

魏广莲,徐钢春,顾若波,等. 饲料中高不饱和脂肪酸对刀鲚幼鱼不同组织中 *FAD* 基因表达的影响[J]. 江苏农业科学,2014,42(7):233-236.

饲料中高不饱和脂肪酸对刀鲚幼鱼不同组织中 *FAD* 基因表达的影响

魏广莲¹, 徐钢春², 顾若波^{1,2}, 杜富宽², 徐 跑^{1,2}

(1. 南京农业大学无锡渔业学院, 江苏无锡 214081;

2. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心/农业部淡水渔业和种质资源利用学科群重点实验室, 江苏无锡 214081)

摘要: 选用初始体质量为(2.78 ± 0.09) g 的刀鲚幼鱼作为研究对象, 随机分为 2 组(每组 3 个重复, 每个重复 500 尾), 分别投喂不添加鱼油(对照组)和添加 4.76% 精制鱼油(HUFA 组)的 2 种配合饲料, 饲养 60 d 后采样。通过荧光定量 PCR 检测 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因在刀鲚幼鱼脑、肝脏、肌肉等不同组织中的表达量。结果显示: 饲料中脂肪含量可以上调 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因在组织中的表达。HUFA 组刀鲚幼鱼 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因在肝脏、心脏中的表达量极显著高于对照组($P < 0.01$), 在鳃中的表达量显著高于对照组($P < 0.05$)。

关键词: 刀鲚; 脂质代谢; 精制鱼油; $\Delta 6$ -脂肪酸去饱和酶; 基因表达; 调控机制

中图分类号: S917 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2014)07-0233-04

人工饲料中的脂肪含量关系到鱼类的营养成分、抗病力、繁殖性能以及肌肉品质。所以, 鱼类饲料中脂肪源、脂肪添加量, 特别是高不饱和脂肪酸 (highly unsaturated fatty acids, HUFA) 添加量成为人们关注的焦点。HUFA 在调控鱼类能量代谢、维持细胞膜结构等方面起重要作用^[1-2]。鱼类特别是海水鱼类的生长发育需要足量的 HUFA, 所以, 鱼类苗种培育中常使用强化 HUFA 的生物饵料, 或者添加含有 HUFA 的人工饲料进行鱼苗培育^[3]。鱼油富含不饱和脂肪酸, 特别是多

不饱和脂肪酸 (EPA、DHA), 所以, 常被作为鱼类饲料优质的脂肪源^[4]。鱼类自身也能合成 HUFA, 其合成能力主要受体内脂肪酸去饱和酶 (fatty acid desaturase, FAD)、延长酶 (fatty acid elongase, FAE) 的限制^[5-6]。 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶 ($\Delta 6$ fatty acid desaturase, FADs6) 可催化不饱和脂肪酸特定位置上的单键形成双键, 在 HUFA 合成过程中起关键限速酶的作用。研究发现, 淡水鱼体内 FAD 表达量升高, 会使 HUFA 合成活性提高^[7]。鱼类的 *FAD* 基因结构功能高度保守且活性位点相同, 但是合成 HUFA 能力差异很大。如军曹鱼 (*Rachycentron canadum*)、虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 等能利用亚油酸或亚麻酸等通过去饱和及延长碳链作用合成 HUFA, 大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*)、斑马鱼 (*Danio rerio*) 合成 HUFA 的能力较弱, 需要外源补充^[8]。鱼类 HUFA 合成途径存在复杂的进化过程。刀鲚 (*Coilia nasus*) 隶属鲱形目鲱科鲱属, 是长江及浅海水域重要的洄游性经济鱼类^[9]。刀鲚以肌肉肥美著称, 营养价值极高。本研究以刀鲚幼鱼为研究对象, 通过投喂添加精制鱼油的饲料, 分析 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶在不同组

