

鱼类蛋白质周转代谢的研究进展

邓君明, 麦康森, 艾庆辉, 张文兵, 王小洁

(中国海洋大学 教育部海水养殖重点实验室, 山东 青岛 266003)

摘要: 蛋白质周转代谢是鱼体内蛋白质沉积从而使水生动物实现其生命功能的惟一生物学途径, 这一过程受到营养和非营养因素的调节。本文简要介绍了蛋白质周转代谢的概念、生物学意义和影响因素, 并综述了调控鱼类蛋白质周转代谢的营养与非营养因素, 同时介绍了蛋白质周转代谢的研究方法及其存在的问题、未来研究方向, 旨在从代谢水平上研究节约蛋白质饲料资源及寻求鱼粉蛋白替代源提供参考。[中国水产科学, 2007, 14(1): 165—172]

关键词: 鱼类; 蛋白质周转; 蛋白质代谢; 调控

中图分类号: S963

文献标识码: A

文章编号: 1005—8737—(2007)01—0165—08

蛋白质是鱼类最重要的营养素之一, 是生物体的重要组成部分, 也是生命功能实现的重要物质基础。动物体内蛋白质水平始终处于一个动态平衡体系中。蛋白质周转代谢是动物表现生命活力的重要动力学过程。蛋白质周转代谢的研究一直是动物营养学科中的一个重要研究领域。因此, 了解影响蛋白质周转代谢的因素, 对蛋白质周转代谢的合成与降解过程进行合理调控以达到最大体蛋白沉积, 从而实现鱼类最佳生产, 这是从代谢水平上探求节约蛋白质饲料资源及鱼粉蛋白替代源的重要方式。

1 蛋白质周转代谢的概念

动物机体蛋白处于一个不断合成和分解的过程。机体组织在合成新的蛋白质时, 不断更新旧的组织蛋白质, 被更新的组织蛋白质降解为氨基酸, 其中大部分又重新合成组织蛋白质, 少部分通过其他途径进行转化。这种合成和降解的两个可逆过程统称为蛋白质的周转代谢(Protein turnover)^[1]。

蛋白质周转代谢涉及到一些动力学术语。其中, 前体代谢池是指体液(血液、组织细胞间液)和细胞内液所组成的区域, 只包括构成机体组织的基本结构物质, 如氨基酸、脂肪酸和单糖等。目标代谢池是指体内各组织器官组成的区域, 包括蛋白质、脂蛋白、脂肪、磷脂和糖原等大分子物质。单位时间内营

养素进出代谢池的数量叫周转代谢率; 其中, 目标代谢池中每天蛋白质合成速率以蛋白质合成率(K_s)表示; 目标代谢池中每天蛋白质降解速率以蛋白质降解率(K_D)表示, 蛋白质合成率与蛋白质降解率的代数和叫蛋白质沉积率(K_{GL})。

蛋白质周转代谢是动物适应生存环境变化的一种生物学机制。蛋白质周转代谢的生物学意义在于: (1)可以及时清除动物生命过程中翻译错误的蛋白质^[2]。(2)在异常环境条件或特定生理功能下, 通过蛋白质周转代谢, 优先满足动物某些组织或特定生理功能对氨基酸的需要, 如饥饿期间, 动物可动用体组织维持其生命活动; 性成熟期间, 可动用组织蛋白质以保证性腺繁殖的需要; 免疫激发期间, 优先合成应激期蛋白。(3)通过蛋白质周转代谢及时降解和清除参与机体代谢作用后的某些活性物质如蛋白质、酶、激素等。

2 蛋白质周转代谢的研究方法

定量揭示体蛋白质周转代谢规律是人和动物营养研究中一个新的重要领域, 也是科学地认识生命表现本质和深刻了解营养与生命表现关系的重要途径^[3]。因此, 蛋白质周转代谢的定量测定具有十分重要的现实意义。

收稿日期: 2006—01—19; 修订日期: 2006—04—17。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30371120)。

作者简介: 邓君明(1977—), 男, 博士研究生, 主要从事水产动物营养生理研究, 现于云南农业大学动物科学学院工作。

通讯作者: 麦康森(1958—), 男, 教育部“长江学者奖励计划”特聘教授, 博士生导师。Tel/Fax: 0532—82032495; E-mail: kmai@ouc.edu.cn

2.1 蛋白质合成率的测定方法

蛋白质合成是一系列十分复杂的过程,涉及细胞内所有种类的RNA和几十种蛋白质因子。蛋白质合成的场所在核糖体内,合成的基本原料为氨基酸,合成反应所需的能量由ATP和GTP提供。蛋白质合成率的测定可以通过体内实验进行,通常采用同位素标记法。目前,用于测定蛋白质合成率的方法主要有:

(1)连续灌注法(Continuous infusion),其基本原理为:用含一定浓度同位素标记氨基酸溶液连续稳定向动物体内细胞外代谢池引入数小时,使前体代谢池中的比放射性活性达到一个“坪”值。通过对“坪台”期目标代谢池中标记氨基酸比放射性活性的分析,测定同位素氨基酸结合进入蛋白质中的速率,即蛋白质的合成率^[1]。

