



牛津, 中山大学教授, 博士生导师, 国家虾蟹产业技术体系-对虾营养与饲料岗位科学家, 广东省特支计划-科技创新青年拔尖人才, 广东省海水鱼创新体系-海水鱼营养需求与饲料岗位科学家。全国动物营养指导委员会委员, 《Frontiers in Physiology》、《Frontiers in Marine Science》专题责任编辑。主要研究方向为“营养素在水产动物中的代谢与分子调控机制”、“水产动物低鱼粉低蛋白功能性饲料研制”。主要研究对象为凡纳滨对虾(包括亲虾和幼虾)、斑节对虾(包括亲虾和幼虾)、卵形鲳鲆、大口黑鲈、鳊和虹鳟等。在各级学术刊物发表论文100余篇, 授权国家发明专利5项。

· 综述 ·

## 凡纳滨对虾营养生理和高效环保饲料研究进展

牛津\*, 赵伟

(中山大学生命科学学院, 水生经济动物研究所, 广东广州 510275)

**摘要:** 凡纳滨对虾富含蛋白质、矿物质和不饱和脂肪酸, 是一种营养均衡的优质蛋白源, 具有很高的经济价值。凡纳滨对虾已成为我国最主要海水对虾类养殖品种, 其年产量达119.77万t, 占全国海水对虾类养殖总产量的85%以上。目前, 国内外对于凡纳滨对虾的营养需求与饲料研究已有较多报道, 但是对于不同生长阶段的精准营养需求以及营养素和功能性饲料添加剂的相互关系研究仍不够深入。本文主要综述了: ①蛋白质营养需求、氨基酸营养需求及蛋白源替代研究进展; ②脂肪营养需求、脂肪源、必需脂肪酸、胆固醇和磷脂等研究进展; ③碳水化合物研究进展; ④微量营养素包括维生素和矿物盐的研究进展; ⑤功能性添加剂包括微生态制剂、中草药和免疫增强剂等的研究进展。虽然凡纳滨对虾营养生理的研究逐渐深入, 饲料配方逐步完善, 加工工艺更趋成熟, 但依然有很多问题亟待解决。比如饲料原料特别是鱼粉和大豆以及种质资源一直以来是“卡脖子”的关键问题, 严重制约我国水产养殖业的可持续发展, 危害我国的“粮食安全”。针对饲料原料短缺、养殖环境压力加大及种质资源退化的对虾行业发展的关键问题, 开发新型非粮蛋白源, 构建不同生长阶段和养殖条件下对虾精准营养需求数据库等, 对于增强养殖对虾的抵抗力和抗逆性、提高对虾品质尤为重要, 还有助于提高饲料原料利用率和减少氮磷排放。因此后续的研究方向应着重在: ①鱼粉和豆粕替代的新型非粮蛋白源研发; ②原创功能性饲料添加剂研发; ③不同生长阶段的精准营养数据库构建; ④营养代谢机制研究。以期为凡纳滨对虾的低鱼粉低蛋白高效环保饲料的开发提供科学参考, 从而推动对虾养殖业的健康可持续发展。

**关键词:** 凡纳滨对虾; 精准营养; 营养需求; 高效饲料; 营养素

中图分类号: S 963

文献标志码: A

凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*) 别名南美白对虾、白肢虾、白对虾等, 为广盐性热带虾类,

原产于南美洲太平洋沿岸的水域, 以厄瓜多尔附近的海域分布最为集中, 20世纪80年代末被引

收稿日期: 2022-06-24 修回日期: 2022-07-20

资助项目: 国家现代农业产业技术体系专项 (CARS-48)

通信作者: 牛津, 从事水产动物营养与饲料研究, E-mail: gzniu jin2003@163.com

进我国, 并于 90 年代初人工繁育成功。2000 年以后在我国沿海地区开始大规模开展凡纳滨对虾海水养殖, 随后依赖于苗种淡化技术获得突破, 凡纳滨对虾的淡水养殖在内陆地区得到迅速发展, 目前已形成从海水到淡水、从沿海到内陆的养殖模式。凡纳滨对虾富含蛋白质、矿物质和不饱和脂肪酸, 是一种营养均衡的优质蛋白源, 且具有味道鲜美、生长快、抗逆性强和成活率高等特点, 广受我国民众喜爱, 具有很高的经济价值。

2018 年凡纳滨对虾在世界的养殖总产量达到 496.62 万 t, 占世界甲壳类养殖总产量 50% 以上, 是世界上养殖产量最高的甲壳类品种<sup>[1]</sup>。2020 年我国凡纳滨对虾海水养殖产量达到 119.77 万 t, 超过全国海水虾养殖总产量的 85%, 海水养殖主产区集中在广东、广西、福建、海南和山东, 以上省份海水养殖凡纳滨对虾的总产量占全国 90% 以上; 淡水养殖产量也达到 66.52 万 t, 超过全国淡水虾养殖总产量的 20%, 养殖主产区集中在广东、江苏、福建、浙江、山东和天津, 以上省份淡水养殖凡纳滨对虾的总产量占全国比重接近 90%, 凡纳滨对虾已成为中国最主要的对虾养殖品种<sup>[2]</sup>。近年来随着凡纳滨对虾养殖面积的不断增加、单位产量的不断提高, 养殖产量节节攀升, 饲料行业也随之快速发展, 凡纳滨对虾人工配合饲料的年销量超 150 万 t。饲料是水产养殖业的物质基础, 对虾养殖中, 饲料成本占总成本的 50%~60%, 饲料产品质量不仅关系饲料工业自身的发展, 也与养殖业的发展休戚相关, 更重要的是通过食物链传递, 饲料产品的质量也影响着人类的健康。因此来说, 对虾营养研究是对虾产业化的重要组成部分, 为整个产业链的健康快速发展奠定了坚实的基础。虽然凡纳滨对虾营养生理的研究较为深入, 饲料配方逐步完善, 加工工艺更趋成熟, 但依然有很多的问题亟待解决。基于饲料原料短缺、养殖环境压力加大及种质资源退化的对虾行业发展的关键问题, 针对对虾不同生长阶段和养殖条件下对于蛋白质、脂肪、碳水化合物和微量营养素的消化、吸收、转运和代谢的特点及调控网络构建对虾精准营养需求数据库, 这对于提高对虾养殖抗逆性和品质尤为重要, 还有助于提高饲料原料利用率和减少氮磷排放, 最终实现环境友好和效益提高的对虾养殖业的可持续发展。本文主要就其蛋白质、脂肪、碳水化合物和微量营养素的营养需求、蛋白源和脂肪源替

代鱼粉和鱼油, 功能性饲料添加剂应用等方面的研究进展进行综述, 以期对凡纳滨对虾的精准营养研究及高效环保饲料的开发提供科学参考, 从而推动其养殖业的健康可持续发展。

## 1 凡纳滨对虾的营养与饲料研究进展

### 1.1 蛋白质营养研究

**蛋白质需求** 蛋白质是凡纳滨对虾机体的主要成分, 占全虾干重的 70% 以上, 占肌肉干重的 90% 以上, 同时也是维持机体结构和生理功能必不可少的营养物质。配合饲料中的蛋白质水平是影响对虾生长和饲料成本的最重要因素。凡纳滨对虾对于蛋白质的需要主要用于生长和体组织蛋白质的更新、修复以及维持体蛋白质平衡, 同时蛋白质也是各种激素、酶类和抗体等具有特殊生物学功能物质的组成成分。饲料蛋白质水平过高或过低均会影响对虾的生长。水产动物有优先利用氨基酸提供能量的能力, 当饲料蛋白质水平过低时, 对虾会降解肌肉组织中的蛋白质用于维持其他组织和器官的生理功能; 蛋白质水平过高时, 对虾会将多余蛋白质用于能量代谢, 导致蛋白质利用效率下降和产生氨氮, 影响养殖水环境<sup>[3]</sup>。因此, 研究蛋白质营养需求是对虾营养研究中的重要内容, 有利于推动水产配合饲料由“粗蛋白质”模式向“精细氨基酸”模式过渡, 对于研发高效环保型精准营养饲料具有重要意义。

