

鱼类精氨酸营养生理研究进展

万军利, 麦康森, 艾庆辉

(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:精氨酸为鱼类的必需氨基酸之一,其在鱼体内参与蛋白质、多胺的合成,促进生长;精氨酸具有促内分泌作用;精氨酸可在体内生成一氧化氮,一氧化氮参与鱼类心血管活动、免疫功能的调节。某些鱼类可能具有自身精氨酸的合成能力。鱼类赖氨酸-精氨酸拮抗存在种间差异。本研究从精氨酸的合成、生理功能、与赖氨酸的关系以及需求量等方面对鱼类精氨酸的营养生理研究进行了综述。[中国水产科学,2006,13(4):679-685]

关键词:鱼类;精氨酸;营养

中图分类号:S963 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-8737-(2006)04-0679-07

精氨酸(arginine, Arg)最初是由 Schlus 于 1886 年从植物羽扇豆苗中分离提取的。1895 年 Hedin 发现精氨酸存在于哺乳动物的蛋白质中。其分子结构于 20 世纪初(1910 年)已经清楚并能进行人工合成。精氨酸有多种生理功能,其在体内参与体内蛋白质的合成、尿素循环、肌酸(creatine)的形成、多胺(polyamines)及一氧化氮(nitric oxide, NO)的合成。自 20 世纪 80 年代以来,随着精氨酸在动物体内合成和代谢途径的新发现,精氨酸研究进入了一个新的纪元,已成为生物、医学最热门的研究领域。目前,对于精氨酸在鱼类体内的代谢及生理功能也有了一些初步的认识,并不断有新的知识为人们所了解。本研究从精氨酸合成、生理功能、鱼类精氨酸的需求量等方面,对鱼类的精氨酸营养生理研究进展作一综述。

1 精氨酸的合成及生理功能

1.1 鱼类精氨酸的合成

过去认为鱼类不能自身合成精氨酸,因此为必需氨基酸(essential amino acid, EAA)。但近来的研究表明,鱼类似乎具有自身精氨酸合成的能力^[1-4]。Buentello 等^[1]分别以谷氨酸和甘氨酸为精氨酸的等氮替代物,研究了斑点叉尾鲟(*Ictalurus*

punctatus)对精氨酸的需求。结果发现,谷氨酸替代组对精氨酸的需求较甘氨酸替代组明显降低;并且,血浆中谷氨酸、谷氨酰胺、鸟氨酸、瓜氨酸和精氨酸的含量均为谷氨酸组高于甘氨酸组,因此认为斑点叉尾鲟具有自身合成精氨酸的能力。进一步研究发现,斑点叉尾鲟口服一种鸟氨酸氨基转移酶(OATase)抑制剂 gabaculine 后 24 h 和 48 h,血浆中瓜氨酸和精氨酸的含量分别下降了 42% 和 9%,而谷氨酰胺和鸟氨酸的含量分别增加了 17.5% 和 25.7%,这提示在鱼类体内存在着类似哺乳动物的精氨酸合成的途径和机制^[2]。Fournier 等^[3]证实,在维持状态下,虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)、大鲈鲈(*Psetta maxima*)、大吻鲈(*Dicentrarchus labax*)和隆颈巨鲷(*Sparus aurata*)不需要精氨酸。这说明在非生长状态下,鱼体可能自行合成足够的精氨酸来维持其生存需要。Chiu 等^[4]用同位素标记技术证实,虹鳟可将精氨酸合成的前体(瓜氨酸、鸟氨酸)转化为精氨酸。

目前已知软骨鱼类、某些原始的硬骨鱼类如鳉鱼(*Opsanus beta*)、印度鲈(*Heteropneustes fossilis*)、碱湖罗非鱼(*Oreochromis alcalicus gahami*)及虹鳟、大西洋鳕鱼(*gadus morhua* L.)、大西洋比目鱼(*Hippoglossus hippoglossus* L.)的胚胎发育期具有

