

文章编号: 1000-0615(2019)04-1138-08

DOI: 10.11964/jfc.20171211075

三种糖源对凡纳滨对虾仔虾期饥饿和补偿生长后营养物质代谢的影响

杨品贤¹, 郭冉^{1*}, 李雪鹤¹, 张宇¹, 夏辉¹,
贾高旺¹, 刘晓晨², 路晶晶¹

(1. 河北农业大学海洋学院, 河北 秦皇岛 066000;

2. 秦皇岛市农业局, 河北 秦皇岛 066000)

摘要: 为了解2种状态(饥饿和复投喂)下投喂3种糖源对凡纳滨对虾仔虾生长、虾体组成成分、代谢指标的影响, 实验共5个处理, 分别为饥饿组S0、对照组C、实验组S1、S2、S3(在基础饲料中糖源分别为: 葡萄糖、蔗糖、玉米淀粉)。实验选取体质量为(1.84±0.23)g的凡纳滨对虾仔虾用方形纱制网兜独立喂养, 进行为期12d的饥饿实验后继续复投喂12d。结果显示, 饥饿后仔虾体组成成分及相关酶[脂肪酶(LPS)、磷酸果糖激酶(PFK)、己糖激酶(HK)、谷氨酰胺合成酶(GS)]差异显著; 仔虾肝糖原、肌糖原均呈现出反复升降的过程, 饥饿8d后肝糖原降到最低值, 肌糖原短暂回升后显著下降。复投喂4d后S3组增重率最高, 实验各组间无显著差异, 均低于C组; 全虾水分、全虾粗灰分、肌糖原含量无显著差异; S1、S2组虾体粗脂肪含量显著高于S3组; 肝糖原、肌糖原均有回升, S1组肝糖原显著低于其他组。复投喂12d后, S3组LPS活性、HK活性显著高于其他各实验组, GS、PFK含量实验组间无显著差异。研究表明, 凡纳滨对虾仔虾饥饿过程中糖原和脂肪先于蛋白质被动用供能; 复投喂出现部分补偿生长效应, 玉米淀粉作为糖源饲料对凡纳滨对虾仔虾期恢复生长效果最佳。

关键词: 凡纳滨对虾; 饥饿; 复投喂; 糖源

中图分类号: S 963.1

文献标志码: A

当自然界的动物面临环境变化或食物短缺后, 会有一段饥饿胁迫期^[1]。有研究表明, 动物处于饥饿状态会先动用自身贮存的脂肪、糖原和蛋白质等物质以维持生命活动, 恢复投喂后机体有一个补偿性的生长和恢复, 并且不同水产动物代谢顺序也存在差异^[2]。有关水产动物饥饿复投喂的研究起步较晚且报道相对较少, 但近年来受到的关注越来越多, 目前, 有研究表明在饥饿期间中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)主要依靠脂肪和蛋白质提供能量^[3]; 日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)在饥饿过程中主要是消耗脂肪作为身体的能量来源^[4]; 斑节对虾

(*Penaeus monodon*)在饥饿初期依靠消耗体内储存的脂肪来维持^[5]; 大颚糠虾(*Gnathophausia ingens*)主要由蛋白质和脂肪提供能量, 随后以脂肪为主要代谢能源^[6]; 此外, 日本囊对虾(*Marsupenaeus japonicus*)饥饿时糖代谢有反复升降的变化^[7]。一些关于饥饿及再投喂处理对于凡纳滨对虾研究报道主要集中在生化组成及能量收支^[8]、摄食行为及消化酶活性^[9]、对氮收支的影响^[10], 关于凡纳滨对虾仔虾在饥饿及恢复投喂后对机体糖代谢的影响尚无报道。

凡纳滨对虾是世界上产量最大的对虾品种, 也是我国重要的水产动物之一, 养殖产量逐年

收稿日期: 2017-12-07 修回日期: 2018-05-09

资助项目: 河北农业大学人才振兴学科计划项目(1081005)

通信作者: 郭冉, E-mail: toguoran@163.com

升高, 本实验选取凡纳滨对虾为对象, 主要研究凡纳滨对虾仔虾在饥饿和恢复生长过程中生长、营养成分和代谢酶活性的变化, 对凡纳滨对虾仔虾营养代谢机制研究有一定的学术意义, 希望能应用在未来实际生产中, 对养殖中饵料成本节约以及科学投饵方案提供指导, 有一定的实际应用价值。

