

南方鲇对饲料碳水化合物的代谢适应

罗毅平 谢小军

(西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

METABOLIC ADAPTATION OF CARNIVOROUS SOUTHERN CATFISH TO DIETARY CARBOHYDRATE

LUO Yi-Ping and XIE Xiao-Jun

(School of Sciences, Southwest-China Normal University, Chongqing 400715)

关键词: 肉食性鱼类; 代谢酶; 碳水化合物; 南方鲇

Key words: Carnivorous fish; Metabolic enzyme; Carbohydrate; *Silurus meridionalis*

中图分类号: S963.31 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2009)01-0140-06

已有研究表明, 肉食性鱼类对饲料碳水化合物(CHO)利用较差^[1,2], 摄食过高水平 CHO 饲料后, 鱼体血糖持续偏高^[3,4], 造成代谢负荷(Metabolism burden)加重^[4], 导致鱼体的生长率和饲料效率降低^[5,6], 损害肝脏功能^[7], 影响鱼体的免疫力^[8]。另一些研究则发现, 在大西洋鲑(*Salmo salar*)和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)等肉食性鱼类的饲料中添加一定水平的 CHO 可以提高生长率、饲料效率和蛋白质效率^[9,10], 提示这些肉食性鱼类可能在一定程度上适应 CHO 营养条件。

酵解氧化供能、合成肝糖原和通过戊糖途径提供脂肪合成原料是动物体内消解糖的主要途径^[4,9,11]。近年的研究发现一些肉食性鱼类和哺乳动物一样, 肝脏中具有葡萄糖激酶(GK)等糖酵解关键酶, 且有的鱼类摄食 CHO 饲料后, GK 的活性和表达水平增强^[12,13]。鱼类摄入高水平 CHO 饲料后肝指数和肝糖原含量通常增高, 对糖的储存量增大^[14,15]。但关于鱼类能否将摄入的饲料 CHO 转化为身体脂肪尚存在争议^[9,16-18]。南方鲇(*Silurus meridionalis* Chen)是中国特有的专性肉食性鱼类, 广泛分布于长江流域及其以南地区, 其天然食物中缺乏 CHO, 长期的进化适应可能导致它对食物中的 CHO 存在抵抗效应(Resistant effect), 饲料中高水平

CHO 对南方鲇应当是一种不利的营养因子。但有趣的是, 本实验室经喂养实验发现, 南方鲇最适饲料 CHO 水平为 12%—18%, 30% CHO 的饲料组的摄食率和消化率降低, 但与含 0% CHO 的饲料相比, 含 30% CHO 的饲料对南方鲇的特定生长率的抑制效应不显著^[19], 提示该种鱼能在一定程度上适应 CHO 饲料, 但由于该研究采用的各饲料的能值不等, 可能影响其研究结果。我们已经研究发现, 初次摄食 CHO 饲料后南方鲇肝脏糖酵解功能增强不明显^[20], 但缺乏有关该种鱼长期摄食高 CHO 饲料后糖代谢关键酶活性变化的资料, 因此该种鱼是否具有对 CHO 营养的代谢适应机制也需进一步研究。本研究采用含不同水平 CHO 的等能饲料喂养南方鲇, 检测其生长状态、血糖及一些糖代谢关键酶活性, 为肉食性鱼类的营养学研究提供新资料。

1 材料与方法

1.1 实验饲料 以白鱼粉为蛋白源, 玉米油为脂肪源, 熟化玉米淀粉(120 预煮 15min)为 CHO 源, 配制了等蛋白含量和能量密度的对照饲料(0% CHO)、中水平 CHO 饲料(15% CHO)和高水平 CHO 饲料(30% CHO)(表 1)。

收稿日期: 2007-09-18; 修订日期: 2008-05-12

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 30371121); 重庆市自然科学基金项目(CSTC, 2005BA1011)资助

作者简介: 罗毅平(1978—), 男, 四川天全人; 博士; 主要从事鱼类生理生态学研究。E-mail: luoguo@swu.edu.cn

通讯作者: 谢小军, E-mail: xjxie@swu.edu.cn

表 1 实验饲料配方及成分含量表 (%干重)
Tab. 1 The formulation and proximate composition of the experiment diets (% dry weight)

