

综 述

鱼类对糖利用的研究进展

ADVANCES IN THE STUDY OF UTILIZATION OF CARBOHYDRATE BY FISH

蔡春芳

Cai Chun-fang

(上海水产大学, 200090)

(Shanghai Fisheries University, 200090)

关键词 鱼类, 糖, 利用

KEYWORDS fish, carbohydrate, utilization

糖作为提供能量的最廉价的营养物质,在鱼饲料中添加适量水平能起到节约成本,减少饲料蛋白质作为能源被消耗的作用[Bergot, 1979; Pieper 和 pfeffer, 1980;王道尊等,1984],但鱼类是先天性的糖尿病患者[Wilson 和 Poe,1987],对糖的利用能力较低,饲料中糖水平超过一定限度会引发抗病力低、生长缓慢、死亡率高等症状[Furuichi 和 Yone, 1980; Dixon 和 Hilton, 1981]。因此,不少学者研究了鱼类对糖的利用性及其代谢机制。现就国内外关于鱼类对糖利用的研究进展作一综述。

1 鱼类对糖的利用能力

1.1 不同鱼类对糖的利用能力

为研究不同鱼类对糖利用的差异,Furuichi 和 Yone[1980]用分别含0%、10%、20%、30%、40%糊精的饲料喂鲤、真鲷、鲷,30天后发现,当饲料糊精水平分别为30%和20%时,相应地真鲷、鲷的生长受抑制,而鲤在饲料糊精达40%时生长才受影响。可见鲷鱼对糊精利用能力差,其次是真鲷,而鲤利用糊精的能力相对较强。在利用糖作能源时,幼红拟石首鱼对其利用能力较温水性鱼类如鲈、鲤等差[Ellis 和 Reigh, 1991],鳗鲡利用糖的能力比虹鳟强[Garcia-Gallego 和 Bazoco, 1994]。

尽管不同鱼类利用糖的能力不同,同种鱼不同品种对糖的利用能力无显著差异。用相同饲料喂不同品种的虹鳟,虽然品种间生长速度差异显著,但饲料糖水平和品种的相关性不显著

[Edward 等,1977;Refstis 和 Austreng,1981],这意味着要选择利用糖能力强的品种是不现实的。

总体上说,淡水鱼类、温水性鱼类较海水鱼类、冷水性鱼类利用糖的能力强,草食性、杂食性鱼类对糖的利用能力比肉食性鱼类强。

1.2 鱼类对不同类型糖的利用

Hung 和 Fynn-Aikins[1993]报告当饲料中含27.2%不同类型的糖时,幼白鲟对其利用能力依次为葡萄糖>麦芽糖>蔗糖=糊精=玉米淀粉>半乳糖=果糖=纤维素,即糖分子越小,幼白鲟对其利用力越强。大鳞大麻哈鱼[Buhler 和 Halver,1961]和虹鳟[Bergot, 1979]对糖的利用力也随糖的分子量增加而下降。然而,用分别含 α -淀粉、糊精、葡萄糖的饲料喂养真鲷,其生长速度和饲料效率无显著差异[Furuichi 和 Yone, 1982a],而用这三种类型的糖作鲤鱼[Furuichi 和 Yone,1982a]和罗非鱼[Shiau 和 Perg, 1993]的饲料糖源时,其生长速度和饲料效率从 α -淀粉、糊精、葡萄糖依次下降。斑点叉尾鲟对大分子糖的利用力也比小分子糖强[Wilson和 Poe, 1987]。Anderson 等[1984]发现,当葡萄糖、糊精、 α -淀粉在饲料中含量分别为10%、25%、40%时,罗非鱼生长随饲料糖含量增加而加快;在10%水平,葡萄糖组节约蛋白质的效果好,但在40%水平,葡萄糖组节约蛋白质的效果差,也就是说,饲料糖含量低时,罗非鱼对小分子糖利用力较强,饲料糖含量高时,罗非鱼利用大分子糖效果好。但这一结论是否具有普遍意义有待进一步研究。总之,鱼类对不同类型糖利用能力不同,冷水性鱼类能相对有效地利用小分子糖类,温水性鱼类利用大分子糖类能力较强。

