پدیده رشد جبرانی در ماهیان با تاکید بر دلایل و میزان جبران

وحید مرشدی[۱] , مریم عضدی [۱*]

۱. پژوهشکده خلیج فارس، دانشگاه خلیج فارس، بوشهر

چکیده

رشد جبرانی در ماهیان یک مرحله از رشد سریع است که بعد از غذادهی مجدد به ماهی، به دنبال یک دوره محرومیت غذایی یا شرایط نامناسب مثل دمای کم اتفاق می‌افتد. واژه‌ی رشد جبرانی در ماهیان معمولاً برای توصیف افزایش نرخ رشد در طول کل یا وزن بدن استفاده می‌شود. بعضی پاسخ‌های ماهیان به دوره‌های محرومیت غذایی و تغذیه‌ی مجدد شامل پرخوری، افزایش راندمان تغذیه و بهبود نرخ رشد است. رشد جبرانی ممکن است بر اساس عملکرد رشد و تغذیه به دسته‌های مختلفی تقسیم شود شامل: جبران کامل, جبران جزیی و جبران بیش ازحد. ماهیانی که در معرض محرومیت های غذایی قرار می‌گیرند ممکن است به طور جزئی یا به طور کامل به وزن بدن ماهیانی برسند که محرومیت غذایی را تجربه نکرده و پیوسته تغذیه شده‌اند که در مطالعه بر روی بچه ماهی سیم سر طلایی (*Sparus aurata*), ماهی سی باس اروپایی (*Dicentrarchus labrax*) و بچه ماهی صبیتی (*Sparidentex hasta*) جبران کامل به اثبات رسیده است. حتی ممکن است ماهیان به وزن بیشتر از ماهیانی که پیوسته تغذیه شده، برسند (جبران بیش از حد), که این امر نیز در مطالعه بر روی هیبرید خورشید ماهی (*Lepomis macrochirus* × *L. gibbosus*) به اثبات رسیده است. در این مطالعه هر کدام از این حالت ها در ماهیان به تفسیر بیان خواهد شد.

کلمات کلیدی: جبران کامل، جبران جزیی، نرخ رشد، پرخوری، گرسنگی، تغذیه مجدد

* نویسنده مسئول: **Email: mary_azodi@yahoo.com**

مقدمه

موفقیت در پرورش ماهی به کاهش هزینه‌ها در فرآیند تولید بستگی دارد. یک روش مهم برای کاهش هزینه‌های غذا در آبزی‌پروری تجاری، توسعه مدیریت غذادهی مناسب و استراتژی‌های پروش است. هزینه غذای فرموله شده و فعالیت مرتبط با غذادهی از مهمترین عوامل در تولید ماهیان گوشتخوار است (Jobling, 1995). در حال حاضر قسمت اعظم هزینه‌های پرورش (٪۶۰- ۵۰) صرف تأمین غذا می‌شود که این امر باعث افزایش قیمت تمام شده ماهی گردیده است. کارایی یک غذا نه تنها به کیفیت آن، بلکه به مدیریت غذادهی نیز وابسته می‌باشد. کیفیت خوب و مناسب بودن غذا از لحاظ مواد مغذی زمانی می‌تواند مفید واقع شود که از یک شیوه مناسب غذادهی (میزان غذا، دفعات و برنامه روزانه غذادهی، روش‌های غذادهی استفاده شود (Başçınar et al., 2007). وضعیت غذادهی نامناسب در آبزی پروری ممکن است به غذادهی بیش از حد منجر شود که موجب هدر رفت غذا در آب استخر و متعاقباً هزینه‌های تولید بالاتر و آلودگی محیط آبی می شود، همچنین غذادهی کمتر از حد مورد نیاز، منجر به رشد ضعیف و مرگ‌ومیر بالای ماهیان می‌شود که می‌تواند خسارت بالایی را در آبزی‌پروری به وجود آورد (Tufan et al., 2006). یکی از شیوه‌های مناسب غذادهی استفاده از دوره‌های محرومیت غذایی و غذادهی مجدد است که به عنوان پدیده رشد جبرانی تعریف می‌شود.

