثال می‌توانند در بافت‌های اختصاصی ذخیره کننده چربی که محتوای آب کم و دانسیته انرژی بالایی هستند، ذخیره شوند. این بافت‌ها نیازهای متابولیک نسبتاً کمی دارند. با توجه به این‌که ماهی ذخایر چربی خود را در کبد، محوطه شکمی و یا حتی زیر پوست ذخیره می‌کند، به نظر می‌رسد که آنالیز ترکیب شیمیایی کل لاشه نسبت به استفاده صرف از ماهیچه از دقت بالاتری برخوردار باشد (Falahatkar, 2012).

گروهی از ماهی‌ها از جمله قزل آلا معمولاً قسمت اعظم چربی را در کبد و احشای داخلی ذخیره می‌کنند و این چربی در اثر محرومیت غذایی به منظور تأمین انرژی خیلی سریع شکسته شده و موجب افزایش سطح اسیدهای چرب آزاد پلاسما می‌شود (Ince and Thorpe, 1976; Legar, 1981; Jezierska et al., 1982). با افزایش طول دوره گرسنگی، اکسیداسیون اسیدهای چرب در کبد افزایش می‌یابد و در کنار آن تولید استواستات و تری‌هیدروکسی بوتیرات نیز بیشتر می‌شود که به عنوان سوخت در این شرایط مورد استفاده قرار می‌گیرند. قبل از آزاد شدن انرژی از چربی، مولکول تری‌گلیسرید در فرآیند هیدرولیز به گلیسرول و سه مولکول اسید چرب تجزیه می‌شود. این واکنش لیپولیز نامیده می‌شود. با گذر جاندار از حالت سیری به گرسنگی، گلوکز به دست آمده از مواد غذایی کمتر شده و گلیکوژن کبدی

افزایش در فرآیند گلوکونئوژنز ممکن است به صورت جزئی در ارتباط با تغییر در هورمون‌های تنظیم کننده گلوکز مانند انسولین، گلوکاگون و یا تغییر در حساسیت سلول‌های کبدی به این هورمون‌ها باشد (Pereira et al., 1995). انسولین یک هورمون آنابولیک است که جذب گلوکز در کبد و ماهیچه را القا می‌کند (Machado et al., 1988). طی ۴ هفته گرسنگی در تاسماهی ایرانی، انسولین بدون کاهش معنادار در سطح گلوکز خون، کاهش پیدا کرد (Yarmohammadi et al., 2013). اگرچه کاهش در سطوح انسولین معنادار نبوده اما این کاهش می‌تواند بسیج پروتئین عضلانی و افزایش در اسیدهای آمینه پلاسما را تسریع کند (Iuni and Yokote, 1974) و این موضوع را مورد تأیید قرار می‌دهد که تاسماهیان در اوزان بالا با توجه به استفاده از فرآیند گلوکونئوژنز، قادر به حفظ قند خون خود طی دوره‌های محرومیت غذایی هستند. کاهش در سطح انسولین به طور غیر مستقیم منجر به گلوکونئوژنز می‌گردد و همچنین گلوکاگون بازیابی گلوکز خون را با مصرف گلیکوژن ذخیره شده در کبد تا سطوح قبل از گرسنگی تسهیل می‌کند (شکل ۲). در واقع، پاسخ رایج به کاهش گلوکز، ترشح گلوکاگون از پانکراس است که در بازیابی گلوکز خون به سطح قبل از گرسنگی نقش دارد (McCue, 2010). بازیابی گلوکز به سطحی بالاتر از سطح قبل از گرسنگی تحت عنوان جبران بیش از حد شناخته می‌شود که در شکل ۲ مشخص شده است.



شکل ۲: پاسخ ایده‌آل گلوکز در گردش خون به گرسنگی. قسمتی که ترشح گلوکاگون رخ داده است، نشان دهنده جبران بیش از حد گلوکز خون است (McCue, 2010).

چربی‌ها وارد گردش خون می‌گردند. این اسیدهای چرب وارد چرخه اسید سیتریک شده و تولید انرژی می‌کنند (Palmegiano *et al.*, 1993). در اثر این فرآیند تولید کلسترول نیز صورت می‌پذیرد (Palmegiano *et al.*, 1993). بر اساس مطالعه صورت گرفته توسط Ashouri و همکاران (۲۰۱۴) بعد از ۸ روز گرسنگی کلسترول خون افزایش پیدا کرد. احتمالاً کاتابولیسم ذخایر چربی و لیپوپروتئین‌ها برای تأمین اسید چرب پلاسما و ناتوانی در مصرف کلسترول در سنتز اسیدهای صفا یا هورمون‌های تیروئیدی (Larsson and Lewander, 1973) مهم‌ترین دلایل برای افزایش چشمگیر سطوح کلسترول با افزایش دوره گرسنگی است.

