

饥饿对高体革鲷消化道黏液细胞分布的影响

谢木娇¹ 钟金香² 颀晓勇^{1*} 朱长波¹ 李俊伟¹ 王 珺¹ 叶国玲^{1,3} 鲍虞园^{1,4}

(¹中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东省渔业生态环境重点实验室, 广州 510300; ²广东省海洋与渔业技术推广总站, 广州 510222; ³天津农学院水产学院, 天津 300384; ⁴上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306)

摘要 利用石蜡组织切片与AB-PAS染色技术研究饥饿0天(S0)、10天(S10)、20天(S20)对高体革鲷消化道黏液细胞形态及分布的影响。结果发现, 高体革鲷饥饿20天后存活率为100%, 食道含有II、III、IV型黏液细胞, S0组黏液细胞总密度为(2 839.13±261.52)个/mm², 饥饿不影响食道黏液细胞的种类, 但S10组黏液细胞总密度减少[(1 546.00±70.02)个/mm²], S20组则表现为增加[(3 095.00±162.04)个/mm²]. S0、S10、S20三组胃部黏液细胞分布差异不大。S0和S10组幽门盲囊含I和II型黏液细胞, S20组则只有II型黏液细胞, 总密度先增加后减少, 分别是(215.22±21.52)、(466.31±63.05)、(369.46±43.49)个/mm²。肠道只含II型黏液细胞, 饥饿使其密度逐渐增多, 尤其是后肠, S0、S10、S20组密度分别是(1 683.50±219.64)、(2 068.71±65.38)、(4 622.50±85.60)个/mm²。不同部位黏液细胞对饥饿的响应存在差异, 反映消化道不同部位结构功能的差异, 饥饿显著影响消化道中II型黏液细胞的分布, 推测II型黏液细胞分泌的变化有可能是高体革鲷响应饥饿应激的敏感指标之一。

关键词 高体革鲷; 饥饿; 黏液细胞

Effects on Mucous Cells Distribution in Digestive Tract of *Scortum barcoo*

Xie Mujiao¹, Zhong Jinxiang², Xie Xiaoyong^{1*}, Zhu Changbo¹, Li Junwei¹, Wang Jun¹, Ye Guoling^{1,3}, Bao Yuyuan^{1,4}

(¹Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China; ²Guangdong Provincial Ocean and Fishery Technical Extension Center, Guangzhou 510222, China; ³College of Fisheries, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China; ⁴College of Fisheries and Life Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract We evaluated the effects of starvation on mucous cells features in digestive tract of *Scortum barcoo*. Fishes were deprived of feed for twenty days, sampled from first day (S0), tenth day (S10) and twentieth day (S20) and the analysis of mucous cells in digestive tract were examined using AB-PAS (Alician blue and periodic acid Schiff reagent, Alician blue at pH2.5) staining technology. No death was found after the starvation. Type II, III, IV mucous cells were found in esophagus mucosa and starvation had no effect on the type of mucous cells, while impacted the density deeply, statistic showed that mucous cells densities in S0, S10, S20 were (2 839.13±261.52), (1 546.00±70.02), (3 095.00±162.04) cells/mm² respectively. In group S0 and S10, type I and II mucous cells were found in pyloric ceeca, density increased from (215.22±21.52) cells/mm² to (466.31±63.05) cells/mm², but decreased as (369.46±43.49) cells/mm² with only type II mucous cells in group S20. Type II mucous cells in

收稿日期: 2018-06-17 接受日期: 2018-08-15

广东省海洋渔业科技攻关与研发项目(批准号: A201601B14)和国家青年科学基金(批准号: 31302200)资助的课题

*通讯作者。Tel: 020-84459440, E-mail: xiexiaoyongsh@sina.com

Received: June 17, 2018 Accepted: August 15, 2018

This work was supported by the Research and Development Project of Marine Fishery Science and Technology in Guangdong (Grant No.A201601B14) and the National Youth Science Fund Project (Grant No.31302200)

*Corresponding author. Tel: +86-20-84459440, E-mail: xiexiaoyongsh@sina.com

网络出版时间: 2018-09-29 10:42:03 URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20180929.1041.006.html>

intestine were increasing obviously after starvation, especially in hindgut, where the densities were (1 683.50±219.64), (2 068.71±65.38), (4 622.50±85.60) cells/mm² in group S0, S10, S20, respectively. The different responds of mucous cells distribution in different localization of digestive tract showed the difference structure and function in different position. With type II mucous cells changing amazingly, we speculated that the secretion of type II mucous cells could be used as a sensitive indicator to reflect starvation stress.

