

文章编号: 1005-8737(2000)04-0104-04

·综述·

## 虾蟹类幼体的脂类需求及脂类与发育的关系

### Lipid requirement of decapod crustacean larvae and the relationship between lipid and larval development

成永旭, 王武, 吴嘉敏, 黄显清

(上海水产大学, 上海 200090)

CHENG Yong-xu, WANG Wu, WU Jia-min, HUANG Xian-qing

(Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

**关键词:** 虾蟹类; 幼体发育; 脂类需求

**Key words:** decapod crustacean; larval development; lipid requirement

**中图分类号:** Q963.16; S968.2

**文献标识码:** A

虾蟹类(包括鱼类)幼体发育阶段使用饵料的质量是保证成活率的关键,它直接关系到虾蟹类育苗的成败,是主要生产要素之一。因此研究和掌握虾蟹类幼体发育的营养需求特点,并采用适当措施提高幼体阶段的饵料质量很有必要。本文综述了国内外有关的研究成果和研究动向,为今后进一步研究提供参考。

#### 1 研究动态

有关虾蟹类营养需求的研究,国内外多集中于经济价值较高种类对脂类的营养需求,但涉及到幼体发育阶段的研究较少,且主要集中于长链多不饱和脂肪酸的营养需求<sup>[1-5]</sup>。主要原因是:①脂类对虾蟹类幼体的发育有相当重要的影响,而用于培育幼体的活饵料中,脂类的营养常有缺陷;②虾蟹类幼体的营养需求较难研究,因为具有经济价值的虾蟹类多为海洋种类,其幼体发育孵出后很快进入摄食浮游生物的自营养幼体阶段,并要持续数个自营养幼体阶段才能变态为仔虾蟹,在不同的幼体阶段还包括食性转化和营养水平的变化,这对幼体的营养研究造成极大的困难;③虾蟹类幼体个体太小,尚无法对其消化吸收和饵料转化等常规营养需求进行有效的研究,也难以对饵料营养价值进行准确评定。所以,要有效地进行虾蟹类幼体脂类营养需求的研究,除了利用一般的成活率和生长蜕皮指标外,须首先建立适应幼体饵料营养

价值评价的可靠性指标,因为单纯用虾蟹幼体成活率和生长蜕皮指标来研究有一较大弊端,即周期较长;虾蟹幼体个体小,同时养殖条件难以把握,有时较高的死亡率常使研究者对实验的结果难以判定,因此数据的可靠性不强。要建立幼体营养需求的指标,必须确立能够反映幼体营养状况的指标。这方面的工作正在逐步深入进行,有人以幼体的甘油三酯含量或甘油三酯和游离胆固醇的比率来表征幼体阶段的生长和饵料营养状况的评定指标<sup>[6-10]</sup>,或用消化酶的活性变化作为幼体营养状态的指标去估计生长发育的阶段和食性的转变<sup>[7,11]</sup>。鉴于多数海水虾蟹类幼体在开口阶段体内仅有少量的能量储存,它们的饥饿耐受性很差,所以开口阶段投喂合适的饵料十分重要。目前有人通过研究胚胎发育阶段<sup>[12,13]</sup>和早期幼体发育阶段的生化组分变化<sup>[5]</sup>来推测虾蟹类开口阶段的营养需求。在鱼类,常用RNA/DNA比率作为其幼体生长发育的指标<sup>[14,15]</sup>。

对虾蟹类幼体阶段营养需求进行研究,最终配制出适合于幼体需求的全价饲料,以替代目前育苗生产上主要依靠的活饵料,是扩大经济虾蟹类养殖的最终途径。目前虽然这种努力已进行了近20年,但收效甚微。主要原因是:①多数经济虾蟹类幼体阶段个体小,要求摄食的颗粒较小,由于粒径较小,很难保证饵料均质性和营养成分在水中的稳定性;②由于对虾蟹类幼体阶段的营养需求了解还很有限,很难配制出营养均衡的饲料。针对前者,通过特殊的加工工艺已基本解决,即颗粒外被一层囊膜,称被膜微粒子饲料,但加工工艺较为复杂。

目前的微粒子饲料中,蛋白源选用的是一些营养价值高的蛋白质,如鱼糜、鱿鱼糜、软体动物匀浆液、鳕鱼卵匀浆液、

收稿日期:1999-09-20

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39900112);中华农业科教基金资助项目(99-03-B-1)