	对照饲料 Control diet	中水平 CHO 饲料 Middle CHO diet	高水平 CHO 饲料 High CHO diet
配方 Formulation			
鱼粉 Fish meal	54.71	54.71	54.71
淀粉 Starch	0.00	15.00	30.00
微晶纤维素 MCC	19.30	10.52	1.75
玉米油 Corn oil	13.49	6.99	0.49
维生素预混剂 Vitamin premix ¹	2.00	2.00	2.00
无机盐预混剂 Mineral premix ²	2.00	2.00	2.00
羧甲基纤维素 CMC	2.50	2.50	2.50
牛肝 Ox liver	5.00	5.00	5.00
三氧化二铬 Cr ₂ O ₃	1.00	1.00	1.00
成分分析 Proximate analysis (%) ³			
淀粉 Starch	1.58	14.65	30.35
蛋白质 Protein	42.05	43.04	42.35
脂肪 Lipid	17.35	12.19	4.54
灰分 Ash	9.96	9.69	10.16
能值 Energy (kJ/g)	17.05	17.49	17.01

1 维生素 Vitamin premix (mg or U/kg diet): 硫胺素 (B₁), 20mg; 核黄素 (B₂), 40mg; 吡哆醛 (B₆), 20mg; 钴胺素 (B₁₂), 0.1mg; 亚硫酸氢钠甲萘醌 (K₃), 10mg; 肌醇 (inositol), 1000mg; 泛酸 (pantothenic acid), 60mg; 烟酸 (niacin acid), 200mg; 生物素 (H), 1.23mg; 视黄醇 (A), 25000 U; 胆钙化醇 (D), 2500 U; 生育酚 (E), 1200mg; 抗坏血酸 (C), 2112mg; 氯化胆碱 (choline chloride), 2500mg; 2 无机盐 Mineral premix (mg/kg diet): NaF, 2mg; KI, 0.08mg; CoCl₂ · 6H₂O, 1mg; CuSO₄ · 5H₂O, 10mg; FeSO₄ · H₂O, 74mg; ZnSO₄ · H₂O, 50mg; MnSO₄ · H₂O, 60mg; MgSO₄ · 7H₂O, 1000mg; K₂HPO₃ · 3H₂O, 6000mg; NaH₂PO₃ · 2H₂O, 5000mg; NaCl, 100mg; CaCO₃, 4g; 3 饲料能量蛋白质以 23.6kJ/g, 脂肪以 39.5kJ/g, 淀粉以 17.2kJ/g 计算 The dietary energy was calculated as protein: 23.6, lipid: 39.5, starch: 17.2kJ/g

1.2 实验鱼的来源与驯养 采用本实验室当年人工孵化的同批南方鲇幼鱼, 驯养于西南大学水产科学研究所的室内循环水养殖系统。选取体格健壮, 体重接近 ((20.7 ± 0.5) g) 的南方鲇幼鱼 40 尾, 以对照饲料为驯化饲料, 分别于 40 个驯化笼中单尾驯化以避免生长严重分化, 驯化期为 30d。

1.3 实验操作程序 将实验鱼禁食 24h, 以对照饲料投喂一次, 12h 后取 10 尾作为初始鱼体, 测定各项指标。将其余实验鱼随机分成三组, 每组 10 尾, 置于 5 个水族箱的 30 个驯化笼中, 每箱中分别以对照饲料、中水平 CHO 饲料和高水平 CHO 饲料喂养 2 笼, 每笼中喂养 1 尾鱼, 日粮水平为 2%BW/d, 每天投喂 1 次 (18:00—18:30)。喂养 8 周后, 取各组餐后 12h 的实验鱼, 测定各项指标, 每组取样 10 尾。实验水温为 (27.5 ± 0.5) °C, 溶氧 > 5mg/L, 氨氮 < 0.05mg/L, 光制为 14L 10D。

在取血样用离心管中加入浓度为 0.01mg/mL 的氟化钠和 200U/mL 的肝素钠各 0.1mL, 使其分散附于容器的内壁, 在 55 °C 下烘干备用。取样时, 参照文献 [21] 的方法在 30s 内断尾取血, 血液收集于取样离心管内, 3100r/min 离心 15min, 收集上清液于 -20 °C 保存 24h 待测。迅速解剖鱼体, 取出肝脏, 分成小块冻存于液氮, 取样结束