Keywords *Scortum barcoo*; starvation; mucous cell

鱼类消化道黏液细胞在辅助食物消化和塑造黏液屏障及为肠道微生物群落提供栖息地等方面有着不可替代的作用^[1-3]。黏液的分泌受多种外界因素影响,如细菌及其产物^[4-5]、食物^[6-7]、应激与疾病等^[8],黏液分泌的变化反映机体在应对不良环境时自身代谢活动的变化与调整。饥饿是鱼类在自然水域生态中经常面临的一种生理胁迫现象,也是影响鱼类正常生长、发育和生存的一个重要环境因子^[9]。有关鱼类对饥饿的适应方式及耐受能力已有不少研究报告^[10-12],但有关饥饿影响消化道黏液分泌领域的研究比较少。高体革鲮(*Scortum barcoo*),俗称宝石鲮,隶属于鲮形目(Perciformes)、鲮科(Actinoperygii)、革鲮属(*Scortum*),从21世纪初引进我国养殖,因其良好的经济价值,逐渐成为淡水养殖的热门品种。有关高体革鲮人工繁殖以及营养生理方面已有一定的研究报告^[13-18],但尚未见关于饥饿胁迫对其消化道黏液分布影响的报道。本文以高体革鲮为研究对象,利用AB-PAS染色技术探究饥饿前后其消化道黏液细胞分布的变化,以探讨黏液细胞的生理功能及其在与机体应对饥饿胁迫和增强自身抵御能力方面的作用,为高体革鲮的健康养殖提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验鱼

300尾高体革鲮[体质量(500±50)g]取自广州南沙东涌养殖场,在室内水泥池(3 m×1 m×0.7 m)驯养14天,每天饱食投喂2次,分别在早上8:00和下午5:30进行,投喂量为鱼体重的4%~5%。根据天气和鱼的摄食情况适当调节投喂量,按1/3体积比换水,吸底1次/天,安排在下午5:00喂食前操作。暂养期间,温度保持在28~31℃,溶氧5.4~5.9 mg/L, pH6.5~7.5,氨氮0.05~0.10 mg/L,亚硝酸盐0.01~0.05 mg/L。

1.2 饥饿实验

驯养结束进入饥饿期,设置饥饿10天(S10)、饥饿20天(S20)两组,以饥饿起始作为对照组(S0),每组

3个平行,每个平行30尾鱼。将实验鱼随机放入直径2 m、水深0.8 m的圆形水泥池,稳定5天后正式实验,饥饿期间的养殖管理方式除停止喂食外其余同驯养期,试验期为20天。

1.3 样品采集与分析

分别在饥饿第0天(S0)、第10天(S10)、第20天(S20)取样,每次取样前统计各组存活数量,各组随机捞取3尾,用200 mg/L MS-222麻醉后解剖分离食道、胃(贲门部、胃体部、幽门部、囊部)、幽门盲囊、前肠、中肠和后肠,放于10%中性甲醛进行固定后再进行常规石蜡切片制作,用AB-PAS试剂染色[AB-PAS试剂盒购自武汉谷歌生物科技有限公司(货号G1049)]。染色和结果判断方法参考区又君等^[19]、李加儿等^[20]报道的方法,把消化道黏液细胞分成I型、II型、III型和IV型,分别呈红色、蓝色、紫红色和蓝紫色。III型和IV型两者黏液成分较为复杂,因而将其划分为成熟黏液细胞。使用德国Axio Scope.A1型光学显微镜染色的切片对进行观察并拍照。黏液细胞密度指标统计方法参考谢木娇等^[21]的文章,消化道各段取5张相邻切片,随机选10个视野,分别测量每一视野中单位面积(1 mm²)范围内各类型黏液细胞的总数。数据用平均值±标准差(mean±S.D.)表示,采用SPSS 21.0软件在α=0.05水平下进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)和LSD多重比较。*P*<0.05表示组间差异具有显著性。

2 结果

饥饿实验结束时,各组的存活率均为100%,鱼体体表、鳃、内脏器官均未见异常。经AB-PAS染色发现,消化道各个部位分布大量黏液细胞。

2.1 食道黏液细胞

如表1所示,S0组食道含有蓝色(II型)、紫红色(III型)和蓝紫色(IV型)的黏液细胞,II型黏液细胞数量极多[(2 496.73±193.00)个/mm²],III型占少数[(271.07±65.38)个/mm²],IV型数量则最少

[(71.33±24.71)个/mm²)。II型黏液细胞个体之间的大小以及所含黏液物质存在差异而使得黏液细胞蓝色有深浅之分。食道上段(接近口咽腔)黏膜几乎全为蓝色和深蓝色的II型黏液细胞以及少量IV型黏液细胞, 接近贲门部的食道黏膜出现III型黏液细胞。II

型黏液细胞分布在上皮各层, 基底层黏液细胞个体小, 越靠近管腔, 细胞越大, 黏液物质越多, 染色越深, 长杆状或圆形巨大的II型黏液细胞主要分布在上皮最表层(图1A)。III和IV型黏液细胞分布在上皮最表层, 个体要比II型黏液细胞小很多, 但含有比

