

综 述

鱼类对糖的利用评述

蔡春芳^{1,3} 陈立侨²

(11 苏州大学水产研究所, 苏州 215006;
21 华东师范大学生命科学学院, 上海 200062;
31 苏州大学生命科学学院, 苏州 215006)

COMMENT ON THE UTILIZATION OF DIETARY CARBOHYDRATES IN FISH

CAI Chunfang^{1,3} and CHEN Liqiao²

(11 Institute of Aquaculture, Suzhou University, Suzhou 215006;
21 School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062
31 School of Life Science, Suzhou University, Suzhou 215006)

关键词: 鱼类; 糖; 利用

Key words: Fish; Carbohydrate; Utilization

中图分类号: S9631.16 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2006)05-0602-06

一般认为鱼类对糖的利用能力低下^[1], 鱼类被视为具有先天性的“糖尿病体质”^[2]。糖(没有特别说明时本文指可消化糖)是最廉价的饲料能源, 因此, 鱼类营养研究领域的一个重要话题便是如何提高对饲料糖的利用。近 20 年来, 关于鱼类糖营养的研究比较活跃, 在糖的生理功能、鱼类对饲料糖的利用特点、影响因素和需求量等方面都取得了一定的突破。回顾前人的工作, 结合最新研究成果, 作者发现在关于鱼类对糖的利用能力大小这一问题上重新认识的必要。现就这一领域的研究方法和研究成果作一评述。

1 糖的生理功能

糖类按其生理功能可分为可消化糖类(或称无氮浸出物)和粗纤维两大类^[3]。可消化糖又可分为单糖、低聚糖、糊精、淀粉等。关于可消化糖的生理功能, 已知糖类参与构成鱼体细胞组织, 为鱼类生命活动提供能量, 也是合成体脂和非必需氨基酸的重要原料, 一定量的饲料糖可起到节约蛋白质的作用^[3]。进行糖的生理功能研究时传统方法是用不同含量的饲料投喂试验鱼一段时间(一般是 8 周以上)后分析其体成分、血成分及饲料利用情况等, 现在已经发展到了研究其分子本质。例如, Peragón 等^[4]以虹鳟(*Oncorhynchus*

mykiss)白肌蛋白周转率、肌肉核酸含量及增重率为参数研究了饲料糖的部分生理功能, 指出糖缺乏显著加速了肌蛋白的降解, 但对蛋白质的合成没有明显影响, 并因此认为饲料糖可阻止蛋白质分解或用作能量消耗, 促进体蛋白积累。

哺乳动物能量代谢基质中糖所占比例在 50% 以上, 而有关鱼类利用糖氧化供能的研究报道相对较少。充分发挥糖的供能功能、降低蛋白质作为能量消耗是实现饲料成本下降的手段之一, 也是鱼类糖营养研究的重要目的。为了探明糖对蛋白质的节约机理, 还有必要对鱼类白肌蛋白中的不同蛋白酶进行动力学研究。

2 鱼类对饲料糖的利用能力

关于鱼类对饲料糖利用能力的研究经历了一个不断深入的漫长的认识过程, 在这个过程中, 研究方法和手段的不断更新和完善发挥了关键性作用, 因此在回顾鱼类对饲料糖利用的研究成果时, 根据研究方法的发展演替我们将它分为如下三个阶段:

2.1 第一阶段: 用多变量饲料研究饲料糖含量对鱼类生长和体成分的影响

普遍认为鱼类利用糖的能力较低^[5]。这一结论得追溯

收稿日期: 20050610; 修订日期: 20060408

基金项目: 上海水产大学重点学科建设经费资助; 苏州大学博士启动基金资助

作者简介: 蔡春芳(1967), 女, 江苏海门人; 博士, 副教授; 主要从事水生动物营养学研究。E-mail: szccfwz@263.net

通讯作者: 陈立侨, E-mail: liqiao_chen@yahoo.com

到半个多世纪前。例如, McLaren 等^[6]用含不同浓度的葡萄糖喂养虹鳟, 随着饲料糖含量的增加, 虹鳟增重率下降, 肝肿大, 死亡率增加, 他们首次提出饲料糖含量超过 20% 时虹鳟会中毒。但是, 在那一时期的研究报道中, 饲料糖含量的高低是以蛋白质和维生素含量的增减来平衡的, 也就是说饲料中变化的因素较多, 因此不能断定试验鱼所表现出来的生长抑制、中毒、死亡率增加等症状究竟是由饲料糖的升高造成的还是由于蛋白质、维生素的降低造成的, 或是两者共同作用的结果。那一阶段的研究工作开拓了鱼类糖营养生理研究的先河, 为揭示鱼类糖营养特点打下了基础。但由于当时认识水平的限制, 实验设计上不太完善, 因此, 得到的结论也比较片面。加之几乎所有鱼类在口服葡萄糖后都出现了持久的高血糖症状^[7], 使人们更相信鱼类在利用或代谢糖的机制上存在障碍。这一印象在后人的思维方式上打下了深深的烙印, 后来很多关于鱼类糖代谢特点的研究报告或以此为前提来探讨鱼类对糖利用能力低的原因, 或以此作结论来解释观察到的实验现象, 尽管事实上鱼类已有效利用了大量的饲料糖。

