

# 白蝦種蝦的營養需求

## Nutrition Requirement for *Litopenaeus vannamei* Broodstock

沈士新  
*Shyn-Shin Sheen*

國立台灣海洋大學 水產養殖學系  
*Department of Aquaculture, National Taiwan Ocean University*

### 摘 要

甲殼類的生殖包含有生成與累積營養物質運輸至未受精之卵，一旦接受精子的遺傳物質，每一顆卵即提供胚胎的發育與第一階段初期苗發育的營養至變態為開始攝食的幼苗，食卵黃囊的生物必須由種魚蝦來提供營養組成，種魚蝦的飼料必須提供足夠的能量和營養以應生殖代謝所需，甲殼類種蝦所需的最適營養需求的了解相當有限，種蝦飼料必需有能力提供：一、促進性成熟；二、強化受精能力與交配能力；三、改進卵品質與量來提高苗的生產量與活存率。

### 前 言

近年，由於野生蝦苗的撈捕量下降，因此急需發展蝦苗的培育計畫，增加養殖對蝦的生殖能力，適當飼料的利用對於種蝦的性成熟與生產為一重要的關鍵，成熟蝦的卵巢重量在 1 週內可增加 4 ~ 9 倍，並且累積足量的營養至卵黃囊以提供爾後胚胎正常發育及開口前之種苗的營養，不均衡的飼料會造成不佳的生殖表現及停止生殖發育，因此，飼料在種蝦之培育管理中佔一相當高的成本；本回顧報告將討

論最近的實驗成果和改善種蝦營養之知識與開發人工種蝦飼料。

飼料的營養組成是影響天然和養殖種蝦卵巢成熟的重要因素，雖然早在 1980 年代即已開發出種蝦人工飼料，但是可靠而且能有效的使種蝦卵巢成熟的人工飼料，卻仍然無法開發出來，至今仍靠生鮮冷凍的天然食物提供種蝦所需的營養，以促進卵巢的發育和成熟。

過去蝦苗的來源主要是依賴野生苗或野外準備孵化的種蝦，由於種蝦催熟技術的確立蝦苗的產量才得以突破，而這些技術包括：眼柄剪除、荷爾蒙注射、移殖成熟母蝦的胸腺和環境因素的控制（光週期、光強度、溫度、鹽度、水深、蓄養池大小、密度、蓄養池顏色和合適的底質），但是各項技術仍需要餌料生物來提供營養；因此，了解營養與繁殖間的關係，配上合適而有效誘導蝦類成熟的營養物質，對於解決種蝦來源的缺乏和生產大量蝦苗來說是必須的。除此之外，生殖中特定營養成份所扮演的角色以及營養物質的蓄積、轉移和利用，對蝦類生殖生理和生活史的影響均應有所探討。

種蝦的大小（重量 or 長度）用來做為種蝦選擇的重要指標，例如，野生草蝦平均 75 g



表一 不同種類種蝦所餵食的誘導成熟食物

甲殼類	誘導成熟的食物	餵食方法
龍蝦 ( <i>Panulirus srgus</i> )	新鮮蟹肉+冷凍魚	每天
印度蝦	烏賊肉+貽貝+人工飼料	每天
斑節蝦	文蛤	每天,4%體重
	文蛤	每天,2%體重
	人工飼料+文蛤+蝦粉	每天
	文蛤+蝦粉	每天二次
	人工飼料+蝦粉	每天二次
草蝦	冷藏貽貝	每天,4.5%體重
	新鮮貽貝+冷凍蝦肉	每天
	冷凍蝦肉	每天二次 3.5%體重
	人工飼料	每天二次 2.5%體重
白蝦	人工飼料+冷凍烏賊肉+紅筋蟲	每天二次 2.5%體重
淡水蝦	新鮮貽貝+	每天
	冷凍蝦肉	一週一次
北白蝦 ( <i>Penaeus semisulcatus</i> )	牡蠣+人工飼料	每天 3%體重
	冷凍豐年蝦	早上餵食
	冷凍魚肉+冷凍蝦肉	晚上餵食
中國對蝦	新鮮貽貝+冷凍蝦肉	每天一次

摘自 Harrison (1980).

即可達成熟階段，因此一般建議野外捕抓的母蝦須達 60 ~ 90 g，雄性種蝦則為 40 ~ 60g；白蝦的成熟體型則建議為 30 ~ 45 g，每一隻種蝦的產卵量則和種蝦的大小呈正比，雌蝦愈大則單位時間每一種蝦之產卵量則愈多；因此雌蝦愈大，其無節幼蟲及水蚤幼蟲的產量愈高，白蝦種蝦 (43 ~ 56 g) 的大小和子代的生產量無關，然而，蝦卵和無節幼蟲的生化組成與種蝦的大小呈負相關。

種蝦在成熟、繁殖和胚胎的發生過程中，對於營養需求的文獻資料很少，但底棲甲殼類和仔稚期發展，其能量蓄積和生化變化則有一些數據，端腳目卵之脂肪組成和脂肪的利用形式也有數據提出，少數的報告則是針對種蝦的天然食物來研究。至於本文將詳述十足目催熟

和繁殖間的營養與生化關係。

自 1970 年以來，誘導十足目成熟的餌料組成實驗就一直持續在進行 (表一)。種蝦的營養需求可從成熟母蝦的器官，例如生殖巢、肝胰臟和精、卵和野外採集的仔稚蝦體組成的變化和差異來推測，另外也可以從成熟過程中營養代謝和卵黃生成中內分泌變化來推測。