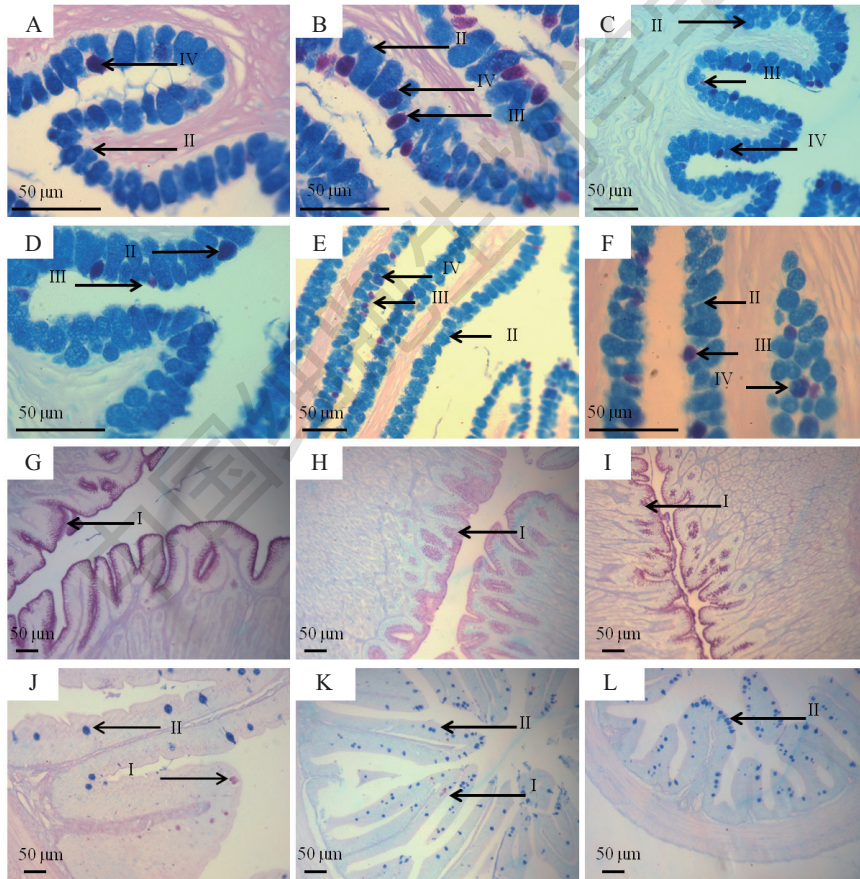
表1 饥饿对高体革鲮食道黏液细胞密度(个/mm²)的影响

Table 1 Effects of starvation on the mucous cells density (cells/mm²) in esophagus of *S. barcoo*

组别 Group	黏液细胞类型 Type of mucous cells			总数 Total
	II	III	IV	
S0	2 496.73±193.00 ^b	271.07±65.38 ^b	71.33±24.71 ^a	2 839.13±261.52 ^b
S10	1 345.13±53.80 ^a	107.61±18.64 ^a	93.26±6.21 ^a	1 546.00±70.02 ^a
S20	2 753.52±107.71 ^b	171.20±74.13 ^{ab}	171.20±42.80 ^b	3 095.00±162.04 ^b

同一列中标有相同字母的数据表示组间差异不显著($P>0.05$), 不同字母表示组间差异显著($P<0.05$), 下同。

Data with same lowercase letters indicated no significant difference between groups ($P>0.05$), and data with different letters indicated significant differences between groups ($P<0.05$), the same as follows.



A: S0组食道黏膜(远端); B: S0组食道黏膜(近贲门端); C、D: S10组食道黏膜; E、F: S20组食道黏膜; G: S0组胃贲门黏膜; H: S10组胃盲囊黏膜; I: S20组胃体黏膜; J: S0组幽门盲囊黏膜; K: S10组幽门盲囊黏膜; L: S20组幽门盲囊黏膜; I: I型黏液细胞; II: II型黏液细胞; III: III型黏液细胞; IV: IV型黏液细胞。

A: mucosa of proximal esophagus in group S0; B: mucosa nearing cardiac stomach of esophagus in group S0; C,D: mucosa of esophagus in group S10; E,F: mucosa of esophagus in group S20; G: mucosa of cardiac stomach in group S0; H: mucosa of gastric stomach in group S10; I: mucosa of fundic stomach in group S20; J: mucosa of pyloric caeca in group S0; K: mucosa of pyloric caeca in group S10; L: mucosa of pyloric caeca in group S20; I: type I mucous cells; II: type II mucous cells; III: type III mucous cells; IV: type IV mucous cells.