收稿日期:2005-06-22; 修订日期:2005-10-31。

基金项目:国家十五科技攻关计划项目(2004BA526B06);国家高技术研究发展(863)计划项目(2004AA603610)。

作者简介:万军利(1960-),男,副教授,博士,主要从事鱼类营养生理学的研究。E-mail: junliwan@163.com

通讯作者:麦康森。Tel:0532-82032038; E-mail: km@mail.souc.edu.cn

功能性尿素循环途径(具有合成精氨酸的完整酶系)。关于其他硬骨鱼类成体是否存在精氨酸合成相关酶及这些酶是否具有生理功能目前已有初步的认识。一些研究曾报道在虹鳟^[4]、斑点叉尾鲴^[3]、鲤(*Cyprinus carpio*)^[6]、金鱼(*Carassius auratus*)^[6]等多种硬骨鱼体内(主要为肝脏)具有氨基甲酰磷酸合成酶(carbamoyl-phosphate synthase, CPS)和鸟氨酸氨基甲酰转移酶(ornithine carbamoyltransferase, OCT)等合成精氨酸关键酶的活性。Chiu等^[4]研究发现,虹鳟肝脏、肾、肌肉组织具有CPS I和OCT活性,同位素标记技术证实,瓜氨酸、鸟氨酸可转化为精氨酸。因此提出虹鳟具有自身合成精氨酸的能力。但注射¹⁴C标记的磷酸盐后,却未见有标记的精氨酸产生(CPS I催化 $\text{HCO}_3^- + \text{NH}_3 \rightarrow$ 氨基甲酰磷酸, OCT催化氨基甲酰磷酸 $\rightarrow$ 瓜氨酸,进而生成精氨酸)。对此其解释为鱼体内 HCO_3^- 浓度较高,注射的标记 HCO_3^- 被稀释,因此合成的标记的精氨酸很少,未被检测到。近年来,Wright和Anderson等的系列研究工作证实^[7-9],在硬骨鱼类,CPS为CPS II和CPS III,而不存在CPS I,Chiu发现的虹鳟肝脏的CPS I实际为CPS II,而非CPS I^[7-8]。他们在大西洋鲑鱼也发现,在肝、肾、肠中有CPS II活性,但检测不到CPS III的活性,OCT活性很低。在斑点叉尾鲴、鲤、金鱼^[9]、黑鲈(*Micropterus salmoides*)^[8]和大西洋比目鱼的肝脏中也检测不到CPS III的活性或活性很低,但CPS II活性较高;而在斑点叉尾鲴、鲤^[8]、黑鲈^[8]、大西洋比目鱼的肌肉组织及黑鲈^[8]的肠道中CPS III的活性相对较高;CPS II和CPS III的mRNA表达也证实了上述结果^[7-8],与之相对应的OCT活性也较高,且肌肉组织占体质量的比重较大(>50%),认为,CPS III和OCT具有功能性作用(即可将谷氨酰胺转化为瓜氨酸)^[7-8]。肌肉和肠道中精氨酸代琥珀酸合成酶(ASS)和精氨酸代琥珀酸裂解酶(ASL)(转化瓜氨酸为精氨酸)的活性很低,而肝脏中相对较高,可能具有将瓜氨酸转化为精氨酸的能力^[7-9]。这类似于哺乳动物(瓜氨酸和精氨酸的合成分别在不同组织内完成)。

由此可见,(1)硬骨鱼类是否具有自身精氨酸合成的能力及其确切生化途径目前还不十分清楚;(2)硬骨鱼类组织中存在精氨酸合成相关酶(CPS III、OCT、ASS、ASL等);(3)尽管组织中某些精氨酸合

成相关酶活性较低,但在缺乏精氨酸的情况下是否会诱导这些酶的基因表达目前还不清楚。上述问题仍有待进一步研究。

1.2 精氨酸的生理功能

1.2.1 参与体内蛋白质的合成及多胺的合成,促进生长 饲料中缺乏精氨酸可引起多种实验鱼体蛋白合成下降^[1,10],表现为蛋白沉积(protein retention, PR)和体蛋白含量下降,添加精氨酸后则明显改善上述状况。

Berge等^[11]发现,大西洋鲑(*Salmo salar* L.)的生长与体内多胺的水平呈显著的正相关。Orlandini等^[12]证明,随着环境温度下降,大吻鲈心脏、红肌、白肌多胺含量下降,生长变慢,且两者呈显著相关性。