我們探討的主題包括：一、從營養與生化觀點來探討甲殼類生殖生理的基本資料；二、甲殼類在生殖中特殊營養的需求；三、提供甲殼類種蝦商業飼料組成和營養需求的應用與展望。

甲殼類第一次成熟的年齡，從四個月至六個月不等，卵巢發育時期如果營養缺乏，可能導致卵數目減少、卵徑小和孵化率降低，我們

知道當動物攝食品質不好的飼料時，往往會造成不孕，因此在長期維持動物繁殖和基因庫延續的考慮下，營養是一個重要的因素。

## 生殖內分泌

甲殼類生殖和卵巢成熟是由類固醇、多肽類和 terpenoid 荷爾蒙所調節和控制，甲殼類生殖內分泌機制包括：內分泌結構、生殖和脫殼荷爾蒙和甲殼類生殖荷爾蒙的製造與釋放，同時這些機制受到環境因素如溫度和光線，甚至內在因素如發育階段、脫殼週期、能量與營養蓄積所控制。野外脫殼週期和成熟週期，對季節性食物量和質的變化，有著相同步調的關係，所以眼柄剪除誘導種蝦成熟，必需考慮營養和能量的提供。

另一種以營養為考慮的是類固醇，類固醇的合成是以膽固醇為前趨物質，通常甲殼類無法合成膽固醇，因此膽固醇的攝取和已存在體內的膽固醇，為提供固醇類荷爾蒙的來源。有證據指出某些組織具有代謝固醇類或合成膽固醇的能力：一、Y 器官合成脫殼激素如  $\alpha$  和  $\beta$ -ecdysone，另外肝胰臟也有可能合成  $\beta$ -ecdysone；二、雄性腺（專指雄性）的發展，維持雄性特徵和造精活力；三、生殖組織中發現有脫殼固醇，但是在生殖上作用不明。

最常使用誘導母蝦成熟的技術是眼柄剪除，在眼柄基部的竇腺是生殖抑制荷爾蒙 (GIH)、脫殼抑制賀爾蒙 (MIH) 和其他神經內分泌的分泌腺體所在，雌甲殼類中 GIH 抑制二次卵黃生成在卵巢、肝胰臟和其他的組織如腹部的皮下組織、結締的皮下組織和脂肪的皮下組織，但是肝胰臟和卵巢是否為 GIH 的標的器官，則需要進一步的研究。眼柄的切除促進卵塊的增加，同時眼柄的切除也除去了控制脫殼的 MIH，但是卻沒有資料證實卵黃生成與脫殼荷爾蒙間之關係。

性成熟分為很多程序，分別為：一、生殖細胞的發生；二、卵細胞、精細胞的生產；三、

雌性初級和次級卵黃生成（內生性和外生性卵黃蛋白的產生）。

生殖腺指數 (GSI) 主要是用來測定甲殼類生殖腺成熟度的指標，而  $GSI = \text{生殖腺重} \div \text{體重} \times 100$ 。雌甲殼類成熟時，GSI 會顯著的增加，而產卵後則明顯的下降。

## 生殖細胞的發育

卵的發育是經由卵到初級卵黃生成的連續程序（表二）。某些甲殼類卵巢的發育其所含的卵，是在不同發育階段和卵黃生成下產生的，其他的甲殼類，它的卵巢的發育則是以同步進行。雖然十足目產生大量的含卵黃的卵，但是卵黃的量和胚胎發生期間與孵化後幼期的發育有明顯的關係，所以卵發育的數量和親蝦的營養狀況有直接的關係。

卵黃的形成包括卵黃生成前趨物的產生（卵黃素，VG）和卵脂蛋白（lipovitellin，LV）以及卵細胞同時累積卵黃囊的有機和無機的組成。卵一般由二部份構成；主要為卵質（ooplasm）和卵黃（vitellus），他們被包在卵膜（chorion）內，卵質含有粒腺體和皮質粒，其上有卵母細胞之高基氏體和粗內質網所製造的醣蛋白，而中性脂質可由高基氏體和光滑內質網合成，或由肝胰臟中的血淋巴脂質，即高密度脂蛋白（HDL）累積而來。卵黃被卵黃蛋白膜包起，主要的成分是水和水溶性物質（包括醣蛋白）以及有機和無機化合物；有機化合物主要是蛋白質和脂質，分別佔卵粒重的 24 和 22 %，另外少部分為類胡蘿蔔素、碳水化合物、游離胺基酸、醣和核苷酸。除了卵黃蛋白外，卵黃也由簡單的蛋白質和高基氏體與粗內質網合成的醣蛋白組成。

在自然界中，初級卵黃形成須要好幾個月，主要在卵質中粗內質網和高基氏體形成卵黃醣蛋白過程，其卵徑的加大很慢。次級卵母形成期以 LV 的急速蓄積為主，卵母細胞能產生 LV 分子至少 3 至 5 個單位，並且組合 LV



表二 十足目甲殼類卵細胞發育過程中，營養累積的位置

卵母細胞發育階段	發育	營養代謝位置
減數分裂期	初級濾泡膜卵附近出現肝 可見染色體	胰臟中蓄積營養
卵黃生成前期	初級濾泡細胞在卵附近 染色體消失 第一次增大卵徑（慢） 核糖體儲存 粗內質網和片斷發育	卵母細胞合成和累積蛋白質
初級卵黃生成	初級濾泡細胞在卵附近 繼續第一次增大卵徑	卵母細胞合成糖蛋白 卵母細胞合成脂卵黃前質
次級卵黃生成	初級濾泡細胞在卵附近 卵黃前質和微細絨毛形成 第二次增大卵徑 顏色形成	外生性卵黃合成 卵黃素的胞飲和類胡蘿蔔素的累 積 內生性卵黃合成

摘自 Meusy and Charnicaux-coxon (1980).