该法最初由Waterlow等^[1]提出,是最早用于测定 K_s 的方法,难免存在一些不足之处。如需要多次屠杀动物及多次组织取样,以保证前体代谢池中氨基酸比放射性活性的稳定。

(2)大剂量法(Large dose or flood dose),其基本原理为:将大剂量同位素标记的氨基酸一次性引入动物体内细胞外游离氨基酸代谢池,使前体代谢池氨基酸产生“雪崩”现象(即目标代谢池各组织间的示踪氨基酸的比放射性活性很快达到基本均匀一致的状态),从而利用标记氨基酸活性的变化来反应周转代谢率。

该法最初由Henshaw等^[4]提出,后经McNurlan^[5]等完善后在组织器官以及整体蛋白质周转中被广泛应用。该法克服了连续灌注法存在的目标代谢池示踪氨基酸比放射性活性不一致的问题^[6]。Habib^[7]认为大剂量法用于测定鱼体蛋白质合成率最为合适。该法已广泛用于鲈鱼(*Dicentrarchus labrax*)^[7]、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)^[8-9]和草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)^[10]等蛋白质合成代谢的研究中。

(3)间歇法(Pulse dose),其基本原理为:在一次性引入标记氨基酸后,蛋白质周转速率快的器官中的比活性迅速上升,此后又迅速下降。为便于得到稳定的蛋白质合成率,采用间隔一定的时间多次引入标记氨基酸,具体的时间间隔要根据待测组织中标记氨基酸比活性的下降速度来确定^[11]。

2.2 蛋白质降解率的测定方法

目前,用于直接测定蛋白质降解率的方法很少,

主要有3-甲基组氨酸法^[12]。3-甲基组氨酸法是研究动物蛋白质降解率的一种有效方法,最初由Asatoor等^[12]提出。其测定原理为:3-甲基组氨酸是肌肉蛋白质降解产物,不再被用于蛋白质合成,而是定量地从尿中排出,通过测定尿中该物质的排泄状况即可了解蛋白质降解代谢的情况^[13]。对于鱼类,由于生活环境的特殊性,其尿液不易收集,不便于用于鱼类蛋白质周转代谢率的测定。同时,Houlihan等^[14]研究认为,鱼类蛋白质降解机理与陆生动物不一致。因此,鱼类仍然采用间接法来估算 K_D ^[10]。Overturf等^[15]认为,通过测定组织中与肌浆球蛋白合成有关的mRNA的水平可以估计 K_s 。如果能够找到一个类似方法来测定鱼类整体或肌肉 K_D ,将使人们对控制鱼类蛋白质沉积效率的因子有更深入的了解,从而为基础饲料配方、鱼类快速生长基因的筛选提供一个很好的工具^[16]。

3 影响蛋白质周转代谢的内在因素

3.1 动物种类

动物种类不同,蛋白质周转代谢不同。与哺乳动物相比,鱼类肌肉蛋白质周转代谢率相对较低,尤其是骨骼白肌特别明显^[8]。同种动物不同基因型,蛋白质周转也不同。Carter等^[17-18]对草鱼和比目鱼(*Pleuronectes flesus*)的研究发现,与生长速度慢的鱼类相比,生长速度快的鱼类具有 K_D 和蛋白质合成能力(C_s)低,RNA活性高以及 K_s 变化不一致等特点。

3.2 年龄

同种动物随着年龄的增加,蛋白质周转代谢率逐渐降低^[2,19]。鱼类在性成熟前,鱼体从外界摄取营养物质主要用于蛋白质的沉积。性成熟后,鱼体摄取的营养物质大部分转化为性腺发育及越冬物质积累,体长生长速度减慢,但体质量增长上升。到了衰老期,所摄取的食物主要用于维持生命和储备越冬物质,体长和体质量的生长速度均急剧下降。

3.3 组织器官

机体内蛋白质合成受到多种因素调控,各组织蛋白质比例不同,既是这种调控的结果,也是生物进化过程中各组织器官分工合作的体现。体内器官不同部位蛋白质周转代谢差异显著反应了器官代谢适应性的需求^[2,19]。不同组织蛋白质周转代谢存在差异^[16]。通常,肝胰腺蛋白质周转最快,肌肉周转率

较低。但鱼类蛋白质沉积主要取决于肌肉 K_s , 因此, 通常将肌肉 K_s 作为鱼类蛋白质沉积和生长的主要衡量指标^[19]。

3.4 性成熟

鱼类性成熟期间的蛋白质代谢明显区别于生长期。Martin 等^[20]发现, 大西洋鲑(*Salmo salar*) 在性成熟期间, 其蛋白质周转和氨基酸修补速率明显加快。这主要因为在此期间卵巢需要消耗大量能量和氨基酸。大多数用于卵巢性成熟的氨基酸主要来自白肌中蛋白质的降解产物。

4 蛋白质周转代谢的调控

4.1 营养

4.1.1 摄食率 饲料摄食率对鱼类蛋白质周转有很大影响^[21]。大多数研究认为, 限食将相应降低鱼类的 K_s , 但不影响 K_D ^[17, 21]。然而, Reid 等^[22-23]研究发现, 限制性饲喂饲料的虹鳟, 其 C_s 、 K_{DNA} (K_s /DNA, 蛋白质合成的翻译效率) 及肝脏和鳃的 K_s 和 K_D 均低于饱食虹鳟。Meyer^[24]对鲤鱼(*Cyprinus carpio*)的研究也得到类似的结果。