1.2.2 促内分泌作用 Benos等^[13]观察到,腹腔注射精氨酸可刺激褐鳟(*Salmo trutta*)体内胰岛素和胰岛素样生长因子 I (insulin like growth factor I, IGF-I)的分泌。他们在鲤体内也观察到上述现象。Plisetskaya等^[14]证实腹腔注射精氨酸或饲料中添加精氨酸均可使大鳞大马哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)、银大马哈鱼(*Oncorhynchus kisutch*)和虹鳟血浆胰岛素水平升高。Morrisson等发现,虹鳟腹腔注射精氨酸除可刺激胰岛素分泌外,还可刺激胰高血糖素(glucagon)和胰高血糖素样肽-1 (glucagon-like peptide-1, GLP-1)的分泌。利用胰腺离体培养技术,Eilertson等观察到精氨酸可刺激虹鳟生长抑素(somatostatin)的分泌。但在大西洋鲑未发现精氨酸有刺激胰岛素、生长素分泌的作用。

关于精氨酸刺激内分泌的机理尚未完全搞清楚。Uretsky和Chang^[15]利用离体培养金鱼垂体细胞,发现NO供体乙酰青霉胺(S-nitroso-N-acetylpenicillamine, SNAP)和硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)可刺激生长素(growth hormone, GH)的分泌,一氧化氮合成酶(nitric oxide synthase, NOS)抑制剂aminoguanadin hemisulfate (AGH)和N-(3-aminomethyl) benzylacetamidine, dihydrochloride (1400 W)可抑制GH的分泌。这提示精氨酸刺激内分泌的机理可能与NO有关。

1.2.3 NO的作用 体内NO由精氨酸经NOS催化生成。

在心血管活动的调节方面,Mustafa等^[16]在虹鳟证实,L-Arg可使其冠状动脉舒张,而NOS抑制

剂、 N^w -硝基-L-精氨酸(N^w -Nitro-L-Arginine, L-NA)和 N^w -硝基-L-精氨酸甲酯(N^w -Nitro-L-Arginine methyl ester, L-NAME)则使冠状动脉收缩,且L-Arg的舒血管作用可被L-NA和L-NAME所阻断。NO供体SNP也具有舒血管作用,并可抑制L-NA和L-NAME的作用。如事先用化学方法损伤血管内皮,则L-Arg的作用消失。因此他们提出虹鳟冠状动脉的调节由NO介导,且为内皮依赖性的。Imbrogno等^[17]利用欧洲鳗鲡(*Anguilla Anguilla*)离体心脏实验,证实L-Arg及NO供体3-吗啉-悉尼酮亚胺(3-morpholino sydnonimine, SIN-1)可抑制心肌收缩,而NOS抑制剂 N^G -单甲基-L-Arg(N^G -monomethyl-L-arginine, L-NMMA)和L-亚胺基乙基鸟氨酸[L- N^5 (1-iminoethyl)ornithine, L-NIO]、鸟苷酸环化酶抑制剂1H-(1,2,4)oxadiazolo-(4,3-a)quinoxalin-1-one(ODQ)、内皮损伤剂Triton X-100均可使心肌收缩加强,认为NO在心脏功能的调节中有重要作用。

但也有部分研究者认为NO可使血管收缩或对血管的调节无作用。Pellegrino等^[18]在研究欧洲鳗鲡循环时发现,L-Arg、SNP及SIN-1均引起鳗血管收缩,并证实它们收缩血管的作用由NO介导。Evans等^[19]在狗鲨(*Squalus acanthia*)腹主动脉环研究中发现,L-Arg、SNP及NO均无舒血管作用,A-23187(Ca^{2+} ionophore)具有舒血管作用,这一作用依赖内皮的完整,且可被环氧酶抑制剂吲哚美辛(Indomethacin)阻断,但不受L-NA的影响。因此他们提出是前列腺素而非NO介导了血管舒张反应。在鳃鲛(*Rhinorhynchus typus*)、鲤也有类似的发现。

出现上述相互矛盾的结论可能是由以下原因引起:(1)同种鱼类不同部位血管存在差异;(2)鱼类与高等动物可能存在差别;(3)不同发育阶段存在差异;(4)实验药物剂量的差异。

在免疫功能调节方面,Neumann等^[20]和Wang等^[21]最先观察到巨噬细胞激活因子(macrophage activating factor, MAF)和细菌脂多糖(bacterial lipopolysaccharide, LPS)可刺激金鱼头肾巨噬细胞产生NO。Buentello等^[22]在斑点叉尾鲴上发现,腹腔注射LPS后,腹腔巨噬细胞NO的产生可随饲料精氨酸含量的增加而增加,巨噬细胞培养介质中的精氨酸可促进NO的生成,而L-NMMA则抑制NO的产生。目前已在鮠、鲇(*Clarias fuscipinnus*)、大吻鲈和隆头巨鲷中发现上述类似的现象。