1.3 纤维素对鱼类糖利用的影响

纤维素作为一种难于消化吸收的糖反过来又影响着鱼对糖的利用。纤维素曾被认为能降低吸收速率,延缓胃排空时间。Morita 等[1982]用糊精作糖的来源,在饲料中分别添加10%、20%、30%,然后向每种饲料中分别添加0%、3%、6%、9%、12%的 CMC(羧甲基纤维素),结果发现随着 CMC 添加量的增加,鱼类对糊精的利用性也随之提高,Morita 认为正是由于 CMC 添加后降低了鱼体中糊精的吸收速率才提高了其利用性。但 Shiau 等[1988]的实验结果与之正相反。他们向罗非鱼的基础饲料中(分别含糊精56%、49%)分别添加2%、6%、10%、14%的 CMC,发现鱼体增重随饲料中 CMC 含量增加而减少。此外,Shiau 等[1988]还发现 CMC 并不延缓胃排空时间。关于纤维素是否能改善鱼对糖的利用性,Shiau 等[1989]还进一步研究了五种不同纤维素(CMC, Cellulose, Agar, Carrageenan, Guaraum)对罗非鱼血糖水平的影响,发现不管何种纤维素均使血糖水平低于对照组,但从增重率和饲料转换效率看,罗非鱼对糖的利用并未得到改善。总之,纤维素在影响鱼对糖利用方面的作用是个有争议的问题,在鼠类发现饲料纤维素会结合营养物质,包括蛋白质[Shah 等,1982]、矿物盐[Ward 和 Reichert, 1986],从而减少营养物质的吸收利用,但在鱼类是否如此还有待进一步研究。

1.4 饲料糖的适宜水平

鱼类对糖的利用能力较陆上动物差得多,但鱼类仍具有一定的利用糖的能力。王道尊等[1984]对青鱼的研究结果显示,当饲料蛋白质在21.15%—41.3%范围内,糖含量在10.17%—36.83%范围内时,各组青鱼增重无显著差异。Fynn-Aikins 和 Hung[1993]用含高水平D-葡萄糖的饲料喂白鲟发现,35%的D-葡萄糖并不对其肝功能及增重产生不利影响。但是饲料糖超过一定限度时,就会产生肝肿大、肝糖和肝脂蓄积增加、生长速度减缓、死亡率高等症状[王道尊等, 1984; Bergot, 1979; Dixon 和 Hilton, 1981]。

但从经济效益考虑,总希望鱼类能利用尽量多的糖。关于养殖鱼类饲料中适宜的糖水平的部分研究成果见表1。

表1 几种鱼饲料中可消化糖的适宜量或推荐量

Tab. 1 Optimum or recommended dietary level of digestible carbohydrate for various fishes

鱼类名称	饲料中糖的适宜量 或推荐量	文献或来源	鱼类名称	饲料中类的适宜量 或推荐量	文献或来源
鲟	≤10%	Wilson[1994]	青鱼	20%	王道尊[1995]
虹鳟	≤20%	Wilson[1994]	鲮	24—26%	王道尊[1995]
团头鲂	25—28%	王道尊[1995]	斑点叉尾鲷	25—30%	Wilson[1994]
鳊	≤20%	Wilson[1994]	仔鳊	18.3%	王道尊[1995]
草鱼	36.5—42.5%	王道尊[1995]	鳊种	22.3%	王道尊[1995]
鲤	40%	王道尊[1995]	成鳊	27.3%	王道尊[1995]
罗非鱼	≤40%	Wilson[1994]	遮目鱼	35—45%	Wilson[1994]
条纹鲈和杂交条纹鲈	25—30%	Wilson[1994]			