分子，而脂溶性部份包括有磷脂膽鹼、磷脂乙醇胺、類胡蘿蔔素和碳水化合物。

次級卵黃形成，卵母細胞發育由絨毛白血淋巴吸取大量的卵黃素前質之後，卵徑才急速得以增加並且產卵。卵黃素前質是一種類胡蘿蔔糖脂蛋白 (carotenoglycolipo-protein) 存在成熟的雌蝦體中，可稱為特殊雌蛋白質 (FSP)，卵巢成熟過程中，血淋巴主要是以 HDL 循環為主，VG 是由五個次單元所構成的，它被視為卵巢外生型的卵蛋白前質。

在十足目甲殼類中 VG 是由肝胰臟的 vitellogenocyte 所產生，肝胰臟合成大量的 VG 與卵母細胞的胞飲期一致，之後其合成量的下降與「卵巢對 VG 的吸收」下降是一致的，並且當卵母細胞成熟時其胞飲速度降低，因此可以預測肝胰臟和卵母細胞是“荷爾蒙因子調節生殖的標的器官”。

## 營養—生殖交互作用

甲殼類胚胎和攝食前的幼生是以卵黃囊 (lecithotrophic) 來維生，也就是他們的營養源主要由卵黃囊所提供，卵黃營養的質和量取決於母親的體質，合成營養的能力和成熟期間食物的攝取，明瞭這些因素之後，才能調配出有效的種蝦飼料配方和餵食方式。第二卵黃生成期卵的品質和餌料有關，種蝦的營養必須增加能量的提供和合適的營養成份，以符合生合成的代謝和營養成份的流通，來轉換成生殖腺、卵和卵黃，此時飼料要能提供胚胎發育期和早期仔稚期發育時獲自卵所供應的必須營養成份。

眼柄剪除誘導卵巢成熟，可加速荷爾蒙和代謝的改變，並且刺激卵巢的發育，卵粒即進入生合成和能量的蓄積，此時需要內在營養的物質的流通，以及本身無法合成需由外界的補給。在自然環境營養不足的情況下，無法完成成熟或是成熟率會趨於緩慢，相反的眼柄剪除後所誘導出的荷爾蒙改變，可無視營養狀態而

表三 種蝦餵食鮮餌、實驗飼料及商業飼料之一般成份分析

成份	生餌			實驗飼料			商業飼料	
	A	B	C	D	E	F	G	H
粗蛋白	58	73	42	49	52	>50	50	>53
粗油脂	11	8	6	8	10	>10	17	>9
粗纖維	ns	ns	ns	32	ns	ns	8	<2
灰分	ns	8	ns	12	ns	ns	9	<19
水分	ns	80	ns	ns	ns	ns	20	<10

ns: 未測出。

A: 烏賊粉: 紅筋蟲: 蝦粉 = 4:2:2:1; B: 烏賊粉: 甘貝粉 = 1.3:1.

摘自 Wouters *et al.* (2001).

進入成熟期，所以眼柄剪除後飼料的攝取，不能提供給種蝦使之完成營養的蓄積，所以眼柄剪除之前的營養狀況，對於成功的成熟與孵化是一個重要的關鍵。我們以組織學比較剪眼柄和不剪眼柄的卵巢、卵細胞和肝胰臟細胞，並未因眼柄的剪除而有改變，但是檢查卵巢的卵黃前質，眼柄剪除影響肝胰臟蓄積的營養轉移至卵巢。

## 能 量

食物中的能量和本身所含的能量，必須超過它所維持生命和活動所需的能量，才能供應其成長、脫殼或生殖。甲殼類如印度蝦只要能量和營養的需求符合所需，加上環境狀況適當，生殖腺的成熟和生長可同時進行，但是另一些甲殼類如淡水蝦在生殖期間則不成長，而且還可見雌蝦進入性成熟時，本身的成長反而下降。

飼料中碳水化合物、脂質和蛋白質，均勻的被甲殼類做為能量來源，然而這些基質的利用率和最適飼料的平衡，則隨蝦種類的不同而有所差異。*Palaemon serratus* 在胚胎發育期，卵黃蛋白被氧化為能量並且轉換進入胚胎組織，這可由卵中的蛋白質減少 25% 得証。

生殖和生殖腺的成熟過程中，必需增加生

合成的作用，例如脂肪、蛋白質、碳水化合物和核酸來產生基因物質 (DNA)，生殖腺、卵和卵黃也必須消耗大量的能量，因此成熟的雌雄甲殼類的能量代謝需求，是一個重要但至今仍未有研究的領域。此外促進卵黃生成的有效能量來源必須建立，如此的知識必先建立在了解非生殖期的能量需求。

## 脂 質

脂質在十足目甲殼類的生化、代謝和生殖上扮演一重要角色。中性脂質也就是三甘油脂是主要的能量來源，而且是成蝦和稚蝦期攝食前主要能量儲藏源。當脂肪一但需要提供能量時，脂肪被酵素分解，可自甘油骨架上解離，在血液中為蛋白質攜帶、活化而進入粒腺體，在其內以  $\beta$ -氧化生成乙烯輔酶再進入 TCA 循環而生成能量。表三列出以生餌，實驗飼料及商業飼料餵食種蝦的一般成份分析，人工種蝦飼料之總油脂為 10%，較成蝦飼料高出 3%，有些商業飼料更高達 14% 的油脂，然而，高油脂飼料對消化率可能造成負面的影響。

