

# 牛磺酸在鱼类中的生物学功能

## The biological functions of taurine on fish

于道德<sup>1</sup>, 郑永允<sup>1</sup>, 宁璇璇<sup>2</sup>, 官曙光<sup>1</sup>, 任贵如<sup>3</sup>, 刘洪军<sup>1</sup>

(1. 山东省海水养殖研究所, 山东 青岛 266002; 2. 国家海洋局 烟台海洋环境监测中心站, 山东 烟台 264006; 3. 滨州市海洋与渔业局, 山东 滨州 2566000)

中图分类号: Q517

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2010)02-0086-06

牛磺酸(Taurine), 又称为牛胆酸, 是一种非蛋白氨基酸, 无遗传密码子, 不组成蛋白质和酶类, 因最早于 1827 年从牛胆汁中分离而得名<sup>[1]</sup>。牛磺酸系小分子含硫氨基酸, 化学名为 2-氨基乙磺酸, 结构式为  $\text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{SO}_3\text{H}$ , 相对分子质量为 125.4, 常温常压下牛磺酸纯品为无色四面针状结晶, 无臭, 味微酸, 可溶于水, 微溶于 95% 乙醇, 不溶于无水乙醇, 熔点为 310℃。在所研究的脊椎动物体内, 牛磺酸主要以游离形式存在, 尤其是在一些易兴奋组织内, 如中枢神经系统、骨骼肌、肝脏、心脏和大脑中的含量更高, 对于维持这些组织细胞的稳定性具有一定的作用。另外, 在哺乳类中, 有少量牛磺酸以小肽的形式存在, 如磺乙谷酰胺 (gultaurine, litoralon)、aspartyltaurine、Ser-Glu-Ser-taurine 和 seryl-taurine, 另外还有一些乙酰化的形式, 如 N-acetylaspartyltaurine、N-acetylglutamyl-taurine 等, 这些短肽在体内同样发挥着重要的生理功能<sup>[2~4]</sup>。

从系统发生学的角度来看, 牛磺酸是较古老的化合物, 以不连续的方式广泛地存在于生物圈内, 尤其在微藻、昆虫以及节肢动物中的含量更为丰富<sup>[1]</sup>。对于作为食物链较高层次的脊椎动物来说, 一般都可以通过食物直接获得足够量的牛磺酸来满足其自身的生理代谢需求, 很少出现牛磺酸匮乏的病理现象, 所以过去牛磺酸一直被认为是机体内无功能的含硫氨基酸的终末代谢产物。然而对猫科动物营养学的研究发现: 猫科动物缺乏合成牛磺酸的一种关键酶——半胱次磺酸脱羧酶 (cysteine sulfinatase decarboxylase, CSD), 其自身不能合成牛磺酸, 完全依赖食物供给<sup>[5, 6]</sup>。猫科动物食物中牛磺酸的缺乏所引起的病理学特征——视网膜变性和心肌炎的发生<sup>[7, 8]</sup>, 使牛磺酸的研究受到普遍关注。

除了少数动物种类, 如猫科、狐狸等不能合成牛磺酸、完全依赖食物供给外, 大多数脊椎动物的成体可以通过其他含硫的氨基酸, 如蛋氨酸、胱氨酸、半胱氨酸等合成一定量的牛磺酸。但动物在幼体时期和人类的由于合成能力不足以及特定情况下(如人类的肠道疾病状态, 会导致血浆中牛磺酸的大量流失而缺乏), 体内牛磺酸需要外源补给, 所以又被称为条件性必需氨基酸<sup>[9]</sup>。

在哺乳动物中, 牛磺酸在体内发挥着强大的生理功能, 包括: 参与胆酸的合成和脂肪的代谢, 促进脂肪的乳化作用和脂类物质(如脂溶性维生素)的消化吸收; 以及对中枢神经系统的发育和再生过程中的保护和营养作用<sup>[10]</sup>; 尤其是与元素锌协同作用, 对于维持视网膜功能的正常性发挥着不可替代的作用<sup>[11]</sup>; 对细胞膜起保护作用, 起到解毒和抗氧化的功能; 调解离子通道, 影响钙离子的结合和转运、激素释放、维持和调节渗透压<sup>[12]</sup>、调节神经递质等<sup>[1, 13]</sup>。