2 糖的代谢机制

2.1 胰岛素

胰岛素是B细胞分泌的一种激素。在哺乳类,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,诱导葡萄糖激酶、磷酸果糖激酶、丙酮酸激酶以及促进糖的氧化,抑制丙酮酸羧化酶和果糖-1,6-二磷酸酶,从而抑制糖异生。鱼的胰岛素及哺乳类在结构和功能上存在差异[Conlon等,1991;Li Zhi-wei等,1991],鱼的胰岛素分泌细胞的分布因鱼而异,一般散布在腹腔,沿外分泌胰腺成小块状分布。

将鳊、鲮、欧州黄盖鲮捕获后暂养两周,其间时断时续投饲,鳊、鲮、白斑狗鱼捕获后暂养三天,然后用放射免疫法测这六种鱼的血浆胰岛素水平,Thorpe和Ince[1976]发现尽管各种鱼胰岛素水平相差较大,但除白斑狗鱼外,都高于人的血浆胰岛素水平。测定处于连续摄食7天和14天后及禁食7天后的虹鳟和鳊鱼的血浆胰岛素水平,发现摄食后比禁食时高数倍。在人类,胰岛素释放主要根据血糖浓度,进食高糖食物后,血糖浓度高于80—90 mg/dl,这时血浆胰岛素含量增加3—4倍,较鱼低得多。由此可见,鱼类对糖利用的限制性可能不是胰岛素分泌绝对量不足,可能是胰岛素分泌速度跟不上饲料糖的吸收速度,使吸收的葡萄糖不能被很好地利用,Furuichi和Yone[1982a]指出鱼对糖的利用与摄食后2小时内的吸收百分比有关,这时血浆胰岛素水平达最高,在胰岛素分泌达高峰后,鱼能很好地利用饲料糖。

鱼类胰岛素分泌对葡萄糖浓度的敏感性较低[Hertz等,1989]。Mazur[1992]用大鳞大麻哈鱼鱼种进行葡萄糖耐量试验发现葡萄糖耐量曲线与血浆胰岛素水平相关不显著;Thorpe和Ince[1976]也发现在摄食和禁食状态下鳊和虹鳟血糖浓度和胰岛素水平无显著相关;Hilton和Atkinson[1982]报告喂虹鳟以高糖饲料数月,B细胞的数量、大小都未受影响。虽然胰岛素分泌对葡萄糖敏感性低,然而抽去葡萄糖导致斑点叉尾鲷胰岛素生物合成速率降低,说明葡萄

糖的作用是保持胰岛素基本生物合成速度。葡萄糖刺激鱼类胰岛素分泌和生物合成的浓度为2—40mg/dl, 低于老鼠的刺激阈值(55mg/dl), [Christiansen 和 Klungsoyr, 1987]。

在氨基酸存在时, 葡萄糖对胰岛素分泌的刺激作用得到加强[Thorpe 和 Ince, 1974; Hemre 等, 1993]。在摄食和禁食状态下鳟鱼和虹鳟的血浆氨基酸和胰岛素水平相关性显著[Thorpe 和 Ince, 1976]。也有报导称氨基酸对胰岛素分泌的刺激作用较葡萄糖强[Ince 和 Thorpe, 1977; Hertz 等, 1989]。因此, 鱼的胰岛素分泌可能受氨基酸和葡萄糖的双重调节[Mommsen 和 Plisetkaya, 1991]。

鱼类胰岛素受体数量较陆上动物少得多[Gutierrez 等, 1991; Mommsen 和 Plisttkaya, 1991]。Ablett 等[1983]从喂不同饲料的虹鳟的肝和肌肉细胞分离质膜, 测量标记的胰岛素与胰岛素受体的结合, 发现高糖导致肝细胞膜受体增加。胰岛素受体数量不足也可能是鱼对糖低利用性的原因之一。

