

## 不同蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼生长性能、糖酵解和糖异生关键酶活性的影响

王猛强, 黄文文, 周飘苹, 金 敏, 邱 红, 周歧存\*

(宁波大学海洋学院, 浙江 宁波 315211)

**摘要:** 本实验旨在研究不同蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼生长性能、肝脏糖酵解和糖异生关键酶活性、血清指标、糖原含量及消化酶活性的影响。采用  $2 \times 3$  双因素实验设计, 共配制 6 组饲料, 包含 2 个蛋白质水平 (41%、46%) 和 3 个小麦淀粉水平 (10%、20%、30%), 选取初重约为  $(14.84 \pm 0.16)$  g 的大黄鱼 900 尾, 随机分为 6 组 (每组 3 个重复, 每个重复 50 尾), 进行 8 周的养殖实验。实验结果表明: 饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对大黄鱼增重率和特定生长率无显著影响 ( $P > 0.05$ ), 且在相同的饲料蛋白质水平下, 饲料小麦淀粉水平对大黄鱼增重率和特定生长率无显著影响 ( $P > 0.05$ )。饲料蛋白质和小麦淀粉的交互作用对大黄鱼肝脏 6-磷酸果糖激酶 (phosphofructokinase, PFK)、丙酮酸激酶 (pyruvate kinase, PK)、果糖-1, 6-二磷酸酶 (fructose-1, 6-bisphosphatase, FBPase) 活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 但对葡萄糖激酶 (glucokinase, GK)、葡萄糖-6-磷酸酶 (glucose-6-phosphatase, G6Pase)、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶 (phosphoenolpyruvate, PEPCK) 活性无显著影响 ( $P > 0.05$ )。当饲料蛋白质水平为 41% 时, 饲料小麦淀粉水平对葡萄糖激酶、6-磷酸果糖激酶和果糖-1, 6-二磷酸酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 且果糖-1, 6-二磷酸酶活性随着饲料小麦淀粉水平的升高呈下降趋势, 但对丙酮酸激酶、葡萄糖-6-磷酸酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ ); 当饲料蛋白质水平为 46% 时, 饲料小麦淀粉水平对葡萄糖激酶、6-磷酸果糖激酶、丙酮酸激酶、果糖-1, 6-二磷酸酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 且葡萄糖激酶、6-磷酸果糖激酶、丙酮酸激酶均随饲料小麦淀粉水平的升高呈上升趋势, 但对葡萄糖-6-磷酸酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ )。实验表明, 大黄鱼在高蛋白质水平下能够有效调节糖酵解和糖异生关键酶活性, 降低血糖含量及丙氨酸转氨酶、天冬氨酸转氨酶活性, 并且未显著影响增重率; 在低蛋白质水平, 血糖含量和肝糖原含量随小麦淀粉水平的升高呈上升趋势, 但增重率随着饲料小麦淀粉水平的升高呈上升趋势, 表明在低蛋白质水平下高小麦淀粉水平对大黄鱼的生长有一定的改善作用。

**关键词:** 大黄鱼; 蛋白质水平; 小麦淀粉水平; 生长性能; 糖酵解; 糖异生

**中图分类号:** S 963.7

**文献标志码:** A

碳水化合物在哺乳动物供能中起关键作用, 但对于鱼类的作用却是有限的<sup>[1-2]</sup>, 鱼类在不含碳水化合物的饵料中也能够存活和生长<sup>[3]</sup>, 且鱼类不能有效利用饲料中的碳水化合物, 被认为是天生的糖尿病患者<sup>[4-5]</sup>。研究发现鱼类在摄食富含碳水化合物的饵料时会出现持续的高血糖, 进

而对生长产生影响<sup>[6-8]</sup>, 在鱼类糖代谢中糖酵解和糖异生对调节血糖含量起着重要作用<sup>[9]</sup>, 研究表明饵料中碳水化合物水平能够调节糖酵解和糖异生关键酶的活性和表达量, 进而对血糖含量产生影响<sup>[10]</sup>, 目前在大菱鲆 (*Scophthalmus maximus* L.)、舌齿鲈 (*Dicentrarchus labrax*)、金头鲷

收稿日期: 2015-04-20 修回日期: 2015-04-20

资助项目: 国家自然科学基金 (31272670); 宁波市农业科技攻关重大项目 (2012C10025)

通信作者: 周歧存, E-mail: zhouqicun@nbu.edu.cn

(*Sparus aurata* L.)、花鲈 (*Lateolabrax japonicus*)、欧洲鳗鲡 (*Anguilla anguilla*)、黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*)、鳢 (*Elopichthys bambusa*)、翘嘴红鲌 (*Erythroculter ilishaeformis* Bleeker) 等鱼类中均有研究<sup>[11-18]</sup>, 研究这些酶活性及表达量的变化有助于了解鱼类碳水化合物代谢机制, 从而解释鱼类对碳水化合物利用能力差的原因。

大黄鱼 (*Larimichthys crocea* Richardson) 隶属鲈形目 (Perciformes) 石首鱼科 (Sciaenidae) 黄鱼属 (*Pseudosciaena*), 在我国主要分布在黄海南部、东海、台湾海峡以及南海北部<sup>[19]</sup>, 是我国传统“海洋四大经济鱼类”之一<sup>[20]</sup>。目前对大黄鱼的蛋白质、脂肪及氨基酸需求量、饲料原料消化率、蛋白替代、大黄鱼风味及其营养成分均有研究<sup>[19-25]</sup>, 但缺乏大黄鱼糖代谢的相关研究。本实验设计 2 个蛋白质水平 (41% 和 46%), 3 个小麦淀粉水平 (10%、20% 和 30%), 研究不同蛋白质水平下, 饲料小麦淀粉水平对大黄鱼生长性能、糖

酵解和糖异生关键酶活性的影响, 从而为大黄鱼资源节约型配合饲料的研制提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验设计与实验饲料配制

本实验采用 2 × 3 双因素实验设计, 以饲料蛋白质和小麦淀粉水平为影响因素, 共设计 6 个处理, 其中饲料蛋白质水平分别为 41% 和 46%, 小麦淀粉水平分别为 10%、20% 和 30%。

以鱼粉、豆粕、小麦蛋白粉为蛋白源, 小麦淀粉为糖源, 鱼油、豆油、卵磷脂为脂肪源, 配制 6 组等脂饲料, 实验配方和营养成分见表 1, 按照表 1 将各种固态原料混合后过 80 目筛, 维生素和矿物质等微量组成采用逐级扩大法混合, 再加入鱼油、豆油和磷脂以及水混合均匀, 用双螺杆挤条机制成粒径为 2 和 4 mm 的硬颗粒饲料, 在烘箱中 90 °C 熟化 30 min, 自然风干, 饲料密封后保存在 -20 °C 冰箱中。

表 1 实验饲料组成及营养水平 (风干基础)

Tab 1 Ingredients and proximate composition of the experimental diets (air-dry basis) %