收稿日期: 2013-10-23

资助项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费院级专项资金(编号: 2013A0903); 国家科技支撑计划(编号: 2012BAD26B05); 国家公益性行业(农业)科研专项(编号: 201203065); 江苏省水产三新工程重大专项(编号: DZ2012-1)。

作者简介: 魏广莲(1987—), 女, 安徽淮南人, 硕士, 主要从事水产遗传育种和养殖技术研究。E-mail: 593501773@qq.com。

通信作者: 徐 跑, 研究员, 主要从事水产养殖技术研究。E-mail: xup@ffrc.cn。

由于此类化合物水溶性差, 已有多种关于提高丹参酮水溶性并进行制剂改造的研究报道, 石远等制备了注射用丹参酮 II A 包合物, 该制剂通过包合技术制备出丹参酮水溶性注射液, 以提高药物吸收及生物利用度^[5]。目前, 研究团队已完成该制剂的制备工作, 将对其进行质量控制研究。目前, 很多中药新剂型及中药复方制剂都面临着成分复杂、分析难度大、标准品不足的问题。由于丹参酮类化合物标准品只有丹参酮 II A 及隐丹参酮, 本试验也只能对这 2 种成分进行定性鉴别及定量分析, 这 2 种化合物均为治疗奶牛乳房炎的有效成分。本研究运用薄层色谱法定性鉴别注射液中主要丹参酮类化合物, 结果表明供试品与对照品在相同位置出现斑点, 表明方法具有专一性。采用高效液相色谱法测定丹参酮 II A、隐丹参酮的含量, 具有回收率高、分离度好、精密度高、重现性好和阴性无干扰的特点。因此对丹参酮类化合物的定性鉴别及对丹

参酮 II A、隐丹参酮 2 种化合物进行含量测定, 能达到控制丹参酮注射液质量的目的, 可为其质量标准的制定提供依据。

参考文献:

- [1] 强 喆, 李晓明, 梁剑平. 丹参酮包合物体外抑菌活性研究[J]. 西北农业学报, 2013, 22(5): 196-203.
- [2] 中国药典委员会. 中华人民共和国药典 2010 版[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2010.
- [3] 王胜义, 齐志明, 刘治岐, 等. 黄白口服液的质量控制研究[J]. 中国畜牧兽医, 2011(12): 226-231.
- [4] 陈向荣, 陆京伯, 石汉平. 丹参的药理作用研究新进展[J]. 中国医院药学杂志, 2001, 21(1): 44-45.
- [5] 石 远, 石 惠, 姜同英, 等. 注射用丹参酮 II A 包合物的制备及性质考察[J]. 沈阳药科大学学报, 2008(10): 765-771.

织中的表达情况,进一步了解刀鲚体内 HUFA 合成及调控机理机制,以期为探讨刀鲚脂质代谢提供依据。

1 材料与与方法

1.1 饲料

以养殖场常用的 1 种干粉饲料进行试验,主要原料为鱼

粉、淀粉、鱼汁粉、酵母、膨化大豆等,粗蛋白水平固定在 24% 左右。HUFA 组添加精制鱼油(无锡市迅达海洋生物制品有限公司)组成见表 1。饲料按粉状配合饲料:水分质量比为 3:2 均匀混合,经 16 目筛网过滤,制成软颗粒饲料^[10]。使用前测定 2 组饲料的主要营养成分、脂肪酸组成(表 1、表 2、表 3)。

表 1 基础饲料组成(以湿重样为基础)

组别	鱼油 (%)	鱼粉 (%)	淀粉 (%)	鱼汁粉 (%)	酵母 (%)	膨化大豆 (%)	矿物质 (%)	复合维生素 (%)	其他 (%)
对照		36	13.2	1.2	3.6	3	2.4	0.42	0.18
HUFA 组	4.76	36	13.2	1.2	3.6	3	2.4	0.42	0.18

表 2 基础饲料营养水平(以湿重样为基础)

