



鱼虾需要的脂肪酸、胆固醇和磷脂

THE REQUIREMENTS OF FATTY ACIDS, CHOLESTEROLS AND PHOSPHOLIPIDS FOR FISHES AND PRAWNS

王渊源 刘佳英 孙微涛 Wang Yuanyuan, Liu Jiaying and Sun Weitao

(厦门水产学院)

(Xiamen Fishery College)

关键词 脂肪酸,胆固醇,磷脂,鱼和虾

KEYWORDS fatty acid, cholesterol, phospholipid, fish and prawn

脂类的脂肪酸,类脂质的胆固醇和磷脂,有的可由鱼虾机体生物合成,有的则不能或合成量远远达不到不能满足鱼虾在发育生长阶段的需要。由此而产生的缺乏症,严重影响幼龄期鱼虾的生存和生长。改善鱼虾对脂肪酸、胆固醇和磷脂的需求,是用提高外源性营养水平的办法。因此,认识脂肪酸、胆固醇和磷脂在鱼虾生命活动中的生理功能、缺乏症和需要量,对制定鱼虾的饲料标准和提高鱼虾的生存率、生长率都有十分重要的意义。

生 理 功 能

(一) 必需脂肪酸

鱼虾的脂肪酸来源除了由脂肪水解得到,还可以由生物合成得到。如脂肪的 β -氧化作用,以及蛋白质和糖类的分解代谢产生生物合成脂肪酸的前体乙酰辅酶A。但是, Mead等(1960)通过示踪实验表明莫三鼻给罗非鱼(*Tilapia mossambica*)不能将($1-^{14}C$)醋酸合成为高度不饱和脂肪酸(PUFA)。G. Burr和M. Burr(1929, 1930)首先测定了在动物食物中必须具有一种特定不饱和脂肪酸,这种不饱和脂肪酸是动物不能合成的,必须由食物提供。继此之后, Aaes-Jorgensen(1961)、Alfin-Slater等(1968)和Holman(1968)都相继公布在恒温动物中所发现的同类型脂肪酸,并把油酸、亚油酸、亚麻酸和花生四烯酸称为动物必需脂肪酸(EFA)。近代的观点把所有不饱和脂肪酸都列为动物必需脂肪酸,是需要由食物提供的脂肪酸。

变温动物的鱼虾类生存和生长需要的EFA因种类而异。根据海淡水鱼类脂肪酸组成的情况,认为淡水鱼的n-6(距甲基最近不饱和键所在的碳位)系列比海水鱼的高,淡水鱼平均的n-6/n-3比值大于海水鱼的n-6/n-3比值。养殖在淡水中的吉利罗非鱼(*Tilapia silli*)只需要n-6脂肪酸(Kanazawa等, 1980)。海淡水鱼EFA差异的原因是食物中脂肪酸成分的差别或对环境适应的特征。冷水性鱼需要n-3的数量大于n-6的数量。虹鳟(*Salmo gairdneri*)需要n-3的数量多,被认为这些不饱和性大

的EFA是维持磷脂膜在较低温度条件下的柔韧性和渗透性所必需的(Castell等, 1972a, b, c)。温水性鱼类需要n-3与n-6的混合物。繁殖期间的鱼类需要的n-3数量大于n-6的数量,尤其是雄鱼。因为卵巢及卵需要更多的n-3不饱和脂肪酸,以便提供孵化后鱼苗的需要。幼鱼生长也需要n-3不饱和脂肪酸(Kanazawa, 1985)。表1的资料说明了虹鳟和真鲷(*Chrysophrys major*)在缺乏EFA的饲养条件下,产卵量和孵化率都比对照组的低,而且真鲷的卵和仔鱼的畸变率很高。Shimma等(1977)论证了饲料中22:6n-3的量对鲤鱼产卵率起着重大的影响。Middleditch等(1980)发现除非饲料中含有20:5n-3和22:6n-3,否则白对虾(*Penaeus setiferus*)不会产卵。Morris(1973)论证了未成熟的幼稚海洋甲壳类的EFA含量高于同一种类的成熟个体。除此之外,PUFA的18:2n-6和20:5n-3是鱼类前列腺素的前体,其它激素也含有EFA。