4.1.2 饲料蛋能比 蛋白质合成和降解需要消耗能量, 蛋白质周转与能量代谢之间具有定量关系, 依据动物蛋白质周转次数可计算出能量利用效率, 但实际情况比理论模式计算要更为复杂。饲料中能量不足, 动物体蛋白质合成将受到限制, 关于进食能量对蛋白质周转代谢的影响机理尚不清楚。在适宜的饲料蛋能比下, 动物蛋白质周转的降解量占合成量的比例降低, 而且氮的排泄量也减少。Meyer 等^[24]研究发现, 鲤鱼饲料达到适宜蛋能比, 大约 80% 的可消化氮被利用合成蛋白质, 并且有一稳定的降解合成比(75%), 氮排泄量占氮采食量的 55%; 对于高蛋白水平, 能量不变时, 蛋白质周转显著加快, 特点是降解合成比高(83%), 氨基酸氧化加强, 氮排泄量增高达 65%。

4.1.3 饲料蛋白质水平 不同饲料蛋白水平下, 动物具有不同的蛋白质周转速率^[24]。在适宜蛋白质范围内动物体蛋白质生长率和 K_s 随饲料蛋白水平的增加而增加^[24-25], 而饲料蛋白水平对动物整体 K_D 不产生影响。那么饲料蛋白水平的提高促进动物生长则是蛋白质合成增加的结果。组织器官的蛋白质周转也受到饲料蛋白水平的影响^[25]。罗莉等^[26]实验研究表明, 肌肉 K_s 、 K_D 与饲料蛋白水平

呈正相关关系; 肝胰脏蛋白 K_s 不受饲料蛋白水平的影响, 而 K_D 与饲料蛋白水平呈负相关关系, 并将肌肉蛋白 K_{GL} 的增加归因于蛋白质合成的增长较降解的增长更占优势; 肝胰脏蛋白 K_{GL} 的增加归因于蛋白质降解的减少。但也有研究认为饲料蛋白水平对鱼类蛋白质代谢没有影响^[27]。因此, 有学者认为出现这种差异可能与饲料蛋能比有关^[28]。

4.1.4 饲料氨基酸水平

(1) 氨基酸平衡 动物组织的蛋白质合成调控受氨基酸水平的影响, 而饲料氨基酸平衡与否直接影响血浆氨基酸浓度^[31]。饲喂虹鳟^[19]和鲈鱼^[32]不平衡氨基酸饲料的实验研究表明, 饲料氨基酸平衡模式对蛋白质周转产生显著影响。饲料氨基酸平衡状态对蛋白质周转的影响存在两种观点: 其一, 氨基酸的平衡促进蛋白质合成和蛋白质降解^[29], 蛋白质合成的增加更占优势^[10]。罗莉等^[10]研究表明, 必需氨基酸(EAA)模式的平衡能提高肌肉、肝胰脏的 K_{GL} 、 K_s 和 K_D , 但 EAA 模式的改变, 对肌肉、肝胰脏蛋白质沉积效率(PRE)和 K_{RNA} 不产生影响, 并将之归因于蛋白质合成的增加较降解的增加更占优势。其二, 饲料氨基酸平衡程度提高后, 体蛋白合成和降解减少, 降解的减少更占优势^[32]。Langer 等^[32]用欧洲鲈鱼进行蛋白质沉积效率实验, 在饲料蛋白水平相同条件下, 用氨基酸不平衡的脂渣粉和羽毛粉(30%和50%)替代氨基酸平衡的鱼粉蛋白质, 体蛋白合成和降解均增加, 但降解增加的幅度远远大于合成增加的幅度, 从而导致蛋白质沉积的减少。

(2) 氨基酸供给形式 研究表明, 饲料氨基酸供给形式也影响动物体蛋白质的沉积, 在缺乏某种或几种氨基酸的饲料中补充相应的氨基酸可以促进肌肉蛋白质合成。但研究同时也发现, 在以豆粕为主要蛋白饲料中补充游离蛋氨酸并不能有效提高肌肉 K_s 和 K_D , 而添加包被蛋氨酸时, 鲤鱼的 K_s 与 K_D 均得到了显著的提高, 但是其生长效果仍然低于鱼粉对照组^[29, 33]。Aragio 等^[34]在对塞内加尔鲷(*Solea senegalensis*)的研究中发现, 以二肽的形式补充精氨酸和谷氨酸时, 其 K_D 降低; 以二肽的形式补充亮氨酸时, 其 K_D 不变, 但 K_s 得到了提高。