组别	干物质 (%)	粗灰分 (%)	粗蛋白质 (%)	粗脂肪 (%)
对照	53.49	12.04	24.51	7.86
HUFA 组	52.10	11.21	23.26	11.32

1.2 试验用鱼及养殖试验

试验用鱼于 2012 年 9 月 4 日采捕于长江靖江段,初均重(2.78 ± 0.09) g,随机分配到 6 个水泥池中,每个水泥池 500 尾,随机分为 2 组,每组 3 次重复。幼鱼饲养在淡水渔业研究中心宜兴基地室内循环水水泥池(700 cm × 435 cm × 120 cm)内,水温(22.5 ± 1.50) °C,溶氧量 ≥ 6.0 mg/L,盐度 0.45 ~

表 3 试验饲料的脂肪酸组成

组别	C14:0	C15:0	C16:0	C18:0	C20:0	C21:0	C22:0
对照	4.64	0.35	22.58	5.23	0.28	0.35	0.21
HUFA 组	1.90	0.15	10.75	4.06	0.23	0.18	0.14
鱼油	0.06		2.15	3.01	0.17	0.07	0.08
组别	ΣSFA	C16:1	C18:n-9	C20:1	C22:1	ΣMUFA	C18:2
对照	33.63	5.92	18.40	1.48	0.26	26.06	8.82
HUFA 组	17.40	2.97	18.38	1.86	0.22	23.42	5.04
鱼油	5.54	0.80	14.20	1.57	0.17	16.74	1.61
组别	C18:3n-6	C18:3n-3	C20:2	C20:3n-6	C20:3n-3	C20:4n-6	C20:4n-3
对照	1.56	1.76				-	0.50
HUFA 组	2.7	0.87	0.38	0.22		1.71	1.09
鱼油	3.82	0.79	0.39	0.27	1.90	0.06	1.42
组别	C20:5n-3	C22:6n-3	ΣPUFA	Σn-3	Σn-6	Σn-6/n-3	EPA + DHA
对照	11.49	9.83	33.95	23.57	1.56	0.067	21.31
HUFA 组	25.02	15.84	52.88	42.82	4.64	0.108	40.86
鱼油	60.62	60.62	60.62	60.62	60.62	60.620	60.62

0.60。试验前驯化 20 d,每天分别于 08:00、14:00 各投喂 1 次饲料,饲养期 60 d。饲养结束后 2 组刀鲚幼鱼的存活率均达 96%。

1.3 不同组织中 *Fads6* 基因 RT-PCR 测定

根据已分离出的刀鲚幼鱼 *FADS6* 基因 cDNA 全序列(另文撰写),设计荧光定量引物:F1:5' - GCAGACCCAGCCTGTGGAGTATG - 3'; R1:5' - CATCGACC AGGCCATGTCCAC - 3'。以 β -actin 为内参基因,设计引物为: β -actin F2:5' - AACGGATCCGGTATGTGCAAAAGC - 3'; β -actin R2:5' - GGGT-CAGGATACCTCTCTTGC TCTG - 3'。所有引物均由上海生物工程(大连)有限公司合成,扩增的片段为 100 ~ 150 bp。

每组随机取 9 尾鱼(每个池塘 3 尾),分别取肝脏、肌肉、脑、心脏、中肾、肠、鳃等组织,每 3 尾合并为 1 个测定样本,每组 3 个测定样本。按照试剂盒(宝生物工程(大连)有限公司)使用说明提取总 RNA。用紫外-可见分光光度计测定