Buentello等^[23]在爱德华氏菌攻毒实验中发现,饲料中添加精氨酸可使斑点叉尾鲴的死亡率明显降低。

2 精氨酸与赖氨酸的拮抗作用

在鸟类和哺乳动物中,赖氨酸-精氨酸拮抗现象普遍存在。但鱼类是否存在赖氨酸-精氨酸拮抗现象目前存在争论。一部分研究者认为,在鱼类中不存在赖氨酸-精氨酸拮抗现象。Robinson等^[24]以生长和血清氨基酸为评价指标,观察到斑点叉尾鲴不存在赖氨酸-精氨酸拮抗现象。另外,在大吻鲈、杂交狼鲈(*Morone saxatilis* × *M. chrysops*)、牙鲆、大西洋鲑也未发现赖氨酸-精氨酸拮抗现象。

另一部分研究者的实验结果则表明,鱼类的赖氨酸和精氨酸之间存在拮抗现象。Kaushik等^[25]观察到饲料中过量的赖氨酸可使虹鳟血浆中尿素水平下降,尿液中尿素分泌减少,这表明赖氨酸影响了精氨酸的代谢,因此认为在虹鳟中存在赖氨酸-精氨酸拮抗现象。此外,他们还发现,饲料中精氨酸含量适宜时,过量的赖氨酸对虹鳟的生长有抑制作用。Kim等^[26]发现,饲料中赖氨酸过量时,虹鳟对精氨酸的需求增加。赖氨酸-精氨酸拮抗现象可能发生在消化、吸收水平,也可能是在吸收后的代谢水平。Kaushik等^[27]发现虹鳟随饲料精氨酸的增加,精氨酸的消化率增加,而赖氨酸的消化率降低。Berge等^[28]利用翻转囊技术(everted sleeve method),观察到大西洋鲑中肠赖氨酸与精氨酸的吸收存在竞争抑制现象。在吸收后代谢水平,精氨酸酶(Arginase)催化 $Arg \rightarrow ornithine + Urea$,精氨酸酶活性受鸟氨酸的负反馈调节,同时赖氨酸也是一种很强的精氨酸酶抑制剂。体外实验发现,赖氨酸抑制大西洋鲑肝精氨酸酶活力;体内实验虽未发现赖氨酸对精氨酸酶有影响,但体内精氨酸酶作用产物量却明显下降,这提示赖氨酸影响了精氨酸的代谢。

3 鱼类精氨酸的需求量

3.1 不同鱼类精氨酸的需求量

目前已研究了大鳞大麻哈鱼、银大麻哈鱼、鲑、太平洋鲑(*Oncorhynchus* spp)、大西洋鲑(*Salmo salar*)、斑点叉尾鲴、虹鳟、尼罗罗非鱼(*Oreochromis nilotica*)、莫桑比克罗非鱼(*Oreochromis mossambica*)、巨鲈隆头鲷、日本鳗鲡(*Anguilla japonica*)、牙鲆、遮目鱼(*Chanos chanos*)、尖吻鲈(*Lates calcarifer*)、大吻鲈、美国红鱼(*Sciaenops*

ocellatus)、黄鲈(*Perca flavescens*)、银鲈(*Bidyanus bidyanus*)、杂交狼鲈、印度鲳(*Cirrhinus mrigala*)

等对精氨酸的需求(表1)。

表1 几种鱼类精氨酸的需求量(%饲料蛋白)