过去, 人们一直认为蛋白质必须水解为游离氨基酸才能被吸收。但近 20 年来研究发现, 蛋白质在消化与吸收过程中, 不仅以游离氨基酸, 而且以完整的

小肽形式被吸收进入血液,转运到机体的各个组织参与蛋白质的代谢^[35]。目前,有关小肽部分或完全替代完整蛋白的研究报道较多,但不同品种、不同生长阶段和不同添加量结果差异较大。仔猪鱼由于消化道发育不完善及消化酶分泌量不足,添加部分小肽可以显著提高鱼体生长性能及 K_{GL} ;但当添加比例较大时,其生长性能及 K_{GL} 明显受到抑制^[36-37]。Carvalho 等^[37] 研究认为,过多的小肽添加水平可能是有害的,这可能存在两方面的原因:(1)小肽本身转运机制达到饱和;(2)大量小肽快速降解为游离氨基酸。同时,也有研究认为饲料中添加小肽对生长性能及 K_{GL} 没有显著影响或呈现负面影响^[38]。Carvalho 等^[37] 认为,这可能与鱼类品种及小肽组成有关。

4.1.5 饲料养分平衡 鱼类最适生长蛋白质需要量一般较高。鱼类高蛋白需求是由于低能量需求的结果,氨基酸代谢池中许多氨基酸可以提供能量或者通过糖原异生途径合成葡萄糖。大多数鱼类不能有效利用碳水化合物来提供能量,主要以蛋白质和脂肪来提供能量。但是为了达到最适生长,必须提供适宜水平的碳水化合物。为了获取最佳蛋白质沉积,应提供各种营养素平衡的饲料。研究发现,饲料养分平衡对虹鳟^[25]的肝脏与白肌蛋白质周转率和鲤^[29]白肌蛋白质周转率有很大影响。目前,很少有关一种营养素被另一营养素部分或完全替代对鱼类蛋白质周转代谢影响的报道^[30]。Peragón 等^[30] 研究发现,用脂肪替代部分蛋白质明显降低了虹鳟肝脏的蛋白质沉积率 K_{GL} 和 PRE,提高了 K_S 、 K_D 和 K_{RNA} 。脂肪完全替代碳水化合物明显降低 K_{GL} 、PRE,提高 K_S 、 K_D 和 C_S 。

4.1.6 维生素 蛋白质周转代谢需要酶的参与,而酶的代谢与维生素密切相关。脂溶性维生素主要是对 mRNA 在转录水平上进行调控,而水溶性维生素参与广泛的营养代谢调节作用。由于脂溶性维生素能被贮存于体内,因此脂溶性维生素缺乏或过多都可能影响蛋白质的周转代谢。据报道,患维生素 A 缺乏症的实验动物,标记³⁵S 的蛋氨酸在组织蛋白质中的 K_{GL} 减少;而过多维生素 A 摄入则显著提高了小鼠尿液中 3-甲基组氨酸的排出率,即显著提高了 K_D ^[39]。Stern 等^[40] 利用血液的嗜中性白细胞建立了细胞蛋白质周转的生物化学模型,研究细胞水平和整体器官水平的营养和生理机制。结果表明,维生素 B₆ 的缺乏使胱硫醚酶(一种磷酸吡哆醛激活

酶)的降解率增高;补充维生素 B₆ 后,显著提高了嗜中性白细胞的合成率,显著降低了嗜中性白细胞中多种蛋白质的降解率。Atwal 等^[41] 报道,当生物素缺乏时,氨酰基-tRNA 与核糖体的结合过程被显著抑制,从而抑制了蛋白质的合成;当给动物补充生物素时,能促进氨酰基-tRNA 与核糖体的结合,促进蛋白质的合成。

4.1.7 微量元素 微量元素(如锌、铜、铁、硒等)是构成机体代谢过程中众多酶的辅助因子。它们的存在与否直接或间接地影响蛋白质代谢酶的活性及其稳定性。据报道,缺锌饲料喂养的动物,总 DNA 合成和标记胸腺嘧啶融入 DNA 的速度明显低于对照组动物^[42]。Engle 等^[43] 研究表明,犊牛饲料中锌含量 17 mg/kg 干物质和 40 mg/kg 干物质相比,17 mg/kg 干物质组整体 K_S 、 K_D 、 K_{GL} 降低,且补锌后整体 K_D 不受影响。同时,微量元素可影响饲料离子平衡,而离子平衡通过影响体内酸碱平衡状况可影响蛋白质周转代谢。

4.1.8 投喂策略 禁食/喂食循环被认为是研究鱼体主要代谢途径与生长之间关系的有效方式^[44]。禁食状态下,体内氨基酸的氧化速率高于维持状态,氨基酸用于葡萄糖再生的比例增加,相应地用于蛋白质合成的比例减少,这就造成体内氨基酸代谢库的缩小和蛋白质合成量的下降,致使动物体氮的丢失。同时,禁食所引起的一个最为明显的特征是动物体内激素发生比较大的变化^[44]。Peragón 等^[44] 研究测定了长期饥饿(禁食 70 d)及重新饲喂(9 d)对虹鳟蛋白质周转代谢率的影响,结果表明,在长期饥饿期间, K_S 保持不变, K_D 显著提高。重新喂食 9 d 后,绝对和相对蛋白质沉积都明显提高, K_S 、 K_D 也均明显提高。由上可知,重新喂食后由于“补偿生长机制”作用,虹鳟肝脏蛋白质周转代谢率较长期饥饿期间蛋白质周转代谢率快。同时,研究发现饲喂次数的增加可促进蛋白质合成^[45-46]。Peragón^[45] 报道,虹鳟每天饲喂 4 次,肝脏、白肌蛋白质的 K_S 和 K_{RNA} 均比每天饲喂 2 次显著增加。

