

## 饲料中三种不同碳水化合物对大黄鱼生长性能和 肝脏糖代谢关键酶活性的影响

袁野<sup>1</sup>, 王猛强<sup>1</sup>, 马红娜<sup>1</sup>, 陆游<sup>1</sup>, 孙蓬<sup>1</sup>,  
申屠基康<sup>2</sup>, 金敏<sup>1</sup>, 周歧存<sup>1\*</sup>

(1. 宁波大学海洋学院, 鱼类营养研究室, 浙江宁波 315211;

2. 宁波市海洋与渔业研究院, 浙江宁波 315012)

**摘要:** 为研究饲料中添加3种不同的碳水化合物对大黄鱼生长性能、饲料利用以及糖代谢关键酶活性的影响, 进行为期8周的生长实验和持续24 h的饥饿实验。以葡萄糖、小麦淀粉和糊精这3种碳水化合物作为糖源, 设计3组等氮等脂(48%粗蛋白和12%粗脂肪)的饲料。选用初始体质量为(8.51±0.02) g的大黄鱼450尾, 随机分为3组(每组3个重复, 每个重复50尾)。养殖实验结束后进行饥饿实验, 分别在饥饿实验开始后的0、1、3、5、7、9、11和24 h取样。结果显示, 小麦淀粉组和糊精组大黄鱼的增重率和特定生长率显著高于葡萄糖组, 且这2个饲料组的饲料系数显著低于葡萄糖组。糊精组大黄鱼的肝体比显著高于其余2组大黄鱼的肝体比。饲料中添加3种不同碳水化合物对大黄鱼成活率、脏体比和肥满度无显著性影响。葡萄糖组和小麦淀粉组大黄鱼血糖含量在饥饿1 h后都开始显著上升, 葡萄糖组高血糖水平持续至少10 h; 小麦淀粉组3 h显著下降至初始水平左右, 未达到高血糖水平; 糊精组大黄鱼血糖含量随着时间的推移持续升高, 在11 h达到最大值, 高血糖水平持续4 h。饲料中添加3种不同碳水化合物对大黄鱼血清胰岛素和肝糖原含量有显著性影响。小麦淀粉对大黄鱼肝脏葡萄糖激酶(GK)活性的升高有诱导作用。大黄鱼摄食3种不同碳水化合物饲料后鱼体血糖水平升高, 但糖异生关键酶如葡萄糖-6-磷酸酶(G6Pase)、果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(PEPCK)的活性并不降低。饲料中添加葡萄糖和小麦淀粉对大黄鱼肝脏丙酮酸激酶(PK)活性有显著性影响。研究表明, 大黄鱼利用结构复杂的多糖(如小麦淀粉和糊精)的能力要高于单糖(如葡萄糖), 3种不同碳水化合物对大黄鱼血糖调节及糖酵解和糖异生途径关键酶活性的影响存在差异。

**关键词:** 大黄鱼; 碳水化合物; 生长性能; 血糖; 糖代谢关键酶

**中图分类号:** S 963.7

**文献标志码:** A

大黄鱼(*Larimichthys crocea*)属硬骨鱼纲(Osteichthys), 鲈形目(Perciformes), 石首鱼科(Sciaenidae), 是暖温性近海中下层集群洄游性鱼类, 分布于我国黄海南部、东海、台湾海峡以及南海北部, 为海水养殖的名贵经济鱼类, 是我国传

统“海洋四大经济鱼类”[大黄鱼、小黄鱼(*L. polyactis*)、带鱼(*Trichiurus lepturus*)、曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)]之一。其肉质细腻, 味道鲜美, 含有丰富的蛋白质和微量元素。自20世纪80年代后期大黄鱼人工育苗获得成功, 大黄鱼的

收稿日期: 2016-07-13 修回日期: 2017-04-11

资助项目: 国家自然科学基金(31272670); 国家科技部星火重大计划项目(2014GA701001); 浙江省重点研发计划项目(2017C02G1460834); 浙江省水产动物营养与饲料科技服务团队项目(ZJANFTST 2017-2); 宁波市农业科技攻关重大项目(2012C10025); 浙江省重中之重一级学科(水产)开放基金

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

养殖规模逐年扩大,产量逐年增加<sup>[1]</sup>。但目前大黄鱼养殖仍以冰鲜小杂鱼投喂居多,人工配合饲料推广缓慢,原因主要是大黄鱼各个生长阶段营养需求数据库不完善以及适口性好的配合饲料尚未研制成功,从而制约了大黄鱼的健康养殖。

鱼类在摄食高水平碳水化合物的饲料后会出现持续的高血糖,抑制鱼类的生长<sup>[2-3]</sup>。研究表明,鱼类开始出现高血糖及高血糖的持续时间不仅与鱼种类有关,还与碳水化合物的种类有关<sup>[4]</sup>。目前在青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)<sup>[5]</sup>、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)<sup>[5]</sup>、斜带石斑鱼(*Epinephelus coioides*)<sup>[6]</sup>、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)<sup>[7]</sup>、吉富罗非鱼(GIFT *Oreochromis niloticus*)<sup>[8]</sup>、尼罗罗非鱼(*O. nilotica*)<sup>[9]</sup>的研究中均发现在葡萄糖负荷后血糖都会迅速上升,并维持较长时间的高血糖,这种现象可能与相关酶的活性及其表达、内分泌调节或受体数量等因素有关<sup>[10]</sup>。由激素和营养状况维持的血糖含量的平衡主要依赖于糖酵解和糖异生关键酶活性的高低和其表达量<sup>[11]</sup>,通过研究糖代谢关键酶活性及其表达量的变化,将有助于了解鱼类对碳水化合物的代谢机制,从而解释鱼类对碳水化合物利用能力差的原因。

目前对大黄鱼的营养成分、蛋白质替代、部分饲料原料消化率、脂肪及部分氨基酸需求量均有研究<sup>[12-14]</sup>。而对大黄鱼糖代谢中的血糖、胰岛素等物质的含量变化和糖代谢关键酶活性高低变化等缺乏相关研究。本研究通过比较投喂大黄鱼3种不同碳水化合物饲料,饥饿后血糖含量及糖代谢关键酶活性的变化,探究大黄鱼对不同碳水化合物饲料的代谢调控机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验设计与饲料配制

本实验以鱼粉、豆粕、小麦蛋白粉为蛋白源,鱼油、豆油、卵磷脂为脂肪源,分别以葡萄糖、小麦淀粉和糊精为糖源,添加水平为20%,配制成3种不同糖源且等氮等脂的实验饲料。实验配方和营养成分见表1,将所有原料粉碎后过80目筛,准确称量各种饲料原料并混合均匀,维生素和矿物质等微量成分采用逐级扩大法充分混合,再加入鱼油、豆油和卵磷脂以及

表1 实验饲料配方及营养水平(风干基础)

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

项目 items	碳水化合物 carbohydrate		
	葡萄糖 glucose	小麦淀粉 wheat starch	糊精 dextrin
<b>原料 ingredients</b>			
鱼粉 fish meal	40.00	40.00	40.00
豆粕 soybean meal	10.95	10.95	10.95
小麦蛋白粉 wheat gluten meal	12.05	12.05	12.05
葡萄糖 glucose	20.00	0.00	0.00
小麦淀粉 wheat starch	0.00	20.00	0.00
糊精 dextrin	0.00	0.00	20.00
鱼油 fish oil	1.88	1.88	1.88
豆油 soybean oil	1.88	1.88	1.88
卵磷脂 soy lecithin	1.50	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
氯化胆碱 choline chloride	0.30	0.30	0.30
维生素预混料 vitamin premix*	3.00	3.00	3.00
矿物质预混料 mineral premix*	2.00	2.00	2.00
纤维素 cellulose	4.94	4.94	4.94
<b>合计 total</b>	<b>100.00</b>	<b>100.00</b>	<b>100.00</b>
<b>营养水平 nutrient levels**</b>			
干物质 dry matter	80.97	87.69	90.60
粗蛋白 crude protein	49.25	48.49	47.97
粗脂肪 crude lipid	12.19	11.41	11.99
灰分 ash	12.23	11.85	11.74