Tab.1 Dietary arginine requirements of different fish species (%dietary protein)	%	
鱼类 Fish species	需求量/% Requirement	资料来源 Cited literature
大鳞大马哈鱼(<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>)	6.0	Klein 等[29]
银大马哈鱼(<i>Oncorhynchus kisutch</i>)	5.8	Klein 等[29]
	4.9	Luzzana 等[30]
鲤鱼(<i>Cyprinus carpio</i>)	4.3	Nase[31]
	4.3	NRC[32]
印度鲳鱼(<i>Cirrhinus mrigala</i>)	4.6	Ahmed 等[33]
太平洋鲑(<i>Oncorhynchus</i> spp.)	4.44	NRC[32]
大西洋鲑(<i>Salmo salar</i>)	4.1	Lall 等[34]
	5.1	Berge 等[35]
斑点叉尾鲷(<i>Ictalurus punctatus</i>)	4.3	Robinson 等[24]
	4.2	Buettello 等[1]
	4.31	NRC[36]
虹鳟(<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	3.3	Kaushik 等[36]
	3.6	Walton 等[37]
	4.7	Cho 等[38]
	5.9	Ketola 等[39]
	3.6	Rodehutsord 等[40]
尼罗罗非鱼(<i>Oreochromis niloticus</i>)	4.2	Santiago 等[41]
莫桑比克罗非鱼(<i>Oreochromis mossambica</i>)	4.0	Jackson 等[42]
隆头巨鲷(<i>Sparus aurata</i>)	5.0	Luxet 等[43]
日本鳗鲡(<i>Anguilla japonica</i>)	4.5	Nase[31]
	4.5	NRC[32]
牙鲆(<i>Paralichthys olivaceus</i>)	4.08	Alam 等[10]
遮目鱼(<i>Chanos chanos</i>)	5.25	Borlongan[44]
	5.25	Borlongan 等[45]
尖吻鲈(<i>Lates calcarifer</i>)	3.8	Murillo-Gurren 等[46]
大吻鲈(<i>Dicentrarchus labrax</i>)	3.9	Tibaldi 等[47]
美国红鱼(<i>Sciaenops ocellatus</i>)	5.0	Barnia 等[48]
黄鲈(<i>Perca flavescens</i>)	4.88	Twibell 等[49]
银鲈(<i>Bidyanus bidyanus</i>)	6.8	Ngaramae 等[50]

由表1可见,鱼类精氨酸需求量在3.3%~6.8%(蛋白)之间,产生如此大差异的原因可能有以下几点。

3.1.1 种间差异 这可能是由于不同种类的鱼对精氨酸的利用、代谢存在差异,也可能是由于某些种类具有自身精氨酸的合成能力^[1-3]。

3.1.2 实验用鱼初始体质量的差别 一般鱼体越小,其生长迅速、代谢旺盛,对精氨酸的需求越高。Griffin 等^[51]研究发现,杂交狼鲈对精氨酸的需求量

与初始体质量有关,初始体质量为3.1g时,精氨酸的需求量为4.37%蛋白,而初始体质量为7.1g时,精氨酸的需求量为4.14%蛋白。

3.1.3 实验饲料蛋白源组成的差别 不同的研究者实验饲料配方中蛋白源组成差别较大,会对实验结果产生影响。对大多数鱼类而言,当以晶体氨基酸为主要氮源时,实验鱼的生长率低于以蛋白质为氮源时的生长;植物性蛋白源的效果差于动物性蛋白源^[52]。

3.1.4 投喂频率和投喂水平的影响 不同实验者每天投喂次数为2~3次不等。Murai在鲤实验中观察到,每天4次投喂时晶体氨基酸的利用比1次投喂时明显提高。因此,投喂次数也会对实验结果有影响。Luzzana等^[30]在大马哈鱼实验中观察到,当饱食投喂(satiation-fed)时,精氨酸需求量为4.9%蛋白,而限制投喂(restricted-fed)时,精氨酸需求量为5.5%蛋白。

3.1.5 实验周期长短的影响 不同实验者所选用的实验周期6~12周不等。养殖周期的长短直接影响到实验鱼的生长率和生理状态,因此,实验鱼对精氨酸的需求也存在一定的差异。

3.1.6 精氨酸替代物差异的影响 在大多数鱼类对精氨酸需求的研究实验中,一般以谷氨酸作为精氨酸的等氮替代物,少数实验用甘氨酸。Buentello等^[1]证实,斑点叉尾鲟可利用谷氨酸在体内自行合成精氨酸。其他鱼类是否有此功能尚不清楚。因此,在进行精氨酸需求实验时为避免谷氨酸的影响,应以甘氨酸或其他非必需氨基酸作为精氨酸的等氮替代物。

3.2 精氨酸缺乏症

饲料中精氨酸缺乏时大多数鱼类主要表现为生长抑制、饲料转化率及蛋白沉积率下降。在斑点叉尾鲟、虹鳟及牙鲆还表现为死亡率升高和烂鳍。

3.3 饲料中过量的精氨酸对生长的影响

饲料中精氨酸过量时对生长的影响存在明显的种间差异。对大西洋鲑、斑点叉尾鲟、牙鲆、大吻鲈、美国红鱼、黄鲈、银鲈、杂交狼鲈等的研究表明,饲料中过量的精氨酸对生长无影响。血液及组织生化分析显示,大西洋鲑、斑点叉尾鲟、大吻鲈、牙鲆、大吻鲈,随着饲料精氨酸含量的增加,在血浆精氨酸含量增加的同时,血浆 ornithine 含量、尿酸-N含量、肝组织精氨酸酶(arginase)活力均明显增加。这表明体内多余的精氨酸被用来氧化分解,提供能量。同位素标记实验也证实了这一点。