十足目的肝胰臟是脂肪累積的場所，而成熟期的卵巢則成為另一個脂質代謝中心，不過成熟的卵巢所蓄積的脂肪主要是來自肝胰臟。卵巢的脂質提供卵和卵黃的生合成能量來



表四 不同階段的野生母草蝦的卵巢和公草蝦的組織脂質含量分比 (IMD)

卵巢階段	脂質重 (% 純重)		
	肝胰臟	肌肉	生殖腺
未成熟期 (6)*	23.42 ± 1.53	2.82 ± 0.27	5.80 ± 1.59
早期成熟期 (6)	23.44 ± 3.88	2.72 ± 0.13	15.20 ± 2.92
後期成熟期 (5)	17.63 ± 4.11	2.57 ± 0.10	17.00 ± 0.87
完全成熟期 (5)	25.20 ± 3.50	2.84 ± 0.33	15.90 ± 1.64
空母期 (5)	15.72 ± 3.70	2.17 ± 0.19	7.70 ± 0.20
公蝦 (6)	46.20 ± 1.53	2.80 ± 0.16	3.20 ± 0.10

\*括弧內的數字代表草蝦的數目。  
摘自 Primavera (1984).

表五 野生草蝦不同階段的卵巢的中性與極性脂質的脂肪酸百分比

脂肪酸	卵巢發育									
	未成熟期		早期成熟期		後期成熟期		完全成熟期		空母期	
	中性	極性	中性	極性	中性	極性	中性	極性	中性	極性
16 : 0	17.4	18.3	15.6	11.3	22.7	16.2	19.8	19.5	23.5	13.0
16 : 1n-7	30.6	18.4	24.5	15.8	32.8	16.5	23.1	25.6	25.5	17.6
18 : 0	5.1	6.1	4.9	4.6	3.9	5.8	4.2	5.4	3.9	4.5
18 : 1n-9	28.6	34.5	33.2	30.6	26.5	32.8	31.8	35.9	24.5	37.7
20 : 4n-6	4.1	6.3	2.5	10.8	2.1	7.0	2.5	2.5	6.3	12.3
20 : 5n-3	6.9	8.9	2.4	9.6	2.3	9.5	4.6	2.9	8.9	9.3
22 : 6n-3	3.0	3.7	1.7	7.0	1.4	3.9	2.3	2.7	3.7	4.4
Total PUFA	14.0	18.9	6.6	27.4	5.8	20.4	9.4	8.1	18.9	6.0
Percent of total lipid	54.5	45.5	68.8	31.2	52.4	47.6	36.8	63.2	45.5	37.5

摘自 Primavera (1984).

源，並且被發育中的卵吸收和蓄積，中性脂質蓄積在油球中，主要物質為非必須脂肪酸如 16:0 或 n-9 系列的脂肪酸。

磷脂質和固醇類是細胞膜組成和細胞質內的重要結構，具備特殊生理功能，磷脂質在血淋巴中是脂質主要的運輸形式，在高密度脂蛋白中佔有 87 ~ 88 %。

飼料中的中性和極性脂質被肝胰臟分泌的脂肪酵素分解而吸收，分解的游離脂肪酸、單一三酸甘油脂 (MG) 和 isophosphoglycerides (LP) 是在中腸腺的表皮細胞上被吸收，被吸收的三酸甘油脂和脂肪酸經轉換成

磷脂質後，再與蛋白質結合成為高密度脂蛋白而進入血淋巴。

關於卵巢中的脂質在成熟過程中所扮演的角色，必須了解以下的二個問題：

#### 一、發育中的卵巢所增加的中性和極性脂質來自何處？

- (一) 肝胰臟中蓄積的可轉移脂肪：三酸甘油脂和必須脂肪酸；
- (二) 成熟期間肝胰臟生合成和外送的非必須脂肪酸；
- (三) 卵巢中生合成的三酸甘油脂；

- (四) 卵直接自飼料中吸收和利用脂肪酸；  
 (五) 必須脂肪酸前趨物質的去飽和與鏈的加長作用。

## 二、以上作用對急速誘導成熟有何影響？

誘導成熟過程中，肝胰臟蓄積的脂質轉移到卵巢，這在斑節蝦以同位素標定的脂肪酸 C16:0 和 C18:3n-3 中得知，標定的脂肪酸主要分佈在肝胰臟中的磷脂膽鹼、游離脂肪酸和肌肉中的磷脂膽鹼。經過五天的標定後，脂肪酸在肝胰臟中減少而在卵巢中增加，而標定的 n-3 脂肪酸主要在磷脂質出現，而標定的 16:0 則出現在三酸甘油脂中。

以剪除眼柄誘導卵巢成熟，其卵巢有脂肪酸的蓄積，日本的研究學者證實眼柄剪除後卵巢中的脂肪較眼柄完整的蝦多十倍，肝胰臟的脂肪也下降。肝胰臟中總脂質下降的原因，可能是由於成熟時生合成活性的增加所致，例如日本的研究學者指出斑節蝦經眼柄切除後，飼料消耗量為沒有剪除眼柄的二倍。

從印度蝦卵巢、肝胰臟、血淋巴和肌肉，在卵黃生成中脂肪的變化，我們可以發現肝胰臟中的脂肪只提供小部份給卵黃生成，然而飼料中的脂質則迅速的從肝胰臟輸送到卵巢，肝胰臟之中性與極性脂質的消耗，並不能造成血淋巴極性脂質和卵巢脂質的增加。