۲۸ روز گرسنگی منجر به کاهش محتوای چربی کبد در تاسماهی چینی گردید اما چربی عضله‌ای طی ۷ روز افزایش پیدا کرد. این امر نشان می‌دهد که تاسماهی چینی استفاده از چربی کبدی را به چربی عضله‌ای ترجیح می‌دهد (Liu *et al.*, 2011). به عبارت دیگر، بافت کبد قابلیت بالاتری برای مصرف دارند. استفاده بیشتر از چربی کبدی برای تأمین انرژی در تاسماهی آدریاتیک در مقایسه با قزل آلا ثبت شده است. این نتیجه با توجه به محتوای چربی کبدی بیشتر تاسماهی و کاهش معنادار آن در طول ۷۲ روز گرسنگی به دست آمده است (Furné *et al.*, 2012). این امر نشان می‌دهد که استفاده از چربی کبدی به عنوان منبع انرژی در طول دوره‌های محرومیت و محدودیت غذایی بستگی به گونه، بافت‌های ذخیره کننده چربی و راه‌کار دنبال شده در بسیج ذخایر دیگر مانند کربوهیدرات دارد (Furné *et al.*, 2012). در مطالعه Xiao و همکاران (۲۰۱۱) محتوای چربی بدن بعد از ۱۲ روز گرسنگی کاهش معناداری را نشان داد. نتایج مشابهی نیز در تاسماهی امور گزارش شده است (Gao *et al.*, 2004). کمتر بودن محتوای چربی پس از گرسنگی به تخلیه ذخایر چربی به خصوص از بافت کبد و امعاء و احشاء مربوط می‌باشد. همانند HSI، شاخص احشایی (VSI¹¹) نیز نقش کلیدی ذخایر کبدی و احشایی را به

مورد استفاده قرار می‌گیرد. بعد از کاهش ذخایر گلیکوژنی، گلوکز پلاسما کاهش خواهد یافت. به دنبال کاهش گلوکز، آبی نفرین و گلوکاگون آزاد و منجر به تسریع فرآیند گلوکونئوز و لیپولیز می‌گردند. این فرآیندها در بسیج ذخایر در دسترس چربی خصوصاً تری‌گلیسرید نقش بسیار مهمی دارند (Larsson and Lewander, 1973). طبق مطالعه انجام شده روی تاسماهی سفید، بعد از دو هفته گرسنگی، کاهش شدیدی در مقدار تری‌گلیسرید (۸۰٪) مشاهده شد که منعکس کننده فقدان چربی غذایی در دسترس است (Hung *et al.*, 1997). در مطالعه Yarmohammadi و همکاران (۲۰۱۲) روی تاسماهی ایرانی سطوح چربی کل و تری‌گلیسرید پلاسما افزایش پیدا کرد. این افزایش نقش آن‌ها را به عنوان مواد ترجیحی جهت بسیج در تاسماهی ایرانی نشان می‌دهد. کاهش تری‌گلیسرید در فیل ماهی (Falahatkar, 2012) و عدم تغییر در تاسماهی آدریاتیک (Furné *et al.*, 2012) و تاسماهی سیبری (Ashouri *et al.*, 2014) مشاهده شده است. وجود نتایج متفاوت احتمالاً به گونه، و فیزیولوژی و شدت استفاده از ذخیره چربی در تأمین نیازهای زیست شناختی در دوران گرسنگی مربوط می‌شود (Love, 1980; Weatherley and Gill, 1981). کاتابولیسم تری‌گلیسرید می‌تواند استفاده از استیل کوای حاصل از سنتز اجسام کتونی در کبد تاسماهیان را تقویت کند که با فعالیت بالای بتا هیدروکسی بوتیرات دهیدروژناز (β -OHBDH) حمایت می‌شود. فعالیت بالای β -OHBDH ظرفیت بالای سنتز اجسام کتونی در کبد تاسماهیان را نسبت ماهیان استخوانی از جمله قزل آلا رنگین کمان نشان می‌دهد (Furné *et al.*, 2012) و در طول دوره گرسنگی پایدار باقی می‌ماند. از طرفی به نظر می‌رسد که افزایش در فعالیت ۳-هیدروکسیل-کوآنزیم A- دهیدروژناز و مقادیر تری‌گلیسرید کبد و کاهش در سطح تری‌گلیسرید پلاسما منجر به افزایش متابولیسم چربی در طول گرسنگی شود (Polakof *et al.*, 2007). اسیدهای چرب آزاد شده در اثر لیپولیز

¹¹ Viscera somatic index

¹⁰ β -hydroxybutyrate dehydrogenase

اثرات محرومیت و محدودیت غذایی بر متابولیسم پروتئین

در ماهیان استفاده از گلیکوژن، لیپید و پروتئین برای به دست آوردن انرژی در طول گرسنگی با توجه به گونه، دوره محرومیت غذایی و ترکیب غذایی قبل از گرسنگی متغیر است (Hilton, 1982). بسیاری از محققین، پروتئین را آخرین سوخت در دوران گرسنگی معرفی می‌کنند (Black and Love, 1986; Hervant *et al.*, 2001; Caloin, 2004) و به نظر می‌رسد که تعویض سوخت فیزیولوژیک از کاتابولیسم چربی به سمت کاتابولیسم پروتئین فقط زمانی رخ می‌دهد که سطح چربی در بدن موجود به آستانه بحرانی برسد. همانطور که ذخایر لیپیدی تخلیه می‌گردد، اسیدهای آمینه توسط پروتئولیز از بافت‌های بدن آزاد می‌شوند که یکی از مهم‌ترین منابع انرژی هستند (Navarro and Gutierrez, 1995). در مطالعه ۸ هفته‌ای شیروان و همکاران (۱۳۹۲) روی تاسماهی سبیری، بعد از اعمال گرسنگی دامنه تغییرات محتوای پروتئین بدن نسبت به چربی کمتر بود و به این نتیجه رسیدند که اولین ذخیره بافتی مصرف شده در طول دوران کمبود غذایی، محتوای چربی و سپس منابع پروتئینی است. این نتیجه در تاسماهی سفید نیز گزارش شده است (Hung *et al.*, 1997). تغییر دامنه کمتر پروتئین نسبت به چربی در تاسماهی چینی و تاسماهی آدریاتیک گرسنه هم گزارش شده است (Xiao *et al.*, 2011; Furné *et al.*, 2012). اگرچه در تاسماهی روسی بعد از ۸ هفته محرومیت و محدودیت غذایی منابع پروتئینی در راه تأمین انرژی بدن به مصرف نرسیده است (علیزاده افشار و همکاران، ۱۳۹۳). ماهیچه‌های اسکلتی نماینده منبع عظیم پروتئین هستند و اسیدهای آمینه در طول گرسنگی ابتدا از عضله سفید در ماهی بسیج می‌شوند (Love, 1970; Lowery and Somero, 1990). طبق مطالعه Falahatkar (۲۰۱۲) روی فیل ماهی، عدم تغییر در پروتئین عضلات طی دوره-های گرسنگی گزارش شده است. این امر نشان می‌دهد که کبد و امعاء و احشاء نسبت به عضلات که اساساً عضلات