注: \* 矿物质预混料和维生素预混料均参照Mai等<sup>[15]</sup>实验配方;  
\*\* 营养水平为实测值

Notes: \*. mineral premix and vitamin premix according to Mai *et al*<sup>[15]</sup>;  
\*\*. nutrient levels were measured values

适量的水混合均匀,用双螺杆挤条机(F-26,华南理工大学,广州)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,自然风干至水分为10%左右,用塑封袋密封后保存在-20 °C冰柜中。

### 1.2 养殖管理

养殖实验基地位于浙江宁波象山西沪港港

湾,实验用大黄鱼幼苗购于象山港湾水产苗种有限公司。实验前,将鱼苗放于大规格(3.0 m×3.0 m×3.0 m)网箱中暂养2周,期间用普通商品饲料(福建健马牌大黄鱼饲料)饱食投喂,使其适应养殖环境。暂养结束后停食24 h,挑选体格健壮、规格一致、初始体质量为(8.51±0.02) g的大黄鱼450尾,随机分为3组(每组3个重复,每个重复50尾鱼),随机分配于9个小规格(1.5 m×1.5 m×2.0 m)浮筏式网箱中。每天饱食投喂2次,分别在早上5:00和下午17:00。实验期间记录每天的投喂量,并及时记录死鱼数量和体质量。实验期间,海水温度为26.5~31.5 °C,盐度为32~36,溶解氧含量不低于7.0 mg/L,养殖周期为8周。

### 1.3 样品采集与分析

养殖实验结束后饥饿24 h,将每个网箱中的鱼全部捞出,用丁香酚(1:10 000)(上海化学试剂公司)麻醉后,称重并记录每个网箱的大黄鱼尾数,计算成活率(SR)、增重率(WGR)、特定生长率(SGR)和饲料系数(FCR);每个网箱随机取5尾鱼称重,并测量体长,取其肝脏和内脏分别称重,用于计算肝体比(HSI)、脏体比(VSI)和肥满度(CF)指标。取30尾鱼放回原网箱,投喂1周,待鱼稳定后进行饥饿实验,在饥饿实验开始后的0、1、3、5、7、9、11、24 h分别进行取样,每次随机选取3尾鱼进行取样,用1 mL无菌注射器从大黄鱼尾部静脉抽取血液样品,注入1.5 mL离心管中,4 °C冰箱中静置过夜,3000 r/min离心5 min,取上清液分装,保存于-80 °C冰箱。将抽取过血液的大黄鱼的肝脏取出,置于2 mL离心管中,迅速放入液氮中保存,用于测定肝脏GK(glucokinase, GK)、PFK(phosphofructokinase, PFK)、丙酮酸激酶(pyruvate kinase, PK)、葡萄糖-6-磷酸酶(glucose-6-phosphatase, G6Pase)、果糖-1,6-二磷酸酶(fructose-1,6-bisphosphatase, FBPase)和磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(phosphoenolpyruvate carboxykinase, PEPCK)的活性以及肝糖原含量。

参照AOAC<sup>[16]</sup>方法,分别测定饲料中的水分、粗蛋白、粗脂肪和灰分含量。水分含量检测采用105 °C烘干恒重法;粗蛋白含量采用粗蛋白测定仪(Leco FB-528)测定;粗脂肪含量采用索氏抽提法;灰分含量采用550 °C马弗炉灼烧法测定。

血清中葡萄糖(glucose, GLU)含量使用日立

7600-110型全自动生化分析仪进行检测。

肝糖原含量的测定参照Hassid等<sup>[17]</sup>的多糖化学分析法,使用南京建成试剂盒测定。首先将肝脏和肌肉与强碱以1:3的比例混合,沸水浴20 min溶解形成溶液,分别稀释为1%与5%的检测液,然后将其与浓硫酸反应形成乙醛,最后加入蒽酮后用色剂染色,在620 nm下测定吸光度。

肝脏糖代谢酶活性及血清胰岛素和胰高血糖素含量均采用上海乔杜生物科技有限公司生产的酶联免疫吸附试验(ELISA)试剂盒进行测定。

### 1.4 数据处理与统计分析

成活率(survival rate, SR, %)= $100 \times (N_t/N_0)$ ;

增重率(weight gain rate, WGR, %)= $100 \times (W_t - W_0)/W_0$ ;

特定生长率(specific growth rate, SGR, %/d)= $100 \times (\ln W_t - \ln W_0)/t$ ;

饲料系数(feed conversion ratio, FCR)= $W_f/(W_t - W_0)$ ;

肝体比(hepatosomatic index, HSI, %)= $100 \times W_h/W$ ;

脏体比(viscerosomatic index, VSI, %)= $100 \times W_v/W$ ;

肥满度(condition factor, CF, g/cm<sup>3</sup>)= $100 \times W/L^3$ ;  
式中, $N_t$ 为终末尾数, $N_0$ 为初始尾数, $W_t$ 为终末体质量(g), $W_0$ 为初始体质量(g), $t$ 为实验天数(d), $W_f$ 为摄入饲料量(g), $W_h$ 为鱼肝脏重(g), $W_v$ 为鱼内脏重(g), $W$ 为鱼体质量(g), $L$ 为鱼体长(cm)。

实验数据采用SPSS 22.0统计软件进行分析,用平均数±标准误(mean±SE)表示,对数据进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),并结合Turkey检验进行多重比较, $P < 0.05$ 表示处理间差异显著。

## 2 结果

### 2.1 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼生长性能和形态学指标的影响

饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼的增重率、特定生长率、饲料系数和肝体比均有显著性影响( $P < 0.05$ ),而对大黄鱼的成活率、脏体比和肥满度无显著性影响( $P > 0.05$ )。其中小麦淀粉组和糊精组大黄鱼的增重率和特定生长率显著

高于葡萄糖组( $P<0.05$ ),同时这2个饲料组的饲料系数显著低于葡萄糖组( $P<0.05$ ),糊精组大黄鱼的肝体比显著高于葡萄糖组和小麦淀粉组( $P<0.05$ )(表2)。

表2 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼生长性能和形态学指标的影响

Tab. 2 Effects of three different dietary carbohydrates on growth performance and morphological indices of *L. crocea*

项目 items	碳水化合物 carbohydrate			P
	葡萄糖 glucose	小麦淀粉 wheat starch	糊精 dextrin	
初始体质量/g IBW	8.51±0.01	8.49±0.02	8.52±0.01	0.310
终末体质量/g FBW	20.25±0.55 <sup>a</sup>	28.31±0.80 <sup>b</sup>	26.38±0.44 <sup>b</sup>	0.000
成活率/% SR	91.33±2.67	90.67±2.91	91.33±1.76	0.977
增重率/% WGR	138.13±6.62 <sup>a</sup>	233.50±9.05 <sup>b</sup>	209.42±5.08 <sup>b</sup>	0.000
特定生长率/(%/d) SGR	1.55±0.05 <sup>a</sup>	2.15±0.05 <sup>b</sup>	2.02±0.03 <sup>b</sup>	0.000
饲料系数 FCR	2.38±0.15 <sup>b</sup>	1.47±0.07 <sup>a</sup>	1.75±0.05 <sup>a</sup>	0.002
肝体比/% HSI	1.25±0.08 <sup>a</sup>	1.26±0.07 <sup>a</sup>	2.06±0.17 <sup>b</sup>	0.004
脏体比/% VSI	3.93±0.18	3.71±0.11	3.87±0.12	0.540
肥满度/(g/cm <sup>3</sup> ) CF	1.38±0.06	1.47±0.05	1.43±0.02	0.410

注:同行数据上标不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )

Notes: values in the same line with different lowercase superscripts mean significant difference ( $P<0.05$ )

## 2.2 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血糖含量的影响

饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血糖含量有显著性影响( $P<0.05$ )。葡萄糖组大黄鱼的血糖含量在7 h上升到最大值,然后开始显著下降( $P<0.05$ ),至24 h血糖含量达到最低且显著低于初始水平( $P<0.05$ ),高血糖水平持续至少10 h,葡萄糖组大黄鱼的血糖含量在各个时间段都显著高于小麦淀粉组和糊精组( $P<0.05$ )。小麦淀粉组大黄鱼血糖含量在1 h达到峰值,3 h开始显著下降( $P<0.05$ ),之后维持在相对稳定的水平,未达到高血糖水平。糊精组大黄鱼的血糖含量随着时间的推移持续升高,在11 h达到最大值,然后急剧下降,至24 h,血糖含量显著低于初始水平( $P<0.05$ ),高血糖水平持续至少4 h(图1)。