1 材料与方法

1.1 实验饲料的配制

饲料配制主要以鱼粉和豆粕作为蛋白源, 鱼油和玉米油为脂肪源, 分别以20%的葡萄糖(S1组)、蔗糖(S2组)和玉米淀粉(S3组)为糖源配制3种实验饲料以及对照组C(表1)。将原料经粉碎并用80目网筛过, 按一定比例混合, F-26双螺杆压条机(广东: 华南理工大学科技实业总厂)挤压出直径为1.2 mm的饲料, 出料温度为65 °C, 切

表1 基础饲料组成及营养水平风干基础
Tab. 1 Composition and nutrient levels of basal diets (air-dry basis) %

原料 ingredients	组别			C
	S1	S2	S3	
鱼粉 fish meal	37.00	37.00	37.00	
虾粉 shrimp meal	15.00	15.00	15.00	
豆粕 defatted soybean meal	10.00	10.00	10.00	
糖源 carbohydrate	20.00	20.00	20.00	
其他 others	18.00	18.00	18.00	
合计 total	100.00	100.00	100.00	
营养水平 nutrient levels				
水分 moisture	10.00	10.00	9.70	9.90
粗蛋白质 crude protein	45.60	45.90	45.80	45.40
粗脂肪 crude lipid	10.80	10.60	10.80	10.90
粗灰分 ash	9.90	9.81	9.92	9.96
糖 carbohydrate	22.89	22.93	22.86	22.45

注: 其他(%)为纤维素 5, 卵磷脂 1, 鱼油 3, 玉米油 2, 胆碱(W=50%)0.5, 磷酸二氢钙 1, Vc磷酸酯 0.5, CMC 2, 复合维生素 2, 复合矿物质 1

Notes: others(%) are cellulose 5, soybean lecithin 1, fish oil 3, corn oil 2, choline chloride(W=50%) 0.5, Ca (H₂PO₄)₂ 1, ascorbic phosphate 0.5, CMC 2, vitamin mixture 2, mineral mixture 1

碎, 烘箱60 °C熟化干燥30 min, 风干后于-20 °C冰箱中保存。

1.2 实验动物的养殖管理

选取优质海水仔虾在水族箱中暂养, 挑出个体均匀、强健的仔虾进行预实验, 根据预实验中饥饿后仔虾肝糖原、肌糖原下降致相对稳定时间点, 进而确定饥饿取样时间点为4、12 d。养殖实验于室内水族箱(40 cm×50 cm×60 cm)进行, 实验用水为沙滤沉淀后的天然海水, 盐度为(29±1), 光照12 h/d, 24 h增氧, 每天在8:00、14:00和20:00各投喂1次, 上午10:00换水, 换水量为缸体总水体30%。每2周测pH值、溶解氧和氨氮指标, 水温稳定在(26.8±1.0) °C, 溶解氧含量为(7.5±0.5) mg/L, pH控制在8.0~8.5, 水体总氨氮低于0.5 mg/L。

1.3 实验设计

为防止相互残食, 将暂养的凡纳滨对虾仔虾称重后放入方形纱制网兜(直径约20 cm)中进行饥饿状态下饲养, 每只网兜内放1尾虾, 复投喂时每组3个平行, 实验总为期24 d。实验设置饥饿组(S0), 实验组饲料中分别加入葡萄糖、蔗糖、玉米淀粉作为糖源, 分别为S1、S2和S3, 及对照组C, 分别在饥饿0、4和12 d根据预实验肝糖原、肌糖原下降趋于平稳时间点选取及恢复投喂4、12 d, 预实验中仔虾恢复生长接近正常生长状时取样测量生理指标和肝脏脏样品酶活性指标, 采样前空腹24 h。

1.4 样品的采集与分析

饲养结束后测量仔虾湿重并记录, 吸干虾体表面水分, 在105 °C烘至恒重制备全虾样品, 测定体营养成分。水分用烘干(105 °C)失重法; 粗脂肪采用索氏抽提法; 粗蛋白采用凯氏定氮法(N×6.25); 粗灰分采用马弗炉灰化法(550 °C, 9 h)。肝糖原、肌糖原与代谢酶[脂肪酶(LPS)、磷酸果糖激酶(PFK)、己糖激酶(HK)、谷氨酰胺合成酶(GS)]均使用南京建成生物工程研究所相应试剂盒测定, 每份样品均重复测定2次, 取2次测定值的平均数记录结果。

1.5 数据分析

采用SPSS 17.0统计软件进行数据分析, 实验结果以平均值±标准差(mean±SD)表示, 数据统计应用LSD多重比较分析实验结果差异显著性,

当 $P<0.05$ 时表示差异显著。

2 结果

2.1 三种糖源对凡纳滨对虾仔虾生长性能的影响

随饥饿时间的延长,对虾体质量下降,S0组与C组差异不显著($P>0.05$)(表2)。复投喂后凡纳滨对虾的体质量增加,复投喂4 d后凡纳滨对虾仔虾湿重无显著差异($P>0.05$),但均显著低于C组($P<0.05$),复投喂12 d后S2、S3、C组凡纳滨对虾湿重均显著高于S1组($P<0.05$)(表3)。