عنوان منبع انرژی جهت استفاده در طول دوره‌های گرسنگی نشان می‌دهد. با توجه به این که یکی از جایگاه‌های اصلی برای ذخیره چربی اندام‌های احشایی است، بنابراین کاهش در VSI طبیعی به نظر می‌رسد (Jeziarska *et al.*, 1982). از آنجایی که تاسماهی سبیری از ذخایر چربی موجود در کبد و اندام‌های احشایی بعد از ذخایر کربوهیدراتی استفاده می‌کند، کاهش چربی احشایی و VSI اتفاق خواهد افتاد (Ashouri *et al.*, 2013). طبق مطالعه صورت گرفته روی تاسماهی آمور، گلیکوژن کبد و ماهیچه اساساً در هفته اول کاهش پیدا کرد اما محتوای چربی و پروتئین به ترتیب در هفته‌های دوم و سوم کاهش یافت که بازگو کننده این امر است که تاسماهیان جوان انرژی را به ترتیب از گلیکوژن، چربی و پروتئین بسیج کرده و مورد استفاده قرار می‌دهند (Gao *et al.*, 2004). چربی عضله در فیل ماهی طی دوره‌های مختلف محرومیت و محدودیت غذایی کاهش پیدا کرد که بیشترین کاهش در ماهیان گرسنه به مدت ۶ هفته گزارش شد. در طول گرسنگی، چربی ذخیره شده نسبت به پروتئین بیشتر تحت تأثیر قرار می‌گیرد (Falahatkar, 2012). کاهش در محتوای چربی بدن بیشترین اثر خود را در کاهش وزن به دست آمده نشان خواهد داد. کاهش دفعات غذایی در ماهی استرلیاد *Acipenser ruthenus* منجر به کاهش محتوای چربی بدن شد. احتمالاً در دفعات غذایی پایین به دلیل این که ماهی قادر نیست کل غذای دریافتی را هضم و جذب کند به ناچار انرژی مورد نیاز بدن را از منابع ذخیره‌ای بدن تأمین می‌کند (کوچکی و همکاران، ۱۳۹۴). محدودیت غذایی در تاسماهی سبیری کاهش معناداری در شاخص احشایی نشان نداد (شیروان و همکاران، ۱۳۹۲). به نظر می‌رسد که غذای دریافت شده جهت انجام متابولیسم پایه مورد استفاده قرار گرفته و محدودیت در مصرف غذا با کمک ذخایر کبدی جبران شده است و ذخایر احشایی حفظ شده‌اند (شیروان و همکاران، ۱۳۹۲). این موضوع استفاده از ذخایر چربی را به عنوان اولویت دوم بعد از گلیکوژن کبدی جهت تأمین انرژی تأیید می‌کند (Gao *et al.*, 2004).

طول گرسنگی استفاده می‌شود (Matthews, 2005). افزایش در مقادیر پروتئین کل در مطالعه Ashouri و همکاران (۲۰۱۳) در تاسماهی سیبری گزارش شده است. افزایش در سطوح پروتئین کل بعد از دوره‌های گرسنگی ممکن است به دلیل پروتئولیز عضلات باشد. در مطالعات Hung و همکاران (۱۹۹۷) و Furné و همکاران (۲۰۱۲) بعد از ۱۰ هفته محرومیت غذایی، تغییرات معناداری در سطح پروتئین کل در مقایسه با ماهیانی که به طور مداوم تغذیه شده بودند، مشاهده نشد. اسیدهای آمینه خون حاصل از پروتئولیز بافت‌ها به بافت‌های گلوکونئوژنیک انتقال می‌یابند تا سطح قند خون را حفظ کنند (Navarro and Gutiérrez, 1995). روند گلوکونئوژن اهمیت زیادی دارد زیرا برخی از نسوج و سلول‌ها از جمله سیستم عصبی مرکزی و گلبول‌های قرمز به تأمین مداوم گلوکز وابسته‌اند. گرسنگی منجر به افزایش معنادار در آنزیم‌های کبدی (آلانین آمینوترانسفراز و آسپارات آمینوترانسفراز) تاسماهی ایرانی می‌شود (یارمحمدی و همکاران، ۱۳۹۴). افزایش غلظت آنزیم‌های کبدی در خون می‌تواند به دلیل تحت تأثیر واقع شدن کبد طی دوره محرومیت غذایی باشد. با توجه به ثابت ماندن گلوکز پلاسما طی دوره‌های محرومیت غذایی، به نظر می‌رسد که آنزیم‌های کبدی در بچه تاسماهیان ایرانی در ثابت نگهداشتن قند خون نقش مهمی را ایفا می‌کنند. آنزیم‌های کبدی نقش مهمی در متابولیسم اسیدهای آمینه و هموستازی گلوکز دارند (یارمحمدی و همکاران، ۱۳۹۴). هنگام گرسنگی‌های طولانی، این آنزیم‌ها در کبد می‌توانند گروه آمینی در اسیدهای آمینه را حذف کنند و اسکلت کربنی باقی‌مانده در مسیر تولید گلوکز استفاده شود. در حالت گرسنگی و کاهش گلوکز خون باید چنین تصور کرد که گلوکز موجود در خون برای تأمین نیاز بافت‌های وابسته به مصرف و اکسیداسیون گلوکز، مورد استفاده قرار می‌گیرد (Lehninger, 1975; Weatherly and Gill, 1987). بنا به همین دلیل، تأمین کربوهیدرات از بافت چربی به صورت گلیسرول با اهمیت است زیرا در حالت گرسنگی، موجود زنده می‌تواند به کمک این روش

