

水产经济动物糖营养需求与糖代谢调控机制研究进展

毛天奇, 孙金辉*, 夏苏东, 吕爽, 蒋泽昊

天津农学院, 天津

Email: 614811030@qq.com, *jhsun1008@163.com

收稿日期: 2021年5月15日; 录用日期: 2021年5月29日; 发布日期: 2021年6月11日

摘要

糖类作为机体主要的能源物质, 适宜添加有益于水产动物生长且参与机体免疫调控, 能够通过改变代谢途径进行能量的重新分配, 优化免疫供能。本综述主要就目前国内外关于水产经济动物对糖类的需求量以及糖代谢相关调节方式进行总结回顾, 旨在了解水产动物对糖类的营养需求以及相关代谢调控。

关键词

糖, 糖营养需求, 代谢调控, 水产动物

Research Progress on Carbohydrate Nutrition Demand and Regulation Mechanism of Carbohydrate Metabolism of Aquatic Economic Animals

Tianqi Mao, Jinhui Sun*, Sudong Xia, Shuang Lv, Zehao Jiang

Tianjin Agricultural University, Tianjin

Email: 614811030@qq.com, *jhsun1008@163.com

Received: May 15th, 2021; accepted: May 29th, 2021; published: Jun. 11th, 2021

Abstract

As the main energy substance of the body, carbohydrates are suitable to be added to benefit the

*通讯作者。

文章引用: 毛天奇, 孙金辉, 夏苏东, 吕爽, 蒋泽昊. 水产经济动物糖营养需求与糖代谢调控机制研究进展[J]. 水产研究, 2021, 8(2): 68-75. DOI: 10.12677/ojfr.2021.82008

growth of aquatic animals and participate in the immune regulation of the body. They can redistribute energy by changing the metabolic pathways and optimize immune energy supply. This review mainly summarizes and reviews the current domestic and foreign aquatic animal's demand for sugars and related adjustment methods of carbohydrate metabolism, aiming to understand the nutritional requirements of aquatic animals for carbohydrates and related metabolic regulation.

Keywords

Carbohydrate, Carbohydrate Nutrition Demand, Metabolic Regulation, Aquatic Animals

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 糖在水生生物中的研究进展

糖类是三大主要营养素之一，在生物生命活动中不仅能够提供机体所需营养，还参与了机体免疫功能的调控。饲料糖源和糖水平对水生生物的生长有一定影响，糖类物质在担任生命代谢基础物质的同时也为生物体提供能量，并且能够节约蛋白质[1]。一些来自于动物、植物、微生物的多糖可显著提高水产幼苗的成活率，促进水产动物健康生长并增强抗病能力。而且成本较低，绿色环保，有助于水产养殖业的可持续发展[2]。

1.1. 水产动物对糖的代谢

与哺乳动物相比，鱼类具有“先天性糖尿病体质”：即葡萄糖负载后，鱼类的血糖不能在较短的时间内完全降低至正常的水平，表现为一种持续性的高血糖现象，与哺乳动物 II 型糖尿病的症状相似[3]。有关鱼类葡萄糖的利用能力低下的科学解释主要经历了以下的进程：鱼类缺乏葡萄糖的分解和代谢的途径；鱼类缺乏胰岛素(Insulin, INS)和胰岛素的受体(Insulin receptor, IR)；缺少葡萄糖的转运载体(glucose transporters, GLUTs)；葡萄糖不能有效地诱导鱼类 Brockmann Body (BB, 鱼类中与哺乳动物胰岛相对等的组织)从而分泌胰岛素 INS。

1.2. 水产动物对糖的需求量

糖是水产饲料中较为廉价的能量来源，但糖被不同的水生生物利用能力也存在差异：有研究表明，在投喂大菱鲆时糖类含量 4%效果最好[4]。而对于鲑鳟鱼来说，饲料中糖类适宜需要量不超过 20% [5]。黄颡鱼饲料较适合的粗纤维含量为 1.50%。在罗非鱼饲料中添加 30%~35%糖类营养有最适效果。就食性而言，糖利用能力依次为：草食性鱼类 > 杂食性鱼类 > 肉食性鱼类；虾蟹类对非还原性糖的利用程度高于还原性糖，虾类饲料中糖最适含量通常在 10%~20%，而蟹类通常略高于虾类，最适含量在 20%~30%。过高或过低的糖水平都不利于虾蟹类的生长，甚至造成其死亡。