截至目前, 国内外研究者对于凡纳滨对虾的最适蛋白水平的需求进行了大量研究。Colvin 等<sup>[4]</sup>以鱼粉、干虾粉、豆粕和小麦为主要蛋白源, 配制粗蛋白水平为 25%~40% 的配合饲料, 投喂凡纳滨对虾仔虾 (初始体质量 32 mg) 4 周, 以终末体质量和饲料利用率为评价指标, 结果表明, 凡纳滨对虾幼虾的蛋白质适宜的添加量为 30%~35%。Xie 等<sup>[5]</sup>以鱼粉、蛋白水解物和啤酒酵母作为主要蛋白源, 以 45.6%~51.3% 蛋白水平饲料饲喂凡纳滨对虾仔虾 (初始体质量 2.1 mg) 25 d, 结果发现对虾的特定生长率和增重率并未受饲料蛋白质水平的影响, 而基于存活率的二次回归分析结果表明, 蛋白质的适宜水平为 49.58%。Smith 等<sup>[5]</sup>以虾粉、鱼粉、鱿鱼粉和米糠为主要蛋白源, 配置粗蛋白水平为 22%、29% 和 36% 的配合饲料, 投喂凡纳滨对虾 (初始体质量 4、9.8 和 20.8 g) 30 d, 结果发现, 投喂 36% 蛋白质水平饲料的对虾的日

均增重最大。在不换水且含有微生物絮团的养殖模式下,以25%~45%的蛋白质饲料(鱼粉和豆皮为主要蛋白源)投喂凡纳滨对虾仔虾(初始体质量72 mg) 45 d, 35%~45%的蛋白质水平显著提高了凡纳滨对虾的终末体质量、增重率和饲料利用率。结果表明,凡纳滨对虾幼虾在不换水的养殖模式下,饲料蛋白质的适宜含量为35%<sup>[6]</sup>。然而, Xu等<sup>[7]</sup>研究表明,在不换水且含有微生物絮团的模式下饲养凡纳滨对虾(初始体质量6.5 g) 7周,与20%的饲料蛋白质水平相比,25%~35%的饲料蛋白质水平显著提高了对虾的终末体质量、增重率和特定生长率,考虑饲料成本,最适宜的蛋白质添加水平为25%。在高密度的养殖模式下(375只/m<sup>3</sup>,初始体质量6.2 g),以31%~47%的蛋白质饲料(鱼粉、花生粕、玉米蛋白粉和棉籽蛋白粉为主要蛋白源)投喂凡纳滨对虾60 d,43%的蛋白质水平组获得了最优的特定生长率和日均增重量<sup>[8]</sup>。Jatobá等<sup>[9]</sup>研究表明,生物絮团和高密度养殖模式下(250只/m<sup>3</sup>,初始体质量5.3 g)凡纳滨对虾的最适蛋白水平为30.3%,在半精养模式下(15.5只/m<sup>2</sup>,初始体质量4.7 g)最适蛋白水平为32.9%。不同盐度下,凡纳滨对虾对蛋白质的需求水平不同,基于终末体质量、增重率和蛋白质效率等指标,在盐度为2的水体中,26.7%饲料蛋白质水平最适宜;在盐度为28的水体中,33.0%饲料蛋白质水平最适宜<sup>[10]</sup>。盐度与蛋白质消化吸收率呈负相关,高盐条件下,对虾对饲料蛋白质的消化吸收率降低,这导致了其在高盐条件下需要的饲料蛋白质水平增加<sup>[11]</sup>。

由此可见,由于受饲料蛋白源、养殖环境(水温、盐度、氨氮水平等)、养殖模式(工厂化、土池、高位池、生物絮团等)和养殖规格的差异(表1),导致凡纳滨对虾最适蛋白质需求量的研究结果存在较大差异。总体而言,在单因素影响条件下,随凡纳滨对虾个体体质量的增加,对蛋白质水平的需求呈现降低趋势,仔虾>幼虾>成虾。随盐度的提高,对蛋白质水平的需求呈现升高趋势,高盐>低盐。随养殖密度的提高,对蛋白质水平的需求呈现升高趋势,高密度>低密度。生物絮团养殖模式下,蛋白质需求量降低。

Akiyama等<sup>[13]</sup>研究了凡纳滨对虾常用的几种蛋白源(纯化饲料蛋白源:酪蛋白、谷朊粉、大豆蛋白和明胶;实用饲料蛋白源:鱿鱼粉、鱼粉、虾粉、豆粕和米糠)的消化吸收率,发现凡纳滨对

表1 凡纳滨对虾的蛋白质需求量

规格 weight	蛋白质需求量/% protein requirement	参考文献 references
32 mg	30~35	[3]
2.1 mg	49.58	[4]
4.0、9.8、20.8 g	36	[5]
72 mg	35	[6]
6.5 g	25	[7]
6.2 g	43	[8]
5.3 g	30.3	[9]
4.7 g	32.9	[9]
11 mg	26.7 (盐度2) 33.0 (盐度28)	[10]
5.3 g	45 (盐度46) 35 (盐度12)	[12]

虾对不同饲料蛋白源的消化吸收率不同(表2)。常见蛋白源的蛋白质表观消化吸收率:酪蛋白>小麦面筋蛋白>豆粕>鱼粉>乌贼粉>虾粉,若以酪蛋白和小麦面筋蛋白作为基础日粮研究凡纳滨对虾的蛋白质需要量时,要比以大豆粉和鱼粉等原料得到的蛋白质需要量低。因此,这也可能是不同研究者采用不同蛋白日粮获得的最佳蛋白质需要量存在很大差异的原因之一。

表2 凡纳滨对虾对不同饲料原料的表观消化率

		%	
饲料原料 feedstuffs	表观蛋白质消化率 apparent protein digestibility	表观干物质消化率 apparent dry matter digestibility	
酪蛋白 casein	99.1±0.1 <sup>a</sup>	91.4±0.1 <sup>a</sup>	
小麦面筋蛋白 wheat gluten	98.0±0.4 <sup>a</sup>	85.4±0.4 <sup>b</sup>	
大豆蛋白 soy protein	96.4±0.4 <sup>a</sup>	84.1±0.8 <sup>b</sup>	
明胶 gelatin	97.3±0.5 <sup>a</sup>	85.2±1.2 <sup>b</sup>	
乌贼粉 squid meal	79.7±1.7 <sup>cd</sup>	68.9±1.0 <sup>e</sup>	
鱼粉 fish meal	80.7±1.7 <sup>c</sup>	64.3±1.4 <sup>d</sup>	
虾粉 shrimp meal	74.6±1.6 <sup>c</sup>	56.8±2.0 <sup>e</sup>	
豆粕 soybean meal	89.9±0.9 <sup>b</sup>	55.9±1.4 <sup>e</sup>	

注: 同列中不同小写字母的数据表示差异显著( $P<0.05$ ),下同  
Notes: different lowercase letters in the same column indicate significant differences ( $P<0.05$ ), the same below

氨基酸需求 凡纳滨对虾对蛋白质的需求实质是对维持正常生理和生长的必需氨基酸的需求。配合饲料中必需氨基酸的比例与凡纳滨对虾的氨基酸需求比例相接近时,更有助于促进凡纳滨对虾的生长。对虾的必需氨基酸包括精氨酸、

蛋氨酸、缬氨酸、苏氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、赖氨酸、组氨酸、苯丙氨酸和色氨酸<sup>[11]</sup>。Fox 等<sup>[14]</sup>采用小麦面筋蛋白作为蛋白源配制日粮饲料, 比较研究了凡纳滨对虾饲料中赖氨酸、精氨酸、蛋氨酸的重要程度, 发现其限制顺序为赖氨酸>蛋

氨酸>精氨酸, 其中赖氨酸为第一限制性氨基酸。Akiyama 等<sup>[13]</sup>比较研究了凡纳滨对虾对不同饲料原料必需氨基酸的消化吸收率, 凡纳滨对虾对于酪蛋白、小麦面筋蛋白和大豆蛋白的必需氨基酸消化吸收率显著高于其他常见蛋白源(表 3)。