رشد جبرانی در ماهی یک مرحله از رشد سریع است که بعد از غذادهی مجدد به ماهی، به دنبال یک محرومیت غذایی یا شرایط نامناسب اتفاق می‌افتد (Nikki et al., 2004). رشد جبرانی براساس مطالعات مختلفی که بر روی حیوانات اهلی و ماهیان صورت گرفته است یک پدیده کاملاً شناخته شده است و علاوه بر دوره‌های محرومیت غذایی و تغذیه‌ی مجدد، دماهای پایین، شرایط کمبود اکسیژن، شوری، تراکم و درمان‌های پیشگیری کننده همه از عواملی هستند که می‌توانند رشد جبرانی را موجب شوند (Heide et al., 2006). رشد جبرانی در ماهی تنها از لحاظ علمی حائز اهمیت نیست و ممکن است کاربرد های زیادی نیز در آبزی‌پروری داشته باشد (Hayward et al., 1997, Jobling et al., 1994)، همچنانکه بهره‌برداری مناسب از این پدیده ممکن است باعث بهبود نرخ رشد و افزایش کارایی غذایی شود (Wang et al., 2000). نظریه‌ی اصلی رشد جبرانی این است که موجودی که یک دوره محرومیت غذایی را تجربه کرده است به محض این که از لحاظ غذایی تا حد سیری اشباع شود پاسخ پرخوری را از خود نشان می‌دهد که در نتیجه‌ی آن نرخ رشد افزایش می‌یابد (Miglavs and Jobling, 1989).

برخی محققین بر این باورند که از پدیده رشد جبرانی می توان برای تغییر ترکیبات بیوشیمیایی بدن استفاده کرد. بنابراین این پدیده می‌تواند یک ابزار مفید برای افزایش کیفیت گوشت مورد استفاده‌ی انسان باشد (Jobling, 2010). چرا که در بیشتر ماهیان در طول دوره‌های گرسنگی قبل از مصرف پروتئین یک گرایش کلی به مصرف ذخایر چربی دارد. چربی‌های امعاء و احشاء و ماهیچه‌ای به عنوان منبع انرژی مورد مصرف قرار می‌گیرد و آب جایگزین چربی‌های ماهیچه می‌شود. در زمان غذادهی مجدد وزن ماهیچه‌ها، کبد و چربی‌های ماهیچه ماهی نیز کاهش پیدا می‌کند (Jobling, 1995).

برحسب مسیر رشد مد نظر، اثر یک پاسخ جبرانی رسیدن به وزن نسبی ماهیانی می‌باشد که دائماً تغذیه شده (تیمار شاهد) و هیچ یک از مراحل محرومیت غذایی را تجربه نکرده است. یقیناً در هر زمانی وزن ماهیان در تیمار شاهد به عنوان اپتیمم فرض می‌شود بنابراین هنگامی که پاسخ جبرانی خاتمه می‌یابد

مقایسه بین ماهیانی که محرومیت غذایی را تجربه کرده‌اند و ماهیان تیمار شاهد امکان محاسبه‌ی اثر میزان جبران را فراهم می‌کند (Ali et al., 2003). رشد جبرانی ممکن است بر اساس دامنه و گستردگی چیزی که اتفاق می‌افتد به دسته‌های مختلفی تقسیم شود شامل: جبران کامل، جبران جزیی، جبران بیش از حد و عدم جبران. در جبران کامل ماهیان محروم که گرسنگی را تجربه کردند به وزنی مشابه با ماهیان می‌رسند که در طول دوره پیوسته تغذیه شده‌اند (شکل ۱) (Ali et al., 2003). جبران کامل در ماهی سیم سر طلایی (*Sparus aurata*) ۳۵ گرمی، بعد از تجربه سیکل‌های یک روز گرسنگی و دو هفته تغذیه‌ی مجدد (Tufan et al., 2006) و در ماهی صبیتی نیز (*Sparidentex hasta*) بعد از اعمال پروتکل مشابه با ماهی سیم گزارش شده است (Torfi Mozanzadeh et al., 2017a). اما در هیبرید تیلاپیای (*Oreochromis mossambicus* ×*O.niloticus*) پرورش داده شده در آب شور وزن بدن ماهیانی که برای دو تا چهار هفته گرسنگی را تجربه کرده‌اند بعد از چهار هفته تغذیه مجدد به طور معنی‌داری هنوز پایین تر از گروه شاهد بود. ناتوانی هیبرید تیلاپیا در رسیدن به وزن ماهیان گروه شاهد احتمالاً ناشی از ظرفیت ضعیف نسبی برای رشد جبرانی و از دست دادن بیشتر وزن در دماهای بالا، در طول دوره‌ی محرومیت غذایی است (Wang et al., 2000).