RNA 的 *D* 值、浓度。计算 $D_{260\text{nm}}/D_{280\text{nm}}$ 的比值,一般为 1.8 ~ 2.0。使用 RNA PCR Kit (AMV) Ver. 3.0 试剂盒进行反转录合成 cDNA。使用 SYBR Premix Ex Taq™ II RT-PCR 试剂盒(宝生物工程(大连)有限公司)进行荧光定量试验。反应体系:SYBR® Premix Ex Taq II (Tli RNaseH Plus) 10.0 μL, PCR 正向 Primer (10 μmol/L) 0.8 μL, PCR 反向 Primer (10 μmol/L) 0.8 μL, ROX Reference Dye II (50 ×) 0.4 μL, cDNA 模板 2.0 μL, ddH₂O 6.0 μL,共计 20 μL。反应在 ABI 7500 PCR 仪上进行,反应条件为:95 °C 3 min,40 个循环;95 °C 10 s,62 °C 34 s,72 °C 15 s。先用肝脏样品进行试验,检测基因的溶解曲线、扩增曲线,对产物割胶测序,以验证是否为基因特异性产物。不同组织的每个样本做 3 次重复,以不加模板的 PCR 反应样品作为阴性对照。运用 2^{-ΔΔC_t} 方法^[11] 计算基因表达量,数据以平均相对表达量表示。

2 结果与分析

实时荧光定量分析 2 组刀鲚 *FADs6* 基因在脑 (Brain, B)、心脏 (Heart, H)、肾脏 (Kidney, K)、肝脏 (Liver, L)、鳃 (Gill, G)、肠 (Intestine, I)、肌肉 (Muscle, M) 中的相对表达情况 (图 1)。结果表明,刀鲚幼鱼 *FADs6* 基因在脑、肝脏中高表达,在鳃、肠组织中的表达量相对较高,在肾脏、心脏、肌肉组织中低表达。对照组刀鲚幼鱼组织器官 *FADs6* 基因的表达量由高到低分别是脑 > 肝脏 > 鳃 > 肠 > 肾脏 > 心脏 > 肌肉, HUFA 组刀鲚幼鱼组织器官中 *FADs6* 基因的表达量由高到低分别是肝脏 > 鳃 > 脑 > 肠 > 肾脏 > 心脏 > 肌肉。HUFA 组刀鲚 *FADs6* 基因在肝脏、心脏中的表达量极显著高于对照组 ($P < 0.01$), HUFA 组刀鲚 *FADs6* 基因在鳃中的表达量显著高于对照组 ($P < 0.05$) (图 2)。由图 3 可知,随着饲料中 HUFA 含量的升高, *FADs6* 基因表达量升高最快的是肝脏,其次是心脏、肌肉、鳃,肾脏表达量呈下降趋势。

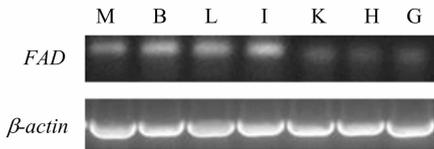


图1 刀鲚不同组织 *FADs6* 基因荧光定量RT-PCR电泳图

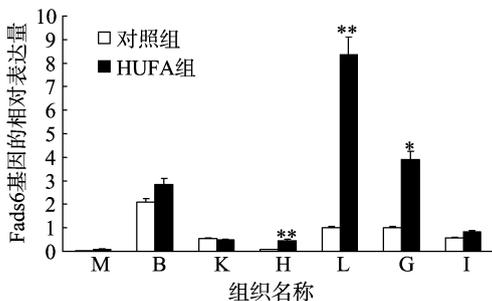


图2 2组刀鲚幼鱼的 *FADs6* 基因在不同组织中的表达情况

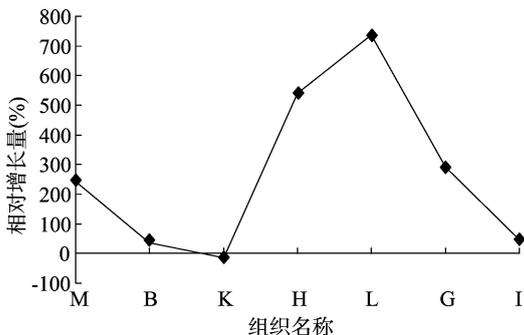


图3 *FADs6* 基因在不同组织中表达量的相对增长量

3 结论与讨论

3.1 *FADs6* 基因在刀鲚幼鱼不同组织中的功能

$\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因在鱼类不同组织中的表达量可能与鱼类自身合成 HUFA 的能力有关。其在脑中的表达较高表明 HUFA 对幼鱼的神经组织发育有重要作用。研究发现,

