

水生龟鳖类糖代谢的研究进展

刘海燕 杨振才*

(河北师范大学生命科学学院, 石家庄 050024)

摘要: 水生龟鳖类是一种以摄食动物性蛋白质饲料为主的爬行动物, 对糖的利用能力不高。本文综述了水生龟鳖类对糖的利用能力、糖代谢模式及调控机制的研究现状, 并结合哺乳动物和鱼类的糖代谢机制比较其中的联系与区别, 提出水生龟鳖类糖代谢研究中存在的问题及今后的研究方向。

关键词: 水生龟鳖类; 糖需求量; 糖代谢模式; 调控机制

中图分类号: S963

文献标识码: A

文章编号: 1006-267X(2013)02-0263-05

龟鳖类是爬行动物的一个特化类群, 隶属于爬行纲(Reptilia)龟鳖目(Testudiformes)。龟鳖入药在中国有着悠久的历史, 《本草纲目》中就有详细记载, 同时龟鳖类营养丰富, 具有很高的营养价值, 其中的一些品种如中华鳖(*Pelodiscus sinensis*)和乌龟(*Chinemys reevesii*)现已成为我国重要的水产特种经济动物。有关水生龟鳖类蛋白质营养需求的研究已经有一些报道^[1-2], 与大多数肉食性鱼类一样, 水生龟鳖饲料中的蛋白质含量较高, 尤其对鱼粉的依赖性很大。然而, 目前鱼粉资源的短缺及价格的飙升成为限制龟鳖类养殖业可持续发展的瓶颈^[3]。糖类有节约蛋白质的作用, 同时具有资源丰富且价格低廉的优势, 提高龟鳖类对糖类的利用可以减少龟鳖饲料对鱼粉的依赖。糖代谢居于动物体内能量代谢之首, 三大营养物质通过糖代谢紧密联系, 源源不断地为动物提供生长、发育及繁殖所必需的能量。本文拟就水生龟鳖类对糖的利用能力、糖代谢模式及调控机制的研究现状进行综述, 以期为进一步深入研究水生龟鳖类对糖的利用提供参考。

1 水生龟鳖类对糖的利用能力

1.1 水生龟鳖类对糖的需求量

在水生龟鳖类对糖需求量的研究上, 以中华

鳖和乌龟的研究较多。孙鹤田等^[4]试验表明, 稚鳖饲料中糖的适宜含量为 20% ~ 25%, 每 100 g 鳖重日需要糖 0.53 ~ 0.56 g。包吉墅等^[5]以糊精为糖源的试验结果表明, 稚鳖(15 ~ 30 g)饲料总糖适宜含量为 21% ~ 28%, 每 100 g 鳖重日需要糖 0.32 ~ 0.43 g, 最佳生长的饲料含糖量(糊精)为 29.0% ~ 29.5%。涂滂等^[6]在中华鳖摄食含不同可消化糖类的饲料研究中发现, 中华鳖的饲料系数与饲料中可消化糖类含量之间呈一元二次方程关系, 由此计算获得饲料中可消化糖类的最适含量为 21.6%。卞伟等^[7]报道, 饲料粗纤维含量控制在 4% 以下, 乌龟以 α -淀粉作为饲料的糖源, 增重率在添加量为 20% 时最高, 饲料效率在添加量为 30% 时最高, 其适宜含量为 22.37% ~ 25.28%。由此看来, 中华鳖和乌龟配合饲料中糖含量不应超过 30%, 这与大多数肉食性鱼类对糖的需求量相近。在食性上, 龟鳖类特别是水生龟鳖类多为杂食偏肉食性, 少部分陆生龟鳖类为植食性, 因此在营养利用特点上水生龟鳖类以摄食动物性蛋白质饲料为主。然而, 在配合饲料中适当提高糖的含量可提高水生龟鳖类的蛋白质效率, 降低饲料价格, 同其他水产动物一样, 起到节约蛋白质的作用^[8]。彭福峰^[9]报道, 在乌龟饲料

收稿日期: 2012-09-29

基金项目: 国家自然科学基金(31272315)