图1 饥饿对高体革鲮消化道不同部位黏液细胞分布的影响

Fig.1 Effects of starvation on the mucous cells distributing in the digestive tract of *S. barcoo*

较多的黏液物质,染色很深(图1B)。S10组同样含有II、III和IV型黏液细胞,相对S0组II型黏液细胞显著减少[$P < 0.05$, 密度为(1 345.13±53.80)个/mm²], III型黏液细胞显著减少($P < 0.05$), IV型黏液细胞减少但差异不显著[$P > 0.05$, 密度分别是(107.61±18.64)、(93.26±6.21)个/mm²], 长杆状II型黏液细胞数量减少, 圆形和椭圆形黏液细胞数量增多(图1C和图1D)。S20组食道黏膜II型黏液细胞密度[(2 753.52±107.71)个/mm²]相对S10组显著升高($P < 0.05$), 相对S0组增加但差异不显著($P > 0.05$), III型和IV黏液细胞密度分别是(171.20±74.13)、(171.20±42.80)个/mm²(图1E和图1F)。饥饿影响黏液细胞在上皮间分布的总密度, S0组为(2 839.13±261.52)个/mm², 相对S0组S10组总密度[(1 546.00±70.02)个/mm²]显著减少($P < 0.05$), S20组有所上升[(3 095±162.04)个/mm²], 但差异不显著($P > 0.05$), 尤以II型黏液细胞波动比较明显。

2.2 胃黏液细胞

S0组胃部均为红色的I型黏液细胞, 分布在黏膜上皮和腺体上皮间, 高体革鰯胃贲门和幽门不含胃腺。各区域黏膜上皮表面黏液细胞密集呈线, 无法计数。胃体部和盲囊胃腺体上皮也有密集的黏液细胞(图1G)。S10和S20组胃部黏液细胞同样只含I型黏液细胞, 分布特征与S0组差异不大(图1H和图1I)。

2.3 幽门盲囊黏液细胞

如表2所示, 随着饥饿时间延长, 幽门盲囊黏液细胞密度呈现增多的趋势。S0组含I型和II型黏液细

胞[密度分别为(89.68±12.43)、(125.54±12.42)个/mm²], 主要分布在上皮中间层, 个体很小, 圆形为主, 也有少量杯状黏液细胞分布在上皮游离面, 开口往管腔内(图1J)。S10组幽门盲囊黏膜上皮黏液细胞较S0组显著增多[$P < 0.05$, 密度为(466.31±63.05)个/mm²], 主要为II型黏液细胞, 多数为圆形, 也有部分杯状的黏液细胞, 可见其分泌的黏液线, 同时含少量I型黏液细胞[(75.33±10.76)个/mm²](图1K)。S20组只含有II型黏液细胞(图1L)。相比S0组黏液细胞总密度[(215.22±21.52)个/mm²], S10组[(466.31±63.05)个/mm²]和S20组[(369.46±43.49)个/mm²]显著增加($P < 0.05$), 但S20组相对S10组显著减少($P < 0.05$)。

2.4 肠道黏液细胞

如表3所示, 肠道只含II型黏液细胞。S0组肠道的II型黏液细胞远不如食道的密集。前肠、中肠、后肠黏液细胞密度分别是[(660.36±98.40)、(556.41±69.89)、(1 683.50±219.64)个/mm²]。前肠上皮基底层的黏液细胞多为圆形、个体很小, 游离面有一定数量的杯状黏液细胞(图2A)。中肠黏液细胞分布特征与前肠差异不大, 而后肠黏膜上皮游离面杯状黏液细胞数量较前中肠密集(图2B和图2C)。S10组黏液细胞数量较S0组显著增多($P < 0.05$), 前、中、后肠黏液细胞密度分别是[(925.45±75.32)、(620.55±22.40)、(2 068.71±65.38)个/mm²]。前肠黏膜上皮中间层黏液细胞增多, 游离面杯状黏液细胞增多是最主要的特征(图2D)。中肠上皮靠近游离面

表2 饥饿对高体革鰯幽门盲囊黏液细胞密度(个/mm²)的影响

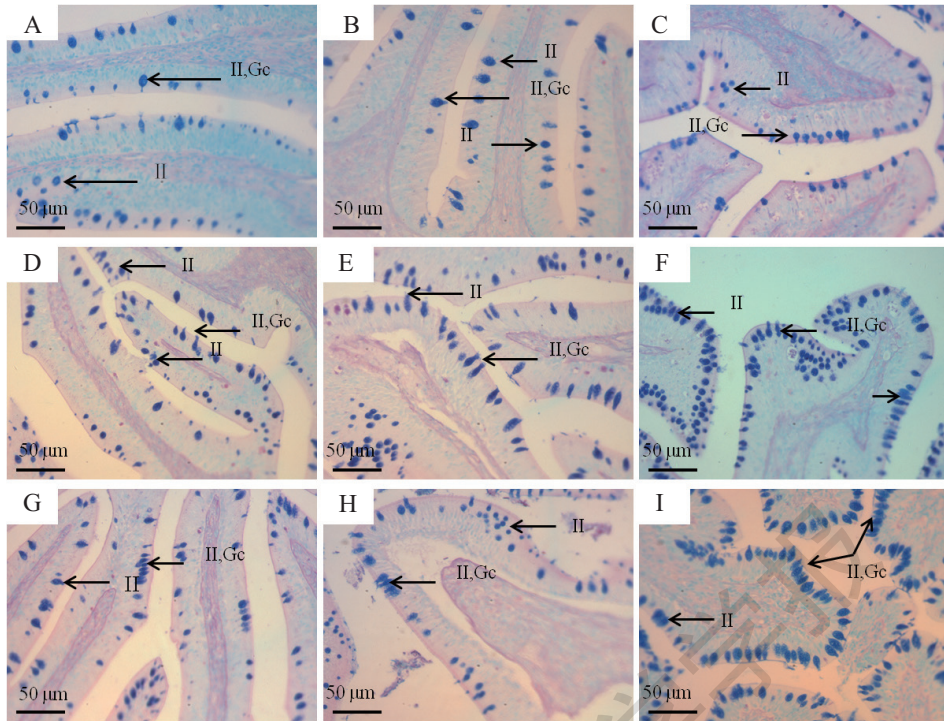
Table 2 Effects of starvation on the mucous cells density (cells/mm²) in pyloric ceace of *S. barcoo*