1.3. 糖节约蛋白质的作用

在鱼类同时摄入蛋白质与糖类的时候，鱼体内储存的氮含量高于单独摄入蛋白质时，因此糖类能够节约蛋白质。这种情况可能是由于在鱼体内神经组织和血细胞首选氧化底物是葡萄糖，且在鱼饲料中的糖可抑制糖异生，减少氨基酸消耗。鲤鱼摄取添加糖的饲料后，糖在作为能源的同时还能抑制氨基酸分

解酶的活性，减少氮的排泄，提高蛋白质的积蓄率。

1.4. 糖对水产动物免疫作用

迄今为止，已证实肽聚糖、免疫多糖、壳多糖类物质对虾类有免疫增强作用[6]。在河蟹方面也有类似的研究结果，崔青曼等[7]研制了在河蟹饲料中添加中草药、多糖复方添加剂。结果显示添加添加剂组免疫功能显著优于对照组；沈锦玉等[8]采用3种不同免疫增强剂多糖、火活细菌苗、壳聚多糖分别注射和添加饲料喂养河蟹，结果显示注射免疫增强剂组蟹的免疫保护率达75%，而口服免疫增强剂组没有显著表现，其具体原因尚需进一步研究。

有研究中指出，壳寡糖能够增强巨噬细胞可诱导性一氧化氮合成酶(iNOS)的活性，并诱导一氧化氮和肿瘤坏死因子- α (TNF- α)的产生。甲壳质脱乙酰化的产物壳聚糖降解后得到壳寡糖，是由2~10个氨基葡萄糖通过 β -1-4糖苷键连接而成的低聚糖，也是天然糖中唯一大量存在的碱性氨基多糖，水溶性好，易被动物体吸收[9]。壳寡糖比几丁质和壳聚糖具有更优越的生物活性。壳聚糖具有抑制消化道内有害菌的作用，调节肠道微生态；也可以通过刺激肠道的生长与发育，调节改善肠道内微生态环境，提高肠道对营养物质的吸收利用，从而使饲料利用率提高，增加碱性磷酸酶(AKP)活性；从而增强水生生物免疫功能。

1.5. 糖对水产动物抗氧化能力的影响

糖类对水产动物也有抗氧化能力。据认为，多糖类物质具有提高动物机体抗氧化酶活性的生理功能，通过清除自由基、抑制脂质过氧化反应等发挥抗氧化作用[10]。 β -葡聚糖作为一种具有广泛免疫活性的多糖类物质，在提高机体抗氧化能力方面表现出可以有效清除体内的自由基，阻止 H_2O_2 和其他活性氧的损害，可以通过提高与免疫相关酶的活性，减少氧化产物对细胞的毒害作用达到保护机体的作用[11]。杨福昌等[12]研究证实，在凡纳滨对虾饲料中添加一定量的 β -葡聚糖能够增强对虾的超氧化歧化酶活性。

1.6. 糖对水产动物抗感染能力

根据研究表明，适宜添加糖类可通过糖吸附在细胞表面，形成一层高分子膜，阻止营养物质向细胞内的运输，从而起到抑菌杀菌的作用；糖也可以通过渗透进入细胞体内，吸附细胞体内带有阴离子的细胞质，发生絮凝作用，扰乱细胞的正常生理活动，提高水生生物的抗感染能力[13]。迟淑艳等[14]在全雄奥尼罗非鱼研究中发现，饲料中添加1.0%~1.5% β -葡聚糖可以提高其抗嗜水气单胞菌感染的能力。陈超然等[15]发现，饲料中添加 β -葡聚糖能够提高经嗜水气单胞菌菌苗注射后异育银鲫的存活率，摄食添加200.0 mg/kg β -葡聚糖饲料28 d后，试验鱼的免疫保护率明显高于对照组，抗感染能力明显增强。