表1 必需脂肪酸对两种鱼产卵的影响(自Watanabe, 1982)

Table 1 Effect of essential fatty acids on spawn of two species of fish
(from Watanabe, 1982)

	产卵量	孵化率(%)	卵与仔鱼畸形(%)
虹鳟			
对照组	2375	70.0	—
缺少必需脂肪酸	1429	46.4	—
真鲷			
对照组	1.74×10^6	93.9	1.8
缺少必需脂肪酸	1.17×10^6	0.9	90.0

(二) 胆固醇

胆固醇(cholesterol)是最有代表性的固醇类,它是体内性激素、副肾皮质激素、胆汁等维持生命需要的重要物质的前体。虽然鱼类能从醋酸和二羟甲基戊酸合成固醇(Kayama等, 1965; Hazel等, 1979),但是甲壳类没有这种功能。在甲壳动物体内的胆固醇转变为性激素、副肾皮质激素已在日本龙虾(*Panulirus japonica*)得到证实(Kanazawa等, 1979d),还有报道注射放射性胆固醇到日本对虾(*Penaeus japonica*)体内,发现胆固醇会蓄积在皮下细胞,因而推断胆固醇是合成脱壳激素的物质。鱼虾对胆固醇以外的其它固醇物质,如酵母源的麦角固醇、大豆源的豆固醇、谷固醇也能利用,但效果不如胆固醇(表2)。

表2 饲料中添加各种固醇类对日本对虾的养殖效果(自Kanazawa等, 1971)

Table 2 The effect of various dietary sterols on growth rate and survival rate for kuruma shrimp (*Penaeus japonica*)
(from Kanazawa et al., 1971)

添加固醇类 (0.5克/100克饲料)	存活率(%)	生长率(%)
胆固醇	86~95	56~98
麦角固醇类	87~94	48~79
豆固醇	83~96	56~87
β -谷固醇	83~92	20~59

(三) 磷 脂

磷脂类又通称为卵磷脂(lecithin),包括大豆卵磷脂、胆碱磷脂、肌醇磷脂、脑磷脂、固醇脂、糖脂和磷脂酸,其化学成分含有磷、氮、胆碱、肌醇、固醇类、携油物质和灰分。由于化学成分的复杂,磷脂却有多重营养作用,包括 EFA、维生素(胆碱和肌醇)、固醇的营养价值。

磷脂是构成生物体的必需要素,在生物膜细胞和亚细胞结构上起着重要作用。磷脂是甲壳类体液中最主要的运输型脂质,由磷脂组成的 EFA 会参与其它脂类(如固醇)的运输(Mead 等,1960;Aaes等,1967;Sire 等,1981),可以帮助脂肪的溶解和吸收,并且改善维生素 A 和胡萝卜素的吸收。磷脂参与钠离子和钾离子的活动性来激活一些神经组织(Tanaka 等,1964;Kimelbery 等,1972)。由于磷脂参与胆固醇的运输与吸收,也就影响着甲壳动物的脱壳。从水产饲料实践中得知,在饲料中添加磷脂,将推迟水溶性营养素的溶失,使饲料增加润滑而有利于造粒。日本对虾幼体饲料中添加磷脂可以防止高死亡率,在其半精制的饲料中加进短颈蛤(*Tapes* sp.) 脂肪的卵磷脂,能有效地促进生长(Kanazawa 等,1979d)。

鱼类在孵化后的快速生长中,需要丰富的磷脂来构成细胞的成分,当磷脂的生物合成不能充分地满足仔鱼的需求时,需要在饲料添加磷脂。Kanazawa(1985)报告在微粒饲料中添加磷脂后,能明显地提高仔鱼的生长和存活率。表 3 是真鲷仔鱼的食物成分,用于喂养真鲷孵化后 10 天至 20 天的鱼,食物中保持 3% 的鳕鱼肝油和 5% 的大豆卵磷脂比食物中只含有 3% 或 6% 的鳕鱼肝油更能提高鱼的生长和生存。通过对鱼生长和生存率的检测,发现添加磷脂的饲料相当于活体饵料的轮虫。

