

· 综述 ·

鱼类磷脂营养生理研究进展

艾庆辉 韩冰 麦康森

(农业部水产动物营养与饲料重点实验室 教育部海水养殖重点实验室 中国海洋大学水产学院, 青岛 266003)

摘要 磷脂作为类脂的一种,对鱼类(尤其是仔、稚鱼)的生长、存活、发育及抗应激能力等具有重要作用。作者综述了磷脂的生物学特征、在鱼体内的消化、吸收及转运过程、磷脂的合成途径及其与胆固醇的交互作用等,在此基础上比较了鱼类和甲壳类对磷脂需要量的差异,为鱼类养殖过程中磷脂的应用提供了理论指导。

关键词 磷脂;鱼类;合成途径;脂类转运

中图分类号 S917 文献标志码 A 文章编号 1000-7075(2014)02-0129-06

Advances on phospholipid nutrition of fish

AI Qing-hui HAN Bing MAI Kang-sen

(Key Laboratory of Aquaculture Nutrition and Feeds, Ministry of Agriculture; Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003)

ABSTRACT Phospholipid is the predominant polar lipid which plays a central role in growth performance, survival, salt-resistance, and temperature tolerance for fish, especially for the larvae. The biological characters of phospholipid, its digestion, absorption and transport in fish, its synthetic pathways, and the interactions between phospholipid and cholesterol were introduced in this review. Moreover, differences in the requirements of phospholipid between fish and crustacean were compared, in order to provide a theoretical guidance for the applications of phospholipid in fish culture.

KEY WORDS Phospholipid; Fish; Synthetic pathway; Lipid transport

脂类是鱼类不可或缺的营养要素之一,其中磷脂(Phospholipid, PL)作为类脂的一种,是分子中含有磷酸的一种复合极性脂(Tocher *et al.* 2008)。PL 具有特殊的分子结构和生理功能,在生物体内广泛存在,PL 的亲水性决定了它是生物膜重要的功能成分,PL 在水产动物饲料中的作用也越来越受到研究者的重视。饲料中添加 PL 不仅为鱼类提供能量与营养物质、提高存活率,且可促进鱼体对脂类的吸收与转运。目前,PL 的研究主要集中在仔、稚鱼阶段,此阶段鱼体新陈代谢旺盛、生长迅速,但 PL 合成能力有限,需在饲料中补充 PL 来维持鱼体正常生长(Coutteau *et al.* 1997),有关仔、稚鱼对 PL 需求量的研究也有相关报道(Kanazawa *et al.* 1981、1983;Geurden *et al.* 1995;赵金柱 2008)。因此,有关 PL 的生物学特征、消化、吸收及转运过程、PL 的合成途径及其与胆固醇的交互作用等方面的研究在鱼类中已有一些报道,本文对此作一综述。

国家鲆鲽产业技术体系项目(CARS50-G08)资助

收稿日期:2013-04-24;接受日期:2013-05-08

作者简介:艾庆辉(1972-),男,教授,主要从事鱼类营养生理和营养免疫学研究。E-mail: qhai@ouc.edu.cn, Tel: 13969712326

1 PL的生物学特征

PL是甘油、脂肪酸和磷酸结合的衍生物。其中PL酰胆碱(卵磷脂,PC)、磷酰乙醇胺(脑磷脂,PE)、磷脂酰肌醇(肌醇磷脂,PI)和磷脂酰丝氨酸(PS)是4种最常见的磷脂。不同种类的PL在不同物种中的作用不尽相同,然而,即使对于同一物种,不同种类PL的作用效果也有差异(Kanazawa *et al.* 1981、1983、1985)。研究认为,PC和PI是PL中促进生长的活性成分,尤其PC被认为是活性最高的物质。PL作为能量和必需脂肪酸(Essential fatty acid,EFA)的来源,优于中性脂(Sargent *et al.* 1997、1999a、b),且摄入体内的PL可以释放出多种营养物质,如胆碱、肌醇、多种必需脂肪酸等,对于消化能力尚不完善的仔、稚鱼和甲壳类幼体发挥重要作用(汪海峰等 2004)。乳化性也是PL最重要的理化性质之一,饲料中添加具有乳化性的PL可促进鱼类肠道内脂肪的消化(Hung *et al.* 1997; Craig *et al.* 1997; Kasper *et al.* 2003)。PL的诱食性和抗氧化性等也得到证实:用添加PC的微颗粒饲料投喂金头鲷仔、稚鱼显著提高了鱼体摄食活力和效率,且PL提供的胆碱和乙醇胺可有效地抑制过氧化值的升高(Ishihara 1997; Saito *et al.* 1997; Koven *et al.* 2001)。