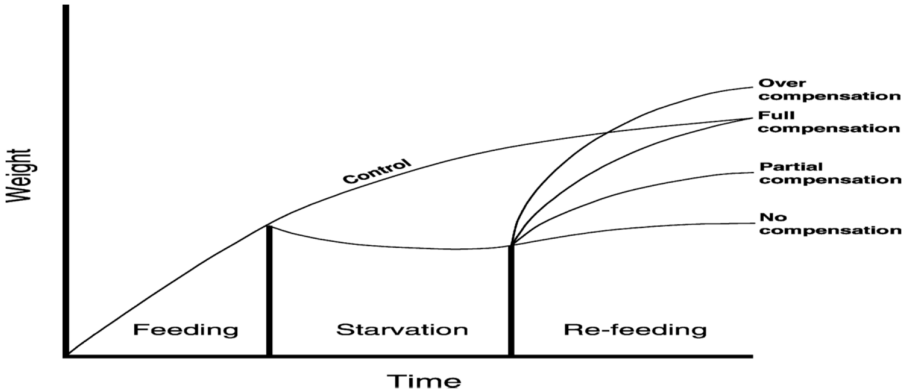
در مطالعه Nikki و همکاران در سال ۲۰۰۴ بر روی رشد جبرانی در قزل‌آلای رنگین‌کمان مشاهده شد ماهیانی که دو و چهار روز گرسنگی و غذادهی مجدد به میزان چهار برابر را تجربه کردند، چون از نظر وزن و نرخ رشد ویژه با گروه شاهد تفاوتی نداشتند جبران کامل را نشان دادند اما در ماهیانی که هشت و ۱۴ روز گرسنگی و غذادهی مجدد به میزان چهار برابر را تجربه کردند این جبران اتفاق رخ نداد. با این حال، در دوره های اخیر (هشت و ۱۴ روز گرسنگی) به صورت معنی‌داری ماهیان نرخ رشد بالاتری نسبت به گروه شاهد داشتند. این مسأله پتانسیل این ماهیان را بعد از یک دوره گرسنگی نسبی طولانی، برای جبران رشد از دست رفته را نشان می‌دهد. بنابراین این نتایج پیشنهاد می‌کند، ماهی قبل از اینکه قادر به جبران کامل فرصت‌های تغذیه‌ای از دست رفته در طول دوره‌های بلند گرسنگی باشد نیاز به غذادهی متناوب دارد و برای احیاء کامل رشد از دست رفته دوره غذادهی مجدد باید بلندتر از دوره گرسنگی باشد. سایر مطالعات نیز به افزایش نرخ رشد به عنوان عاملی نگاه می‌کنند که باعث می‌شود ماهی در ادامه یک محرومیت غذایی به گروه شاهد برسد. برای مثال در مطالعه‌ای دیگر مشاهده شد که گربه ماهیان کانالی (*Ictalurus punctatus*) پرورشی در استخر زمانی‌که برای مدت سه هفته گرسنگی و به دنبال آن سه هفته تغذیه‌ی مجدد را تجربه کردند، به وزنی برابر با گروه شاهد رسیدند و توانستند کمبود وزن بدن خود را جبران کنند؛ اما محرومیت غذایی بیشتر از این مدت، گربه ماهی کانالی را از رسیدن به وزنی برابر با گروه شاهد باز می‌دارد (Kim and Lovell, 1995). یافته‌های مشابهی نیز در مورد گربه ماهی کانالی توسط دیگر محققان گزارش شده است (Gaylord and Gatlin, 2000). نتایج مشابهی برای ماهی آزاد اطلس، *Salmo salar* (Nicieza and Metcalfe, 1997) و تیلاپیای نیل، *Oreochromis niloticus* (Melard et al., 1997) نیز گزارش شده است. همچنین رشد جبرانی کامل در ماهیان کاد اقیانوس اطلس (*Gadus morhua*)، توربوت (*Scophthalmusmaximus*) (Sæther and Jobling, 1999)، سی‌باس اروپایی (*Dicentrarchus labrax*) و (Jobling et al., 1994, Jobling and Johansen, 1999, Türkmen et al., 2012) و سی‌باس آسیایی (بارامونڈی) (*Lates calcarifer*)

(Azodi et al., 2016) بعد از محرومیت غذایی مشاهده شد. ماهیان بارامونده‌ی که برای مدت یک هفته گرسنگی را تجربه کردند بعد از تغذیه مجدد رشد جبران مشخصی را نشان دادند و به وزن ماهیان شاهد رسیدند. با این حال ماهیانی که بیش از یک هفته گرسنگی را تجربه کردند تنها رشد جبرانی جزئی را نشان دادند (Tian and Qin, 2003).