سفید است به بسیج مواد مغذی حساسیت بیشتری را نشان می‌دهند. با توجه به عدم تغییر محتوای پروتئینی تاسماهی چینی بعد از ۲۸ روز گرسنگی، گزارش شد که چربی و گلیکوژن مواد ترجیحی بهتری نسبت به بسیج پروتئین در طول گرسنگی هستند (Liu et al., 2011). کاتابولیسم پروتئین ناشی از گرسنگی با متغیرهایی مانند محتوای پروتئینی بافت‌ها و نرخ افزایشی ترشح نیتروژن قابل مطالعه است (Shimeno et al., 1997; Foster and Moon, 1991). کاهش پروتئین لاشه در تاسماهی سفید بعد از ۱۰ هفته گرسنگی بسیار کمتر (۰.۹٪) از محتوای لیپیدی (۰.۸۴٪) گزارش شده است که حفاظت از پروتئین عضلات نسبت به چربی را تایید می‌کند. الگوی کاهش پروتئین و چربی امعا و احشا نیز مشابه عضلات گزارش شده است (Hung et al., 1997). به طور کلی به نظر می‌رسد در طول دوره‌های محرومیت غذایی، تاسماهیان از منابع پروتئین به عنوان سومین ذخیره انرژی بعد از گلیکوژن و چربی استفاده می‌کنند (Hung et al., 1997). متابولیت‌های پروتئینی در گردش، سطوح آنزیم‌های بافتی و کاهش در میزان پروتئین پلاسما ممکن است اثراتی بر وضعیت فیزیولوژیک ماهی داشته باشد و منجر به سرکوب ایمنی بدن گردد. به طور کلی گرسنگی اثرات کمی بر پروتئین کبدی دارد که می‌تواند مربوط به ماهیت نقش حیاتی آن در بدن موجود باشد (Moon et al., 1983). Navarro و Gutiérrez (۱۹۹۵) بیان کردند که تمایل به کاهش پروتئین کل پلاسما در طول گرسنگی وجود دارد و تغییراتی در میزان فعالیت آنزیم‌های مرتبط با سوخت و ساز پروتئین روی می‌دهد (Ogunji et al., 2008). با این وجود، برخی ماهی‌ها در دوران محرومیت غذایی از پروتئین ماهیچه به عنوان منبع اصلی انرژی بهره می‌برند و ذخایر گلیکوژنی خود را از طریق گلوکونئوژن حفظ می‌کنند (Stimpson, 1965). در بین اسیدهای آمینه، آلانین و گلوتامین به میزان بیشتری در فرآیند گلوکونئوژن مصرف می‌شوند (McCue, 2010). با توجه به نقش مرکزی این دو اسید آمینه در گلوکونئوژن، سطوح در گردش آن‌ها اغلب برای رصد فعالیت گلوکونئوژنیک در

در کنار گلوکونوژنز از مواد پروتئینی، گلوکز مورد نیاز را برای فرآیندهای حیاتی خود تأمین کند.

نتیجه گیری

نتایج مطالعات مختلف صورت گرفته روی تاسماهیان نشان می‌دهد که در طول دوره‌های محرومیت و محدودیت غذایی پاسخ انطباقی متابولیک قابل توجهی توسط این ماهیان بروز می‌کند. در این میان، کبد تغییرات متابولیک چشمگیری را نشان می‌دهد در حالی که این تغییرات در عضلات بسیار ناچیز است. گرسنگی ماهیان را ناگزیر به انجام فرآیندهای کاتابولیک می‌کند تا انرژی مورد نیاز برای متابولیسم پایه را فراهم کنند. در این بین، نوسانات هورمون رشد در تحریک فرآیندهای کاتابولیک جهت تأمین انرژی می‌تواند در تاسماهیان مد نظر قرار گیرد. افزایش اطلاعات در رابطه با سطوح انسولین، گلوکاگون و هورمون‌های تیروئیدی در بررسی روند فیزیولوژیک طی دوره‌های محرومیت و محدودیت غذایی می‌تواند نتایج مطالعات در مورد ترکیب شیمیایی بدن و همچنین ترکیبات بیوشیمیایی خون را از نظر فیزیولوژیک تکمیل نماید.

محرومیت و محدودیت غذایی کوتاه و بلند مدت که ممکن است ماهی در شرایط طبیعی (مهاجرت، تولید مثل، کمبود غذا) و پرورشی (حمل و نقل، کاهش کیفیت آب، کنترل شیوع بیماری) با آن روبرو گردد، اثرات منفی و برگشت ناپذیری روی این خانواده ندارد. به عبارت دیگر با توجه به قدمت طولانی مدت تاسماهیان، به نظر می‌رسد که تنظیم نرخ متابولیک با استفاده از ذخایر انرژی همراه با کاهش متابولیسم پایه به صورت مطلوبی در این ماهیان انجام می‌پذیرد. این گزارشات ممکن است موقعیت تاسماهیان را در استفاده از متابولیت‌های ذخیره شده به عنوان حد واسط ماهیان غضروفی و ماهیان استخوانی در طول دوره محرومیت غذایی منعکس کند.