2 PL的消化、吸收和转运

鱼类PL消化、吸收机制与哺乳动物中的相似,即由胰腺分泌的磷脂酶在胆汁盐和 Ca^{2+} 的作用下分解PL,水解的主要产物为1-酰基溶血磷脂(Henderson *et al.* 1987; Sargent *et al.* 1989)。1-酰基溶血磷脂是PL的一种,不溶于丙酮、乙醚,有强溶血作用,可帮助消化体内的脂肪,鱼体胆汁可分泌溶血磷脂作为磷脂酶 A_2 的底物。少部分PL在胆盐的协助下,混合在乳胶微粒内,在肠内不经消化而被直接吸收。PL水解后产生的其余产物如甘油和磷酸可参加糖代谢,脂肪酸可进一步被氧化,各种氨基醇都可以参加PL的再合成,胆碱可以通过转甲基作用转变为其他物质。除脂肪酸外,PL的消化产物几乎都是水溶性的,在肠道内易于吸收。Koven等(1994)在大菱鲆的研究中指出,肠道内磷脂的水解速率都显著低于三酰甘油和甾醇。

磷脂酶在PL的消化过程中起重要作用,根据磷脂酶对PL起作用的酯键和存在的生物和组织的不同,PL酶分为5类,即 A_1 、 A_2 、B、C和D,通常认为磷脂酶B是磷脂酶 A_1 、 A_2 的混合物。它们特异地作用于PL分子内部的各个酯键,通过水解形成不同的产物。磷脂酶 A_2 作为主要分解PL的酶,其活力在海水鱼类开口几天后即可检测到(Zambonino *et al.* 2001)。由于许多硬骨鱼类的胰腺不发达,阻碍了肠道中脂类分解代谢的关键酶——磷脂酶 A_2 的研究进程。有学者在真鲷的肝胰腺中已经分离纯化出磷脂酶 A_2 的两种亚型,证实其分子量较低且属于 Ca^{2+} 依赖型酶(Ono *et al.* 1998)。

PL作为脂蛋白的重要组成成分参与鱼类血脂的转运,这与在哺乳动物中的作用相似(Tocher 1995)。脂蛋白包括乳糜微粒(Chylomicron,CM)、极低密度脂蛋白(Very-low-density lipoprotein,VLDL)、低密度脂蛋白(Low-density lipoprotein,LDL)和高密度脂蛋白(High-density lipoprotein,HDL),PL分别占其比例为8%、21%、25%及29%。然而这一比例因鱼的种类、年龄、营养状况及生殖周期而有所不同(Fremont *et al.* 1981)。PL水解产生的溶血磷脂会与肠道内部分游离脂肪酸发生酯化作用,形成CM和VLDL,通过淋巴系统进入血液循环(虹鳟和丁鲷),也有少量直接经门静脉进入肝脏(鲤鱼),再入血液,最终以脂蛋白的形式运至全身各组织(Noaillac-Depeyre *et al.* 1974; Sire *et al.* 1981)。肝脏和肠道是合成VLDL和CM的主要器官,同时肝脏也是合成PL的活跃器官,因此,肝脏和肠道对转运外源性甘油三酯和内源性甘油三酯具有重要作用。研究发现,饲料中PL含量及组成可显著影响肠道脂蛋白的含量及组成(Nelson *et al.* 1974; Chapman 1980),提高水生动物肠部和肝部脂类运输能力。饲料中PL缺乏可导致仔、稚鱼肠的主要部位或肝组织出现脂肪空泡的积累(Salhi *et al.* 1999; Liu *et al.* 2002),证实了PL在脂类的吸收和转运过程中是必不可少的。组织中的CM和VLDL的三酰基甘油在脂蛋白酯酶(Lipoprotein lipase,LPL)和肝脂酶(Hepatic lipase,HL)的作用下水解后被吸收,而水解后残留的一些产物,如PL、游离的HDL微粒则重新形成中密度脂蛋白和LDL(Tocher 1995)。