表 3 凡纳滨对虾对不同饲料原料必需氨基酸消化率

原料 feedstuffs		精氨酸 arginine	赖氨酸 lysine	亮氨酸 leucine	异亮氨酸 isoleucine	苏氨酸 threonine	缬氨酸 valine	组氨酸 histidine	苯丙氨酸 phenylalanine
酪蛋白 casein		92.2 <sup>a</sup>	99.5 <sup>a</sup>	99.5 <sup>a</sup>	99.4 <sup>a</sup>	99.1 <sup>a</sup>	99.4 <sup>a</sup>	99.3 <sup>a</sup>	99.4 <sup>a</sup>
小麦面筋蛋白 wheat gluten		98.1 <sup>a</sup>	96.7 <sup>a</sup>	98.5 <sup>ab</sup>	98.3 <sup>ab</sup>	97.2 <sup>ab</sup>	98.1 <sup>a</sup>	98.1 <sup>a</sup>	98.7 <sup>ab</sup>
大豆蛋白 soy protein		97.5 <sup>a</sup>	97.5 <sup>a</sup>	96.7 <sup>ab</sup>	96.8 <sup>bc</sup>	95.3 <sup>b</sup>	96.4 <sup>ab</sup>	96.7 <sup>ab</sup>	96.6 <sup>ab</sup>
豆粕 soybean meal		91.4 <sup>b</sup>	91.5 <sup>b</sup>	88.4 <sup>c</sup>	90.2 <sup>d</sup>	89.3 <sup>c</sup>	87.9 <sup>c</sup>	86.3 <sup>c</sup>	89.6 <sup>c</sup>
鱼粉 fish meal		81.0 <sup>d</sup>	83.1 <sup>cd</sup>	80.7 <sup>d</sup>	80.4 <sup>e</sup>	80.6 <sup>de</sup>	79.4 <sup>d</sup>	79.0 <sup>e</sup>	79.1 <sup>d</sup>
虾粉 shrimp meal		81.8 <sup>d</sup>	85.7 <sup>c</sup>	82.1 <sup>d</sup>	81.6 <sup>e</sup>	83.7 <sup>d</sup>	79.0 <sup>de</sup>	75.4 <sup>f</sup>	75.6 <sup>e</sup>
乌贼粉 squid meal		79.4 <sup>d</sup>	78.6 <sup>c</sup>	79.4 <sup>d</sup>	77.2 <sup>f</sup>	79.7 <sup>c</sup>	79.3 <sup>d</sup>	73.6 <sup>f</sup>	74.1 <sup>e</sup>

目前, 配合饲料中植物性蛋白原料的使用日渐增多, 必需氨基酸的合理供给对维持对虾正常生长和健康具有重要意义。苏氨酸、赖氨酸和蛋氨酸是植物蛋白源中最常见的限制性必需氨基酸<sup>[15]</sup>。因此, 有关凡纳滨对虾对于必需氨基酸的需求量研究多集中于赖氨酸、蛋氨酸、精氨酸和苏氨酸。Fox 等<sup>[14]</sup>研究表明, 当凡纳滨对虾配合饲料的蛋白质水平为 35% 和 45% 时, 赖氨酸的最低需求量分别为 1.6% 和 2.1%。基于特定生长率指标, 通过二次回归模型得出凡纳滨对虾幼虾 (0.34 g) 的蛋氨酸需求量为 0.89% (占饲料蛋白质的 2.16%)<sup>[16]</sup>。Niu 等<sup>[17]</sup>在以鱼粉、豌豆蛋白粉、大豆浓缩蛋白、花生麸和虾头粉等为蛋白源, 饲料蛋白含量为 37% 且鱼粉添加量为 20% 的情况下, 研究比较了二肽蛋氨酸 (MET-MET) 和 DL-蛋氨酸 (DL-MET) 的作用效果, 结果发现凡纳滨对虾幼虾 (3 g) 饲料中添加 0.12% 的 MET-MET 获得了最优的终末体质量、增重率和特定生长率, 饲料蛋氨酸的最适含量为 0.71%。Zhou 等<sup>[18]</sup>研究发现, 基于特定生长率指标, 通过二次回归模型, 得出凡纳滨对虾幼虾 (0.4 g) 的精氨酸需求量为 2.32% (占饲料蛋白质的 5.66%), 考虑到精氨酸在海水中的溶失率, 凡纳滨对虾对于精氨酸的实际需求量为 1.96% (占饲料蛋白质的 4.77%)。Zhou 等<sup>[19]</sup>研究表明, 在以小麦面筋蛋白、鱼粉和虾头粉为主要蛋白源且蛋白质水平为 43% 的配合饲料中, 凡纳滨对虾对于苏氨酸的需求量为 1.18%。然而,

在低盐条件下, 在以鱼粉和小麦面筋蛋白为主要蛋白源且蛋白质水平为 36% 的配合饲料中, 凡纳滨对虾对于苏氨酸的需求量为 1.36%<sup>[20]</sup>。在低盐条件下, 凡纳滨对虾对色氨酸、亮氨酸和异亮氨酸的需求量分别为 0.37%~0.40% (占饲料蛋白质的 0.89%~0.96%)、2.4% (占饲料蛋白质的 5.8%) 和 1.6% (占饲料蛋白质的 3.9%)<sup>[21-23]</sup>。由此可见, 凡纳滨对虾对必需氨基酸的需求量与养殖规格、饲料配方组成、盐度和氨基酸形式有关。目前已报道的凡纳滨对虾必需氨基酸的研究结果如表 4 所示。

**蛋白源替代** 鱼粉具有蛋白质含量高、适口性好、氨基酸平衡及易被消化吸收等特点, 一直以来都被视为水产饲料中营养最丰富和消化吸收率最高的蛋白源。然而, 随着世界范围内水产养殖业的快速发展, 鱼粉资源供不应求, 而野生鱼类的捕捞限制也给鱼粉产量带来了不确定性, 鱼粉价格在过去十年间上涨了近 300%<sup>[26]</sup>。鱼粉的供给量是不可持续的, 寻求鱼粉的适宜替代源成为亟待解决的问题。

目前鱼粉可被其他植物蛋白源或动物蛋白源所替代, 使其在水产养殖配合饲料中的添加量呈明显下降趋势<sup>[27]</sup>。各种植物 (大豆、油菜、羽扇豆、棉籽、豌豆) 作为水产饲料的替代蛋白质来源变得越来越普遍<sup>[28]</sup>。然而, 非鱼粉蛋白源, 特别是植物蛋白源因营养限制, 如氨基酸组成不平衡和抗营养因子的存在, 使得植物蛋白源替代鱼粉存在

表4 凡纳滨对虾的必需氨基酸需求量

Tab. 4 Summary of studies on essential amino acids requirements of *L. vannamei*

必需氨基酸 essential amino acids	需求量 requirements	参考文献 references
精氨酸 arginine	饲料1.96%, 蛋白4.77%	[18]
	饲料2.16%, 蛋白5.27%	[24]
组氨酸 histidine	—	—
异亮氨酸 isoleucine	饲料1.60%, 蛋白3.90%	[23]
亮氨酸 leucine	饲料2.40%, 蛋白5.80%	[22]
	饲料2.46%, 蛋白5.66%	[25]
赖氨酸 lysine	饲料1.60%, 蛋白4.50%	[14]
	饲料2.10%, 蛋白4.70%	[14]
	饲料2.05%, 蛋白4.92%	[24]
蛋氨酸 methionine	饲料0.89%, 蛋白2.16%	[16]
	饲料0.71%, 蛋白1.92%	[17]
苯丙氨酸 phenylalanine	饲料1.92%, 蛋白4.54%	[24]
苏氨酸 threonine	饲料1.18%, 蛋白2.81%	[19]
	饲料1.36%, 蛋白3.78%	[20]
	饲料1.51%, 蛋白3.53%	[25]
色氨酸 tryptophan	饲料0.28%, 蛋白0.68%	[25]
	饲料0.37%~0.40%, 蛋白0.89%~0.96%	[21]
缬氨酸 valine	饲料1.79%, 蛋白4.33%	[25]

注：“—”表示无相关研究报道

Notes: “—” means no relevant research report

诸多限制。利用植物蛋白源替代鱼粉时需要额外补充必需氨基酸，即达到氨基酸组成平衡，以此来消除由于植物蛋白源替代鱼粉所导致的氨基酸缺乏问题。Xie等<sup>[29]</sup>研究表明，利用大豆浓缩蛋白和豆粕替代60%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量25%)，同时补充氨基酸和植酸的条件下未对凡纳滨对虾的生长、抗氧化性能和蛋白质表观消化吸收率产生不利影响。大豆浓缩蛋白、肉骨粉和畜禽副产物替代61.5%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量26%)且补充蛋氨酸的条件下，并未对凡纳滨对虾的生长和全虾氨基酸组成造成不利影响，同时一定程度上提高了蛋白质和干物质的表观消化率<sup>[30]</sup>。然而，有研究报道，凡纳滨对虾配合饲料中利用纯植物蛋白替代鱼粉且未补充添加必需氨基酸的条件下，生长性能并未受影响。Bae等<sup>[31]</sup>研究发现，利用豆粕、发酵豆粕或芝麻粕分别替代40%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量30%)对凡纳