21.2 第二阶段: 用等氮等能饲料研究饲料糖含量对鱼类生长和体成分的影响

20 世纪 80 年代以后, 在研究鱼类对不同含量的饲料糖的利用时, 主要用等氮等能饲料, 也就是说, 饲料糖含量的多少用脂肪这种能量营养素来平衡, 使饲料蛋白质和能量控制在恒定水平。鱼类对脂肪的消化吸收及利用性较高, 因此一部分脂肪被糖替代后表现出来的生长及饲料效率、蛋白质效率的差异也就反映了鱼类对糖的利用能力。

Brauge 等人^[8]用蛋白质含量为 43%、总能为 15KJ/g 干物质、含糖量不同的饲料喂养初重 230g 的虹鳟 9 周。糖源为粗淀粉, 含量分别为 8%) 2414%, 脂肪含量相应为 1111%) 517%。结果显示, 高糖组糖和能量的消化率最低, 而各组蛋白质 (8610%) 8714%) 和脂肪 (7618%) 8115%) 的表观消化率没有显著差异, 鱼的生长和体成分也未受显著影响, 但高糖组单位增重所消耗的蛋白质和能量 (475g 可消化蛋白和 181 MJ 可消化能) 高于高脂肪组 (419g 可消化蛋白和 16MJ 可消化能)。因此 Brauge 等人^[8]认为, 230g 的虹鳟能有效利用 25% 的饲料糖, 但糖对蛋白质的节约作用略逊于脂肪。然而, 也有研究表明, 当用含有糊化淀粉的饲料饲养 15) 40g 的虹鳟时, 蛋白质和能量的利用率显著改善^[9]。作者认为造成这种差异的原因除了糖的熟化与否外, 可能还与实验鱼的大小和养殖水温有关, 小规格的实验材料和较高的水温决定了单位体重鱼体所消耗的能量较高, 对饲料能量需求相应提高, 从而表现为能适应更高水平的饲料糖。

Nankervis 等人^[10]在研究非蛋白能源对尖吻鲈 (*Lates cal2 canifer*) 生长、营养蓄积量等的影响时, 设计了两个能量水平: 18 和 21MJ/kg, 糖和脂肪的比例分别为 60/40、70/30、80/20, 蛋白质含量为 50%, 在盐度 28、温度 25e 水中饲养 70d。结果显示: 鱼的生长受饲料总能的影响而非蛋白能源相关不显著。Ellis 和 Reigh^[11]以 219g 左右的红拟石首鱼 (*Sciaenops*

occlatus) 幼鱼为材料进行了相似的研究, 饲料蛋白质控制在 32%, 脂肪含量为 6% 或 10%, 每个脂肪水平以不同糖含量调节使其总能分别为 1518、1711、1817KJ/g, 即饲料糖含量为 24%) 39%。结果表明, 各组成活率差异不显著, 虽然饲料脂肪对蛋白质的节约作用好于糖, 但饲料能量蛋白比对红拟石首鱼生长和饲料效率的影响比糖脂比更大, 只有在适宜的能量蛋白比下, 过高的糖脂比才会表现出生长抑制。事实上, 过低的糖脂比也不利于生长, 例如虹鳟在摄食含 30% 糊精和 9% 脂肪的饲料后生长速度比摄食含 8% 糊精和 20% 脂肪的饲料组快^[12]。许多研究表明随着饲料总能水平提高蛋白质效率显著提高, 并且不受糖脂比的影响^[13, 14]。由此看来在一定条件下鱼类对饲料糖的利用效果可以与脂肪媲美。

21.3 第三阶段: 饲料糖含量对鱼类生理状态和免疫力的影响

长久以来, 鱼类对饲料糖利用能力的研究多以增重率、体成分、饲料效率等作为评判依据, 但同时又发现高糖饲料会引起肝糖原储积病和持久的高血糖, 这使人们从 20 世纪 90 年代开始探究饲料糖含量对鱼类生理反应及免疫力的影响。例如 Vielma 等^[15]研究了糖对白鲑 (*Coregonus lavaretus*) 应激和免疫参数的影响, 九种饲料鱼粉含量分别为 38%) 86%, 鱼油 2%) 22%, 玉米淀粉 0%) 33%, 饲料挤压成颗粒后在 15e 下饲养白鲑 10 周。饲养结束时分析测定了血浆 IgM 含量、溶菌酶及成活率。结果表明, 摄食高糖饲料的白鲑比摄食低糖饲料组 IgM 降低了 25%, 溶菌酶及成活率也比较低。然而也有研究表明饲料糖含量对大西洋鲑 (*Salmo salar*) 的特异性、非特异性免疫力都没有显著影响^[16], 虹鳟的免疫系统也未受饲料糖含量的显著影响^[17]。对哺乳类来讲, 肝脏是补体蛋白合成的主要场所, 肝病会干扰补体从而降低对疾病的抵抗力。过量饲料糖引起鱼类肝损伤也许会影响补体合成, 但这方面的信息还很缺乏。