## 2.3 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血清胰岛素含量的影响

饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血清胰岛素含量有显著性影响( $P<0.05$ )。0 h时,小麦淀粉组大黄鱼的血清胰岛素含量显著高于葡萄糖组和糊精组( $P<0.05$ ),24 h时,葡萄糖组大黄鱼的血清胰岛素含量显著高于其余饲料组( $P<0.05$ )。大黄鱼在投喂葡萄糖组饲料后,血清胰岛素含

量在1 h开始显著下降( $P<0.05$ ),然后趋于稳定,在9 h后又开始显著上升( $P<0.05$ ),至24 h,血清胰岛素含量显著高于初始水平( $P<0.05$ )。小麦淀粉组胰岛素含量在1 h显著下降( $P<0.05$ ),并维持在相对稳定的水平,至24 h降低到最低水平。糊精组大黄鱼血清胰岛素含量在1 h时开始显著上升( $P<0.05$ ),并在3 h时达到最大值,至7 h开始显著下降( $P<0.05$ ),而在11 h显著上升,至24 h又降低到初始水平(图2)。

## 2.4 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血清胰高血糖素含量的影响

当饲料中以葡萄糖和小麦淀粉为糖源时,对大黄鱼血清胰高血糖素含量有显著性影响( $P<0.05$ ),而添加相同水平的糊精,随着时间的推移,则对大黄鱼血清胰高血糖素含量无显著影响( $P>0.05$ )。0 h各个饲料组大黄鱼的血清胰高血糖素含量无显著性差异( $P>0.05$ ),至24 h实验结束时,小麦淀粉组大黄鱼的血清胰高血糖素含量显著高于葡萄糖组( $P<0.05$ ),与糊精组无显著性差异( $P>0.05$ )。葡萄糖组大黄鱼的血清胰高血糖素含量在3 h开始显著上升,5 h显著下降( $P<0.05$ ),至7 h恢复到3 h水平,9 h又开始显著下降( $P<0.05$ ),至11 h时,血清胰高血糖素含量升

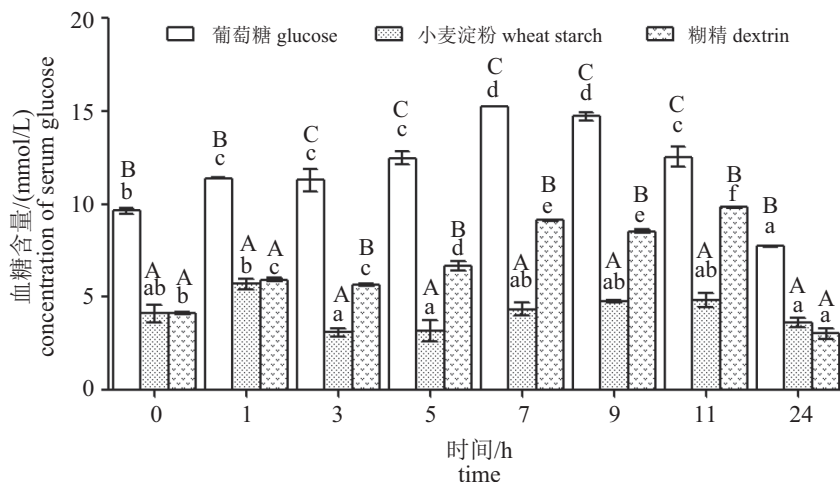


图1 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血糖含量的影响

标记不同小写字母表示同一组饲料不同时间具有显著性差异( $P<0.05$ ); 标记不同大写字母表示同一时间不同饲料组间具有显著性差异( $P<0.05$ )。下同

Fig. 1 Effects of three different dietary carbohydrates on the concentration of serum glucose in *L. crocea*

Different lowercase superscripts indicate a significant effect of different time points following the same diet group ( $P<0.05$ ); different capital letter superscripts indicate a significant effect of different diet groups following the same time point ( $P<0.05$ ). The same below

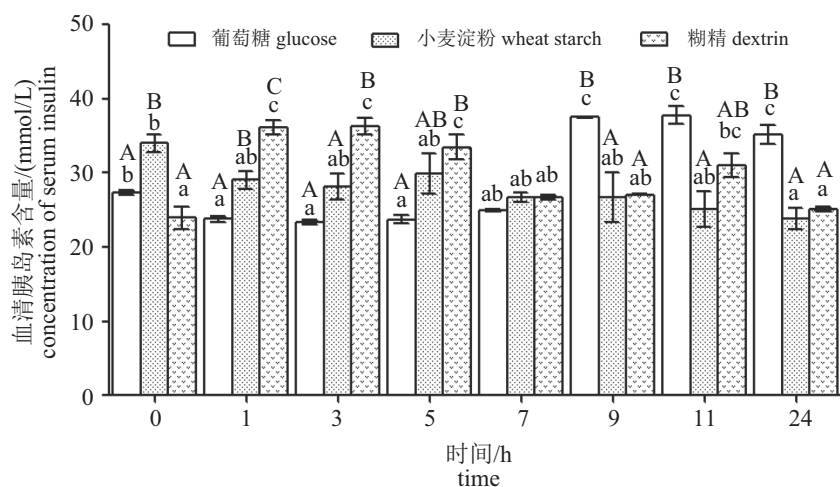


图2 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血清胰岛素含量的影响

Fig. 2 Effects of three different dietary carbohydrates on the concentration of serum insulin in *L. crocea*

高, 而与3 h和7 h的含量无显著性差异( $P>0.05$ ), 至24 h降低到最低水平。小麦淀粉组大黄鱼的血清胰高血糖素含量从0 h开始至24 h都无显著性上升和下降( $P>0.05$ ), 至24 h, 其含量达到最大值(图3)。

## 2.5 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝糖原含量的影响

饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝糖原含量有显著性影响( $P<0.05$ )。0 h时糊精组大黄鱼肝糖原含量显著高于葡萄糖组和小麦淀粉组

( $P<0.05$ ), 至24 h各个饲料组之间无显著性差异( $P>0.05$ )(图4)。葡萄糖组大黄鱼肝糖原含量在1 h显著上升( $P<0.05$ ), 且从1~7 h都维持在较高的水平, 至9 h开始呈下降趋势, 24 h达到最低水平。小麦淀粉组大黄鱼肝糖原含量在1 h显著上升( $P<0.05$ ), 至5 h开始逐渐下降, 24 h水平与0 h无显著性差异( $P>0.05$ )。糊精组大黄鱼肝糖原含量在1 h显著下降( $P<0.05$ ), 3 h开始上升, 至7 h又显著下降( $P<0.05$ ), 9 h恢复到5 h水平, 24 h下降到最低水平(图4)。

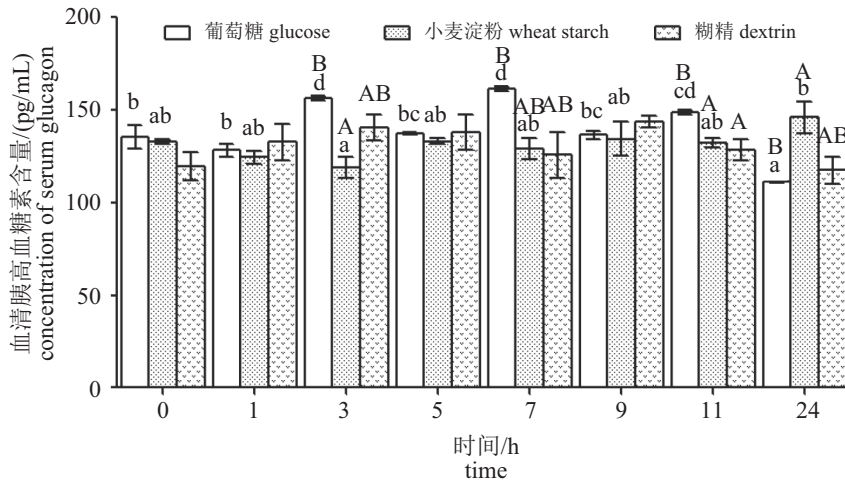


图3 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血清胰高血糖素含量的影响

Fig. 3 Effects of three different dietary carbohydrates on the concentration of serum glucagon in *L. crocea*