后保存于 -80 °C 冰箱。实验饲料和鱼体于 -20 °C 保存待测生化成分。

1.4 分析测定方法 饲料及鱼体生化分析样品均在 70 °C 烘干, 求得干物质含量, 然后进行生化成分及能值测定。采用 Xie, *et al.* [22] 的方法测定各项指标, 鱼体能值采用氧弹测热仪测定, 为避免饲料中纤维素对能值的影响, 饲料能值采用理论值计算。

己糖激酶 (HK) 和葡萄糖激酶 (GK) 的活性采用 Kirchner, *et al.* [23] 的方法测定: 取 0.3g 肝脏, 在 4 °C 条件下, 加入 10 倍体积缓冲液匀浆, 于 11000r/min 离心 30min, 取上清液, 30 °C 下在酶标仪 (Spectra max 190, Molecular Devices) 波长 340nm 测定。

磷酸果糖激酶 (PFK)、果糖 1, 6-二磷酸酶 (FBPase) 和葡萄糖 6-磷酸脱氢酶 (G6PDH) 的活性采用 Metón, *et al.* [24] 的方法测定, 在 4 °C 条件下取 0.3g 肝脏加入 10 倍体积缓冲液匀浆, 21000r/min 离心 30min, 取上清液, 30 °C 下, 波长 340nm 测定。

组织上清液蛋白质含量用牛血清蛋白为标准蛋白, 采用 Bradford, *et al.* [25] 方法测定。酶的活性表示为: 在 30 °C 条件下, 每分钟分解 1μmol 底物为一个活力单位 (U)。

肝糖原含量采用蒽酮试剂法^[26]测定。血清葡萄糖浓度采用葡萄糖氧化酶法^[27]测定。

1.5 计算及统计方法 各实验参数通过以下公式计算求得：

肝指数 (HSI, %) = 肝脏重 / 体重 × 100

摄食率 (FR, % / d) = 100 × I_d × 2 / ((W_t + W_0) × t)

特定生长率 (SGR, % W_t / d) = 100 × (ln (W_t) - ln (W_0)) / t

饲料效率 (FE, %) = 100 × (W_t - W_0) / I_d

蛋白质效率 (PER, %) = (W_t - W_0) / (I_d × P_d)

蛋白质累积率 (PPV, %) = 100 × (W_t × P_t - W_0 × P_0) / (I_d × P_d)

脂肪累积率 (LPV, %) = 100 × (W_t × L_t - W_0 × L_0) / (I_d × L_d)

能量累积率 (EPV, %) = 100 × (W_t × E_t - W_0 × E_0) / (I_d × E_d)

其中 W_0 为初始体重, W_t 为终末体重, t 为实验喂养时间, I_d 为摄入干物质的总量, P_d 、 L_d 和 E_d 分别为饲料中蛋白

质、脂肪含量和能量密度, P_0 、 L_0 和 E_0 分别为初始鱼体蛋白质、脂肪含量和能量密度, P_t 、 L_t 和 E_t 分别为终末鱼体蛋白质、脂肪含量和能量密度。

采用 Excel (2003)和 SPSS (11.5)软件进行数据的整理及统计分析。对各组数据进行方差分析,差异显著后进行 LSD多重比较,显著性水平为 $p < 0.05$ 。

2 结果

2.1 鱼体生长状态和生化组成的变化

各组间 FR、SGR、FE、PER 和 PPV 差异均不显著。高 CHO 组的 LPV 显著高于中 CHO 组和对照组 ($p < 0.05$), 后者间无显著差异 (表 2)。鱼体水分含量随饲料 CHO 水平增高而升高,高 CHO 组的水分显著高于对照组 ($p < 0.05$); 中、高 CHO 组的脂肪和能量含量均显著低于对照组 ($p < 0.05$),高 CHO 组显著低于中 CHO 组 ($p < 0.05$)。各组间蛋白和灰分含量均无显著差异 (表 3)。

