

转生长激素基因鱼的生物能量学研究进展

李德亮¹ 傅萃长² 胡 炜² 朱作言²

(1. 湖南农业大学动物科学技术学院, 长沙 410128; 2. 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, 武汉 430072)

ADVANCE ON BIOENERGETICS OF GROWTH HORMONE TRANSGENIC FISHES

LI De-Liang¹, FU Cui-Zhang², HU Wei² and ZHU Zuo-Yan²

(1. College of Animal Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128; 2. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词: 生长激素; 转基因鱼; 生物能量学

Key words: Growth hormone; Transgenic fish; Bioenergetics

中图分类号: Q413 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2010)01-0204-06

1985年,世界上第一批转基因鱼的诞生,开辟了鱼类遗传育种的新领域,同时也揭开了转基因鱼研究的序幕^[1]。过去的20余年,转基因鱼研究取得了长足发展。目前,世界上已经有超过35种的鱼用于转基因研究,绝大多数鱼类的转基因研究以培育具有优良生产性状的新品系为目的^[2]。其中,生长激素转基因鱼由于具有生长速度快、饵料转化效率高特点而备受关注。目前,美国食品与药物管理局(FDA)正在对转生长激素基因大西洋鲑鱼(*Salmo salar*)的市场化资格进行最后审查^[3],快速生长转基因鱼有望在转基因动物中率先实现市场化^[2]。

生长激素转基因鱼在受体鱼类体内的过量表达表现出明显的多重效应,除显著提高受体鱼类生长速率外,还对受体鱼类的摄食与消化、排粪与排泄、代谢、生化组成与能量含量及能量收支情况产生了重要的影响。本文着重从上述方面入手,对转生长激素基因鱼生物能量学的研究进展进行综述。

1 转生长激素基因鱼的生长

1.1 非“全鱼”生长激素转基因鱼的生长

非“全鱼”生长激素转基因鱼指转基因的构成元件(调控序列和生长激素编码序列)中至少有一部分来自鱼类以外的其他物种。通过转移此类转基因所获得的转基因

鱼即为非“全鱼”生长激素转基因鱼。部分非“全鱼”生长激素转基因鱼的快速生长效应是令人振奋的。60日龄转入生长激素基因银鲫(*Carassius auratus gibelio* Bloch)的平均体重是对照组的1.82倍^[4]。135日龄转入生长激素基因泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)体重较对照鱼增加3—4.6倍^[5,6]。F₂代转入生长激素基因鲤鱼(*Cyprinus carpio* L.)最大个体体重是对照鱼的8.7倍^[7]。除此之外,尽管其他非“全鱼”生长激素转基因鱼的生长速率或体重增加较对照鱼有一定优势,但一般不超过50%。F₂和F₄代转入生长激素基因红鲤(*Cyprinus carpio* L. red var.)的湿重特定生长率分别比对照鱼高出13%—25%^[8,9]。转虹鳟生长激素基因鲤鱼P₀代个体的平均体重比对照鱼高22%,F₁代杂合个体平均体重比对照鱼高50%^[10,11]。嵌合体转基因沟鲶(*Ictalurus punctatus*)平均体重与对照鱼之间没有显著性差异,尽管其F₁代转基因个体表现出一定的快速生长效应,但其平均体重仅仅高出对照鱼23%—26%^[12]。

1.2 “全鱼”生长激素转基因鱼的生长

“全鱼”生长激素转基因鱼指通过转移构成元件来自鱼类,但又不完全来自于受体鱼类本身的转基因所获得的转基因鱼。转“全鱼”生长激素基因鱼的生长情况根据“全鱼”转基因不同可分为如下4种情况。

收稿日期: 2008-10-27, 修订日期: 2009-06-29

基金项目: 国家973计划(2007CB109205)资助

作者简介: 李德亮(1980—),男,汉族,河南安阳人;博士;主要从事鱼类遗传育种与生理生态学研究。

E-mail: lideliang80@yahoo.com.cn

通讯作者: 朱作言, E-mail: zyzhu@ihb.ac.cn

(1) 转基因调控序列和编码序列均来源于与受体鱼亲缘关系较远的鱼类。这一类转基因鱼主要包括转基因罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)、泥鳅、香鱼(*Plecoglossus altivelis*)、平鲷(*Rhabdosargus sarba*)和印度鲶鱼(*Heteropneustes fossilis*)。转基因罗非鱼在室内和室外生长条件下均表现出明显的快速生长效应(2—4 倍), 但是不同家系之间表现出较大的差异^[13,14]。与对照鱼相比, 转基因泥鳅、香鱼和平鲷的快速生长效应均达到了 2 倍^[15—18], 而生长激素转基因印度鲶鱼的生长速率是对照鱼的 1.6—1.8 倍^[19]。