滨对虾的生长并未产生不利影响。Oujifar等<sup>[32]</sup>研究表明，大米浓缩蛋白能替代50%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量45.7%)而不影响凡纳滨对虾的生长。低盐条件下(盐度7)，以大豆浓缩蛋白和面筋粉为主要蛋白源替代25%或40%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量25%)对凡纳滨对虾的生长和蛋白质合成能力未造成不利影响，但替代超过60%的鱼粉则显著抑制了生长和蛋白质合成能力，因此在低盐的养殖环境下，凡纳滨对虾配合饲料中鱼粉的添加水平不能低于15%<sup>[33]</sup>。此外，利用微藻作为蛋白源替代鱼粉也受到广泛关注。Ju等<sup>[34]</sup>研究显示，利用脱脂后的雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*)藻粉替代12.5%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量15%)，凡纳滨对虾的生长性能、饲料利用效率、游离和酯化虾青素含量均显著高于全鱼粉组。Macias-Sancho等<sup>[35]</sup>研究表明，钝顶节旋藻(*Spirulina platensis*)粉替代75%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量40%)，对凡纳滨对虾的生长性能和存活率并未造成不利影响，而替代25%的鱼粉展示出了更好的免疫性能。Pakravan等<sup>[36]</sup>也获得了与Macias-Sancho等<sup>[35]</sup>相似的结果，利用钝顶节旋藻部分替代鱼粉并不会对凡纳滨对虾的生长性能和消化性能产生不利影响，且在低氧胁迫后存活率显著高于全鱼粉组。

植物中含有一些抗营养因子，如胰蛋白酶抑制因子、棉酚、生物碱、木质素、单宁、抗维生素因子及植酸等，对水产动物的摄食、消化率、生长和免疫性能造成不良影响<sup>[37-39]</sup>。因此，利用物理法、化学法、生物发酵法和酶制剂法对植物蛋白源进行加工和处理可以很大程度降低抗营养因子含量，提高其饲用效果和使用范围。Wan等<sup>[40]</sup>研究发现，利用浓缩脱酚棉籽蛋白替代48%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量25%)，同时补充氨基酸(苏氨酸、甘氨酸、丙氨酸、蛋氨酸、赖氨酸)的条件下，对凡纳滨对虾的生长、肌肉的氨基酸组成、蛋白质表观消化吸收率和抗氧化性能未产生不利影响。Yao等<sup>[41]</sup>研究表明，在补充胆固醇、蛋氨酸和赖氨酸的前提下，利用豆粕或发酵豆粕分别替代17%或33%的鱼粉(基础料中鱼粉添加量18%)，对凡纳滨对虾的生长、体组成、消化酶活性和肠绒毛长度未造成显著影响，与未发酵豆粕相比，发酵豆粕可以替代更多的鱼粉。Van Nguyen等<sup>[42]</sup>研究表明，基于增重率的二次回归分析发现，发酵豆粕可以替代25.36%的鱼粉

(基础料中鱼粉添加量 30%), 而对凡纳滨对虾的生长未产生抑制作用。鱼糜酶解蛋白可以替代 15% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 40%), 而对凡纳滨对虾的生长和消化酶活性未造成不利影响<sup>[43]</sup>。Niu 等<sup>[44]</sup>研究表明, 鱼蛋白水解物替代 46% 或 61% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 71.75%) 显著提高了凡纳滨对虾仔虾(初始体质量 2 mg) 的终末体质量、特定生长率、增重率和胰蛋白酶活性。Guo 等<sup>[45]</sup>研究表明, 三文鱼糜水解蛋白可替代 50% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 12%), 而对凡纳滨对虾的生长未产生不利影响, 但超过 50% 的替代水平则显著抑制对虾生长。

动物蛋白源具有比植物蛋白源更丰富和平衡的氨基酸组成, 因此利用动物蛋白源替代鱼粉受到了学者的广泛关注。Chen 等<sup>[46]</sup>研究发现, 利用黑水虻(*Hermetia illucens*) 幼虫粉替代 20% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 25%) 未对凡纳滨对虾的生长产生抑制作用, 而 30% 的替代水平不仅抑制了对虾的生长, 还对脂肪酸  $\beta$  氧化和糖酵解途径产生抑制作用, 进而削弱了对虾的不饱和脂肪酸合成能力。Cummins 等<sup>[47]</sup> 也获得了相似的结果, 黑水虻幼虫粉替代少于 25% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 25%) 不会抑制凡纳滨对虾的生长和饲料利用率。利用脱脂黄粉虫(*Tenebrio molitor*) 替代 50% 的鱼粉(补充基础料中鱼粉添加量 25%) 显著提高了凡纳滨对虾的生长, 同时提高了副溶血性弧菌(*Vibrio parahaemolyticus*) 攻毒后的存活率<sup>[48]</sup>。Rahimnejad 等<sup>[49]</sup> 利用脱脂蚕蛹粉(*Bombyx mori*) 替代 25%~75% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 24%) 不会抑制凡纳滨对虾的生长, 同时显著提高了抗氧化能力和干物质的表观消化率, 而替代 100% 的鱼粉则会导致肝胰腺组织萎缩。

近年来, 利用菌体蛋白作为蛋白源替代鱼粉也受到广泛关注。菌体蛋白具有良好的适口性, 生产不受季节和气候的影响, 对空间和水的需求量低, 最重要的是生产成本适宜, 能够被广泛应用于饲料中。Jiang 等<sup>[50]</sup> 研究表明, 乙醇梭菌(*Clostridium autoethanogenum*) 蛋白能够替代 30% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 56%), 不会对凡纳滨对虾的生长、肠道形态和免疫性能产生不利影响, 但替代水平达到 45% 或 70% 时不仅抑制了对虾的生长, 还削弱了对虾的蛋白质合成能力和对营养物质的利用率。荚膜甲球菌(*Methylococcus capsulatus*) 蛋白替代 15%~45% 的鱼粉(补充基础

料中鱼粉添加量 25%) 不会对凡纳滨对虾的生长产生抑制作用, 同时显著提高了抗氧化性能, 荚膜甲球菌蛋白饲料组提高了肠道微生物的多样性, 增加了有益菌假交替单胞菌(*Pseudoalteromonas*)、乳杆菌(*Ruegeria*) 和乳酸杆菌(*Lactobacillus*) 的丰度, 减少了有害菌弧菌(*Vibrio*) 的丰度, 但是通过电镜观察发现, 45% 的替代水平导致肠绒毛受损和内质网应激<sup>[51]</sup>。产氨短杆菌(*Corynebacterium ammoniagenes*) 蛋白替代 10% 的鱼粉(基础料中鱼粉添加量 20%) 不会影响凡纳滨对虾的生长, 同时产氨短杆菌蛋白饲料组提高了虾体和肌肉中的蛋白质含量<sup>[52]</sup>。

总体而言, 凡纳滨对虾配合饲料中以发酵植物蛋白源、虫体蛋白源和菌体蛋白源替代鱼粉占据主流地位。目前, 关于鱼粉替代的研究多集中于海水养殖模式, 在淡水养殖模式下有关鱼粉替代的研究较少。同时, 有关鱼粉替代的研究多在实验室条件下进行并取得了很好的效果, 但是在实际高密度养殖生产中使用替代蛋白源, 仍然会部分导致生长性能的下降, 其原因需要深入探究。