PL作为HDL的重要成分,同时参与胆固醇和甘油三酯的转运,将胆固醇和甘油三酯由肠道上皮细胞转运至血淋巴中,再进入各器官组织中。研究表明,饲料中缺乏PL可导致龙虾幼体体内PC和胆固醇含量显著降

低(D' Abramo *et al.* 1982),而且胆固醇从中肠腺转运至血淋巴的速率也随之降低(D' Abramo *et al.* 1985)。

3 PL 合成途径

PL 合成代谢途径的研究多集中在哺乳动物中,一般认为 PL 有两种主要的合成途径(Lykidis 2007),分别是胞二磷胆碱(Cytidine 5'-diphosphocholine, CDP)-甘油二酯途径和甘油二酯(Diacylglycerol, DAG)合成途径。它们在动物体内由二羟丙酮磷酸(Dihydroxyacetone phosphate, DHAP)在 α -甘油酯转移酶的作用下与脂肪酸酯化形成磷脂酸(Phosphatidic acid, PA)。磷酸在磷酸酶的作用下生成二脂酰甘油 DAG, DAG 则进一步与 CDP-胆碱或 CDP-乙醇胺作用合成 PC 和磷脂酰乙醇胺(PE)(Tocher *et al.* 2008)。而 PI 或 PS 则由 CDP-二脂酰甘油与肌醇或丝氨酸在 PI(或丝氨酸)合酶作用下直接生成。经研究表明,PE、PS 和 PC 之间可以相互转化(Hazel 1990),其中 PC 作为含量最多的磷脂,不但可以通过甘油二酯途径合成,还可通过 PE 转化生成,但前者是其主要的合成途径。