4.2 激素

蛋白质的合成与分解也受激素的调控(表 1)。从表 1 可见,胰岛素和生长激素 GH 促进氨基酸的摄入和蛋白质的合成,儿茶酚胺和糖皮质激素基本上是促进蛋白质的分解。

表 1 激素对肌肉蛋白质周转的影响^[3]
Tab. 1 Effects of hormone on the protein turnover of muscle^[3]

激素 Hormone	刺激氨基酸摄入 Stimulate amino acid intake	蛋白质合成 Protein synthesis	蛋白质分解 Protein breakdown
儿茶酚胺 Catecholamine	↓	—	↑
胰高血糖素 Glucagon	?	↓	?
糖皮质激素 Glucocorticoid	↓	↓	↑
胰岛素 Insulin	↑	↑	↓
生长激素 Growth hormone	↑	↑	—

注:“↓”表示降低;“↑”表示升高;“—”表示无影响;“?”表示不清楚。
Note:“↓”depress;“↑”elevate;“—”non-effect;“?”unknown.

4.2.1 胰岛素 研究表明,动物组织 K_s 受血浆胰岛素浓度的调控^[31]。胰岛素能够加速蛋白质的合成和氨基酸的吸收^[47]。胰岛素水平的下降是肌肉蛋白质水解作用的活化所需要的两个信号之一,即高水平的胰岛素抑制蛋白质水解的活化。Murai 等^[48]研究表明,外源胰岛素能加速鲤鱼对饲料游离氨基酸的吸收和游离氨基酸在红细胞、肝胰脏和骨骼肌中的沉积。在动物肌肉、肝脏蛋白质降解的调控中,胰岛素抑制因氨基酸的耗竭而加强溶酶体降解蛋白质途径,从而抑制对组织蛋白质的降解。

4.2.2 生长激素 GH 是脊椎动物腺垂体产生、分泌的一种多肽激素,在动物的生长、发育等诸多生理活动中起重要的调节、控制作用。从理论上讲,GH 可以促进鱼类蛋白质的合成代谢,产生正氮平衡,从而实现鱼机体蛋白质含量相对增加^[47]。Fauconneau 等^[49]在虹鳟 GH 免疫缺陷试验中发现,GH 只影响 K_s ,而对 K_D 没有影响。由此可见,外源性 GH 可加快鱼肌肉组织中蛋白质的合成代谢,从而提高鱼体蛋白质沉积。

4.3 环境因子

4.3.1 温度 众所周知,鱼类是变温动物,因此环境温度会对鱼类代谢产生重要的影响^[50]。大量研究表明,鱼类的 K_s 明显受到温度的影响,更高的养殖水体温度明显提高鱼类的 K_s 和 K_D ^[29,51]。据报道,在一定温度范围内,随着温度的升高,虹鳟及鲤鱼肌肉 K_s 明显提高^[51]。

全球变暖是近几年环境研究领域最大的研究课题。据报道,在过去的 50~100 年中全球气温升高了 1.3~4.5℃,养殖水体温度也有类似的提高^[52]。因此,全球变暖对鱼类蛋白质周转代谢也产生了很大的影响^[50]。Morgan 等^[50]总结认为,全球变暖对

鱼类蛋白质周转代谢的影响与环境温度和食物有很大关系。冬季由于温度较低,全球变暖可以促进鱼类蛋白质周转代谢;夏季当温度超过最适生长温度时,鱼类蛋白质周转代谢下降。

4.3.2 运动 据报道,慢速连续游动能促进虹鳟^[53-54]等鱼体的生长速度。游动促生长的同时伴随着蛋白质合成和降解代谢的改变,当虹鳟鱼以慢速(1 倍体长/秒)连续游动时,蛋白质合成和降解均增强,但合成较降解更占优势,生长速率加快^[54]。运动促进蛋白质合成的原因是:运动增加心脏工作负荷,随之增加肌肉机械伸张,而机械伸张能促进活体骨骼肌和心肌的蛋白质合成^[55]。

4.3.3 水质

(1)氨浓度 目前,有关养殖环境中的氨浓度对蛋白质代谢影响的研究报道较少。Linton 等^[56]和 Reid 等^[23]研究发现,在夏季,饲养于总氨浓度为 70 μmol/L 硬水中的虹鳟与对照组(无氨氮)相比,其生长性能及 K_{cl} 得到了显著提高,并将之归因于 K_s 的显著提高。Linton 等^[56]认为,在一定氨氮范围内,氨的解毒过程提高了鱼体蛋白质的合成速率。然而,Linton 等^[57]和 Morgan 等^[58]在冬季的试验研究发现,提高环境氨浓度对整体蛋白质生长没有显著影响。Morgan 等^[58]认为,这些结果的差异可能是由于环境温度的原因,在低温下鱼体代谢率比较低,因此对鱼类生长或蛋白质周转的影响不明显。

(2)pH 值 水体酸化是环境研究领域另一个重大课题,也是水产养殖业值得关注的问题。水体酸化首先影响到鱼体的鳃,它直接影响到鳃转运离子的功能。因此,低 pH 值对鳃蛋白质周转的影响是很容易理解的。Reid 等^[22]和 Wilson 等^[59]研究发现,饲养于低 pH 值的虹鳟,其鳃的 K_s 、 K_D 明显降