در مطالعات Tian و Qin در سال ۲۰۰۴ بر روی ماهی بارامونده‌ی مشاهده شد، ماهیانی که در سطوح متوسط محرومیت غذایی قرار می گیرند (ماهیانی که به میزان ٪۷۵ و ٪۵۰ غذای لازم برای سیر شدن یک ماهی، تغذیه می‌شوند) به ترتیب در مدت دو تا چهار هفته بعد از تغذیه تا حد سیری به وزن ماهیان گروه شاهد رسیدند، در حالی‌که ماهیانی که برای دو هفته به طور کامل گرسنگی را تحمل کردند یا برای دو هفته در حد ٪۲۵ میزان تغذیه تا حد سیری، گرسنگی را تجربه کردند بعد از ۵ هفته تغذیه تا حد سیری نیز به وزن ماهیان گروه شاهد نرسیدند. بنابراین رشد جبرانی کامل فقط در ماهیانی اتفاق می‌افتد که یک محرومیت متوسط غذایی را تجربه می‌کنند و محرومیت غذایی شدیدتر فقط باعث پاسخ جبرانی جزئی در ماهی می-شود. در جبران جزئی ماهیانی که گرسنگی را تجربه کرده‌اند نمی‌توانند به وزن ماهیان شاهد که به صورت پیوسته تغذیه شده‌اند، برسند اما نرخ رشد سریعتر را نشان می‌دهند و ممکن است در طول دوره تغذیه‌ی مجدد، ضریب تبدیل غذایی (FCR) بهتری نیز داشته باشند (شکل ۱).

جبران بیش از حد زمانی رخ می‌دهد که ماهیان با محرومیت غذایی به وزن بیشتر از ماهیان شاهد که پیوسته تغذیه شده‌اند، برسد (شکل ۱) (Ali et al., 2003). بنابراین جبران بیش از حد بوده است که باعث شده، ماهیانی که محرومیت غذایی را تجربه کرده‌اند نرخ رشد بالاتری را نسبت به ماهیان شاهد نشان دهند.

گزارشات کمی در مورد رشد جبرانی بیش از حد در ماهیان در دسترس است که واضح ترین آن در سال ۱۹۹۷ توسط Hayward و همکاران در مطالعه بر روی هیبرید نوجوان خورشید ماهی (*Lepomis macrochirus* × *L.gibbosus*) گزارش شد. در این مطالعه دوره‌های ثابت محرومیت غذایی که دامنه‌ی آن ۱۴-۲ روز بود با دوره‌های تغذیه تا حد سیری همراه شد. در طول دوره‌هایی که تغذیه صورت گرفت ماهیان پرخوری را نشان دادند. در این تحقیق تا موقعی‌که پرخوری متوقف شود، غذادهی ادامه پیدا کرده است (تعداد روزهای غذادهی مجدد متغیر بوده است) و سپس مجدداً محرومیت غذایی اعمال شده است.



شکل ۱: الگوهای آرمانی جبران رشد، بر گرفته از Jobling (1995)

دوره‌های گرسنگی و غذادهی مجدد مذکور نرخ رشد را نسبت به گروه شاهد که پیوسته تغذیه شدند به طور معنی‌داری بالاتر برد، به عبارتی این ماهیان جبران بیش از حد در رشد را در این مطالعه نشان دادند. هر چند که با اجرای پروتکلی مشابه با پروتکل مذکور بر روی بچه سوف ماهی زرد (*Perca flarescens*) جبران بیش از حد به دست نیامد (Hayward and Wang, 2001). در سال ۲۰۰۱ توسط دیگر محققان با استفاده از پروتکلی مشابه با آنچه Hayward و همکاران در سال ۱۹۹۷ استفاده کردند، جبران بیش از حد را برای دوره‌های محرومیت غذایی یک، دو و یا سه روزه در گربه ماهی کانالی گزارش شده است (Chatakondi and Yant, 2001). مطالب مذکور بیانگر این است که پاسخ جبرانی گونه های مختلف ماهیان به دوره‌های حتی یکسان گرسنگی و غذا دهی می تواند متفاوت باشد و باید در مورد هر گونه باید مورد مطالعه قرار گیرد. همچنان که در شکل (۱) نشان داده شده است ماهیانی که بعد از تحمل گرسنگی مورد تغذیه‌ی مجدد قرار می‌گیرند، اگر رشدشان را دوباره در میزانی که آخر دوره ی گرسنگی به آن رسیده اند، به دست آورند، جبرانی در ماهیان رخ نداده است (شکل ۱) (Ali et al., 2003). پیش از این عدم جبران رشد در ماهی کپور معمولی (*Cyprinus carpio*) (Schwarz et al., 1985) و در فیل ماهی (*Huso huso*) (Falahatkar et al., 2009) مشاهده شده است.