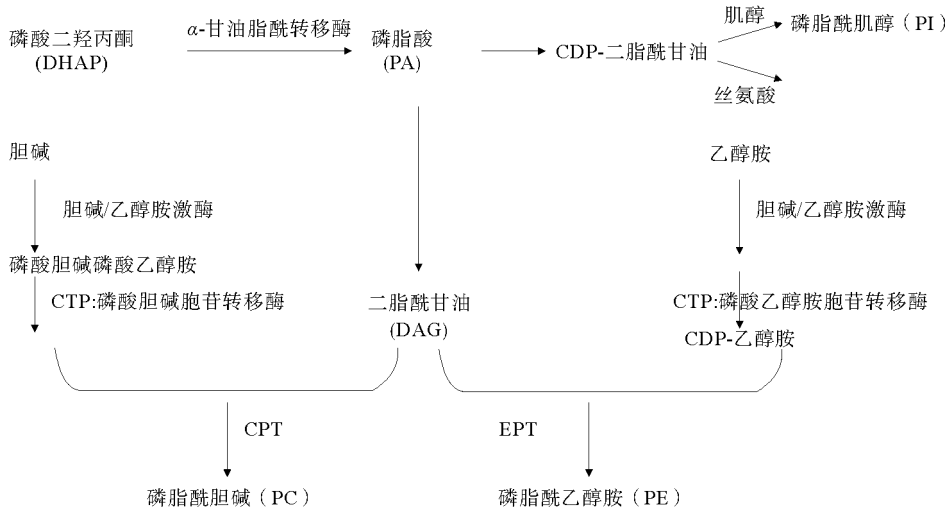


图1 磷脂的合成途径

Fig. 1 The synthetic pathway of phospholipids

Tocher 等(2008)认为,水产动物 PL 合成机制与哺乳动物一致,而 PC 作为主要的 PL 之一,其合成过程中最重要的限速酶之一 CTP:Phosphocholine cytidyltransferase (CCT) 正得到普遍关注,早期研究已在鲑鱼肝脏微粒体中和金鱼的脑及肝中检测到 CDP-胆碱:甘油二酯磷酸胆碱胞苷转移酶的活力(Holub *et al.* 1975b; Leslie *et al.* 1975),而且, Oxley 等(2005)通过对大西洋鲑成鱼(约 1g)的肠黏膜微粒体及哺乳动物中 CCT 的活力比较,都证实了鱼类合成 PL 的主要途径是通过 CDP-甘油二酯途径和 DAG 合成途径,说明水产动物与哺乳动物中磷脂合成途径相似(Hazel 1990)。Hazel(1990)在鲑鱼肝细胞中的研究证实 PE 和 PI 等其他 PL 的合成途径也同哺乳动物类似。而且近年来所有 PL 合成所需的酶及蛋白家族都可在红鳍东方鲀及斑马鱼的基因组中找到,这进一步证实了上述观点,即通过 PA 为中间媒介合成 PL(Holub *et al.* 1975a; Tocher 1995)。但饲料中 PL 含量如何在转录水平上影响鱼类 PL 的合成这一机制还不清楚(Kent 1997),在老鼠的研究中发现,饲料中 PL 含量显著影响了其 CCT mRNA 的表达量,认为 PL 的合成受反馈调节机制控制,但这一结论还需要通过其他物种的实验进一步验证。

PL 合成过程受 Na^+ 的主动转运和细胞膜通透性的影响,卢素芳(2008)研究表明,PL 能够有效激活黄颡鱼仔、稚鱼体内 Na^+ 、 K^+ -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 的活性。Whitney(1974)研究表明,当海水盐度较低时,可口美青蟹 *Callinectes sapidus* 鳃中的 PE 和 PS 合成量显著增加,这也说明 PL 与 Na^+ 泵的 ATP 酶活性有关,且推测 PE 和 PS 可能是 Na^+ 的转运载体(Rojas *et al.* 1965)。

4 PL 与胆固醇

有关 PL 与胆固醇相互作用的研究近年来引起大量学者的关注,且多集中于甲壳动物中。胆固醇是存在

于动物细胞及血液当中的一种重要的动物固醇,通常呈游离状态或者以化学键与脂肪酸相结合。甲壳动物由植物甾醇前体物转化为胆固醇的能力有限(Teshima 1997),因此需在饲料中补充胆固醇,PL在胆固醇的转运过程中发挥重要作用。PL可以加速胆固醇进入中肠腺、血淋巴和肌肉组织,然后在中肠腺或血淋巴中通过卵磷脂胆固醇脂酰转移酶(Lecithin-cholesterolacyltransferase,LCAT)的催化,以脂蛋白的形式进行体内运输,而磷脂特别是PC所含有的不饱和脂肪酸极有可能提供酰基给游离固醇以及激活LCAT(Teshima *et al.* 1986),从而起到加速作用。

Gong等(2000)研究发现,饲料中PL与胆固醇在影响凡纳滨对虾*Litopenaeus vannamei*生长的作用上具有很高的相关性,其中幼体对PL的需求量会随饲料中胆固醇含量的减少而递增。当饲料中胆固醇含量为0.13%时,幼虾对磷脂的需求量为1.5%,而当饲料胆固醇含量减少至0.05%时,其对PL的需求量则增加至5%,可见饲料中添加PL可以起到节约胆固醇的作用。而Sealey等(2001)研究表明,饲料中PL与胆固醇含量对条纹鲈幼体的摄食、生长等没有显著影响,指出鱼类饲料中无需添加胆固醇。而大量研究表明,PL对胆固醇的节约作用主要体现在动物蛋白源饲料中,以大豆蛋白为蛋白源的基础饲料中添加1.0%的胆固醇明显改善鲶鱼(Twibell *et al.* 2004)和牙鲆(Chen 2006)的增重率和饲料转化率,但以鱼粉为主要蛋白源时,饲料中胆固醇对生长没有显著影响(Bjerkeng *et al.* 1999),这表明胆固醇是否对鱼体生长有影响与饲料蛋白源有关(Yun *et al.* 2011)。