表 3 真鲷仔鱼微粒饲料的组成(%) (自 Kanazawa, 1985)

Table 3 Composition (%) of microparticulate diets for the larval red sea bream (*Chrysophrys major*) (from Kanazawa, 1985)

成 分	饲 料 1	饲 料 2	饲 料 3
酪 蛋 白	52	52	52
白 明 胶	11	11	11
糊 精	12	12	12
氨基酸混合物 ⁽¹⁾	5	5	5
维生素混合物 ⁽²⁾	3	3	3
矿物质混合物 ⁽³⁾	8	8	8
油 酸	6	3	1
鳕 鱼 肝 油	3	6	3
大豆卵磷脂	0	0	5
玉 米 胚	62.5	62.5	62.5

注: (1)氨基酸混合物(除玉米胚外,克/100克干饲料):苯丙氨酸 0.4;精氨酸 0.9;胱氨酸 0.5;色氨酸 0.2;缬氨酸 0.2;丙氨酸 0.9;天冬氨酸 0.7;赖氨酸 0.4;缬氨酸 0.5;甘氨酸 0.3。(2)自 Halver(1957)。(3)美国药典 XII。

Kanazawa(1985)先前使用同喂养真鲷类似的饲料喂养香鱼(*Plecoglossus altivelis*),当饲料中添加 3% 的鸡蛋卵磷脂、金枪鱼卵磷脂或大豆卵磷脂时,鱼的生长率和存活率都提高,而且金枪鱼卵磷脂比大豆卵磷脂和鸡蛋卵磷脂有更高的营养价值。磷脂用于生存和生长有不同的成分差别,磷脂酰肌醇和卵磷脂对生存和生长都是有效的,磷脂酰乙醇胺和磷脂酰胆碱对提高生存率的作用很小或无效。此外,添加磷脂将减少鱼的畸形发生率。例如,脊柱侧突等的发生率,在用轮虫、卤虫和市售饵料喂养的仔鱼是 63%,而用含有大豆卵磷脂或鸡蛋卵磷脂添加剂的微粒饲料喂养的仔鱼只有 5%(表 4)。

表4 卵磷脂对香鱼仔鱼畸形的影响(自 Kanazawa, 1985)
 Table 4 Effect of lecithin on the incidence of malformation in Ayu
 (*Plecoglossus altivelis*) larvae (from Kanazawa, 1985)

发生畸形	轮虫 + 市售饲料	轮虫 + 含有卵磷脂微粒饲料
狮形头	1	0
胸部隆起	1	0
双颚	8	3
脊柱侧突	10	0
双尾柄	35	0
发生率(%)	63	5

缺乏症

鱼虾在无脂肪饲料喂养下,或饲料中 EFA 的不足而表现出各种生长异常,称为 EFA 缺乏症。鱼类要在摄食 EFA 不足的饲料很长时间,才显露缺乏 EFA 的病状。Castell 等(1972a, b, c)喂给冷水性的虹鳟幼鱼缺乏脂肪的饲料一个月以后,使贮藏在鱼类体内的 EFA 耗尽,才开始喂以各种脂肪酸不足的试验性饲料。EFA 缺乏症表现出生长缓慢、饲料效率低、死亡率升高、肌肉含水量增加、体色变淡、鳍(特别是尾鳍)严重腐蚀。由于失去脂肪功能,使膜的渗透性改变,如浸在等渗蔗糖溶液中离体的肝脏细胞线粒体脂肪率增大,肝脏脂肪变性,肝脏匀浆呼吸率增加,血红蛋白水平降低,和红细胞体积减小的症状。喂给虹鳟 n-3 缺乏的饲料(存有 n-6 的情况下),也会表现出昏厥或震惊综合症。当饲料缺乏 n-6 或 n-3 不饱和脂肪酸时,虹鳟鱼体合成的 20:3n-9 的量会增加。