(2) 转基因调控序列来源于与受体鱼亲缘关系较远的鱼类, 而编码序列则来自于亲缘关系很近的鱼类。这一类的典型代表是转基因大西洋鲑。转基因大西洋鲑的生长速率是对照鱼的 2—6 倍^[20,21]。此外, 转生长激素基因大鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)、克氏鲑(*Oncorhynchus clarkii*)以及虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的平均体重分别是对照鱼的 3—6 倍^[22]。

(3) 转基因调控序列和编码序列均来自于与受体鱼类亲缘关系很近的鱼类。转基因银大麻哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)和红点鲑(*Salvelinus alpinus*)即属于这一类。这一类转基因鱼的快速生长效应较上述几类更加明显, 均达到了 10 倍以上。转基因银大麻哈鱼的平均体重是对照鱼的 11 倍, 最大转基因个体体重是对照鱼的 37 倍^[23]。10 月龄的转基因红点鲑的平均体重是对照鱼的 14 倍^[24]。

(4) 转基因调控序列和编码序列两部分中一部分来自于受体鱼类, 另一部分则来自于受体鱼类以外的其他鱼类。这一类包括转基因黄河鲤和南亚野鲮(*Labeo rohita*)。80 日龄 F_1 代转基因黄河鲤平均体重为对照鱼的 1.6 倍^[25]。转基因野鲮生长速率是对照鱼的 4.0—5.8 倍^[26]。

1.3 “同种”生长激素转基因鱼的生长

“同种”生长激素转基因鱼指通过转移构成元件均来自受体鱼类本身的转基因所获得的转基因鱼。生长激素转基因泥鳅是世界上第一例“同种”转基因鱼, 快速生长效应可谓是惊人的。部分嵌合体转基因鱼的体重是对照鱼的 35 倍。2 月龄超大型转基因个体体重、体长均远远大于 12 月龄的普通泥鳅^[27]。饲养转基因泥鳅到上市规格 (10 g) 仅需 30—50d, 而对普通泥鳅而言, 这一过程则需 6 个月。此外, “同种”转生长激素基因罗非鱼^[28]、野鲮^[29]和团头鲂^[30]的研制也在进行中。

综上所述, 转生长激素基因鱼具有快速生长效应已毋庸置疑。但由于实验鱼种类和品系、转基因、整合位点、拷贝数等因素致使不同生长激素转基因鱼之间生长情况存在较大差异。总体上讲, “全鱼”生长激素转基因的促生长效应较非“全鱼”生长激素转基因有了较大提高,

但似乎“同种”转基因的促生长效应最为明显。

2 转生长激素基因鱼的摄食与消化

2.1 转生长激素基因鱼的摄食量(率)

研究表明, 外源生长激素转基因过量表达, 对受体鱼摄食产生了显著影响, 但研究结果之间存在较大分歧。生长激素转基因鲑科鱼类的摄食率(量)显著高于对照鱼。14—55 g 的转基因大西洋鲑日摄食率分别是对照大西洋鲑的 2.8 倍和 2.2 倍^[21], 转基因银大麻哈鱼平均摄食量是对照鱼的 3.6—6 倍^[31, 32]。转基因贺诺鲁种吴郭鱼(*Oreochromis hornorum*)、红鲤和南亚野鲮中的研究结果正好与在生长激素转基因鲑科鱼类中的研究结果相反。转基因贺诺鲁种吴郭鱼的摄食量是对照鱼的 28%^[33], 转基因红鲤的摄食率也显著低于对照鱼, 表现出少食快长的生理特性^[8]。较对照鱼而言, 转基因南亚野鲮摄食率降低了 33%—50%^[26]。此外, Fu, et al. 研究还发现, 转基因鱼的摄食率还与饲料中蛋白质含量有关。在摄食低蛋白含量(20%)饲料情况下, 转基因红鲤的摄食率显著地高于对照鱼, 而改摄食较高蛋白含量(30%、40%)饲料时, 转基因红鲤与对照鱼摄食率之间并没有显著差异^[34]。