بحث و نتیجه گیری

تسریع رشد در پاسخ به محرومیت غذایی شواهدی را فراهم می‌کند که نرخ رشد قابل تنظیم است. تنظیم رشد به چندین عامل بستگی دارد که شامل: محیط، شدت و مدت گرسنگی، مرحله‌ی زندگی در شروع گرسنگی، سن در موقع بلوغ جنسی و الگوی تغذیه مجدد است (Ryan, 1990). موجودات زنده می‌توانند کاهش رشد بعضی از اجزاء بدن را بدون هیچ تغییر معنی‌داری در اندازه بدنشان، تجربه کنند. این مسأله که آیا این کاهش در رشد اجزاء بدن، می‌تواند برای بازگرداندن به حالت نرمال جبران شود یا خیر ناشناخته مانده است (Ali et al., 2003).

تأثیر گرسنگی بر پویایی رشد طولی و وزنی اساساً می-تواند متفاوت باشد (برای نمونه، کمبود وزن اغلب با هیچ عاملی توأم نیست یا در بعضی موارد با کاهش خیلی ناچیز در رشد همراه است). بنابراین پویایی احیاء رشد ممکن است هم در میزان جبران و هم در زمان جبران متفاوت باشد (Nicieza and Metcalfe, 1997). خصوصاً اینکه شواهدی وجود دارد که نشان می‌دهد احیاء سطوح انرژی یا چربی می‌تواند از طریق یک مسیر جداگانه انجام گیرد که این مسیر از مسیر منتج به جبران برای رشد ساختاری مجزاست (Metcalfe et al., 2002, Nicieza and Metcalfe, 1997). علاوه بر این شواهدی از تغییرات برون گونه‌ای در الگوهای جبران رشد نیز وجود دارد، بنابراین گونه-هایی که محدوده‌ی جغرافیایی مشابه، رفتارهای اجتماعی مشابه و جیره های غذایی مشابه دارند می-توانند ظرفیت‌های متفاوت جبرانی و مکانیسم‌های مختلف جبران داشته باشند (Sogard and Olla, 2002). دوره محرومیت غذایی که رشد جبرانی را موجب می‌شود در میان گونه‌های مختلف ماهیان متفاوت است (Schwarz et al., 1985) به عنوان مثال Jobling و همکاران (۱۹۹۴) گزارش کردند که محرومیت غذایی کمتر از سه هفته در ماهی کاد اقیانوس اطلس (*Gadus morhua*) برای القاء رشد جبرانی کافی نیست. Wang و همکاران (۲۰۰۰) گزارش کردند که هیبرید تیلاپیا رشد جبرانی خود را بعد از محرومیت غذایی یک هفته‌ای نشان می‌دهد و محرومیت غذایی بیشتر باعث پدیده رشد جبرانی نمی-شود.

همانطورکه مشخص است بیشتر مطالعات بر روی مدت زمان محرومیت غذایی متمرکز شده است و توجه کمی معطوف شده است به میزان غذایی که می‌توان در طول دوره محرومیت غذایی به ماهی داده شود تا پاسخ جبرانی بهتری داشته باشد. به عبارت دیگر در ارتباط با پاسخ‌های جبرانی توجه کمی به شدت و میزان محرومیت غذایی قبل از غذادهی مجدد معطوف شده است (Bull and Metcalfe, 1997, Hayward et al., 1997, Jobling and Koskela, 1996). تأثیر پیشینه تغذیه بر روی رشد جبرانی می‌تواند موضوع مهمی باشد چون که میزان و شدت محرومیت غذایی می‌تواند مدت زمان و ظرفیت رشد جبرانی را تعیین کند (Quinton and Blake, 1990). به عنوان مثال، ماهیان بارامونده‌ی که سطح متوسط محرومیت غذایی را تجربه کردند (٪۷۵ یا ٪۵۰ میزان تغذیه تا حد سیری)، جبران کامل را نشان دادند اما ماهیانی که محرومیت‌های غذایی بیشتر را تحمل کردند فقط جبران جزئی را نشان دادند (Tian and Qin, 2004).

در مطالعه ی Nikki و همکاران (۲۰۰۴) بر روی رشد جبرانی قزل‌آلای رنگین کمان از پروتکل طراحی شده برای هیبرید خورشید ماهی استفاده شد اما نتایج این دو تحقیق تفاوت داشت. دلایل این تفاوت ممکن است به این خاطر باشد که Hayward و همکاران خورشید ماهیان را با غذای زنده (خوراک کرم *Tenebrio molitor*) تغذیه کردند درحالی که Nikki و همکاران قزل‌آلای رنگین‌کمان را با غذای خشک پر انرژی تغذیه کردند. همچنین Hayward و همکاران (۱۹۹۷) آزمایش خود را بین ماه‌های فوریه تا می انجام دادند درحالی‌که Nikki و همکاران (۲۰۰۴) آزمایش را در اکتبر تا ژولای انجام دادند. این تفاوت زمانی ممکن است بر پاسخ‌های رشد جبرانی تأثیرگذار باشد چرا که ماهیان می‌تواند تغییرات فصلی در رشد را حتی در شرایط نوری و دمای ثابت به واسطه ریتم‌های داخلی رشد، نشان دهند (Nikki et al., 2004).

