

## 鱼类糖代谢与对饵料中糖的利用

于书坤 张树荣

(中国科学院海洋研究所)

众所周知,降低鱼类饵料中蛋白质的含量、增加糖的含量,会使饵料成本降低,有利于鱼类养殖事业的发展。但饵料中糖的含量超过鱼类能够适应的限度,不但会造成浪费,而且会使鱼类的生长速度放慢,死亡率增高。因此,知道饵料中的最适糖含量对确定养殖鱼类的最佳饵料配方是必不可少的。评价鱼类对饵料中糖含量适应能力的大小,除了要知道与消化吸收有关的酶的适应情况外,更重要的是要知道鱼体内代谢利用葡萄糖酶的适应能力的大小,因为消化吸收了的东西,不一定都能被机体所利用,因此,从糖代谢水平研究鱼对饵料中糖含量的利用能力,无疑是一种很好的尝试。

从糖代谢水平研究适应,首先应知道鱼类糖代谢有哪些途径,每条途径的限速酶。

糖在哺乳动物和细菌中的代谢途径已经比较清楚<sup>(1)</sup>。催化单向反应的关键酶调节着糖的每条代谢途径,如葡萄糖激酶、磷酸果糖激酶、丙酮酸激酶调节着糖的酵解;而丙酮酸羧化酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶、果糖二磷酸酶、葡萄糖六磷酸酶调节着糖的异生;葡萄糖六磷酸脱氢酶、葡萄糖酸六磷酸脱氢酶调节着磷酸戊糖途径。在鱼类中,根据目前所掌握的资料可以肯定,肝脏存在着糖酵解、糖异生、柠檬酸循环、磷酸戊糖途径。在调节血糖水平中,肝脏起着极为重要的作用<sup>(2)</sup>。但是有关这些途径的调节机制却了解甚少。

一方面,鱼类体内的糖代谢途径和高等陆生动物有许多相同之处,另一方面,鱼类是变温动物,而且各种鱼类之间又有生理生态上的差别,因此,把从其它动物中得到的资料应用

于鱼类也不完全恰当而只能起参考作用。所以,深入研究鱼类糖代谢关键酶的性质、分布情况及调节机制就显得十分必要。本文将对参与糖代谢的关键酶的性质、分布、调节机制,如饥饿、重新给饵及饵料中不同糖含量对鱼类代谢的影响等进行讨论<sup>(3)</sup>。

### 一、鱼类糖代谢关键酶的性质及分布

1. 葡萄糖-6-磷酸酶 (G6Pase) 是糖异生的关键酶之一,它主要分布在鱼类的肝脏中,在肾和肠中它的活性很低,在肌肉组织中几乎测不到它的活性。其最适pH为6.0,  $K_m$ 为  $3.6 \times 10^{-3}$  mol/L。酶的活性不受  $Ca^{2+}$  和  $Mg^{2+}$  的影响,但受  $Mn^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$ ,  $Hg^{2+}$  的强烈抑制。它的活性也受高血糖水平的抑制,从而抑制糖的异生。酶在pH为7.5时,相对稳定,pH低于5.5,酶逐渐失活。另外,洄游鱼类与非洄游鱼类相比,这种酶在前者肝脏中的活性高于后者。由于G6Pase主要分布在肝脏中,所以不难推测,它在能量代谢及维持血糖水平恒定方面起着重要作用。

2. 果糖-1,6-二磷酸酶 (FD Pase) 它是糖异生的另一个关键酶,主要分布在肝细胞浆中,最适pH为7.0,  $Mg^{2+}$  具有相当大的激活作用,  $Mn^{2+}$ ,  $Fe^{3+}$ ,  $Ba^{2+}$ 次之。  $Ca^{2+}$ ,  $Hg^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$ 有抑制作用。这种酶在各器官中的分布情况基本上与G6Pase相同。在杂食性鱼类中它的活性较低,在肉食性鱼类中,它的活性较高。

3. 磷酸果糖激酶 (PFK) 它是糖酵

解的关键酶之一, 其最适 pH 和  $K_m$  分别为 8.5 和  $6.3 \times 10^{-3} \text{ mol/L}$ 。  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Co}^{2+}$  有激活作用。  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Hg}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  有抑制作用。 PFK 在不同器官中都有分布, 但活性最高的器官依次是肌肉组织, 肾, 肝。它在不同食性的鱼类中的分布情况刚好与 FD Pase 相反, 即在肉食性鱼类中活性低, 在杂食性鱼类中活性高。