项目 items	组别 groups					
	41/10	41/20	41/30	46/10	46/20	46/30
鱼粉 peruvian fish meal	40.00	40.00	40.00	40.00	40.00	40.00
豆粕 soybean meal (solvent extracted)	11.00	11.00	11.00	5.00	5.00	0.20
小麦蛋白粉 wheat gluten meal	5.26	5.26	5.26	15.45	15.45	18.61
小麦淀粉 wheat starch	10.00	20.00	30.00	10.00	20.00	30.00
鱼油 fish oil	1.40	1.40	1.40	1.41	1.41	1.45
豆油 soybean oil	1.40	1.40	1.40	1.41	1.41	1.45
卵磷脂 soy lecithin	1.49	1.49	1.49	1.49	1.49	1.49
磷酸二氢钙 Ca(H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub>	1.50	1.50	1.50	1.50	1.50	1.50
氯化胆碱 choline chloride	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30
多矿 mineral mix <sup>1)</sup>	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
维生素预混料 vitamin mix <sup>2)</sup>	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
纤维素 cellulose	22.65	12.65	2.65	18.44	8.44	0.00
合计 total	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00
营养水平 nutrient levels <sup>3)</sup>						
干物质 dry matter	91.27	90.96	89.97	90.38	89.55	89.54
粗蛋白质 crude protein	40.91	41.91	41.99	45.20	46.47	46.48
粗脂肪 crude lipid	8.66	8.96	9.10	8.53	8.76	8.62

注: 1) 矿物质预混料和 2) 维生素预混料均参照 Mai 等<sup>[26]</sup> 实验配方; 3) 营养水平为实测值

Notes: 1) and 2) Mineral mixture and vitamin mixture according to Mai *et al*<sup>[26]</sup>; 3) Nutrient levels were measured values

## 1.2 养殖管理

养殖实验于浙江省象山县西沪港港湾鱼排上进行,实验鱼苗由象山港湾水产苗种有限公司提供,正式实验前先将所有鱼苗暂养于鱼排驯化2周,暂养结束后,挑选体质健壮、规格一致、初重约为(14.89 ± 0.11) g的大黄鱼900尾,随机分为6组(每组3个重复,每个重复50尾鱼),随机分配于18个小规格网箱(1.5 m × 1.5 m × 2 m),实验周期为8周。实验期间每天于5:00和17:00进行饱食投喂,实验期间海水温度为26.5 ~ 31.5 °C,盐度为19 ~ 25,溶解氧不低于7.0 mg/L。

## 1.3 样品采集与分析

养殖实验结束后饥饿24 h,将鱼捞出,并用丁香酚(1:10 000)麻醉,然后称重并记录每个网箱的大黄鱼尾数及总重,用于计算WGR、SGR,每个网箱随机取3尾鱼称重、量体长,取其肝脏等内脏并称量,用于计算CF、HSI、VSI;另取8尾鱼,从尾部静脉抽取血样(血样不混合),注入1.5 mL离心管中,4 °C冰箱静置过夜,3 000 r/min离心5 min,取上清液置于-80 °C冰箱备用;将部分取过血的大黄鱼肝脏、胃、前肠剥离,放置于2 mL离心管中(取完立即放入液氮中),用于检测肝脏GK、PFK、PK、G6Pase、FBPase、PEPCK、胃蛋白酶、肠道淀粉酶和脂肪酶;取一部分背鳍肌肉,装于密封袋中,用于检测肌糖原含量;血清生化成分及酶活使用日立7600-110型全自动生化分析仪进行检测,肝脏酶活及肠道脂肪酶均采用ELISA试剂盒进行检测,胃蛋白酶采用南京建成试剂盒进行检测。

## 1.4 数据处理及统计分析

增重率(weight gain rate, WGR, %) = 100 × (终末体质量 - 初始体质量) / 初始体质量

特定生长率(specific growth rate, SGR, %/d) = 100 × [ln(终末均重) - ln(初始均重)] / 实验天数

肝体比(hepatosomatic index, HSI, %) = 100 × 肝胰腺重量 / 虾体质量量

肥满度(condition factor, CF, g/cm<sup>3</sup>) = 100 × 体质量 / 体长<sup>3</sup>

脏体比(viscerosomatic index, VSI, %) = 100 × 内脏质量 / 体质量

实验数据采用平均数 ± 标准差(mean ± SD)表示,采用SPSS(17.0)统计软件进行分析,以饲

料蛋白质和小麦淀粉水平为影响因素,进行双因素方差分析(Two-Way ANOVA),然后对相同蛋白质水平的实验组采用Duncan氏进行多重比较,以P < 0.05表示处理间差异显著。

## 2 结果

### 2.1 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼的生长性能和形态学指标的影响

饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对大黄鱼的末重、增重率、特定生长率、肝体比、肥满度、脏体比无显著影响(P > 0.05);在饲料蛋白质水平为41%时,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼增重率、特定生长率、肝体比、肥满度、脏体比均无显著影响(P > 0.05);当饲料蛋白质水平为46%时,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼肝体比、脏体比有显著影响(P < 0.05),但对大黄鱼末重、增重率、特定生长率、肥满度均无显著影响(P > 0.05)(表2)。

### 2.2 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼血清生化指标的影响

饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对大黄鱼血糖、高密度脂蛋白、低密度脂蛋白含量有显著影响(P < 0.05),但对总蛋白质、胆固醇、甘油三酯含量无显著影响(P > 0.05)(表3);当饲料蛋白质水平为41%时,饲料小麦淀粉水平对血清总胆固醇、血糖、低密度脂蛋白、高密度脂蛋白含量有显著影响(P < 0.05),且血糖、低密度脂蛋白、高密度脂蛋白含量均随饲料小麦淀粉水平的升高呈上升的趋势,但对总蛋白质和甘油三酯含量无显著影响(P > 0.05);当饲料蛋白质水平为46%时,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼血清甘油三酯、血糖、低密度脂蛋白、高密度脂蛋白含量有显著影响(P < 0.05),且甘油三酯和低密度脂蛋白含量均随饲料小麦淀粉水平的升高呈先下降后上升的趋势,但对总蛋白质和总胆固醇含量无显著影响(P > 0.05)(表3)。

### 2.3 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼血清酶活的影响

饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对大黄鱼血清天冬氨酸转氨酶、丙氨酸转氨酶、碱性磷酸酶活性有显著影响(P < 0.05)(表4);当饲料蛋白质水平相同时,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼天冬氨酸转氨酶和丙氨酸转氨酶活性有显著影响(P < 0.05),但对碱性磷酸酶活性无显著影响(P > 0.05)(表4)。

表 2 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼的生长性能和形态学指标的影响  
 Tab. 2 Effects of dietary protein and wheat starch levels on growth performance and morphological indices of the large yellow croaker