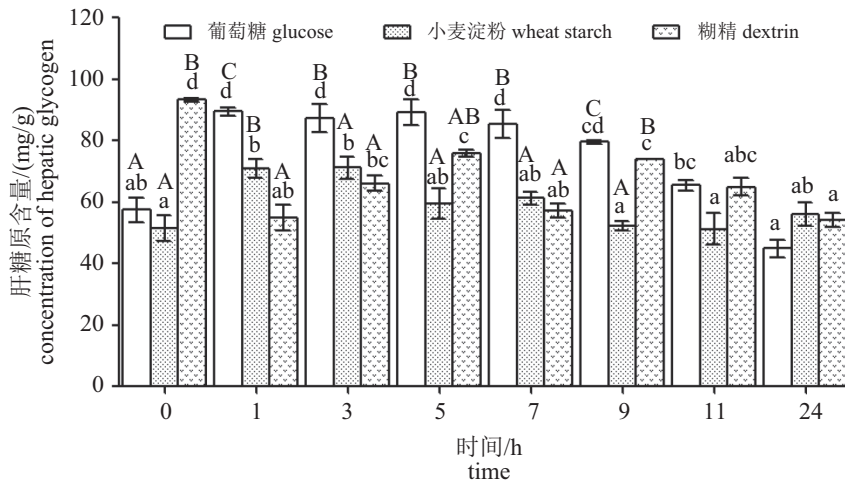


图4 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝糖原含量的影响

Fig. 4 Effects of three different dietary carbohydrates on concentration of hepatic glycogen in *L. crocea*

## 2.6 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼糖酵解关键酶活性的影响

饥饿实验开始后,葡萄糖组和小麦淀粉组大黄鱼肝脏的GK、PFK和PK活性随着时间推移有显著性变化( $P < 0.05$ ),而糊精组大黄鱼肝脏的PK活性随着时间推移无显著性变化( $P > 0.05$ )。葡萄糖组大黄鱼肝脏GK活性在饥饿1 h后开始上升,并在5 h达到最大值,7 h开始下降,至24 h下降到初始水平;肝脏PFK活性从0 h开始至5 h维持在相对稳定的水平,7 h开始显著下降,9 h开始显著上升,至24 h肝脏的PFK活性显著高于0 h的活性( $P < 0.05$ );肝脏PK活性在1 h开始下降,1~5 h呈逐渐上升的趋势,从7~9 h又开始下降,

11 h达到最大值,24 h恢复到初始水平(图5~7)。小麦淀粉组大黄鱼肝脏GK活性在1 h显著下降( $P < 0.05$ ),1~5 h一直处于较低水平,7 h显著上升( $P < 0.05$ ),9 h又开始下降,24 h显著上升,达到峰值( $P < 0.05$ );肝脏PFK活性在0 h达到峰值,1 h开始显著下降,从1~24 h无显著性变化( $P > 0.05$ );肝脏PK活性1 h开始下降,3 h显著上升( $P < 0.05$ ),从3~11 h无显著性变化( $P > 0.05$ ),24 h达到最大值。糊精组大黄鱼肝脏GK活性在1 h显著下降( $P < 0.05$ ),从3~24 h呈现逐渐上升的趋势;肝脏的PFK活性在1 h显著上升( $P < 0.05$ ),并维持在较高水平,至24 h显著高于初始水平( $P < 0.05$ );肝脏PK活性在0 h与其余饲料组无显著性差异

( $P>0.05$ ), 24 h时显著低于小麦淀粉组( $P<0.05$ ) (图5~7)。

## 2.7 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼糖异生关键酶活性的影响

饥饿实验开始后, 葡萄糖组大黄鱼肝脏G6Pase活性从0~9 h无显著性差异( $P>0.05$ ), 11 h开始显著上升, 达到最大值( $P<0.05$ ), 24 h其活性显著高于初始水平( $P<0.05$ ) (图8); 肝脏FBPase活性随着时间推移无显著性变化, 维持在相对稳定的水平( $P>0.05$ ) (图9); 肝脏PEPCK活性在3 h显著上升( $P<0.05$ ), 从3~24 h维持在相对稳定的水平, 24 h的活性显著高于初始水平( $P<0.05$ ) (图10)。小麦淀粉组大黄鱼肝脏G6Pase活性在

1 h显著下降( $P<0.05$ ), 7 h的活性显著高于5 h的活性, 24 h的G6Pase活性显著低于0 h的活性; 肝脏FBPase活性随着时间推移无显著性变化( $P>0.05$ ), 24 h的活性恢复到0 h水平; 肝脏PEPCK活性从0~3 h显著下降( $P<0.05$ ), 5 h开始显著上升, 至24 h的活性显著低于初始水平( $P<0.05$ )。糊精组大黄鱼肝脏G6Pase活性在1 h显著上升, 3 h显著下降( $P<0.05$ ), 从5~7 h开始持续上升, 至24 h其活性恢复到初始水平; 糊精组大黄鱼肝脏FBPase活性随着时间推移无显著性变化( $P>0.05$ ); 糊精组大黄鱼肝脏PEPCK活性在1 h开始上升, 3 h显著下降( $P<0.05$ ), 从3~24 h其活性逐渐增加, 24 h的活性与初始水平无显著性差异( $P>0.05$ ) (图8~10)。

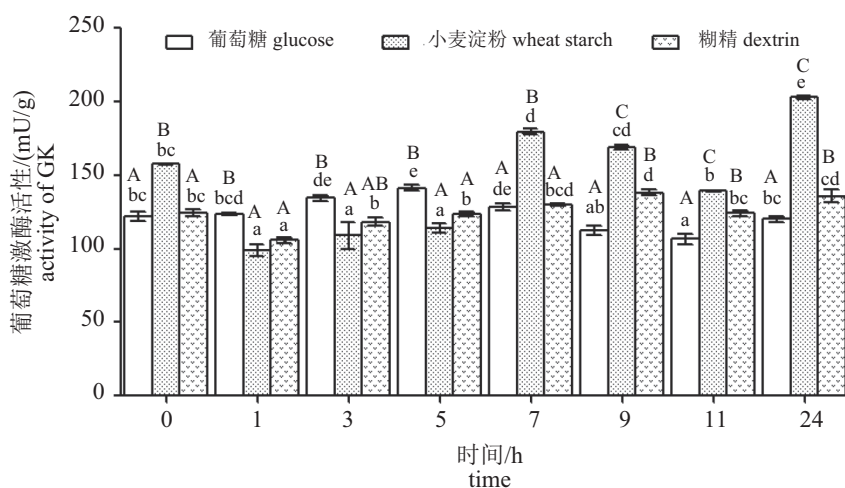


图5 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝脏葡萄糖激酶活性的影响

Fig. 5 Effects of three different dietary carbohydrates on the activity of hepatic GK in *L. crocea*

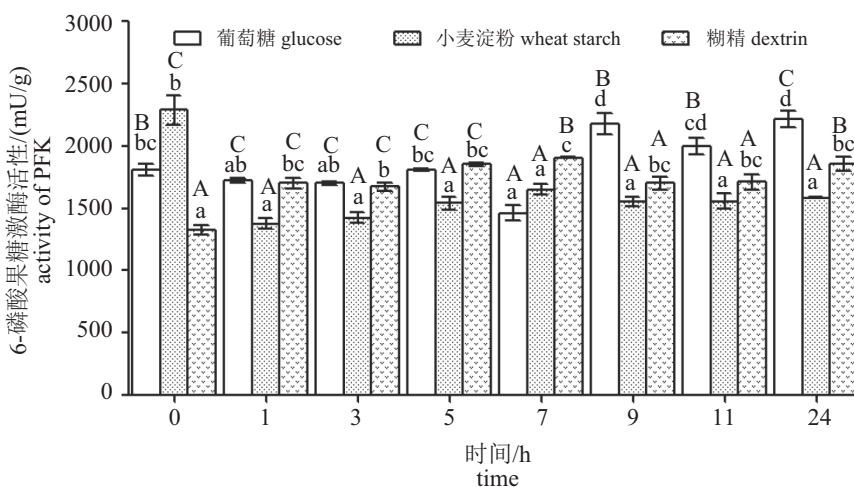


图6 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝脏6-磷酸果糖激酶活性的影响

Fig. 6 Effects of three different dietary carbohydrates on the activity of hepatic PFK in *L. crocea*