2. 虾蟹类动物糖营养需求研究进展

国内外糖需求研究进展

由表1及表2所示，虾蟹对糖类的消化利用受到不同糖源与不同糖水平的显著影响，且虾类对糖类利用效率与蟹类有一定差异，蟹类对糖类需求量通常在20%~30%，而蟹类对糖需求量略高于虾类，在10%~20%。并且由于环境差异下同一品种的虾类或蟹类对于糖类需求量也可能存在较大差异。

糖类含量在虾蟹体内虽然不多，但也在生命活动中扮演重要角色。壳多糖作为一种糖类物质也参与了虾蟹甲壳类外骨骼的构成。水生生物生命活动所需能量由糖类物质氧化分解而得到。研究显示，在饲料中添加多糖可提高水生生物对弧菌病的抗性[16][17]，并且使得血清中免疫因子的活性得以提高。有研究表明，在饲料中添加多糖能提高中华绒螯蟹抗氧化能力，且饲料中添加竹笋多糖可提高中华绒螯蟹非特异性免疫[18][19]。赵红霞等探究凡纳滨对虾与 β -葡聚糖的关系，结果显示，对虾的生长指标呈现出先上升后下降的情况，认为 β -葡聚糖能够改善消化酶的活性，通过促进营养代谢从而提高对虾生长性能。刘立鹤研究

表明,在不同配方下添加适量 β -葡聚糖能够提高凡纳滨对虾的生长性能。然而在蟹类中还没有确凿结论,所以在蟹类中添加 β -葡聚糖还需考虑蟹的种类、环境以及生长阶段等因素,这方面的理论还需丰富。

Table 1. Demand for shrimp and crab candy at home and abroad

表 1. 国内外虾蟹糖需求

实验目标 Experiment goal	初始重量 Initial weight	结果 Results	糖源种类 Sugar source type	适宜添加量 Suitable amount	文献参考 Literature reference
中华绒螯蟹 <i>Eriocheir sinensis</i>	(0.31 ± 0.01) g	添加 20%糖类含量适宜,且玉米淀粉组效果高于其他组	玉米淀粉	20%左右	江星等
中华绒螯蟹 <i>Eriocheir sinensis</i>	(6.2 ± 0.1) g	添加 25.6%玉米淀粉含量有最大特定生长率	玉米淀粉	25.6%	王耀华等
拟穴青蟹 <i>Scylla paramamosian</i>	(38.11 ± 0.55) g	添加 30%左右玉米淀粉时有最好的生长指标	玉米淀粉	30%左右	董兰芳等
拟穴青蟹 <i>Scylla paramamosian</i>	(41.4 ± 0.3) g	添加 19.50%左右玉米淀粉时为最适添加量	玉米淀粉	19.50%	董兰芳等
凡纳滨对虾 <i>Litopenaeus vannamei</i>	(1.10 ± 0.02) g	添加玉米淀粉且含量为 20%时生长效率最佳	玉米淀粉	20%	郭冉等
斑节对虾 <i>Penaeus monodon</i>	0.62 g	投喂海藻糖且含量为 10%时生长效率最佳	海藻糖	10%	Alava 等
斑节对虾 <i>Penaeus monodon</i>	1.76 g	蔗糖水平为 10%时存活率最高	蔗糖	10%	Piedad-Pascual 等
凡纳滨对虾 <i>Litopenaeus vannamei</i>	(8.6 ± 0.5) g	添加玉米淀粉且含量为 20%时生长效率最佳	玉米淀粉	20%	Wang 等

Table 2. Demand of shrimp and crab for different sugar sources at home and abroad