组别 Group	黏液细胞类型 Type of mucous cells		总数 Total
	I	II	
S0	89.68±12.43 ^a	125.55±12.43 ^a	215.22±21.52 ^a
S10	75.33±10.76 ^a	390.98±65.75 ^b	466.31±63.05 ^c
S20	—	369.46±43.49 ^b	369.46±43.49 ^b

表3 饥饿对高体革鰯肠道黏液细胞密度(个/mm²)的影响

Table 3 Effects of starvation on the mucous cells density (cells/mm²) in intestine of *S. barcoo*

组别 Group	II型黏液细胞 Type II mucous cells		
	Foregut	Midgut	Hindgut
S0	684.81±113.24 ^a	584.95±49.42 ^a	1 683.50±219.64 ^a
S10	925.45±75.32 ^a	620.55±22.40 ^a	2 068.71±65.38 ^b
S20	1 398.16±178.19 ^b	1 169.89±89.10 ^b	4 622.50±85.60 ^c



A: S0组前肠黏膜; B: S0组中肠黏膜; C: S0组后肠黏膜; D: S10组前肠黏膜; E: S10组中肠黏膜; F: S10组后肠黏膜; G: S20组前肠黏膜; H: S20组中肠黏膜; I: S20组后肠黏膜; Gc: 杯状黏液细胞; II: II型黏液细胞。

A: mucosa of foregut in group S0; B: mucosa of midgut in group S0; C: mucosa of hindgut in group S0; D: mucosa of foregut in group S10; E: mucosa of midgut in group S10; F: mucosa of hindgut in group S10; G: mucosa of foregut in group S20; H: mucosa of midgut in group S20; I: mucosa of hindgut in group S20; GC: goblet cell; II: type II mucous cells.

图2 饥饿对高体革鲮消化道不同部位黏液细胞分布的影响

Fig.2 Effects of starvation on the mucous cells distributing in the digestive tract of *S. barcoo*

区域杯状黏液细胞数量更多,而中间层圆形的黏液细胞相比前肠减少(图2E)。后肠黏液细胞具有最大的密度值,尤其是上皮最表面杯状黏液细胞数量极多,且个体比较大,细胞内酸性黏液颗粒及其分泌口清晰可见(图2F)。S20组II型黏液细胞密度相比S0和S10显著增加($P < 0.05$),前中后肠黏液细胞总密度分别是 $[(1\ 398.16 \pm 178.19)$ 、 $(1\ 169.89 \pm 89.10)$ 、 $(4\ 622.5 \pm 85.60)$ 个/ mm^2],前肠和中肠黏液细胞在黏膜上皮基底至游离面分布比较均匀(图2G和图2H),后肠黏膜上皮游离面黏液细胞角密集,且个体比较大,杯状黏液细胞增多(图2I)。饥饿显著影响肠道黏液细胞的数量与分布,肠道各段黏液细胞密度均随着饥饿时间的延长而增多,后肠黏液细胞数量最多,且变化最为明显。

3 讨论

3.1 饥饿对黏液细胞形态与分布的影响

黏液细胞的发育与分泌具有周期性,不同发育和分泌阶段,黏液细胞形态、细胞内含物质、细胞

在组织内位置均不相同^[22]。黏蛋白mucin作为黏液的主要物质,在消化道不同部位表达的不同类型黏蛋白及其千变万化的糖侧链结构赋予了黏液细胞这些异质性^[23]。本实验发现,高体革鲮消化道不同部位的黏液细胞形态、种类与数量对饥饿胁迫的响应存在差异,推测与不同部位结构功能的差异以及黏液细胞自身的发育阶段各不相同有关。饥饿10天和20天后,高体革鲮食道黏液细胞总量先减少后增加,大型且成熟的(III型和IV型)黏液细胞逐渐减少。食物源的刺激如脂质显著影响黏液的分泌^[24],而食道是较早接触食物团推进消化的区域,推测高体革鲮在饥饿第10天,由于没有外源食物对食道形成刺激是黏液细胞数量及黏液分泌量减少的一个原因。在一定程度上,机体通过调节黏液的分泌响应不良环境如细菌病毒入侵、营养缺乏等^[8],高体革鲮饥饿20天后食道黏膜的黏液细胞密度相比S10组显著增加,推测饥饿时间延长对其构成应激造成黏液分泌增多以保障黏液层的厚度从而维持黏膜稳定。胃肠道激素等对黏液分泌活动也有不同程度的影响,如5-羟色胺