作者简介: 刘海燕(1971—), 女, 河北石家庄人, 博士, 副教授, 主要从事水生动物营养与饲料学研究。E-mail: liuhaiyan@hebtu.edu.cn

* 通讯作者: 杨振才, 博士生导师, 教授, E-mail: zcyang@hebtu.edu.cn

中添加 20% ~ 25% 的 α -淀粉能提高饲料蛋白质的利用率。此外,水生龟鳖类对不同糖源的利用能力存在较大差异,乌龟对熟淀粉的利用能力要高于生淀粉^[10]。

1.2 水生龟鳖类对糖的消化吸收及代谢能力

水生龟鳖类对糖的利用体现在对糖的消化吸收及代谢 2 个方面。同其他动物一样,水生龟鳖类消化器官中存在着分解大分子糖类的消化酶。龙良启等^[11]研究了幼鳖的淀粉酶在消化组织中的分布特点,发现淀粉酶活性大小分布如下:胰 > 十二指肠 > 胃 > 回肠及结肠 > 直肠。但是,沈美芳等^[12]在对中华鳖的消化能力进行研究时发现,中华鳖对饲料中糖的消化能力远不如脂肪和蛋白质高,消化率大约为 65.30%。在饲料中添加寡糖和糖萜素可以显著提高中华鳖胰脏和后肠组织中淀粉酶的活性^[13],在饲料中添加枯草芽孢杆菌也可以提高中华鳖肠道组织中淀粉酶的活性^[14]。王珺^[15]在对中华鳖蛋白质需求量进行研究时发现,随着饲料中蛋白质含量降低且糖含量由 20.83% 增加到 38.80% 后,糖的消化率并没有降低,然而中华鳖能量收支中的代谢能部分却显著地从 66.2% 增加到 71.3%。因此,水生龟鳖类在能量利用上以蛋白质和脂肪为主,对糖的利用程度不高。究其原因,一方面,相对于饲料中的蛋白质和脂肪,水生龟鳖类对糖的消化吸收能力较弱;另一方面,水生龟鳖类在代谢水平上对糖类的能量利用效率不高。因此,有必要对水生龟鳖类的糖代谢过程进行深入研究。

2 水生龟鳖类的糖代谢过程

2.1 水生龟鳖类的糖代谢模式

关于糖代谢的研究,在哺乳动物上已经有了较为系统的研究结果。糖以糖原的形式储存在肝脏与肌肉等组织中,以葡萄糖的形式存在于血液中,被运输到身体的各个组织器官分解供能。在代谢途径上,葡萄糖与糖原分别在糖原合成酶与糖原磷酸化酶作用下进行着糖原的合成与分解,以维持血糖浓度的相对恒定;葡萄糖在限速酶——己糖激酶(HK)、葡萄糖激酶(GK)、6-磷酸果糖激酶(PFK)和丙酮酸羧激酶(PK)的作用下进行着糖酵解,用于分解供能。此外,还存在着糖异生作用,糖异生途径中的限速酶主要有丙酮

酸羧化酶(PEPCase)、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(PEPCK)、果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)、葡萄糖-6-磷酸酶(G6Pase)。正常摄食情况下,除少数肉食性凶猛动物外,大部分哺乳动物的食物结构中以碳水化合物为主,糖酵解作用较强,而糖异生作用较弱,能充分利用食物中的糖类。而鱼类与哺乳动物的糖代谢机制存在很大差别,鱼类所需食物中的蛋白质和脂肪含量较高,不能有效利用食物中的糖类。其原因可能在于鱼类对糖酵解途径和糖异生途径的调控机制不平衡,缺乏对糖异生作用的有效调控^[16],当有充足的外源葡萄糖存在时,鱼类无法有效抑制糖异生途径的限速酶,仍能维持活跃的糖异生作用,存在着“无效底物循环”,糖类的利用效率受到影响^[17]。在水生龟鳖类动物体内同样检测到了这些糖酵解和糖异生的关键酶类^[18-19],但各种糖代谢途径的作用与能力的大小尚不清楚,在糖的利用能力上,水生龟鳖类与肉食性鱼类相同,是否也存在着与肉食性鱼类相同,而与哺乳动物相反的糖酵解与糖异生作用特点有待进一步地探讨。