近年来, 随着鱼粉替代蛋白的研究, 牛磺酸在鱼类中的研究也受到广泛地关注。对于特定的鱼类来说, 牛磺酸是必需氨基酸, 一定剂量的牛磺酸不仅能够提高鱼类的生长率、食物转化效率、刺激鱼类摄食, 并且具有防止一些营养疾病的功能, 如绿肝综合症(一般由于植物蛋白引起)。作者重点探讨牛磺酸作为营养元素在鱼类中的研究现状, 以及其强大的生理和生物学功能在低等脊椎动物——鱼类中

收稿日期: 2008-12-24; 修回日期: 2009-02-25

基金项目: 海洋公益性行业科研专项经费项目(200805069); 山东省农业良种工程资助项目

作者简介: 于道德(1978-), 男, 山东青岛人, 博士, 主要从事海洋生物学研究, 电话: 0532-82655167, E-mail: wensente@163.com; 刘洪军, 通信作者, 研究员, E-mail: hongjunl@126.com

发挥的程度。并从系统发生学的角度,与高等哺乳动物相比,探讨其可能存在的未知作用。

## 1 牛磺酸在鱼类体内的合成与代谢

牛磺酸在动物体内的分布与存在形式决定了其生理和生物学功能。它在鱼类体内分布与其他脊椎动物大体类似:即以游离形式大量存在于鱼类的各组织和器官中,在可兴奋器官和组织中的含量较高:如肝脏、心脏和大脑等。在不同的发育时期,含量差异很大,如新生动物脑中含量最丰富的游离氨基酸就是牛磺酸(事实上此时其他游离氨基酸含量都很低),随着脑的发育,牛磺酸的水平逐渐下降,到成年动物脑中牛磺酸的含量仅为新生动物的 1/3,在发育成熟的大脑中,牛磺酸的含量仅次于谷氨酸。这种模式已经在不同动物中得到证实,包括人类、猴子、老鼠、兔子、昆虫。

事实上,所谓牛磺酸的生物合成过程,就是含硫氨基酸的代谢过程。对于大多说脊椎动物来说,牛磺酸都是在肝脏中合成,然后通过血液循环进入到各个组织内,发挥其相应的功能<sup>[14]</sup>。以哺乳动物为例,维生素 B<sub>6</sub> 为辅酶,牛磺酸可以由蛋氨酸、胱氨酸、半胱氨酸等含硫氨基酸经过一系列酶促反应合成,牛磺酸合成的主要器官和组织是肝脏、大脑和心脏,其合成的限制酶是半胱次磺酸脱羧酶(cysteine sulfinate decarboxylase, CSD),为牛磺酸形成的最后一步<sup>[1, 15, 16]</sup>。其中 CSD 的活性直接反映了动物合成牛磺酸的能力。鱼类中同样存在着这样的合成途径,但是鱼类中 CSD 活性却在不同种类及不同发育时期有很大差异<sup>[17~20]</sup>。其中 CSD 活性较高的种类包括:虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)<sup>[21~24]</sup>,大西洋鲑鱼(*Salmo salar*)<sup>[25]</sup>。而真鲷(*Pagrus major*)、牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)、鲤鱼(*Cyprinus*)等 CSD 的活性很低;在黄尾鱼(*Seriola quinqueradiata*)、细鳞鲆(*Pleuronichthys cornutus*)、鲈鱼(*Helicolenus hilgedo*)、金枪鱼(*Thunnus*)体内该酶甚至没有活性。

半胱胺双加氧酶(cysteine dioxygenase, CDO) 最先从老鼠的肝脏中发现<sup>[26]</sup>,催化半胱氨酸到半胱亚磺酸的转变,为牛磺酸的生物合成中间步骤的限制酶,但是在鱼类中关于此酶活性的研究报道不多<sup>[27]</sup>。

与哺乳动物类似,鱼类也主要是通过肾脏的作用来调节体内牛磺酸水平。为了维持体内高水平的含量,牛磺酸的代谢和重吸收与肾脏紧密联系,并进化出一套适应机制。当牛磺酸过量时,多余部分随