表2 饥饿状态下凡纳滨对虾仔虾湿重
Tab. 2 The wet weight of *L. vannamei* postlarvae in starvation state g

组别 group	饥饿天数/d starvation days			
	0	4	8	12
S0	1.98±0.14	1.85±0.13	1.78±0.12	1.76±0.12
C	1.98±0.11	2.12±0.10	2.24±0.11	2.34±0.12

表3 复投喂后凡纳滨对虾仔虾湿重
Tab. 3 The wet weight of *L. vannamei* postlarvae in refeeding g

组别 group	复投喂天数/d days after feeding		
	4	8	12
S1	1.88±0.05 ^b	2.11±0.04 ^c	2.37±0.05 ^b
S2	1.89±0.05 ^b	2.17±0.08 ^{bc}	2.47±0.02 ^a
S3	1.92±0.04 ^b	2.33±0.04 ^b	2.56±0.03 ^a
C	2.46±0.04 ^a	2.53±0.04 ^a	2.60±0.04 ^a

注:表格中所给数据为平均数及3个重复标准差;同列平均数后不同的上标字母表示差异显著,下同($P<0.05$)

Notes: values are means and standard errors of three replicates; mean values with different superscripts have significant differences ($P<0.05$), the same below

2.2 三种糖源对凡纳滨对虾仔虾体营养成分和存活率的影响

饥饿4 d对凡纳滨对虾仔虾体粗蛋白、水分、粗灰分的影响不显著($P>0.05$),粗脂肪含量和存活率显著下降($P<0.05$);饥饿12 d后对虾仔虾的粗脂肪、粗蛋白含量显著下降,水分、粗灰分含量显著上升,存活率显著下降($P<0.05$)(表4)。复投喂后,凡纳滨对虾水分、粗灰分、存活率无显著差异($P>0.05$);复投喂4 d后,S1、S2组虾

表4 饥饿对凡纳滨对虾仔虾营养成分、存活率的影响

Tab. 4 Effects of starvation on nutrient composition and survival rate (SR) on *L. vannamei* postlarvae %

指标 index	饥饿天数/d starvation days		
	0 d	4 d	12 d
粗脂肪(干样) crude lipid (dry weight)	3.20±0.07 ^a	2.90±0.09 ^b	2.65±0.08 ^c
水分 moisture	78.32±0.58 ^b	79.60±1.15 ^b	81.50±0.60 ^a
粗蛋白(干样) crude protein (dry weight)	71.16±0.97 ^a	70.46±0.41 ^a	68.84±1.02 ^b
粗灰分(干样) crude ash (dry weight)	16.74±0.35 ^a	17.41±0.45 ^a	19.51±0.14 ^b
存活率 SR	100±0 ^a	94.67±2.31 ^b	88.67±2.31 ^c

体粗脂肪含量显著高于S3组($P<0.05$),S1组粗蛋白含量显著低于S3组($P<0.05$)。复投喂12 d后,分别以S1粗脂肪含量和S3增重率量($P<0.05$)(表5)。

2.3 饥饿和再投喂对凡纳滨对虾仔虾糖原含量的影响

饥饿状态下的凡纳滨对虾仔虾肝脏中肝糖原含量呈下降趋势,在饥饿8 d时肝糖原下降到测量最低值,饥饿12 d略有回升,但仍显著低于饥饿前糖原值($P<0.05$)(表6)。复投喂4 d后S2、S3组肝糖原含量显著高于S1组($P<0.05$);肌糖原含量在饥饿8 d时回升随后显著下降($P<0.05$),复投喂后凡纳滨对虾仔虾肌糖原含量无显著影响($P>0.05$)(表7)。

2.4 不同糖源对凡纳滨对虾仔虾代谢相关酶的影响

与对照组相比,饥饿状态下的凡纳滨对虾仔虾肝脏的LPS、PFK、HK、GS活性显著下降($P<0.05$)(表8)。复投喂4 d后S1组GS含量显著高于S2、S3组($P<0.05$),S2组HK含量显著低于其他组($P<0.05$)。复投喂12 d后实验组间GS、PFK含量无显著差异($P>0.05$),HK、LPS均以S3组显著高于其他各组($P<0.05$)(表9)。