作者简介:成永旭(1964-),男,上海水产大学,副教授,博士,主要从事甲壳动物繁殖营养学和水产动物增殖营养学研究。

鸡蛋、牛奶、酪蛋白和动物明胶等。由于脂类对幼体营养的特殊性, 应特别注重在营养成分中添加脂类物质, 如磷脂(卵磷脂)、 $\omega$ 3HUFA 及维生素和矿物质等。但这样配制的微粒子饲料不仅价格昂贵, 饲喂效果也不甚理想, 且易污染水质。而活饵料经过精心计划和培养, 一般可以满足虾蟹类规模化育苗的需要, 活饵料中脂类营养的缺乏也可通过强化培育来弥补, 生产效果好, 不易污染水质, 也比较符合健康化育苗的需要。所以, 今后相当的时间内, 活饵料仍是虾蟹类幼体培育的主要饵料途径, 人工微粒子饲料仅在育苗中用于活饵料不足时的补充。

对虾蟹类幼体营养需求的研究, 以及对活饵料的营养强化和品质改良将是今后研究的焦点。可逐步建立生物饵料对虾蟹幼体营养价值的评价方法, 并确立简单快速直观判定的指标。利用这些方法可对育苗期间的生物饵料进行监测, 并及时采用相应措施调整生物饵料的营养状况, 避免由于生物饵料缺乏营养而造成幼体的大量死亡。根据虾蟹类各幼体期营养需求的特点, 寻找可替代的生物饵料品种, 如利用大型枝角类替代虫无节幼体, 降低育苗的成本, 也是今后的研究方向。

## 2 幼体脂类储存与发育的关系

### 2.1 抗饥饿性与脂类储存

大多数营自营养、多幼体阶段的海水经济虾蟹类(主要为蟹类, 蚤状幼体阶段 $\geq 5$ )的幼体耐饥饿性很差, 如果缺乏食物几乎不能发育变态到下一阶段<sup>[16]</sup>。一些幼体有较强的耐饥饿性, 孵出后靠内源性卵黄仍能发育到下一阶段, 但这些种类多为淡水或半陆栖种类, 并且幼体阶段数常比海水虾蟹类少。这些种类的耐饥饿程度有种间差异, 如同属方蟹科的扁平体蟹 *Metapaulius depressus* (2个蚤状幼体阶段) 在无食物提供的情况下可直接发育变态至1期仔蟹, 相手蟹 *Sesarma curacaoense* (2个蚤状幼体阶段) 可直接发育变态至大眼幼体, 相手蟹 *S. reiculatum* (3个蚤状幼体阶段) 仅能发育到蚤 II<sup>[17]</sup>。这些淡水或半陆栖种类之所以具有相当的耐饥饿性, 主要是因为它们新孵出的幼体有较高含量的脂类储存, 如 C 含量或 C:N 比值, 因 C:N 的重量比值一般反映脂肪与蛋白质在幼体中的含量, 从而保证了这些幼体在无外界饵料情况下充分的发育。如相手蟹 *S. curacaoense* 新孵出幼体的 C 含量占幼体干重的 45% 左右, C:N 比值一般大于 5<sup>[18]</sup>, 大大高于那些营自营养生活的海水虾蟹类幼体<sup>[19]</sup>。在以后的发育过程中(无外界饵料提供), 这些幼体的 C:N 比值都有较明显的下降, 进一步证实幼体在发育阶段, 主要是利用储存的脂类作为发育的能源物质。所以, 幼体的脂类条件对幼体的耐饥饿性和进一步发育有重要的影响。

幼体的耐饥饿性常用不可逆点 PNR(point of no return) 和饱和点 PRS(point of reserve saturation) 表示。前者指由于