项目 items	饲料蛋白质水平 /% dietary protein level	饲料小麦淀粉水平/% dietary wheat starch level			Two-Way ANOVA		
		10	20	30	P	C	C × P
初重/g initial weight	41	14.85 ± 0.13	14.69 ± 0.33	14.85 ± 0.05			
	46	14.87 ± 0.22	14.90 ± 0.07	14.86 ± 0.08			
末重/g final weight	41	39.53 ± 1.97	40.36 ± 2.60	44.71 ± 6.18	0.09	0.95	0.14
	46	46.12 ± 0.69	46.31 ± 6.56	42.36 ± 1.35			
增重率/% WGR	41	166.32 ± 15.70	174.65 ± 21.57	200.89 ± 40.60	0.11	0.94	0.15
	46	210.12 ± 0.21	210.86 ± 44.98	185.03 ± 14.64			
特定生长率/(%/d) SGR	41	1.75 ± 0.10	1.80 ± 0.10	1.96 ± 0.23	0.11	0.95	0.15
	46	2.02 ± 0.00	2.01 ± 0.27	1.87 ± 0.07			
肝体比/% HSI	41	1.24 ± 0.29	1.41 ± 0.09	1.39 ± 0.13	0.16	0.81	0.08
	46	1.57 ± 0.05 <sup>B</sup>	1.32 ± 0.08 <sup>A</sup>	1.45 ± 0.09 <sup>AB</sup>			
肥满度/(g/cm <sup>3</sup> ) CF	41	1.53 ± 0.15	1.41 ± 0.08	1.35 ± 0.09	0.27	0.05	0.51
	46	1.42 ± 0.08	1.40 ± 0.04	1.34 ± 0.01			
脏体比/% VSI	41	4.36 ± 0.91	4.22 ± 0.73	3.65 ± 0.40	0.42	0.16	0.74
	46	4.19 ± 0.10 <sup>A</sup>	3.76 ± 0.30 <sup>B</sup>	3.66 ± 0.10 <sup>B</sup>			

注:同行低蛋白质组数据肩标不同小写字母表示不同小麦淀粉水平组间差异显著( $P < 0.05$ ),无字母或肩标相同小写字母表示不同小麦淀粉水平组间差异不显著( $P > 0.05$ );同行高蛋白质组数据肩标不同大写字母表示不同小麦淀粉水平组间差异显著( $P < 0.05$ ),无字母或相同大写字母表示不同小麦淀粉水平组间差异不显著( $P > 0.05$ );C 碳水化合物水平,P 蛋白质水平,C × P 碳水化合物水平与蛋白质水平的交互作用,下表同

Notes: Different small letter superscripts indicate a significant effect of glucose levels following low protein level, while with no or the same small letter superscripts mean no significant difference ( $P > 0.05$ ); Different capital letter superscripts indicate a significant effect of glucose levels following high protein level, while with no or the same small letter superscripts mean no significant difference ( $P > 0.05$ ); C: carbohydrate level, P: protein level, C × P: the interaction of carbohydrate level and protein level. The same as the following

表 3 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼血清生化指标的影响  
 Tab. 3 Effects of dietary protein and wheat starch levels on hematological characteristics of the large yellow croaker

项目 items	饲料蛋白质水平 /% dietary protein level	饲料小麦淀粉水平/% dietary wheat starch level			Two-Way ANOVA		
		10	20	30	P	C	C × P
总蛋白质/(g/L) TP	41	22.90 ± 1.61	24.45 ± 0.95	25.77 ± 2.39	0.84	0.20	0.28
	46	24.68 ± 1.93	22.73 ± 2.60	25.15 ± 0.95			
总胆固醇/(mmol/L) TC	41	2.69 ± 0.19 <sup>b</sup>	2.30 ± 0.15 <sup>a</sup>	2.29 ± 0.18 <sup>a</sup>	0.03	0.03	0.26
	46	3.31 ± 0.80	2.29 ± 0.43	3.01 ± 0.13			
甘油三酯/(mmol/L) TG	41	2.82 ± 0.50	1.92 ± 0.22	2.00 ± 0.70	0.09	0.01	0.20
	46	3.35 ± 0.79 <sup>B</sup>	1.75 ± 0.41 <sup>A</sup>	3.00 ± 0.34 <sup>B</sup>			
葡萄糖/(mmol/L) glucose	41	4.35 ± 0.05 <sup>a</sup>	4.96 ± 0.05 <sup>a</sup>	6.31 ± 0.67 <sup>b</sup>	0	0.60	0
	46	6.97 ± 0.27 <sup>B</sup>	5.94 ± 0.51 <sup>AB</sup>	5.14 ± 0.80 <sup>A</sup>			
低密度脂蛋白/(mmol/L) LDL-C	41	0.41 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.60 ± 0.12 <sup>b</sup>	0.62 ± 0.02 <sup>b</sup>	0	0.01	0
	46	0.70 ± 0.06 <sup>B</sup>	0.52 ± 0.01 <sup>A</sup>	0.70 ± 0.03 <sup>B</sup>			
高密度脂蛋白/(mmol/L) HDL-C	41	0.25 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.28 ± 0.01 <sup>ab</sup>	0.31 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.01	0.01	0
	46	0.32 ± 0.04 <sup>B</sup>	0.40 ± 0.04 <sup>C</sup>	0.25 ± 0.01 <sup>A</sup>			

TP: total protein; TC: total cholesterol; TG: triacylglycerol

表 4 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼血清酶活的影响  
 Tab. 4 Effects of dietary protein and wheat starch levels on hematological enzyme activities of the large yellow croaker

项目 items	饲料蛋白质水平 /% dietary protein level	饲料小麦淀粉水平/% dietary wheat starch level			Two-Way ANOVA		
		10	20	30	P	C	C × P
天冬氨酸转氨酶/(U/L) ALT	41 46	12.33 ± 2.08 <sup>a</sup> 20.50 ± 6.50 <sup>B</sup>	9.33 ± 0.58 <sup>a</sup> 15.00 ± 5.57 <sup>A</sup>	21.50 ± 2.50 <sup>b</sup> 8.50 ± 1.50 <sup>A</sup>	0.69	0.02	0
丙氨酸转氨酶/(U/L) AST	41 46	94.00 ± 17.09 <sup>a</sup> 185.00 ± 43.00 <sup>B</sup>	75.33 ± 12.50 <sup>a</sup> 78.00 ± 6.00 <sup>A</sup>	193.50 ± 42.50 <sup>b</sup> 72.00 ± 17.00 <sup>A</sup>	0.48	0	0
碱性磷酸酶/(U/L) AKP	41 46	10.67 ± 2.08 14.50 ± 0.50	13.00 ± 1.00 12.67 ± 2.52	13.50 ± 0.50 11.00 ± 1.00	0.64	0.80	0.01

ALT: alanine aminotransferase; AST: aspartate transaminase; AKP: alkaline phosphatase

#### 2.4 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼肝脏糖酵解关键酶活性的影响

饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对大黄鱼肝脏 6-磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 但对葡萄糖激酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ ) (表 5); 当饲料蛋白质水平为 41% 时, 饲料小麦淀粉水平对葡萄糖激酶和 6-磷酸果糖激酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 但对丙酮酸激酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ ); 当饲料蛋白质水平为 46% 时, 饲料小麦淀粉水平对葡萄糖激酶、6-磷酸果糖激酶、丙酮酸激酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 且均随着饲料小麦淀粉水平的升高呈上升的趋势 (表 5)。

#### 2.5 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼肝脏糖异生关键酶活性的影响

饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对果糖-1,6-二磷酸酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 但对葡萄糖-6-磷酸酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ ) (表 6); 当饲料蛋白质水平相同时, 饲料小麦淀粉水平对果糖-1,6-二

磷酸酶活性有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 但对葡萄糖-6-磷酸酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ )。