2.2 转生长激素基因鱼的饵料转化效率

数项研究表明, 生长激素转基因显著地改善了受体鱼类的饵料转化效率, 但是改善程度在不同鱼类之间具有较大差异。 F_2 代转基因红鲤和转基因大西洋鲑幼鱼(8—55 g) 饵料转化效率均比对照鱼高约 10%^[35]。转基因黄河鲤和尼罗罗非鱼饵料转化效率较对照鱼提高了约 20%—35%^[36—38]。相比较而言, 外源转基因对银大麻哈鱼、泥鳅和贺诺鲁种吴郭鱼饵料转化效率的改善效果更加明显。1 龄转基因银大麻哈鱼平均饵料转化效率分别是同龄对照鱼及相同体重的 2 龄对照鱼的 3.76 和 1.72 倍^[32]。转基因泥鳅和贺诺鲁种吴郭鱼饵料转化效率也分别较对照鱼提高了 1 倍和 1.9 倍^[27, 33]。尽管如此, 转基因鱼饵料利用效率也受到实验鱼年龄和饵料蛋白组成影响。8 月龄转基因南亚野鲮的饵料转化效率是对照鱼的 2 倍, 但 2 年龄转基因个体与对照个体饵料转化效率之间却没有显著差异^[26]。在摄食低蛋白含量(20%)饲料情况下, 转基因红鲤的饵料转化效率与对照鱼没有显著差异, 而改摄食较高蛋白含量(30%、40%)饲料时, 转基因红鲤的饵料转化效率则较对照鱼高出约 10%^[34]。

2.3 转生长激素基因鱼的消化率

在分别摄食蛋白含量为 20%、30% 和 40% 的饲料时, 转人生长激素基因红鲤的干物质表观消化率均显著地高于对照鱼^[9]。此外, 在摄食蛋白含量较低的(20%)的饲料时, 转基因红鲤的蛋白质和能量消化率也均显著地高于对照鱼^[9]。Rahman, et al. 也报道了类似的结果: 转生长激素基因尼罗罗非鱼的表现蛋白质和能量消化率均高

于对照鱼^[36]。转基因红鲤和尼罗罗非鱼均表现出较强的食物吸收能力。尽管如此,也有研究发现生长激素并没有影响到受体鱼的消化率。如:转生长激素基因大西洋鲑的消化率与对照鱼之间并没有显著差异^[35],转基因银大麻哈鱼的表现蛋白质、能量和有机物质消化率较对照鱼而言也没有明显优势^[39]。以上实验结果的差异可能是多方面的。粪便收集方法、实验鱼种类、大小,水温高低,以及饲料组成的差别都可能是导致上述结果差异的原因^[40,41]。

3 转生长激素基因鱼的排粪与排泄

目前,关于生长激素转基因鱼的排粪和排泄方面的研究还十分有限。已有结果均表明生长激素转基因显著地降低了受体鱼类的氨排泄量,但对受体鱼排粪的影响还存在种属差异。Kobayashi, *et al.*^[38]的研究发现,快速生长转基因尼罗罗非鱼的排氨量仅仅只有对照鱼的 69%。Cui, *et al.*^[8]的研究也证实,生长激素转基因红鲤的排泄能为对照鱼的 55%,但其排粪能则为对照鱼的 1.2 倍。对黄河鲤而言,生长激素转基因对其排粪能和排泄能的作用还受实验鱼体重的影响。138 g 的转基因鱼排粪能和排泄能均显著低于体重相同的对照鱼,但体重均为 208 g 的转基因鱼与对照鱼的排粪能和排泄能之间并没有显著差异^[37]。

4 转生长激素基因鱼的代谢

4.1 标准代谢

生长激素具有促进鱼类蛋白质合成的功能。鱼类蛋白质合成所需氧量至少占基础代谢的 20%^[42]。理论上讲,生长激素过量表达必将导致鱼类蛋白质合成速率加快,从而表现为标准代谢率的升高。研究表明:生长激素转基因导致贺诺鲁种吴郭鱼、大西洋鲑和斑马鱼(*Danio rerio*)标准代谢率升高。转基因贺诺鲁种吴郭鱼、大西洋鲑的标准代谢率分别较相应对照鱼提高 58%和 25%^[43,44]。在斑马鱼中,纯合转基因个体的标准代谢率是对照鱼的 1.4 倍,虽然其杂合个体的标准代谢率略高于对照鱼,但差异并不显著,显示出一定的基因剂量效应^[45]。肌肉中蛋白^[44,46]与红肌含量高^[47]、肠道表面积大^[48-50]等因素可能是导致转基因鱼与对照鱼间标准代谢率差异的生理学基础。尽管如此,Leggatt, *et al.*^[51]和 Gu, *et al.*^[52]研究发现,生长激素转基因并没有对受体鱼标准代谢造成显著影响,转基因银大麻哈鱼和黄河鲤与对照鱼标准代谢之间均没有显著差异。造成研究结果之间差异的原因还有待于进一步的研究。