饥饿造成幼体不可逆破坏(即饥饿后再行投饵也不可恢复)的平均饥饿时间, 后者则是指使幼体能够获得发育至下一阶段的最短平均投饵时间。

### 2.2 幼体生长与脂类储存

一些海水经济虾蟹类新孵出的幼体中也都有不等量的脂类储存, 其脂类含量水平可能与幼体培育的难易程度有一定关系。以中华绒螯蟹 *Eriocheir Sinensis* 与锯缘青蟹 *Scylla serrata* 相比, 由于中华绒螯蟹胚胎发育开始时脂类含量较高(28%~30%, 卵干重), 所以在孵化前卵中脂类仍占卵干重 15%, 且基本上为中性脂<sup>[12]</sup>, 与锯缘青蟹胚胎发育开始时卵中中性脂的含量相当, 这意味着中华绒螯蟹幼体在孵出后, 仍有相当的储存脂肪用于胚胎发育期以后的发育, 而锯缘青蟹孵化前卵中中性脂的含量(卵干重)仅剩 7.09%, 每个卵的绝对中性脂含量为 0.44  $\mu$ g, 所以刚孵出的幼体<sup>1)</sup>必须马上从外界摄取能源脂类, 以满足幼体代谢所需。否则, 会严重影响幼体的成活率, 这大概也是中华绒螯蟹前期幼体(蚤 I 或蚤 II)成活率较高的原因之一。此外, 罗氏沼虾每个卵孵化前脂类储存仍有 9.4  $\mu$ g(20.8%, 卵干重), 占原有脂类储存的 65% (每个卵 14.4  $\mu$ g)<sup>[13]</sup>, 这也是罗氏沼虾幼体培育较好的原因之一。

对于大多数海水经济虾蟹类, 不仅新孵出幼体的脂肪储存含量对其存活和发育有重要影响, 而且对以后营自营养的各阶段发育和成活仍有十分重要的作用。对于不同种类的对虾来讲, 无节幼体阶段的发育主要依靠自身能量贮存, 在此之后的发育阶段中幼体必需获得外源食物, 因此幼体储存的甘油三酯含量与幼体的发育状况有密切关系<sup>[9, 20]</sup>。食物中脂类含量对幼体的脂类储存影响较大, 从而对幼体的发育产生重大影响<sup>[3, 4, 21]</sup>, 这主要是由于虾蟹类在幼体发育阶段生长快速, 在较短期内要经历数次蜕皮, 重量和体积也急剧增大。因此, 充足的能量物质储存是幼体蜕皮到下一阶段的前提保证<sup>[7]</sup>, 尤其高能量的食物对幼体的成活至关重要<sup>[22]</sup>。若在此快速发育阶段不能满足这种高能量需求, 会导致幼体大批死亡<sup>[8, 9]</sup>。所以幼体发育阶段的脂类储存(主要是甘油三酯 TAG)能较好反映幼体的发育状况, 可作为评价指标。目前也较多采用幼体甘油三酯与游离胆固醇的比值作为幼体发育状况指标。

食物中的脂类主要由虾蟹类肝胰腺的 R 细胞吸收。吸收后一部分通过血淋巴直接转运到其它组织利用, 多余的脂类主要以油滴(TAG)的形式储存在 R 细胞中, 所以肝胰腺是虾蟹类脂类代谢的中心。特别是 R 细胞对脂类的吸收、转运和利用以及食物脂类状况有灵敏的反应, 尤其在幼体阶段, 肝胰腺细胞的结构与其营养状态存在密切的联系<sup>[23~25]</sup>, 所以深入研究肝胰腺超微结构变化与营养状况的关系, 将是直观研究幼体脂类条件与幼体发育状况关系的一个很好的途径。

### 3 饵料中的脂类

对于海水虾蟹类幼体来讲, C20:5 $\omega$ 3(EPA)和 C22:6 $\omega$ 3

1) 成永旭, 等. 锯缘青蟹胚胎发育期脂类变化的研究. 海洋学报(待刊).

(DHA)是幼体发育的必需脂肪酸,对幼体发育和变态有重要作用<sup>[1,2]</sup>。已有很多研究指出,常规条件下培养的饵料生物,脂类营养常常不足,主要是 $\omega$ -3长链多不饱和脂肪酸,尤其是EPA和DHA的含量较低。不同种类的藻类甚至在不同条件下培养的同一种藻类,EPA和DHA的含量也不同<sup>[26,27]</sup>。常规条件下大规模培养的轮虫EPA和DHA含量极低<sup>[28,29]</sup>。即使是虾蟹育苗中常用的卤虫无节幼体,不同的产地其EPA和DHA含量也有很大的差别,且DHA水平一般都较低<sup>[2,29,30]</sup>。这些都不同程度地影响了虾蟹类幼体的正常发育,是造成虾蟹类育苗生产不稳定的因素之一。因此,近年来,很多学者都采用富含EPA和DHA的鱼油来强化生物饵料,主要是轮虫和卤虫无节幼体,以提高生物饵料的营养价值<sup>[28,31,32]</sup>。