表 2. 国内外虾蟹对于不同糖源需求

实验目标 Experiment goal	初始重量 Initial weight	结果 Results	糖源种类 Sugar source type	适宜添加量 Suitable amount
凡纳滨对虾 <i>Litopenaeus vannamei</i>	0.14 g	淀粉组的生长指标最好	淀粉	王美雪等
南美白对虾 <i>Penaeus duorarum</i>	0.78 g	蔗糖组的特定生长率和增重率最高	蔗糖	郭冉等
青蟹 <i>Scylla serrata</i>	0.89 g	添加玉米淀粉且含量在 30%时生长指标最好	玉米淀粉	Truong 等
中华绒螯蟹 <i>Eriocheir sinensis</i>	0.31 g	添加玉米淀粉且含量为 20%时候效果最好	玉米淀粉	江星等
凡纳滨对虾 <i>Litopenaeus vannamei</i>	0.38 g	蔗糖组和玉米组随着投喂频率呈正相关,两组间无显著性差异	蔗糖和玉米淀粉	杨品贤等
桃红对虾 <i>Penaeus monodon</i>	3.35 g	玉米淀粉组存活率最高	玉米淀粉	Sick 等
南美白对虾 <i>Litopenaeus vannamei</i>	0.38 g	投喂蔗糖和玉米淀粉随着投喂频率生长效果呈正相关,两组间无显著性差异	蔗糖和玉米淀粉	杨品贤等
南美白对虾 <i>Penaeus vannamei</i>	0.7 g	小麦淀粉组的特定生长率最高,增重率最高	小麦淀粉	Cruz-Suarez 等

3. 糖代谢

糖代谢主要涉及糖酵解、糖异生、三羧酸循环、磷酸戊糖途径、糖原合成和降解等过程。糖类作为

机体主要的能源物质，在机体免疫调控过程中，能够通过改变代谢途径进行能量的重新分配，优化免疫供能。在脊椎动物中的研究发现多种糖代谢激素既能调控葡萄糖代谢，又能作为免疫调节分子，直接参与免疫效应的调节，发挥了平衡机体内稳态的作用。

3.1. 糖代谢途径

糖类物质被鱼类摄入后经消化道内淀粉酶、麦芽糖酶等逐步分解成单糖。单糖被吸收后在鱼体内被分解消化进入血液而成为血糖，其中一部分血糖进入细胞被氧化分解并释放能量，而另一部分血糖进入肝脏和肌肉组织转为糖原储存，还有一部分血糖被用于合成脂肪、氨基酸等，以及参与鱼体内其他生理活性物质的合成[20]。

3.2. 糖代谢关键酶

己糖激酶(HK)是糖酵解途径的起始酶，也是第一个限速酶，催化葡萄糖磷酸化形成葡萄糖-6-磷酸。Printz 等报道，动物体内 HK 有 4 种同工酶，其中 HK I、HK II 和 HK III 相似性较大，作用底物为己糖，对葡萄糖亲和力较高，其活性受到高浓度葡萄糖-6-磷酸的抑制。HK IV 与其他三种同工酶差异较大，对葡萄糖亲和力低，且葡萄糖-6-磷酸对其没有抑制作用，特异性底物为葡萄糖，又被称作葡萄糖激酶(GK)。可以简单理解为在葡萄糖浓度较低的时候，HK I、HK II 和 HK III 发挥作用，当葡萄糖浓度升高时，葡萄糖激酶便发挥作用，参与酶促反应。糖酵解也是糖代谢的主要途径之一，丙酮酸激酶(PK)是催化糖酵解的最后一步的关键酶，其催化磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)转变为丙酮酸，磷酸烯醇式丙酮酸的高能磷酸键在催化下转移给 ADP 生成 ATP。在动物中，PK 有 2 种结构基因 l 和 m，共可编码产生 4 种同工酶，即 L、R、M1 和 M2 型 PK。

3.3. 糖代谢调节

研究表明，鱼类糖代谢功能障碍可能是由其胰岛 β 细胞功能受损、胰岛素与其受体亲和力低下以及组织胰岛素敏感性低下等因素综合所致。在哺乳动物中，胰岛素/胰高血糖素是一对拮抗调节血糖变化的激素，可进行降血糖或升血糖调节。目前研究证实，肉食性鱼类中也存在胰岛素/胰高血糖素拮抗调节机制。此外，一些脑肠肽、神经肽等激素或内分泌因子，如 ghrelin、胆囊收缩素(cholecystokinin, CCK)、NPY、生长抑素(somatostatin, SS)等在鱼类中可能通过调节胰岛素/胰高血糖素促使血糖下调或上调。leptin、ghrelin、CCK、NPY 等对中枢葡萄糖感应器也有调节作用。