鱼类天然饵料的糖含量都比较低, 在长期进化过程中鱼类的消化系统可能比较适应于低糖饵料, 那么高糖配合饲料是否会引起其应激反应呢? 可的松是一个广泛用于评价鱼类应激反应的指标^[18], 然而关于饲料糖对于可的松分泌的影响的研究报道目前还比较少, 有限的研究结果也不太一致, 例如当饲料糖从 5% 增加到 30% 时大西洋鲑 (*Salmo salar*) 的可的松含量有所提高^[17], 而虹鳟^[19]和鳕鱼 (*Gadus morhua*)^[20]的可的松分泌似乎不受饲料糖含量的影响。这方面的研究还有待于加强, 如果鱼类高糖应激是个普遍现象, 那么应激的强弱可以作为评价鱼类利用糖能力高低的一个指标, 同时也为鱼类最适饲料糖需求量的确定提供了一个有价值的参数。更重要的是, 如果鱼类摄食高糖饲料表现出来的生长相对缓慢是由于应激造成的 (另文, 待刊), 那么, 消除或减轻应激反应就可以改善鱼类对糖的利用, 从而可以达到降低养殖成本的目的。

3 影响鱼类对饲料糖利用的因素

要使鱼类有效地利用尽可能多的饲料糖从而达到降低养殖成本的目的, 就要深入了解影响鱼类对饲料糖利用的因

素。前已述及, 饲料能量水平会影响鱼类对糖的利用, 除此之外, 鱼的品种、糖的种类、加工过程、饲料其他营养成分、环境温度等都会影响到鱼类对糖的利用。

31.1 糖的种类和投饲频率

饲料糖种类不同, 鱼类表现出的生长速度、饲料效率等不同。Buhler 和 Halver^[21]比较了 8 种糖源对大鳞大麻哈鱼 (*Oncorhynchus tshawytscha*) 仔鱼生长的影响。饲料糖含量均为 20%, 鱼体初重 01.55) 01.60g, 每天投饲 3 次。饲养 14 周后, 葡萄糖组、麦芽糖组、蔗糖组生长最快, 接下来依次是糊精组、果糖组、半乳糖组、马铃薯淀粉组和葡糖胺组。就葡萄糖、麦芽糖、糊精、淀粉比较, 随着糖分子量的增加, 鱼的生长速度下降。但 Furuichi 和 Yone^[22]的研究结果与此相反, 他们发现淀粉组鲤 (*Gyprinus carpio*) 增重率和饲料效率最高, 糊精组其次, 葡萄糖组最低。Wilson and poe^[2]也报道斑点叉尾 (*Ictalurus punctatus*) 利用糊精和淀粉比小分子的葡萄糖、果糖、麦芽糖、蔗糖等好。近年来越来越多的研究结果表明鱼类对大分子糖的利用性要好于小分子糖^[23]。

鱼类对不同分子量的糖的利用差异可能与其消化吸收速度有关。葡萄糖因不需消化可直接吸收, 2h 内葡萄糖吸收百分比最高, 而糊精和淀粉需在消化酶作用下分解后才能吸收, 2h 内吸收百分比依次降低, 相应地, 2h 后的吸收百分比淀粉组最高, 糊精组其次, 葡萄糖组最低^[21]。而调节糖代谢的胰岛素在 2h 后才升高, 参与糖代谢的有关的酶活性也在此后才达到最大活性^[24]。因此鱼类对大分子糖的利用性相对强一些。如果不改变投饲量, 增加投饲频率, 通过人为地控制摄食速度从而延缓饲料糖的吸收速度, 葡萄糖的利用性就大大改善。Shiau^[1]报道将投饲频率从每天 2 次增加到每天 6 次时, 葡萄糖组的罗非鱼 (*Oreochromis niloticus* @ 01 aureus) 增重率、饲料效率与淀粉组差异不显著, 甚至葡萄糖组的蛋白质蓄积量比糊精和淀粉组高。Hung 等^[25]用投饲机连续投喂分别含 271.2% 的葡萄糖、果糖、麦芽糖、蔗糖、乳糖、糊精、淀粉、纤维素 (cellucose) 的饲料, 喂养高首鲷 (*Acipenser transmontanus*) 仔鱼 8 周, 葡萄糖组和麦芽糖组的增重率、能量蓄积量比糊精组和淀粉组高。