成功的幼体发育和变态,除了饵料脂类含量和长链不饱和脂肪酸必须满足以外,饵料中磷脂和胆固醇的水平也对幼体的发育和变态有很大影响<sup>[3,4,33]</sup>。

#### 4 讨论

我国虾蟹类有许多重要的养殖种类,如中华绒螯蟹、中国对虾、斑节对虾、日本对虾、罗氏沼虾等的人工繁殖都具有相当大的规模。另一些种类如锯缘青蟹等的人工繁殖技术也逐步趋于成熟,但育苗中还存在一些问题,其中之一就是缺乏对这些品种的幼体发育营养需求的系统研究,包括在具体研究虾蟹类幼体脂类营养需求方面,不仅应注意脂肪酸的营养作用,而且要注意饵料的总脂水平、磷脂和胆固醇水平对幼体发育的影响,并通过多指标如幼体甘油三酯的含量及幼体肝胰腺超微结构的变化,辅以消化酶活力、RNA/DNA比率的变化或组织化学方法及幼体成活和生长的综合营养指标,研究蟹类幼体对不同脂类营养水平的营养需求,并确立蟹类营养状况的脂类营养评价指数,不同营养状况与电镜下或光镜下的组织化学结构对应的关系,并通过这些研究,确立一个能快速直观判定不同饵料饲喂蟹类幼体的效果。研究成果必将对深化我国的虾蟹育苗理论和提高育苗生产技术产生积极作用。

#### 参考文献:

- [1] Levine D M, Sulkin D S. Nutritional significance of long-chain polyunsaturated fatty acids to the zoeal development of the brachyuran crab, *Eurypanopeus depressus* [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1984, 81: 211-223.
- [2] Millamena O M, Bombeo R F, Jumalon N A. Effects of various diets on the nutritional value of *Artemia* sp as food for the prawn *Penaeus monodon* [J]. Mar Biol, 1988, 98: 217-221.
- [3] Teshima S, Kanazawa A, Sasada H. Nutritional value of dietary cholesterol and other sterols to larval prawn *Penaeus japonicus* [J]. Aquaculture, 1983, 31: 159-167.
- [4] Teshima S, Kanazawa A, Kakuta Y. Effect of dietary phospholipids on lipid transport in juvenile prawn [J]. Bull Jap Soc Sci Fish, 1986, 52(3): 159-163.
- [5] Ward D G, Middleditch B S, Lawrence A L. Fatty acids changes during larval development of *Penaeus setiferus* [J]. Proc World Maricult Soc, 1979, 10: 464-471.
- [6] Fraser A J. Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve and crustacean larvae [J]. Can J Fish Aquat Sci, 1989, 46: 1 868-1 873.
- [7] Lovrich G A, Felder D L. Patterns of growth and triacylglycerol content in snow crab *Chionoecetes opilio* zoeal stages reared in the laboratory [J]. Mar Biology, 1994, 120: 585-591.
- [8] Mourente G, Medina A, Gonzalez S, et al. Variation in lipid content and nutritional status during larval development of the marine shrimp *Penaeus kerathurus* [J]. Aquaculture, 1995, 130: 187-199.
- [9] Ouellet P, Taggart C T, Frank K T. Lipid condition and survival in shrimp *Pandalus borealis* larvae [J]. Can J Fish Aquat Sci, 1992, 49: 368-378.
- [10] Ouellet P, Taggart C T, Frank K T. Early growth, lipid composition, and survival expectations of shrimp *Pandalus borealis* larvae in the northern Gulf of St Lawrence [J]. Mar Ecology-progress series, 1995, 126: 163-175.
- [11] 汤 鸿, 李少菁, 王桂忠, 等. 锯缘青蟹幼体消化酶活力 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1995, 34(1): 88-93.
- [12] 成永旭, 堵南山, 赖 伟, 等. 中华绒螯蟹胚胎不同发育阶段脂类及脂肪酸组成的变化 [J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 1998, (动物学专辑): 32-36.
- [13] Clarke A, Brown J H, Holmes L J. The biochemical composition of eggs from *Macrobrachium rosenbergi* in relation to embryonic development [J]. Comp Biochem Physiol, 1990, 96B(3): 505-511.
- [14] Buckley L J. RNA/DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea [J]. Mar Bio, 1984, 80: 291-298.
- [15] Robinson S M C, Ware D W. Ontogenetic development of growth rates in larval Pacific herring *Clupea harengus*, measured with RNA/DNA ratios in the strait of Georgia, British Columbia [J]. Can J Fish Aquat Sci, 1988, 45: 1 422-1 429.
- [16] Anger K. The Do threshold: A critical point in the larval development of decapod crustacean [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1987, 108: 15-30.
- [17] Anger K. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1995, 193: 119-145.
- [18] Anger K, Schultze K. Elemental composition (CHN), growth and exuvial loss in the larval stages of two semiterrestrial crabs, *Sesarma curacaoense* and *Armases miersii* [J]. Comp Biochem Physiol, 1995, 111A(4): 615-623.
- [19] Anger K, Harms J. Elemental (CHN) and proximate biochemical composition of decapod crustacean larvae [J]. Comp Biochem Physiol, 1990, 97B(3): 69-80.
- [20] Palacios E, Pere Z, Rostro C I, Ramirez J L, et al. Reproductive exhaustion in shrimp (*Penaeus vannamei*) relected in lar-