硬骨鱼类被认为有两种生长激素抑制素。Eilertson 和 Sheridan[1993] 发现对虹鳟静脉注射生长激素抑制素-14和抑制素-25, 均导致胰岛素水平降低。Ronner 和 Rcarpa[1994]用大麻哈鱼脾脏 brockmann 体离体灌注葡萄糖, 测定各浓度葡萄糖灌注水平时胰岛素和生长激素抑制素浓度, 发现在9mM 葡萄糖浓度时胰岛素释放达半大值[half-maximal], 而生长激素抑制素分泌在5mM 葡萄糖浓度时即达半大值。可见分泌抑制素的胰岛 D-细胞对葡萄糖敏感性较胰岛素分泌细胞强[Ronner 和 Scarpa, 1984, 1987]。这种生长激素抑制素对葡萄糖的高敏感性可能也会限制鱼对糖的利用, 但 Furuichi 和 Yone[1982b]对鱼类进行外源胰岛素敏感性试验表明, 这种抑制作用是有限的。

胰岛素前体在向胰岛素转变过程中具有特别的温度敏感性, 在低温时这种转变很弱[Huth 和 Rapoport, 1982], 这与在低温时虹鳟摄入高糖饲料较在高温时易死亡[Hilton, 1982]及冷水性鱼较温水性鱼利用糖的能力差是否存在联系。

总之, 对鱼类胰岛素的结构、分泌规律、作用机制, 尤其是鱼类高胰岛素水平与低糖利用能力之间的矛盾都还有待进一步探明。

2.2 糖代谢酶

关于鱼类糖代谢酶研究的报导较多。糖酵解、糖异生、三羧酸循环、磷酸戊糖途径, 糖原合成和降解的许多酶类都有所涉及。

己糖激酶是糖酵解途径的最起始酶。哺乳类己糖激酶有包括葡萄糖激酶的四种同工酶, 除葡萄糖激酶, 其它三种同工酶同底物亲和力强, 受葡糖-6-磷酸抑制, 而葡萄糖激酶却不受葡糖-6-磷酸抑制, 当血液葡萄糖浓度升高时, 葡萄糖激酶催化葡萄糖不断生成葡糖-6-磷酸, 使葡萄糖变成葡糖-6-磷酸后得以合成糖原, 或继续酵解, 或进入磷酸戊糖途径。但在鱼类肝脏中未发现类似于哺乳类葡萄糖激酶的酶[Nagayama 和 Ohshima, 1974]。Cowey 等[1977]也报告在鱼体内未检测到葡萄糖激酶。

Furuichi 和 Yone[1982c]报告, 鱼在服用葡萄糖后己糖激酶活性升高, 但以后有人报告不管是改变喂食节律或是饲料组成, 己糖激酶活性都不变[Shiau 和 Chen, 1993], 活性也较其它动物低[Nagayama 等, 1973]。因此在鱼类, 也可能由于缺乏葡萄糖激酶和低的己糖激酶活性, 使鱼不能有效地利用糖。

除己糖激酶, 哺乳类糖酵解另两个关键酶为磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶。鱼类的磷酸果糖激酶的活性随血糖含量升高而加强[Shiau 和 Chen, 1993; Shiau 和 Liang, 1995], 丙酮酸激酶