## 1.2 脂类营养研究

**脂肪需求** 脂类是对虾生长发育过程中必不可少的能量物质, 它为对虾生长提供了必需脂肪酸、磷脂、胆固醇及脂溶性维生素等营养物质, 在维持细胞膜结构和生物功能方面发挥着重要作用<sup>[53]</sup>。当饲料中脂肪缺乏或不足时, 可导致对虾生长停滞、饲料蛋白质利用率下降、代谢紊乱, 同时还可发生脂溶性维生素和必需脂肪酸缺乏症。由于对虾的脂肪代谢能力较弱, 饲料中过多的脂肪也会影响对虾的正常生长。对虾商业饲料所推荐的脂肪水平为 6%~8%, 当饲料脂肪含量超过 10% 时, 导致摄食量降低、营养失衡造成蛋白质吸收不足和脂质氧化产生毒素物质, 最终造成对虾生长受到抑制和死亡率升高<sup>[53]</sup>。黄凯等<sup>[54]</sup> 研究表明, 在 43% 的蛋白质水平下以 8.47% 的粗脂肪水平饲喂凡纳滨对虾(初始体质量 9.84 g) 60 d, 获得了最佳的生长和存活率。郑昌区<sup>[55]</sup> 在 41% 的蛋白质水平下分别以 4%~14% 的粗脂肪水平饲喂凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 0.58 g) 和成虾(初始体质量 7.93 g), 结果发现 6% 的粗脂肪水平显著提高幼虾和成虾的增重率、特定生长率和蛋白质效率, 同时提高了抗氧化酶和免疫酶的活性, 而且饲料系数显著降低。一般认为凡纳滨对虾配合饲料的粗

脂肪推荐添加量为6%~9%。然而,在凡纳滨对虾(初始体质量3g)低蛋白饲料(34%)的研究中发现,对虾在10%~12%的脂肪水平时获得了最优的生长和免疫性能<sup>[56]</sup>。利用脂肪部分替代蛋白质能够提高水产动物对于蛋白质的利用率,起到节约蛋白质的效果。因此,凡纳滨对虾配合饲料的蛋白质水平也影响其对于脂肪的需求量。

**脂肪源** 不同脂肪源的营养价值主要取决于脂肪酸的不饱和程度以及各种脂肪酸的比例。富含n-6和n-3系列的高度不饱和脂肪酸的鱼油被视为水产配合饲料中最优质的脂肪源,营养价值要高于其他动物油和植物油<sup>[57]</sup>。在对凡纳滨对虾脂肪源营养价值的研究中发现,鲱油的营养价值最高,其次依次为亚麻籽油、豆油、玉米油、硬脂酸油、椰子油和红花油<sup>[58]</sup>。Zhou等<sup>[59]</sup>研究了鱼油、猪油、豆油、菜籽油、花生油和混合油(鱼油:豆油=1:1)对凡纳滨对虾幼虾(初始体质量0.1g)生长和脂肪酸组成的影响,结果表明,鱼油和混合油获得了最佳的生长、存活率、体蛋白含量和蛋白质效率,鱼油和混合油饲料组的虾体EPA和DHA含量显著高于其他脂肪源,而猪油、豆油、菜籽油和花生油的营养价值相近。Cheng等<sup>[60]</sup>分别利用鱼油、豆油和畜禽脂肪作为脂肪源饲喂凡纳滨对虾幼虾(初始体质量0.57g)28d,结果发现3种脂肪源对对虾的生长和体蛋白含量未造成差异影响,而鱼油组的虾体EPA和DHA的含量要高于豆油和畜禽脂肪组。Guimarães等<sup>[61]</sup>利用富含DHA的破囊壶菌(*Aurantiochytrium* sp.)分别替代25%~100%的鱼油,结果发现50%的替代水平提高了凡纳滨对虾的生长,降低了饵料系数,而100%的替代水平也未对生长和饵料系数造成不利影响,此外鱼油替代组的肌肉DHA含量高于鱼油组。

**必需脂肪酸** 亚油酸、亚麻酸、EPA和DHA被认为是甲壳类的4种必需脂肪酸<sup>[62]</sup>。对虾通过修饰延长多不饱和脂肪酸而转化成高不饱和脂肪酸的能力较弱,因此必须从饲料中获得足够用于自身生长所需的高不饱和脂肪酸(EPA、DHA)。缺乏脂肪酸会导致生长、饲料效率和繁殖性能降低,死亡率增加<sup>[61]</sup>。Lim等<sup>[58]</sup>研究发现,n-3和n-6系列的高不饱和脂肪酸对于维持凡纳滨对虾的生长、提高饲料效率和存活率不可或缺,且n-3和n-6系列的脂肪酸的促生长作用要优于亚麻酸,主要是由于凡纳滨对虾将多不饱和脂肪酸转

化为高不饱和脂肪酸的能力有限。González-Félix等<sup>[63]</sup>也获得了相似结果,凡纳滨对虾饲料中分别添加0.5%亚油酸、亚麻酸、花生四烯酸、EPA或DHA,结果发现花生四烯酸、EPA和DHA饲料组的增重率、终末体质量和肌肉脂肪含量均显著高于亚油酸和亚麻酸饲料组,高不饱和总脂肪酸(EPA、DHA、花生四烯酸)的营养价值远大于不饱和脂肪酸(亚油酸、亚麻酸)。凡纳滨对虾饲料中单纯提高脂肪的添加水平并不能显著促进生长,多余的脂肪沉积于肝胰腺和肌肉中,并未用于对虾的生长所需,因此凡纳滨对虾对于脂肪的需求量并不是绝对重要,主要依赖于必需脂肪酸特别是n-3系列不饱和脂肪酸的营养<sup>[53]</sup>。Araújo等<sup>[64]</sup>研究发现,在以豆油和牛油为脂肪源的饲料中,利用DHA+EPA替代部分豆油和牛油不会对凡纳滨对虾的生长产生不利影响,且DHA/EPA比值为5.86时提高了对虾的生长和肌肉中n-3系列不饱和脂肪酸的含量。何昊伦<sup>[65]</sup>在凡纳滨对虾的研究中,利用鱼油和玉米油配制成n-3高不饱和脂肪酸含量分别为0.24%、0.53%、0.86%、1.25%、1.58%和1.97%的6组等氮(41%)等脂(8%)饲料,结果发现0.86%组获得了最佳的生长、饲料系数、抗氧化性能和免疫性能,基于增重率指标,通过二次回归模型得出凡纳滨对虾饲料中n-3高不饱和脂肪酸的适宜添加量为0.79%。王凤美<sup>[66]</sup>比较研究了不同生长阶段的凡纳滨对虾对于n-3高不饱和脂肪酸的需求量,结果显示初始体质量为0.5、4.25和8.5g的凡纳滨对虾对于n-3的需求量分别为0.89%、0.90%和0.51%。因此,在凡纳滨对虾脂肪需求的研究中,要同时考虑脂肪的绝对添加量和必需脂肪酸的含量,而必需脂肪酸的适宜比例,如n-3/n-6和EPA/DHA的比例也尤为重要。然而,目前关于凡纳滨对虾对必需脂肪酸需求的研究多集中于n-3系列不饱和脂肪酸,而n-3/n-6和EPA/DHA的比例对于凡纳滨对虾生长和生理的影响较少报道。

**胆固醇和磷脂** 胆固醇是各种甾类激素前体,如蜕皮激素、肾皮质激素、性激素和维生素D等,为虾蟹类等甲壳动物维持正常生长和存活所必需<sup>[67]</sup>。对虾不能由固醇前体从头合成胆固醇,因此必须从饮食中获得足够的胆固醇以维持生长和生理功能,这可能是对虾脂肪营养最独特的方面<sup>[67-68]</sup>。磷脂是构成细胞膜的基本成分物质,是构成生命的物质基础,在脂质运输和消化吸收等

过程中发挥重要作用。磷脂的作用主要为促进鱼类和甲壳类动物对于饲料脂肪的消化、吸收和利用; 为鱼和甲壳类动物提供胆碱、肌醇、必需脂肪酸及能量; 饲料中添加磷脂能够提高饲料在水体中的稳定性, 减少饲料中水溶性营养成分的溶失率; 作为饲料的抗氧化剂和诱食剂<sup>[69]</sup>。虾类合成磷脂的能力不能满足幼体和仔虾快速生长的需求, 因此有必要在饵料中添加<sup>[70]</sup>。