چرا پاسخ رشد جبرانی در گونه‌های مختلف فرق می‌کند و طول مدت پایداری آنها نیز متفاوت است؟ دقیقاً مشخص نیست که آیا این اختلافات ناشی از تنوع بین گونه‌ها، اندازه متفاوت ماهیان استفاده شده در آزمایشات، شرایط فیزیولوژیکی ماهیان و یا پروتکل‌های متفاوت آزمایشی است (Jobling et al., 1994, Jobling and Koskela, 1996, Zhu et al., 2005). به عنوان مثال قزل‌آلای قطبی (*Salvelinus alpinus*) ۱۰-۵ گرمی که برای مدت هشت هفته محرومیت غذایی را تجربه کرده است، بعد از تغذیه مجدد به مدت شش هفته حالت پرخوری را حفظ می‌کند درحالی‌که بازدهی رشد تنها برای دو هفته اول باقی می‌ماند (Miglavs and Jobling, 1989). درحالی‌که ماهی آزاد اقیانوس اطلس (*Salmo salar*) سه گرمی در مدتی طولانی (۲۱۵-۸۰ روز) بعد از تغذیه مجدد، نرخ رشد بالاتری را نسبت به گروه شاهد نشان می‌دهد (Nicieza and Metcalfe, 1997).

چندین عامل می‌توانند در رشد جبرانی مشاهده شده در طول مدت غذادهی مجدد بعد از یک دوره کامل یا نسبی محرومیت غذایی یا دیگر دلایل کاهش رشد شرکت کنند. این عوامل شامل میزان مصرف غذای بیشتر از ماهیان گروه شاهد (هایپرفاژی)، کارایی رشد افزایش یافته، هزینه‌های متابولیکی کاهش یافته و هزینه‌های کاهش یافته برای تحرک و جابجایی. شواهد موجود بیان می‌کند که هایپرفاژی مکانیسم اصلی درگیر در پاسخ جبرانی است؛ اگرچه افزایش کارایی تبدیل غذایی و افزایش سازگاری رفتاری نیز احتمالاً نقش های را بازی می‌کنند (Ali et al., 2003). مکانیسم رشد جبرانی به صورت ناقص شناخته شده است. مدل منصوب به «Lipostat» در سال ۱۹۹۹ توسط Jobling و Johansen طراحی شد. این مدل در

تلاش برای پیشگویی پدیده رشد جبرانی است و نسبت چربی به توده کم چرب بدن ($\frac{Lipid}{LBM}$) را به عنوان یک شاخص برای وضعیت تغذیه‌ای در نظر می‌گیرد. این مدل پیش بینی می‌کند کاهش در نسبت مذکور باعث پاسخ رشد جبرانی می‌شود هنگامی که در اثر این کاهش، پاسخ جبرانی صادر شد این پاسخ، کاهش نسبت مذکور را متوقف می‌کند و به سطح گروه شاهد برمی‌گرداند. مطالعه Tian و Qin (۲۰۰۴) بخشی از این مدل را پوشش می‌دهد، به این صورت که بعد از دو هفته محرومیت غذایی نسبت مذکور در ماهیانی که محرومیت غذایی را تجربه کرده‌اند به طور قابل توجهی در مقایسه با ماهیان گروه شاهد پایین تر بود، در نتیجه رشد جبرانی تنها در ماهیانی با محرومیت غذایی ٪۲۵، ٪۵۰ و ٪۷۵ تغذیه تا حد سیری مشاهده شد و در ماهیان با محرومیت غذایی کامل (ماهیانی که گرسنگی را تجربه کردند) رشد جبرانی مشاهده نشد. در هفته هفتم هنگامی که نسبت $\frac{Lipid}{LBM}$ در ماهیان دو گروه (٪۵۰ و ٪۷۵) به حالت اول برگردانده شد پاسخ جبرانی در این ماهیان متوقف شد. از طرف دیگر در دو گروه دیگر (٪۲۵و ٪۰) نسبت مذکور هنوز پایین تر از از سطح اولیه بود و این ماهیان هنوز رشد جبرانی را نشان می دادند.