4.2 日常代谢

普遍一致的观点认为,生长激素基因过量表达显著地提高了鱼类日常代谢率。转基因大西洋鲑幼鱼(8—55g)饱食情况下的日常代谢率分别是对照鱼的 1.54—1.7

倍^[21,53];持续饥饿 24h 或 8 周后,其日常代谢率仍显著地高于对照鱼^[21,54]。转基因大西洋鲑成鱼日常代谢率也较对照鱼提高 21%^[44]。转基因银大麻哈鱼成鱼饥饿 1d 或 4d 后的日常代谢率分别比对照鱼高出 35%和 21%^[55]。然而,就生长激素显著提高受体鱼类日常代谢率的真正原因还不是很清楚。目前主要存在两种观点。一种观点认为,是外源生长激素基因表达引起受体鱼类标准代谢升高所致^[44]。另一种观点则认为,是外源生长激素基因表达导致转基因鱼活动能力、环境适应能力和摄食欲望增强等原因间接造成的,而并非标准代谢差异所致^[51,52,56]。

4.3 活跃代谢

活跃代谢是指鱼在以最大持续游泳速度游泳时的代谢率^[57]。目前,转基因鱼活跃代谢研究仅限于贺诺鲁种吴郭鱼、银大麻哈鱼和大西洋鲑三例。转基因贺诺鲁种吴郭鱼的活跃代谢率与对照鱼之间没有显著差异^[43]。转基因银大麻哈鱼的活跃代谢率显著地低于对照鱼,仅为对照鱼的 90%^[55]。同样是转基因大西洋鲑,一个品系转基因个体活跃代谢率显著地低于对照鱼^[44],而另一品系转基因鱼活跃代谢率却与对照鱼相当^[53]。可见,生长激素转基因对受体鱼类活跃代谢率的影响在不同种类和品系之间存在较大的差异,但造成这种差异的确切生理机制还有待于进一步研究。

5 转生长激素基因鱼的生化组成及能量含量

转基因鱼生化组成是关系到其最终能否走入市场,被消费者所接受的重要因素之一。研究表明,生长激素转基因鱼的蛋白质、脂肪、灰分和含水量均较对照鱼发生了较大的变化,但其能量含量除转基因大西洋鲑外,均与对照鱼无显著差异。转基因鲤鱼肌肉蛋白含量高,脂肪和含水量低,总能量含量与对照鱼无显著差异^[58,59]。转基因贺诺鲁种吴郭鱼肌肉蛋白质含量也高于对照鱼^[33]。F₂ 代转基因红鲤蛋白质含量高于对照鱼,而其干物质、脂肪和能量含量与对照鱼无显著的差异^[8]。F₄ 代转基因红鲤鱼蛋白含量高而脂肪含量低,能量含量与对照鱼无显著差异^[9]。然而,罗非鱼的研究则发现,转基因个体的蛋白质和灰分含量低,含水量高,其脂肪和能量含量与对照鱼无显著差别^[36]。转基因黄河鲤蛋白质和干物质含量显著低于对照鱼,但其灰分、脂肪和能量含量则与对照鱼相似^[37]。不同转基因鱼品系快速生长效应之间的差异可能是造成的上述结果之间差异的原因^[37]。此外,营养状况对转基因鱼的含水量具有一定的影响,而对其他生化组分及能量含量的影响并不明显。Cook, *et al.*^[35,54]分别对饱食和饥饿条件下转基因大西洋鲑躯体生化组分进行分析。结果发现:无论是在饱食情况下还是在饥饿情况下,转基因大西洋鲑的蛋白质、脂肪、干物质、灰分和能量含量均显著低于对照鱼,但转基因个体饱食条件下的含水量显