温水性的鲤鱼、鳊鲈也会出现 EFA 缺乏症。Takeuchi 等(1977)用不含脂肪的饲料喂养鲤鱼 6 周,然后喂给缺乏 EFA 的试验性饲料 11 周或 14 周,结果会导致鲤鱼生长率和饲料效率降低;死亡率增加,鱼体的 20:3n-9 含量增加。鳊鲈 EFA 缺乏症与鲤鱼相同(Takeuchi 等,1980)。

香鱼和真鲷的幼鱼和成鱼都需要 n-3 PUFA,如 20:5n-3 和 22:6n-3。在日本原用含有高水平 n-3 的小球藻喂养褶臂尾轮虫,改用面包酵母喂养的轮虫去投喂幼鱼,结果幼鱼的死亡率高。在真鲷仔鱼由于投喂缺乏 n-3 PUFA 的轮虫和卤虫,导致幼鱼的鳃发育不完全、脊柱侧突等畸形鱼的发生(Watanabe, 1982; Oka 等,1980)。

Castell 等(1975)研究发现,美洲龙虾缺乏 EFA 时,除了生长率与饲料效率降低外,血细胞数、血清蛋白和可食用肉的百分率都减少,延长了两次脱壳的间隔时间,而且增肉量减少。Kanazawa 等(1979)发现喂给日本对虾缺乏 EFA 的饲料时,虾体含有的 20:3n-9 非常少,而 18:1n-9 会增加。因此,他设想用虾体的(18:0+18:1n-9)/20:5n-3 或(18:0+18:1n-9)/22:6n-3 的含量比率作为 EFA 缺乏的指标,比率大,缺乏也随之严重。

甲壳类饲料中缺乏固醇类会导致在相当短的时间内有很高的死亡率。D'Abramo 等(1981)指出龙虾饲料中缺乏卵磷脂引起不能彻底脱壳而产生高的死亡现象。

需要量

研究鱼虾对脂肪的需要量远不能满足其对质的需求,由相同脂肪量而其中质地的不同含量,养殖效果不可能相同。国外对养殖鱼类和甲壳类 EFA 的需要量有不少的报道(表 5),有些种类对 EFA 的需要量既有定性定量结果,有些种类只有定性结果。斑鲷需要的 EFA 至今没有研究结果(Gatlin 等,

表 5 鱼类和甲壳类的必需脂肪酸需要量
Table 5 Requirements of fish and shellfish for essential fatty acids

种 类	实验温度(℃)	摄食试验(周)	需 要 量	文 献
鲤 鱼	20~25	11~14	1% 18:2n-6 与 1% 18:2n-3 的混合物优于单一种的。PUFA 的 20:5n-3 和 22:6n-3 比上述两种更有效。	Takeuchi 等, 1977
鳊 鲮	25	10	0.5% 18:2n-6 与 0.5% 18:3n-3 的混合物, 或 0.5% 20:5n-3 与 20:6n-3 的混合物。	Takeuchi 等, 1980
吉利罗非鱼	27~28	4	1% 18:2n-6 或 1% 20:4n-6 优于 18:3n-3。	Kanazawa 等, 1980
斑 鲮	26~33 20~23 23~28	10 58	高含量的 18:2n-6 或 18:3n-3 (10% 红花油或 10% 亚麻子油) 会减慢生长, 其它不详。	Stickney 等, 1971, 1972; Murray 等, 1977
鲈 鱼	23~28	6	鱼油优于谷物油。	Tsukahara 等, 1967
香 鱼	—	—	PUFA (20:5 和 22:6) 优于 18:3n-3 优于 18:2n-6。	Oka 等, 1980
大菱鲆	19~20 15	11 12	0.6% n-3 优于 3.7% 18:3n-3, 二者都优 18:2n-6, 二龄鱼需 1% n-3。	Leger 等, 1979; Cowey 等, 1976
真 鲷	21~28	5~9	2% 的 n-3	Fujii 等, 1976
美洲龙虾	20	40	高鱼油的 n-3 优于高植物油的 18:2n-6	Castell 等, 1976; D'Abramo 等, 1980
日本对虾	24 24	7 4	1% 20:1n-3 或 22:6n-3 优于 18:3n-3, 18:3n-3 优于 18:2n-6	Kanazawa 等, 1979(a, c)
印度对虾	26	4	n-3 鱼油优于 18:2n-6 或 18:3n-3 的单一供应, 在鱼油添加 18:2n-6 和 18:3n-3 优于单一鱼油。	Read, 1981
红对虾	—	3	1% 18:3n-3 商品食料油。	Showbart 等, 1973
长臂虾	17	6.5	需 n-6 和 n-6, 18:2n-6/18:3n-3 比值最适为 2.2; 20:5n-3 加 22:6n-3 优于 18 碳的 PUFA。	Martin, 1980
蟹	25	12	鱼油优于高 18:2n-6 的植物油。	Ponat 等, 1980