در پایان این طور نتیجه‌گیری می‌شود، چون موجودات می‌توانند نرخ رشد را با یک مقدار انحراف از مسیر رشد ایده‌آل تنظیم کنند و این تنظیم رشد، به عواملی مانند محیط، شدت و مدت گرسنگی، مرحله‌ی زندگی در شروع گرسنگی، سن در موقع بلوغ جنسی و الگوهای تغذیه‌ی مجدد بستگی دارد، بنابراین هر یک از این عوامل می‌توانند بر میزان جبران تأثیرگذار باشند. بعلاوه مطالعات مختلف در رابطه با ماهیان نشان داده است که درجه حرارت، کیفیت آب، پیشینه تغذیه‌ای ماهی، دوره نوری و تراکم نیز بر میزان و شدت رشد جبرانی موثر است. با توجه به مطالعات صورت گرفته می‌توان پیشنهاد کرد که دوره‌های گرسنگی و غذادهی مجدد در مزارع پرورشی می‌تواند اعمال شود منوط به این که در ابتدا دوره‌های گرسنگی و غذادهی مختلف بر روی گونه پرورشی مدنظر آزمایش شود و پس از حصول بهترین دوره و انجام آزمایشات پایلوت آن در شرایط مزرعه، دوره‌های مذکور در مزارع پرورشی اجرا شود.

منابع

ALI, M., NICIEZA, A. & WOOTTON, R. J. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and fisheries,* 4**,** 147-190.

AZODI, M., NAFISI, M., MORSHEDI, V., MODARRESI, M. & FAGHIH-AHMADANI, A. 2016. Effects of intermittent feeding on compensatory growth, feed intake and body composition in Asian sea bass (*Lates calcarifer*). *Iranian Journal of Fisheries Sciences,* 15**,** 144-156.

BAŞÇıNAR, N., ÇAKMAK, E., ÇAVDAR, Y. & AKSUNGUR, N. 2007. The effect of feeding frequency on growth performance and feed conversion rate of Black sea trout (*Salmo trutta labrax* Pallas, 1811). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 7.

BULL, C. & METCALFE, N. 1997. Regulation of hyperphagia in response to varying energy deficits in overwintering juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology,* 50**,** 498-510.

CHATAKONDI, N. G. & YANT, R. D. 2001. Application of compensatory growth to enhance production in channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Journal of the World Aquaculture Society,* 32**,** 278-285.

FALAHATKAR, B., FOADIAN, A., ABBASALIZADEH, A. & GILANI, M. T. 2009. Effects of starvation and feeding strategies on growth performance in sub-yearling great sturgeon (*Huso huso*). *The Sixth International Sturgeon Symposium.* Wuhan, China.

GAYLORD, I. G. & 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.

HAYWARD, R. & WANG, N. 2001. Failure to induce over-compensation of growth in maturing yellow perch. *Journal of Fish Biology,* 59**,** 126-140.

HAYWARD, R. S., NOLTIE, D. B. & WANG, N. 1997. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. *Transactions of the American Fisheries Society,* 126**,** 316-322.

HEIDE, A., FOSS, A., STEFANSSON, S. O., MAYER, I., NORBERG, B., ROTH, B., JENSSEN, M. D., NORTVEDT, R. & IMSLAND, A. K. 2006. Compensatory growth and fillet crude composition in juvenile Atlantic halibut: effects of short term starvation periods and subsequent feeding. *Aquaculture,* 261**,** 109-117.

JOBLING, M. 1995. Fish bioenergetics. *Oceanographic Literature Review,* 9**,** 785.

JOBLING, M. 2010. Are compensatory growth and catch-up growth two sides of the same coin? *Aquaculture International,* 18**,** 501-510.

JOBLING, M. & JOHANSEN, S. 1999. The lipostat, hyperphagia and catch-up growth. *Aquaculture Research,* 30**,** 473-478.

JOBLING, M. & KOSKELA, J. 1996. Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in a subsequent period of compensatory growth. *Journal of Fish Biology,* 49**,** 658-667.

JOBLING, M., MELØY, O., DOS SANTOS, J. & CHRISTIANSEN, B. 1994. The compensatory growth response of the Atlantic cod: effects of nutritional history. *Aquaculture international,* 2**,** 75-90.

KIM, M. K. & LOVELL, R. T. 1995. Effect of restricted feeding regimens on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish I*ctalurus punctatus* in ponds. *Aquaculture,* 135**,** 285-293.

MELARD, C., BARAS, E. & DESPREZ, D. Compensatory growth of Nile tilapia Oreochromis niloticus. International sypposium on Tilapia in aquaculture, 1997. 178-185.