- val biochemical composition, survival and growth[J]. *Aquaculture*, 1999, 171:309-321.
- [21] Rosniguez A. Biochemical composition and digestive enzyme activity in larvae and postlarvae of *Penaeus japonicus* during herbivorous and carnivorous feeding[J]. *Mar Biol*, 1994, 118: 45-51.
- [22] Knowlton R E. Larval developmental processes and controlling factors in decapod crustacean with emphasis on *Caridea* [J]. *Thalassia Jugosl*, 1974, 10:138-148.
- [23] 成永旭, 李少菁, 王桂忠, 等. 锯缘青蟹幼体肝胰腺细胞结构变化与其营养状况的关系 I. 蚤状幼体 I 期的研究[J]. *厦门大学学报(自然科学版)*, 1998, 37(4):576-581.
- [24] Abrunhosa F A, Kittaka J. Morphological changes in the midgut, midgut gland and hindgut during the larval and post-larval development of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*[J]. *Fisheries Science*, 1997, 63:746-754.
- [25] Vogt G, Storch V, Quintio E T. Midgut gland monitor organ for the nutritional value of diets in *Penaeus monodon*[J]. *Aquaculture*, 1985, 48:1-12.
- [26] 周洪琪, Renaud S M, Parrg D L, 等. 温度对新月菱形藻、铲状菱形藻和巴夫藻的生长, 总脂含量以及脂肪酸组成的影响[J]. *水产学报*, 1996, 9(3):235-240.
- [27] 樊云真, 刘发义, 李荷芳, 等. 海洋微藻高度不饱和脂肪酸的研究 I: 几种常用微藻的脂类和脂肪酸组成[J]. *海洋科学集刊*, 1998, 40:149-153.
- [28] Rodriguez C, Perez J A, Izquierdo M S, et al. Improvement of nutritional value of rotifer by varying the type and concentration of oil and enrichment period[J]. *Aquaculture*, 1996, 147: 93-105.
- [29] Watanabe T, Kitajima C, Fujita S, et al. Nutritional value of live organisms used in Japan for mass propagation of fish - a review [J]. *Aquaculture*, 1983, 34:115-143.
- [30] Leger P, Sorgeloos P, Millamena O M, et al. International study on *Artemia* XXV factors determining the nutritional effectiveness of *Artemia*: the relative of chlorinated hydrocarbons and essential fatty acids in San Francisco Bay and San Pablo Bay *Artemia* [J]. *J Exp Mar Ecol*, 1985, 93:71-82.
- [31] 张利民, 常建波, 张秀珍, 等. n-3 多价不饱和脂肪酸营养强化轮虫技术研究[J]. *水产学报*, 1997, 21(4):415-421.
- [32] Ostrowski A C, Divakaran S. Survival and bioconversion of n-3 fatty acids during the early development of dolphin (*Coryphaena hippurus*) larvae fed oio-enriched rotifer[J]. *Aquaculture*, 1990, 89:273-285.
- [33] 成永旭, 严生良, 王 武, 等. 饲料中磷脂和多不饱和脂肪酸对中华绒螯蟹大眼幼体育成仔蟹的成活率和生长的影响[J]. *水产学报*, 1998, 22(1):9-15.