注:表中未写明几碳,只写 n-3 或 n-6 是指 n-3 系列($\Sigma n-3$ PUFA)或 n-6 系列($\Sigma n-6$ PUFA)

1982)。综观其研究结果,鱼类、甲壳类需要的 EFA 占饲料的 0.5~2% 之间。

研究鱼虾类 EFA 的需要量时要注意脂肪酸之间的合成、转换和抑制的关系。淡水鱼的鲤、鳊、鳊鲮、香鱼长时间喂以 18:3n-3 时,体内组成的 20:5n-3 和 22:6n-6 会增加,海水鱼的鲈、真鲷却无此能力。Kanazawa(1985)把鱼类有能力由 18:3n-3 转化为较长链的 n-3 系列称为相对生物转化力(rainbow trout = RBCA = 100),香鱼 RBCA = 36,鳊鲮 RBCA = 20,真鲷 RBCA = 15,红鳍东方鲀 (*Spheroides rubripes*) RBCA = 13,石斑鱼 (*Epinephelus* sp.) RBCA = 7。短链的 n-3 能合成长链的 n-3,而不能合成 n-6 (Fujii 等, 1976)。

虹鲔会把 18:2n-6、18:3n-3 转换成 20 碳或 22 碳同一系列的脂肪酸。红鲔 (*Pleuronectes platessa*) 能利用 12 碳和 14 碳的脂肪酸合成到 18 碳饱和的或单一双键不饱和脂肪酸,但不能合成 20:3n-9; 喂以 18:2n-6 和 18:3n-3 时,也不能合成 20:4n-6、20:5n-3 或 22:6n-3。红点扁鱼 (*Scophthalmus maximus*) 不能将饲料中 18:2n-6 转换成 20:4n-6,或利用 18:1n-9 合成 20:3n-9 (Owen 等, 1972)。

鱼体中 EFA 相互抑制能力的顺序是 $n-3 > n-6 > n-9$ (Mohrhauer 等, 1963), 这在斑鲷的实验得到证实, 饲料中高含量的 18:2n-6 和 18:3n-3 将使 $n-9$ 脂肪酸合成量减少和代谢作用降低, 是脂肪酸之间出现的抑制现象 (Holman 等, 1963; Garcia 等, 1965)。

国内对鱼类 EFA 的研究起步晚。陈少莲等 (1983)、李浚秋 (1989)、叶新荣等 (1990) 先后测定了鱼虾类的油脂中饱和及不饱和脂肪酸组成, 这些测试技术的进展, 将为研究养殖鱼虾类需要的 EFA 提供方法。

甲壳动物对胆固醇和磷脂的需要量, Kanazawa 等 (1971) 报告日本对虾需要占饲料 0.5% 的胆固醇, 这和吴纯衡 (1986) 研究斑节对虾 (*Penaeus monodon*) 胆固醇的需要量相同。Deshimara 等 (1974) 则认为日本对虾胆固醇需要量应该占饲料的近 2% 的量。美洲龙虾的研究表明需要 0.5% 的胆固醇 (Castell 等, 1975)。对虾饲料添加的卵磷脂量占饲料的 1~2%, 幼稚美洲龙虾用酪蛋白和白蛋白为基础的半精制饲料中加入 7~8% 的黄豆卵磷脂 (Conklin 等, 1980)。香鱼仔鱼饲料添加 5% 的大豆卵磷脂比仅添加 1% 或 3% 的大豆卵磷脂时能提高生长率和存活率 (Kanazawa, 1985)。