5 鱼类及甲壳动物对PL需要量的差异

PL结构复杂,合成需要多种前体和酶的参与,而仔、稚鱼早期生长阶段对这些前体物的合成以及各种限速酶的分泌能力有限,导致PL合成受阻(Kanazawa *et al.* 1981),因此海水仔、稚鱼对饲料中的PL非常敏感,需要在饲料中添加PL来满足组织早期生长的需要。从20世纪80年代起已先后在香鱼*Plexoglossus altivelis*(Kanazawa *et al.* 1981)、乌鲷鱼*Sparus aurata*(Kanazawa *et al.* 1983)、条石鲷*Oplegnathus fasciatus*(Kanazawa *et al.* 1983)、白鲟*Acipenser transmontanus*(Hung *et al.* 1988)、虹鳟*Oncorhynchus mykiss*(Poston 1990a)、条纹鲈*Pseudocaranx dentex*(Takeuchi *et al.* 1992)、牙鲆*Paralichthys olivaceus*(Kanazawa 1993)、鲤鱼*Cyprinus carpio*(Geurden *et al.* 1995)、大菱鲆*Psetta maximus*(Geurden *et al.* 1997b)、欧洲鲈*Dicentrarchus labrax*(Cahu *et al.* 2003b)及大黄鱼*Pseudosciaena crocea*(赵金柱 2008)等仔、稚鱼中作过关于PL需求量的研究,结果表明,仔、稚鱼对PL的需要量一般为2%–12%,其中淡水鱼较海水鱼对PL需求要低。在大西洋鲑的研究中发现,随着鱼体的生长,其对PL的需求逐渐降低,当鱼体体重达到7.5 g时,饲料中不需添加PL,在白鲟5–10 g的研究得到相似的结论。可见随着鱼体的生长,对饲料中PL的需求逐渐降低,研究表明,5 g以上的鱼体饲料中不需添加PL(Tocher *et al.* 2008)。而有关仔虾对PL需要量较仔、稚鱼要低,研究表明日本对虾*P. japonicus*仔虾和日本囊对虾*M. japonicus*仔虾的最适磷脂需求均为3%(Teshima *et al.* 1982; Kanazawa *et al.* 1983),Kanazawa等(1985)的研究表明,日本对虾对PL的需求为6%,这与饲料中不同的脂肪源有关。而对幼虾的研究表明其对PL需求量要小于3%,这与鱼类相似:随着生物体的增长,对PL的需求降低。

6 展望

PL对水产动物的促生长作用已经通过大量的研究被证实,然而,PL在水产饲料中的应用还存在一些未知领域需要探索。当前值得深入研究的领域有:1)目前评定PL需求通常是通过一些表观的指标,如生长存活、畸形率及抗应激能力等(Coutteau *et al.* 1997; Takeuchi *et al.* 1992; Kanazawa 1993; Weirich *et al.* 2001),很少有学者在分子生物学及PL合成代谢机制水平上进行研究(Fontagné *et al.* 1998; Koven 2003; Zambonino *et al.* 2001; Hamza *et al.* 2008),这成为制约PL在水产养殖业应用的一个重要因素;2)尽管很多量学者认为,鱼体细胞和组织中PL的合成途径与哺乳动物相似,但还需通过多种不同食性的鱼类进行验证实验;3)水产动物对不同来源及存在形式的PL的需要量也不同,如何确保饲料中PL的稳定来源对水产养殖业的发展意义重大;4)PL合成机制还需深入探讨。