尿排除;当牛磺酸不足时,肾脏通过重吸收降低牛磺酸的排泄。

牛磺酸在鱼体内的代谢形式主要有:(1)在肝脏中与胆碱结合生成牛胆磺酸,随胆汁排到消化道中,可促进脂肪和脂溶性维生素的消化吸收<sup>[28]</sup>。(2)与次氯酸形成氯胺牛磺酸,参与体内的免疫功能等。

## 2 牛磺酸与鱼类繁殖和早期发育

关于牛磺酸对繁殖和早期发育的影响研究主要基于猫科动物的试验,因为猫科动物体内半胱次磺酸脱羧酶的活性很低,牛磺酸完全依赖于食物,容易进行试验操作。Struman<sup>[29]</sup>和 Chesney<sup>[30]</sup>通过大量实验表明:在牛磺酸缺乏或含量很低的情况下(0%或 0.01%),对雌猫繁殖性能影响显著。主要体现为死胎、流产、夭折以及新生猫的发育畸形,如视网膜降解、大脑发育缓慢、脑积水等。在很多动物的雌性生殖道液体中,发现含有高水平的牛磺酸和其他一些抗氧化物质,如亚牛磺酸和谷胱甘肽等<sup>[31, 32]</sup>。另外,牛磺酸和亚牛磺酸已被证明是精子活力因子,能激活体外培养的仓鼠精子活力。这说明:牛磺酸对于维持雌雄动物配子的正常功能以及繁殖的顺利进行都起到重要的作用。在动物体外受精和体外培养的研究中,进一步证实了牛磺酸等抗氧化物质主要用于抵消胚胎发育过程中的氧化作用,从而克服“发育阻滞”的出现<sup>[32, 33]</sup>。

在鱼类中关于牛磺酸对繁殖和早期发育影响的研究不多,原因是亲鱼的饵料组成中并不缺乏牛磺酸(主要饲喂鲜杂鱼,很少使用配合饵料)。2006年 Matsunari 首先在黄尾鱼繁殖前 5 个月进行了牛磺酸的亲鱼营养实验,证实了牛磺酸的作用。在 3 个不同的牛磺酸浓度梯度(0, 0.5%, 1%)下,1%组亲鱼的繁殖成功率和繁殖力大大提高,雌鱼卵子的直径、上浮率、受精率等重要参数都要高于其他两组<sup>[34]</sup>。这说明牛磺酸对鱼类繁殖成功同样起到促进作用,但其具体机制是否与人类或其他高等脊椎动物类似还有待进一步研究。

在集约化养殖条件下,虽然微囊饲料的研究取得了一定的进展,大部分鱼类仔鱼的开口饵料仍然依赖于轮虫和卤虫。由于生物饵料的生长特性和繁殖特点,导致其在养殖条件下,不仅缺乏 n-3 系列多不饱和脂肪酸,而且牛磺酸质量比也很少[其中,卤虫(*Artemia*)为 6.9 mg/g,轮虫仅为 0.8~1.8 mg/g]。目

前,在苗种生产过程中,牛磺酸虽然还没有像(DHA)那样被广泛接受并使用,但至少的证据表明:利用牛磺酸对轮虫进行强化能够提高真鲷和牙鲆仔鱼的生长性能<sup>[35,36]</sup>。另外,牛磺酸能够提高仔鱼肠道的发育过程<sup>[37]</sup>,在这一点上,似乎与核酸的作用类似<sup>[38]</sup>。所以说,进一步开展此类工作,似乎能够为一些鱼类的人工繁殖提供一定的帮助。

### 3 牛磺酸与鱼类生长

对于水产动物来说,很多营养物质最直接的效果就是促进生长。在研究牙鲆幼鱼的生物饵料糠虾(mysid)的化学组成上,发现糠虾富含牛磺酸,高达29.0 mg/g,而普通配合饵料(含鱼粉蛋白)仅为3.8 mg/g<sup>[39]</sup>。以糠虾为基础饵料,不仅能提高牙鲆的食物转化率和生长率,甚至比投喂鱼糜的生长率要高出约2倍<sup>[40]</sup>;而且改变鱼体的化学组成,尤其是体内牛磺酸含量上升<sup>[41]</sup>。牛磺酸在牙鲆中的营养试验证实了在饵料中添加牛磺酸能够促进牙鲆幼鱼生长并能提高鱼体内牛磺酸的含量<sup>[42]</sup>,而且对其摄食行为也产生一定影响<sup>[43-45]</sup>。当然,这与牛磺酸具有促摄食作用是密切相关的<sup>[46]</sup>。