توصیه ترویجی

با توجه به کاهش پیوسته سهم تاسماهیان از تولید جهانی ماهی، تکنیک‌های پرورش آن‌ها حائز اهمیت می‌باشد. طی دوره‌های پرورش، غذا بخش اعظم هزینه‌ها را به خود اختصاص می‌دهد، همین امر اهمیت مدیریت تغذیه در پرورش تاسماهیان را طی دوره‌های بلند مدت آشکار می‌کند. محرومیت و محدودیت غذایی بلند مدت یا کوتاه مدت از راه کارهای مؤثر در پرورش بهینه تاسماهیان است که باید با توجه به هدف پرورش دهنده (رشد بهینه، بهبود کیفیت آب، کاهش هزینه‌های مزرعه و مقابله با بیماری) اعمال گردد؛ زیرا اثربخشی راه کارهای تغذیه‌ای بستگی زیادی به اندازه ماهی، فیزیولوژی گونه، شدت و طول دوره اعمال راه کارهای تغذیه‌ای دارد و نتایج متفاوتی را می‌تواند در پی داشته باشد. اگرچه هدف دستیابی به رشد بهینه همراه با کاهش هزینه‌ها می‌باشد اما این راهکارها نباید در عملکرد طبیعی موجود اختلال ایجاد کرده و منجر به آسیب موجود پرورشی گردند. لذا به پرورش دهندگان توصیه می‌گردد که در اعمال دوره‌های محرومیت و محدودیت غذایی به مکانیسم‌های رفتاری و فیزیولوژیک تاسماهیان توجه ویژه‌ای داشته باشند و غذادهی را تحت شرایط کنترل شده با توجه به گونه پرورشی اجرا کنند تا در سایه آن کاهش هزینه‌های اقتصادی، آلودگی زیست محیطی و همچنین ارتقاء کیفیت محصول نهایی حاصل گردد.

منابع:

- جعفری، ن، ۱۳۹۶. اثر استراتژی‌های مختلف غذایی بر عملکرد رشد، شاخص‌های هماتولوژیک و بیوشیمیایی تاسماهی سیبری *Acipenser baerii* (Brandt, 1869) در اندازه‌های مختلف. پایان نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه گیلان.
- جعفریان، ح، ۱۳۸۷. توسعه آبی‌پروری پایدار با استفاده از پروبیوتیک‌ها در ایران. مجله شیلات، ۲: ۴۷-۵۶.
- شیروان، س، فلاحتکار، ب، علاف نویریان، ح، و عباسعلیزاده، ع، ۱۳۹۲. تأثیر اعمال دوره طولانی

- to short-term food deprivation. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 12: 41-52.
- Ashouri, G., Yavari, V., Bahmani, M., Yazdani, M., Kazemi, R., Morshedi, V. and Fatollahi, M., 2013. The effect of short-term starvation on some physiological and morphological parameters in juvenile Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* (Actinopterygii: Acipenseriformes: Acipenseridae). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 43: 145-150.
- Azevedo, P.A., Cho, C. Y., Leeson, S. and Bureau, D. P., 1998. Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Living Resources*, 11: 227-238.
- Babaei, S., Abedian Kenari, A., Hedayati, M., Yazdani Sadati, M. and Méton, I., 2016. Effect of diet composition on growth performance, hepatic metabolism and antioxidant activities in Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869) submitted to starvation and refeeding. *Fish Physiology and Biochemistry*, 49: 1509-1520.
- Bines, J., 1999. Starvation and Fasting. In: Sadler, M.J., Strain, J.J. and Caballero, B., (ed). *Encyclopedia of Human Nutrition*, Academic press, New York, pp1779-1786.
- Black, D. and Love, R.M., 1986. The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *Journal of Comparative Physiology*, 156B: 469-479.
- Cacho, O. J., Hatch, U. and Kinnucan, H., 1990. Bioeconomic analysis of fish growth: effects of dietary protein and ration size. *Aquaculture*, 88: 223-238.
- Caloin, M., 2004. Modeling of lipid and protein depletion during total starvation. *American Journal of Physiology*, 287: 790-798.
- Caruso, G., Denaro, M.G., Caruso, R., Mancari, F., Genovese, L. and Maricchiolo, G., 2011. Response to short term starvation of growth, haematological, biochemical and non-specific immune parameters in
- مدت گرسنگی و محدودیت غذایی بر عملکرد رشد و ترکیب بدن در بچه تاسماهی سیبری (*Acipenser baerii*). *مجله علمی شیلات ایران*، ۲۲: ۱۰۲-۹۱.
- علیزاده افشار، م.، خارا، ح. و فلاحتکار، ب.، ۱۳۹۳. اثرات گرسنگی و استراتژی تغذیه‌ای بر عملکرد رشد و ترکیب لاشه تاسماهی روسی (*Acipenser gueldenstaedtii*). *مجله آبیان و شیلات*، ۵: ۶۳-۵۳.
- فلاحتکار، ب.، ۱۳۹۴. تغذیه و جیره نویسی آبیان. مؤسسه آموزش عالی علمی کاربردی جهاد کشاورزی، ۳۳۴ ص.
- فلاحتکار، ب. و عفت پناه، ا.، ۱۳۹۵. بیولوژی و فیزیولوژی ماهیان خاویاری دریای خزر. انتشارات دانشگاه گیلان، ۲۴۷ ص.
- مرشدی، و.، کوچنین، پ.، بهمنی، م.، یزدانی، م.، پورعلی، ح. و عشوری، ق.، ۱۳۹۰. تغییرات برخی فاکتورهای خونی در طی دوره‌های گرسنگی کوتاه مدت در بچه تاسماهیان سیبری (*Acipenser baerii*) پرورشی. *اکیانوس شناسی*، ۲: ۶۶-۵۹.
- مورای، ر.ک. و گرانب، د.ک. ۱۹۹۶. بیوشیمی هارپر. ترجمه کریم زاده، ح.، رفتاری، ع. و ابطحی، م.، ۱۳۷۷. انتشارات امید، انقلاب- شهر آب، ۴۳۲ ص.
- Abdel-Tawwab, M., Khattab, Y.A., Ahmad, M. H. and Shalaby, A. M., 2006. Compensatory growth, feed utilization, whole-body composition, and hematological changes in starved juvenile Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Journal of Applied Aquaculture*, 18: 17-36.
- Alanärä, A., 1994. The effect of temperature, dietary energy content and reward level on the demand feeding activity of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 126: 349-359.
- Ashouri, G., Yavari, V., Bahmani, M., Yazdani, M., Kazemi, R., Morshedi, V. and Eslamlo K., 2014. Cortisol and its metabolites in juvenile Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* Brandt, 1869 in response