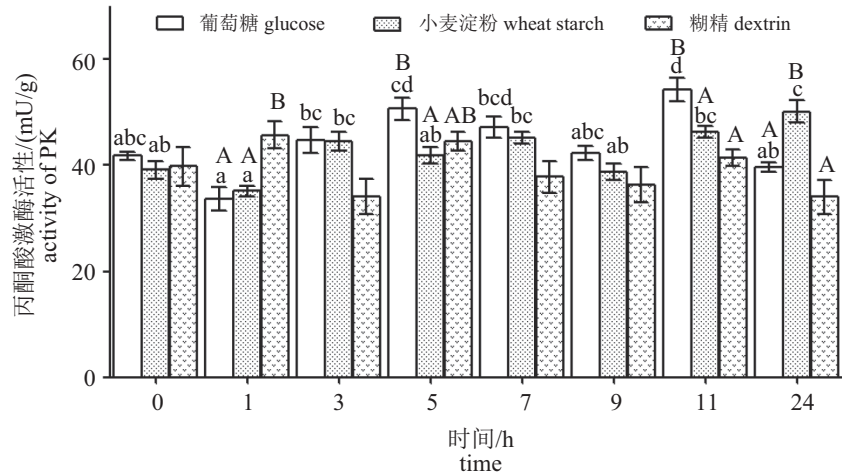


图 7 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝脏丙酮酸激酶活性的影响

Fig. 7 Effects of three different dietary carbohydrates on the activity of hepatic PK in *L. crocea*

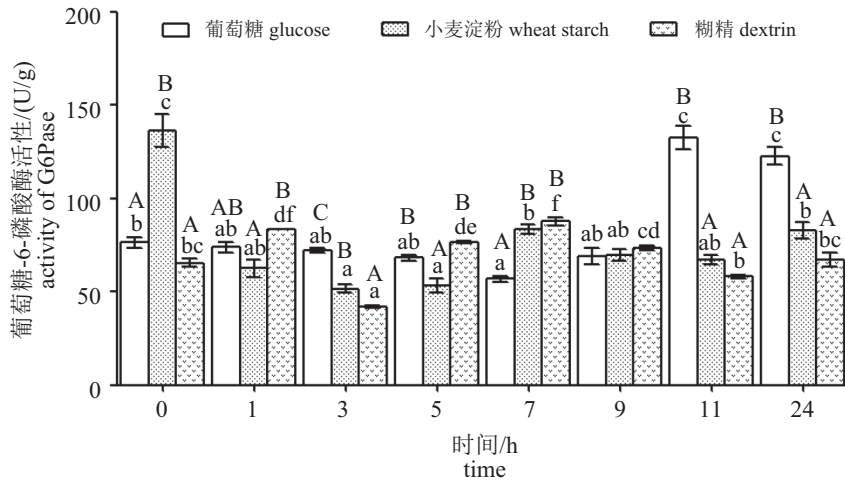


图 8 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝脏葡萄糖-6-磷酸酶活性的影响

Fig. 8 Effects of three different dietary carbohydrates on the activity of hepatic G6Pase in *L. crocea*

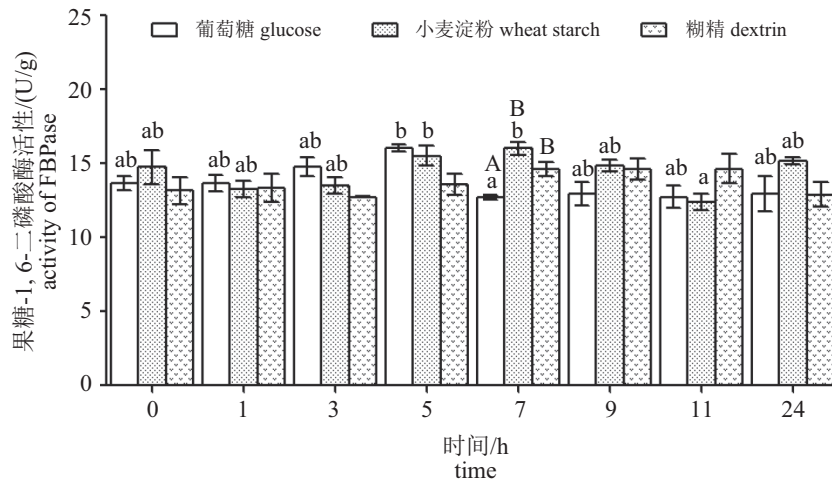


图 9 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝脏果糖-1,6-二磷酸酶活性的影响

Fig. 9 Effects of three different dietary carbohydrates on the activity of hepatic FBPase in *L. crocea*



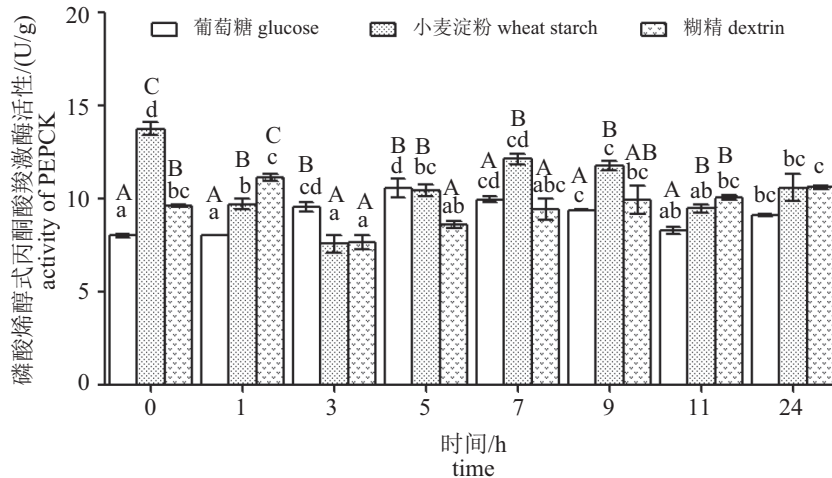


图 10 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝脏磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性的影响

Fig. 10 Effects of three different dietary carbohydrates on the activity of hepatic PEPCK in *L. crocea*

### 3 讨论

#### 3.1 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼生长性能和形态学指标的影响

鱼类主要以蛋白质和脂肪作为能量来源,与哺乳动物相比,鱼类利用碳水化合物的能力较差,饲料中碳水化合物水平过高会抑制鱼体生长,导致血糖水平持续偏高<sup>[2-3]</sup>、免疫功能降低<sup>[18-19]</sup>,因此鱼类被认为是天生的“糖尿病患者”。碳水化合物结构的复杂程度是影响鱼类利用其的因素之一<sup>[20]</sup>,在本研究中,小麦淀粉组和糊精组大黄鱼的增重率和特定生长率显著高于葡萄糖组,且饲料系数显著低于葡萄糖组,表明大黄鱼对结构复杂糖类的利用能力高于对单糖的利用能力,这与胭脂鱼(*Myxocyprinus asiaticus*)幼鱼<sup>[21]</sup>、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)<sup>[22]</sup>、军曹鱼(*Rachycentron canadum*)<sup>[23]</sup>、瓦氏黄颡鱼(*Pelteobagrus vachelli*)<sup>[24]</sup>、尼奥罗非鱼(*O. niloticus*♀×*O. aureus*♂)<sup>[25]</sup>、吉富罗非鱼<sup>[26]</sup>的研究结果类似。饲料中的糖类按其生理功能可分为粗纤维和可消化糖类两大类,其中可消化糖类主要包括单糖、低聚糖、糊精和淀粉等,它是鱼类生长代谢所利用的主要糖类。单糖诸如葡萄糖不需消化可直接被肠道迅速吸收进入血液,2 h内葡萄糖吸收百分比最高,而复杂结构的碳水化合物诸如糊精和淀粉则需要消化酶的分解作用下才能进入血液<sup>[27]</sup>,2 h内吸收百分比依次降低,相应地,2 h后的吸收百分比淀粉组最高,糊精组其次,葡萄糖组最低<sup>[28]</sup>,由于消