#### 2.6 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼肝糖原和肌糖原含量的影响

饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对大黄鱼肝糖原含量有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 但对肌糖原含量无显著影响 ( $P > 0.05$ ) (表 7); 当饲料蛋白质水平相同时, 饲料小麦淀粉水平对肝糖原含量有显著影响 ( $P < 0.05$ ), 且随着小麦淀粉水平的升高呈上升的趋势, 但对肌糖原含量无显著影响 ( $P > 0.05$ )。

#### 2.7 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼消化酶活性的影响

饲料蛋白质和小麦淀粉水平的交互作用对胃蛋白酶、淀粉酶和脂肪酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ ) (表 8); 当饲料蛋白质水平相同时, 饲料小麦淀粉水平对胃蛋白酶、淀粉酶和脂肪酶活性无显著影响 ( $P > 0.05$ )。

表 5 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼肝脏糖酵解关键酶活性的影响  
 Tab. 5 Effects of dietary protein and wheat starch levels on hepatic glycolysis key enzymes activities of the large yellow croaker

项目 items	饲料蛋白质水平 /% dietary protein level	饲料小麦淀粉水平/% dietary wheat starch level			Two-Way ANOVA		
		10	20	30	P	C	C × P
葡萄糖激酶/(U/g) GK	41 46	3.04 ± 0.01 <sup>a</sup> 2.33 ± 0.06 <sup>A</sup>	2.91 ± 0.10 <sup>a</sup> 2.88 ± 0.55 <sup>AB</sup>	3.78 ± 0.24 <sup>b</sup> 3.29 ± 0.15 <sup>B</sup>	0.01	0	0.11
6-磷酸果糖激酶/(U/g) PFK	41 46	2.07 ± 0.10 <sup>a</sup> 2.73 ± 0.17 <sup>A</sup>	3.77 ± 0.05 <sup>c</sup> 3.25 ± 0.25 <sup>B</sup>	2.63 ± 0.36 <sup>b</sup> 4.59 ± 0.41 <sup>C</sup>	0	0	0
丙酮酸激酶/(U/g) PK	41 46	2.41 ± 0.53 1.68 ± 0.12 <sup>A</sup>	2.49 ± 0.23 2.39 ± 0.80 <sup>A</sup>	2.13 ± 0.40 3.83 ± 0.28 <sup>B</sup>	0.20	0.01	0

GK: glucokinase; PFK: phosphofructokinase; PK: pyruvate Kinase

表 6 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼肝脏糖异生关键酶活性的影响  
 Tab.6 Effects of dietary protein and wheat starch levels on hepatic gluconeogenic key enzyme activities of the large yellow croaker

项目 items	饲料蛋白质水平 /% dietary protein level	饲料小麦淀粉水平/% dietary wheat starch level			Two-Way ANOVA		
		10	20	30	P	C	C × P
葡萄糖-6-磷酸酶/(U/g) G6Pase	41	2.40 ± 0.14	2.47 ± 0.19	2.72 ± 0.58	0.06	0.11	0.67
	46	1.88 ± 0.20	2.28 ± 0.24	2.45 ± 0.42			
果糖-1,6-二磷酸酶/(U/g) FBPase	41	3.01 ± 0.23 <sup>b</sup>	2.20 ± 0.03 <sup>a</sup>	1.91 ± 0.33 <sup>a</sup>	0.63	0	0
	46	2.40 ± 0.24 <sup>B</sup>	2.77 ± 0.20 <sup>B</sup>	1.79 ± 0.15 <sup>A</sup>			
磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶/(U/g) PEPCK	41	2.97 ± 0.10	3.17 ± 0.01	3.15 ± 0.63	0	0.57	0.99
	46	2.12 ± 0.07	2.37 ± 0.50	2.28 ± 0.41			

G6Pase: glucose-6-phosphatase; FBPase: fructose-1,6-bisphosphatase; PEPCK: phosphoenolpyruvate

表 7 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼肝糖原和肌糖原含量的影响  
 Tab.7 Effects of dietary protein and wheat starch levels on glycogen in the liver and white muscle of the large yellow croaker

项目 items	饲料蛋白质水平 /% dietary protein level	饲料小麦淀粉水平/% dietary glucose level			Two-Way ANOVA		
		10	20	30	P	C	C × P
肝糖原/(mg/g) HG	41	23.59 ± 3.62 <sup>a</sup>	40.19 ± 1.76 <sup>b</sup>	44.51 ± 9.17 <sup>b</sup>	0	0	0.02
	46	13.35 ± 1.83 <sup>A</sup>	14.87 ± 0.82 <sup>A</sup>	23.25 ± 0.92 <sup>B</sup>			
肌糖原/(mg/g) MG	41	0.51 ± 0.09	0.59 ± 0.06	0.52 ± 0.06	0.47	0.48	0.27
	46	0.55 ± 0.02	0.51 ± 0.07	0.49 ± 0.03			

HG: hepatic glycogen; MG: muscle glycogen

表 8 饲料蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼消化酶活性的影响  
 Tab.8 Effects of dietary protein and wheat starch levels on digestive enzyme activities of the large yellow croaker

项目 items	饲料蛋白质水平 /% dietary protein level	饲料小麦淀粉水平/% dietary wheat starch level			Two-Way ANOVA		
		10	20	30	P	C	C × P
胃蛋白酶/(U/mg) pepsin	40	6.04 ± 0.65	6.19 ± 0.07	6.02 ± 0.17	0	0.86	0.99
	45	4.96 ± 0.83	5.03 ± 0.83	4.84 ± 0.30			
淀粉酶/(U/mg) amylase	40	0.49 ± 0.01	0.41 ± 0.05	0.38 ± 0.02	0	0.75	0.16
	45	0.34 ± 0.04	0.36 ± 0.01	0.33 ± 0.09			
脂肪酶/(U/g) lipase	40	1.74 ± 0.04	1.70 ± 0.16	1.79 ± 0.31	0.03	0.14	0.70
	45	1.24 ± 0.21	1.22 ± 0.08	1.29 ± 0.09			

### 3 讨论

#### 3.1 饲料中不同蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼生长性能及血清指标的影响

蛋白质和碳水化合物均是鱼类重要的能源与结构物质,饵料中适宜的碳水化合物水平不仅能够减少蛋白质供能<sup>[27]</sup>,还在一定程度上促进鱼类的生长<sup>[28-29]</sup>。本研究发现饲料蛋白质和小麦淀

粉水平的交互作用对大黄鱼的增重率和特定生长率无显著影响,但在金头鲷的研究中发现饲料蛋白质和碳水化合物水平对增重率和特定生长率有显著影响<sup>[30]</sup>,这可能与所选碳水化合物和蛋白源的种类有关。在同一蛋白质水平下,不同小麦淀粉水平对大黄鱼的增重率和特定生长率均无显著影响,这与在南方鲇(*Silurus meridionalis* Chen)的研究中得到的结果相同<sup>[31]</sup>,并且在非洲鲶鱼