其他鱼类的实验也证实了牛磺酸的促生长作用。如欧洲鲈(*Dicentrarchus labrax*)<sup>[47]</sup>,黄尾鱼<sup>[48]</sup>,虹鳟<sup>[49]</sup>,军曹鱼(*Rachycentron canadum*)<sup>[50]</sup>等,这些都是在以植物蛋白为主的鱼粉替代蛋白研究的基础上出现的第二个关于牛磺酸营养的研究热点。与鱼粉相比,植物源蛋白自身在营养上存在很多缺陷。首先,植物源蛋白含有大量抑制生长的因子<sup>[51]</sup>;其次,缺乏某些特定鱼类必须营养素,如豆粕缺乏蛋氨酸、玉米麸质缺乏赖氨酸,更重要的是,几乎所有植物源蛋白都缺乏牛磺酸<sup>[52]</sup>。通过实验证实,缺乏牛磺酸的植物源蛋白饵料会导致鱼体出现生长缓慢和一些病理现象,如绿色肝脏综合症和溶血性贫血等<sup>[27,53-55]</sup>。这些病理现象通过外源添加牛磺酸能够得以改善<sup>[55-57]</sup>。

### 4 牛磺酸的渗透压调节作用

在动物进化的过程中,有机物的功能也随之协同进化。其中,牛磺酸最初的作用可能就是渗透压调节。而且牛磺酸所具有的大部分细胞功能似乎都与其渗透调节特性相关。所有的动物细胞,包括从最低等的阿米巴到哺乳动物,其渗透压调节过程都与牛磺酸相关。在硬骨鱼类的很多器官中,牛磺酸都参与

渗透压的调节作用<sup>[58]</sup>。在此过程中,牛磺酸起到双重的功能,包括渗透压的维持和渗透压的调节。

牛磺酸首先是作为一种小分子有机渗透性介质(osmolyte)而存在于特定组织或细胞内(尤其是容易受到渗透压变化影响的组织或细胞),即通过自身提供细胞一定的渗透压。其次,对其他的渗透性介质进行调节,起到渗透压调节剂的作用。

牛磺酸能够作为渗透性介质与其化学结构密不可分,一般来说,此类有机化合物具有如下特点:(1)分子量小、易溶解,能被细胞膜保持住;(2)或者作为两性离子存在,或者呈中性,即在生理pH下不带净电荷;(3)迅速生成或累积,并达到渗透调节的量;(4)不干扰生物大分子(如脂膜结构蛋白,酶类,DNA等)的功能,所以在细胞内的浓度变化不会干扰细胞正常的生理功能。牛磺酸完全符合以上条件。类似的能够作为渗透性介质的有机化合物还有很多,包括其他氨基酸,一些小分子糖类等<sup>[59]</sup>。

在非等渗环境下(无论是高渗还是低渗),任何细胞都具有自身的容积调节能力,从而维持机体的渗透压平衡<sup>[60]</sup>。不难理解,鱼类细胞在此方面的功能更为强大,尤其是广盐性鱼类。在低渗情况下,细胞首先膨胀,然后 $K^+$ 、 $Cl^-$ 等离子和有机调节质(如牛磺酸等)外排作用增强,并主动排出水分<sup>[61]</sup>。在此过程中有机质的贡献力是主要的,如在川鲮(*Platichthys flesus*)中发现,当血浆渗透压下降17%,牛磺酸可提供40%的渗透压变化,而 $K^+$ 离子仅仅提供16%<sup>[62]</sup>。牛磺酸的外排作用主要受到细胞外钙离子的调节<sup>[63]</sup>,最终出现调节性容积减少(regulatory volume decrease, RVD)。而在高渗情况下,出现调节性容积增加(regulatory volume increase, RVI)过程,此时细胞内牛磺酸以主动吸收的方式进入细胞,与 $Na^+$ 协同吸收,需要消耗能量,并且细胞外 $Cl^-$ 的离子同样对牛磺酸的主动吸收起到刺激作用。