(5-HT)有刺激胃肠黏液分泌、平滑肌收缩舒张等作用^[25]。饥饿同样影响鱼类胃肠道5-HT的分泌^[26]。本实验发现,饥饿不影响高体革鲮胃部黏液细胞种类(维持I型不变),但由于胃部是强酸性环境,推测稳定的黏液细胞类型与数量有利于保护胃黏膜的稳定,而饥饿是否影响高体革鲮胃肠道激素细胞的分布还有待进一步研究。肠道是担负营养吸收和维护黏膜屏障平衡的一个复杂器官^[27],饥饿影响鱼类肠道黏液细胞的分布,这种影响存在物种差异。研究发现,短时间(16天)饥饿胁迫后恢复摄食对南方鲇(*Silurus meridionalis*)幼鱼肠前段的I和III黏液细胞影响较大,饥饿32天后恢复摄食显著影响中肠II和IV型黏液细胞的分布,而对前肠和后肠则影响不大^[28]。与南方鲇不同,高体革鲮无论饥饿与否,肠道黏液细胞数量均表现从前、中、后递增的规律,饥饿使高体革鲮肠道尤其是后肠II型黏液细胞数量逐渐增多,推测高体革鲮后肠可能作为消化吸收的主要场所,分泌大量的酸性黏液有利于润滑肠道帮助食物残渣推送,同时抵御有害微生物,减少机体感染疾病的几率。

3.2 黏液细胞与机体抗应激的联系

饥饿在鱼类代谢、行为、组织结构、免疫能力等多方面具有深远的影响,被认为是早期仔鱼培育过程中引发高死亡率的重要因素之一^[29]。大多数鱼类对饥饿有一定的耐受力,短期饥饿时鱼体会通过调整自身代谢策略同时需要维持自身免疫力、抵御疾病感染等以提高存活率^[30]。消化道黏液作为一道屏障,在食物消化吸收以及隔离细菌病毒保护黏膜上皮发挥关键作用^[31]。本实验中,高体革鲮饥饿20天存活率达到100%,机体未出现疾病或其他异常情况,说明高体革鲮具有较为完备的抗饥饿应激系统,而消化道中II型黏液细胞的数量波动较大,这种细胞分泌的酸性黏液物质与维持消化道酸性环境阻止或杀死有害微生物有关^[32],推测II型黏液细胞分泌的变化有可能是高体革鲮响应饥饿应激的敏感指标之一。肠道黏液为共生菌群提供栖息地^[33],饥饿使机体处于应激状态,保持一定数量或增加黏液的分泌是维持正常黏液层厚度的需要,有利于维持黏膜屏障功能,减少有害微生物入侵的几率。另外,不少研究指出,黏液中有部分糖侧链作为某些共生菌群的食物来源^[1],在食物缺乏的时候,细菌转而利用黏液中的黏蛋白从而对黏液厚度造成影响^[7]。因此,黏

液厚度以及栖居其中的菌群数量之间的平衡处于一个容易被打破而引起机体疾病的状态。有研究发现,饥饿影响草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)肠道菌群的组成,对其免疫系统产生不良影响并引起肠道炎症^[34]。随着饥饿时间延长,高体革鲮肠道黏液细胞数量呈增多的趋势,推测与其维持其黏膜稳定减少感染疾病的概率有关。有关高体革鲮饥饿期间改变黏液细胞分泌的发生机制还有待进一步的研究。

参考文献 (References)