3.4. 盐度对糖代谢的影响

对虾在摄食大量的糖源后，并不能很迅速地就将所有的糖都代谢利用掉，而是将其以肝糖原、肌糖原的方式贮存起来。李雪鹤等[21]实验中发现葡萄糖组、蔗糖组和淀粉组的肝胰脏 SDH 活性均表现为 30‰ 盐度远高于 12‰ 盐度。原因可能是 OGDC 作为 TCA 循环的关键酶，葡萄糖组、蔗糖组和淀粉组均表现为 12‰ 盐度显著高于 30‰ 盐度，说明 12‰ 盐度下对虾充分利用脂肪和糖供能，表现出良好的蛋白质节约作用，对虾生长速度加快；且 PFK 作为糖酵解的关键酶，葡萄糖组、蔗糖组和淀粉组均表现为 12‰ 盐度显著高于 30‰ 盐度，说明 12‰ 盐度下糖代谢速度远高于 30‰ 盐度。王晓丹等[22]研究发现，在低盐环境下，对虾肌肉中所需的糖大都来自于蛋白质，这也是低盐环境下对虾生长缓慢的一个重要原因且低盐环境下，饲料中的葡萄糖可为对虾的生长和渗透压调节供能，喂养葡萄糖饲料的对虾生长和存活情况都是最好的，这可能是由于较高的葡萄糖转运蛋白活力，使得对虾可更好地利用饲料中的葡萄糖。

在肌肉中，PK 和 PEPCK 基因在低盐度组的表达要高于高盐度组，与糖水平无关。由于在低盐环境

下,对虾需要更多的能量并且糖可以满足机体的高能需求,所以在低盐度下,对虾肌肉中的糖酵解和糖异生活动更活跃。低盐组中 GLUT1、CHH 和 IGFBP 的表达同对照组的表达并无明显差异,说明在此饲料糖水平下,对虾在低盐胁迫或正常情况下,体内的糖代谢调节活动并无明显差别。因为肌肉中参与糖代谢的酶是有限的,所以即使饲料糖水平较高,对虾却无法利用多余的糖。

3.5. 温度对糖代谢的影响

作为重要的糖酵解调控酶,稳定的 PK 活性对于维持能量流动至关重要,有利于鱼类适应多样的温度环境[23]。PK 空间构象的稳定与温度有关,因此温度的波动可能会导致 PK 活性的改变[24]。已有研究发现温度会改变鱼类的代谢途径,低温下糖酵解速率下降,磷酸戊糖途径变得更为重要[25]。因此低温驯化可能会导致 PK 活性上升。在何伟等[26]实验中大多数鱼类的 CS 活性随驯化温度的升高而降低[6][27],这被认为是鱼类在低温环境中通过提高代谢能力来弥补低温对代谢率的不利影响[28][29],从而产生的适应性反应。研究者发现在若相关代谢途径中,其中一种代谢途径的下调则会导致另一种代谢途径参与程度提高,这利于鱼类充分调动一种或几种酶的最大活性来满足代谢冷适应(Metabolic cold adaption, MCA) [30]。低温会导致虹鳟和鲤线粒体酶(CS)活性升高,糖酵解酶(LDH 和 PK)活性不变或较小程度的下降,从而对糖代谢产生影响。