$\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶在大鼠皮质神经元细胞内的表达对大鼠皮质神经元具有保护作用,能起到抗神经性退化的效果^[12]。由于幼鱼处于生长发育的关键阶段,代谢旺盛,脑中需要合成或摄取大量 HUFA 以维持其正常的功能及代谢。如 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因在大西洋鲑鱼 (*Gadus morhua*) 脑中高表达,其次是肝、肾、肠^[13]。研究发现, $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因在虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 脑、肝、肠等组织中表达量较高^[14]。然而,海鲈 $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶在心脏中表达水平最高,其次是脑、肾、肝脏^[15]。这可能是因为心脏是重要的神经肌运动器官,并维护 n-3 LC PUFA 运动神经元。此外, $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因表达可能与不同组织器官的相关营养因子含量有关。有学者认为, *FADs6* 基因在肝脏中的高表达与脂肪酸合成与分解调控主要场所是肝脏有关,在肠道的高表达与摄食后肠道中的饲料脂肪酸类型、含量有关^[16]。本试验中, $\Delta 6$ 脂肪酸去饱和酶基因在刀鲚幼鱼的肝脏、脑、鳃中高表达。 *FADs6* 基因在肝脏中高表达是因为肝脏在脂肪代谢调节中起着非常重要的作用。刀鲚反应迅速、行动敏捷、运动能力强,这可能与刀鲚大脑有丰富的神经管有关。幼鱼的神经组织发育需要摄取大量的 HUFA 以维持其正常的功能及代谢,这可能是刀鲚脑中 *FADs6* 基因高表达的原因。笔者先前对长江刀鲚幼鱼的研究发现(另文撰写), *FADs6* 基因在鳃中表达量是 7 种组织中最低的;在本试验中, *FADs6* 基因在鳃中表达量上调,可能受到饲料脂肪水平的影响。

3.2 饲料中 HUFA 对不同组织中 *FAD* 基因表达的影响

本试验中, HUFA 组除了肾脏外其他组织 *FADs6* 基因表达量均较对照上升,说明刀鲚幼鱼组织器官 *FADs6* 基因表达量与饲料脂肪含量有一定的相关性。研究表明,饲料中脂肪水平越高,脂肪代谢相关酶的活性越高。郑珂珂等发现,饲料中高脂肪可以诱导瓦氏黄颡鱼 (*Pelteobagrus vachelli*) 肝脏脂蛋白脂肪酶 (*Lipoprotein lipase*, LPL) 基因表达^[17]。然而,脂肪合成相关酶的活性却随着饲料中脂肪水平的升高而降低。王爱民等对吉富罗非鱼 (GIFT, *Oreochromis niloticus*) 脂肪酸合成酶 (fatty acid synthase, FAS) 基因研究发现,饲料脂肪水平能够抑制 FAS mRNA 表达,脂肪水平越高则抑制作用越明显^[18]。马晶晶等报道,饲料较高水平的 n-3HUFA 导致黑鯛脂肪酸合成酶活性显著下降 ($P < 0.05$)^[19]。本试验中, *FADs6* 基因的表达水平随着饲料中脂肪含量升高呈现上升趋势,表明 *FADs6* 基因能促进脂肪代谢。动物脂肪代谢与 HUFA 合成的场所有所不同,鸡、鸟等禽类主要是通过肝脏来进行脂肪代谢合成,鼠、兔等啮齿动物脂肪代谢主要场所是肝脏、肌肉,河蟹肌肉中脂肪酸合成酶活性普遍高于肝胰腺、卵巢,表明肌肉是河蟹合成脂肪的主要场所,鱼类合成脂肪酸的主要场所在肝脏^[20-23]。本试验表明,刀鲚幼鱼肝脏中 *FADs6* 基因的表达丰度比肌肉中较高,进一步说明肝脏是鱼类合成 HUFA 的主要场所。刀鲚幼鱼脑、心脏中 *FADs6* 基因高表达的原因有待进一步研究。淡水鱼脂肪酸转化能力具有组织特异性,有些器官脂肪酸含量受饲料影响较小,有些组织脂肪酸含量受饲料影响较大。本试验表明,随着饲料中脂肪水平的升高, *FADs6* 基因表达量升高最快的是肝脏,这与肝脏是脂肪酸合成的场所有关。当饲料提供较多外源脂肪时,机体需要大量的酶参与脂肪的分解、消化、吸收,需要大量 FAD 酶参与