- 1 Pelaseyed T, Bergström JH, Gustafsson JK, Ermund A, Birchenough GM, Schütte A, *et al*. The mucus and mucins of the goblet cells and enterocytes provide the first defense line of the gastrointestinal tract and interact with the immune system. *Immunol Rev* 2014; 260(1): 8-20.
- 2 Juge N. Microbial adhesins to gastrointestinal mucus. *Trends Microbiol* 2012; 20(1): 30-9.
- 3 Okumura R, Takeda K. Roles of intestinal epithelial cells in the maintenance of gut homeostasis. *Exp Mol Med* 2017; 49(5): e338.
- 4 Rolhion N, Chassaing B. When pathogenic bacteria meet the intestinal microbiota. *Philos Trans R Soc B* 2016; 371(1707): 20150504.
- 5 McGuckin MA, Lindén SK, Sutton P, Florin TH. Mucin dynamics and enteric pathogens. *Nat Rev Microbiol* 2011; 9(4): 265.
- 6 Marcobal A, Southwick AM, Earle KA, Sonnenburg JL. A refined palate: bacterial consumption of host glycans in the gut. *Glycobiology* 2013; 23(9): 1038-46.
- 7 Desai MS, Seekatz AM, Koropatkin NM, Kamada N, Hickey CA, Wolter M, *et al*. A dietary fiber-deprived gut microbiota degrades the colonic mucus barrier and enhances pathogen susceptibility. *Cell* 2016; 167(5): 1339-53. e21.
- 8 McCauley HA, Guasch G. Three cheers for the goblet cell: maintaining homeostasis in mucosal epithelia. *Trends Mol Med* 2015; 21(8): 492-503.
- 9 刘波, 何庆国, 唐永凯, 谢骏, 戈贤平, 徐跑. 饥饿胁迫对吉富罗非鱼生长及生理生化指标的影响. *中国水产科学*(Liu Bo, He Qingguo, Tang Yongkai, Xie Jun, Ge Xianping, Xu Pao. Effects of starvation on growth, physiological and biochemical parameter of GIFT strain of Nile tilapia(*Oreochromis niloticus*). *Journal of Fishery Sciences of China*) 2009; 16(2): 230-7.
- 10 Nebo C, Portella MC, Carani FR, de Almeida FLA, Padovani CR, Carvalho RF. Short periods of fasting followed by refeeding change the expression of muscle growth-related genes in juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Comp Biochem Physiol* 2013; 164(4): 268-74.
- 11 Eslamloo K, Morshedi V, Azodi M, Akhavan SR. Effect of starvation on some immunological and biochemical parameters in *Tinfoil barb* (*Barbonymus schwanenfeldii*). *J App Anim Res* 2017; 45(1): 173-8.
- 12 Bjørnevik M, Hansen H, Roth B, Foss A, Vikingstad E, Solberg C, Imsland AK. Effects of starvation, subsequent feeding and photoperiod on flesh quality in farmed cod (*Gadus morhua*). *Aquacult Nutr* 2017; 23(2): 285-92.
- 13 乔秀亭, 白东清, 孙文君, 张亮, 韩世华. 宝石鲈工厂化养殖试