Takeuchi (1979) 发现给虹鳟投喂 14% 或更多的 18:3n-3 或其它 $n-3$ PUFA, 会导致生长减慢和食物效率降低的现象。高含量 18:2n-6 或 18:3n-3 的饲料对斑鲷也会出现不利的现象 (Stickney 等, 1971, 1972)。日本对虾饲料超过 5% 的胆固醇会阻碍生长。

鱼虾类对脂肪和 EFA 的需要量不但因种类而异, 而且受温度、盐度和其它的环境因素, 以及年龄、季节、蜕皮周期等生物、生态因素的影响。许多研究资料表明鱼类脂肪酸组成、磷脂受气温影响是重大的 (Reiser 等, 1963; Farkas 等, 1980)。盐度也会影响需要量, 把在同一资源来历的虹鳟鱼同时放在海水与淡水中, 试验表明在海水中的鱼 EFA 减少速度快得多 (Lall 等, 1979)。因此, 报告养殖种类脂类的需要量时, 必须同时报告种类的生物学特征和试验的生态条件。

参 考 文 献

- [1] 吴纯衡, 1986. 草虾对饲料中脂质及胆固醇之需求量. 台湾水产饲料之研究与发展(上), 69~72. 台湾省水产学会.
- [2] 陈少莲等, 1983. 鳢鲷肌肉脂肪的脂肪酸组成初步研究. 鱼类学论文集(第三辑), 61~67. 科学出版社(北京).
- [3] 李浚秋, 1989. 中国 20 种海水鱼虾脂肪酸组成的分析研究. 水产学报, 13(2): 157~159.
- [4] 叶新荣、吴亚平, 1990. 舟山鱼类油脂中饱和及不饱和脂肪酸组成的研究. 海洋科学, (8): 40~43.
- [5] Aaas-Jorgensen, E., 1961. Essential fatty acids. *Phys. Rev.*, 41: 1-51.
- [6] Alfin-Slater, R. B. and L. Aftergood, 1968. Essential fatty acids reinvestigated. *Phys. Rev.*, 48: 758-784.
- [7] Burr, G. O. and M. M. Burr, 1929. A new deficiency disease produced by the rigid exclusion of fat from the diet. *J. Biol. Chem.*, 82: 345-367.
- [8] —, 1930. On the nature and role of the fatty acids essential in nutrition. *Ibid*, 86: 587-621.
- [9] Castell, J. D. and J. F. Covey, 1976. Dietary lipid requirements of adult lobsters, *Homarus americanus* (M. E.). *J. Nutr.*, 106: 1159-1165.
- [10] Castell, J. D. et al., 1972a. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Growth, feed conversion and some gross deficiency symptoms. *Ibid*, 102: 77-86.
- [11] —, 1972b. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Physiological symptoms of EFA deficiency. *Ibid*, 102: 87-92.
- [12] —, 1972c. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Metabolism and fatty acid composition. *Ibid*, 102: 93-100.
- [13] —, 1975. Cholesterol requirements of juvenile american lobster (*Homarus americanus*). *J. Fish. Res. B. Can.*, 32: 1431-1435.
- [14] Conklin, D. E., et al., 1980. A successful purified diet for the culture of juvenile lobsters: the effect