- feeding and starvation on the growth performance of young-of-year (YOY) great sturgeon, *Huso huso*. *Journal of Applied Ichthyology*, 29: 26-30.
- Figueiredo-Garutti, M.L., Navarro, I., Capilla, E., Souza, R.H.S., Moraes, G., Gutiérrez, J. and Vicentini-Paulino, M.L.M., 2002. Metabolic changes in *Brycon cephalus* (Teleostei, Characidae) during post-feeding and fasting. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 132A: 467-476.
- Foster G.D. and Moon, T.W., 1991. Hypometabolism with fasting in the yellow perch (*Perca flavescens*): A study of enzymes, hepatocyte metabolism, and tissue size. *Physiological Zoology*, 64: 259-275.
- Friedrich, M. and Stepanowska, K., 2001. Effect of starvation on nutritive value of carp (*Cyprinus carpio* L.) and selected biochemical components of its blood. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 31: 29-33.
- Furné, M., Morales, A.E., Trenzado, C.E., García-Gallego, M., Hidalgo, M.C., Domezain, A. and Rus, A.S., 2012. The metabolic effects of prolonged starvation and refeeding in sturgeon and rainbow trout. *Journal of Comparative Physiology*, 182B: 63-76.
- Gao, L.J., Chen, L.Q. and Song, B., 2004. Effect of starvation and compensatory growth on feeding, growth and body biochemical composition in *Acipenser schrenckii* juveniles. *Shuichan Xuebao*, 28: 279-284. (In Chinese)
- Gaylord, I.G. and Gatlin, D.M., 2000. Assessment of compensatory growth in channel catfish *Ictalurus punctatus* R. and associated changes in body condition indices. *Journal of the World Aquaculture Society*, 31: 326-336.
- Gillis, T.E. and Ballantyne, J. S., 1996. The effects of starvation on plasma free amino acid and glucose concentrations in lake sturgeon. *Journal of Fish Biology*, 49: 1306-1316.
- Guderley, H., Dutil, J.D. and Pelletier, D., 1996. The physiological status of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the wild and the laboratory: estimates of growth rates under European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and blackspot sea bream (*Pagellus bogaraveo*). *Marine Environmental Research*, 72: 46-52.
- Caruso, G., Maricchiolo, G., Micale, V., Genovese, L., Caruso, R. and Denaro, M.G., (2010). Physiological responses to starvation in the European eel (*Anguilla anguilla*): effects on haematological, biochemical, non-specific immune parameters and skin structures. *Fish Physiology and Biochemistry*, 36: 71-83.
- Chatzifotis, S., Papadaki, M., Despoti, S., Roufidou, C. and Antonopoulou, E., 2011. Effect of starvation and re-feeding on reproductive indices, body weight, plasma metabolites and oxidative enzymes of sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 316: 53-59.
- Chebanov, M. and Billard, R., 2001. The culture of sturgeons in Russia: production of juveniles for stocking and meat for human consumption. *Aquatic Living Resources*, 14: 375-381.
- Davies, O.A., Inko-Tariah, M.B. and Amachree, D., 2006. Growth response and survival of *Heterobranchus longifilis* fingerlings fed at different feeding frequencies. *African Journal of Biotechnology*, 5: 778-780.
- Davis, K.B. and Gaylord, T.G., 2011. Effect of fasting on body composition and responses to stress in sunshine bass. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 158A, 30-36.
- Eroldoğan, O., Kumlu, M., Kiris, G. and Sezer, B., 2006. Compensatory growth response of *Sparus aurata* following different starvation and refeeding protocols. *Aquaculture Nutrition*, 12: 203-210.
- Falahatkar, B., 2012. The metabolic effects of feeding and fasting in beluga *Huso huso*. *Marine Environmental Research*, 82: 69-75.
- Falahatkar, B., Abbasalizadeh, A., Toloui, M.H. and Jafarzadeh, A., 2009. Compensatory growth following food deprivation in great sturgeon. Paoer presented at 6 th Symposium on Sturgeon, Wuhan, China, 241-243, October 2009.
- Falahatkar, B., Akhavan, S., Efatpanah, I. and Meknatkhah, B., 2013. Effect of winter