而有关虹鳟、尼罗罗非鱼、遮目鱼、尖吻鲈、印度鲉鱼的研究表明,过量的精氨酸对生长有显著的抑制作用,这可能是由于赖氨酸-精氨酸拮抗作用,饲料中精氨酸含量高时抑制了赖氨酸的吸收,从而抑制了生长。在遮目鱼^[45]和尖吻鲈^[46]中发现,过量的精氨酸除对生长有显著的抑制作用外,还使死亡率明显升高。这在饲料的实际生产及使用中应引起注意。

虽然有关精氨酸在鱼类体内的合成、生理功能、需求量等方面的研究已较深入。但仍有许多问题尚未完全搞清楚,如:(1)精氨酸在多种养殖鱼类的需求量尚未研究;(2)鱼类精氨酸合成的途径;(3)精氨酸促内分泌作用的机制;(4)赖氨酸-精氨酸拮抗现象存在种间差异的机制。

精氨酸作为营养因子可提高免疫功能除在斑点叉尾鲟有少量报道,在其他鱼类是否有此作用等,这些问题仍需做进一步的深入研究。

参考文献:

- [1] Buentello J A, Gatlin D M. The dietary arginine requirement of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) is influenced by endogenous synthesis of arginine from glutamic acid[J]. *Aquaculture*, 2000, 188:311-321.
- [2] Buentello J A, Gatlin D M. Plasma citrulline and arginine kinetics in juvenile channel catfish, *Ictalurus punctatus*, given oral gabaculing[J]. *Fish Physiol Biochem*, 2001, 24:105-112.
- [3] Fournier V, Gouillou-Countans M F, Metailler R, et al. Protein and arginine requirements for maintenance and nitrogen gain in four teleosts[J]. *Brit J Nutr*, 2002, 87:459-469.
- [4] Chiu Y N, Austin R E, Ramsey G L. Urea cycle activity and arginine formation in rainbow trout (*Salmo Gairdneri*)[J]. *J Nutr*, 1986, 116:1640-1650.
- [5] Wilson R P. Nitrogen metabolism in channel catfish *Ictalurus punctatus* II. Evidence for an apparent incomplete urea cycle[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1973, 48B:625-634.
- [6] Huggins A K, Skutch G, Baldwin E. Ornithine-urea cycle enzymes in teleostean fish[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1969, 28:587-602.
- [7] Korte J J, Salo W L, Cabrera V M, et al. Expression of carbamoyl-phosphate synthetase III mRNA during the early stages of development and in muscle of adult rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *J Biol Chem*, 1997, 272:6270-6277.
- [8] Kong H, Edberg D D, Korte J J, et al. Nitrogen excretion and expression of carbamoyl-phosphate synthetase III activity and mRNA in extrahepatic tissues of largemouth bass (*Micropterus nilmoides*)[J]. *Arch Biochem Biophys*, 1998, 350:157-168.
- [9] Fekkie A K, Anderson P M, Wright P A. Expression and activity of carbamoyl-phosphate synthetase III and ornithine urea cycle enzymes in various tissues of four fish species[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1998, 119B:355-364.
- [10] Alam S, Teshima S I, Koshio S, et al. Arginine requirement of juvenile Japanese flounder *Paralichthys Olivaceus* estimated by growth and biochemical parameters[J]. *Aquaculture*, 2002, 205:127-140.
- [11] Berge G E, Sveier H, Lied E. Effect of feeding Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) imbalanced levels of lysine and arginine[J]. *Aqua Nutr*, 2002, 8:239-248.