4. 磷酸葡萄糖异构酶 (PGI) 它参与糖的酵解, 最适 pH 为 8.5, 在 pH 为 9.0 时, 酶的活性稳定,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Ba}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$  对活性无影响,  $\text{Hg}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  有抑制作用。PGI 在同一尾鱼不同器官中的分布, 以及在不同食性的鱼类中活性的大小与 PFK 基本一致。

5. 葡萄糖-6-磷酸脱氢酶 (G6PDH) 它是磷酸戊糖途径的关键酶之一, 存在于肝细胞浆中, 最适的 pH 为 8.0。  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Ba}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$  有激活作用,  $\text{Hg}^{2+}$  有抑制作用。酶对葡萄糖-6-磷酸和 NADP 的  $K_m$  分别为  $4.5 \times 10^{-5} \text{ mol/L}$ ,  $2.0 \times 10^{-5} \text{ mol/L}$ 。这种酶在肝、肾和肠中的活性较高, 在肌肉组织中的活性较低。

6. 磷酸葡萄糖酸脱氢酶 (PGDH) 它是磷酸戊糖途径的另一个关键酶, 其最适 pH 为 8.0—8.5, 酶对磷酸葡萄糖酸和 NADP 的  $K_m$  分别为  $3.6 \times 10^{-5} \text{ mol/L}$  和  $1.8 \times 10^{-5} \text{ mol/L}$ 。PGDH 在细胞和各器官中的分布情况与 G6PDH 基本一致。

由上所述, 鱼类肝脏中存在着 G6Pase, FDPase, PFK, PGI, G6PDH, PGDH 活性。这些酶活性的大小在不同食性的鱼类中及同一尾鱼的不同器官中都有差别。如参与糖酵解的关键酶 PFK, PGI 在肝脏及肌肉组织中都有存在。而参与糖异生作用及磷酸戊糖途径的关键酶 G6 Pase, FD Pase, G6PDH, PGDH 则主要分布于肝脏中。这说明肝脏存在着糖代谢的三条途径, 而肌肉组织中只有糖酵解一条途径。糖异生及磷酸戊糖途径不完全。

另外, 我们知道 PFK 在杂食性鱼类中的活性高, 这表明杂食性鱼类的糖酵解途径活

跃, 消化吸收的葡萄糖可迅速通过此途径及柠檬酸循环转变成其它代谢中间产物, 用于合成脂肪, 非必需氨基酸等。肉食性鱼类的 FDPase 活性高, 说明糖的异生途径活跃, 可将吸收的氨基酸通过此途径产生葡萄糖, 以维持血糖水平的恒定。可见杂食性鱼类和肉食性鱼类对它们的饲料在代谢水平上都有适应, 前者适应含糖较高的饲料, 后者适应含蛋白质较高的饲料。对于某一种鱼来说, 肝脏中的 PFK 与 FDPase 活性之比, 可作为评价这种鱼利用糖类和蛋白质能力大小的指标。

## 二、饥饿及重新给饵对鱼类糖代谢的影响

将鲮鱼放养于网箱中, 饥饿 21 天, 在这期间测定各种生化指标的变化。结果表明, 随着时间的推移, 体重逐渐下降, 但肝重却下降迅速, 肝中的脂肪、蛋白质含量下降缓慢, 而肝中的糖元在饥饿的第 3 天就达到最低水平。说明在饥饿时, 在贮存的物质中, 糖元被首先动员, 以维持血糖水平。参与糖代谢的各种关键酶在饥饿过程中活性都有不同程度的下降。其中参与磷酸葡萄糖氧化的酶 G6PDH, PGDH 活性下降幅度最大, 糖酵解作用的酶 PFK, PGI 次之, 相比之下, 参与糖异生的酶 G6Pase, FDPase 的活性下降较小。