血淋巴中，高密度脂蛋白含量最多的脂質為：磷脂膽鹼 (80 ~ 85 %)、脫脂酸磷酸膽鹼 (1 %)、磷酸乙醇胺 (3 %)，三酸甘油脂 (5 ~ 8 %)、膽固醇 (3 ~ 4 %) 及神經磷脂質 (2 ~ 3 %)。

n-3 高度不飽和脂肪酸在極性脂質中的含量大於在中性脂質中的含量，然而三酸甘油脂含量有飽和與單烯不飽和脂肪酸。研究學者發現卵巢脂質中的 20:5n-3 和 22:6n-3 含量比肝胰臟中之含量高。在生殖組織中含的 n-3 和 n-6 高度不飽和脂肪酸，這些脂肪酸對甲殼類是必需的，同時飼料中的脂肪酸影響生殖腺和卵的

脂肪酸組成，但是種蝦飼料所含的 n-3 和 n-6 高度不飽和脂肪酸不能過度強調，必須由實驗來決定飼料中能添加多少的量，以及決定合適的 n-3 和 n-6 在飼料中的比值；假如過度強調 n-3 脂肪酸在種蝦飼料中的重要性，可能導致 n-3 和 n-6 在飼料中不均衡比值而造成負作用。18:2n-6 轉換成 20 和 22 碳的脂肪酸必須經過鏈的加長和不飽和的作用，不飽和酵素 (desaturase) 在 18:3n-3 的親和力較 n-6 系列脂肪酸的親和力強，所以多量的 18:3n-3 競爭此酵素的結果，會抑制 18:2n-6 轉換成 n-6 系列脂肪酸，尤其是降低花生四烯酸 (20:4n-6) 的合成，飼料中 18:2n-6 的量可符合最低的需求，但是飼料中 18:3n-3 的加強可能導致“相對的過量”而造成不良的影響。

草蝦卵巢中的脂肪在卵巢成熟第二期顯著的增加，脂肪含量在第三期達最高量，並且維持到第四期。脂肪含量的增加與肝胰臟中脂肪的減少剛好一致 (表四)；通常野生種蝦卵巢中的脂肪酸含量可以反應出飼料的營養需求，或是胚胎發育中的轉換，表五為野生草蝦卵巢各時期脂中性與極性脂肪酸的組成，卵巢成熟自 II 至 IV 時期，極性脂質量增加，然而其高度不飽和脂肪酸則呈相反的趨向，肝胰臟中的中性脂質則較極性脂質含量高 (表六)，在第 IV 期卵巢極性脂質的高度不飽和脂肪酸量的下降，反應出其轉換成其他的物質或轉換為能量。表七指出不同蝦種之成熟卵巢與無節幼蟲的脂肪酸組成，不同種蝦組織中的脂肪酸有很大的差異，尤其是 HUFA。表八指出人工飼料所含的花生四烯酸 20:4n-6 的量相當低，20:4n-6 被認為和生殖荷爾蒙的前列腺素的合成有關；另外，人工飼料中也含相當低量的 EPA (20:5n-3)，如此一來導致低的 n-3HUFA 含量和高 DHA/EPA，而鮮餌的 n-3/n-6 的比值相當高，因此，催熟飼料需含高的 n-3/n-6，再加上適量的 20:4n-6，白蝦的催熟飼料 n-3 比 n-6 需要 2:1，而白蝦的無節幼蟲之 n-3/n-6 比為 3。



表六 野生草蝦不同階段的肝胰臟的中性與極性脂質的脂肪酸百分比

脂肪酸	卵巢發育									
	未成熟期		早期成熟期		後期成熟期		完全成熟期		空母期	
	中性	極性	中性	極性	中性	極性	中性	極性	中性	極性
16 : 0	20.4	10.6	15.5	11.4	16.8	16.7	19.9	16.9	14.0	8.6
16 : 1n-7	31.6	13.7	25.1	16.1	21.4	32.1	28.2	17.6	13.7	21.9
18 : 0	9.4	7.7	11.2	9.7	10.0	3.3	6.9	5.5	7.7	11.9
18 : 1n-9	24.3	27.1	27.4	38.6	24.5	30.5	25.9	21.9	27.1	27.8
20 : 4n-6	2.9	18.4	3.5	2.5	6.3	4.9	3.1	8.7	18.4	13.1
20 : 5n-3	3.4	11.9	4.6	1.9	8.1	5.7	3.5	7.9	11.9	10.0
22 : 6n-3	2.0	5.6	1.4	1.9	4.3	1.4	0.6	4.0	5.6	5.4
Total PUFA	8.3	35.9	9.5	6.3	18.7	12.0	7.2	20.6	35.9	28.5
Percent of total lipid	62.5	37.5	66.7	33.3	71.5	28.5	66.7	33.3	37.5	33.3

摘自 Millamena and Pascual (1990).

表七 各種對蝦之成熟卵等與無節幼蟲脂肪酸之組成 (%)

脂肪酸	藍蝦	斑節蝦	白蝦	
	成熟卵等	成熟卵等	成熟卵等	無節幼蟲
16 : 0	21.2	23.0	19.2	19.8
16 : 1	10.5	20.0	11.2	9.8
18 : 0	8.8	5.3	6.7	6.9
18 : 1	15.2	21.1	16.7	16.2
20 : 4n-6	4.1	3.6	4.8	4.3
20 : 5n-3	9.9	5.9	10.4	13.8
22 : 6n-3	7.0	7.1	7.7	8.4
DHA/EPA	0.7	1.2	0.7	0.6

摘自 Wouters *et al.* (2001).