化道吸收单糖的速率快,若鱼体内的糖代谢酶活性尚未充分上调,可能导致鱼体对糖的吸收速率大于分解和转化速率,造成糖流相对过剩,从而降低鱼体对碳水化合物的利用<sup>[29]</sup>,而复杂糖类的吸收速率慢,鱼体有足够的时间来调高分解转化速率,可能会减轻糖吸收速率过慢导致的负效应,相对增强了复杂糖类的吸收利用性,因此很多鱼类利用糊化淀粉和糊精的能力要强于利用葡萄糖等构型简单的碳水化合物。一些其他的研究结果却与之相反,在点带石斑鱼(*E. malabaricus*)<sup>[30]</sup>、高首鲟(*Acipenser transmontanus*)<sup>[31]</sup>、金头鲷(*Sparus aurata*)<sup>[32]</sup>、草鱼<sup>[33]</sup>、虹鳟<sup>[34]</sup>等的研究中发现,葡萄糖的利用效果比结构复杂的糖类好,这可能与鱼的种类及饲料中碳水化合物种类及添加水平有关<sup>[35]</sup>。

#### 3.2 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血糖含量的影响

血糖是糖类在动物体内的主要运输方式,一般处于动态平衡,但易受外界刺激而发生变化<sup>[36-37]</sup>,哺乳动物在摄食碳水化合物后血糖在1~2 h内即恢复到正常水平<sup>[3]</sup>,但几乎所有的鱼类在出现葡萄糖负荷后血糖都会迅速升高,并维持较长时间<sup>[20]</sup>。本研究发现葡萄糖组和糊精组的大黄鱼经过8周养殖再进行饥饿实验后,其血糖含量在饥饿实验开始后1 h时即显著上升,在7 h达到最大值,并且在11 h时仍未恢复到初始水平,高血糖水平持续至少10 h,在肉食性鱼类中发现口服或者注射高剂量葡萄糖会导致高血糖

持续9 h以上,这与本研究结果类似<sup>[7, 38-39]</sup>。然而投喂小麦淀粉组大黄鱼的血糖含量在3 h即显著下降,且与初始水平无显著差异,未达到高血糖水平,这与赵万鹏等<sup>[40]</sup>的研究结果类似。

### 3.3 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼血清胰岛素和胰高血糖素含量的影响

胰岛素是B细胞分泌的一种激素,在哺乳动物中,胰岛素的作用是迅速降低血糖浓度,增加糖的运转进入肌肉和脂肪组织,诱导GK、磷酸果糖激酶、PK的表达以及促进糖的氧化,抑制PEPCK和FBPase,从而抑制糖异生。比较鱼类和哺乳动物的胰岛素,发现其在结构和功能上存在差异<sup>[41-42]</sup>。鱼类胰岛素含量不足曾被认为是导致鱼类耐糖机能低下的主要原因<sup>[43]</sup>。近年来的研究发现,鱼类的胰岛素水平接近甚至高于哺乳动物,鱼类因此也被认为属于非胰岛素依赖型糖尿病患者<sup>[44]</sup>,摄入碳水化合物后胰岛素水平及其受体数量能适应性上调<sup>[45]</sup>。本研究发现葡萄糖组和小麦淀粉组大黄鱼血清胰岛素活性在1 h均有所下降,这与在虹鳟<sup>[45]</sup>中的研究结果一致。而糊精组大黄鱼的血清胰岛素活性在饥饿1 h即显著上升,在大鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)<sup>[46]</sup>的研究结果中,发现在葡萄糖负荷后2 h左右胰岛素含量开始上升,与本实验的研究结果相类似。本实验葡萄糖组大黄鱼血糖含量在7 h出现最大值,而其血清胰岛素活性在投喂9 h开始显著上升,在24 h仍未恢复到初始水平,这与鱼类的胰岛素对血糖反应通常比哺乳动物慢这一说法相符合<sup>[39]</sup>。胰高血糖素水平降低可增强糖原合成途径,抑制糖异生作用,从而降低血糖水平,对一些鱼血糖水平的调控作用比胰岛素更为明显<sup>[47]</sup>,目前仍比较缺乏关于胰高血糖素调控鱼类糖代谢的研究资料。

### 3.4 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼肝糖原含量的影响

肝脏是鱼类碳水化合物代谢的主要器官,合成肝糖原也是降低血糖的途径之一,肝脏中进行的糖酵解和糖异生作用在调节血糖含量变化方面也具有重要作用<sup>[11]</sup>。葡萄糖由葡萄糖转运子转运进入肝细胞,在糖代谢酶系的调控下进行糖酵解和糖异生、糖原合成和分解及磷酸戊糖途径等代谢过程。肝脏的存储能力有限,鱼体摄入高糖饲料后肝糖原的含量和肝体比会增

高,糊精组大黄鱼肝糖原含量在初始水平显著高于葡萄糖组和小麦淀粉组,其大黄鱼肝体比也显著高于其余饲料组,这与成成等<sup>[48]</sup>的研究结果类似。本实验发现葡萄糖组和小麦淀粉组大黄鱼的肝糖原含量在饥饿开始1 h后即显著上升,并分别在1和3 h达到最大值,而在草鱼的研究中发现葡萄糖组在投喂5 h时达到最大值,而淀粉组肝糖原含量在投喂3 h时达到最大值<sup>[40]</sup>,这与本实验的研究结果不一致,这可能与鱼类的食性有关,一般草食性鱼类对葡萄糖的耐受性较肉食性强<sup>[20]</sup>。葡萄糖组和小麦淀粉组大黄鱼在饥饿1 h后血糖含量均显著上升,为了耐受高血糖,通过合成肝糖原来降低血糖含量,肝糖原含量随之显著上升,且葡萄糖组大黄鱼肝糖原含量在1~11 h无显著差异;小麦淀粉组大黄鱼肝糖原含量在1~7 h无显著差异,这表明大黄鱼在血糖升高时能够有效地将鱼体过多的血糖转化为肝糖原进行储存,但糊精组大黄鱼的肝糖原含量在饥饿1 h即显著下降,在9 h开始显著上升,同时糊精组大黄鱼的血糖含量在1 h显著上升,造成这种差异的原因可能是糊精组大黄鱼在0 h储存的肝糖原含量显著高于葡萄糖组和小麦淀粉组,并且已经达到了鱼体的储存极限,具体的原因还有待进一步研究。

### 3.5 饲料中3种不同碳水化合物对大黄鱼糖酵解和糖异生关键酶活性的影响

GK是糖酵解过程中重要的限速酶,当哺乳动物血糖含量增加时,GK活性诱导性增强,从而增强了糖酵解过程<sup>[49-50]</sup>。近年的研究在鱼类(包括肉食性鱼类)的肝脏中也发现了GK,饲料碳水化合物能够诱导鱼类肝脏GK的活性升高<sup>[50]</sup>。本研究中发现小麦淀粉组大黄鱼的血糖含量在7 h上升的同时,其GK活性也显著上升,小麦淀粉对大黄鱼肝脏GK活性的升高可能有诱导作用。哺乳动物对血糖浓度升高的适应性反应是通过增强糖酵解酶的活性,同时降低糖异生酶的活性,从而维持血糖水平的稳态<sup>[49]</sup>。有研究表明,与哺乳动物相反,一些肉食性鱼类摄食高碳水化合物饲料后鱼体血糖水平升高,但G6Pase、FBPase和PEPCK等糖异生关键酶的活性并不降低<sup>[50-51]</sup>。在本研究的结果中,葡萄糖组、小麦淀粉组和糊精组大黄鱼肝脏FBPase活性维持在相对稳定的较高水平,饥饿实验开始后其活性随着时间推