3 讨论

3.1 饥饿及复投喂对凡纳滨对虾仔虾的补偿生长的影响

虾类的饥饿耐受性和补偿性生长会受到个体年龄、饵料、恢复生长时间以及环境等多种因素影响,本实验饥饿过程中全虾体质量显著

表 5 不同糖源复投喂4、12 d后凡纳滨对虾仔虾体营养成分的影响

Tab. 5 Effects of different carbohydrate sources on body composition, survival rate(SR) and weight gain(WGR) in starving *L. vannamei* postlarvae on day 4 and day 12 %

组别 group	复投喂天数/d days after feeding						
	4			12			
	S1	S2	S3	S1	S2	S3	C
粗脂肪(干样) crude lipid (dry weight)	2.91±0.03 ^a	2.82±0.07 ^a	2.66±0.06 ^b	3.20±0.20 ^a	2.99±0.03 ^{ab}	2.82±0.17 ^b	3.10±0.07 ^a
水分 moisture	79.88±1.06	78.71±0.63	78.46±1.08	70.21±0.64	70.25±0.47	71.07±0.45	78.76±0.82
粗蛋白(干样) crude protein (dry weight)	69.08±0.76 ^b	69.42±0.29 ^{ab}	70.07±0.15 ^a	78.40±0.69	78.31±0.83	77.95±0.06	75.80±0.30
粗灰分(干样) crude ash (dry weight)	18.19±0.30	17.89±0.18	17.94±0.32	17.07±0.36	16.67±0.41	17.06±0.50	17.59±0.38
增重率 WGR	6.45±1.15	7.09±1.78	8.36±1.82	34.55±3.51 ^c	40.51±2.13 ^b	45.48±3.62 ^{ab}	47.77±2.07 ^a
存活率 SR	95.56±1.93	94.44±1.93	96.67±3.33	93.33±3.33	93.33±3.33	94.44±3.85	92.50±2.50

表 6 饥饿状态下凡纳滨对虾仔虾肝糖原和肌糖原变化量

Tab. 6 Changes of liver glycogen and muscle glycogen in *L. vannamei* postlarvae under starvation mg/g

组别 group	饥饿天数/d starvation days	饥饿天数/d starvation days			
		0	4	8	12
		肝糖原 liver glycogen	S0 3.88±0.37 ^a	3.57±1.00 ^{ab}	3.08±0.63 ^b
	C 4.17±0.56	4.05±0.69	4.18±0.63	4.38±0.60	
肌糖原 myocutaneous glycogen	S0 1.82±0.07 ^b	1.70±0.03 ^b	2.14±0.23 ^a	1.12±0.12 ^c	
	C 1.91±0.07	1.93±0.09	1.91±0.09	1.92±0.08	

表 7 复投喂后凡纳滨对虾仔虾肝糖原和肌糖原变化量

Tab. 7 Changes of liver and muscle glycogen in *L. vannamei* postlarvae after refeeding mg/g

组别 group	复投喂天数/d days after feeding							
	4				12			
	S1	S2	S3	C	S1	S2	S3	C
肝糖原 liver glycogen	4.49±0.64 ^b	5.41±1.31 ^a	5.27±0.56 ^a	4.53±0.64 ^b	4.82±0.65	5.69±0.81	5.44±0.73	4.74±0.08
肌糖原 myocutaneous glycogen	2.05±0.57 ^b	2.05±0.64 ^a	2.09±0.63 ^a	1.97±0.59 ^b	2.06±0.40	2.02±0.64	2.11±0.63	1.94±0.59

表 8 饥饿对凡纳滨对虾仔虾脂肪代谢相关产物的影响

Tab. 8 Effects of starvation of *L. vannamei* postlarvae on lipid metabolism

饥饿天数/d starvation days	0	4	12
己糖激酶/(U/g prot) HK	5.46±1.28 ^a	1.15±0.38 ^b	0.17±0.08 ^b
谷氨酰胺合成酶/(U/mg prot) GS	9.56±1.2 ^a	4.07±0.93 ^b	1.01±0.06 ^b
脂肪酶/(U/g prot) LPS	38.27±9.52 ^a	8.71±2.58 ^b	6.23±5.70 ^b
磷酸果糖激酶/(mg/mL) PFK	0.12±0.02 ^a	0.08±0.02 ^a	0.01±0.00 ^b

下降, 仔虾体色逐渐变白, 饥饿前期有明显的寻食行为, 随着饥饿时间延长活动频率减弱。

本实验主要依据凡纳滨对虾仔虾的体质量为评判标准, 根据复投喂12 d结束时实验组表现出与C组相似体质量, 可判定出现了部分补偿生长现象, 其中S3组增重率最高。凡纳滨对虾仔虾复投喂12 d后, S2和S3组的增重率显著高于S1组, 即凡纳滨对虾仔虾的生长性能可能与饲料糖源的结构有关, 而饲料中不同的糖源结构一定程度上影响对虾的吸收功能, 本实验表明, 凡纳滨对虾仔虾对多糖(玉米淀粉)和双糖(蔗糖)的利用能力优于单糖(葡萄糖)。