METCALFE, N. B., BULL, C. D. & MANGEL, M. 2002. Seasonal variation in catch-up growth reveals state-dependent somatic allocations in salmon. *Evolutionary Ecology Research,* 4**,** 871-881.

MIGLAVS, I. & JOBLING, M. 1989. Effects of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, with particular respect to compensatory growth. *Journal of Fish Biology,* 34**,** 947-957.

NICIEZA, A. G. & METCALFE, N. B. 1997. Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: responses to depressed temperature and food availability. *Ecology,* 78**,** 2385-2400.

NIKKI, J., PIRHONEN, J., JOBLING, M. & KARJALAINEN, J. 2004. Compensatory growth in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), held individually. *Aquaculture,* 235**,** 285-296.

QUINTON, J. & BLAKE, R. 1990. The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Fish Biology,* 37**,** 33-41.

RYAN, W. Compensatory growth in cattle and sheep. Nutrition Abstracts and Reviews. Series B, Livestock Feeds and Feeding, 1990. 653-664.

SÆTHER, B. S. & JOBLING, M. 1999. The effects of ration level on feed intake and growth, and compensatory growth after restricted feeding, in turbot *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture Research,* 30**,** 647-653.

SCHWARZ, F., PLANK, J. & KIRCHGESSNER, M. 1985. Effects of protein or energy restriction with subsequent realimentation on performance parameters of carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture,* 48**,** 23-33.

SOGARD, S. M. & OLLA, B. L. 2002. Contrasts in the capacity and underlying mechanisms for compensatory growth in two pelagic marine fishes. *Marine Ecology Progress Series,* 243**,** 165-177.

TIAN, X. & QIN, J. G. 2003. A single phase of food deprivation provoked compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer*. *Aquaculture,* 224**,** 169-179.

TIAN, X. & QIN, J. G. 2004. Effects of previous ration restriction on compensatory growth in barramundi *Lates calcarifer*. *Aquaculture,* 235**,** 273-283.

TORFI MOZANZADEH, M., MARAMMAZI, J., YAGHOUBI, M., YAVARI, V., AGH, N. & GISBERT, E. 2017. Somatic and physiological responses to cyclic fasting and re-feeding periods in sobaity sea bream (*Sparidentex hasta*, Valenciennes 1830). *Aquaculture Nutrition,* 23**,** 181-191.

TUFAN, E. O., METIN, K. & BARIŞ, S. 2006. Effects of starvation and re-alimentation periods on growth performance and hyperphagic response of *Sparus aurata*. *Aquaculture Research,* 37**,** 535-537.

TÜRKMEN, S., EROLDOĞAN, O. T., YıLMAZ, H. A., ÖLÇÜLÜ, A., INAN, G. A. K., ERÇEN, Z. & TEKELIOĞLU, N. 2012. Compensatory growth response of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) under cycled starvation and restricted feeding rate. *Aquaculture Research,* 43**,** 1643-1650.

WANG, Y., CUI, Y., YANG, Y. & CAI, F. 2000. Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus*× *O. niloticus*, reared in seawater. *Aquaculture,* 189**,** 101-108.

ZHU, X., XIE, S., LEI, W., CUI, Y., YANG, Y. & WOOTTON, R. 2005. Compensatory growth in the Chinese longsnout catfish, *Leiocassis longirostris* following feed deprivation: temporal patterns in growth, nutrient deposition, feed intake and body composition. *Aquaculture,* 248**,** 307-314.

Phenomenon of compensatory growth in fish with emphasis on reasons and degree of compensation

Vahid Morshedi [1], Maryam Azodi [1*]

1. Persian Gulf Institute, Persian Gulf University, Bushehr, Iran

Abstract

Compensatory growth in fish is a phase of fast growth, which occurs after the re-feeding of fish following a period of feed deprivation or after abnormal conditions such as low temperature. In fish, the term compensatory growth is usually used to describe increases in growth rates in whole body length or mass. Some fish responses to the period of food restriction upon refeeding have included hyperphagia, enhanced feed efficiency, and improved growth rates. Compensatory growth may be divided into different categories according to growth and feeding performance including full compensation, partial compensation, and overcompensation. Fish subjected to feed deprivation may partially or completely catch up in body size that have not undergone feed deprivation and is fed continually that in some studies on juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and juvenile sobaity (*Sparidentex hasta*) have been demonstrated. Fish even maybe catch up to more size of those fed continuously (over compensation), which have been demonstrated on hybrid sunfish. In the current review, each condition will be explained in fish.

Keywords: Full compensation, Partial compensation, Hyperphagia, Growth rate, Starvation, Re-feeding

[*]**Corresponding Author's Email: mary_azodi@yahoo.com**