(*Clarias gariepinus*)的研究中也发现高水平碳水化合物对其增重率和特定生长率无显著影响<sup>[32]</sup>,但在花鲈、翘嘴红鲌的研究中发现高水平碳水化合物对其WGR和SGR有显著影响<sup>[14,18]</sup>,这与本实验结果不同,一方面这可能与鱼类利用碳水化合物的能力及实验碳水化合物种类有关,另一方面本实验饲料蛋白质水平均低于大黄鱼最适蛋白质需求量(48.3%),当鱼类摄入的过量蛋白质会通过分解代谢为机体供能<sup>[21]</sup>,摄入的蛋白质不足以满足其生长需求时,提高饲料碳水化合物水平就可以减少蛋白质供能,进而改善其生长状况<sup>[33]</sup>。肝体比常被用于评价鱼类的营养状态,一般认为鱼类摄食高水平碳水化合物的饲料后会引引起肝体比的上升<sup>[34-35]</sup>,但在本实验中发现在同一蛋白质水平下,饲料小麦淀粉水平对肝体比无显著影响,这与在条纹鲈的研究中结果相似<sup>[36]</sup>。动物在正常生理状态下能够维持各项生理指标的动态稳定,而血液组成成分的变化在一定程度上能够反映动物此时的健康状态<sup>[37]</sup>,在本实验中,当饲料蛋白质水平为41%时,血清总胆固醇、高密度脂蛋白、低密度脂蛋白均随小麦淀粉水平的升高呈上升趋势,且高小麦淀粉组的天冬氨酸转氨酶和丙氨酸转氨酶活性显著高于低水平和中水平组,表明随着饲料小麦淀粉高水平对肝功能有一定的负面影响,且血糖含量随饲料小麦淀粉水平的升高呈上升趋势,这与在花鲈、南方鲈的研究结果相似<sup>[14,18]</sup>,说明饲料血糖含量与碳水化合物水平呈正相关。当饲料蛋白质水平为46%时,血清天冬氨酸转氨酶、丙氨酸转氨酶活性及血糖含量均随饲料小麦淀粉水平的升高呈下降趋势,在银鲫(*Carassius auratus gibelio*)的研究中发现高碳水化合物水平显著降低了丙氨酸转氨酶活性<sup>[38]</sup>,但在厚唇弱棘鲷(*Hephaestus fuliginosus*)的研究中发现饲料碳水化合物水平对天冬氨酸转氨酶和丙氨酸转氨酶活性均无显著影响<sup>[39]</sup>,出现这种差异可能与鱼的种类及碳水化合物的种类有关。

### 3.2 饲料中不同蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼糖酵解和糖异生关键酶活性的影响

糖酵解和糖异生在生理功能上分别是糖的分解与合成,其中糖酵解是所有生物体内葡萄糖代谢的唯一途径,对于鱼类糖酵解关键酶活性的研究已经有很多。本实验发现当饲料蛋白质水平为41%时,饲料小麦淀粉高水平显著提高了葡萄糖

激酶活性,这与在鲤(*Cyprinus carpio*)、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)、金头鲷的研究结果相似<sup>[40]</sup>,并且在翘嘴红鲌、大菱鲆中也发现提高饲料中碳水化合物水平能够诱导肝脏中葡萄糖激酶活性的增加<sup>[11,41]</sup>,从目前的研究结果来看增加碳水化合物水平能够诱导肝脏葡萄糖激酶活性的提高。已有的研究表明,饲料碳水化合物水平对6-磷酸果糖激酶活性的影响还存在争议,本实验发现当饲料蛋白质水平为41%时,其活性对饲料小麦淀粉水平的升高呈显著上升后再下降的趋势,在舌齿鲈的研究中发现在增加饲料淀粉含量时,其活性降低<sup>[12]</sup>,但在南方鲈、黄颡鱼、大菱鲆的研究中发现碳水化合物对其活性无显著影响<sup>[11,16]</sup>,导致这种差异的原因可能与碳水化合物的种类及鱼自身对碳水化合物代谢能力差异性有关。本实验发现当饲料蛋白质水平为41%时,小麦淀粉水平对丙酮酸激酶活性无显著影响,这与在金头鲷、欧洲鳗鲡和虹鳟的研究中相似<sup>[13,15]</sup>,但在草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)的研究中发现高碳水化合物组的丙酮酸激酶活性及表达量均显著高于低碳水化合物组<sup>[42]</sup>,在鳊、大菱鲆的研究中发现丙酮酸激酶活性随饲料碳水化合物水平的升高呈先上升后下降的趋势<sup>[11,17]</sup>,产生这种差异的原因可能与饲料碳水化合物种类及鱼自身对碳水化合物代谢能力差异性有关。当饲料蛋白质水平为46%时,葡萄糖激酶、6-磷酸果糖激酶、丙酮酸激酶均随饲料小麦淀粉水平的升高呈上升趋势,这也解释了大黄鱼血糖含量随饲料小麦淀粉水平的升高呈降低趋势,这与蛋白质水平为41%时糖酵解关键酶活性、血糖含量变化不同,造成这种差异可能是由于饲料中蛋白质水平不同。有研究表明饲料氨基酸较葡萄糖更能有效刺激胰岛素的释放,进而影响糖酵解和糖异生酶活性<sup>[43]</sup>,而本研究结果与其他结果不同可能是由于鱼类利用碳水化合物的能力及所选碳水化合物种类不同有关。

糖异生途径是指将非糖物质转化成葡萄糖,主要在肝脏中进行,其次是肾脏<sup>[44]</sup>,并且该途径在鱼体内普遍存在<sup>[45-46]</sup>。本研究发现在同一蛋白质水平下,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼葡萄糖-6-磷酸酶活性无显著影响,这与在翘嘴红鲌、舌齿鲈中的研究结果相似<sup>[12,47]</sup>,但在鲤和金头鲷的研究中发现饲料中高碳水化合物水平抑制肝脏中葡萄糖-6-磷酸酶的活性<sup>[48]</sup>;在本实验中,当饲料蛋

白质水平相同时,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性无显著影响,这与在翘嘴红鲌、大菱鲆中的研究结果不同<sup>[11,18]</sup>,导致这种差异的原因可能是所选碳水化合物种类及鱼的生活习性不同;本实验发现当饲料蛋白质水平为41%时,小麦淀粉中水平和高水平均显著降低了果糖-1,6-二磷酸酶活性,但当饲料蛋白质水平为46%时,仅小麦淀粉高水平显著降低了其活性,造成这种差异的原因可能是蛋白质水平不同,而在舌齿鲈的研究中发现饲料中碳水化合物对其肝脏果糖-1,6-二磷酸酶活性没有影响<sup>[12]</sup>,在大菱鲆的研究中发现肝脏果糖-1,6-二磷酸酶活性随饲料小麦淀粉水平的升高先上升后下降<sup>[11]</sup>,导致这种差异可能是由于鱼类对不同碳水化合物利用能力不同。

### 3.3 饲料中不同蛋白质和小麦淀粉水平对大黄鱼糖原含量及消化酶活性的影响

鱼类中主要将糖原储存于肝脏中,在其余组织中含量很低<sup>[49]</sup>,鱼类在摄入高水平碳水化合物饲料后通常增高肝糖原含量以储存糖分,以便于调控摄食碳水化合物饲料后过高的血糖<sup>[50]</sup>,研究表明肝糖原含量与饲料中的碳水化合物水平呈正相关<sup>[51]</sup>,在本实验中,当饲料蛋白质水平相同时,高碳水化合物显著增加了肝糖原含量,这与在舌齿鲈的研究结果相似<sup>[52]</sup>,但在鳃幼鱼的研究中发现肝糖原含量随饲料碳水化合物水平的升高呈先上升后下降的趋势<sup>[53]</sup>,在南方鲇的研究中也发现除不含碳水化合物组外,其他各组间无显著差异<sup>[54]</sup>,导致这种差异的原因可能是碳水化合物种类及鱼的种类不同造成的。本实验发现在饲料蛋白质水平相同时,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼肌糖原含量无显著影响,这与在舌齿鲈的研究中得到的结果相同<sup>[55]</sup>。