M型同工酶在哺乳类是非调节性酶,但鱼肌肉的丙酮酸激酶是调节性酶[鸿巢章二等,1994汉译本]。

适宜糖水平越高的鱼,即草食性越强的鱼,其糖酵解酶活性越强,而糖异生酶活性越低。葡萄糖负荷后,糖酵解和糖异生的酶活性都提高,但胰岛素-葡萄糖负荷后,糖酵解酶活性被促进上升,而糖异生酶活性被抑制[米康夫,1985]。戊糖磷酸途径曾被认为在糖代谢中作用较小,但最近的研究表明,戊糖磷酸途径可能是鱼类降解葡糖的主要途径[Christiansen 和 Klungsoyr, 1987]。增加饲料糖含量或提高鱼的摄食频率会使葡萄糖-6-磷酸脱氢酶及6-磷酸葡糖酸脱氢酶活性增强,体脂含量升高[Shiau 和 Lin, 1993; Shimeno 和 Shikata, 1993]。Likimani 和 Wilson[1982]还发现喂高糖饲料的鱼肝脂肪合成酶活性增强。这可能因为戊糖磷酸途径能产生还原型辅酶Ⅰ,而还原型辅酶Ⅰ又参与了脂肪酸合成。所以鱼类对高糖饲料利用能力之差异可能与脂肪酸合成酶活性大小有关。6-磷酸葡糖酸脱氢酶还能直接磷酸化葡萄糖成6-磷酸葡糖酸[Walton 和 Cowey 1982],这可能意味着戊糖磷酸途径可以减少葡糖对经己糖激酶转化成葡萄糖-6-磷酸这一反应的依赖。

三羧酸循环将糖质彻底氧化成二氧化碳和水。在鲤科的鲮、鲤及金鱼中,三羧酸循环的有关酶类在肝脏活性较高,但较哺乳类为低[鸿巢章二等,1994年汉译本],其中只有异柠檬酸脱氢酶具有与哺乳类不同的性质,在虹鳟肝脏中只发现 NADP 依存性异柠檬酸脱氢酶,并主要存在于胞质中[Christiansen 和 Klungsoyr, 1987],该酶活性随摄食饲料糖增加而提高[Likimani 和 Wilson, 1982]。

Cowey 等[1997]发现糖原异生的三个关键酶(D-果糖磷酸酶 FDP,丙酮酸羧化酶 PC,磷酸烯醇丙酮酸羧激酶 PEPCK)在虹鳟的许多组织中都存在,以肝及肾中活性较高。糖原异生酶活性变化在长久禁食后才出现。Morata 等[1982a]发现虹鳟在禁食2个月后 FDP 和 PEPCK 才发生变化, Moon 和 Johnston[1980]发现在鲮鱼禁食4个月后 PEPCK 活性显著升高,而 PC 和 FDP 活性不变。糖原异生受饲料组成及鱼体营养状态的影响,高蛋白饲料比高糖饲料更能促进糖原异生酶活性的提高[Christiansen 和 Klungsoyr, 1987]。

糖原磷酸化酶催化糖原裂解反应。Morata 等[1982b]报告在虹鳟肝脏只存在活性糖原磷酸化酶。淀粉酶也催化糖原降解,在金鱼肝脏中其对糖原降解能力只有磷酸化酶一半左右[Christiansen 和 Klungsoyr, 1987]。

3 结语

鱼类对糖的利用能力较陆上动物差得多,相对地,淡水鱼类、温水性鱼类利用糖的能力较海水鱼类、冷水性鱼类强,草食性、杂食性鱼类利用糖能力比肉食性鱼类强;鱼类对不同糖类利用能力也有差异,一般而言,冷水性鱼类能相对有效地利用小分子糖类,温水性鱼类利用寡糖和多糖的能力强;纤维素影响鱼对糖的利用;不同鱼对饲料糖水平有一定要求,饲料糖过量会引发各种不良症状。鱼类胰岛素水平与血糖相关不显著,但与血浆氨基酸水平有一定相关性。鱼类对糖利用的限制性因素可能在于以下几方面:①鱼体内胰岛素分泌速度过缓,使其对饲料糖的吸收速度配合不佳。②胰岛素受体少,影响胰岛素降血糖作用。③生长激素抑制素分泌细胞对血糖敏感性高,从而一定程度地抑制胰岛素分泌。④己糖激酶活性低而葡糖激酶缺乏。

上海水产大学科学基金资助项目。

本文工作主要于1996年1—4月进行,作者系渔业学院97届研究生,本文在撰写过程中得到了王道尊教授的大力帮助,在此表示衷心感谢!