2.2 血糖对于龟鳖类的意义

所有糖类都需要在体内转化成葡萄糖才能进入能量代谢,因此维持血糖水平的稳定性才能保证各组织和器官的需要。然而,不同脊椎动物的血糖水平存在很大差异,Polakof 等^[20]比较了鱼类、两栖动物、爬行动物、鸟类及哺乳动物的血糖水平,发现恒温动物的血糖水平高于变温动物(图 1),这与恒温动物具有较高的代谢率与能量需求相适应。而在恒温动物中,鸟类的血糖水平是哺乳动物的 2 倍,分析其原因认为是鸟类的代谢率高于哺乳动物,在糖代谢的调节中鸟类对胰岛素的敏感性很低^[20]。而在变温动物中,爬行动物的血糖水平最高,是两栖动物的 2 倍,其中的原因尚未探明,是不是也有着相同的胰岛素不敏感机制还有待进一步的试验验证。甚至,龟鳖类在冬季低温饥饿时血糖水平远高于正常水平,对于龟鳖类,高血糖水平的另一个功能还被认为是一种抗冻剂以抵抗低温的伤害^[21]。由此看来,血糖对于龟鳖类的意义不只是简单的一种代谢能源,维持血糖稳定的糖代谢调控机制存在着与其他动物的不同之处。

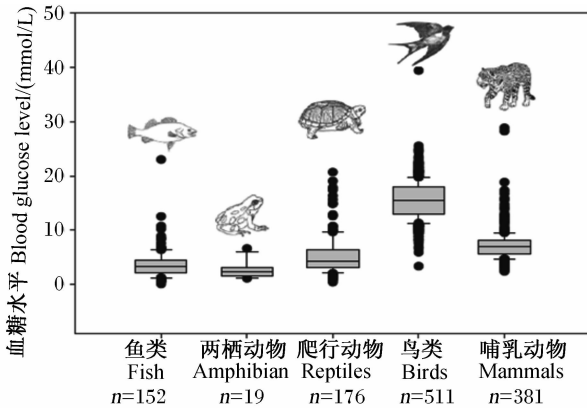


图1 不同脊椎动物的血糖水平

Fig. 1 Blood glucose level in different vertebrata^[20]

2.3 水生龟鳖类的糖代谢调控机制

在代谢调控上,哺乳动物的血糖水平受胰岛素和胰高血糖素调节保持在稳定的水平。胰岛素能增强细胞对葡萄糖的摄取利用,是哺乳动物机体内唯一降低血糖的激素。胰岛中的葡萄糖转运蛋白2 (GLUT2)与葡萄糖激酶共同形成葡萄糖感受器,当血糖水平升高时葡萄糖转运蛋白2对葡萄糖的转运也随之增加,继而刺激胰岛素释放,降低血糖水平。胰高血糖素的作用与胰岛素相反,具有很强的促进糖原分解和糖异生作用,使血糖水平明显升高^[16]。然而,鱼类的糖代谢研究结果表明,在有充足的外源葡萄糖存在的情况下,鱼类仍能维持活跃的糖异生作用的原因之一是体内胰岛素的分泌不足,不能有效地调节血糖水平和体内的代谢途径,造成血糖水平持续偏高,但胰岛素分泌不足的原因至今尚未探明^[22-23]。

目前有关爬行动物糖代谢调控机制的研究虽然较少,但已有的研究结果表明,与哺乳动物和鱼类相同,爬行动物的血糖水平同样受胰岛素和胰高血糖素的影响。研究表明,将胰腺去除后,爬行动物的血糖内稳态失衡,出现血糖水平显著升高^[24];每天给锦龟 (*Chrysemys dorsignii*) 口服 100 $\mu\text{g}/\text{kg}$ 胰高血糖素,30 d 后出现高血糖^[25];而当锦龟受到外源胰岛素处理时,肝糖原的合成速度以及体内葡萄糖的转运速度同时加快,血糖水平降低^[26]。尽管爬行动物正常生理状态下的血糖水平低于哺乳动物,但经胰岛素刺激后产生的血糖阈值却显著高于哺乳动物^[27]。恒温动物中,鸟类的血糖水平是哺乳动物的2倍,糖代谢调节中表现出了极低的胰岛素/胰高血糖素比例^[20],甚至