表八 生物和人工飼料之脂肪酸組成

脂肪酸	生餌			人工飼料		
	紅蚯蚓	蛤肉	貽貝肉	實驗	商業	
16 : 0	7.5	25	13.6	20.7	19.4	29.2
16 : 1	3.6	5.7	6.1	7.2	3.5	4.6
18 : 0	6.5	6.8	3	4.3	3.3	4.9
18 : 1	7.1	15.4	4.2	16.5	15.6	15.6
20 : 4n-6	4.1	2.4	2.7	0.8	1.1	0.3
20 : 5n-3	29.3	18.1	15.3	8.4	10	4
22 : 6n-3	12.9	6.8	17.5	6.7	19.8	13.2
n-3 HUFA	52	24.9	33.9	15.1	31.2	17.8
n-3/n-6	8.2	1.7	7.9	1.6	3.1	1.5
DHA/EPA	0.4	0.38	1.14	0.8	2.0	3.3

摘自 Wouters *et al.* (2001).



## 膽固醇和其他的固醇

膽固醇為細胞膜上的重要物質和其他類固醇荷爾蒙的前趨物，龍蝦卵巢可將膽固醇轉換成類固醇荷爾蒙，因為甲殼類無能力合成類固醇環，因此膽固醇為一必須的營養素，所以肌肉、肝胰臟和生殖腺所蓄積的膽固醇主要來自飼料。

甲殼類的生殖過程中，膽固醇提供很多的功用，蝦卵巢中主要的脂質之一為游離固醇類，隨著卵巢的成熟，卵巢中固醇類的含量增加，佔總卵巢脂質之 6.4 ~ 22 %，伴隨而來的肝胰臟中膽固醇的減少可知，肝胰臟所儲藏的膽固醇轉移到卵巢中的膽固醇。日本的研究學者以 C<sup>14</sup> 標定的膽固醇注射到斑節蝦體內然後分析卵巢成熟時組織的吸收，結果發現對於 C<sup>14</sup> 的膽固醇進入組織中並無差異，但卵巢所顯現之同位素量最高，因此可以知道卵巢是膽固醇代謝的主要地方。

## 蛋白質和含 N 非蛋白質化合物

飼料中蛋白質所含的必須胺基酸，提供肌肉、結締組織和血淋巴蛋白質等構造蛋白質的合成，其中包括多肽類荷爾蒙、酵素和卵黃素，飼料蛋白質同時也提供氮源以合成輔酶和遺傳物質（核酸和核苷酸），更可做為能量源。

成熟過程中，卵巢的蛋白質量會增加，且蛋白質對卵黃素前質和卵黃素的合成相當重要。卵黃素中的蛋白質與脂肪比為 2:1，商業化的成熟飼料含 33 ~ 40 % 蛋白質，然而後期幼蝦和稚蝦需要 40 ~ 45 % 的蛋白質，成蝦需要 36 ~ 38 % 的蛋白質（表九）。當生殖腺成熟和生殖期時，為密集生合成時期，可以預知在此時期蛋白質的需求量比在非生殖期時高，學者建議商用飼料胺基酸組成應符合最適的天然食物之胺基酸組成，因此種蝦飼料的組成份應符合胚胎和攝食前之稚蝦與親蝦的代謝需求，所以野生種蝦的卵巢、卵和稚蝦之胺基酸

組成應分析並和成蝦的組成做比較，此一比較可見表十，例如幼苗較稚蝦和成蝦有較低的精胺酸和較高的苯丙胺酸，飼料中的某些必須胺基酸必須符合胚胎和幼苗發育所必需，而將其添加再種蝦飼料中，以符合胺基酸組成。

## 碳水化合物

飼料中的碳水化合物對甲殼類而言並非必須的，多醣類如澱粉和糊精添加在飼料中充當便宜的能量源，有節約蛋白質的功能，他們也可充當黏著劑。飼料中單醣可迅速被吸收，但利用率差，高劑量時反而會抑制成長。醣水解酵素存在肝胰臟中，多量的飼料中碳水化合物會抑制醣水解酵素的活性。

碳水化合物在肝胰臟和肌肉中以肝醣形式儲存，在體內做為能量產生和非必須胺基酸的中間代謝前趨物，在卵巢成熟的過程中可被轉化成核酸和卵巢色素，而葡萄糖胺可轉化成幾個物質的前趨物，也就是甲殼類外殼的主要組成。

## 類胡蘿蔔素

類胡蘿蔔素在甲殼類中以很多的形式存在：一、游離色素；二、大分子如和幾丁質結合；三、分鏈鍵結但與蛋白質和碳水化合物在一起的複合物。甲殼類和其他的動物一樣，無法合成類胡蘿蔔素，類胡蘿蔔素自飼料中吸收並直接儲存或代謝成其他的形式，類胡蘿蔔素對甲殼類營養價和其需求量仍未知，但在卵巢成熟時蓄養在卵巢、卵的色素及早期成熟時期游離和脂化的類胡蘿蔔素累積在肝臟中。類胡蘿蔔素的量和形式的累積是由很多因素來決定的，包括：一、季節的改變；二、飼料中可利用的類胡蘿蔔素；三、溫度。蝦經眼柄剪除後，β-類胡蘿蔔素轉換和儲存為蝦紅素（astaxanthin）的能力比變成為角黃素（canthaxanthin）更為有效率。



表九 四種對蝦的種蝦飼料

一般成份	飼料 (% 乾重)			
	A	B	C	D
蛋白質	22	36	34	57
油脂	3	11	13	14
灰分	N/A	4	4	N/A
粗纖維	33	10	16	6
水份	~1	N/A	N/A	N/A

摘自 Millamena and Pascual (1990).