Gong 等<sup>[71]</sup>在凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 2.2 g)中研究了胆固醇和卵磷脂的交互作用对生长的影响, 研究发现, 对虾的生长随着饲料中胆固醇添加量的加大而提高, 卵磷脂水平的增加会降低对虾对于胆固醇的需求, 卵磷脂添加水平为 0.0%、1.5% 和 3.0% 时, 胆固醇的最适添加量分别为 0.35%、0.14% 和 0.13%。Morris 等<sup>[72]</sup>对凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 0.6 g)的研究表明, 其对胆固醇的需要量为 0.076%~0.110%, 但为了达到最大生长, 饲料中胆固醇的含量应为 0.15%。Duerr 等<sup>[73]</sup>基于生长参数得出凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 1 g)对于胆固醇的最适需求量为 0.23%~0.42%。在有关不同生长阶段的凡纳滨对虾对于胆固醇需求的研究中发现, 基于生长指标, 初始体质量 0.61 g 的凡纳滨对虾对于胆固醇的最适需求量为 0.85%, 而初始体质量 4.25 g 的凡纳滨对虾对于胆固醇的需求量为 0.63%<sup>[66]</sup>。闫明磊<sup>[74]</sup>研究发现, 凡纳滨对虾饲料中 0.15%~0.41% 的胆固醇水平并未提高低氧和低温胁迫下对虾的存活率, 进一步设计了 3×3 的双因素实验(胆固醇 0%、0.2% 和 0.4%; 卵磷脂 0%、2% 和 4%), 结果表明随胆固醇含量的升高, 对虾的终末体质量和特定生长率显著提高, 但卵磷脂水平对生长无促进作用, 0.4% 胆固醇+2% 卵磷脂组对虾获得了最佳的生长性能。

Coutteau 等<sup>[75]</sup>在关于凡纳滨对虾仔虾(初始体质量 0.3 mg)对卵磷脂的需求研究中发现, 1.5% 纯化大豆磷脂(95%)或 6.5% 去油大豆磷脂(23%)组的对虾生长显著高于对照组, 1.5% 鸡蛋磷脂(94%)和 1.5% 大豆磷脂(95%)组有相似的生长效果。Niu 等<sup>[76]</sup>研究发现, 凡纳滨对虾仔虾(初始体质量 0.8 mg)在无磷脂添加组的增重率和特定生长率显著低于磷脂添加组, 基于增重率指标, 通过二次回归分析得出仔虾的最适磷脂(97%)添加水平为 4.60%。Gong 等<sup>[77]</sup>在为期 6 周的生长试验中评估了不同类型的大豆卵磷脂及其对凡纳滨

对虾幼虾的膳食需求, 研究发现卵磷脂类型和磷脂水平对对虾的生长或存活没有显著的交互作用, 然而, 当饲料中磷脂含量达到 3%~5% 时, 对虾的生长显著提高。在有关不同生长阶段的凡纳滨对虾对于卵磷脂需求的研究中发现, 基于增重率指标通过二次回归分析发现, 初始体质量 0.61 g 的凡纳滨对虾对于卵磷脂的最适需求量为 1.03%, 而初始体质量 4.25 g 的凡纳滨对虾对于卵磷脂的需求量为 0.65%<sup>[66]</sup>。Sánchez 等<sup>[78]</sup>设计了 3×2 的双因素实验(鱼油 1%、2%、3%; 卵磷脂 1%、4%), 结果发现凡纳滨对虾仔虾在 4% 的磷脂组的生长性能显著高于 1% 的磷脂组, 而 1% 鱼油+4% 磷脂组获得了最佳的脂质利用率和生长。凡纳滨对虾对于磷脂的需求水平主要取决于生长阶段、磷脂纯度及脂肪酸和胆固醇的含量。总的来说, 磷脂需求量随着对虾的生长或发育阶段而降低, 幼体阶段对饲料磷脂缺乏非常敏感。

### 1.3 碳水化合物营养研究

配合饲料中添加适量的碳水化合物(糖类)有利于提高饲料的适口性, 对虾类的生长和肠道微生物组成产生有益作用, 此外, 还可起到节约蛋白质的效应。虾类利用糖类的能力远低于鱼类, 对糖类的需求量亦低于鱼类<sup>[79]</sup>。对虾生长所需的糖类主要来自植物性饲料原料。糖类的生理功能包括: 对虾体组织细胞的组成成分, 提供能量, 合成体脂的重要原料, 为合成非必需氨基酸提供碳架, 改善饲料蛋白质的利用等<sup>[80]</sup>。

虾类饲料中糖类的适宜含量为 20%~30%<sup>[81]</sup>。Cousin 等<sup>[82]</sup>的研究表明, 凡纳滨对虾饲料中糖类水平可以达到 35%。一般来说, 对虾对糖类的利用与糖类的种类有关, 对淀粉等多糖的利用率高于单糖。Cruz-Suárez<sup>[83]</sup>比较了 7 种糖源对凡纳滨对虾生长性能的影响, 结果显示小麦粉和蛋糕副产品组的生长最好, 其次是大米粉组, 而玉米粉、高粱粉、小米粉和面饼副产品组的生长最差。郭冉等<sup>[80]</sup>研究比较了 6 种糖源对凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 0.78 g)生长和成活率的影响, 结果表明不同糖源在 20% 的添加水平下对生长的影响依次为蔗糖>玉米淀粉>小麦淀粉>糊精>葡萄糖>马铃薯淀粉, 对成活率的影响依次为蔗糖>马铃薯淀粉>玉米淀粉>小麦淀粉>糊精>葡萄糖, 蔗糖更适合作为凡纳滨对虾的糖源。以玉米淀粉作为凡纳滨对虾糖源, 结果表明, 当饲料蛋白为 38% 时,



玉米淀粉添加量 10%~20% 能够使得对虾获得最佳的生长、存活率和饲料系数, 饲料中少量的纤维素有利于促进对虾肠胃的蠕动, 能减慢食物在肠道中的通过速率, 从而促进营养素的吸收利用<sup>[84]</sup>。荆冰妍<sup>[85]</sup> 比较研究了葡萄糖、果糖、淀粉和蔗糖在 20% 的添加水平下对于凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 0.36 g) 生长、消化、免疫和肠道菌群的影响, 结果发现, 淀粉组的特定生长率和蛋白质效率均显著高于其他组, 同时淀粉和蔗糖组的消化酶和免疫酶活性以及肠道菌群种类高于其他组, 淀粉和蔗糖为凡纳滨对虾饲料的适宜糖源。在低盐条件下, 以葡萄糖和蔗糖为糖源时凡纳滨对虾的生长要优于以玉米淀粉为糖源, 在肠道菌群的研究结果中发现, 玉米淀粉组中机会致病菌数量增加, 而与复合糖降解相关的细菌数量降低, 表明低盐条件下多糖并不是凡纳滨对虾的理想糖源, 因为在低盐的应激条件下, 对虾有较高的能量需求, 但低盐条件下肠道菌群对于复合糖的降解效率有限<sup>[86]</sup>。胡毅<sup>[87]</sup> 以面粉为糖源, 结果表明当糖水平从 13.82% 升至 25.72%, 而饲料蛋白从 45.86% 降至 37.82% 时, 凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 0.17 g) 特定生长率差异不显著, 但提高了饲料蛋白质效率和蛋白质存积率, 饲料中添加适量的糖源对蛋白质有一定的节约作用。

饲料中添加适量的碳水化合物可提高蛋白质利用率, 降低蛋白质用于能量的消耗, 使更多的蛋白质用于生长, 从而起到节约蛋白质的作用, 同时糖类是最廉价的能量供给物质, 饲料中添加适量的糖还有助于降低饲料成本。在对虾饲料生产过程中, 原料都要经过制粒前的高温调质处理使淀粉充分糊化, 这样既提高了糖类的利用率, 同时又起到黏结作用, 提高颗粒饲料在水中的稳定性。总体而言, 在海水养殖模式下, 凡纳滨对虾对于多糖的利用率高于单糖; 在低盐水体养殖模式下, 对于简单糖源的利用率高于多糖; 凡纳滨对虾饲料配方中, 糖类水平可依配方成本而定。

#### 1.4 微量营养素研究

**维生素** 维生素是维持甲壳动物正常生理功能和促进生长发育所必须的微量小分子有机化合物。维生素与蛋白质、脂质和糖类不同, 需要量甚微, 而且虾体自身不能合成, 必须从饮食中获取足量的维生素用于生长和维持生理功能。维生素的主要生理功能包括: 作为抗氧化剂保护细

胞和组织的正常结构和生理功能; 作为辅酶参与物质代谢和能量代谢的调节; 作为活性物质参与生理活动; 部分维生素可作为细胞和组织的结构成分<sup>[88]</sup>。维生素对于高蛋白饲养水平、高密度下凡纳滨对虾的代谢、生长和免疫有至关重要的影响。对虾可以从水体的浮游生物中获取部分天然饵料, 因此极大地影响了维生素需要量的评估。总体而言, 凡纳滨对虾对维生素需要量与其生长阶段、饲料配方和品质、养殖环境因素以及各类营养素间的相互关系等有关, 因此很难准确地确定其需要量。目前, 关于凡纳滨对虾维生素需求量的研究主要集中在维生素 A、D、E 和 K 等脂溶性维生素, 以及维生素 C 和 B 族等水溶性维生素。