著高于对照鱼, 而饥饿条件下其含水量则低于对照鱼。尽管如此, Cook, *et al.*^[35]同时也认为, 转基因大西洋鲑幼鱼较对照鱼的生化组成的改变仅仅是暂时的。这是因为转基因大西洋鲑成鱼(3 kg) 的生化组分与对照鱼之间并没有显著差异。因此, 有必要分别对不同生长阶段转基因鱼生化组分进行详细研究以进一步确定生长激素转基因对鱼类生化组成和能量含量的影响。

6 转生长激素基因鱼的能量收支

能量收支式的建立是鱼类能量学模型的基础, 也是鱼类能量学研究的主要内容^[57]。目前, 转基因鱼能量收支研究还很有限, 已有的研究也仅局限于通过建立能量收支方程的方法来探讨生长激素转基因鱼的快速生长机理。Cui, *et al.*^[8]首次通过建立能量收支方程的方式来探讨 F₂ 代转人生长激素基因红鲤的快速生长机理。结果发现, 转基因红鲤通过增加生长能利用, 降低代谢能消耗和排泄能损失的方式来实现其快速生长效应。Fu, *et al.*^[37]建立了转“全鱼”基因黄河鲤的能量收支方程, 并由此确定增加摄食量、提高饵料转化效率和降低排粪能与排泄能是转基因黄河鲤快速生长效应的主要机制。

7 小结与展望

生长激素转基因鱼具有快速生长效应已成为毋庸置疑的事实, 尤其是“同种”生长激素转植基因鱼的快速生长效应更加明显。这种现象的存在为今后开展鱼类转基因育种时转植基因的选择指明了方向。生长激素转基因大大提高了受体鱼类的饵料转化效率, 并且对受体鱼的摄食率、消化率、排粪与排泄、代谢率、生化组成和能量含量产生了重大的影响。

然而, 生物能量学在转生长激素基因鱼中的应用仍比较有限, 已有的研究也主要集中在生长激素转基因鱼的快速生长机制的探讨上, 系统的研究较为缺乏。此外, 由于转植基因种类、整合位置、拷贝数等方面差异致使已有生长激素转基因鱼生物能量学研究结果存在明显的种属和品系特异性。因此, 今后有必要针对不同品系的生长激素转基因鱼开展深入、系统地生物能量学研究, 探索其不同环境因子下的生长、摄食、代谢等情况, 从而用来估算其在野外环境下的生存状况, 最终为其生态风险评估提供重要的参考。

参考文献:

- [1] Zhu Z Y, Li G H, He L, *et al.* Novel gene transfer into the fertilized eggs of goldfish (*Carassius auratus* L. 1758) [J]. *J Appl Ichthyol*, 1985, **1**: 31—34
- [2] Zbikowska H. Fish can be first: advances in fish transgenesis for commercial applications [J]. *Transgenic Res*, 2003, **12**: 379—389
- [3] Niller E. FDA, Researchers consider first transgenic fish [J]. *Nature Biotechnol*, 2000, **18**: 143
- [4] Xu K S, Wei Y Z, Guo L H, *et al.* The effects of growth enhancement of human growth hormone gene transfer and human growth administration on crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1991, **15**: 103—109 [许克圣, 魏彦章, 郭礼和, 等. 转移人生长激素基因和注射人生长激素对促进银鲫生长的研究. 水生生物学报, 1991, **15**: 103—109]
- [5] Zhu Z Y, Xu K S, Li G H, *et al.* Biological effects of human growth hormone gene microinjected into the fertilized eggs of loach *Misgurnus anguillicaudatus* [J]. *Chinese Sci Bull*, 1986, **31**: 988—990
- [6] Zhu Z Y, Xu K S, Xie Y F, *et al.* A model of transgenic fish [J]. *Science in China (Series B)*, 1989, **2**: 147—155
- [7] Zhu Z Y. Growth hormone gene and the transgenic fish [A]. In: You C B, Chen Z Z (Eds.), *Agricultural Biotechnology* [C]. Beijing: China Science and Technology Press. 1992, 106—116
- [8] Cui Z B, Zhu Z Y, Cui Y B, *et al.* Food consumption and energy budget in MThGH-transgenic F₂ red carp (*Cyprinus carpio* L. Red var.) [J]. *Chinese Sci Bull*, 1995, **41**: 591—596
- [9] Fu C, Cui Y, Hung S S O, *et al.* Growth and feed utilization by F₄ human growth hormone transgenic carp fed diets with different protein levels [J]. *J Fish Biol*, 1998, **53**: 115—129
- [10] Zhang P, Hayat M, Joyce C, *et al.* Gene transfer, expression and inheritance of pRSV-rainbow trout-GH cDNA in the common carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus) [J]. *Mol Reprod Dev*, 1990, **25**: 3—13
- [11] Chen T. T, Kight K, Lin C M, *et al.* Expression and inheritance of RSVLTR-rtGH1 complementary DNA in the transgenic common carp, *Cyprinus carpio* [J]. *Mol Mar Biol Biotechnol*, 1993, **2**: 88—95
- [12] Dunham R A, Ramboux A C, Ducan P L, *et al.* Transfer, expression and inheritance of salmonid growth hormone genes in channel catfish, *Ictalurus punctatus*, and effects on performance traits [J]. *Mol Mar Biol Biotechnol*, 1992, **1**: 380—389
- [13] Rahman M A, Mak R, Ayad H, *et al.* Expression of a novel piscine growth hormone gene results in growth enhancement in transgenic tilapia (*Oreochromis niloticus*) [J]. *Transgenic Res*, 1998, **7**: 357—370
- [14] Rahman M A, Maclean N. Growth performance of transgenic tilapia containing an exogenous piscine growth hormone gene [J]. *Aquaculture*, 1999, **173**: 333—346
- [15] Tsai H J, Tseng F S, Liao I C. Electroporation of sperm to introduce foreign DNA into the genome of loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1995, **52**: 776—787
- [16] Tsai H J. Electroporated sperm mediation of a gene transfer system for finfish and shellfish [J]. *Mol Reprod Dev*, 2000, **56**: 281—284
- [17] Cheng C A, Lu K L, Lau E L, *et al.* Growth promotion in Ayu (*Plecoglossus altivelis*) by gene transfer of the rainbow trout growth hormone gene [J]. *Zool Stud*, 2002, **41**: 303—310
- [18] Lu J K, Fu B H, Wu J L, *et al.* Production of transgenic silver sea bream (*Sparus sarba*) by different gene transfer methods [J]. *Mar Biotechnol*, 2002, **4**: 328—337
- [19] Sheela S G, Pandian T J, Mathavan S. Electroporatic transfer, stable integration, and transmission of pZp beta ypGH and pZp beta rtGH in Indian catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) [J]. *Aquac Res*,