### 5 牛磺酸与鱼类免疫

对于猫科动物和灵长类,牛磺酸缺乏导致中枢神经系统、视网膜,心血管和生殖系统畸形;而且这些病变通常都伴随着免疫系统的相关病变<sup>[64,65]</sup>。从器官水平上来看,猫在缺乏牛磺酸时,通常会导致脾脏和淋巴结都出现不同程度的退化,如内皮网状细胞及淋巴细胞形态均出现异常等,并伴随轻度的溶血。其他实验也证实了免疫器官的指数都在添加牛磺酸时呈上升趋势。其次,从细胞水平上来看,牛

磺酸是高等脊椎动物中白细胞中唯一含量高达20~50  $\mu\text{mol/L}$  的氨基酸,说明其在维持免疫细胞正常功能上的重要性<sup>[66]</sup>。缺乏牛磺酸时,淋巴细胞和嗜中性细胞的免疫功能下降,血中白细胞总数下降,多形核细胞和单核细胞比例异常,过氧化物的产物减少,吞噬杀灭表皮葡萄球菌的能力减弱,血中免疫球蛋白的含量降低。

此外,牛磺酸具有抗氧化作用,可保护血浆成分和白细胞免受氧化剂和自由基的损伤。在临床上,牛磺酸具有抗炎反应,能够降低炎症反应对机体的损伤。包括阻止一些细胞因子,如肿瘤坏死因子的产生等,并减少  $\text{NO}_2$  引起的肺部纤维化程度<sup>[67]</sup>。在此,牛磺酸的免疫功能与其另一化合形式密不可分,即在白细胞内随过氧化物酶(myeloperoxidase, MPO)的作用下,牛磺酸可与局部产生的次氯酸结合形成氯胺牛磺酸(Tau-Cl)。氯胺牛磺酸作为一个更加稳定的氧化剂,另外氯胺牛磺酸还有助于防止细胞自溶。目前,关于氯胺牛磺酸的生物学效应的研究也成为热点话题,尤其是其在炎症反应中强大的调节作用<sup>[65]</sup>。

鱼类缺乏牛磺酸,导致的病变如绿色肝脏综合症和溶血性贫血等,从侧面证明了牛磺酸在鱼类免疫功能上的重要作用,表明它至少具有维持鱼类发挥正常免疫反应的功能。目前,牛磺酸作为鱼类免疫增强剂已经应用于鱼类营养中,但是针对性的研究还很缺乏。

## 6 鱼类牛磺酸研究展望

牛磺酸的作用十分强大,在鱼类中很多方面的研究仍处于初级阶段。今后应着重以下几个方面研究:(1)不同种类亲鱼在繁殖过程中,牛磺酸的需求量、尤其是前期性腺发育过程,以及牛磺酸对繁殖行为和繁殖力的影响;(2)相关早期发育,例如受精率、孵化率、胚后发育过程中仔鱼质量等。(3)从营养的角度考虑,不同鱼类牛磺酸与其他含硫氨基酸的代谢过程的联系必然存在差异,这需要在进行鱼类营养研究的时候充分考虑和把握这一要素。(4)正如 DHA 和 EPA 在鱼类早期发育中的研究,牛磺酸强化轮虫和卤虫的时间在生产上的使用以及产生的效果还需要进一步的证实。(5)牛磺酸对鱼类免疫的影响和作用的研究是个新颖的领域,尤其是从免疫系统发生过程来进行研究,更是具有重要的意义。(6)牛磺酸虽然不参与蛋白组成中,但是发现在

小肽中存在,关于鱼类含牛磺酸小肽的研究仍属于空白,鉴于磺乙谷酰胺的重要生理功能,不可否认,若是鱼类存在此类小肽,必定在免疫或其他方面发挥重要的作用,可能具有类似于抗菌肽或者氯胺牛磺酸那样的功能,亟待进一步探究。

参考文献:

- [1] Huxtable R J. Physiological actions of taurine[J]. **Physiological Reviews**, 1992, 72: 101-163.
- [2] Marnela K. Glutamyl-*taurine* is the predominant synaptic taurine peptide[J]. **Journal of Neurochemistry**, 1985, 44: 752-754.
- [3] Bittner S, Win T, Gupta R.  $\gamma$ -L-glutamyltaurine[J]. **Amino Acids**, 2005, 28: 343-356.
- [4] Marnela K, Timonen M, Lahdesmaki P. Mass spectrometric analyses of brain synaptic peptides containing taurine[J]. **Journal of Neurochemistry**, 1984, 43: 1 650-1 653.
- [5] Knopf K, Sturman J A, Armstrong M, Hayes K C. Taurine. an essential nutrient for the cat[J]. **Journal of Nutrition**, 1978, 108: 773-778.
- [6] Sturman J A, Gargano A D, Messing J M, *et al.* Feline maternal taurine deficiency: effect on mother and offspring[J]. **Journal of Nutrition**, 1986, 116: 655-667.
- [7] Pion P D, Kittleson M D, Rogers Q R, *et al.* Myocardial failure in cats associated with low plasma taurine - a reversible cardiomyopathy[J]. **Science**, 1987, 237: 764-768.
- [8] Hayes K C, Trautwein E A. Taurine deficiency syndrome in cats[J]. **Veterinary Clinics of North America Small Animal Practice**, 1989, 19: 403-413.
- [9] Cho K H. Insufficient taurine in enteral nutrition for patients[J]. **Nutrition Research**, 2006, 26: 450- 453.
- [10] Lima L. Content and concentration of taurine hypotaurine and zinc in the retina the hippocampus and the dentate gyrus of the rat at various postnatal days[J]. **Neurochem Res**, 2004, 29: 247-255.
- [11] Militante J, Lombardini J. Taurine: evidence of physiological function in the retina[J]. **Nutrition of Neurosciences**, 2002, 5: 45-48.
- [12] Pasantes-Morales H, Quesada O, Moran J. Taurine: An osmolyte in mammalian tissues[J]. **Advances in Experimental Medicine and Biology**, 1998, 442: 209-217.
- [13] Sturman J A. Taurine in development[J]. **Journal of Nutrition**, 1988, 118: 1 169-1 176.
- [14] Tappaz M L. Taurine biosynthetic enzymes and taurine transporter: molecular identification and regulations[J]. **Neurochemical Research**, 2004, 29: 83-96.
- [15] Jacobsen J G, Smith L H. Biochemistry and physiology of taurine and taurine derivatives[J]. **Physiological Reviews**, 1968, 48: 424-451.
- [16] Hayes K C. A reviews on the biological function of taurine[J]. **Nutr Rev**, 1976, 34: 92-95.