- of lecithin. *Aquaculture*, **21**: 243-249.
- [15] Cowey, C. B. *et al.*, 1976. Studies on the nutrition of marine flatfish. The effect of different dietary fatty acids on growth and fatty acid composition of turbot (*Scophthalmus maximus*). *Br. J. Nutr.*, **36**: 479-486.
- [16] D'Abramo, L. R. *et al.*, 1980. Relationships among dietary lipids, tissue lipids and growth in juvenile lobsters. *Proc. World Maricult. Soc. II*: 935-945.
- [17] —, 1981. Essentiality of dietary phosphatidylcholine for the survival of juvenile lobster. *J. Nutr.*, **111**: 425-431.
- [18] Deshimara, O. and K. Kuroki, 1974. Studies on a purified diet for prawn. II. Optimum contents of Cholesterol and glucosamine in the diet. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **40**: 421-424.
- [19] Farkas, T. *et al.*, 1980. Metabolism of fatty acids in fish. III. Combined effect of environmental temperature and diet on formation and deposition of fatty acids in the carp, *Cyprinus carpio* Linnaeus 1758. *Aquaculture*, **20**: 29-40.
- [20] Fujii, M. and Y. Yone, 1976. Studies on nutrition of red sea bream. XIII. Effect of dietary linolenic acid and w3 polyunsaturated fatty acids on growth and feed efficiency. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **42**: 583-588.
- [21] Garcia, R. T. and R. T. Holman. 1965. Competitive inhibition in the metabolism of PUFA studied via the composition of phospholipids, triglycerides and cholesterol esters of rat tissues. *Am. Oil Chem. Soc. J.*, **42**: 1137-1141.
- [22] Gatlin, D. M. and R. R. Stickney, 1982. Fall-winter growth of young channel catfish on response to quantity and source of dietary lipid. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **111**: 90-98.
- [23] Hazel, J. R. and P. A. Sellner, 1979. Fatty acid and sterol synthesis by hepatocytes of thermally acclimated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Exp. Zool.*, **209**: 105-114.
- [24] Holman, R. T., 1968. Essential fatty acid deficiency, a long scaly tale. *Prog. Chem. Fats Other Lipids*, **9**: 279-348.
- [25] Holman, R. T. and H. Mohrhauer, 1963. A hypothesis involving competitive inhibition in the metabolism of polyunsaturated fatty acids. *Acta Chemica Scand.*, **17**: 84-90.
- [26] Kanazawa, A., 1985. Essential fatty acid and lipid requirement of fish. *Nutrition and Feeding in Fish*, Academic Press London. P. 281-298.
- [27] Kanazawa, A. *et al.*, 1971. Nutritional requirements of prawn. II. Requirement for sterols. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **37**: 211-215.
- [28] —, 1979a. Requirements of prawn *Penacus japonicus* for essential fatty acids. *Men. Fac. Fish., Kagoshima Univ.* **28**: 27-33.
- [29] —, 1979b. Essential fatty acids in the diet of prawn. II. Effect of docosahexaenoic acid on growth. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **45**: 1151-1153.
- [30] —, 1979c. Effects of dietary linoleic and linolenic acids on growth of prawn. *Oceanol. Acta*, **2**: 41-47.
- [31] —, 1979d. Effects of short-necked clam phospholipids on growth of prawn. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **45**: 961-965.
- [32] —, 1980. Requirements of *Tilapia zillii* for essential fatty acids. *Ibid*, **46**: 1353-1356.
- [33] Kayama, M. and Y. Tsuchiya. 1965. Incorporation of ¹⁴C-labeled acetate into lipid classes of liver oil by intact leopard shark. *Tohoku J. Agric. Res.*, **15**: 259-267.
- [34] Kimelbery, H. K. and D. Papahadjopoulos, 1972. Phospholipid requirement for (Na⁺ -K⁺) -ATPase activity: Head group specificity and fatty acid fluedety. *Biochim. Biophys. Acta*, **282**: 277-292.
- [35] Lall, S. P. and F. J. Bishop, 1979. Studies on the nutrient requirements of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, grown in sea water and fresh water. p. 580-584 in *Advances in Aquaculture*, T. V. R. Pillay and W. A. Dill, eds. Farnham, England, Fishing News Books.
- [36] Leger, C. *et al.*, 1979. Effect of dietary fatty acids differing by chain lengths and series on the growth and lipid composition of turbot *Scophthalmus maximus* L. *Comp. Biochem. Physiol. B* **64**