各种酶活性下降程度的差别反映了机体对糖代谢的调节及不同代谢途径在饥饿时维持生命重要性的差别。饥饿时, 由于底物浓度的变化, 脂肪的合成被抑制, 为此合成途径提供 NADPH 的磷酸戊糖途径也相应被关闭, 具体表现为 G6PDH, PGDH 的活性下降幅度最大。另一方面, 由于肝糖元的迅速耗竭, 必然导致动用蛋白质和脂肪来维持生命, 两者通过糖异生作用生成葡萄糖, 这就是 G6Pase, FDPase 活性下降小的原因。

饥饿 14 天的鲮鱼, 重新给饵 7 天, 在这期间测定各种生化指标的变化。结果表明, 体重增加缓慢, 但肝重及肝糖元含量增加迅速。各

种酶的活性亦有增加, 增加速度最大的为参与糖异生的酶, 其次为糖酵解的酶, 最慢的是参与磷酸戊糖途径的酶。

### 三、鱼类对饵料中糖的利用能力的评价

1. 葡萄糖耐量实验 用含淀粉分别为0, 10, 40% (C-0, C-10, C-40) 的三种饵料喂养三组鲫鱼30天, 然后按每克体重50mg给鲫鱼服用葡萄糖, 每隔一定的时间测其血糖水平。结果表明, 这三组鲫鱼在1到2小时内血糖水平达到最大值, 7至9小时后才恢复到正常水平, 这比杂食性的鲤鱼达到正常水平所需的时间要长得多。由此可见, 肉食性的鲫鱼对糖的利用能力比鲤鱼低。

C-10组与C-0组和C-40组相比, 前者表现了较高的葡萄糖利用能力, 即血糖水平的最大值及持续时间都比后两组小和短。这说明鲫鱼对饵料中的淀粉含量有一定的适应能力, 但这种能力是有限度的, 当淀粉含量增加到40%时, 鲫鱼就不能很好地适应了。

2. 饵料中糖含量对糖代谢的影响 将淀粉含量分别为0, 10, 20, 40% (C-0, C-10, C-20, C-40) 的四种饵料喂养四组鲫鱼30天, 在这期间, 测定各组鲫鱼的生长及各种生化指标。结果表明, C-0, C-10, C-20三组鲫鱼的生长率、血液、肝脏及身体组成差别很小。C-0组与C-20组比较, 后者的糖异生酶G6Pase, FDPase活性比前者的低, 而糖酵解的酶PFK, 磷酸戊糖途径的酶G6PDH, PGDH活性比前者高。即C-20组能够适应具较高淀粉含量(20%)的饵料, 具体表现为体内代谢利用葡萄糖酶活性提高。C-40组的生长率, 淀粉及

蛋白质的消化率都很低, 各种糖代谢酶活性的变化没有一定的规律。这就再次证明了从葡萄糖耐量实验中所得出的结论, 即鲫鱼适应不了含淀粉40%的饵料。用同样的方法对鲤鱼进行的研究表明, 分别摄食含淀粉0, 15, 30, 50%饵料的四组鲤鱼, 其生长率、淀粉和蛋白质的消化率基本相似。但利用葡萄糖的酶, 如PFK, PGI, G6PDH的活性随着摄食饵料中的淀粉含量的增加而增加, 即鲤鱼在代谢水平上能够适应高淀粉含量的饵料, 适应的最大限度可达50%的淀粉含量。

### 四、结 语

近二十年来, 关于养殖鱼类的营养研究受到广泛重视。鱼类对各种营养素的定量需要、消化和吸收已积累了不少资料, 但相比之下, 大量的工作主要集中在蛋白质和维生素上。糖类方面的工作做得较少。尤其是从糖代谢水平上研究鱼类对糖的利用能力方面的工作做得更少。近年来由于在鱼类糖代谢途径及其关键酶的研究已积累了不少资料, 用关键酶活性的变化作为指标来确定鱼类对饵料中糖的利用能力与适应限度已成为可能。这方面的工作将会促进各种养殖鱼类饵料中糖类物质最佳含量的确定, 加快鱼类养殖事业的发展。

#### 主要参考文献

- [1] 沈同, 王镜岩等, 1980. 生物化学F册. 人民教育出版社, 449—475页。
- [2] 永山文男, 1983. 水产学シリーズ47: 鱼类の物质代谢. 恒星社厚生阁, 东京9—34。
- [3] Shimeno, S., 1982. Studies on Carbohydrate Metabolism in Fish, 1—123. Raj Bandhu Industrial Co., New Delhi.