低,而 K_{GL} 不变。然而, Morgan 等^[58]研究发现,低 pH 值对鳃蛋白质代谢没有影响。

5 蛋白质周转研究方法学存在的问题及未来研究方向

目前,蛋白质周转研究方法学方面仍然存在许多具体的问题:(1)蛋白质周转理论建立的基础可靠性不足^[11],该理论将动物体内极为复杂的蛋白质、氨基酸及小肽的代谢过分地简单化为合成和降解过程,将复杂的蛋白质翻译表达简单化为蛋白质合成和降解的差;(2)蛋白质周转代谢模型假设可靠性不足^[11],在蛋白质的合成率和降解率分析模型中极为重要的代谢池,如前体代谢池和目标代谢池等在解剖学上都没有明确的证据;(3)各种氨基酸的代谢途径各异,如非必需氨基酸谷氨酸和丙氨酸的流率远大于 EAA;(4)不同器官蛋白质周转代谢速度各异,肌肉和心室属于慢速周转的代谢池;而肝脏、鳃和肠道则属于快速周转代谢池。

随着稳定性同位素技术和相应分析测试技术的发展,对动物体内营养素的代谢动力学的研究越来越受到人们的重视。目前,¹⁴C 或 ¹⁵N 等作为研究工具对体内营养素代谢动力学的研究逐渐转向对体内特异性蛋白质的研究上来;对动物整体蛋白质周转的研究也逐渐转移到对组织器官及细胞蛋白质周转的研究上来。因此,今后选用适宜的具有生理实际意义的模型来研究蛋白质动力学代谢过程,求出传统营养学难以求解的重要动力学参数,对揭示生命的本质,认识动物营养需要的实质,节约蛋白质饲料资源均具有十分重要的意义。

参考文献:

- [1] Waterlow J G, Garlick P J, Millward D J. Protein turnover in mammalian tissue and in the whole body[M]. London: North Holland Publishing Company, 1978: 221—227.
- [2] Simon O. Metabolism of proteins and amino acids[C]//Protein Metabolism in Farm Animals: Evaluation, Digestion, Absorption and Metabolism. London: Oxford University Press, 1989: 271—336.
- [3] 周安国. 蛋白质周转[C]//第二届全国动物营养学高级研修班讲义. 北京: 中国农业大学出版社, 1997: 148—174.
- [4] Henshaw E C, Hirsch C A, Morton B E, et al. Control of protein synthesis in mammalian tissues through changes in ribosome activity[J]. J Biol Chem, 1971, 246: 436—446.
- [5] McNurlan M A, Tomkins A M, Garlick P J. The effect of starvation on the rate of protein synthesis in rat liver and small intestine[J]. Biochem J, 1979, 178: 373—379.
- [6] Lobley G E, Harris P M, Skene P A, et al. Responses in tissue protein synthesis to sub- and supra-maintenance intake in young growing sheep: comparison of large-dose and continuous-infusion techniques[J]. Bri J Nutr, 1992, 68: 373—388.
- [7] Habib L. Augmentation of protein synthesis and degradation by poor dietary amino acid balance in European seabass[J]. J Nutr, 1993, 123(10): 1 754—1 761.
- [8] Loughna P T, Goldspink G. The effects of starvation upon protein turnover in red and white myotomal muscle of rainbow trout[J]. J Fish Biol, 1984, 25: 223—230.
- [9] Peragon J. Dietary protein effects on growth and fractional protein synthesis and degradation rates in liver and white muscle of rainbow trout[J]. Aquaculture, 1994, 124: 35—46.
- [10] 罗莉, 叶元土, 林仕梅, 等. 日粮必需氨基酸模式对草鱼生长及蛋白质周转的影响[J]. 水生生物学报, 2003, 27(3): 278—282.
- [11] Young V R. Protein and amino acid turnover using the stable isotopes ¹⁵N, ¹³C and ²H as probe[C]//New Techniques in Nutritional Research. London: Academic Press, 1991: 17—72.
- [12] Asatoor A M, Armstrong M D. 3-methylhistidine, a component of action[J]. Biochem Biophys Res Commun, 1967, 26: 168—174.
- [13] Young V R, Alexis S D, Baliga B S, et al. Metabolism of administered 3-methylhistidine[J]. J Biol Chem, 1996, 247: 3 592—3 600.
- [14] Houlihan D F, Mathers E M, Foster A. Biochemical correlations of growth rate in fish[C]//Fish Ecophysiology. London: Chapman & Hall, 1993: 45—71.
- [15] Overturf K, Hardy R W. Myosin expression levels in trout muscle: a new method for monitoring specific growth rates for rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) on varied planes of nutrition[J]. Aquac Res, 2001, 32(4): 315—322.
- [16] Halver J, Hardy R, Halver J E, et al. Fish Nutrition[M]. 3th ed. London: Academic Press, 2002: 766—767.
- [17] Carter C G, Houlihan D F, Brechin J, et al. The relationships between protein intake and protein accretion, synthesis and retention efficiency in grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.)[J]. Can J Zool, 1993, 71: 392—400.
- [18] Carter C G, Houlihan D F, Owen S J. Protein synthesis, nitrogen excretion and long-term growth of juvenile *Pleuronectes flesus*[J]. J Fish Biol, 1998, 53: 272—284.
- [19] Fauconneau B. Protein synthesis and protein deposition in fish [C]//Nutrition and feeding in fish. London: Academic Press, 1985.
- [20] Martin N B, Houlihan D F, Talbot C, et al. Protein metabolism during sexual maturation in female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.)[J]. Fish Physiol Biochem, 1993, 12: 131—141.
- [21] McCarthy I D, Houlihan D F, Carter C G. Individual variation in protein turnover and growth efficiency in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Proc Roy Soc Lond B, 1994, 257: 141—147.