3.2 饥饿及复投喂对凡纳滨对虾仔虾体成分和肝糖原与肌糖原的影响

有研究表明, 甲壳动物受到饥饿胁迫时, 会动用机体储存的能量来维持生命活动, 并调整代谢水平适应环境的改变^[11], 多数水产动物消耗脂肪和糖原供能^[12-13]。在本实验中, 饥饿4 d时凡纳滨对虾体粗脂肪含量显著下降, 粗蛋白含量无显著差异, 饥饿12 d后凡纳滨对虾粗脂肪、

表9 不同糖源复投喂4、12 d对凡纳滨对虾仔虾脂肪代谢相关产物的影响

Tab. 9 The effects of different carbohydrate sources on the lipid metabolites in starving *L. vannamei* postlarvae on day 4 and day 12

组别 group	复投喂天数/d days after feeding							
	4				12			
	S1	S2	S3	C	S1	S2	S3	C
己糖激酶/(U/g prot) HK	3.06±1.04 ^a	0.80±0.12 ^b	2.51±0.85 ^a	3.77±0.29 ^a	4.41±1.74 ^{ab}	3.03±0.25 ^b	4.94±1.22 ^a	4.47±0.46 ^{ab}
谷氨酰胺合成酶/(U/mg prot) GS	4.16±2.12 ^b	1.46±0.24 ^c	1.41±0.61 ^c	6.62±0.61 ^a	2.51±1.46 ^b	3.78±2.94 ^b	3.97±5.93 ^b	7.86±0.90 ^a
脂肪酶/(U/g prot) LPS	5.32±0.35 ^b	5.49±1.90 ^b	7.29±2.20 ^b	12.61±2.30 ^a	5.83±5.05 ^b	10.32±7.56 ^{ab}	17.72±3.71 ^a	11.74±1.28 ^{ab}
磷酸果糖激酶/(mg/mL) PFK	0.06±0.02	0.08±0.04	0.08±0.03	0.11±0.10	0.11±0.02	0.09±0.02	0.08±0.04	0.13±0.67

粗蛋白含量显著低于饥饿4 d, 饥饿后凡纳滨对虾仔虾粗脂肪含量下降呈先快后慢趋势, 且减少比例大于粗蛋白, 这可能因为饥饿后仔虾体内脂肪和糖原储备被优先动员, 再利用蛋白质为机体供能, 饥饿后凡纳滨对虾仔虾机体内水分和灰分含量均有上升, 但无显著影响, 说明受损的组织或许可以通过水来修复补充^[14], 进而表现出对虾体内水分含量增加。王沛宾等^[15]研究了红鳍笛鲷(*Lutjanus erythropterus*)在饥饿过程中生化组成的变化, 发现该鱼饥饿后肝脏的蛋白含量先上升后下降, 脂肪含量增加, 与本实验研究结果不同, 这可能是养殖品种和养殖方式不同所致, 而本实验同温小波等^[16]的研究结果相似。

饥饿4、8 d后仔虾肝糖原迅速下降, 在饥饿12 d时出现回升, 而饥饿12 d后虾体粗蛋白含量显著低于饥饿4 d时, 可能是由于仔虾体内的肝糖原先被作为能量消耗, 饥饿8 d后通过脂肪酸和氨基酸的糖原异生过程消耗机体脂肪转化成葡萄糖来保持胰腺具有一定的血糖浓度, 随着饥饿时间加长机体的脂肪含量降低, 机体消耗蛋白质直接为肌肉供能, 根据实验结果可以进一步对三大代谢营养物质进行代谢组学分析, 正常的代谢途径发生改变是否是饥饿后氨基酸代谢通路改变或产生有毒代谢产物所导致。

凡纳滨对虾仔虾复投喂12 d后全虾粗脂肪含量显著增加, 其中S1组脂肪含量高于S2、S3和C组, 脂肪沉积会受糖原种类的影响^[17], S1组的葡萄糖直接被吸收, 速率相对较快更容易转变成脂肪累积。

复投喂后仔虾肝糖原和肌糖原迅速恢复, S2组肝糖原高于其他组, 出现这种超常增长的原因可能有两个, 一是由于仔虾肠道中尚无专一

分解蔗糖的酶, 因而蔗糖通过仔虾消化的时间较长, 吸收利用缓慢, 肝糖原含量较高; 二是糖类作为能量来源对组织恢复的效果有差异性^[18]。饥饿时间较长易造成肝脏组织的损伤性破坏, 即便恢复喂食, 凡纳滨对虾仔虾胰腺也不能恢复正常状态^[19], 从而也对肝糖原产生影响。