HUFA 合成。其次, *FADS6* 基因表达量升高较快是心脏, 心脏是鱼类血液输送的枢纽, HUFA 特别是二十碳五烯酸 (eicosapentaenoic acid, EPA)、二十二碳六烯酸 (docosahexaenoic acids, DHA), 在维持细胞膜结构与功能、信号转导、能量代谢等生命活动中发挥着重要的作用。HUFA 是衡量鱼肉品质的重要指标。刀鲚肉质细嫩、味道鲜美、营养丰富, 与其肌肉中丰富的脂肪酸种类及含量有关^[24]。刀鲚幼鱼肌肉中共测出 21 种脂肪酸, 可见脂肪酸种类之丰富^[31]。鱼类的鳃由外胚层形成, 不仅有呼吸作用还具有排泄作用。综上所述, 适当提高饲料中脂肪含量, 可以诱导 *FAD* 基因的高表达, 可能会提高 HUFA 的合成能力, 促进脂肪代谢水平。

参考文献:

- [1] Ribeiro L, Zambonino - infante J L, Cahu C, et al. Development of digestive enzymes in larvae of *Sole senegalensis* [J]. *Aquaculture*, 1999, 179(1): 465 - 473.
- [2] Grisdale - Helland B, Ruyter B, Rosenlund G, et al. Influence of high contents of dietary soybean oil on growth, feed utilization, tissue fatty acid composition, heart histology and standard oxygen consumption of Atlantic salmon (*Salmo salar*) raised at two temperatures [J]. *Aquaculture*, 2002, 207(3/4): 311 - 329.
- [3] 梁旭方. 日本鳗鲡人工育苗及仔鱼饲料研究 [J]. *水产科学*, 2005, 24(4): 24 - 26.
- [4] 周继术, 吉红, 王建华, 等. 鱼油对鲤生长及脂质代谢的影响 [J]. *中国海洋大学学报: 自然科学版*, 2008, 38(2): 275 - 280.
- [5] Zheng X, Seiliez I, Hastings N, et al. Characterization and comparison of fatty acyl Delta6 desaturase cDNAs from freshwater and marine teleost fish species [J]. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*, 2004, 139(2): 269 - 279.
- [6] Francis D S, Peters D J, Turchini G M. Apparent *in vivo* Δ -6 desaturase activity, efficiency, and affinity are affected by total dietary C₁₈ PUFA in the freshwater fish Murray cod [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57(10): 4381 - 4390.
- [7] Hastings N, Agaba M K, Tocher D R, et al. Molecular cloning and functional characterization of fatty acyl desaturase and elongase cDNAs involved in the production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids from alpha - linolenic acid in Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Mar Biotechnol*, 2005, 6(5): 463 - 474.
- [8] Jaya - Ram A, Kuah M K, Lim P S, et al. Influence of dietary HUFA levels on reproductive performance, tissue fatty acid profile and desaturase and elongase mRNAs expression in female zebrafish *Danio rerio* [J]. *Aquaculture*, 2008, 277(3/4): 275 - 281.
- [9] 魏广莲, 徐钢春, 顾若波, 等. 基于 mtDNA Cytb 序列分析养殖与野生刀鲚群体的遗传多样性 [J]. *江西农业大学学报*, 2012, 34(6): 1216 - 1221, 1244.
- [10] 刘兴旺, 谭北平, 麦康森, 等. 饲料中不同水平 n - 3 HUFA 对军曹鱼生长及脂肪酸组成的影响 [J]. *水生生物学报*, 2007, 31(2): 190 - 195.