表 2 饲料碳水化合物对南方鲇生长状态参数的影响
Tab. 2 Effect of dietary carbohydrate on growth performance in the southern catfish

参数 Parameters	饲料 Diets		
	对照 Control	中 CHO Middle CHO	高 CHO High CHO
初始体重 Initial weight (g)	29.18 ±0.51	30.76 ±0.80	29.06 ±0.36
终末体重 Final weight (g)	120.52 ±7.46 ^b	151.38 ±3.23 ^a	131.16 ±5.49 ^b
摄食率 FR (% / d)	1.69 ±0.03	1.64 ±0.03	1.66 ±0.07
特定生长率 SGR (% W_t / d)	2.65 ±0.16	2.86 ±0.07	2.69 ±0.04
饲料效率 FE (%)	135.44 ±7.78	147.83 ±4.70	140.56 ±6.62
蛋白质效率 PER	3.22 ±0.18	3.43 ±0.11	3.32 ±0.16
蛋白质累积率 PPV (%)	56.73 ±3.17	55.21 ±1.23	53.95 ±3.18
脂肪累积率 LPV (%)	83.23 ±6.9 ^b	95.60 ±7.27 ^b	179.45 ±12.41 ^a

注:数据用平均值 ±标准误差表示 ($n = 10$); a, b:相同行中带不同的上标的数值表示差异显著 ($p < 0.05$); 下同
Note: The datas were expressed as mean ±SE ($n = 10$); a, b: The values with different superscripts in the same row indicate significant differences ($p < 0.05$); The same as follows

表 3 饲料碳水化合物对南方鲇鱼体组成影响
Tab. 3 Effect of dietary carbohydrate on body composition in the southern catfish

参数 Parameters	饲料 Diets		
	对照 Control	中 CHO Middle CHO	高 CHO High CHO
水分 Moisture (%)	71.62 ±0.83 ^b	73.47 ±0.44 ^{ab}	75.12 ±0.58 ^a
粗蛋白 Protein (%)	16.37 ±0.28	15.73 ±0.17	15.82 ±0.38
粗脂肪 Lipid (%)	8.91 ±0.74 ^a	7.01 ±0.37 ^b	5.37 ±0.34 ^c
灰分 Ash (%)	2.54 ±0.06	2.57 ±0.05	2.65 ±0.04
能量 Energy (kJ / g)	7.31 ±0.32 ^a	6.55 ±0.15 ^b	5.88 ±0.18 ^c

2.2 鱼体血糖、肝糖及糖代谢酶活性的变化

中、高 CHO 组血糖浓度、HSI 和肝糖原含量均显著高于

对照组 ($p < 0.05$), 而中、高 CHO 组间无显著差异。各组间 HK 活性无显著差异, GK 只在高 CHO 组中测出活性。高

CHO组 PFK和 G6PDH活性显著高于对照组 ($p < 0.05$),二者均显著低于对照组 ($p < 0.05$) (表 4)。者均与中 CHO组无显著差异。中 CHO和高 CHO组 FB Pase

表 4 饲料碳水化合物对南方鲇糖代谢参数的影响
Tab. 4 Effect of dietary carbohydrate on the parameters of glucose metabolism in the southern catfish

参数 Parameters	饲料 Diets		
	对照 Control	中 CHO Middle CHO	高 CHO High CHO
血糖 Plasma glucose (mg/mL)	0.43 $\pm$ 0.01 ^b	0.53 $\pm$ 0.02 ^a	0.52 $\pm$ 0.02 ^a
肝指数 HSI (%)	1.42 $\pm$ 0.08 ^b	2.34 $\pm$ 0.13 ^a	2.15 $\pm$ 0.18 ^a
肝糖原 Hepatic glycogen (mg/g liver)	68.66 $\pm$ 7.75 ^b	104.04 $\pm$ 3.33 ^a	94.44 $\pm$ 5.28 ^a
己糖激酶 HK (U/mg protein)	1.09 $\pm$ 0.07	0.85 $\pm$ 0.09	0.83 $\pm$ 0.15
葡萄糖激酶 GK (U/mg protein)	——	——	0.61 $\pm$ 0.26
磷酸果糖激酶 PFK (U/mg protein)	0.14 $\pm$ 0.01 ^b	0.16 $\pm$ 0.01 ^{ab}	0.20 $\pm$ 0.02 ^a
果糖 1,6二磷酸激酶 FB Pase (U/mg protein)	0.32 $\pm$ 0.05 ^a	0.17 $\pm$ 0.03 ^b	0.21 $\pm$ 0.00 ^b
葡萄糖 6磷酸脱氢酶 G6PDH (U/mg protein)	0.78 $\pm$ 0.12 ^b	1.28 $\pm$ 0.21 ^{ab}	1.32 $\pm$ 0.16 ^a