3.6. 糖对胰岛素的影响

糖类、脂类和蛋白质是鱼类饲料中的主要供能物质,这些营养成分也对糖代谢具有重要调节作用。葡萄糖稳态调节依赖于参与糖酵解,糖质新生,糖原合成与分解,脂肪生成等相关关键酶的表达调控及活性调节。在糖代谢中,胰岛素促进糖酵解、糖原合成及脂肪合成,并且抑制糖异生,从而降低血糖水平,调节动物机体的营养生理反应。刘含亮等[31]实验中发现吉富罗非鱼注射葡萄糖后,血浆和肌肉内的胰岛素在 3 h 时达到最高水平($P < 0.05$),说明鱼类胰岛素分泌延迟于鱼对糖类的吸收速度,使吸收的葡萄糖不能被很好地利用。且有研究者认为出现在血浆中的这种延迟,可能源于在摄食后的前段时间生长激素抑制素的分泌抑制了胰岛素的分泌,从而引起了鱼类持续的高血糖和肝糖原,进一步加重了葡萄糖的代谢负担。

4. 小结

糖类物质是生命活动所需营养物质,在水生生物体内能够增强免疫能力,且对水生生物生长性能也有一定的影响效果,在饲料中适宜添加可以节约蛋白质,调节水质,保护环境。由于水生生物中糖需求量以及在糖代谢途径与信号通路的研究较为匮乏,今后还需要更多地关注这方面的研究,为更好的利用糖与饲料的配合饲料提供理论基础。

参考文献

- [1] 蔡春芳,王永玲,陈立侨,杨彩根,叶元土. 饲料糖种类和水平对青鱼、鲫生长和体成分的影响[J]. 中国水产科学, 2006, 13(3): 452-459.
- [2] 谭崇桂. 几种添加剂对凡纳滨对虾生长、血清非特异性免疫及抗病力的影响[D]: [硕士学位论文]. 上海: 上海海洋大学, 2012.
- [3] 冯婧昀. 饲料糖氮比例对吉富罗非鱼生长、体组成、外周组织糖代谢和糖耐受的影响[D]: [硕士学位论文]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [4] 申建飞. 饲料中添加糖酶对不同食性鱼类生长、糖代谢及 GLUT2 基因表达的影响[D]: [硕士学位论文]. 湛江: 广东海洋大学, 2020.
- [5] 杨清华,赵福利,何贤臣. 鲢鳙鱼类对蛋白质、脂肪和碳水化合物的营养需求虹鳟[J]. 黑龙江水产, 2006(2):