复投喂后肌糖原实验组间含量无显著差异。投喂4 d时S3组仔虾粗蛋白含量最高, 有研究表明, 恢复生长阶段主要是依靠蛋白质供能^[20], 因此, 玉米淀粉能被凡纳滨对虾仔虾较好吸收合成为糖原储存供能, 对蛋白质起到节约作用。凡纳滨对虾仔虾对不同糖源饲料的营养成分吸收程度及其可消化性、抗营养因子的作用程度都会有所变化, 结合生长指标一定程度上可以体现对营养物质利用能力。复投喂12 d后的仔虾(饥饿时间≤12 d)其生化组成恢复并接近正常投喂下的C组, 在Hayward等^[21]的类似研究中取得了与本实验类似的结果。

3.3 饥饿及复投喂后凡纳滨对虾仔虾代谢酶活性的变化

HK、PFK是糖酵解途径主要调控酶之一, 可以有效反映虾体摄入转换糖源的过程, 代谢酶活性增加是水生动物能出现补偿生长的原因之一。糖源被摄取进入肝脏后, 经HK作用磷酸化后作为糖原存储在机体内, 本研究中, 随饥饿时间延长凡纳滨对虾肝脏中HK活性显著下降, 机体糖原含量减少, 糖酵解活动减弱, 表明饥饿后期对虾机体偏向利用蛋白质供能。胰腺中PFK活性下降, 表现为饥饿后对虾肝糖原和肌糖原含量下降。

凡纳滨对虾仔虾复投喂后PFK含量无显著影

响, 这与Lin等^[22]实验结果一致。复投喂4 d后仔虾肝胰腺中HK含量显著升高, S1、S3组显著高于S2组, 复投喂12 d时S3组高于C组, 而王美雪等^[17]的实验表明, 对凡纳滨对虾持续投喂添加葡萄糖、蔗糖、玉米淀粉的饲料其HK含量无显著影响, 有可能是饥饿复投喂的机制导致的酶活性代谢差异, 猜测饥饿会对对虾代谢酶产物造成影响, 具体机制则需通过进一步的实验确定。而且, 复投喂后的HK活性与糖的种类有关, S2组HK活性显著低于其他各组, 从而使蔗糖吸收的速率下降, 避免瞬时的吸收高峰诱导转化为脂肪, 更容易转变为糖原贮存在肝胰腺中。

LPS是具有多种催化能力的酶, 饥饿后对虾肝胰腺中脂肪被动用, 表现为肝脏中脂肪代谢酶先显著下降, 但饥饿4、12 d的LPS活性却高于复投喂4 d, 这说明饥饿状态下仔虾以低能量状态维持机体的基本代谢, 肝脏中脂肪供能时伴随脂类代谢酶的活跃。复投喂后仔虾肝脏内脂肪累积, 粗脂肪含量显著升高, 脂肪代谢活动减弱, 即出现复投喂4 d各实验组脂肪酶活性低于饥饿组的现象, 这与Sánchez-Paz等^[23]研究结果一致。复投喂12 d后S1组LPS活性显著低于S2、S3, 但全虾脂肪含量高于S2和S3组, 说明糖源种类可能会影响脂肪合成酶活性, S1组的葡萄糖被吸收速率较快, 易累积脂肪, 减弱代谢酶活性, 造成生长效率低于其他组。

谷氨酰胺可控制氮代谢影响蛋白质效率, 饥饿后仔虾体内GS含量显著下降, 体内氨基酸合成蛋白质能力减弱, 表现为全虾粗蛋白含量下降, 侧面说明饥饿前期凡纳滨对虾仔虾对蛋白质的利用较少, 起到维持生命的目的。复投喂后GS升高但无显著差异。

4 结论

综上所述, 饥饿12 d的凡纳滨对虾仔虾出现了部分补偿生长现象, 复投喂添加玉米淀粉的饲料后对虾生长效果最好, 葡萄糖易在仔虾肝脏累积脂肪。饥饿12 d以上的凡纳滨对虾仔虾肝脏对营养物质缺乏造成的危害的机理分析有待进一步研究。

参考文献:

[1] 谢小军, 邓利, 张波. 饥饿对鱼类生理生态学影响的研究进展[J]. 水生生物学报, 1998, 22(2): 181-188.

Xie X J, Deng L, Zhang B. Advances and studies on ecophysiological effects of starvation on fish[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1998, 22(2): 181-188(in Chinese).