- [22] Reid S D, Dockray J J, Linton T K, et al. Effects of chronic environmental acidification and a summer global warming scenario: protein synthesis in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Can J Fish Aquac Sci, 1997, 54: 2 014—2 024.
- [23] Reid S D, Linton T K, Dockray J J, et al. Protein synthesis in juvenile rainbow trout: the impact of a simulated global warming regime in the presence and absence of sublethal ammonia [J]. Can J Fish Aquac Sci, 1998, 55: 1 534—1 544.
- [24] Meyer B K H. Protein turnover and energy metabolism in growing carp. Influence of feeding level and protein: energy ratio [J]. J Anim Physiol Anim Nutr, 1995, 73(3): 123—1331.
- [25] Peragon J, Barroso J B, García-Salguero L, et al. Dietary protein effects on growth and fractional protein synthesis and degradation rates in liver and white muscle of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* [J]. Aquaculture, 1994, 124: 35—46.
- [26] 罗莉, 叶元土, 林仕梅. 相同 EAA 模式下不同日粮蛋白水平对草鱼肌肉、肝胰脏蛋白周转代谢的影响 [J]. 动物营养学报, 2002, 14(3): 24—28.
- [27] Sveier H, Wathne E, Lied E. Growth, feed and nutrient utilisation and gastrointestinal evacuation time in Atlantic salmon *Salmo salar* L. the effect of dietary fish meal particle size and protein concentration [J]. Aquaculture, 1999, 180: 265—282.
- [28] Hillestad M, Johnsen F. High-energy low protein diets for Atlantic salmon: effects on growth, nutrient retention and slaughter quality [J]. Aquaculture, 1994, 124: 109—116.
- [29] de la Higuera M, Garza A, Peragon J, et al. Influence of temperature and dietary-protein supplementation either with free or coated lysine on the fractional protein turnover rates in the white muscle of carp [J]. Fish Physiol Biochem, 1998, 18: 85—95.
- [30] Peragon J, Barroso J B, García-Salguero L, et al. Dietary alterations in protein, carbohydrates and fat increase liver protein-turnover rate and decrease overall growth rate in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Mol Cell Biochem, 2000, 209: 97—104.
- [31] Garlick P J. Amino acid infusion increases the sensitivity of muscle protein in vivo to insulin: effect of branch-chain amino acids [J]. Biochemistry, 1988, 254: 578—584.
- [32] Langar H, Guillaume J, Metailler R, et al. Augmentation of protein synthesis and degradation by poor dietary amino acid balance in European sea bass *Dicentrarchus labrax* [J]. J Nutr, 1993, 123: 1 754—1 761.
- [33] de la Higuera M, Akharbach H, Hidalgo M C, et al. Liver and white muscle protein turnover rates in the European eel (*Anguilla anguilla*): effects of dietary protein/quality [J]. Aquaculture, 1999, 179: 203—216.
- [34] Aragão C, Conceição L E C, Martins D, et al. A balance dietary amino acid profile improves amino acid retention in post-larval Senegalese sole (*Solea senegalensis*) [J]. Aquaculture, 2004, 233: 293—304.
- [35] Murai T, Akiyama T, Nose T. Use of crystalline amino acids coated with casein in diets for carp [J]. Bull Jap Soc Fish Sci, 1981, 47(4): 523—527.
- [36] Zambonino Infante J L, Cahu C L, Péres A. Partial substitution of di- and tripeptides for native proteins in sea bass diet improves *Dicentrarchus labrax* larval development [J]. J Nutr, 1997, 127: 608—614.
- [37] Carvalho A P, S R, Oliva-Teles A, et al. Solubility and peptide profile affect the utilization of dietary protein by common carp (*Cyprinus carpio*) during early larval stages [J]. Aquaculture, 2004, 234: 319—333.
- [38] Kolkovski S, Tandler A. The use of squid protein hydrolysate as a protein source in microdiets for gilthead seabream *Spicara aurata* larvae [J]. Aquac Nutr, 2000, 6: 11—15.
- [39] Hillgartner F B, Morin D, Hansen R J. Effect of excessive vitamin A intake on muscle protein turnover in the rat [J]. Biochem J, 1982, 202: 499—508.
- [40] Stern F, Berner Y N, Polyak Z, et al. Effect of vitamin B6 supplementation on degradation rates of short-lived proteins in human neutrophils [J]. J Nutr Biochem, 1999, 10(8): 467—476.
- [41] Atwal A S, Robblee A R, Milligan L P. Effect of dietary biotin on liver pyruvate carboxylase and ³²P incorporation into nucleic acids in livers of chicks [J]. J Nutr, 1971, 101: 1 555—1 562.
- [42] Blood D C, Radostits O M. Veterinary Medicine [M]. 8th ed. London: Bailliere Tindall, 1994.
- [43] Engle T E, Nockels C F, Kimberling C V. Zinc repletion with organic or inorganic forms of zinc and protein turnover in marginally zinc-deficient calves [J]. J Anim Sci, 1997, 75: 3 074—3 081.
- [44] Peragon J, Barroso J B, García-Salguero L, et al. Selective changes in the protein-turnover rates and nature of growth induced in trout liver by long-term starvation followed by re-feeding [J]. Mole Cell Biochem, 1999, 201: 1—10.
- [45] Peragon J, Ortega-García F, Barroso J B, et al. Alterations in the fractional protein-turnover rates in rainbow trout liver and white muscle caused by an amino acid-based diet and changes in the feeding frequency [J]. Toxicol Environ Chem, 1992, 36: 217—242.
- [46] Langar H, Guillaume J. Effect of feeding pattern and dietary protein source on protein synthesis in European sea bass *Dicentrarchus labrax* [J]. Comp Biochem Physiol, 1994, 108A: 461—466.
- [47] Mommsen T P. Paradigms of growth in fish [J]. Comp Biochem Physiol, 2001, 129B: 207—219.
- [48] Murai T, Ogata H. Changes in free amino acid levels in various tissues of common carp in response to insulin injection followed by force-feeding an amino acids diet [J]. Nutrition, 1990, 120: 711—718.
- [49] Fauconneau B, Mady M P, Le Bail P Y. Effect of growth hormone on muscle protein synthesis in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and Atlantic salmon *Salmo salar* [J]. Fish Physiol Biochem, 1996, 15: 49—56.
- [50] Morgan I J, D'Cruz LM, Dockray J J, et al. The effects of elevated summer temperature and sublethal pollutants (ammo-