- [12] Orlandini G, Reali N, Soldi M E, et al. Effect of temperature and diet on polyamine concentrations of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.)[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1989, 94B: 381-385.
- [13] Benos N, Planas J V, Gutierrez J, et al. Regulation of plasma insulin-like growth factor-I levels in brown trout (*Salmo trutta*) [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1999, 124C: 33-40.
- [14] Piatetskaya E M, Bachelli-Narvaes L I, Hardy R W, et al. Effects of injected and dietary arginine on plasma insulin levels and growth of pacific salmon and rainbow trout [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1991, 98A: 165-170.
- [15] Uretsky A D, Chang J P. Evidence that nitric oxide is involved in the regulation of growth hormones secretion in goldfish [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 2000, 118: 461-470.
- [16] Mustafa T, Agnieszka C, Hansen J K. Evidence for NO-dependent vasodilation in the trout (*Oncorhynchus mykiss*) coronary system [J]. *J Comp Physiol*, 1997, 167: 98-104.
- [17] Imbrugno S, Iuri L D, Mazza R, et al. Nitric oxide modulates cardiac performance in the heart of *Anguilla Anguilla* [J]. *J Exp Bio*, 2001, 204: 1719-1727.
- [18] Peflingino D, Sprovieri E, Mazza R, et al. Nitric oxide-cGMP mediated vasoconstriction and effect of acetylcholine in the branchial circulation of the eel [J]. *Comp Biochem Physiol*, 2002, 132: 447-457.
- [19] Evans D H, Gunderson M P. A prostaglandin, not NO, mediates endothelium-dependent dilation in ventral aorta of shark (*Squalus acanthias*) [J]. *Am J Physiol*, 1998, 274: R1050-R1057.
- [20] Neumann N F, Fagan D, Belosevic M. Macrophage activating factor(s) secreted by mitogen stimulated goldfish kidney leukocytes synergize with bacterial lipopolysaccharide to induce nitric oxide production in teleost macrophages [J]. *Dev Comp Immunol*, 1995, 19: 473-482.
- [21] Wang R, Neumann N F, Shen Q, et al. Establishment and characterization of a macrophage cell line from goldfish [J]. *Fish Shellfish Immunol*, 1995, 5: 329-346.
- [22] Buenteello J, Gatlin D M. Nitric oxide production in activated macrophages from channel catfish (*Ictalurus punctatus*): influence of dietary arginine and culture media [J]. *Aquaculture*, 1999, 179: 513-521.
- [23] Buenteello J A, Gatlin D M. Effects of elevated dietary arginine on resistance of channel catfish to exposure to *Ectoparasitella ictaluri* [J]. *J Aquat Anim Health*, 2001, 13: 194-201.
- [24] Robinson E H, Wilson R P, Poe W E. Arginine requirement and apparent absence of a Lysine-Arginine antagonist in fingerling channel catfish [J]. *J Nutr*, 198, 111: 46-52.
- [25] Kaushik S J, Fauconneau B, Terrier L, et al. Arginine requirement and status assessed by different biochemical indices in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) [J]. *Aquaculture*, 1988, 70: 75-95.
- [26] Kim K I, Kayes T B, Amundson G H. Requirements for lysine and arginine by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Aquaculture*, 1992, 106: 333-344.
- [27] Kaushik S J, Fauconneau B, Terrier L, et al. Arginine requirement and status assessed by different biochemical indices in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) [J]. *Aquaculture*, 1988, 70: 75-95.
- [28] Berge G E, Bakke-McKellep A M, Lied E. In vitro uptake and interaction between arginine and lysine in the intestine of Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Aquaculture*, 1999, 179: 181-193.
- [29] Klein RG, Halver J E. Nutrition of salmon fishes: Arginine and histidine requirement of Chinook and coho salmon [J]. *J Nutr*, 1970, 100: 1105-1110.
- [30] Luzana U, Hardy R H, Halver J E. Dietary arginine requirement of fingerling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) [J]. *Aquaculture*, 1998, 163: 137-150.
- [31] Nose T. Summary report on the requirement of essential amino acids fry carp [M]. Halver JE, Tiews K (eds). *Fish Nutrition and Fishfeed technology*, Vol. 1, Heerenman, Berlin, 1979, 145-156.
- [32] NRC. *Nutrient Requirements of Fish* [M]. National Academy of Press, Washington, DC, 1991.
- [33] Ahmed I, Khan M A. Dietary arginine requirement of fingerling Indian major carp, *Cirrhinus mrigala* (Hamilton) [J]. *Aquacult Nutr*, 2004, 10: 217-225.
- [34] Lal S P, Kaushik S J, Le Bail P Y, et al. Quantitative arginine requirement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared in sea water [J]. *Aquaculture*, 1994, 124: 13-25.
- [35] Berge G E, Lied E, Sveier H. Nutrition of Atlantic salmon (*Salmo salar*): the requirement and metabolism of arginine [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1997, 117A: 501-509.
- [36] Kaushik S. Application of a biochemical method for the estimation of amino acid needs in fish: quantitative arginine requirements of rainbow trout in different salinities [M]. Halver JE, Tiews K (eds). *Fish Nutrition and Fishfeed technology*, Vol. 1, Heerenman, Berlin, 1979, 197-207.
- [37] Walton M J, Adron J W, Colazo R M, et al. Dietary requirements of rainbow trout for tryptophan, lysine and arginine as determined by growth and biochemical measurements [J]. *Fish Physiol Biochem*, 1986, 2: 161-169.
- [38] Cho C Y, Kaushik S, Woodward B. Dietary arginine requirement of young rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1992, 102A: 211-216.
- [39] Ketola H G. Requirement for dietary lysine and arginine by fry rainbow trout [J]. *J Anim Sci*, 1983, 56: 101-107.
- [40] Rodehutsord M, Becker A, Pack M, et al. Response of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to supplements of individual essential amino acids in a semipurified diet, including an estimate of the maintenance requirement of essential amino acids [J]. *J Nutr*, 1995, 126: 1166-1175.
- [41] Santiago C B, Lovell R T. Amino acid requirements for growth of Nile tilapia [J]. *J Nutr*, 1988, 118: 1540-1546.