参 考 文 献

- 卢素芳. 2008. 磷脂在黄颡鱼仔、稚鱼人工微粒饲料中应用及其作用机理的研究. 见: 华中农业大学硕士研究生学位论文
- 孙燕军, 朱振凯. 2004. 卵磷脂在水产动物营养中的作用和饲料中的应用. 水产科技情报, 31(2): 73-75
- 汪海峰, 杨受保. 2004. 磷脂的功能及其在水产养殖中的作用. 水利渔业, 24(5): 67-69
- 赵金柱. 2008. 大黄鱼仔、稚鱼脂类营养生理的研究. 见: 中国海洋大学博士研究生学位论文
- Chen J, Ping QN, Guo JX and 2 others. 2006. Effect of phospholipid composition on characterization of liposomes containing 9-nitrocamptothecin. Drug DevIndPharm 32(6): 719-726
- Chapman MJ, Goldstein S, Mills GL and 3 others. 1978. Distribution and characterization of the serum lipoproteins and their apoproteins in the rainbow trout (*Salmo gairdnerii*). Biochem 17(21): 4455-4464
- Chapman MJ. 1980. Animal lipoproteins; chemistry, structure, and comparative aspects. J Lipid Res 21(7): 789-853
- Coutteau P, Geurden I, Camara MR and 2 others. 1997. Review on the dietary effects of phospholipids in fish and crustacean larviculture. Aquaculture 155(1-4): 149-164
- Craig SR, Gatlin DM. 1997. Growth and body composition of juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*) fed diets containing lecithin and supplemental choline. Aquaculture 151: 259-267
- D' Abramo LR, Bordner CE, Conklin DE. 1982. Relationship between dietary phosphatidylcholine and serum cholesterol in the lobster *Hoomarus* sp. Mar Biol 67(2): 231-235
- D' Abramo LR, Wright JS, Wright KH and 2 others. 1985. Sterol requirement of cultured juvenile crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. Aquaculture 49(3-4): 245-255
- Fontagné S, Geurden I, Escaffre AM and 1 other. 1998. Histological changes induced by dietary phospholipids in intestine and liver of common carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae. Aquaculture 161(1-4): 213-223
- Fremont L, Leger C. 1981. The transport of plasma lipids. In: Fontaine M (Ed.), Nutrition des Poissons, Actes du Colloque CNERNA, Paris, 1979. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris 263-282
- Geurden I, Coutteau P, Sorgeloos P. 1997. Effect of a dietary phospholipid supplementation on growth and fatty acid composition of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.) juveniles from weaning onwards. Fish Physiol Biochem 16(4): 259-272
- Geurden I, Redunz-Neto J, Bergot P. 1995. Essentiality of dietary phospholipids for carp (*Cyprinus carpio* L.) Larvae. Aquaculture 131(3): 303-314
- Gong H, Lawrence AL, Jiang DH and 2 others. 2000. Lipid nutrition of juvenile *Litopenaeus vannamei*: I. Dietary cholesterol and de-oiled soy lecithin requirements and their interaction. Aquaculture 190(3-4): 307-326
- Hazel JR. 1990. Adaptation to temperature: Phospholipid synthesis in hepatocytes of rainbow trout. Am J Physiol 258: 1495-1501
- Hadas E, Koven W, Sklan D and 1 other. 2003. The effect of dietary phosphatidylcholine on the assimilation and distribution of ingested free oleic acid (18:1n-9) in gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae. Aquaculture 217(1): 577-588
- Hamza N, Mhetli M, Khemis IB and 2 others. 2008. Effect of dietary phospholipid levels on performance, enzyme activities and fatty acid composition of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae. Aquaculture 275(1): 274-282
- Henderson RJ, Tocher DR. 1987. Lipid composition and biochemistry of freshwater fish. Prog Lipid Res 26: 281-347
- Holub BJ, Connor JTH, Slinger SJ. 1975a. Incorporation of glycerol-3-phosphate into hepatic lipids of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J Fish Res 32(1): 61-64
- Holub BJ, Nilsson K, Piekarski J and 1 other. 1975b. Biosynthesis of lecithin by the CDP-choline pathway in liver microsomes of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J Fish Res 32(9): 1633-1637
- Hung SSO, Berge GM, Storebakken T. 1997. Growth and digestibility of soya lecithin and choline chloride in juvenile Atlantic salmon. Aquac Nutr 3: 141-144
- Ishihara K. 1997. Antioxidant mechanisms of phospholipids. Bull Natl Res Inst Fish Sci 8: 139-146
- Kanazawa A. 1993. Essential phospholipids of fish and crustaceans. COLLOQUES-INRA, 519-519
- Kanazawa A, Teshima S, Inamori S and 2 others. 1981. Effects of phospholipids on survival rate and incidence of malformation in the larval ayu. Mem Fac Fish 30: 301-309
- Kanazawa A, Teshima S, Inamori S and 1 other. 1983. Effects of dietary phospholipids on growth of the larval red sea bream and knife jaw. Mem Fac Fish 32: 109-114
- Kanazawa A, Teshima S, Sakarnoto M. 1985. Effects of dietary lipids, fatty acids and phospholipids on growth and survival of the prawn (*Penaeus japonicus*) larvae. Aquaculture 50(1-2): 39-49
- Kasper CS, Brown PB. 2003. Growth improved in juvenile Nile tilapia fed phosphatidylcholine. N Am J Aquac 65(1): 39-43
- Kent C. 1997. CTP: phosphocholine cytidyltransferase. Biochim Biophys Acta 1348(1-2): 79-90
- Koven WM, Henderson RJ, Sargent JR. 1994. Lipid digestion in turbot (*Scophthalmus maximus*). 1: Lipid class and fatty acid composition of digesta from