- [17] Goto T, Matsumoto T, Takagi S. Distribution of the hepatic cysteamine dioxygenase activities in fish[J]. **Fisheries Science**, 2001, 67: 1 187-1 189.
- [18] Yokoyama M, Takeuchi T, Park G S, *et al.* Hepatic cysteine sulphinate decarboxylase activity in fish[J]. **Aquacultu Res**, 2001, 32: 216-220.
- [19] Goto T, Matsumoto T, Murakami S, *et al.* Conversion of cysteate into taurine in liver of fish[J]. **Fisheries Science**, 2003, 69: 216-218.
- [20] Goto T, Tiba K, Sakurada Y, Takagi S. Determination of hepatic cysteinesulfinate decarboxylase activity in fish by means of OPA-prelabeling and reverse-phase high performance liquid chromatographic separation[J]. **Fisheries Science**, 2001, 67: 553-555.
- [21] Walton M J, Cowey C B, Adron J W. Methionine metabolism in rainbow trout fed diets of differing methionine and cystine content[J]. **The Journal of Nutrition**, 1982, 112: 1 525-1 535.
- [22] Yokoyama M, Nakazoe J. Accumulation and excretion of taurine in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), fed diets supplemented with methionine, cystine, and taurine[J]. **Comp Biochem Physiol**, 1992, 102A: 565-568.
- [23] Cowey C B, Cho C Y, Sivak J G, *et al.* Methionine intake in rainbow-trout (*Oncorhynchus mykiss*), relationship to cataract formation and the metabolism of methionine[J]. **Journal of Nutrition**, 1992, 122: 1 154-1 163.
- [24] Yokoyama M, Kaneniwa M, Sakaguchi M. Metabolites of L- [35 S] cysteine injected into the peritoneal cavity of rainbow trout[J]. **Fisheries Science**, 1997, 63: 799-801.
- [25] Nordrum S, Krogdahl Å, Røsjø C, *et al.* Effects of methionine, cysteine and medium chain triglycerides on nutrient digestibility, absorption of amino acids along the intestinal tract and nutrient retention in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under pair-feeding regime[J]. **Aquaculture**, 2000, 186: 341-360.
- [26] Sorbo B, Ewetz L. The enzymatic oxidation of cysteine to cysteinesulfinate in rat liver[J]. **Biochem Biophys Res Commun**, 1965, 18: 359-363.
- [27] Goto T. Studies on the green liver in cultured red sea bream fed low level and non-fish meal diets: Relationship between hepatic taurine and biliverdin levels[J]. **Fisheries Science**, 2001, 67: 58-63.
- [28] Sakai T, Watanabe K, Kawatsu H. Occurrence of ditaurobilirubin, bilirubin conjugated with two moles of taurine, in the gallbladder bile of yellowtail, *Seriola quinqueradiata*[J]. **J Biochem**, 1987, 102: 793-796.
- [29] Sturman J A. Taurine in development[J]. **Physiological Reviews**, 1993, 73: 119-147.
- [30] Chesney R W. The role of taurine in infant nutrition[J]. **Advanced Exp Med Biol**, 1998, 442: 463-476.
- [31] Leese H J, Aldridge S, Jeffries K S. The movement of amino acids into rabbit oviductal fluid[J]. **Journal of Reproduction and Fertility**, 1979, 56: 623-626.
- [32] Guerin P E, Mouatassim S, Menezo Y. Oxidative stress and protection against reactive oxygen species in the pre-implantation embryo and its surroundings[J]. **Hum Reprod Update**, 2001, 7: 175-189.
- [33] Devreker F. Effects of taurine on human embryo development in vitro[J]. **Human Reproduction**, 1999, 14: 2 350-2 356.
- [34] Matsunari H, Hamada K, Mushiake K, *et al.* Effects of taurine levels in broodstock diet on reproductive performance of yellowtail *Seriola quinqueradiata*[J]. **Fisheries Science**, 2006, 72: 955-960.
- [35] Chen J-N, Takeuchi T, Takahashi T, *et al.* Effect of rotifers enriched with taurine on growth and survival activity of red sea bream *Pagrus major* larvae[J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 2004, 70: 542-547.
- [36] Chen J-N, Takeuchi T, Takahashi T, *et al.* Effect of rotifers enriched with taurine on growth in larvae of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 2005, 71: 342-347.
- [37] Salze G, Craig S R, Schwarz M, *et al.* Novel live feed enrichments beneficially impact digestive on gogeny in larval cobia *Rachycentron Candadum*[J]. **Abstract of Aquaculture America**, 2008, 08: 337.
- [38] Li P, Gatlin I D M. Nucleotide nutrition in fish: Current knowledge and future applications[J]. **Aquaculture**, 2006, 251: 141-152.
- [39] Park G-S, Takeuchi T, Seikai T, *et al.* Nutritional study on mysids as food organisms for juvenile Japanese flounder[J]. **Suisanzoshoku**, 1997, 45: 371-378.
- [40] Park G-S, Takeuchi T, Seikai T, *et al.* The effects of residual salts and free amino acids in mysid meal on growth of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 2000, 66: 697- 704.
- [41] Seikai T, Takeuchi T, Park G-S. Comparison of growth, feed efficiency and chemical composition of juvenile flounder fed live mysids and formula feed under laboratory conditions[J]. **Fish Sci**, 1997, 63: 520-526.
- [42] Park G S, Takeuchi T, Seikai T, *et al.* The effects of dietary taurine on growth and taurine levels in whole body of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 2001,67: 238-243.
- [43] Kim S K, Takeuchi T, Yokoyama M, *et al.* Effect of dietary supplementation with taurine,  $\beta$ -alanine and GABA on the growth of juvenile and fingerling Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. **Fisheries Science**, 2003, 69: 242-248.
- [44] Kim S-K. Effect of dietary taurine levels on growth and feeding behavior of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. **Aquaculture**, 2005, 250: 765- 774.
- [45] Kim S K. Effect of taurine supplemented practical diet on growth performance and taurine contents in whole