- 1999, **30**: 233—248
- [20] Du S J, Gong Z, Fletcher G L, *et al.* Growth enhancement in transgenic Atlantic salmon by the use of an 'all-fish' chimeric growth hormone gene constructs [J]. *Biotechnology*, 1992, **10**: 176—181
- [21] Cook J T, McNiven M A, Sutterlin A M. Metabolic rate of presmolt growth enhanced transgenic Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Aquaculture*, 2000, **188**: 33—45
- [22] Hallerman E M, McLean E, Fleming I A. Effects of growth hormone transgenes on behavior and welfare of aquacultured fishes: a review identifying research needs [J]. *Appl Anim Behav Sci*, 2007, **104**: 265—294
- [23] Devlin R H, Yesaki T Y, Biagi C A, *et al.* Extraordinary salmon growth [J]. *Nature*, 1994, **371**: 209—210
- [24] Pitkanen T I, Krasnov A, Teerijoki H, *et al.* Transfer of growth hormone transgenes into Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) I. Growth response to various GH constructs [J]. *Genet Anal*, 1999, **15**: 91—98
- [25] Wang Y P, Hu W, Wu G, *et al.* Genetic analysis of 'all-fish' growth hormone gene transferred carp (*Cyprinus carpio* L.) and its F₁ generation [J]. *Chinese Sci Bull*, 2001, **46**: 226—229
- [26] Venugopal T, Anathy V, Kirankumar S, *et al.* Growth enhancement and food conversion efficiency of transgenic fish, *Labeo rohita* [J]. *J Exp Zool A*, 2004, **301**: 477—490
- [27] Nam Y K, Noh J K, Cho Y S, *et al.* Dramatically accelerated growth and extraordinary gigantism of transgenic mud loach (*Misgurnus mizolepis*) [J]. *Transgenic Res*, 2001, **10**: 353—362
- [28] Maclean N. Genetically modified fish and their effects on food quality and human health and nutrition [J]. *Trends Food Sci Tech*, 2003, **14**: 242—252
- [29] Rajesh R, Majumdar K C. Transgene integration—an analysis in autotransgenic *Labeo rohita* Hamilton (Pisces: Cyprinidae) [J]. *Fish Physiol Biochem*, 2005, **31**: 282—287
- [30] Fu C, Hu W, Wang Y, *et al.* Developments in transgenic fish in the People's Republic of China [J]. *Rev. Sci. Tech. off. Int. Epiz*, 2005, **24**: 299—307
- [31] Devlin R H, Johnsson J I, Smailus D E, *et al.* Increased ability to compete for food by growth hormone-transgenic coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) [J]. *Aquac Res*, 1999, **30**: 479—482
- [32] Devlin R H, Biagi C A, Yesaki T Y. Growth, viability and genetic characteristics of GH transgenic coho salmon strains [J]. *Aquaculture*, 2004, **236**: 607—632
- [33] Martinez R, Juncal J, Zaldivar C, *et al.* Growth efficiency in transgenic tilapia (*Oreochromis* sp.) carrying a single copy of an homologous cDNA growth hormone [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2000, **267**: 466—472
- [34] Fu C, Cui Y, Hung S S O, *et al.* Growth and feed utilization by F₄ human growth hormone transgenic carp fed diets with different protein levels [J]. *J Fish Biol*, 1998, **53**: 115—129
- [35] Cook J T, McNiven M A, Richardson G F, *et al.* Growth rate, body composition and feed digestibility/conversion of growth enhanced Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Aquaculture*, 2000, **188**: 15—32
- [36] Rahman M A, Ronyai A, Engidaw B Z, *et al.* Growth and nutritional trials of transgenic Nile tilapia containing an exogenous fish growth hormone gene [J]. *J Fish Biol*, 2001, **59**: 62—78
- [37] Fu C, Li D, Hu W, *et al.* Growth and energy budget of F₂ 'all-fish' growth hormone transgenic common carp [J]. *J Fish Biol*, 2007, **70**: 347—361
- [38] Kobayashi S, Alimuddin Morita T, Miwa M, *et al.* Transgenic Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) over-expressing growth hormone show reduced ammonia excretion [J]. *Aquaculture*, 2007, **270**: 427—435
- [39] Oakes J D, Higgs D A, Eales J G, *et al.* Influence of ration level on the growth performance and body composition of non-transgenic and growth-hormone-transgenic coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) [J]. *Aquaculture*, 2007, **265**: 309—324
- [40] Jobling M. A short review and critique of methodology used in fish growth and nutrition studies [J]. *J Fish Biol*, 1983, **23**: 685—703
- [41] Cho C Y, Bureau D P. Determination of the energy requirements of fish with particular reference to salmonids [J]. *J Appl Ichthyol*, 1995, **11**: 141—163
- [42] Smith R W, Houlihan D F. Protein synthesis and oxygen consumption in fish cells. *J Comp Physiol B*, 1995, **165**: 93—101
- [43] Mckenzie D J, Martinez R, Morales A, *et al.* Effects of growth hormone transgenesis on metabolic rate, exercise performance and hypoxia tolerance in tilapia hybrids [J]. *J Fish Biol*, 2003, **63**: 398—409
- [44] Deitch E J, Fletcher G L, Petersen L H, *et al.* Cardiorespiratory modifications, and limitations, in post-smolt growth hormone transgenic Atlantic salmon *Salmo salar* [J]. *J Exp Biol*, 2006, **209**: 1310—1325
- [45] Rosa C E, Figueiredo M A, Lanes C F C, *et al.* Metabolic rate and reactive oxygen species production in different genotypes of GH-transgenic zebrafish [J]. *Comp Biochem Phys B*, 2008, **149**: 209—214
- [46] Bliter P U, Lemieux H, Devlin R H. Is the growth rate of fish set by digestive enzymes or metabolic capacity of the tissues? Insight from transgenic coho salmon [J]. *Aquaculture*, 2002, **209**: 379—384
- [47] Hill J A, Kiessling A, Devlin R H. Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) transgenic for a growth hormone gene construct exhibit increased rates of muscle hyperplasia and detectable levels of differential gene expression [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 2000, **57**: 939—950
- [48] Stevens E D, Wagner G N, Sutterlin A. Gut morphology in growth hormone transgenic Atlantic salmon [J]. *J Fish Biol*, 1999, **55**: 517—526
- [49] Stevens E D, Devlin R H. Intestinal morphology in growth hormone transgenic coho salmon [J]. *J Fish Biol*, 2000, **56**: 191—195
- [50] Stevens E D, Devlin R H. Gut size in GH-transgenic coho salmon is enhanced by both the GH transgene and increased food intake [J]. *J Fish Biol*, 2005, **66**: 1633—1648
- [51] Leggatt R A, Devlin R H, Farrell A P, *et al.* Oxygen uptake of growth hormone transgenic coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during starvation, feeding, and swimming [J]. *J Fish Biol*, 2003, **62**: 1053—1066
- [52] Guan B, Hu W, Zhang T L, *et al.* Metabolism traits of 'all-fish' growth hormone transgenic common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J].