注: ——:未测出活性
Note: ——: No activity was detected

3 讨 论

已有的研究发现,与摄食 0%CHO 饲料的南方鲇相比,摄食含 30%CHO 饲料的摄食率和消化率显著降低,SGR 下降不显著,而 FE 显著提高^[19],该研究采用的饲料能值随 CHO 水平增高而增高,本研究采用等蛋白等能饲料,因此与其研究结果不完全相同,本研究发现高 CHO 组鱼体的 SGR、FE、PER 和 PPV 等生长参数均与对照组无显著差异 (表 2)。肉食性鱼类摄食饲料 CHO 后血糖水平通常偏高^[3,4]。本研究中,中 CHO 和高 CHO 饲料喂养的南方鲇鱼体血糖水平均显著高于对照组。哺乳类对血糖浓度升高的适应性反应是增强糖酵解酶的活性,同时降低糖异生酶的活性,从而维持体内血糖水平的稳态^[28]。HK、GK 和 PFK 是控制糖酵解的关键酶,FB Pase 是控制糖异生的关键酶^[24]。本实验室已有研究表明,南方鲇初次摄食 CHO 饲料后肝脏糖酵解功能没有明显增强^[20]。本研究表明以高 CHO 饲料长期喂养后,南方鲇的 GK 和 PFK 活性能被有效地诱导增高,FB Pase 活性也受到明显抑制 (表 4),提示南方鲇肝脏的糖酵解活动能适应性增强,糖异生活动能相应减弱,在一定程度上可利用糖代谢供能。因此,尽管该种肉食性鱼类摄食 CHO 饲料后出现高血糖症状,但 SGR、FE、PER、PPV 等生长参数均与对照组无显著差异 (表 2),表观生长状况受饲料 CHO 影响不明显。

合成肝糖原是动物体血糖的代谢途径之一,鱼类摄入高水平 CHO 饲料后肝指数和肝糖原含量通常增高以储存糖分^[14,15],有助于调控摄食 CHO 饲料后过高的血糖,但肝糖原含量过高会损害鱼类肝脏的正常功能^[7,8]。本研究发现,中、高水平 CHO 组南方鲇肝糖原含量和肝指数均显著高于对照组,表明摄食中、高水平 CHO 饲料的南方鲇鱼体肝糖原积累量明显增高 (表 4)。中、高水平 CHO 组之间的肝糖原含

量及肝指数的差异均不显著,表明当饲料 CHO 水平从 15%增高到 30%时,肝糖原累积量不能继续增高,提示中水平 CHO 组的肝糖原累积量已达肝脏糖原的储存上限。