鱼类对不同分子量的糖的利用也与其在饲料中含量有关。罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 饲料中糖含量低时 (10%) 葡萄糖对蛋白质的节约作用比糊精和淀粉强, 含量高时 (40%) 糊精、淀粉对蛋白质的节约作用比葡萄糖明显^[26]。这一结果与上述报道有些差异, 说明鱼类对饲料糖的利用不仅与其 2 小时内的吸收百分率有关, 可能还有其他因素, 譬如, 鱼类可能存在前已述及的高血糖应激, 表现为在血糖迅速升高时出现代谢通量转移^[27], 这还有待于深入探究。

31.2 糖的来源

鱼类对不同来源的淀粉的利用也有一定的差异。田丽霞等^[28]将试验草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 随机分养在 12 个水族箱中, 分别以玉米淀粉、小麦淀粉、水稻淀粉为糖源配制 3 种试验饲料, 饲养初始体重为 81.49g 的草鱼 80 天。试验结果显示: 草鱼对小麦淀粉的表观消化率最高, 小麦淀粉

组和玉米淀粉组的全鱼脂肪含量相对高于水稻淀粉组。Hemre 和 Hansen^[29]比较了入海洄游大西洋鲑 (*Salmo salar*) 对小麦淀粉、玉米淀粉和燕麦淀粉的利用性。结果显示各组增重率没有显著差异, 但小麦淀粉组的饲料效率和蛋白质效率比其他两组高。

31.3 加工程度

前已述及淀粉的糊化程度影响鱼类对其利用。Peres 和 Oliva2Teles^[30]比较了舌齿鲈 (*Dicentrarchus labrax*) 仔鱼对粗淀粉和糊化淀粉的利用。三种等氮 (48%)、等脂 (12%) 饲料分别含 25% 粗淀粉 (RS 组)、25% 的糊化淀粉 (GS 组) 或 121.5% 粗淀粉+ 121.5% 糊化淀粉 (RS/GS 组), 还有一种饲料含 63% 的蛋白质和 18% 的脂肪 (HP 组)。在饲养初重 6 克的试验鱼 10 周后发现, 用糊化淀粉部分 (RS/GS 组) 或全部 (GS 组) 替代粗淀粉饲料效率明显提高, 但饲料淀粉全部用糊化淀粉时生长速度显著下降。大多研究报告指出淀粉糊化后可显著提高饲料效率和鱼的生长速度^[31]。

31.4 纤维素

饲料粗纤维含量对鱼类饲料糖利用也有一定的影响。Morita 等^[53]研究了饲料中添加羧甲基纤维素 (CMC) 对真鲷 (*Chrysophrys major*) 利用糊精的影响, CMC 含量分别为 0、3、6、9 和 12%, 添加到糊精含量分别为 10、20、30% 的饲料中, 他们发现由于饲料中添加了 CMC, 真鲷的增重率和饲料效率显著提高, 适宜的 CMC 含量随着糊精含量的提高而增加。Morita 等^[32]认为 CMC 改善真鲷对糊精的利用与其减缓了糊精的消化吸收有关。

但 Shiau^[1]的研究结果与前述研究结果相反。他研究了 CMC 对罗非鱼生长、消化率和胃排空时间的影响, 所用饲料 CMC 的含量分别为 2、6、10、14%, 以糊精为饲料糖源, 结果发现罗非鱼增重率和饲料效率都随着 CMC 的提高而下降。Shiau^[1]还发现随着 CMC 的提高胃排空时间缩短, 使胃内容物为摄入干物质的一半的时间与 CMC 含量负相关。Shiau^[1]进一步研究了 guar gum, agar, carrageenan, CMC, cellulose 五种纤维素对罗非鱼利用饲料糊精的影响, 纤维素含量为 10%, 结果显示不管哪种纤维素都使增重率显著降低, 纤维素还影响肠道对葡萄糖的吸收率。

鱼类胰岛素和糖代谢酶活性升高较慢^[24], 因此纤维素降低肠道对葡萄糖的吸收速率可以一定程度改善鱼类对糖的利用, 但同时纤维素缩短胃排空时间, 影响肠道对葡萄糖的吸收率, 不利于鱼类对糖的利用, 两者作用的大小可能是决定纤维素产生不同影响的原因所在。

31.5 水温

随着水温下降鱼类对糖的耐量也会下降^[33]。过量饲料糖引起的肝损伤会导致鱼类对水中铜离子的耐受力下降, 而水温降低时这种影响会加剧^[34]。理论上说鱼类对重金属的耐受力随着水温升高而下降, 而摄入过量饲料糖后鱼类对铜离子的耐受力随着水温下降而下降, 这可能与其在低温时能量代谢强度低, 摄入过多饲料糖后代谢负担重、肝糖原和脂肪蓄积过多有关。