参 考 文 献

- [1] 王道尊,1995.鱼用配合饲料,86—88.农业出版社(京)。
- [2] 王道尊,1984.饲料蛋白质和糖的含量对青鱼鱼种生长的影响.水产学报,8(1):11—16。
- [3] 鸿巢章二等(郭晓风和邹祥胜译),1994.水产利用化学,225—241.农业出版社(京)。
- [4] 米康夫,1985.养鱼饲料—基础与应用,31—39.恒星社厚生阁(东京)。
- [5] Ablett, R. R. *et al.*, 1983. The effect of high-protein and high-carbohydrate diets on (125 I)idiobinsulin binding in skeletal muscle plasma membranes and isolated hepatocytes of rainbow trout (*salmo gairdneri*). *Br. J. Nutr.*, **50**: 129—140.
- [6] Anderson, J. *et al.*, 1984. Effects of dietary carbohydrate and fibre on the tilapia *Oreochromis niloticus*(Linn). *Aqua.*, **37**:303—314.
- [7] Borgot, F., 1979. Carbohydrate in rainbow trout diets; effects of the level and source of carbohydrate and the number of meals on growth and body composition. *Aqua.*, **18**:157—167.
- [8] Buhler, D. R. and J. E. Halver, 1961. Nutrition of salmonoid fishes. Carbohydrate requirements of chinook salmon. *J. Nutr.*, **74**:307—318.
- [9] Christiansen, D. C. and L. Klungsoyr, 1987. Review; Metabolic. utilization of nutrients and the effects of insulin in fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, **88B**:701—711.
- [10] Conlon, J. M. *et al.*, 1991. Structure and receptor-bonding activity of insulin from a holostean fish, the bowfin *Amiaca*. *Boichem. J.*, **276**:261—264.
- [11] Cowey, C. B. *et al.*, 1977. The effects of dietary composition and of insulin on gluconeogenesis in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Br. J. Nutr.*, **38**:385—395.
- [12] Dixon, D. G. and J. W. Hilton, 1981. Influence of available dietary carbohydrate content on tolerance of waterborne copper by rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish. Biol.*, **19**:509—517.
- [13] Edwards, D. G. *et al.*, 1977. Carbohydrate in rainbow trout diet. I. Growth of fish of different families fed diets containing different proportion of carbohydrate. *Aqua.*, **11**:31—38.
- [14] Eilertson, C. D. and M. A. Sheridan, 1993. Differential effects of somatostatin—14 and somatostatin—25 on carbohydrate and lipid metabolism in rainbow trout *Oncarhynchus mykiss*. *Gen. Comp. Endocr.*, **92**:62—70.
- [15] Ellis, S. C. and R. C. Reigh, 1991. Effects of dietary lipid and carbohydrate levels on growth and body composition of Juvenile red drum, *Sciaenops Ocellatus*. *Aqua.*, **97**:383—394.
- [16] Furuichi, M. and Y. Yone, 1980. Effects of dietary dextrin levels on growth and feed efficiency, the chemical composition of liver and dorsal muscle and the absorption of dietary protein and dextrin in fishes. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **46**:225—229.
- [17] Furuichi, M. and Y. Yone, 1982a. Availability of carbohydrate in nutrition of carp and red sea bream. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **48**:945—948.
- [18] Furuichi, M. and Y. Yone, 1982b. Effects of Insulin on Blood Sugar Levels of Fishes. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **48**:1289—1291.
- [19] Furuichi, M. and Y. Yone, 1982c. Changes of activities of hepatic—enzymes related to carbohydrate metabolism of fishes in glucose and insulin—glucose tolerance test. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **48**:463—466.
- [20] Fynn—Aikins, K. and S. S. O. Hung, 1993. Effect of feeding a high level of D—glucose on liver function in juvenile white sturgeon *Acipenser transmontanus*. *Fish. Physiol. Biochem.*, **12**:317—325.
- [21] Garcia—Gallego, M. and J. Bazoco, 1994. A comparative study of the nutritive utilization of dietary carbohydrates by eel and trout. in: Kanshik, S. J. and P. Luquet(eds), *Fish Nutrition in practice* (France), 939—943.