[2] 董学兴, 吕林兰, 黄金田, 等. 饥饿后再投喂对异育银鲫血液生理和非特异性免疫指标的影响[J]. 中国农学通报, 2011, 27(23): 76-79.

Dong X X, Lü L L, Huang J T, et al. Effect of starvation and re-feeding on blood physiological and non-specific immune parameters of *Carassius auratus gibelio*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(23): 76-79(in Chinese).

[3] Wu L X, Dong S L, Wang F, et al. Compensatory growth response following periods of starvation in Chinese shrimp, *Penaeus chinensis* Osbeck[J]. Journal of Shellfish Research, 2000, 19(2): 717-722.

[4] 王军霞, 李志华, 谢松. 饥饿补偿对日本沼虾生长及生化组成的影响[J]. 河北大学学报(自然科学版), 2005, 25(6): 644-649, 679.

Wang J X, Li Z H, Xie S. Effects of starvation on growth and biochemical composition in shrimp *Macrobrachium nipponense*[J]. Journal of Hebei University (Natural Science Edition), 2005, 25(6): 644-649, 679(in Chinese).

[5] 杨其彬, 姜松, 黄建华, 等. 斑节对虾的饥饿试验和补偿生长[J]. 南方水产科学, 2013, 9(5): 25-31.

Yang Q B, Jiang S, Huang J H, et al. The compensatory growth of *Penaeus monodon* after starvation[J]. South China Fisheries Science, 2013, 9(5): 25-31(in Chinese).

[6] Quetin L B, Ross R M, Uchio K. Metabolic characteristics of midwater zooplankton: ammonia excretion, O:N ratios, and the effect of starvation[J]. Marine Biology, 1980, 59(4): 201-209.

[7] 刘璐, 吴立新, 张伟光, 等. 饥饿及再投喂对日本囊对虾糖代谢的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(3): 697-700.

Liu L, Wu L X, Zhang W G, et al. Effects of starvation and re-feeding on carbohydrate metabolism of *Marsupenaeus japonicus*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(3): 697-700(in Chinese).

[8] 于赫男, 林小涛, 许忠能, 等. 凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)继饥饿后恢复生长期间生化组成及能量收支的动态变化[J]. 海洋与湖沼, 2008, 39(2): 124-130.

Yu H N, Lin X T, Xu Z N, et al. Post-Starvation recovery growth of *Litopenaeus vannamei* and variations in biochemical composition and energy budgeting[J].