316 铬

在畜禽类的糖代谢过程中, 铬起着改善糖耐量, 促进脂肪合成的作用并影响着糖原的积累, 被认为是胰岛素活性的辅因子和葡萄糖耐量因子。近 20 年来人们也研究了饲料中添加铬对鱼类糖利用性的影响。研究发现罗非鱼饲料中添加 Cr_2O_3 或 CrCl_3 ^[1], 可明显提高摄食葡萄糖饲料的罗非鱼的增重率、摄食量、蛋白质和能量储积量及肝糖原含量。潘庆等^[35]也报道饲料中添加有机铬对罗非鱼的体组织营养成分有一定的影响。Shiau 和 Shy^[36]进一步研究指出 204mg/ kg Cr_2O_3 能最大

程度地改善罗非鱼对葡萄糖的利用, 生长速度最快。但是高首鲟 (*Sparus aurata* L)^[37]和虹鳟^[38]的实用饲料中加入铬酵母并没有明显促生长作用。生产实践中主要的糖源为淀粉, 潘庆等报道饲料中添加铬也不能显著改善罗非鱼对淀粉的利用^[39]。

4 鱼类对饲料糖的需求量

一般认为, 海水鱼类饲料糖含量不宜超过 20%, 淡水鱼类不宜超过 40%。已见报道的几种鱼类饲料糖含量的适宜量或推荐量见表 1。

表 1 几种鱼类饲料糖含量的适宜量或推荐量
Tab. 1 Optimum or recommended dietary level of digestible carbohydrate for various fishes

鱼种类	可消化糖%	数据来源
大鰾鲈 (<i>Scophthalmus maximus</i>)	[6	马爱军等 ^[40]
(<i>Serila quinqueradiata</i>)	[10	Shimeno ^[41]
牙鲆 (<i>Paralichthys olivaceus</i>)	151 8	李爱杰等 ^[42]
尖吻鲈 (<i>Lates calcarifer</i>)	[20	Boonyarat pat in ^[43]
大西洋鲑 (<i>Salmo salar</i>)	[20	Helland 等 ^[44]
鲈 (<i>Pleuronectes platessa</i>)	[20	Covey 等 ^[45]
大麻哈鱼 (<i>Oncorhynchus spp</i>)	[20	Hardy ^[46]
虹鳟 (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	[20	NRC ^[47]
红鳍东方 (<i>Fugn rubripes</i>)	20	扬州和杨家新 ^[48]
青鱼 (<i>Mylopharyngodon Peters</i>)	20	王道尊 ^[49]
红拟石首鱼 (<i>Sciaenops ocellatus</i>)	~ 25	Ellis 和 Reigh ^[11]
斑点叉尾 (<i>Ictalurus punctatus</i>)	25) 30	Wilson ^[50]
中华鲟 (<i>Acipenser sinensis</i>)	251 56	肖慧等 ^[51]
鲢 (<i>Cirrhinus molitorella</i>)	24) 26	王道尊 ^[49]
仔鳗 (<i>Eel fry, Anguilla japonicus</i>)	181 3	王道尊 ^[49]
鳗种 (<i>Fingerling eel, Anguilla japonicus</i>)	221 3	王道尊 ^[49]
成鳗 (<i>Adult eel, Anguilla japonicus</i>)	271 3	王道尊 ^[49]
团头鲂 (<i>Megalobrama amblycephala</i>)	25) 28	王道尊 ^[49]
条纹鲈 (<i>Morone saxatilis</i>)	25) 30	Nemat pour 等 ^[52]
罗非鱼 (<i>Oreochromis spp</i>)	~ 40	Luquet ^[53]
遮目鱼 (<i>Chanos chanos</i>)	35) 45	Lim ^[54]
草鱼 (<i>Ctenopharyngodon steindachner</i>)	3615) 421 5	王道尊 ^[49]
鲤 (<i>Cyprinus carpio</i>)	40	王道尊 ^[49]

鱼类是水生变温动物, 它不需要消耗能量维持恒定的体温, 同时由于水的浮力, 维持运动及身体平衡消耗的能量也相对少。此外, 鱼类, 尤其是淡水鱼类, 蛋白质代谢的终产物主要是氨, 氧化要比陆上动物彻底, 氧化等量蛋白质获能相对陆上动物多。从这些意义上说鱼类能量效率比较高, 需要的能量相对少, 同时鱼体蛋白含量较畜禽高, 要求饲料提供较多的蛋白质, 这就决定了鱼类对另两种能量营养素的需求有限。

然而关于鱼类对饲料糖的需求量, 研究结果大多数是基

于生长试验得来的。已知陆生恒温动物, 包括我们人类, 代谢能的 50%) 70% 是由糖氧化提供的, 而关于鱼类对糖的适宜需求量却很少见有从能量代谢这个角度去探讨的。如果从满足鱼类能量代谢需要出发确定适宜的饲料糖水平也许会得出与现有报道大相径庭的结果或结论。