维生素 A 有提升免疫机能、促进上皮细胞发育、促进对虾复眼发育的功能, 并对钙的传递和细胞膜的完整性起到重要作用<sup>[89]</sup>。维生素 D 则有助于钙、磷在虾体的吸收, 促进钙、磷在骨基质中的沉积, 在虾壳的硬化中也起到重要作用<sup>[80]</sup>。维生素 E 的需求与免疫反应以及防止细胞膜被破坏的抗氧化反应相联系, 其具有促生长和提高抗氧化和抗应激的能力<sup>[90]</sup>。在凡纳滨对虾对维生素 A、D、E 和 K 需求的研究中发现, 饲料中缺乏维生素 A、D<sub>3</sub> 和 E 导致对虾生长停滞, 维生素 E 缺乏则导致对虾的存活率显著降低, 维生素 K 的水平并未对对虾的生长和存活产生影响, 因此维生素 A、D 和 E 是凡纳滨对虾生长所必需的, 而维生素 K 为非必需维生素<sup>[91]</sup>。杨奇慧等<sup>[89]</sup> 研究凡纳滨对虾对维生素 A 的需要量, 认为不同生长阶段的适宜添加量不同, 以增重、饲料利用和蛋白质效率为评估标准, 前 4 周维生素 A 的适宜添加量为 22.5 mg/kg, 后期适宜添加量为 18 mg/kg, 若以溶菌酶和酚氧化酶活性为评估标准, 维生素 A 的最适添加量则为 59.51 mg/kg。He 等<sup>[90]</sup> 在凡纳滨对虾对维生素 E 需求量的研究中发现, 饲料中添加维生素 E 对于对虾生长具有显著促进作用, 但含量超过 100 mg/kg 时对生长无明显益处, 因此凡纳滨对虾对于维生素 E 的适宜需求量为 99 mg/kg。与未添加维生素 E 饲料相比, 凡纳滨对虾饲料中添加 100 或 600 mg/kg 的维生素 E 显著提高了对虾的抗氧化酶活性和抗盐度突变的能力<sup>[92]</sup>。Dai 等<sup>[93]</sup> 研究表明, 饲料中 0.48 mg/kg 的维生素 D<sub>3</sub> 显著提高了凡纳滨对虾的生长、甲壳中钙和磷的浓度、抗氧化能力和免疫力。

维生素 C 是对虾生长发育和维持正常生理功

能所不可缺少的营养物质, 饲料中添加维生素 C 能够提高对虾的生长、存活率、饲料效率、抗应激和抗病力<sup>[94]</sup>。由于研究者所用的维生素 C 剂型不同, 得出的结论相差很大。He 等<sup>[95]</sup>研究了不同生长阶段凡纳滨对虾(初始体质量分别为 0.1 和 0.5 g)对维生素 C 的需要量, 结果表明饲料中添加维生素 C (*L*-抗坏血酸-2-磷酸酯)能够显著提高对虾的成活率, 以生长和存活率为评价标准, 初始体质量 0.1 g 的对虾对于维生素 C 的最适需求量为 120 mg/kg, 而初始体质量为 0.5 g 的对虾的最适需求量为 41 mg/kg。周歧存等<sup>[96]</sup>研究了维生素 C-2-磷酸酯对不同生长阶段(4 周、10 周)的凡纳滨对虾的生长及抗病力的影响, 结果表明, 在养殖前 4 周, 饲料添加维生素 C 显著提高了对虾增重率, 实验后期维生素 C 未促进生长但显著提高了对虾成活率, 以生长、成活和酚氧化酶活性为评价标准, 凡纳滨对虾对于维生素 C-2-磷酸酯的最适需求量为 150 mg/kg。Niu 等<sup>[94]</sup>以增重率为指标通过二次回归分析得出, 凡纳滨对虾仔虾对于维生素 C (*L*-抗坏血酸-2-磷酸酯)的最适需求量为 191 mg/kg, 而维生素 C 水平超过 360 mg/kg 才能够确保对虾仔虾对于低溶解氧应激下的高抵抗力。Lavens 等<sup>[97]</sup>在关于凡纳滨对虾仔虾(PL10)对于维生素 C-2-磷酸酯需要量的研究中发现, 饲料中不添加维生素 C 组的对虾仔虾生长显著低于维生素 C 添加组, 以增重率指标通过二次回归分析得出, 凡纳滨对虾仔虾的维生素 C 需要量为 130 mg/kg。Kontara 等<sup>[98]</sup>研究表明, 饲料中添加 720 mg/kg 维生素 C (*L*-抗坏血酸-2-磷酸酯)能够显著提高凡纳滨对虾幼虾的抗环境应激和抗细菌感染能力。此外, 维生素 C 与免疫多糖具有协同作用, 能够促进对虾的生长和提高免疫机能<sup>[99-100]</sup>。总体而言, 凡纳滨对虾对于维生素 C 的需求量应根据养殖模式、环境因素、生长阶段以及健康状态而不断调整。

B 族维生素是一类水溶性小分子化合物, 主要以辅酶的形式广泛参与到各种生理过程中。目前关于凡纳滨对虾对于 B 族维生素需求的研究并不多见。维生素 B<sub>6</sub> 作为辅酶参与机体蛋白质和氨基酸的代谢过程。Li 等<sup>[101]</sup>研究表明, 在低盐度(3)时, 基于增重率、特定生长率和氨基酸转移酶的活性指标通过二次回归分析得出, 凡纳滨对虾仔虾(0.014 g)对于维生素 B<sub>6</sub> 的适宜营养需求量为 106.95~151.92 mg/kg。在蛋白质和维生素 B<sub>6</sub> 水平对于凡纳滨对虾生长、存活率和转氨酶活性的研

究中发现, 在低盐度(3)时, 200 mg/kg 维生素 B<sub>6</sub> 显著提高了凡纳滨对虾的增重率、成活率及天门冬氨酸转氨酶和丙氨酸转氨酶活性。双因素方差分析结果显示, 维生素 B<sub>6</sub> 和蛋白质水平对于低盐度下的凡纳滨对虾的生长和存活率无显著交互作用, 所以对于凡纳滨对虾而言, 饲料配方需要同时满足蛋白质和维生素 B<sub>6</sub> 的需求量<sup>[102]</sup>。黄晓玲<sup>[103]</sup>研究表明, 在海水养殖模式下, 基于增重率和肝胰腺中维生素 B<sub>6</sub> 的积累量为评价指标, 通过二次回归分析得出, 凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 1 g)对于维生素 B<sub>6</sub> 的最适需求量为 110.39 mg/kg。维生素 B<sub>1</sub> 在体内经硫胺素焦磷酸激酶催化后转变为焦磷酸硫胺素, 其主要作为辅酶参与三羧酸循环、糖代谢以及脂肪酸合成过程, 因此维生素 B<sub>1</sub> 是动物维持正常生长所必需的水溶性维生素。何志交等<sup>[104]</sup>研究发现, 在凡纳滨对虾幼虾(初始体质量 0.55 g)的半纯化日粮中添加 19.7~50.8 mg/kg 的维生素 B<sub>1</sub> 可显著提高对虾幼虾的特定生长率、饲料效率和存活率, 基于特定生长率指标通过二次回归分析得出, 凡纳滨对虾幼虾对于维生素 B<sub>1</sub> 的适宜需求量为 23.9 mg/kg。

**矿物质** 矿物质元素是甲壳动物外骨骼结构的必要成分, 在甲壳动物的代谢、渗透调节、酸碱平衡等生理过程中起到重要调节作用, 对维持正常生长、发育、健康和繁殖具有重要的意义。凡纳滨对虾可以从养殖水体中直接吸收部分矿物质, 但在集约化或低盐度养殖模式下, 从水体中吸收的矿物质远远不能满足其机体营养所需, 因此必须从饲料中获得足够的矿物质。然而, 矿物质过量会引起对虾慢性中毒, 过量的矿物质不仅会抑制酶的活性, 还会造成水环境污染, 而且过量矿物质在肌肉中积累会进一步危害人体健康。因此, 饲料中添加矿物质元素需选择利用率高的剂型, 且要确定凡纳滨对虾的最适需要量。凡纳滨对虾属于广盐性虾类, 加之水中存在一定的矿物质, 不同的水体水质都会对矿物质的需要量产生很大的影响, 且对虾对于各种矿物盐的需要量甚微, 因此适宜矿物质需要量的评价变得更加困难。凡纳滨对虾饲料中矿物质的适宜添加量应根据养殖环境的不同而变化。