本实验发现在饲料蛋白质水平相同时,饲料小麦淀粉水平对大黄鱼胃蛋白酶、肠道淀粉酶和脂肪酶均无显著影响,强俊等<sup>[56]</sup>发现饲料碳水化合物水平对奥尼罗非鱼(*Oreochromis niloticus* × *O. aureus*)脂肪酶活性无显著影响,但对胃蛋白酶和淀粉酶有显著影响,而在南方鲇的研究中发现淀粉酶活性对饲料碳水化合物的变化具有相对保守性,胃蛋白酶则表现出明显的反应<sup>[57]</sup>,造成这种差异的原因可能与鱼的食性、生长阶段、投喂频率等有关<sup>[58]</sup>。

## 4 结论

本实验发现大黄鱼在饲料高蛋白质水平时,能够有效通过调节糖酵解和糖异生关键酶活性来调节血糖含量,使其含量降低,并且随着饲料小麦淀粉水平的升高降低了丙氨酸转氨酶和天冬氨酸转氨酶活性,并未对增重率造成显著影响,而在低蛋白质水平时,丙酮酸激酶、葡萄糖-6-磷酸酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性不受饲料小麦淀粉水平的影响,且血糖含量和肝糖原含量随着饲料小麦淀粉水平的升高呈上升趋势,但增重率随着饲料小麦淀粉水平的升高呈上升趋势,表明在低蛋白质水平下高小麦淀粉水平对大黄鱼的生长有一定的改善作用。

### 参考文献:

- [1] Hemre G I, Mommsen T P, Krogdahl Å. Carbohydrates in fish nutrition: effects on growth, glucose metabolism and hepatic enzymes [J]. *Aquaculture Nutrition*, 2002, 8(3): 175-194.
- [2] Stone D A J. Dietary carbohydrate utilization by fish [J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2003, 11(4): 337-369.
- [3] National Research Council (NRC). *Nutrient Requirements of Fish and Shrimp* [M]. Washington, D C: Academies Press, 2011.
- [4] Shiau S Y. Utilization of carbohydrates in warmwater fish-with particular reference to tilapia, *Oreochromis niloticus* × *O. aureus* [J]. *Aquaculture*, 1997, 151(1-4): 79-96.
- [5] Wilson R P, Poe W E. Apparent inability of channel catfish to utilize dietary mono-and disaccharides as energy sources [J]. *The Journal of nutrition*, 1987, 117(2): 280-285.
- [6] Moon T W. Glucose intolerance in teleost fish: fact or fiction? [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2001, 129(2-3): 243-249.
- [7] Cai C F, Chen L Q. The metabolism of dietary carbohydrate by fish [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, 32(4): 592-597. [蔡春芳, 陈立侨. 鱼类对糖的代谢. *水生生物学报*, 2008, 32(4): 592-597.]
- [8] Melanson K J, Westerterp-Plantenga M S, Saris W H M, et al. Blood glucose patterns and appetite in time-blinded humans: carbohydrate versus fat [J].



- American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 1999, 277 (2):337-345.
- [9] Pilkis S J, Granner D K. Molecular physiology of the regulation of hepatic gluconeogenesis and glycolysis [J]. Annual review of physiology, 1992, 54 (1): 885-909.
- [10] Enes P, Panserat S, Kaushik S, et al. Nutritional regulation of hepatic glucose metabolism in fish[J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2009, 35 (3): 519-539.
- [11] Nie Q, Miao H J, Miao S Y, et al. Effects of dietary carbohydrate sources and levels on the activities of carbohydrate metabolic enzymes in turbot [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2013, 37 (3): 425-433. [聂琴, 苗惠君, 苗淑彦, 等. 不同糖源及糖水平对大菱鲆糖代谢酶活性的影响. 水生生物学报, 2013, 37 (3):425-433.]
- [12] Enes P, Panserat S, Kaushik S, et al. Effect of normal and waxy maize starch on growth, food utilization and hepatic glucose metabolism in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2006, 143 (1): 89-96.
- [13] Enes P, Panserat S, Kaushik S, et al. Growth performance and metabolic utilization of diets with native and waxy maize starch by gilthead sea bream (*Sparus aurata*) juveniles [J]. Aquaculture, 2008, 274 (1): 101-108.
- [14] Dou B S, Liang M Q, Zheng K K, et al. Effects of dietary carbohydrate level on growth, physiology and body composition of Japanese seabass *Lateolabrax japonicus* [J]. Progress in Fishery Sciences, 2014, 35 (1): 46-54. [窦兵帅, 梁萌青, 郑珂珂, 等. 饲料中碳水化合物水平对鲈鱼生长, 生理状态参数及体组成的影响. 渔业科学进展, 2014, 35 (1): 46-54.]
- [15] Suarez M D, Sanz A, Bazoco J, et al. Metabolic effects of changes in the dietary protein: carbohydrate ratio in eel (*Anguilla anguilla*) and trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Aquaculture International, 2002, 10 (2): 143-156.
- [16] Zhang S L. Effects of dietary carbohydrate source, level and carbohydrate to lipid ratio on growth performance and glycometabolism of juvenile darkbarbel catfish, *Pelteobagrus vachelli* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2011. [张世亮. 饲料中糖结构、糖水平及糖脂比对瓦氏黄颡鱼幼鱼生长及糖代谢的影响. 青岛: 中国海洋大学, 2011.]
- [17] Zhou H. Effect of dietary carbohydrate levels on the growth performance, body compositions and carbohydrate metabolic enzymes activities in juvenile yellow cheek carp (*Elopichthys bambusa*) [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2011. [周华. 饲料碳水化合物水平对鳊幼鱼生长、体成分及糖代谢酶活性的影响. 武汉: 华中农业大学, 2011.]
- [18] Ge X P, Liu B, Xie J, et al. Effect of different carbohydrate levels of dietary on growth, plasma biochemical indices and hepatic pancreas carbohydrate metabolic enzymes in topmouth culter (*Erythroculter ilishaeformis* Bleeker) [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2007, 30 (3): 88-93. [戈贤平, 刘波, 谢骏, 等. 饲料中不同碳水化合物水平对翘嘴红鲌生长及血液指标和糖代谢酶的影响. 南京农业大学学报, 2007, 30 (3): 88-93.]
- [19] Li H T, Mai K S, Ai Q H, et al. Apparent digestibility of selected protein ingredients for large yellow croaker *Pseudosciaena crocea* Richardson [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2007, 31 (3): 370-376. [李会涛, 麦康森, 艾庆辉, 等. 大黄鱼对几种饲料蛋白原料消化率的研究. 水生生物学报, 2007, 31 (3): 370-376.]
- [20] Zhang F. Lipid requirement and fishmeal replacement in diets of large yellow croaker, *Pseudosciaena crocea* R. [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012. [张帆. 大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea* R.) 脂类营养生理和饲料替代蛋白源的研究. 青岛: 中国海洋大学, 2012.]
- [21] Lin S Q. Effects of dietary protein levels and its ratio to energy on growth performance and metabolic responses of large yellow croaker at different stages [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013. [林淑琴. 不同生长阶段大黄鱼的蛋白质和蛋/能比营养研究. 青岛: 中国海洋大学, 2013.]
- [22] He Z G. Studies on nutritional physiology of threonine and phenylalanine for the large yellow croaker *Pseudosciaena crocea* R. and Japanese seabass, *Lateolabrax japonicus* R. [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2008. [何志刚. 大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea* R.) 和鲈鱼 (*Lateolabrax japonicus*) 苏氨酸和苯丙氨酸营养生理研究. 青岛: 中国海洋大学, 2008.]
- [23] Shen-Tu J K. Apparent digestibility coefficient of 21 feed ingredients and dietary tryptophan requirement