移均无显著性变化,除小麦淀粉组1 h G6Pase和PEPCK活性显著降低及葡萄糖组11 h G6Pase活性显著升高外,实验结果基本与上述研究结果相符。肝脏PK活性也受碳水化合物种类的影响,对于舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*),葡萄糖比淀粉可诱导更高的肝脏PK活性<sup>[52]</sup>,对于异育银鲫(*Carassius auratus gibelio*)和长吻鲢(*Leiocassis longirostris*),蔗糖组肝脏PK活性明显高于葡萄糖组、糊精组和淀粉组<sup>[53]</sup>,在本实验中,糊精组大黄鱼肝脏PK活性随着时间推移无显著变化,而葡萄糖组和小麦淀粉组大黄鱼肝脏PK活性随时间推移有显著影响,与上述研究结果类似。

#### 4 结论

本研究表明,大黄鱼利用结构复杂的碳水化合物如小麦淀粉和糊精的能力要高于结构简单的碳水化合物如葡萄糖。大黄鱼能够通过调节肝脏糖酵解和糖异生关键酶活性及肝糖原含量来维持其血糖含量的平衡,并促进大黄鱼的生长。大黄鱼在长期摄食3种不同种类碳水化合物的饲料后,肝脏糖酵解和糖异生关键酶活性在饥饿后的变化存在较大的差异,小麦淀粉对大黄鱼肝脏GK活性的升高有明显的诱导作用。

#### 参考文献:

- [1] 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[J].中国水产科学,2006,13(2):286-291.  
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 *Pseudosciaena crocea*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(2): 286-291(in Chinese).
- [2] 陆游,周飘萍,袁野,等.不同小麦淀粉和脂肪水平对大黄鱼的生长性能、饲料利用及糖代谢关键酶活力的影响[J].水产学报,2017,41(2):297-310.  
Lu Y, Zhou P P, Yuan Y, *et al.* Effects of different wheat starch and lipid levels on growth performance, feed utilization and hepatic carbohydrate metabolism key enzymes activities in large yellow croaker (*Larimichthys crocea*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(2): 297-310.
- [3] 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.
- [4] 蔡春芳,陈立侨.鱼类对糖的代谢[J].水生生物学报,2008,32(4):592-597.  
Cai C F, Chen L Q. The metabolism of dietary carbohydrate by fish[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2008, 32(4): 592-597(in Chinese).
- [5] 黄鹤忠,丁磊,宋学宏,等.青鱼和草鱼葡萄糖耐量的比较研究[J].中国水产科学,2005,12(4):496-500.  
Huang H Z, Ding L, Song X H, *et al.* Comparative research on glucose tolerance between black carp *Mylopharyngodon piceus* and grass carp *Ctenopharyngodon idellus*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(4): 496-500(in Chinese).
- [6] 杨伟,叶继丹,王琨,等.斜带石斑鱼经葡萄糖灌喂后的代谢反应[J].水生生物学报,2012,36(3):563-568.  
Yang W, Ye J D, Wang K, *et al.* Glucose tolerance in grouper (*Epinphelus coioides*)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2012, 36(3): 563-568(in Chinese).
- [7] Harmon J S, Eilertson C D, Sheridan M A, *et al.* Insulin suppression is associated with hypersomatostatinemia and hyperglucagonemia in glucose-injected rainbow trout[J]. American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 1991, 261(3): 609-613.
- [8] 刘含亮,孙敏敏,王红卫,等.注射葡萄糖对吉富罗非鱼血浆生化指标、胰岛素和糖酵解关键酶的影响[J].中国水产科学,2012,19(5):813-820.  
Liu H L, Sun M M, Wang H W, *et al.* Effects of glucose injection on biochemical parameters, insulin, and glycolytic enzymes in GIFT (*Oreochromis niloticus*)[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2012, 19(5): 813-820(in Chinese).
- [9] Wright J J R, O'Hali W, Yang H, *et al.* GLUT-4 deficiency and severe peripheral resistance to insulin in the teleost fish tilapia[J]. General and Comparative Endocrinology, 1998, 111(1): 20-27.
- [10] Hemre G I, Hansen T. Utilisation of different dietary starch sources and tolerance to glucose loading in Atlantic salmon (*Salmo salar*), during parr-smolt transformation[J]. Aquaculture, 1998, 161(1-4): 145-157.
- [11] 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.

- [12] 林淑琴. 不同生长阶段大黄鱼的蛋白质和蛋/能比营养研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.  
Lin S Q. Effects of dietary protein levels and its ratio to energy on growth performances and metabolic responses of large yellow croaker at different stages[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013(in Chinese).
- [13] 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[J]. 水生生物学报, 2007, 31(3): 370-376.  
Li H T, Mai K S, Ai Q H, *et al.* Apparent digestibility of selected protein ingredients for larger yellow croaker *Pseudosciaena crocea*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2007, 31(3): 370-376(in Chinese).
- [14] 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[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.  
Zhang F. Lipid requirement and fishmeal replacement in diets of large yellow croaker, *Pseudosciaena crocea* R.[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012(in Chinese).
- [15] 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.
- [16] Association of Official Analytical Chemists. Official Methods of Analysis[M]. 16th ed. Arlington: Association of Official Analytical Chemists, 1995.
- [17] Hassid W Z, Abraham S. Chemical procedures for analysis of polysaccharides[J]. Methods in Enzymology, 1957, 3: 34-50.
- [18] Maule A G, Tripp R A, Kaattari S L, *et al.* Stress alters immune function and disease resistance in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*)[J]. Journal of Endocrinology, 1989, 120(1): 135-142.
- [19] Wiik A. Delineation of a standard procedure for indirect immunofluorescence detection of ANCA[J]. Apmis Supplementum, 1989, 6: 12-13.
- [20] 罗毅平, 谢小军. 鱼类利用碳水化合物化合物的研究进展[J]. 中国水产科学, 2010, 17(2): 381-390.  
Luo Y P, Xie X J. Progress of carbohydrate utilization in fish[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(2): 381-390(in Chinese).
- [21] 张颂. 胭脂鱼幼鱼饲料中适宜碳脂比、糖源和脂肪源的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.  
Zhang S. The dietary appropriate carbohydrate to lipid level, carbohydrate sources and lipid sources of juvenile Chinese sucker (*Myxocyprinus asiaticus*)[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014(in Chinese).
- [22] 苗淑彦, 苗惠君, 聂琴, 等. 饲料中不同种类的碳水化合物对大菱鲆生长性能和代谢反应的影响[J]. 水产学报, 2013, 37(6): 910-919.  
Miao S Y, Miao H J, Nie Q, *et al.* Effects of different dietary carbohydrates on growth performance and metabolism response of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(6): 910-919(in Chinese).
- [23] 崔现军. 军曹鱼(*Rachycentron canadum*)糖代谢机理的研究[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2010.  
Cui X J. Study on mechanism of carbohydrate utilization for juvenile cobia, *Rachycentron canadum*[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2010(in Chinese).
- [24] 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[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011.  
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(in Chinese).
- [25] Tung P H, Shiau S Y. Effects of meal frequency on growth performance of hybrid tilapia, *Oreochromis niloticus* ♀ × *O. aureus* ♂, fed different carbohydrate diets[J]. Aquaculture, 1991, 92: 343-350.
- [26] 吴彬, 彭淇, 陈斌, 等. 日粮中不同糖源对吉富罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 稚鱼养殖效果与机理研究[J]. 海洋与湖沼, 2013, 44(4): 1050-1055.  
Wu B, Peng Q, Chen B, *et al.* The Effect of different carbohydrate sources in diet on aquaculture performance and mechanism in GIFT Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juvenile[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2013, 44(4): 1050-1055(in Chinese).
- [27] 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.
- [28] Furuichi M, Yone Y. Availability of carbohydrate in nutrition of carp and red sea bream[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1982, 48(7): 945-948.