- nia, low pH) on protein turnover in the gill and liver of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on a limited food ration[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1999, 123: 43—53.
- [51] Loughna P T, Goldspink G. Muscle protein synthesis rates during temperature acclimation in a eurythermal (*Cyprinus carpio*) and a stenothermal (*Salmo gairdneri*) species of teleost[J]. *J Exp Biol*, 1985, 118: 267—276.
- [52] Regier H A, Meisner J D. Anticipated effects of climate change on freshwater fishes and their habitat[J]. *Fisheries*, 1990, 15: 10—14.
- [53] Davie P S, Wells R M G, Tetens V. Effects of sustained swimming on rainbow trout muscle structure, blood oxygen transport, and lactate dehydrogenase isozyme: evidence for increased aerobic capacity of white muscle[J]. *Exp Biol*, 1986, 70: 1—12.
- [54] Houlihan D F. Effects of exercise training on the performance, growth, and protein turnover of rainbow trout[J]. *Can Fish Aquac Sci*, 1987, 44: 1 614—1 621.
- [55] Mosoni L. Muscle and liver protein synthesis adapt efficiently to food deprivation and refeeding in 12-month old rats[J]. *Nutrition*, 1996, 126: 516—522.
- [56] Linton T K, Reid S D, Wood C M. The metabolic costs and physiological consequences to juvenile rainbow trout of a summer warming scenario in the presence and absence of sub-lethal ammonia[J]. *Trans Am Fish Soc*, 1997, 125: 780—793.
- [57] Linton T K, Reid S D, Wood C M. Effects of restricted growth and energetic of juvenile rainbow trout exposed to a summer of simulated warming and sublethal ammonia[J]. *Trans Am Fish Soc*, 1999, 128: 758—763.
- [58] Morgan I J, DCruz L M, Dockray J J, et al. The effects of elevated winter temperature and sub-lethal pollutants (low pH, elevated ammonia) on protein turnover in the gill and liver of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Fish Physiol Biochem*, 1998, 19: 377—389.
- [59] Wilson R W, Wood C M, Houlihan D F. Growth and protein turnover during acclimation to acid/aluminium in juvenile rainbow trout[J]. *Can J Fish Aquac Sci*, 1996, 53: 802—811.

Protein turnover of fish: a review

DENG Jun-ming, MAI Kang-sen, AI Qing-hui, ZHANG Wen-bing, WANG Xiao-jie

(The Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: Protein turnover is the only way for protein accretion in aquatic production, which was regulated by nutritional and nonnutritional factors. In this review, we briefly introduce the concept and biological functions of protein turnover and factors affecting protein turnover of fishes. Effects of nutritional and non-nutritional factors on regulation protein turnover of fishes were also reviewed. The measurement methods of protein turnover and some problems existing in this area were discussed. According to research process, further research directions were suggested. With the development of advanced analysis methods, it is possible to find alternatives to fish meal. [Journal of Fishery Sciences of China, 2007, 14(1): 165—172]

Key words: aquatic animal; protein turnover; protein metabolism; regulation

Corresponding author: MAI Kang-sen. E-mail: kmai@ouc.edu.cn.