- [42] Jackson A J, Capper B S. Investigations into the requirements of the tilapia *Sarotherodon mossambicus* for dietary methionine, lysine and arginine in semi-synthetic diets[J]. *Aquaculture*, 1982, 29:289-297.
- [43] Luquet P, Sebaut J J. Nutrition aux et croissance chez la daurade et la truite[J]. *Actes Colloq CNEXO*, 1974, 1:243-253.
- [44] Borlongan I G. Arginine and threonine requirements of milkfish (*Chanos chanos* Forskall) juveniles[J]. *Aquaculture*, 1991, 93:313-322.
- [45] Borlongan I G, Coloso R M. Requirements of juvenile milkfish (*Chanos chanos* Forskall) for essential amino acid[J]. *J Nutr*, 1993, 123:125-132.
- [46] Marillo-Gurren D P, Coloso R M, Borlongan I G, et al. Lysine and arginine requirements of juvenile Asian sea bass (*Lateolabrax niloticus*) [J]. *J Appl Ichthyol*, 2001, 17:49-53.
- [47] Tibaldi E, Tulli F, Lanari D. Arginine requirement and effect of different dietary arginine and lysine levels for fingerling sea bass (*Dicentrarchus labrax*) [J]. *Aquaculture*, 1994, 127:207-218.
- [48] Bernas D E, Buentele J A, Gatlin D M III. Dietary arginine requirement of juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*) based on weight gain and feed efficiency[J]. *J Nutr*, 2000, 130:1786-1799.
- [49] Twibell R G, Brown P B. Dietary arginine requirement of juvenile yellow perch[J]. *J Nutr*, 1997, 127:1838-1841.
- [50] Ngamane P, De Silva S S, Gunasekera R M. Arginine and phenylalanine requirement of juvenile silver perch *Budunus budunus* and validation of the use of body amino acid composition for estimating individual amino acid requirements[J]. *Aqua Nutr*, 1999, 5:173-180.
- [51] Griffin M F, Wilson K A, Brown P B. Dietary arginine requirement of juvenile hybrid striped bass[J]. *J Nutr*, 1994, 124:888-893.
- [52] Fournier V, Goulikou-Constant M F, Metailler R, et al. Excess dietary arginine affects urea excretion but does not improve N utilization in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and turbot *Parrus maximus* [J]. *Aquaculture*, 2003, 217:559-576.

The recent advance on arginine nutritional physiology in fish

WAN Jun-li, MAI Kang-sen, AI Qing-hui

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

Abstract: Arginine is one of the essential amino acids for fish. It has fundamental roles in protein synthesis, polyamine synthesis and stimulates hormone release. Arginine is the major substrate for production of nitric oxide, which plays an important role in regulation of cardiovascular system and immune function. In some fish species, arginine can be synthesized *in vivo*. In this paper, we reviewed the recent advance of arginine on main metabolism path, physiological function, requirement and relationship with lysine in fish. [Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(4): 679-685]

Key words: Fish; Arginine; Nutrition