- [22] Gutierrez, J. *et al.*, 1991. Insulin—receptor binding in skeletal muscle of trout. *Fish. Physiol. Biochem.*, **9**:351—360.
- [23] Hemre, G. —I. *et al.*, 1993. Dietary carbohydrate utilization in cod (*Gadus morhua*); Metabolic responses to feeding and fasting. *Fish. Physiol. Biochem.*, **11**:455—463.
- [24] Hertz, Y. *et al.*, 1989. Glucose metabolism in the common carp (*Cyprinus carpio* L.); the effects of cobalt and chromium. *Aqua.*, **76**:255—267.
- [25] Hilton, J. W., 1982. The effect of pre—fasting diet and water temperature on liver glycogen and liver weight in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, during fasting. *J. Fish. Biol.*, **20**:69—78.
- [26] Hilton, J. W. and J. L. Atkinson, 1982. Response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to increased levels of available carbohydrate in practical trout diets. *Br. J. Nutr.*, **47**:597—607.
- [27] Hung, S. S. O. and K. Fynn—Aikins, 1993. Carbohydrate utilization and its impact on some metabolic and histological parameters in white sturgeon, in: Kanshik, S. J. and P. Luquet (eds), *Fish Nutrition in practice* (France), 127—136.
- [28] Huth, A. and T. A. Rapoport, 1982. Regulation of the biosynthesis of insulin in isolated Brockman bodies of the carp (*Cyprinus Carpio*). *Gen. Comp. Endocr.*, **46**:158—167.
- [29] Ince, B. W. and A. Thorpe, 1977. Glucose and amino acid stimulated insulin release in vivo in the european silver eel (*Anguilla anguilla* L.). *Gen. Comp. Endocr.*, **31**:249—256.
- [30] Li Zhi-wei *et al.*, 1991. The crystal struction of silver carp insulin at medium resolution. *Sci. China, ser. B.* **34**(3):305—316.
- [31] Likimani, T. A. and R. P. Wilson, 1982. Effects of diet on lipogenic enzyme activities in channel catfish hepatic and adipose tissus, *J. Nutr.*, **112**:112—117.
- [32] Mazur, C. N. *et al.*, 1992. Utilization of dietary starch and glucose tolerance in juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) of different strains in seawater. *Fish. Physiol. Biochem.*, **10**:303—313.
- [33] Mommsen, T. P. and E. M. Plisetskaya, 1991. Insulin in fish and agnathans; History structure and metabolic regulation. *Rev. Aqua. Sci.*, **4**:225—259.
- [34] Morata, P. *et al.*, 1982a. Evolution of gluconeogenic enzyme activities during starvation in liver and kidney of the rainbow trout (*Salmo gairdnerii*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **71B**:65—70
- [35] Morata, P. *et al.*, 1982b. Effect of stress on liver and muscle glycogen phosphorylase in rainbow trout (*Salmo gairdnerii*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **72B**:421—425.
- [36] Morita, K. *et al.*, 1982. Effect of carboxymethylcellulose supplemented to dextrin-containing diets on the growth and feed efficiency of red sea breams. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **48**:1617—1620.
- [37] Moon, T. W. and I. A. Johnston, 1980. Starvation and the activities of glucoytic and glyconeogenic enzymes in skeletal muscles and liver of the plaice. *Pleuronectes platessa*, *J. Comp. Physiol.*, **136**:31—38.
- [38] Nagayama, F. and H. ohshima, 1974. Study on the enzyme system of carbohydrate metabolism in fish—I. Properties of liver hexokinase. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **40**:285—290.
- [39] Nagayama, F. *et al.*, 1973. Activities of hexoknase and glucose dehydragenase in fish liver. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **39**:1349.
- [40] Pieper, A. and E. Pfeffer, 1980. Studies on the comparative efficiency of utilization of gross energy from some carbohydrate, protein and fats by rainbow trout (*Salmo gairdneri*, R.). *Aqua.*, **20**:323—332.
- [41] Refstis, T. and E. Austreng, 1981. Carbohydrate in rainbow trout ■. Growth and chemical composition of fish from different families fed four levels of carbohydrate in the diet. *Aqua.*, **25**:35—49.
- [42] Ronner, P. and A. Scarpa, 1984. Difference in glucose dependency of insulin and somatostatin release. *Am. J. Physiol.*, **246**:E506—E509.
- [43] Ronner, P. and A. Scarpa, 1987. Secretagogues to pancreatic hormone release in the channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Gen. Comp. Endocr.*, **65**:354—362.