- for the large yellow croaker, *Lateolabrax japonicus*. [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2010. [申屠基康. 大黄鱼对 21 种饲料原料表观消化率及色氨酸营养需要研究. 青岛: 中国海洋大学, 2010.]
- [24] Lin L M, Wang Q R, Wang Z Y, *et al.* Comparison of biochemical compositions of muscle among three stocks and wild-caught large yellow croaker *Lateolabrax japonicus* R. [J]. Journal of Fishery Science of China, 2006, 13(2): 286–291. [林利民, 王秋荣, 王志勇, 等. 不同家系大黄鱼肌肉营养成分的比较. 中国水产科学, 2006, 13(2): 286–291.]
- [25] Zhou P P, Jin M, Wu W J, *et al.* Comparison of nutrient components of large yellow croaker (*Lateolabrax japonicus* Richardson) cultured in different models, fed different feeds and from different strains [J]. China Journal of Animals Nutrition, 2014, 26(4): 969–980. [周飘苹, 金敏, 吴文俊, 等. 不同养殖模式、投喂不同饵料及不同品系大黄鱼营养成分比较. 动物营养学报, 2014, 26(4): 969–980.]
- [26] Mai K S, Wan J L, Ai Q H, *et al.* Dietary methionine requirement of large yellow croaker (*Pseudosciaena crocea* R) [J]. Aquaculture, 2006, 253(1–4): 564–572.
- [27] Luo Y P, Xie X J. Progress of carbohydrate utilization in fish [J]. Journal of fishery Sciences of China, 2010, 17(2): 381–390. [罗毅平, 谢小军. 鱼类利用碳水化合物的研究进展. 中国水产科学, 2010, 17(2): 381–390.]
- [28] Tan X Y, Luo Z, Liu Y J. Progress of dietary carbohydrate utilization in fish [J]. China feed, 2007(6): 19–23. [谭肖英, 罗智, 刘永坚. 鱼类对饲料中糖的利用研究进展 [J]. 中国饲料, 2007(6): 19–23.]
- [29] Al-Asgah N A, Ali A. Feeding of various carbohydrate sources on the growth performance and nutrient utilization in “*Oreochromis niloticus*” [J]. Agribiological research (Germany), 1990, 47(1): 1–12.
- [30] Fernández F, Miquel A G, Córdoba M, *et al.* Effects of diets with distinct protein-to-carbohydrate ratios on nutrient digestibility, growth performance, body composition and liver intermediary enzyme activities in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) fingerlings [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2007, 343(1): 1–10.
- [31] Luo Y P. Ecophysiological responses in a carnivorous fish, the southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [D]. Chongqing: Southwest University, 2007. [罗毅平. 肉食性鱼类南方鲇对饲料碳水化合物营养胁迫的生理生态学反应. 重庆: 西南大学, 2007.]
- [32] Ali M Z, Jauncey K. Optimal dietary carbohydrate to lipid ratio in African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) [J]. Aquaculture International, 2004, 12(2): 169–180.
- [33] Cho C Y, Kaushik S J. Nutritional energetics in fish: energy and protein utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) [J]. World review of nutrition and dietetics, 1990, 61: 132–172.
- [34] Cai C F, Chen L Q, Ye Y T, *et al.* Effects of kind and level of dietary carbohydrate on growth performance and physiological indices of juvenile black carp (*Mylopharyngodon piceus* Richardson) [J]. China Journal of Animals Nutrition, 2009, 21(2): 212–218. [蔡春芳, 陈立侨, 叶元土, 等. 日粮糖种类和水平对青鱼生长性能和生理指标的影响. 动物营养学报, 2009, 21(2): 212–218.]
- [35] Deng D F, Refstie S, Hung S S O. Glycemic and glycosuric responses in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) after oral administration of simple and complex carbohydrates [J]. Aquaculture, 2001, 199(1–2): 107–117.
- [36] Hutchins C G, Rawles S D, Gatlin III D M. Effects of dietary carbohydrate kind and level on growth, body composition and glycemic response of juvenile sunshine bass (*Morone chrysops* ♀ × *M. saxatilis* ♂) [J]. Aquaculture, 1998, 161(1–4): 187–199.
- [37] Djangmah J S. The effects of feeding and starvation on copper in the blood and hepatopancreas, and on blood proteins of *Crango villgaris* (Fabricius) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 1970, 32(4): 709–731.
- [38] Miao L H, Liu B, Ge X P, *et al.* Effects of high carbohydrate levels in the dietary on growth performance, immunity and transmission electron microscopy (TEM) on hepatic cell of allogynogenetic crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(2): 221–230. [缪凌鸿, 刘波, 戈贤平, 等. 高碳水化合物水平日粮对异育银鲫生长、生理、免疫和肝脏超微结构的影响. 水产学报, 2011, 35(2): 221–230.]
- [39] Song L P, Han B, Wang A Y, *et al.* The effects of dietary carbohydrate levels on growth performance and plasma biochemical indices in *Hephaestus*