在鸡的胰腺中就没有刺激胰岛素释放的葡萄糖感受器葡萄糖转运蛋白2的表达^[28]。陆生爬行动物蜥蜴的血糖水平与胰岛素关系的研究结果也同样表明,蜥蜴对血糖水平的升高并不像哺乳动物所感受的那样敏感,刺激蜥蜴胰岛素开始分泌的血糖水平是哺乳动物的2倍^[27]。水生龟鳖类是否也存在着较低的胰岛素敏感性?还是存在其他更敏感的血糖调控作用?目前还没有相关研究报道,需要试验进一步地验证。

3 饥饿胁迫下水生龟鳖类的糖代谢过程

龟鳖类是世界上最古老的一类爬行动物,历经各个历史时期大的生态变迁而能生存繁衍下来,说明其对各种胁迫有着很强的抗逆性和适应性,对龟鳖类抗逆机理的研究(如耐饥饿、抗低氧)一直以来都是科学家们的兴趣所在^[29]。饥饿胁迫发生时,机体动用的是内源糖,研究饥饿胁迫下水生龟鳖类内源糖代谢的适应变化过程与调控机制有助于很好地理解水生龟鳖类的糖代谢机制。

降低代谢水平、减少能量消耗是大多数脊椎动物应对饥饿胁迫的共同对策^[30],进而在营养代谢及激素调节上诱发出一系列复杂的适应变化,这种适应变化的主要目的是提供葡萄糖给大脑等重要组织器官,以脂肪代谢产物供给身体其他组织能量需要^[31]。如图2所示,在饥饿初期,大部分动物包括哺乳动物首先动用机体贮存的糖原,通过糖原分解提供葡萄糖;当糖原逐渐耗竭时,糖异生作用慢慢加强,分解机体内的脂肪和蛋白质转化成葡萄糖,以保持血糖水平的稳定。当糖异生维持的血糖水平不能保持相对动态平衡时,动物就会失去对饥饿的耐受性,最终会衰竭死亡^[30]。

然而,水生龟鳖类在饥饿发生时却没有表现出与哺乳动物相似的糖原分解与糖异生趋势。尖吻龟经30 d饥饿,血糖水平未发现显著变化,但胰岛素的分泌量却是正常投喂的40%^[32];1.5及30 d的饥饿也并没有显著影响锦龟脑、肝脏和肌肉中糖原的含量^[18];同样,经18~22周的饥饿后巴西红耳龟 (*Pseudemys scripta Elegans*) 肝脏、肾脏、心脏及肌肉中的糖原含量也没有显著变化,此外,5~9、7~14和8~22周的饥饿对巴西红耳龟葡萄糖-6-磷酸酶和果糖-1,6-二磷酸酶这些糖异生代谢酶活性也无显著影响^[19]。由此看来,水生龟鳖类在饥饿胁迫下的糖代谢适应机制与哺乳动

物存在着明显差异,而这种差异可能是龟鳖类比哺乳动物更耐饥饿的一个原因。

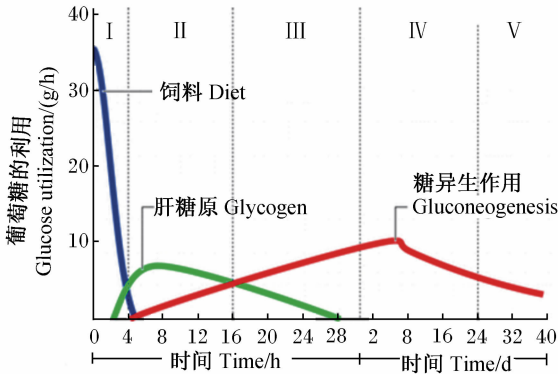


图2 哺乳动物在饥饿下的葡萄糖利用模式

Fig. 2 Glucose utilization model during starvation for mammal^[30]