5 结语

糖是最廉价的饲料能源, 人们在探讨鱼类适宜的饲料糖含量以及如何改善鱼类对糖的利用性方面进行了广泛的研

究,内容涉及糖的生理功能、鱼类对饲料糖的利用特点、影响鱼类对糖利用的因素、鱼类适宜的饲料糖含量等。糖的主要生理功能是提供能量,然而长期以来,人们研究鱼类适宜的饲料糖含量时多以生长速度等相关指标作为判据,并用陆生恒温动物的适宜饲料糖含量作为参照水平,得出的结论是鱼类对糖的利用能力低下。然而,我们至今尚未找到鱼类对糖利用能力低的原因,却发现很多情况下鱼类对糖的利用性可以和脂肪相媲美。如果我们从糖的生理功能出发重新审视已有的结论,从鱼类能量代谢需要出发来确定饲料中最适合的糖含量,或许会得出截然不同的结论。

参考文献:

[1] Shiau S Y. Utilization of carbohydrates in warmwater fish with particular reference to tilapia, *Oreochromis niloticus* @ *O. aureus* [J]. *Aquaculture*, 1997, 151: 79) 96

[2] Wilson R P, Poe W E. Apparent inability of channel catfish to utilize dietary mono and disaccharides as energy sources [J]. *J. Nutr.*, 1987, 117: 280) 285

[3] Li A J. Nutrition and feeding of aquatic animal [M]. Beijing: Chines Agricultural Press. 1996, 26) 36 [李爱杰. 水产动物营养与饲料学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996, 26) 36]

[4] Perag n J, Barroso J B, Garc a Salguero L, et al. Carbohydrates affect protein turnover rates, growth, and nucleic acid content in the white muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Aquaculture*, 1999, 179: 425) 437

[5] Wilson R P. Review: Utilization of dietary carbohydrate by fish [J]. *Aquaculture*, 1994, 124: 67) 80

[6] McLaren B A, Herman E F, Elvehjem C A. Nutrition of rainbow trout: Studies with purified rations [J]. *Arch. Biochem*, 1946, 10: 433

[7] Cai C F, Wang D Z. Glucose tolerance in Allogynogenetic gibel carp [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 1998, (sup): 63) 66 [蔡春芳和王道尊. 异育银鲫口服葡萄糖耐量试验 [J]. 上海水产大学学报, 1998, 增刊: 63) 66]

[8] Brauge C, Medale F, Corraze G. Effect of dietary carbohydrate levels on growth, body composition and glycaemia in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in seawater [J]. *Aquaculture*, 1994, 123: 109) 120

[9] Kim J D, Kaushik S J. Contribution of digestible energy from carbohydrate and estimation of protein/energy requirements for growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Aquaculture*, 1992, 106: 161) 169

[10] Nankervis L, Matthews S, Appleford P. Effect of dietary non protein energy source on growth, nutrient retention and circulating insulin like growth factor I and triiodothyronine levels in juvenile barramundi, *Lates calcarifer* [J]. *Aquaculture*, 2000, 191: 323) 335

[11] Ellis S C, Reigh R C. Effects of dietary lipid and carbohydrate levels on growth and body composition of juvenile red drum, *Sciaenops ocellatus* [J]. *Aquaculture*, 1991, 97: 383) 394

[12] Yamamoto T, Konishi K, shima T, et al. Influence of dietary fat and carbohydrate levels on growth and body composition of rainbow trout

Oncorhynchus mykiss under selffeeding conditions [J]. *Fish. Sci.*, 2001, 67: 221) 227

[13] Dias J, Alvarez M J, Diez A, et al. Regulation of hepatic lipogenesis by dietary protein energy in juvenile European seabass (*Dicentrarchus labrax*) [J]. *Aquaculture*, 1998, 161: 169) 186

[14] Vergara J M, Lopez Calero G, Robaina L, et al. Growth, feed utilization and body lipid content of gilthead seabream (*Sparus aurata*) fed increasing lipid levels and fish meals of different quality [J]. *Aquaculture*, 1999, 179: 35) 44

[15] Vielma J, Koskela J, Ruohonen K, et al. Optimal diet composition for European whitefish (*Coregonus lavaretus*): carbohydrate stress and immune parameter responses [J]. *Aquaculture*, 2003, 225: 3) 6

[16] Waagbø R, Glette J, Sandnes K, et al. Influence of dietary carbohydrate on blood chemistry, immunity and disease resistance in Atlantic salmon, *Salmo salar* [J]. *L. J. Fish Dis.*, 1994, 17: 245) 258

[17] Page G I, Hayworth K M, Wade R R, et al. Non specific immunity parameters and the formation of advanced glycosylation end products (AGE) in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), fed high levels of dietary carbohydrates [J]. *Aquacult. Res.*, 1999, 30: 287) 297