- fuliginosus[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2010, 25(4): 293 - 297. [宋理平, 韩勃, 王爱英, 等. 碳水化合物水平对厚唇弱棘鲷生长和血液指标的影响. 大连海洋大学学报, 2010, 25(4): 293 - 297.]
- [40] Panserat S, Médale F, Blin C, *et al.* Hepatic glucokinase is induced by dietary carbohydrates in rainbow trout, gilthead seabream, and common carp [J]. American Journal Physiology Regulatory Integrative and Comparative Physiology, 2000, 278(5): 1164 - 1170.
- [41] Liu B, Xie J, Su Y T, *et al.* Effect of high carbohydrate levels of dietary on growth, GK activities and GK mRNA levels in topmouth culter (*Erythroculter ilishaeformis* Bleeker) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2008, 32(1): 47 - 53. [刘波, 谢骏, 苏永腾, 等. 高碳水化合物日粮对翘嘴红鲌生长, GK 及 GK mRNA 表达的影响. 水生生物学报, 2008, 32(1): 47 - 53.]
- [42] Yuan X C, Zhou Y, Liang X F, *et al.* Molecular cloning, expression and activity of pyruvate kinase in grass carp *Ctenopharyngodon idella*: Effects of dietary carbohydrate level [J]. Aquaculture, 2013, 410 - 411: 32 - 40.
- [43] Mommsen T P, Plisetskaya E M. Insulin in fishes and agnathans-history, structure, and metabolic-regulation [J]. Reviews in Aquatic Sciences, 1991, 4(2 - 3): 225 - 259.
- [44] Cowey C B, Knox D, Walton M J, *et al.* The regulation of gluconeogenesis by diet and insulin in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) [J]. British Journal of Nutrition, 1977, 38(03): 463 - 470.
- [45] Cowey C B, Walton M J. Intermediary metabolism [J]. Fish nutrition, 1989, 2: 259 - 329.
- [46] Walton M J, Cowey C B. Aspects of intermediary metabolism in salmonid fish [J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Comparative Biochemistry, 1982, 73(1): 59 - 79.
- [47] Tang Y K, Yu J H, Liu B, *et al.* Molecular cloning of hepatic glucose-6-phosphatase catalytic subunit from *Erythroculter ilishaeformis* response of its expression to refeeding and carbohydrate in diet [J]. Journal of Fisheries of China, 2007, 31(1): 45 - 53. [唐永凯, 俞菊华, 刘波, 等. 翘嘴红鲌肝脏 G6Pase 催化亚基的克隆以及摄食和饲料中碳水化合物对其表达的影响. 水产学报, 2007, 31(1): 45 - 53.]
- [48] Panserat S, Plagnes-Juan E, Kaushik S. Gluconeogenic enzyme gene expression is decreased by dietary carbohydrates in common carp (*Cyprinus carpio*) and gilthead seabream (*Sparus aurata*) [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Structure and Expression, 2002, 1579(1): 35 - 42.
- [49] Soengas J L, Strong E F, Fuentes J, *et al.* Food deprivation and refeeding in Atlantic salmon, *Salmo salar*: effects on brain and liver carbohydrate and ketone bodies metabolism [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 1996, 15(6): 491 - 511.
- [50] 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(1): 53 - 58.
- [51] Kim J D, Kaushik S J. Contribution of digestible energy from carbohydrates and estimation of protein/energy requirements for growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Aquaculture, 1992, 106(2): 161 - 169.
- [52] Moreira I S, Peres H, Couto A, *et al.* Temperature and dietary carbohydrate levels effects on performance and metabolic utilisation of diets in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles [J]. Aquaculture, 2008, 274(1): 153 - 160.
- [53] Zhou H, Fan Q X, Zong K J, *et al.* Effects of dietary carbohydrate levels on the growth performance and body compositions of juvenile *Elopichthys bambusa* [J]. Journal of Hydroecology, 2011, 32(3): 108 - 113. [周华, 樊启学, 宗克金, 等. 饲料碳水化合物水平对鳊幼鱼生长和体成分的影响. 水生态学杂志, 2011, 32(3): 108 - 113.]
- [54] Fu S J, Xie X J. Effect of dietary carbohydrate levels on growth performance in *Silurus meridionalis*. Chen [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005, 29(4): 393 - 398. [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(4): 393 - 398.]
- [55] Garcia-Rejon L, Sanchez-Muros M J, Cerda J, *et al.* Fructose-1, 6-bisphosphatase activity in liver and gonads of sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Influence of diet composition and stage of the reproductive cycle [J]. Fish Physiology and Biochemistry, 1997, 16(2): 93 - 105.
- [56] Qiang J, Wang H, Peng J, *et al.* Effects of dietary carbohydrate levels on growth performance in hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* × *O. aureus*) [J]. Feed Industry, 2009, 30(14): 32 - 35. [强俊, 王辉, 彭俊, 等. 饲料碳水化合物水平对奥尼罗非鱼仔稚鱼生长的影响. 饲料工业, 2009, 30(14): 32 - 35.]

- [57] Gao M, Luo Y P, Cao Z D. Effect of dietary carbohydrate on digestive enzyme activities in southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) juveniles [J]. Journal of Southwest China Normal University: natural science, 2006, 31(2): 119 - 123. [高梅, 罗毅平, 曹振东. 饲料碳水化合物对南方鲇 (*Silurus meridionalis* Chen) 幼鱼消化酶活性的影响. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2006, 31(2): 119 - 123.]
- [58] Huang J, Xiong B X, Chen J, et al. Research advances in digestive enzyme of fish and its influencing factors [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2011, (5): 129 - 131, 141. [黄瑾, 熊邦喜, 陈洁, 等. 鱼类消化酶活性及其影响因素的研究进展. 湖南农业科学, 2011, (5): 129 - 131, 141.]

## Effects of dietary protein and wheat starch levels on growth performance, hepatic glycolysis and gluconeogenic key enzymes activities in large yellow croaker (*Larimichthys crocea* Richardson)

WANG Mengqiang, HUANG Wenwen, ZHOU Piaoping, JIN Min, QIU Hong, ZHOU Qicun\*  
(School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

**Abstract:** An 8-week feeding trial was conducted to evaluate the effects of different dietary protein and wheat starch levels on growth performance, hepatic metabolic enzymes activities, hematological characteristics, glycogen content and digestive enzyme activities in large yellow croaker. Six experimental diets were formulated to contain two protein levels (41% and 46%) and three wheat starch levels (10%, 20% and 30%). Each diet was randomly assigned to 3 replicates of 50 juvenile large yellow croaker [initial weight approximately (14.84 ± 0.16) g]. The results indicated that weight gain rate and specific growth rate were not significantly affected by the interaction of dietary protein and wheat starch levels ( $P > 0.05$ ). When the dietary protein level was the same, dietary wheat starch levels had no significant effect on WGR and SGR ( $P > 0.05$ ). However, the interaction of dietary protein and wheat starch levels had significant effects on phosphofructokinase, pyruvate kinase, fructose-1,6-bisphosphatase ( $P < 0.05$ ), but there were no significant influences on glucokinase, glucose-6-phosphatase, phosphoenolpyruvate in liver ( $P > 0.05$ ). When the dietary protein level was 41%, glucokinase, phosphofructokinase and fructose-1,6-bisphosphatase were significantly affected by dietary wheat starch levels ( $P < 0.05$ ), and fructose-1,6-bisphosphatase significantly decreased with increase of dietary wheat starch levels, but had no significant effects on pyruvate kinase, glucose-6-phosphatase, phosphoenolpyruvate in liver ( $P > 0.05$ ). When dietary protein level was 46%, glucokinase, phosphofructokinase, pyruvate kinase and fructose-1,6-bisphosphatase were significantly affected by wheat starch levels ( $P < 0.05$ ), and glucokinase, phosphofructokinase, pyruvate kinase increased with dietary wheat starch levels increasing from 20% to 30%. The results indicated that, when the dietary wheat starch level is high, large yellow croaker has the ability to maintain blood glucose content by adjusting the hepatic glycogen, glycolysis and gluconeogenic key enzymes activities with increase of dietary wheat starch level. However, under condition of low dietary protein level, the growth performance was improved with increase of dietary wheat starch level, but blood glucose content was also increasing with increase of dietary wheat starch level.

**Key words:** *Larimichthys crocea*; dietary protein levels; dietary wheat starch levels; growth performance; glycolysis; gluconeogenesis

**Corresponding author:** ZHOU Qicun. E-mail: zhouqicun@nbu.edu.cn

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (31272670); Spark Plan Project of Ningbo Agriculture Science and Technology (2012C10025);