- different segments of the digestive tract. *Fish Physiol Biochem* 13(1) : 69 – 79
- Koven W M, Kolkovski S, Hadas E and 2 others. 2001. Advances in the development of microdiets for gilthead seabream, *Sparus aurata*: a review. *Aquaculture* 194(1–2) : 107 – 121
- Lall SP. 2002. The minerals, In: Halver JE, Hardy RW (Eds.), *Fish Nutrition*, 3rd Academic Press, San Diego; 259 – 308
- Leslie JM, Buckley JT. 1975. Phospholipid composition of goldfish (*Carassius auratus* L.) liver and brain and temperature-dependence of phosphatidylcholine synthesis. *Comp Biochem Physiol* 55(3) : 335 – 337
- Liu JL, Caballero MJ, Izquierdo MS and 4 others. 2002. Necessity of dietary lecithin and eicosapentaenoic acid for growth, survival, stress resistance and lipoprotein formation in gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Fish Sci* 68(6) : 1165 – 1172
- Nelson GJ, Shore VG. 1974. Characterization of the serum high-density lipoproteins and apolipoproteins of pink salmon. *J Biol Chem* 249 : 536 – 542
- Noaillac-Depeyre J, Gas N. 1974. Fat absorption by the enterocytes of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *Cell Tissue Res* 155 : 353 – 365
- Noriaki L, Satoshi A, Mitsumasa M and 1 other. 1990. Intestinal absorption and plasma transport of dietary triglyceride and phosphatidylcholine in the carp (*Cyprinus carpio*). *Comp Biochem Physiol* 96A(1) : 45 – 56
- Ono H, Lijima N. 1998. Purification and characterization of phospholipase A₂ isoforms from the hepatopancreas of red sea bream, *Pagrus major*. *Fish Physiol Biochem* 18(2) : 135 – 147
- Oxley A, Torstensen BE, Rustan AC and 1 other. 2005. Enzyme activities of intestinal triacylglycerol and phosphatidylcholine biosynthesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Comp Biochem Physiol* 141B(1) : 77 – 87
- Poston HA. 1990. Effect of body size on growth, survival, and chemical composition of Atlantic salmon fed soy lecithin and choline. *The Progressive Fish-Culturist* 52(4) : 226 – 230
- Rojas E, Tobias JM. 1965. Membrane model; Association of inorganic cations with phospholipid monolayers. *Biochim Biophys Acta* 94(2) : 394 – 404
- Sealey WM, Craig SR, Gatlin DM. 2001. Dietary cholesterol and lecithin have limited effects on growth and body composition of hybrid striped bass (*Morone chrysops* × *M. saxatilis*). *Aquaculture Nutrition* 7(1) : 25 – 31
- Saito H, Ishihara K. 1997. Antioxidant activity and active sites of phospholipids as antioxidants. *J Am Oil Chem Soc* 74(12) : 1531 – 1536
- Salhi M, Kolkovski S, Izquierdo MS and 1 other. 1995. Inclusion of lecithin and polar or neutral lipids high in n-3 HUFA in microdiets for gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae. In: Lavens P, Jaspers E, Roelants I. (Eds.), *Proceedings of Larvi'95; Fish and Shellfish Larviculture Symposium*, Gent, Belgium. *European Aquacult Soc (Special Publ.)* 24 : 184 – 187