- Aquaculture*, 2008, **284**: 217—223
- [53] Stevens E D, Sutterlin A, Cook T. Respiratory metabolism and swimming performance in growth hormone transgenic Atlantic salmon [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1998, **55**: 2028—2035
- [54] Cook J T, Sutterlin A M, McNiven M A. Effect of food deprivation on oxygen consumption and body composition of growth-enhanced transgenic Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Aquaculture*, 2000, **188**: 47—63
- [55] Lee C G, Devlin R H, Farrell A P. Swimming performance, oxygen consumption and excess post-exercise oxygen consumption in adult transgenic and ocean-ranched coho salmon [J]. *J Fish Biol*, 2003, **62**: 753—766
- [56] Herbert N A, Armstrong J D, Bjornsson B T. Evidence the growth hormone-induced elevation in routine metabolism of juvenile Atlantic salmon is a result of increased spmtamepis activity [J]. *J Fish Biol*, 2001, **59**: 754—757
- [57] Cui Y B. Bioenergetics of fishes: theory and methods [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1989, **13**: 369 - 383 [崔奕波. 鱼类生物能量学的理论与方法. 水生生物学报, 1989, **13**: 369—383]
- [58] Chatakondi N, Lovell R T, Duncan P L, *et al.* Body composition of transgenic common carp, *Cyprinus carpio* containing rainbow trout growth hormone gene [J]. *Aquaculture*, 1995, **138**: 99—109
- [59] Dunham R A, Chatakondi N. Effect of Rainbow Trout growth hormone complementary DNA on body shape, carcass yield and carcass composition of F₁ and F₂ transgenic common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. *Mar Biotechnol*, 2002, **4**: 604—611

《水生生物学报》编辑委员会

EDITORIAL BOARD OF ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA

主 编 Chief Editor 桂建芳 GUI Jian-Fang

副主编 Associate Editor 解绶启 XIE Shou-Qi

委 员 Members (以姓氏拼音为序)

蔡庆华	CAI Qing-Hua	曹文宣	CAO Wen-Xuan	常剑波	CHANG Jian-Bo
陈家宽	CHEN Jia-Kuan	陈宜瑜	CHEN Yi-Yu	陈毅峰	CHEN Yi-Feng
高坤山	GAO Kun-Shan	何舜平	HE Shun-Ping	洪云汉	HONG Yun-Han
胡征宇	HU Zheng-Yu	李文鑫	LI Wen-Xin	李钟杰	LI Zhong-Jie
林浩然	LIN Hao-Ran	刘建康	LIU Jian-Kang	刘永定	LIU Yong-Ding
麦康森	MAI Kang-Sen	聂 品	NIE Pin	曲久辉	QU Jiu-Hui
沈韞芬	SHEN Yun-Fen	宋立荣	SONG Li-Rong	唐启升	TANG Qi-Sheng
王 丁	WANG Ding	吴灶和	WU Zao-He	吴振斌	WU Zhen-Bin
相建海	XIANG Jian-Hai	肖 伟	XIAO Wei	谢 平	XIE Ping
谢小军	XIE Xiao-Jun	熊邦喜	XIONG Bang-Xi	熊思岳	XIONG Si-Yue
徐旭东	XU Xu-Dong	杨先乐	YANG Xian-Le	于 丹	YU Dan
余其兴	YU Qi-Xing	游 力	YOU Li	张奇亚	ZHANG Qi-Ya
朱作言	ZHU Zuo-Yan	Harald Rosenthal	(德国)		

编辑部 Editorial office 杜新征 DU Xin-Zheng 王 芹 WANG Qin 余 茜 YU Xi