- 32-38.
- [6] 江星. 中华绒螯蟹饲料中适宜糖源、蛋白能量比及其原料消化利用率的研究[D]: [硕士学位论文]. 上海: 华东师范大学, 2013.
- [7] 崔青曼, 张耀红, 袁春营. 中草药、多糖复方添加剂提高河蟹机体免疫力的研究[J]. 水利渔业, 2001, 21(4): 40-41.
- [8] 沈锦玉, 张志育, 钱冬, 刘问, 尹文林. 中华鳖对温和气单胞菌体液免疫应答规律的研究[J]. 水生生物学报, 2003, 27(1): 27-30.
- [9] 叶小飞, 张石蕊, 李霞, 刘耕. 壳寡糖的免疫调节作用及机理研究进展[J]. 饲料博览, 2014(7): 34-37.
- [10] 李永娟, 曹俊明, 赵红霞, 黄燕华, 王国霞, 吴春玉, 等. β -葡聚糖在水产动物营养生理中的作用研究进展[J]. 广东农业科学, 2014, 41(21): 128-134, 143.
- [11] 曹俊明, 赵红霞, 黄燕华, 王国霞, 胡俊茹, 陈冰, 等. β -葡聚糖及其在水生动物中的应用研究[J]. 饲料工业, 2013, 34(18): 1-6.
- [12] 杨福刚, 周洪琪, 黄旭雄. 不同 β -葡聚糖对凡纳滨对虾稚虾生长及非特异免疫功能的影响[J]. 上海水产大学学报, 2005, 14(3): 263-269.
- [13] 黄盛东. 壳聚糖抗菌性能及在罗非鱼片保鲜中的应用研究[D]: [硕士学位论文]. 湛江: 广东海洋大学, 2015.
- [14] 迟淑艳, 周歧存, 董晓慧. β -葡聚糖对奥尼罗非鱼生长性能及抗嗜水气单胞菌感染的影响[J]. 中国水产科学, 2006, 13(5): 767-774.
- [15] 陈超然, 陈萱, 陈昌福, 姚娟, 梁运祥. 酵母 β -葡聚糖对受免不育银鲫免疫应答的增强作用[J]. 华中农业大学学报, 2003, 22(4): 380-384.
- [16] Sung, H.H., Kou, G.H. and Song, Y.L. (1994) Vibriosis Resistance Induced by Glucan Treatment in Tiger Shrimp (*Penaeus monodon*). *Fish Pathology*, **29**, 11-17. <https://doi.org/10.3147/jsfp.29.11>
- [17] 徐贵珠. 壳寡糖和茶多糖对中华绒螯蟹生长性能、免疫和抗氧化能力的影响[D]: [硕士学位论文]. 雅安: 四川农业大学, 2014.
- [18] 俞泉宇, 李义, 何沅滨, 王玉芬. 竹笋多糖对中华绒螯蟹血清中非特异性免疫因子的影响[J]. 饲料研究, 2013(3): 63-65, 79.
- [19] 王琳. 虾蟹类甲壳动物糖代谢激素的免疫调控作用[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2017.
- [20] 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.
- [21] 李雪鹤, 郭冉, 贾高旺, 张宇, 夏辉, 王小明, 等. 2 种盐度和 3 种糖源对凡纳滨对虾生长和糖代谢的影响[J]. 动物营养学报, 2019, 31(9): 4387-4395.
- [22] 王晓丹. 凡纳滨对虾适应低盐度胁迫的糖营养和糖代谢研究[D]: [博士学位论文]. 上海: 华东师范大学, 2017.
- [23] 马红娜, 周飘苹, 陆游, 袁野, 侯迎梅, 孙蓬, 等. 不同脂肪和葡萄糖水平对大黄鱼生长性能、肝脏糖酵解和糖异生关键酶活性的影响[J]. 动物营养学报, 2016, 28(10): 3110-3122.
- [24] Sullivan, K.M. and Somero, G.N. (1980) Enzyme Activities of Fish Skeletal Muscle and Brain as Influenced by Depth of Occurrence and Habits of Feeding and Locomotion. *Marine Biology*, **60**, 91-99. <https://doi.org/10.1007/BF00389152>
- [25] Lockwood, B.L. and Somero, G.N. (2012) Functional Determinants of Temperature Adaptation in Enzymes of Cold-versus Warm-Adapted Mussels (Genus *Mytilus*). *Molecular Biology and Evolution*, **29**, 3061-3070. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss111>
- [26] 何伟, 陈波见, 曹振东, 付世建. 温度驯化对五种鲤科鱼类糖代谢酶活性的影响[J]. 水生生物学报, 2015, 39(1): 203-208.
- [27] Fudge, D.S., Stevens, E.D. and Ballantyne, J.S. (1997) Enzyme Adaptation along a Heterothermic Tissue: The Visceral Retia mirabilia of the Bluefin tuna. *American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, **272**, R1834-R1840. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1997.272.6.R1834>
- [28] Cordiner, S. and Egginton, S. (1997) Effects of Seasonal Temperature Acclimatization on Muscle Metabolism in Rainbow Trout, on *Corhynchus mykiss*. *Fish Physiology and Biochemistry*, **16**, 333-343. <https://doi.org/10.1023/A:1007732003452>
- [29] Lucassen, M., Koschnick, N., Eckerle, L.G. and Pörtner, H.-O. (2006) Mitochondrial Mechanisms of Cold Adaptation in Cod (*Gadus morhua* L.) Populations from Different Climatic Zones. *Journal of Experimental Biology*, **209**, 2462-2471. <https://doi.org/10.1242/jeb.02268>
- [30] Donelson, J.M., Munday, P.L., McCormick, M. and Nilsson, G.E. (2011) Acclimation to Predicted Ocean Warming through Developmental Plasticity in a Tropical Reef Fish. *Global Change Biology*, **17**, 1712-1719.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02339.x>

- [31] 刘含亮, 孙敏敏, 王红卫, 付佩胜, 周庆杰, 万文菊, 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.