- Oceanologia et Limnologia Sinica, 2008, 39(2): 124-130(in Chinese).
- [9] 孟庆武, 张秀梅, 张沛东, 等. 饥饿对凡纳滨对虾仔虾摄食行为和消化酶活力的影响[J]. 海洋水产研究, 2006, 27(5): 44-50.
- Meng Q W, Zhang X M, Zhang P D, *et al.* Effects of starvation on feeding behaviour and digestive enzyme activities of *Litopenaeus vannamei* postlarvae[J]. Marine Fisheries Research, 2006, 27(5): 44-50(in Chinese).
- [10] 潘剑雄. 周期性断食-投喂对凡纳滨对虾氮磷收支和环境氮磷负荷的影响[D]. 广州: 暨南大学, 2006.
- Pan J X. The effects of periodic starvation on nitrogen and phosphorus budgets of *Litopenaeus vannamei* and environmental N&P loading[D]. Guangzhou: Jinan University, 2006(in Chinese).
- [11] Whyte J N C, Englar J R, Carswell B L, *et al.* Influence of starvation and subsequent feeding on body composition and energy reserves in the prawn *Pandalus platyceros*[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1986, 43(6): 1142-1148.
- [12] Kim M K, Lovell R T. Effect of restricted feeding regimens on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in ponds[J]. Aquaculture, 1995, 135(4): 285-293.
- [13] 翁幼竹, 李少菁, 王桂忠. 饥饿对锯缘青蟹幼体生化组成的影响[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2002, 41(1): 84-88.
- Weng Y Z, Li S J, Wang G Z. Effect of starvation on the biochemical composition of *Scylla serrata* larvae[J]. Journal of Xiamen University (Natural Science Edition), 2002, 41(1): 84-88(in Chinese).
- [14] Barclay M C, Dall W, Smith D M. Changes in lipid and protein during starvation and the moulting cycle in the tiger prawn, *Penaeus esculentus* Haswell[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1983, 68(3): 229-244.
- [15] 王沛宾, 林学群. 饥饿和恢复投喂对红鳍笛鲷生化组成的影响[J]. 水产科学, 2005, 24(12): 10-13.
- Wang P B, Lin X Q. Effects of starvation and refeeding on biochemical composition of crimson snapper *Lutjanus erythropterus*[J]. Fisheries Science, 2005, 24(12): 10-13(in Chinese).
- [16] 温小波, 陈立侨, 艾春香, 等. 中华绒螯蟹幼蟹饥饿代谢研究[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(5): 443-446.
- Wen X B, Chen L Q, Ai C X, *et al.* Study on starvation metabolism in juvenile Chinese mitten-handed crab (*Eriocheir sinensis*)[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2001, 7(5): 443-446(in Chinese).
- [17] 王美雪, 郭冉, 夏辉, 等. 七种不同结构糖源对凡纳滨对虾三大营养物质代谢的影响[J]. 水产学报, 2016, 40(4): 626-633.
- Wang M X, Guo R, Xia H, *et al.* Effects of seven kinds of carbohydrate structure on the metabolism of *Litopenaeus vannamei*[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(4): 626-633(in Chinese).
- [18] Beardall C H, Johnston I A. The ultrastructure of myotomal muscles of the saithe *Pollachius virens* L. following starvation and refeeding[J]. European Journal of Cell Biology, 1985, 39: 105-111.
- [19] 高露蛟, 陈立侨, 赵晓勤, 等. 施氏鲟幼鱼的饥饿和补偿生长研究——对消化器官结构和酶活性的影响[J]. 中国水产科学, 2004, 11(5): 413-419.
- Gao L J, Chen L Q, Zhao X Q, *et al.* Starvation and compensatory growth of *Acipenser schrenckii* juveniles-effects on digestive organs structure and digestive enzymes activity[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2004, 11(5): 413-419(in Chinese).
- [20] Rosas C, Cuzon G, Gaxiola G, *et al.* An energetic and conceptual model of the physiological role of dietary carbohydrates and salinity on *Litopenaeus vannamei* juveniles[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2002, 268(1): 47-67.
- [21] Hayward R S, Noltie D B, Wang N. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 1997, 126(2): 316-322.
- [22] Lin J H, Shiau S Y. Hepatic enzyme adaptation to different dietary carbohydrates in juvenile tilapia *Oreochromis niloticus*×*O. aureus*[J]. Fish Physiology and Biochemistry, 1995, 14(2): 165-170.
- [23] Sánchez-Paz A, García-Carreño F, Hernández-López J, *et al.* Effect of short-term starvation on hepatopancreas and plasma energy reserves of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2007, 340(2): 184-193.

Effects of three kinds of carbohydrate sources on nutrient metabolism in *Litopenaeus vannamei* postlarvae during starvation and compensatory growth

YANG Pinxian¹, GUO Ran^{1*}, LI Xuehe¹, ZHANG Yu¹, XIA Hui¹,
JIA Gaowang¹, LIU Xiaochen², LU Jingjing¹

(1. Ocean College of Hebei Agricultural University, Qinhuangdao 066000, China;

2. Qinhuangdao Agricultural Bureau, Qinhuangdao 066000, China)

Abstract: The present study investigated the effect of two states (hunger and refeeding) on the growth performance, body composition and related metabolism of *Litopenaeus vannamei*. There were 5 treatments in the experiment, which were starvation group (S0), control group (C), experimental group named S1, S2 and S3 (sugar sources: glucose, sucrose, cornstarch, respectively), while the juvenile *L. vannamei* (1.84±0.23) g continue to feed for 12 days after 12 days of starvation. The results showed that starvation affected body composition of juvenile *L. vannamei* postlarvae and related enzymes [lipase (LPS), phosphofructokinase (PFK), hexokinase (HK), glutamine synthetase (GS)] significantly; shrimp liver and muscle glycogen were repeated movements, after 8 d starvation glycogen dropped to the lowest value, muscle glycogen decreased significantly after a brief rebound. The weight gain in S3 group was the highest after refeeding 4 days, the experimental groups were lower than the C group significantly and it was not significant among the experimental groups. The liver glycogen, muscle glycogen content in S1 was significantly lower, The activity of LPS and HK increased greatly during the early days of refeeding, and there was no significant difference in the content of LPS and PFK between the experimental groups. After refeeding 12 days, the activity of LPS and HK in S3 was significantly higher the other experimental groups; there was no significant different between GS and PFK content in experimental groups. The study showed that the glycogen and fat were first used for energy supply during the starvation of *L. vannamei*, and the refeeding was partly compensated for growth, and the effect of corn starch sugar source feed was the best.

Key words: *Litopenaeus vannamei*; starvation; refeeding; carbohydrate

Corresponding author: GUO Ran. E-mail: toguoran@163.com

Funding projects: Hebei Agricultural University Talent Revitalization Program (1081005)