- Salhi M, Hernández-Cruz CM, Bessonart M and 2 others. 1999. Effect of different dietary polar lipid levels and different n-3 HUFA content in polar lipids on gut and liver histological structure of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) larvae. *Aquaculture* 17(1–4) : 253 – 263
- Sargent JR, Henderson RJ, Tocher DR. 1989. The lipids, In: Halver JE (Ed.), *Fish Nutrition*, 2nd ed. Academic Press, New York, 153 – 218
- Sargent JR, McEvoy L, Bell JG. 1997. Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds. *Aquaculture* 155(1) : 119 – 129
- Sargent JR, Bell G, McEvoy L and 2 others. 1999a. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture* 177(1–4) : 191 – 199
- Sargent JR, McEvoy L, Estevez A and 4 others. 1999b. Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* 179(1–4) : 217 – 229
- Sire MF, Lutten C, Vernier JM. 1981. New views on intestinal absorption of lipids in teleostan fishes: an ultrastructural and biochemical study in the rainbow trout. *J Lipid Res* 22 : 81 – 94
- Takeuchi T, Arakawa T, Satoh S and 1 other. 1992. Supplemental effect of phospholipids and requirement of eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid of juvenile striped jack. *Nippon Suisan Gakkaishi* 58(4) : 707 – 713
- Twibell RG, Wilson RP. 2004. Preliminary evidence that cholesterol improves growth and feed intake of soybean meal-based diets in aquaria studies with juvenile channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture* 236(1) : 539 – 546
- Teshima S, Kanazawa A. 1982. Microparticulate diets for the larvae of aquatic animal. *Min Rev Data File Fish Res* 2 : 11 – 22
- Teshima S, Kanazawa A, Kakuta Y. 1986. Role of dietary phospholipids in the transport of ¹⁴C tripalmitin in the prawn. *Bull Jpn Soc Sci Fish* 52(3) : 519 – 524
- Teshima S. 1997. Phospholipids and sterols. In: *Crustacean Nutrition* (D' Abramo L, Conklin DE and Akiyama DM eds), The World Aquaculture Society, Baton Rouge, LA, 85 – 107
- Tocher DR. 1995. Glycerophospholipid metabolism. In: Hochachka PW, Mommsen TP (Eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes. Metabolic and Adaptational Biochemistry*, Elsevier Press, Amsterdam, 4 : 119 – 157
- Tocher DR, Bendiksen EA, Campbell PJ and 1 other. 2008. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish. *Aquaculture* 280(1–4) : 21 – 34
- Weirich CR, Reigh RC. 2001. Dietary lipids and stress tolerance of larval fish. *Nutrition and Fish Health*, Food Products Press, 10 : 13904 – 1580
- Whitney JO. 1974. The effects of external salinity upon lipid synthesis in the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun and in the spider crab *Libinia emarginata* Leech. *Comp Biochem Physiol* 49(3) : 433 – 440
- Yun B, Mai KS, Zhang WB and 1 other. 2011. Effects of dietary cholesterol on growth performance, feed intake and cholesterol metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) fed high plant protein diets. *Aquaculture* 319(1–2) : 105 – 110
- Zambonino Infante JL, Cahu CL. 2001. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae. *Comp Biochem Physiol* 130(4) : 477 – 487