4 小结

综观水生龟鳖类糖代谢的研究,只有一些生理水平的基础研究数据,如饲料中糖的最适需求量、消化酶活性、血糖水平、肝糖原含量、胰岛素的分泌以及一些代谢酶的测定。而在水生龟鳖类利用内源和外源葡萄糖的代谢模式上、在葡萄糖的感知与调控机制上以及在维持血糖内稳态(glucose homeostasis)的分子机制上的研究则几乎是空白。水生龟鳖类以摄食动物性蛋白质饲料为主,在对糖的利用模式上与鱼类相接近,而区别与哺乳动物。今后应加强水生龟鳖类糖代谢机制的深入研究,找到限制水生龟鳖类利用糖的瓶颈,最终揭示水生龟鳖类糖代谢模式与调控的分子机制。

参考文献:

[1] NUANGSAENG B, BOONYARATAPALIN M. Protein requirement of juvenile soft-shelled turtle *Trionyx sinensis* Wiegmann [J]. *Aquaculture Research*, 2001, 32: 106 - 111.

[2] 杜杰, 孙建义, 卢亚萍. 乌龟的营养价值及营养需要 [J]. *中国饲料*, 2006, 15: 32 - 34.

[3] 华颖, 邵庆均. 中华鳖营养与饲料研究进展 [J]. *饲料工业*, 2011, 32(16): 18 - 22.

[4] 孙鹤田, 轩子群, 王志忠, 等. 中华鳖对蛋白质、脂肪、糖、混合无机盐及氨基酸适宜需要量的研究 [C]//中国水产学会水产动物营养与饲料研究会论文集. 北京: 海洋出版社, 1997: 241 - 249.

[5] 包吉墅, 刘春, 高晓莉, 等. 稚鳖的营养素需要量及饲料最适能量蛋白比 [J]. *水产学报*, 1992, 16(4): 365 - 371.

[6] 涂滂, 黄勇军. 甲鱼配合饲料中蛋白质、脂肪以及醣类适宜含量初探 [J]. *水产科技情报*, 1995, 22(1): 17 - 20.

[7] 卞伟, 王冬武. 淡水龟类的养殖 [M]. 北京: 农村读物出版社, 1999.

[8] 周嗣泉, 宋理平, 陈有光, 等. 鳖用饲料中碳水化合物节约蛋白质的效果 [J]. *中国饲料*, 2000(23): 22 - 23.

[9] 彭福峰. 乌龟配合饲料的配制技术 [J]. *渔业致富指南*, 1999(20): 27 - 28.

[10] 潘凤莲, 吴凡, 周贵谭, 等. 配合饲料中 α -淀粉与生淀粉比例对乌龟生长的影响 [J]. *水利渔业*, 2007, 27(1): 99 - 100.

[11] 龙良启, 白东清, 梁拥军, 等. 幼鳖胃肠胰组织中主要消化酶活性分布 [J]. *动物学杂志*, 1997, 32(6): 23 - 26.

[12] 沈美芳, 陈焕铨. 甲鱼对配合饲料中蛋白质、脂肪、碳水化合物的消化率 [J]. *水产养殖*, 1995(5): 22 - 23.

[13] 肖明松, 王志耕, 孙玉军, 等. 饲料中添加果寡糖和糖萜素对中华鳖消化酶活力的影响 [J]. *中国畜牧兽医*, 2004, 31(2): 10 - 13.

[14] 管越强, 周环, 张磊, 等. 枯草芽孢杆菌对中华鳖生长性能、消化酶活性和血液生化指标的影响 [J]. *动物营养学报*, 2010, 22(1): 235 - 240.

[15] 王珺. 蛋白质含量对中华鳖稚鳖能量收支和氮收支的影响 [D]. 硕士学位论文. 石家庄: 河北师范大学, 2005: 28 - 36.