- anguilla* L. Comparative Biochemistry and Physiology, 44A: 367-374.
- Legar, C., 1981. Effect of prolonged fasting on lipid and fatty acid composition in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. Aquaculture, 25: 195-206.
- Lehninger, A., 1975. Biochemistry, Worth Publishers. New York, 176 p.
- Le Maho, Y., Van Kha, H.V., Koubi, H., Dewasmes, G., Girard, J., Ferre, P. and Cagnard, M. 1981. Body composition, energy expenditure, and plasma metabolites in long-term fasting geese. American Journal of Physiology, 241: 342-354.
- Lendvai, A.Z., Barta, Z., Liker, A. and Bokony, V., 2004. The effect of energy resources on social foraging: hungry sparrows scrounge more. Proceedings of the Royal Society of London, 271B: 2467-2472.
- Liu, W., Wei, Q.W., Wen, H., Jiang, M., Wu, F. and Shi, Y., 2011. Compensatory growth in juvenile Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*): effects of starvation and subsequent feeding on growth and body composition. Journal of Applied Ichthyology, 27: 749-754.
- Love, R. M., 1970. Depletion. In: Love, R. M., (ed). The Chemical Biology of Fishes. Academic Press. New York, 547 p.
- Love, R. M., 1980. The Chemical Biology of Fishes, Academic Press, London and New York, 943 p.
- Lovell, T., 1998. Nutrition and feeding of fish. Kluwer Academic Publishers, Norwell, Massachusetts, 267 p.
- Lowery, M.S. and Somero, G.N., 1990. Starvation effects on protein synthesis in red and white muscle of the barred sand bass, *Paralabrax nebulifer*. Physiological Zoology, 63: 630-648.
- Machado, C.R., Garofalo, M.A.R., Roselino, J.E S., Kettelhut, I.C. and Migliorini, R.H., 1988. Effects of starvation, refeeding, and insulin on energy-linked metabolic processes in catfish (*Rhamdia hilarii*) adapted to a carbohydrate-rich diet. General and Comparative Endocrinology, 71: 429-437.
- field conditions. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53: 550-557.
- Hervant, F., Meathieu, J. and Durand, J., 2001. Behavioural, physiological and metabolic responses to long-term starvation and refeeding in a blind cave-dwelling (*Proteus anguinus*) and a surface-dwelling (*Euproctus asper*) salamander. Journal of Experimental Biology, 204: 269-281.
- Hilton, J.W., 1982. The effect of pre-fasting diet and water temperature on liver glycogen and liver weight in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, during fasting. Journal of Fish Biology, 20: 69-78.
- Hornick, J.L., Van Eenaeme, C., Gérard, O., Dufresne, I. and Istasse, L., 2000. Mechanisms of reduced and compensatory growth. Domestic Animal Endocrinology, 19: 121-132.
- Hung, S.S., Liu, W., Li, H., Storebakken, T. and Cui, Y., 1997. Effect of starvation on some morphological and biochemical parameters in white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. Aquaculture, 151: 357-363.
- Ince, B.W. and Thorpe, A., 1976. The effect of starvation and force-feeding on the metabolism of the Northern pike, *Esox lucius* L. Journal of Fish Biology, 8: 79-88.
- Inui, Y. and Yokote, M., 1974. Gluconeogenesis in the eel, 1: Gluconeogenesis in the fasted eel. Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory, 24: 33-45
- Jeziarska, B., Hazel, R.J. and Gerking, S.D., 1982. Lipid mobilization during starvation in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, with attention to fatty acids. Journal of Fish Biology, 21: 681-692.
- Jobling, M., 1980. Effect of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of Plaice, *Pleuronectes platessa* L. Journal of Fish Biology, 17: 325-334.
- Jobling, M., 1994. Fish Bioenergetics. Fish and Fisheries Series. Chapman and Hall, London, 309 p.
- Larsson, A. and Lewander, K. 1973. Metabolic effects of starvation in the eel, *Anguilla*