- 验. 淡水渔业(Qiao Xiuting, Bai Dongqing, Sun Wenjun, Zhang Liang, Han Shihua. Experiment on factory culture of *Scortum barcoo*. Freshwater Fisheries) 2005; 35(4): 50-1.
- 14 戴贤君, 舒妙安. 不同日粮蛋白质水平对宝石鲈幼鱼生长的影响. 淡水渔业(Dai Xianjun, Shu Miaoran. Effects of different dietary protein levels on growth of *Scortum barcoo*. Freshwater Fisheries) 2004; 34(3): 26-7.
- 15 王兰明, 宋理平, 朱永安, 师吉华, 马国红, 王爱英. 饲料蛋白水平对宝石鲈增重和体成分的影响. 淡水渔业(Wang Lanming, Song Liping, Zhu Yongan, Shi Jihua, Ma Guohong, Wang Aiyi. Effects of dietary protein level on body weight and body component *Scortum barcoo*. Freshwater Fisheries) 2008; 38(4): 76-9.
- 16 张娜, 罗国芝, 谭洪新, 孙大川, 潘云峰, 郑海粟. 温度对宝石鲈生长及血液生化免疫指标的影响. 中国水产科学(Zhang Na, Luo Guozhi, Tan Hongxin, Sun Dachuan, Pan Yunfeng, Zheng Haisu. Effects of water temperature on growth and blood biochemical immunological indices of *Scortum barcoo*. Journal of Fishery Sciences of China) 2010; 17(6): 1236-42.
- 17 Gang L, Hongxin T, Guozhi L, Sun Da Chuan. Effect of density on *Scortum barcoo* (McCulloch & Waite) juvenile performance in circular tanks. Aquacult Res 2010; 41(12): 1898-904.
- 18 Luo G, Liu G, Tan H. Effects of stocking density and food deprivation-related stress on the physiology and growth in adult *Scortum barcoo* (McCulloch & Waite). Aquacult Res 2013; 44(6): 885-94.
- 19 区又君, 李加儿, 勾效伟, 马之明, 陈怡飏. 黄斑篮子鱼消化道组织学和组织化学研究. 南方水产科学(Ou Youjun, Li Jiaer, Gou Xiaowei, Ma Zhiming, Chen Yibiao. Histological and histochemical study of digestive tract of *Siganus oramin*. South China Fisheries Science) 2013; 9(5): 51-7.
- 20 李加儿, 吴水清, 区又君, 刘江华, 温久福, 王鹏飞. 斜带石斑鱼(♀)×鞍带石斑鱼(♂)杂交子代幼鱼消化道黏液细胞和胃泌素细胞的研究. 南方水产科学(Li Jiaer, Wu Shuiqing, Ou Youjun, Liu Jianghua, Wen Jiufu, Wang Pengfei. Study on mucous and gastrin cells of digestive tract in Qinglong grouper (*Epinephelus coioides* ♀×*E. lanceolatus* ♂) juveniles. South China Fisheries Science) 2015; 11(3): 67-73.
- 21 谢木娇, 区又君, 李加儿, 温久福, 王鹏飞, 王雯, 等. 四指马鲛稚鱼, 幼鱼和成鱼消化道黏液细胞组织化学研究. 中国细胞生物学学报(Xie Mujiao, Ou Youjun, Li Jiaer, Wen Jiufu, Wang Pengfei, Wang Wen, et al. A comparative histochemical study on mucous cells in digestive tract of *Eleutheronema tetradactylum* with Juvenile, young and adult fish. Chinese Journal of Cell Biology) 2015; 37(9): 1226-34.
- 22 乔志刚, 陈生智, 程鸿轩, 王武. 鲂肠道黏液细胞的类型、分布、发育及分泌方式研究. 分子细胞生物学报(Qiao Zhigang, Chen Shengzhi, Cheng Hongxuan, Wang Wu. Study on the type, distribution, development and secreting activity of mucous cells in the intestine tract of catfish (*Silurus asotus*). Journal of Molecular Cell Biology) 2007; 40(1): 24-30.
- 23 胡艳艳, 刘小伟. 肠道杯状细胞结构和功能的研究进展. 临床与病理杂志(Hu Yanyan, Liu Xiaowei. Research advance in structure and function of intestinal goblet cell. International Pathology Clinical and Medicine) 2015; 33(5): 424-30.
- 24 Yildiz HM, Speciner L, Ozdemir C, Cohen DE, Carrier RL. Food-associated stimuli enhance barrier properties of gastrointestinal mucus. Biomaterials 2015; 54: 1-8.
- 25 宋金远, 杨晨玉, 王子旭, 陈耀星, 秦卓明, 韩亚楠, 等. 5-羟色胺影响肠黏膜上皮细胞屏障的研究进展. 中国畜牧兽医(Song Jinyuan, Yang Chenyu, Wang Zixu, Chen Yaoxing, Qin Zhuoming, Han Yanan, et al. Research progress on effect of 5-hydroxytryptamine on the barrier of intestinal mucosal epithelial cell. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine) 2014; 41(9): 154-7.
- 26 翁幼竹, 方永强. 饥饿对斜带石斑鱼稚鱼胃肠道内分泌细胞的形态、定位和分布密度的影响. 台湾海峡(Weng Youzhu, Fang Yongqiang. Effects of starvation on the morphology, localization and distributional density of endocrine cells in the gastrointestinal tract of juvenile *Epinephelus coioides*. Journal of Oceanography in Taiwan Strait) 2011; 30(1): 10-6.
- 27 Okumura R, Takeda K. Roles of intestinal epithelial cells in the maintenance of gut homeostasis. Exp Mol Med 2017; 49(5): e338.
- 28 李凤杰, 曾令清, 葛胜东, 李秀明, 黄小铭, 张耀光. 不同摄食状态下南方鲂幼鱼肠道黏液细胞的量化分析. 中国水产科学(Li Fengjie, Zeng Lingqing, Ge Shengdong, Li Xiuming, Huang Xiaoming, Zhang Yaoguang. Changes in the number of intestinal mucous cells of juvenile southern catfish *Silurus meridionalis* following feeding, starvation, and refeeding. Journal of Fishery Sciences of China) 2013; 20(1): 75-81.
- 29 Abolfathi M, Hajimoradloo A, Ghorbani R, Zamani A. Effect of starvation and refeeding on digestive enzyme activities in juvenile roach, *Rutilus rutilus caspicus*. Comp Biochem Physiol, Part A: Mol Integr Physiol 2012; 161(2): 166-73.
- 30 McCue MD. Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. Comp Biochem Physiol 2010; 156(1): 1-18.
- 31 Kamphuis J B J, Mercier-Bonin M, Eutamène H, Theodorou V. Mucus organisation is shaped by colonic content; a new view. Sci rep 2017; 7(1): 8527.
- 32 王永翠, 李加儿, 区又君, 苏慧. 野生与养殖黄鳍鲷消化道中黏液细胞的类型及分布. 南方水产科学(Wang Yongcui, Li Jiaer, Ou Youjun, Su Hu. Types and distribution of mucous cells in digestive tracts of wild and cultivated yellowfin black porgy (*Sparus latus*). South China Fisheries Science) 2012; 8(5): 46-51.
- 33 Li H, Limenitakis JP, Fuhrer T, Geuking MB, Lawson MA, Wyss M, et al. The outer mucus layer hosts a distinct intestinal microbial niche. Nat commun 2015; 6: 8292.
- 34 Tran NT, Xiong F, Hao YT, Zhang J, Wu SG, Wang GT. Starvation influences the microbiota assembly and expression of immunity-related genes in the intestine of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*). Aquaculture 2018; 489: 121-9.