- 345-350.
- [37] Martin, B. J., 1980. Croissance et acides gras de la crevette *Palaemon serratus* (Crustacea, Decapoda) nourrie avec des aliments composés contenant différentes proportions d'acide linoléique et linoléique. *Aquaculture*, **19**: 325-337.
- [38] Mead, J. F. and D. R. Howton, 1960. *Radioisotope Studies of Fatty Acid Metabolism*. International series of monographs on nuclear energy. Division VI: Medicine. New York, Pergamon Press.
- [39] Middleditch, B. S. *et al.*, 1980. Metabolic profiles of penaeid shrimp: Dietary lipids and ovarian maturation. *J. Chromatog.*, **195**: 359-368.
- [40] Mohrhauer, H. and R. T. Holman, 1963. Effect of linolenic acid upon the metabolism of linoleic acid. *J. Nutr.*, **81**: 67-74.
- [41] Morris, R. J., 1973. Relationships between the sex and degree of maturation of marine crustaceans and their lipid composition. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **53**: 27-37.
- [42] Murray, M. W. *et al.*, 1977. Effects of dietary lipids, dietary protein and environmental temperatures on growth, feed conversion and body composition of channel catfish. *J. Nutr.*, **107**: 272-280.
- [43] Oka, A., *et al.*, 1980. Effect of fatty acids in rotifers on growth and fatty acid composition of larval ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **46**: 1413-1418.
- [44] Owen, J. M. *et al.*, 1972. Studies on the nutrition of marine flatfish. The effect of dietary fatty acids on the tissue fatty acids of the plaice, *Pleuronectes Platessa*. *Marine Biology*, **13**(2), 160-166.
- [45] Ponat, A. and D. Adelung, 1980. Studies to establish an optimal diet for (*Carcinus maenas*). II. Protein and lipid requirements. *Mar Biol.*, **60**: 115-122.
- [46] Read, G. H. L., 1981. The response of *Panaeus indicus* (Crustacea: Penaeidae) to purified and compounded diets of varying fatty acid composition. *Aquaculture*, **24**: 245-256.
- [47] Reiser, R. *et al.*, 1963. The influence of dietary fatty acids and environmental temperature on the fatty acid composition of teleost fish. *J. Am. Oil Chem. Soc.*, **40**: 507-513.
- [48] Shewbart, K. L. and W. L. Mies, 1973. Studies on nutritional requirements on brown shrimp. The effect of linolenic acid on growth of *Penaeus aztecus*. *Proc. World Maricult. Soc.*, **4**: 277-287.
- [49] Shimma, Y. *et al.*, 1977. On the lipids of adult carp raised on fish meal and SCP feeds, and hatchabilities of their eggs. *Bull. Freshw. Fish. Res. Lab.*, **27**: 35-48.
- [50] Sire, M. F. *et al.*, 1981. New views on intestinal absorption of lipids in teleostean fishes: An ultrastructural and biochemical study in the rainbow trout. *J. Lipid Res.*, **22**: 81-94.
- [51] Stickney, R. R. and J. W. Andrews, 1971. Combined effects of dietary lipids and environmental temperature on growth, metabolism and body composition of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *J. Nutr.*, **101**: 1703-1710
- [52] —, 1972. Effects of dietary lipids on growth, food conversion, lipid and fatty acid composition of channel catfish. *J. Nutr.*, **102**: 249-258
- [53] Takeuchi, T. and T. Watanabe, 1977. Requirement of carp for essential fatty acids. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **43**: 541-551.
- [54] Takeuchi, T. *et al.*, 1970. Studies on nutritive value of dietary lipids in fish. XVI. Availability of carbohydrates and lipids as dietary energy source for carp. *Ibid*, **45**: 977-982.
- [55] —, 1980. Requirement of eel *Anguilla japonica* for essential fatty acids. *Ibid*, **46**: 345-353.
- [56] Tanaka, R. and L. G. Aboud, 1964. Phospholipid requirement of Na^+ , K^+ -activated adenosine triphosphatase from rat brain. *Arch. Biochem. Biophys.*, **108**: 47-52.
- [57] TSukahara, H. *et al.*, 1967. Studies on feed for fish. VII. The effects of dietary fat on the growth of yellow-tail (*Seriola quinqueradiata* Temminck et Schlegel). *Bull. Naikai Reg. Fish. Res. Lab.*, **24**: 29-50.
- [58] Watanabe, T., 1982. Lipid nutrition in fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, **73B**(1): 8-15.