- [29] Krogdahl Å, Hemre G I, Mommsen T P. Carbohydrates in fish nutrition: digestion and absorption in postlarval stages[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2005, 11(2): 103-122.
- [30] Shiau S Y, Lin Y H. Carbohydrate utilization and its protein-sparing effect in diets for grouper (*Epinephelus malabaricus*)[J]. *Animal Science*, 2001, 73(2): 299-304.
- [31] Hung S S O, Fynn-Aikins F K, Lutes P B, *et al.* Ability of juvenile white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) to utilize different carbohydrate sources[J]. *The Journal of Nutrition*, 1989, 119(5): 727-733.
- [32] 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.
- [33] Tian L X, Liu Y J, Hung S S O. Utilization of glucose and cornstarch by juvenile grass carp[J]. *North American Journal of Aquaculture*, 2004, 66(2): 141-145.
- [34] 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(3): 463-470.
- [35] 蔡春芳. 鱼类对糖利用的研究进展[J]. *上海水产大学学报*, 1997, 6(2): 116-123.
- Cai C F. Advances in the study of utilization of carbohydrate by fish[J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 1997, 6(2): 116-123(in Chinese).
- [36] Řehulka J, Minařík B. Effect of lecithin on the haematological and condition indices of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum)[J]. *Aquaculture Research*, 2003, 34(8): 617-627.
- [37] Furuichi M, Yone Y. Change of blood sugar and plasma insulin levels of fishes in glucose tolerance test[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1981, 47(6): 761-764.
- [38] 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.
- [39] Peres H, Gonçalves P, Oliva-Teles A. Glucose tolerance in gilthead seabream (*Sparus aurata*) and European seabass (*Dicentrarchus labrax*)[J]. *Aquaculture*, 1999, 179(1-4): 415-423.
- [40] 赵万鹏, 刘永坚, 潘庆, 等. 草鱼摄食后血糖和肝糖原质量分数的变化[J]. *中山大学学报(自然科学版)*, 2002, 41(3): 64-67.
- Zhao W P, Liu Y J, Pan Q, *et al.* Changes of blood sugar and liver glycogen levels after feeding in grass carp[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2002, 41(3): 64-67(in Chinese).
- [41] Conlon J M, Youson J H, Whittaker J. Structure and receptor-binding activity of insulin from a holostean fish, the bowfin (*Amia calva*)[J]. *Biochemical Journal*, 1991, 276(1): 261-264.
- [42] Li Z W, Bi R C, Zhao B G, *et al.* The crystal structure of silver carp insulin at medium resolution[J]. *Science in China—Series B: Chemistry, Life Sciences & Earth Sciences*, 1991, 34(3): 306-316.
- [43] Legate N J, Bonen A, Moon T W. Glucose tolerance and peripheral glucose utilization in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), American eel (*Anguilla rostrata*), and black bullhead catfish (*Ameiurus melas*)[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2001, 122(1): 48-59.
- [44] 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.
- [45] Hilton J W, Plisetskaya E M, Leatherland J F. Does oral 3, 5, 3'-triiodo-L-thyronine affect dietary glucose utilization and plasma insulin levels in rainbow trout (*Salmo gairdneri*)?[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1987, 4(3): 113-120.
- [46] Mazur C N, Higgs D A, Plisetskaya E, *et al.* Utilization of dietary starch and glucose tolerance in juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) of different strains in seawater[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1992, 10(4): 303-313.
- [47] del Sol Nova M, Capilla E, Rojas P, *et al.* Glucagon and insulin response to dietary carbohydrate in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2004, 139(1): 48-54.
- [48] 成成, 谢小军, 罗毅平, 等. 饲料碳水化合物水平对南方鲈(*Silurus meridionalis*)幼鱼肝脏、胰脏和肾脏的组织学影响[J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2007, 29(6): 103-108.
- Cheng C, Xie X J, Luo Y P, *et al.* Effect of dietary carbohydrate level on histology of liver, pancreas and kidney in the southern catfish (*Silurus meridionalis*) juven-

- iles[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2007, 29(6): 103-108(in Chinese).
- [49] Zierler K. Whole body glucose metabolism[J]. American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism, 1999, 276(3): 409-426.
- [50] 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 of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2000, 278(5): 1164-1170.
- [51] 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.
- [52] Enes P, Panserat S, Kaushik S, *et al.* Rapid metabolic adaptation in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles fed different carbohydrate sources after heat shock stress[J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2006, 145(1): 73-81.
- [53] Tan Q, Xie S, Zhu X, *et al.* Effect of dietary carbohydrate sources on growth performance and utilization for gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) and Chinese longsnout catfish (*Leiocassis longirostris* Günther)[J]. Aquaculture Nutrition, 2006, 12(1): 61-70.

## Effects of three different carbohydrate sources on growth performance and hepatic glucose metabolism key enzyme activities in large yellow croaker (*Larimichthys crocea*)

YUAN Ye<sup>1</sup>, WANG Mengqiang<sup>1</sup>, MA Hongna<sup>1</sup>, LU You<sup>1</sup>, SUN Peng<sup>1</sup>,  
SHENTU Jikang<sup>2</sup>, JIN Min<sup>1</sup>, ZHOU Qicun<sup>1\*</sup>

(1. Laboratory of Fish Nutrition, School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, China;

2. Ningbo Ocean and Fishery Research Institute, Ningbo 315012, China)

**Abstract:** An 8-week feeding trial and a 24-hour starvation trial were conducted to evaluate the effects of three different carbohydrate sources on growth performance, feed utilization and glucose metabolism key enzyme activities of large yellow croaker. Three isonitrogenous and isoenergetic diets (about 48% crude protein and 12% crude lipid) were formulated to supplement with three different carbohydrate sources, namely glucose, wheat starch and dextrin, respectively. Each diet was randomly assigned to feed three replicate groups of 50 juvenile large yellow croakers with the initial weight of (8.51±0.02) g twice daily to apparent satiation. After the end of the feeding trial, the fish was continuously starved for 24 h and samples were taken at 0, 1, 3, 5, 7, 9, 11, 24 h, respectively. The results indicated that fish fed the diets containing wheat starch and dextrin had significantly higher weight gain rate (WGR) and specific growth rate (SGR) than those fed the diet containing glucose, moreover, feed conversion ratio (FCR) of these two diets was significantly lower than that of diet containing glucose. Fish fed the diet containing dextrin had significantly higher hepatosomatic index (HSI) than those fed the other diets. However, survival rate (SR), viscerosomatic index (VSI) and condition factor (CF) were not significantly affected by three different carbohydrate sources. Serum glucose (GLU) concentration of the diet containing glucose and wheat starch significantly increased after starving 1 h and glucose diet group presented high serum glucose levels which lasted for at least 10 h. However, serum glucose concentration of the diet containing wheat starch significantly decreased to initial level and didn't display high serum glucose level. Serum glucose concentration of the dextrin diet group continuously increased as time went on, peaked at 11 h, and high serum glucose level lasted for at least 4 h. The concentration of serum insulin and hepatic glycogen were significantly affected by diets supplemented with three different carbohydrates. The results indicated that the increasing of glucokinase (GK) can be induced by wheat starch. While serum glucose concentration increased after feeding trial, the activities of gluconeogenic key enzymes such as glucose-6-phosphatase (G6Pase), fructose-1,6-bisphosphatase (FBPase) and phosphoenolpyruvate carboxykinase (PEPCK) didn't decrease. The activities of pyruvate kinase (PK) were significantly influenced by the dietary glucose and wheat starch. The results demonstrated that the ability of utilizing structure-complicated polysaccharide (such as wheat starch and dextrin) was higher than that of utilizing monosaccharide (such as glucose). Not only the serum glucose regulation but also the activities of glycolysis and gluconeogenic key enzymes were affected by different dietary carbohydrate sources.

**Key words:** *Larimichthys crocea*; carbohydrate; growth performance; serum glucose; glucose metabolism key enzymes

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

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (31272670); National Ministry of Science and Technology Spark Major Projects (2014GA701001); Key Research Program of Zhejiang Province of China (2017C02G1460834); Zhejiang Aquaculture Nutrition & Feed Technology Service Team (ZJANFTST 2017-2); Major Agricultural Scientific and Technological Special Project of Ningbo, China (2012C10025); Open Fund of Zhejiang Provincial Top Key Discipline of Aquaculture