[16] ENES P, PANSERAT S, KAUSHIK S. Nutritional regulation of hepatic glucose metabolism in fish [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2009, 35: 519 - 539.

[17] FU S J, XIE X J. Nutritional homeostasis in carnivorous southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen): is there a mechanism for increased energy expenditure during carbohydrate overfeeding? [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2004, 139A: 359 - 363.

[18] PARTATA W A, MARQUES M. Effects of fasting and seasonal variations in brain glycogen disposition in the turtle (*Chrysemys dorsignii*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 1994, 107(4): 727 - 730.

[19] PENNEY D, PAPADEMOS K. Effect of starvation on fructose diphosphatase, glucose-6-phosphatase and phosphoglucomutase activities in organs of *Pseudemys*

- scripta Elegans* [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 1975, 50: 137 - 143.
- [20] POLAKOF S, MOMMSEN T P, SOENGAS J L. Glucosensing and glucose homeostasis: from fish to mammals [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2011, 160: 123 - 149.
- [21] COSTANZO J P, LEE R E, ULTSCH G R. Physiological ecology of overwintering in hatchling turtles [J]. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology, 2008, 309A: 297 - 379.
- [22] 付世建, 罗毅平, 谢小军. 南方鲇摄食碳水化合物后的血糖动力学方程 [J]. 西南师范大学学报, 2006, 31 (4): 133 - 137.
- [23] 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.
- [24] PENHOS J C, RAMEY E. Studies on the endocrine pancreas of amphibians and reptiles [J]. American Zoologist, 1973, 13: 667 - 698.
- [25] MARQUES M. Effects of prolonged glucagon administration to turtles (*Chrysemys dorsibignyi*) [J]. General and Comparative Endocrinology, 1967, 9 (1): 102 - 109.
- [26] MACHADO V L A, MARQUES M. Effects of insulin on the glucose-uptake by the thyroid-gland of the turtle *Chrysemys dorsibigni* acclimated to different temperatures [J]. Journal of Experimental Zoology, 1993, 266: 284 - 289.
- [27] RHOTEN W B. Sensitivity of saurian pancreatic islets to glucose [J]. American Journal of Physiology, 1974, 227: 993 - 997.
- [28] SEKI Y, SATO K, KONO T, et al. Broiler chickens (Ross strain) lack insulin-responsive glucose transporter GLUT2 and have GLUT8 cDNA [J]. General and Comparative Endocrinology, 2003, 133: 80 - 87.
- [29] SUN Y, OUYANG Y B, XU L, et al. The carboxyl-terminal domain of inducible Hsp70 protects from ischemic injury *in vivo* and *in vitro* [J]. Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism, 2006, 26 (7): 937 - 950.
- [30] MCCUE M D. Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2010, 156: 1 - 18.
- [31] BROSANAN J T, WATFORD M. Starvation; metabolic changes [J/OL]. Encyclopedia of Life Science, 2004 [2012-09-29]. <http://www.els.net/WileyCDA/ElisArticle/refId-a0000642.html>.
- [32] DA SILVA R S M, MIGLIORTNI R H. Effects of starvation and refeeding on energy-linked metabolic processes in the turtle (*Phrynops hilarii*) [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 1990, 96: 415 - 419.

Research Advances in Carbohydrate Metabolism in Aquatic Turtles

LIU Haiyan YANG Zhencai *

(College of Life Science, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China)

Abstract: Aquatic turtles are a kind of reptile mainly ingesting the animal protein feed, and they have a low ability in utilization of carbohydrate. This review summarizes the recent advances about utilization ability of carbohydrate, carbohydrate metabolism model and regulation mechanism for aquatic turtles, and compares the relation and difference of mammals and fish with turtles in the carbohydrate metabolism mechanism in order to put forward the questions and directions of the carbohydrate metabolism study in aquatic turtles. [*Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2013, 25 (2): 263-267]

Key words: aquatic turtles; carbohydrate requirement; carbohydrate metabolism model; regulation mechanism