- [44] Shah, N. *et al.*, 1982. Effect of dietary fibre components on fecal nitrogen excretion and protein utilization in growing rats, *J. Nutr.*, **112**:658—666.
- [45] Shiau, S. Y. and M. J. Chen, 1993. Carbohydrate utilization by tilapia (*Oreochromis niloticus*×*O. aureus*) as influenced by different chromium sources. *J. Nutr.*, **123**:1747—1753.
- [46] Shiau, S. Y. and H. S. Liang, 1995. Carbohydrate utilization and digestibility by Tilapia (*Oreochromis niloticus*×*O. aureus*), are affected by chromic oxide inclusion in the diet. *J. Nutr.*, **125**:976—982.
- [47] Shiau, S. Y. and S. F. Lin, 1993. Effect of supplemental dietary chromium and vanadium on the utilization of different carbohydrates in tilapia(*Oreochromis niloticus*×*O. aureus*). *Aqua.*, **110**:321—330.
- [48] Shiau, S. Y. and C. Y. Perg, 1993. Protein-sparing effect by carbohydrate in diets for tilapia (*Oreochromis niloticus* ×*O. aureus*), *Aqua.*, **117**:327—334.
- [49] Shiau, S. Y. *et al.*, 1989. Effects of dietary fiber on the intestinal absorption of dextrin, blood sugar level and growth of tilapia(*Oreochromis nilaticus*×*O. aureus*). *J. Fish Biol.*, **3**:929—935.
- [50] Shiu, S. Y. *et al.*, 1988. The influence of carboxymethylcellulose on growth, digestion, gastric emptying time and body composition of tilapia. *Aqua.*, **70**:345—354.
- [51] Shimeno, S. and T. Shikata, 1993. Effects of acclimation temperature and feeding rate on carbohydrate metabolizing enzyme activity and lipid content of common carp. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **59**:661—666.
- [52] Thorpe, A. and B. W. Ince, 1974. The effects of pancreatic hormones, catecholamines and glucose loading on blood metabolites in the northern pike (*Esox lucius L.*). *Gen. Comp. Endocr.*, **23**:29—44.
- [53] Thorpe, A. and B. W. Ince, 1976. Plasma insulin levels in teleosts determined by a charcoal-separation radioimmunoassay technique. *Gen. Comp. Endocr.*, **30**:332—339.
- [54] Walton, M. J. and C. B. Cowey, 1982. Aspects of intermediary metabolism in fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, **73B**:59—79.
- [55] Ward, A. T. and R. D. Reichert, 1986. Comparison of effect of cell wall and hull fibre from canola and soybean on the bioavailability for rats of minerals, protein and lipid, *J. Nutr.* **116**:233—241.
- [56] Wilson, R. P., 1994. Utilization of dietary carbohydrate by fish. *Aqua.*, **124**:67—80.
- [57] Wilson, R. P. and W. E. Poe, 1987. Apparent inability of channel catfish to utilize dietary mono- and disaccharides as energy source. *J. Nutr.*, **117**:280—285.