表十 各種種蝦人工飼料的維生素 (mg/Kg 飼料) 組成

維生素	斑節蝦	印度蝦	草蝦	白蝦	中國對蝦
維生素 C	492	2500	28092	1200	10000
Biotin	6.3	2.5	6.4	11.3	60
Ca-pantothenate	948	125	948	125	240
維生素D <sub>3</sub>	19	0.06	19	0.11	—
Choline	9480	3000	9480	843	5000
維生素B <sub>12</sub>	0.1	0.15	0.1	0.02	—
Folic acid	13	12.5	13	9.7	60
Inositol	6320	2500	6320	450	600
維生素K <sub>3</sub>	63	2.5	63	5	60
Niacine	623	250	623	225	600
P-amino benzoic acid	158	—	158	—	—
維生素B <sub>6</sub>	190	25	190	9	60
維生素B <sub>2</sub>	126	62.5	126	56	120
維生素B <sub>1</sub>	63	25	63	10	60
維生素 A	18	15.6	40	2.8	—
維生素 E	482	300	500	500	2160

摘自 Wouters *et al.* (2001).

在二次卵黃生成前期，類胡蘿蔔素自肝胰臟轉移到卵巢，其運送方法是與高密度脂蛋白結合在血淋巴中輸送，類胡蘿蔔醣脂蛋白是卵藉由胞飲作用吸收，卵巢的顏色變得明顯，並且可做為成熟程度的指標，顏色的變化隨類胡蘿蔔素的累積和與醣蛋白或脂蛋白複合體的形成有關，十足目甲殼類卵巢和卵的主要色素為蝦紅素，其他的色素則有  $\beta$ -類胡蘿蔔素和葉黃素。

類胡蘿蔔素的功用為：一、在卵中做為抗氧化物或光線的蔭蔽；二、保護營養儲存；三、保護胚胎免被太陽的輻射。卵的類胡蘿蔔素是色素的儲存所，可做為胚胎的和稚蝦形成色素細胞、眼點或維生素 A 的前趨物；因為飼料為甲殼類所需的類胡蘿蔔素的唯一來源，因此種蝦飼料中添加類胡蘿蔔素可影響卵質、幼苗活力和生存能力。

## 維生素和礦物質

探討種蝦維生素與礦物質的營養之前，有一些問題必須先提出：

- 一、雌雄種蝦成熟期時額外需要什麼？
- 二、卵中的維生素與礦物質含量，要多少才足夠提供胚胎發育與早期幼苗成長？
- 三、維生素和礦物質傳遞入卵的途徑與機構是什麼？
- 四、脂溶性和水溶性維生素如何的不同？
- 五、假如種蝦飼料中的維生素和礦物質增加，是否能造成卵量的增加？
- 六、是否維生素和礦物質會互相干擾而影響其吸收與代謝，種蝦飼料中，維生素和礦物質的最適平衡是否影響生殖率與胚胎的發育。

維生素 E 對於魚類生殖腺的成長與孵化很重要，它主要的功能是抗氧化作用，保護細胞以免被自由基氧化，維生素 E 缺乏會造成鯉魚卵巢發育遲緩，和降低香魚的孵化率和孵化後的活存率。維生素 D 在甲殼類的作用是調節鈣和磷的代謝，主要功用在幫助吸收和儲存鈣於甲殼上。

維生素 A 作用在精子生成、卵生成和胚胎發育與成長。維生素 A 在甲殼類中含量的變化，可反應出飼料中含量的變化，而類胡蘿蔔色素是維生素 A 的前趨物，可幫助滿足在維生素 A 上的需求。

飼料中通常含有維生素B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>、B<sub>6</sub>、泛酸、肌醇、膽鹼、葉酸、菸鹼酸、生物素、維生素C和B<sub>12</sub>等這些水溶性維生素，而這些維生素在甲殼類代謝過程中所扮演的重要性和角色，至今仍未能很明顯瞭，維生素C可充當做抗氧化劑與合成膠質的輔酵素，同時可調節或合成在卵巢濾泡細胞上的生殖荷爾蒙，有很多報告證實種魚飼料缺乏維生素C時會影響其卵的孵化率和稚魚的存活率。一種新發展出來的維生素C，MAP (Mg-L-ascorbyl-2-phosphate)，為一種在製造過程中和在水中更穩定的形式，被

證實可更有效的取代斑節蝦飼料中的L-維生素C，種蝦飼料中維生素C的效力，包括在卵中的蓄積和它對胚胎發育與孵化率的影響，都必須進一步研究調查；各種種蝦人工飼料的維生素組成見表十一。

水中動物的礦物質營養相當複雜，乃因它可自水中吸收礦物質經過鰓的表皮細胞和小腸黏膜細胞進入體內，此外維生素的量和礦物質的吸收間，彼此的干擾可能影響生殖腺的發育。

礦物質的缺乏或不平衡是以二種方式影響甲殼類生殖：一、生理上的壓抑可激發卵子的在吸收或其他減少種蝦生殖的適應性，如造成電解質的不平衡，二、礦物質的缺乏而改變卵的品質與組成，進而間接影響胚胎發育、卵的孵化率和幼苗的活力。