- body and tissues of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*[J]. **Fisheries Science**, 2005, 71: 627-632.
- [46] Shamushaki V A J, Kasumyan A O, Abedian A, *et al.* Behavioural responses of the Persian sturgeon (*Acipenser persicus*) juveniles to free amino acid solutions[J]. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 2007, 40: 219-224.
- [47] Martinez J B, Chatzifotis S, Divanach P, *et al.* Effect of dietary taurine supplementation on growth performance and feed selection of sea bass *Dicentrarchus labrax* fry fed with demand-feeders[J]. **Fisheries Science**, 2004, 70: 74-79.
- [48] Matsunari H, Takeuchi T, Takahashi M, *et al.* Effect of dietary taurine supplementation on growth performance of yellowtail juveniles *Seriola quinqueradiata*[J]. **Fisheries Science**, 2005, 71: 1 131-1 135.
- [49] Gaylord G T, Teague A M, Barrows F T. Taurine supplementation of all-plant protein diets for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. **Journal of the World Aquaculture Society**, 2006, 37: 509-517.
- [50] Lunger A N, McLean E, Gaylord T G, *et al.* Taurine supplementation to alternative dietary proteins used in fish meal replacement enhances growth of juvenile coibia (*Rachycentron canadum*)[J]. **Aquaculture**, 2007, 271: 401-410.
- [51] Francis G, Makkar H P S, Becker K. Antinutritional factors present in plant-derived alternate fish feed ingredients and their effects in fish[J]. **Aquaculture**, 2001, 199: 197-227.
- [52] Yamamoto T, Unuma T, Akiyama T. The influence of dietary protein sources on tissue free amino acid levels of fingerling rainbow trout[J]. **Fisheries Science**, 2000, 66: 310-320.
- [53] Watanabe T. A trial to culture yellowtail with non-fishmeal diets[J]. **Fisheries Science**, 1998, 64: 505-512.
- [54] Maita M. Green liver observed in yellowtail fed non-fish meal diet[J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 1997, 63: 400-401.
- [55] Takagi S. The green liver syndrome is caused by taurine deficiency in yellowtail, *Seriola quinqueradiata* fed diets without fishmeal[J]. **Aquaculture Sci**, 2005, 53: 279-290.
- [56] Takagi S. Efficacy of taurine supplementation for preventing green liver syndrome and improving growth performance in yearling red sea bream *Pagrus major* fed low-fishmeal diet[J]. **Fisheries Science**, 2006, 72: 1 191-1 199.
- [57] Takagi S. Hemolytic suppression roles of taurine in yellowtail *Seriola quinqueradiata* fed non-fishmeal diet based on soybean protein[J]. **Fisheries Science**, 2006, 72: 546-555.
- [58] King P A, Goldstein L. Organic osmolytes and cell volume regulation in fish[J]. **Mol Physiol**, 1983, 4: 53-66.
- [59] Yancey P H. Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses[J]. **J Exp Biol**, 2005, 208: 2 819-2 830.
- [60] Avella M, Ducoudret O, Pisani D F, *et al.* Swelling-activated transport of taurine in cultured gill cells of sea bass: physiological adaptation and pavement cell plasticity[J]. **Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol**, 2009, 296: 1 149-1 160.
- [61] Lang F. Functional significance of cell volume regulatory mechanisms[J]. **Physiological Reviews**, 1998, 78: 247-306.
- [62] Links V T. Cell volume regulation in flounder, *Platichthys flesus* heart muscle accompanying an alteration in plasma osmolality[J]. **Comp Biochem Physiol** 1975, 52: 415-418.
- [63] McCarty N A, O'Neil R G. Calcium signaling in cell volume regulation[J]. **Physiological Reviews**, 1992, 72: 1 037-1 061.
- [64] Schuller L G, Mehta P D, Rudelli R, *et al.* Immunologic consequences of taurine deficiency in cats[J]. **J Leukoc Biol**, 1990, 47: 321-331.
- [65] Schuller L G, Park E. Taurine and its chloramine: modulators of immunity[J]. **Neurochemical Research**, 2004, 29: 117-126.
- [66] Fukuda K, Hirai Y, Yoshida H, *et al.* Free-amino acid content of lymphocytes and granulocytes compared[J]. **Clinical Chemistry**, 1982, 28: 1 758-1 761.
- [67] Gordon R E, Shaked A A, Solano D F. Taurine protects hamster bronchioles from acute NO<sub>2</sub>-induced alterations[J]. **American Journal of Pathology**, 1986, 125: 585-600.

(本文编辑: 梁德海)