- [11] Pfaffl M W. A new mathematical model for relative quantification in real - time RT - PCR [J]. *Nucleic Acids Research*, 2001, 29(9): e45.
- [12] 张金玉, 葛银林, 薛美兰, 等. n - 6 脂肪酸去饱和酶 *fat - 1* 基因对神经元细胞凋亡的抑制作用 [J]. *生命科学研究*, 2007, 11(3): 227 - 232.
- [13] Tocher D R, Bell J G, Mcghee F, et al. Effects of dietary lipid level and vegetable oil on fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) over the whole production cycle [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2003, 29(3): 193 - 209.
- [14] Seiliez I, Panserat S, Corraze G, et al. Cloning and nutritional regulation of a delta6 - desaturase - like enzyme in the marine teleost gilt-head seabream (*Sparus aurata*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry & Molecular Biology*, 2003, 135(3): 449 - 460.
- [15] Rodríguez - Cruz M, Sánchez González R, Sánchez García A M, et al. Coexisting role of fasting or feeding and dietary lipids in the control of gene expression of enzymes involved in the synthesis of saturated, monounsaturated and polyunsaturated fatty acids [J]. *Gene*, 2012, 496(1): 28 - 36.
- [16] Ren H T, Zhang G Q, Li J L, et al. Two Δ 6 - desaturase - like genes in common carp (*Cyprinus carpio* var. Jian): structure characterization, mRNA expression, temperature and nutritional regulation [J]. *Gene*, 2013, 525(1): 11 - 17.
- [17] 郑珂珂, 朱晓鸣, 韩冬, 等. 饲料脂肪水平对瓦氏黄颡鱼生长及脂蛋白脂酶基因表达的影响 [J]. *水生生物学报*, 2010, 34(4): 815 - 821.
- [18] 王爱民, 韩光明, 韦信键, 等. 吉富罗非鱼 *FAS* 基因的克隆及再投喂和饲料脂肪水平对其表达的影响 [J]. *水产学报*, 2010, 34(7): 1113 - 1120.
- [19] 马晶晶, 邵庆均, 许梓荣, 等. n - 3 高不饱和脂肪酸对黑鲟幼鱼生长及脂肪代谢的影响 [J]. *水产学报*, 2009, 33(4): 639 - 649.
- [20] 尹靖东, 齐广海, 霍启光. 家禽脂类代谢调控机理的研究进展 [J]. *动物营养学报*, 2000(2): 1 - 7.
- [21] 刘立鹤, 吴建开, 周永奎, 等. 中华绒螯蟹性腺发育期脂肪合成酶活性变化研究 [J]. *水利渔业*, 2005, 25(6): 18 - 20.
- [22] Likimani T A, Wilson R P. Effects of diet on lipogenic enzyme activities in channel catfish hepatic and adipose tissue [J]. *The Journal of Nutrition*, 1982, 112(1): 112 - 117.
- [23] Lin H, Romsos D R, Tack P I, et al. Effects of fasting and feeding various diets on hepatic lipogenic enzyme activities in cohosalmon [*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum)] [J]. *The Journal of Nutrition*, 1977, 107(8): 1477 - 1483.
- [24] 徐东坡, 刘凯, 张敏莹, 等. 长江刀鲚产卵群体肌肉营养成分分析 [J]. *云南农业大学学报*, 2009, 24(6): 850 - 855.