由于中水平 CHO 组的肝糖原储存均已达上限,高水平 CHO 组就不能进一步提高体内的肝糖原储量应对该处理条件下更高水平的饲料 CHO,但高水平 CHO 组的表现生长状态并未受到抑制 (表 2),那么鱼体是如何适应这更高水平的 CHO 营养条件的呢?磷酸戊糖途径是糖代谢的主要通道之一,由 G6PDH 催化 G-6-P 为脂肪酸的合成提供 NADPH^[11],G6PDH 活性高的鱼类利用 CHO 较好^[11],摄食高 CHO 饲料的金鲷 (*Sparus aurata*)、河鲈 (*Perca fluviatilis*)、沟鲈 (*Ictalurus punctatus*) 等鱼类的肝脏 G6PDH 活性增高,其中沟鲈的脂肪酸合成酶活性也增强,表明转化饲料 CHO 为脂肪的活动增强^[24,29],采用同位素标记对虹鳉的研究也得到相似的结果^[30]。本研究中,高 CHO 组南方鲇 G6PDH 活性显著增高 (表 4),提示鱼体摄食高 CHO 饲料后磷酸戊糖途径的功能增强。已有的研究提出,当鱼体在生长期的 LPV 值大于 100%时,表明有饲料非脂肪成分转化为鱼体脂肪成分^[16,17,31]。本研究发现,中水平 CHO 组的 LPV 均与对照组无显著差异,表明中水平 CHO 组转化为脂肪的能力没有明显增高。本研究的各组饲料蛋白含量控制在相等水平,消除了饲料蛋白对实验结果的影响。尽管高 CHO 组鱼体脂肪含量较低,但该组饲料中的脂肪含量也较低,且 LPV 值高达 179.45%,表明摄食高 CHO 饲料的鱼体生长的脂肪比其从饲料摄入的脂肪总量还多 79.45%,这一多出的部分应当由饲料 CHO 转化而来,经估算约占高 CHO 组鱼体脂肪增量的 44%左右。因此,合成脂肪是该种鱼类利用饲料 CHO 的重要途径。

综上,从适应性调节的角度看,当面临中等水平的 CHO

营养条件时,鱼体仅反应为血糖水平和肝糖原总量的增高;当面临高水平的 CHO 营养条件时,鱼体既增高血糖水平和肝糖原总量,还增高脂肪的合成和累积率,使高水平 CHO 条件下的鱼体的血糖和肝糖水平能够控制在一定的阈值内。这应当是该种肉食性鱼类能够在一定程度上适应并利用较高水平的 CHO 饲料的机制。

参考文献:

- [1] Wilson R P. Utilization of dietary carbohydrate by fish [J]. *Aquaculture*, 1994, **124**: 67—80
- [2] Moon T W. Glucose intolerance in teleost fish: fact or fiction [J]? *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2001, **129B**: 243—249
- [3] Rawles S D, Gatlin D M. Carbohydrate utilization in striped bass (*Morone saxatilis*) and sunshine bass (*M. chrysops* ♀ × *M. saxatilis* ♂) [J]. *Aquaculture*, 1998, **161**: 201—212
- [4] Hemre G I, Mørnsten T P, Krøgdahl A. Carbohydrates in fish nutrition: effects on growth, glucose metabolism and hepatic enzymes [J]. *Aquaculture Nutrition*, 2002, **8**: 175—194
- [5] Hilton J W, Atkinson J L. Response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to increased levels of available carbohydrate in practical trout diets [J]. *British Journal of Nutrition*, 1982, **47** (3): 597—607
- [6] Rosenlund G, Karlsten Ø, Tveit K, et al. Effect of feed composition and feeding frequency on growth, feed utilisation and nutrient retention in juvenile Atlantic cod, *Gadus morhua*, L. [J]. *Aquaculture Nutrition*, 2004, **10**: 1—8
- [7] Bæverfjord G. Digestible and indigestible carbohydrates in rainbow trout diets. Liver glycogen deposition and liver morphology [M]. Dissertation, Department of Pathology, Norwegian College of Veterinary Medicine 1992, 117
- [8] Vielma J, Koskela J, Ruohonen Kari, et al. Optimal diet composition for European whitefish (*Coregonus lavaretus*): carbohydrate stress and immune parameter response [J]. *Aquaculture*, 2003, **225**: 3—16
- [9] Hemre G I, Hansen T. Utilisation of different dietary starch sources and tolerance to glucose loading in Atlantic salmon during parr-smolt transformation [J]. *Aquaculture*, 1998, **161**: 145—157
- [10] Lee S M, Kim K D, Lall S P. Utilization of glucose, maltose, dextrin and cellulose by juvenile flounder (*Paralichthys olivaceus*) [J]. *Aquaculture*, 2003, **221**: 427—438
- [11] Christiansen D C, Klungsoyr L. Metabolic utilisation of nutrients and the effects of insulin in fish. A review [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1987, **88B**: 701—711
- [12] Caseras A, Metcalfe I, Fernandez F, et al. Glucokinase gene expression is nutritionally regulated in liver of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2000, **1493**: 135—141
- [13] Panerati S, Metcalfe I, Blin C, et al. Hepatic glucokinase is induced by dietary carbohydrates in rainbow trout, gilthead sea bream, and common carp [J]. *American Journal of Physiology*, 2000, **278**: 1164—1170
- [14] Capilla E, Metcalfe I, Navarro I, et al. Muscle insulin binding and plasma levels in relation to liver glucokinase activity, glucose metabolism and dietary carbohydrates in rainbow trout [J]. *Regulatory Peptides*, 2003, **110**: 123—132
- [15] Lee S M, Lee J H. Effect of dietary glucose, dextrin and starch on growth and body composition of juvenile starry flounder *Platichthys stellatus* [J]. *Fisheries Science*, 2004, **70**: 53—58
- [16] Kaushik S J, Luquet P, Blanc D, et al. Studies on the nutrition of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) I Utilization of digestible carbohydrates by sturgeon [J]. *Aquaculture*, 1989, **76**: 97—107
- [17] Brauge C, Metcalfe I, 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
- [18] Sanden M, Frøylund L, Hemre G I. Modulation of glucose-6-phosphate dehydrogenase, 6-phosphogluconate dehydrogenase and malic enzyme activity by glucose and alanine in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. hepatocytes [J]. *Aquaculture*, 2003, **221**: 469—480
- [19] Fu S J, Xie X J. Effect of dietary carbohydrate levels on growth performance in *Silurus meridionalis* Chen [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2005, **29** (3): 82—86 [付世建, 谢小军. 饲料碳水化合物水平对南方鲇生长的影响. 水生生物学报, 2005, **29** (3): 82—86]
- [20] Lin X Z, Luo Y P, Xie X J. Effects of dietary carbohydrate level on glycogen enzymes and serum glucose concentrations in the juvenile southern catfish after feeding [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, **30** (3): 304—310 [林小植, 罗毅平, 谢小军. 饲料碳水化合物水平对南方鲇幼鱼餐后糖酵解酶活性及血糖浓度的影响. 水生生物学报, 2006, **30** (3): 304—310]
- [21] Ackerman P A, Forsyth R B, Mazur C F, et al. Stress hormones and the cellular stress response in salmonids [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2000, **23**: 327—336
- [22] Xie X, Long T, Zhang Y, et al. Reproductive investment in the *Silurus meridionalis* [J]. *Journal of Fish Biology*, 1998, **53**: 259—271
- [23] Kirchner S, Kaushik S, Panerati S. Effect of partial substitution of dietary protein by a single gluconeogenic dispensable amino acid on hepatic glucose metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2003, **134A**: 337—347
- [24] Metcalfe I, Mediavilla D, Caseras A. Effect of diet composition and ration size on key enzyme activities of glycolysis-gluconeogenesis, the pentose phosphate pathway and amino acid metabolism in liver of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) [J]. *British Journal of Nutrition*, 1999, **82**: 223—232
- [25] Bradford M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle dye binding [J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, **72**: 248—254

[26] Seifter S, Dayton S, Novic B. The estimation of glycogen with the anthrone reagent [J]. *Archivment of Biochemistry and Biophysics*, 1950, **50**: 191—200

[27] Panserat S, Capilla E, Gutierrez J, *et al* Glucokinase is highly induced and glucose-6-phosphatase poorly repressed in liver of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by a single meal with glucose [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2001, **128B**: 275—283

[28] Zierler K Whole body glucose metabolism [M]. The American Physiological Society E, 1999, 409—426

[29] Borrebaek B, Christophersen B. Activities of glucose phosphorylation, glucose-6-phosphatase and lipogenic enzymes in the liver of perch, *Perca fluviatilis*, after different dietary treatment [J]. *Aquaculture Research*, 2001, **32** (Suppl 1): 221—224

[30] Brauge C, Conraxe G, M ~~ake~~ F. Effects of dietary levels of carbohydrate and lipid on glucose oxidation and lipogenesis from glucose in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in freshwater or in seawater [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1995, **111A**: 117—124

[31] Likinani T A, Wilson R P. Effect of diet on lipogenic enzyme activities in channel catfish hepatic and adipose tissue [J]. *Journal of Nutrition*, 1982, **112**: 112—117