- Pereira, C., Vijayan, M. M. and Moon, T.W. 1995. In vitro hepatocyte metabolism of alanine and glucose and the response to insulin in fed and fasted rainbow trout. *Journal of Experimental Zoology: Ecological Genetics and Physiology*, 271A: 425-431.
- Pérez-Jiménez, A., Guedes, M. J., Morales, A.E. and Oliva-Teles, A., 2007. Metabolic responses to short starvation and refeeding in *Dicentrarchus labrax*. Effect of dietary composition. *Aquaculture*, 265: 325-335.
- Polakof, S., Ceinos, R.M., Fernández-Durán, B., Míguez, J.M. and Soengas, J.L., 2007. Daily changes in parameters of energy metabolism in brain of rainbow trout: dependence on feeding. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 146A: 265-273.
- Schnaittacher, G., King, W. and Berlinsky, D. L., 2005. The effects of feeding frequency on growth of juvenile Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L. *Aquaculture Research*, 36: 370-377.
- Shoemaker, C.A., Klesius, P.H., Lim, C. and Yildirim, M., 2003. Feed deprivation of channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque), influences organosomatic indices, chemical composition and susceptibility to *Flavobacterium columnare*. *Journal of Fish Diseases*, 26: 553-561.
- Shimeno, S., Shikata, T., Hosokawa, H., Masumoto, T. and Kheyyali, D., 1997. Metabolic response to feeding rates in common carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture*, 151: 371-377.
- Suarez, R.K., Mommsen, T.P., 1987. Gluconeogenesis in teleost fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1869-1882.
- Wang, Y., Cui, Y., Yang, Y.X. and Cai, F.S., 2000. Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* and *O. niloticus*, reared in seawater. *Aquaculture*, 189: 101-108.
- Weatherley, A.H. and Gill, H.S., 1981. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Journal of Fish Biology*, 18: 195-208.
- Matthews, D. E., 2005. Observation of branched-chain amino acid administration in humans. *Journal of Nutrition*, 135: 1580-1584.
- McCarthy, I.D., Carter, C.G. and Houlihan, D.F., 1992. The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Journal of Fish Biology*, 41: 257-263.
- McCue, M. D., 2010. Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 156A, 1-18.
- Méndez, G. and Wieser, W., 1993. Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostie: Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes* 36: 73-81.
- Moon, T.W., 1983. Metabolic reserves and enzyme activities with food deprivation in immature American eels, *Anguilla rostrata* (LeSuer). *Canadian Journal of Zoology*, 61: 802-811.
- Moon, T. W. and Foster, G. D., 1995. Tissue carbohydrate metabolism, gluconeogenesis and hormonal and environmental influences. *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*, 4: 65-100
- Nagy, K.A., Girard, I.A. and Brown, T.K. 1999. Energetic of free-ranging mammals, reptiles. *Annual Review of Nutrition*, 19: 247-277.
- Navarro, I. and Gutiérrez, J., 1995. Fasting and Starvation. In: Hochachka, P.W. and Mommsen, T.P., (ed). *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*, 4: 393-434.
- Ogunji, J., Toor, R. U. A. S., Schulz, C. and Kloas, W., 2008. Growth performance, nutrient utilization of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* fed housefly maggot meal (maggot) diets. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 8: 141-147.
- Palmegiano, G.M., Bianchini, M., Boccignone, M., Forneris, G., Sicuro, B. and Zoccarato, I. 1993. Effects of starvation and meal timing on fatty acid composition in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Rivista Italiana Acquacultura*, 28: 5-11.

2012. Effect of starvation and re-feeding on growth performance and content of plasma lipids, glucose and insulin in cultured juvenile Persian sturgeon (*Acipenser persicus* Borodin, 1897). *Journal of Applied Ichthyology*, 28: 692-696.
- Yarmohammadi, M., Shabani, A., Pourkazemi, M., Soltanloo, H., Imanpour, M.R., Ramezanpour, S. and Jerry, D.R. 2013. Effects of starvation and re-feeding on compensatory growth performance, plasma metabolites and IGF-I gene expression of Persian sturgeon (*Acipenser persicus*, Borodin 1897). *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 12: 465-483.
- Yilmaz, H. A. and Eroldogan, O. T., 2011. Combined effects of cycled starvation and feeding frequency on growth and oxygen consumption of gilthead sea bream, *Sparus aurata*. *Journal of the World Aquaculture Society*, 42: 522-529.
- Weatherly, A.H., Gill, H.S. 1987. *The Biology of Fish Growth*. Academic Press, London, 443 p.
- Wedemeyer, G.A., Barton, B.A. and McLae, D., 1990. Stress and Acclimation. In: Schreck, C.B., Moyle, P.B. (eds). *Methods for Fish Biology*, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 451-489.
- Wing, E.J., Stanko, R.T., Winkelstein, A. and Adibi, S.A., 1983. Fasting-enhanced immune effect or mechanisms in obese subjects. *The American Journal of Medicine*, 75: 91-96.
- Xiao, H., Zhu, X., Shi, X.T., Lu, X.B., Zhang, D.Z., Rao, J. and Jian, J.L., 2011. Compensatory growth and body composition in juvenile Chinese sturgeon *Acipenser sinensis* following temporary food deprivation. *Journal of Applied Ichthyology*, 27: 554-557.
- Yarmohammadi, M., Shabani, A., Pourkazemi, M., Soltanloo, H. and Imanpour, M.R.

The effect of feed deprivation or restriction on growth performance and energy reserves of sturgeons

Jafari N.¹; Falahatkar B.^{1*}

¹Fisheries Department, Faculty of Natural Resources, University of Guilan, Sowmeh Sara, Guilan, Iran

Abstract

Majority of rearing costs are created by food and this topic indicated the importance of feeding management in aquaculture. The aim of the present study was to review the feed deprivation and feed restriction on growth performance and physiologic fuels of sturgeons. Reorganization of metabolic operation is an important strategy to consume energy reserves when food availability is limited. Decreasing in metabolic rate resulted in body mass reduced that is common response to feed deprivation and feed restriction periods. Liver plays an important role compared to viscera and muscles for supplying energy in maintaining basic metabolism. Body reserves of sturgeons mobilized glycogen, lipid and protein, respectively for providing energy. Liver glycogen constitutes first energy reserves in sturgeons and this way supplied the requirement glucose for tissues and cells. As respects glucose have a vital role in body, plasma glucose level controlled by glycogenolysis and gluconeogenesis of non-carbohydrate precursor. Energy reserves levels were fluctuated with species physiology, size, intensity and duration of feed deprivation and feed restriction. Long history of sturgeons led to more resistance against unfavorable conditions and these indicated metabolic adjustment ability during short or long-term starvation. It is required to determine appropriate feeding schedule according to species, fish status, water temperature and rearing condition due to prolonged rearing period, high costs of food and final maturation of sturgeon particular at winter season. The purpose of these strategies are to accesses maximize growth without negative impacts on physiological performance of sturgeons, economizes food costs and helps to improve water quality in controlled conditions.

Keywords: Survival, Physiological fuels, Restricted feeding, Starvation, Feeding management

*Corresponding author: falahatkar@guilan.ac.ir