[18] Iwama G K, Picking A D, Sumpter J P, et al. Fish stress and health in aquaculture. Society for Experimental Biology Seminar Series [C], 1997, vol. 62 (Society for Experimental Biology, Great Britain): 278

[19] Hilton J W, Plisetskaya E M, Leatherland J F. Does oral 3, 4, 3, 5 diiodo L thyronine affect dietary glucose utilization and plasma insulin levels in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) [J]. *Fish Physiol. Biochem.*, 1987, 4: 113) 120

[20] Hemre G L, Lambertsen G, Lie Q. The effects of dietary carbohydrate on the stress response in cod (*Gadus morhua*) [J]. *Aquaculture*, 1991, 95: 319) 328

[21] Buhler D R, Halver J E. Nutrition of salmonoid fishes. II. Carbohydrate requirements of Chinook salmon [J]. *J. Nutr.*, 1961, 74: 307) 318

[22] Furuichi M, Yone Y. Availability of carbohydrate in nutrition of carp and red sea bream [J]. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 1982a, 48: 945) 948

[23] Cai C F, Song X H, Wang Y L. The effects carbohydrate variety and the chromium on growth and glucose tolerance of Allogynogenetic gibel carp [J]. *Journal of fisheries of china*, 1999, 23: 432) 436 [蔡春芳, 宋学宏, 王永玲. 不同糖源及铬对异育银鲫生长和糖耐量的影响 [J]. 水产学报, 1999, 23: 432) 436]

[24] Furuichi M, Yone Y. Changes of activities of hepatic enzymes related to carbohydrate metabolism of fish in glucose and insulin glucose tolerance tests [J]. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 1982b, 48: 463) 466

[25] Hung S S O, Fynn Aikins K F, Lutes P B, et al. Ability of juvenile white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) to utilize different carbohydrate source [J]. *J. Nutr.*, 1989, 119: 727) 733

[26] Anderson J, Jackson A J, Matty A J, et al. Effects of dietary carbohydrate and fiber on the tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linn) [J]. *Aquaculture*, 1984, 37: 303) 314