雖然甲殼類可自環境中吸收礦物質，但飼料中仍需含有足夠的微量元素，甲殼類飼料中必須含有大量的礦物質成份如 Ca、P、Mg、Na、K 和 Cl，以及微量元素如 Fe、Cu、Zn、Mn、Se 和 Co；微量元素 Li 通常沒有添加在飼料中，但是 Li 在生殖期可調節酵素活性，另外從雌蝦 Li 含量較雄蝦高來看，Li 可能和雌性生殖代謝有關。研究學者認為在對蝦飼料中的 Ca 與 P 不應分別超過 2.8 % 和 1.8 %，並指出 Ca 與 P 的比值應在 1:1 到 1.5:1 之間。

分析生殖腺，卵和剛孵化幼苗中之礦物質含量，可以用來評估灰份含量飼料對生殖的影響，並可決定種蝦飼料中礦物質的含量。

最後，我們必須說開發種蝦飼料必須符合親蝦的營養需求，另外商業化的種蝦飼料其目標是：一、促進成熟；二、加強受精和促進交配；三、改進卵質、卵量和下一代活存力來增加生產率。

評估甲殼類生殖的指標可以參考表十二，這些指標可用來評估種蝦飼料的效力，因為整體生殖控制包括選擇有繁殖能力的雄蝦或人工飼養的成熟雄蝦，另外雄蝦的營養一生殖間之關係也應一併考慮進行調查。



九〇年代可提供很多的研究領域來挑戰和研發甲殼類生殖和營養。藉多項的研究和完整的資料可讓我們更明確的了解種蝦的營養需求，和配製種蝦飼料來完成在人工環境下更

有效、更經濟的控制甲殼類生殖，此外，更可明白環境、生理和生化因素在野外如何來影響生殖縣的完整發育。

表十一 五種甲殼類全組織之胺基酸組成

胺基酸	<i>Palaemon serrotus</i>		<i>Penaeus monodon</i>		<i>Pachyghapsus</i>	<i>Procambarus</i>	<i>Penaeis japonicus</i>
	卵	眼幼蟲	稚蝦	成蝦	脂卵黃蛋白	脂卵黃蛋白	脂卵黃蛋白
丙胺酸	5.8	5.4	5.0	4.9	8.0	7.5	9.0
精胺酸	5.9	5.9	6.6	8.3	3.3	6.2	5.2
天門冬胺酸	9.5	8.4	8.4	8.8	9.9	8.5	9.2
胱胺酸	N/A	0.9	0.8	0.6	0.0	0.9	16.8
麩胺酸	13.2	11.4	13.2	14.0	12.1	8.21	6.8
甘胺酸	7.0	5.1	6.7	4.9	6.2	5.3	9.7
組胺酸	2.9	1.8	2.0	1.9	1.4	3.2	2.0
異白胺酸	6.1	3.6	3.7	3.9	5.7	6.1	4.5
白胺酸	9.0	6.2	6.3	6.6	10.9	8.0	7.1
甲硫胺酸	2.6	2.1	2.3	2.3	0.0	2.4	3.6
苯丙胺酸	3.9	3.8	3.5	3.2	4.3	4.7	3.7
脯胺酸	4.5	3.5	3.3	3.3	6.3	4.5	N/A
絲胺酸	6.2	3.6	3.4	3.0	10.6	8.8	6.8
羥丁胺酸	5.0	3.3	3.3	3.2	6.3	5.7	5.9
色胺酸	N/A	0.7	0.9	1.1	N/A	N/A	N/A
酪胺酸	2.9	3.8	3.2	3.2	2.7	3.8	2.0
纈胺酸	7.4	4.3	4.2	4.2	8.0	7.1	6.3

摘自 Vazquez-Boucard et al. (1986).

表十二 評估甲殼類生殖表現的標準

卵質的標準	精子的標準	子代表現的標準	整體表現
1.每次產卵的受精率 2.卵徑或重量 3.胚胎發育的時間 4.受精卵破裂的時間 5.孵化率	1.精子托重量 2.精子托狀況 3.精子的量 4.活的精子的百分比	1.每次產卵無節幼蟲的量 2.有活力無節幼蟲的量 3.健康無節幼蟲 a) 成長率 b) 脫殼之增重 c) 脫殼間期 d) 眼幼期的長度 e) 變態至眼幼蟲的百分比	1.性成熟的年齡 2.成功的交配 3.孵化的比值 (每月每一雌蝦的孵化數量) 4.再成熟

摘自 Harrison (1990).

## 參考文獻

- Harrison, K. E. (1990) The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: a review. *J. Shellfish Res.*, 9:1-28.
- Meusy, J. J. and H. Charniaux-Cotton (1984) Endocrine control of vitellogenesis in Malacostraca crustaceans. *In Advances in Invertebrate Reproduction* (W. Engles, H. Clark, Jr. A. Fishcher, P. J. W. Olive and D. F. Went eds.), Elsevier Science Pub., New York, 231-241.
- Millamena, O. M. and F. P. Pascual (1990) Tissue lipid content and fatty acid composition of *Penaeus monodon* Fabricius broodstock from the wild. *J. World Aquacult. Soc.*, 21: 116-121.
- Primavera, J. H. (1984) A review of maturation and reproduction in closed thelycum penaeids. *In Proceedings of the First International Conference on the culture of Penaeid Prawns/Shrimps*. Iloilo City, Philippines. SEAFDEC Aquaculture Department.
- Vazquez-Boucard, C., H. J. Ceccaldi, Y. Benyamin and C. Rousta (1986) Identification, purification, et caracterisation de la lipovitellin chez un crustace decapode natantia *Penaeus japonicus* (Bates). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 97: 37-50.
- Wouters, R., P. Lavens, J. Nieto and P. Sorgeloos (2001) Penaeid shrimp broodstock nutrition: an updated review on research and development. *Aquaculture*, 202: 1-21.