[27] Cai C F, Liu Y, Chen L Q. Metabolic responses of Allogynogenetic

- gbel carp after oral administration of different doses of glucose[J]. *Acta Hydrobiologica sinica*, 2003, 27(6): 602-606[蔡春芳, 刘影, 陈立侨等. 异育银鲫口服不同剂量葡萄糖后的代谢反应[J]. 水生生物学报, 2003, 27(6): 602-606]
- [28] Tian L X, Liu Y J, Feng J, et al. Effects of different types of starch on growth, the deposition of mesenteric fat and body composition of *Ctenopharyngodon idellus*. *Journal of fisheries of china*, 2002, 26: 247-251[田丽霞, 刘永坚, 冯健等. 不同种类淀粉对草鱼生长、肠系膜脂肪沉积和鱼体组成的影响[J]. 水产学报, 2002, 26: 247-251]
- [29] Hemre G I, Hansen T. Utilization of different dietary starch sources and tolerance to glucose loading in Atlantic salmon (*Salmo salar*), during par2smolt transformation[J]. *Aquaculture*, 1998, 161: 145-157
- [30] Peres H, OlivaTeles A. Utilization of raw and gelatinized starch by European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juvenile[J]. *Aquaculture*, 2000, 205: 287-299
- [31] Kaushik S J, M dale F. Energy requirements, utilization and dietary supply to salmonids[J]. *Aquaculture*, 1994, 124: 81-97
- [32] Morita K, Furuichi M, Yone Y. Effect of carboxymethylcellulose supplemented to dextrin2containing diets on the growth and feed efficiency of red sea bream[J]. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 1982, 48: 1617-1620
- [33] Hemre G. I, Torrissen O, Krogdahl A, et al. Glucose tolerance in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., dependence on adaptation to dietary starch and water temperature[J]. *Aquacult. Nutr.*, 1995, 1: 69-75
- [34] Dixon D G, Hilton J W. Effects of available dietary carbohydrate and water temperature on the chronic toxicity of waterborne copper to rainbow trout[J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1985, 42: 1007-1013
- [35] Pan Q, Liu S, Zheng C, et al. The effect of chromium2nicotinic acid on growth, feed utilization and tissue composition in hybrid tilapia, *Oreochromis niloticus* @ *O. aureus*[J]. *Acta Hydrobiologica sinica*, 2002, 26(2): 197-200[潘庆, 刘胜, 郑诚等. 烟酸铬对奥尼罗非鱼生长及组织营养成分的影响[J]. 水生生物学报, 2002, 26(2): 197-200]
- [36] Shiau S Y, Shy S M. Dietary chromic oxide inclusion level required to maximize glucose utilization in hybrid tilapia, *Oreochromis niloticus* @ *O. aureus*[J]. *Aquaculture*, 1998, 161: 357-364
- [37] Gatta P P, Piva A, Paolini M, et al. Effects of dietary organic chromium on gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) performances and liver microsomal metabolism[J]. *Aquac. Res.*, 2001, 32(sup 1): 60-69
- [38] Bureau D P, Kirkland J B, Cho C Y. The effects of dietary chromium supplementation on performance, carcass yield and blood glucose of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed two practical diets[J]. *J. Anim. Sci.*, 1995, 73(sup 1): 194
- [39] Pan Q, Bi Y Z, Yan X L, et al. Effect of organic chromium on growth and carbohydrate utilization in hybrid tilapia, *Oreochromis niloticus* @ *O. aureus*[J]. *Acta Hydrobiologica sinica*, 2002, 26(4): 393-399
- [潘庆, 毕英佐, 颜惜玲等. 有机铬对奥尼罗非鱼生长和糖利用的影响[J]. 水生生物学报, 2002, 26(4): 393-399]
- [40] Ma A J. Study of the requirement of protein, lipid and carbohydrate by finger turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Acta Hydrobiologica sinica*, 2002, Sup: 53-57[马爱军. 大鲈鲈幼鱼对蛋白质、脂肪、糖的营养需求研究[J]. 水生生物学报, 2002, 增刊: 53-57]
- [41] Shimeno S. Yellowtail, *Seri2ca quinqueradiata*, In: *Handbook of Nutrient Requirements of Finfish*[M]. Wilson R P (Editor), CRC Press, Boca Raton, FL, 1991, 181-191
- [42] Li A J, Zhang D B, Wei W Q, et al. Study on the nutrition requirement by finger *Paralichthys olivaceus*[J]. *Journal of Zhejiang Ocean University (Nature Science)*, 2001, (Sup 1): 6-10[李爱杰, 张道波, 魏万权等. 牙鲆幼鱼营养需要的研究[J]. 浙江海洋学院学报, 2001(S1): 6-10]
- [43] Boonyaratpalin M. Asian seabass, *Lates calcarifer*. In: Wilson R P (Editor), *Handbook of Nutrient Requirements of finfish*[M]. CRC Press, Boca Raton, FL, 1991, 5-11
- [44] Helland S, Sordbakken T, Grisdal2Helland B. Atlantic salmon, *Salmo salar*. In: Wilson R P (Editor), *Handbook of Nutrient Requirements of Finfish*[M]. CRC Press, Boca Raton, FL, 1991, 13-22
- [45] Cowey C B, Adron J W, Brown D A. Studies on the nutrition of marine flatfish. The metabolism of glucose by plaice (*Pleuronectes platessa*) and the effect on dietary energy source on protein utilization in plaice[J]. *Br. J. Nutr.*, 1975, 33: 219-231
- [46] Hardy R W. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp. In: Wilson R P (Editor), *Handbook of Nutrient Requirements of Finfish*[M]. CRC Press, Boca Raton, FL, 1991, 105-121
- [47] NRC(Natural Research Council), 1981. *Nutrient Requirements of Coldwater fishes*[M]. National Academic Press, Washington, DC
- [48] Yang Z, Yang J X. Nutrient requirement and the feeding of Taki Fugu[J]. *Reservoir fisheries*, 2002, (1): 1-2[扬州, 杨家新. 河鲀营养需求与饲料应用概况[J]. 水利渔业, 2002, (1): 1-2]
- [49] Wang D Z. Fish feeding[M]. Beijing: Chines Agricultural Press. 1995, 86-88[王道尊. 鱼用配合饲料[M]. 中国农业出版社, 1995, 86-88]
- [50] Wilson R P. Channel catfish, *Ictalurus punctatus*. In: Wilson R P (Editor), *Handbook of Nutrient Requirements of Finfish*[M]. CRC Press, Boca Raton, FL, 1991, 13-22
- [51] Xiao H, Wang J S, Wen Z H, et al. Study on the optimum content of nutrient by finger *Acipenser sinensis*[J]. *Journal of fishery sciences of china*, 1999, 6: 33-38[肖慧, 王京树, 文志豪等. 中华鲟幼鱼饲料营养素适宜含量的研究[J]. 中国水产科学, 1999, 6: 33-38]
- [52] Nematipour G R, Brown M L, Gatlin D M 2. Effects of dietary carbohydrate: lipid ratio on growth and body composition of hybrid striped bass[J]. *J. World. Aquaculture Soc.*, 1992, 23: 128-132
- [53] Luquet P. Tilapia, *Oreochromis* spp. In: Wilson R P (Editor), *Handbook of Nutrient Requirements of Finfish*[M], CRC Press, Boca Raton, FL, 1991, 13-22
- [54] Lim C. Milkfish, *Chanos chanos*. In: Wilson R P (Editor), *Handbook of Nutrient Requirements of Finfish*[M]. CRC Press, Boca Raton, FL, 1991, 97-104