海水中含有大量的 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>、Mg<sup>2+</sup>和 Ca<sup>2+</sup>, 因此海水养殖的水产动物通常不需要在饲料中补充添加这些矿物质元素<sup>[105]</sup>。内陆的低盐水体中矿物质元素的离子浓度明显少于海水, 因此在低盐水

的养殖模式下常需要在凡纳滨对虾饲料中额外添加一些矿物质元素,以满足对虾的生长和生理需求(表5)。Davis等<sup>[107]</sup>研究表明,在盐度28的条件下,凡纳滨对虾仔虾的饲料中无需添加钙,且钙的添加反而会抑制磷的吸收和利用。饲料中含0.35%的磷就足以维持仔虾的生长和存活。若添加1.0%的钙则需添加0.5%~1.0%的磷,添加2.0%的钙则需添加1.0%~2.0%的磷,才可维持虾的正常生长。相反,凡纳滨对虾在低盐度(2)的条件下,适宜的钙/磷比例对低盐度凡纳滨对虾的生长和存活至关重要,饲料中钙的水平决定着磷的添加量,饲料中含有0.5%或1.5%的钙,则相对应的需要添加1%或2.0%的磷才能满足对虾的生长和存活所需<sup>[108]</sup>。Davis等<sup>[109]</sup>在研究凡纳滨对虾对于不同磷源的消化吸收率时发现,凡纳滨对虾对于不同磷源的消化吸收率依次为磷酸二氢钠(68.2%)、磷酸二氢钾(68.1%)、磷酸二氢钙(46.3%)、磷酸氢钙(19.1%),因此,对于凡纳滨对虾而言,使用磷酸二氢钠和磷酸二氢钾为磷源为最佳。Niu等<sup>[110]</sup>研究比较了磷水平和不同磷源对于凡纳滨对虾仔虾(初始体质量2 mg)生长和存活的影响,结果发现,含磷饲料能够提高对虾的生长,而以磷酸二氢钾为磷源组的生长和存活率高于磷酸二氢钠和磷酸二氢钙组,凡纳滨对虾仔虾对于磷的需求量为2.09%~2.22%,而磷酸二氢钾的添加水平不少于1%。

镁是多种酶的辅基和激活剂。基于增重率指

表5 海水和低盐水的矿物元素浓度

Tab. 5 Mineral element concentrations in seawater and low salinity water

矿物质元素 mineral elements	海水 sea water	低盐水 low salt water
Ca/(mg/kg)	593.28	54.12
P/(mg/kg)	1.66	0.60
Na/(mg/kg)	8432.23	623.40
K/(mg/kg)	685.91	63.77
Mg/(mg/kg)	1331.55	83.65
Fe/(mg/kg)	0.002-0.02	<0.001
Cu/(mg/kg)	0.001-0.09	<0.001
Mn/(mg/kg)	0.004	<0.001
Zn/(mg/kg)	0.005-0.014	<0.001
盐度 salinity	30	2
渗透压/(m Osm kg) osmotic pressure	1288	106

注:表中数据引自黄飞<sup>[106]</sup>

Notes: the data in the table are quoted from Huang<sup>[106]</sup>

标通过二次回归分析得出,在盐度为2的条件下,凡纳滨对虾幼虾(初始体质量0.41 g)对镁的需求量为0.26%~0.35%,然而在海水养殖模式下,凡纳滨对虾摄食含有0.12%镁的饲料获得了最佳的生长,但0.4%的镁水平显著抑制了对虾的生长<sup>[111]</sup>。总体而言,凡纳滨对虾在低盐养殖模式下对于镁的需求量要高于高盐养殖模式,且镁过量会对凡纳滨对虾产生营养毒性作用而抑制生长。

锌是虾体必须的微量元素,参与机体的新陈代谢。基于增重率为评价指标,凡纳滨对虾仔虾(初始体质量3.2 mg)对锌的最适需求量为33 mg/kg,若饲料中存在1.5%的植酸,凡纳滨对虾仔虾则需要200 mg/kg的锌以克服饲料中存在植酸所导致的锌的生物利用度降低的问题,并将肝胰腺中的锌水平恢复到不存在植酸时所观察到的水平<sup>[112]</sup>。因此,植酸磷不能够被对虾所利用,植酸的存在会降低磷和锌的生物利用度<sup>[112]</sup>。Lin等<sup>[113]</sup>比较了不同形式的锌对于凡纳滨对虾幼虾(初始体质量0.72 g)生长、存活和免疫参数的影响,结果发现,有机锌组(蛋氨酸锌、赖氨酸锌、甘氨酸锌)的生长、存活和免疫参数(酚氧化酶源、超氧化物歧化酶和碱性磷酸酶活性及吞噬活性)均显著高于无机锌(硫酸锌),同时蛋氨酸锌组获得了最佳的生长、存活和免疫性能。因此,凡纳滨对虾对于氨基酸螯合态锌盐的生物利用度要高于无机态锌盐,氨基酸螯合态锌盐推荐用于凡纳滨对虾配合饲料中,用以降低锌的需要量。

铜是对虾血蓝蛋白、抗坏血酸酶、酚氧化酶、酪氨酸酶和细胞色素氧化酶等的重要组成成分,在对虾的体表色素形成、生长、神经系统及非特异性免疫中起到了重要的调控作用。Davis等<sup>[114]</sup>研究表明,饲料中铜水平为34 mg/kg时凡纳滨对虾仔虾(初始体质量57 mg)获得了最佳的增重率,而饲料中缺乏铜(2 mg/kg)则导致了对虾心脏增大,血淋巴、甲壳和肝胰腺铜含量降低,但铜水平达到130 mg/kg时未对对虾仔虾的生长和存活产生不利影响。Bharadwaj等<sup>[115]</sup>比较了无机铜(硫酸铜)和螯合铜(蛋氨酸铜)对凡纳滨对虾(初始体质量0.39 g)生长和健康的影响,结果发现168和243 mg/kg的硫酸铜组对虾的生长与52和83 mg/kg的蛋氨酸铜组无显著差异,但均显著高于基础饲料组(铜含量8.5 mg/kg)。因此,螯合铜比无机铜更适合作为凡纳滨对虾的矿物铜来源。

锰也是动物生命活动所必须的矿物质元素。

Liu等<sup>[116]</sup>评估了不同规格的凡纳滨对虾在海水养殖模式下(30.4)对于锰的需求量,结果发现,初始体质量0.30g的凡纳滨对虾饲料中不同的锰水平(5~210mg/kg)对对虾的终末体质量未造成差异影响,而初始体质量大于1g的凡纳滨对虾饲料中锰水平为70~140mg/kg时获得了最佳的终末体质量。在海水养殖模式下(盐度32.5),凡纳滨对虾幼虾(初始体质量0.6g)对于螯合形式的铜、锌和锰的利用率高于无机盐形式,基于生长参数,铜、锌和锰的最适的添加量分别为39.3、53.4和43.6mg/kg<sup>[117]</sup>。因此,螯合形式的矿物元素更适宜应用于凡纳滨对虾配合饲料中。

### 1.5 功能添加剂研究进展

饲料功能添加剂是指能够提高水产动物生长、提高营养物质的消化利用率、减少饲料营养物质排放、调节免疫系统并激活免疫功能、增强对细菌和病毒等传染性病原体的抵抗力、降低饲料中有害有毒物质含量且不存在毒副残留等的少量或微量饲料添加物,包括酶制剂、微生态制剂、中草药、酸化剂和免疫增强剂等<sup>[88]</sup>。目前,关于凡纳滨对虾的功能添加剂研究主要集中于微生态制剂、中草药和免疫增强剂。

**微生态制剂** 微生态制剂是指一切能促进正常微生物菌群生长繁殖及抑制致病菌生长繁殖的制剂,如益生菌、益生元和合生元等。益生菌主要有芽孢杆菌、双歧杆菌和乳酸菌等。益生菌可通过产生抑制分子和直接竞争空间或氧气干扰潜在病原体的生长和繁殖,此外,其能够定植在胃肠黏膜上皮而形成一道免疫屏障,阻断黏附受体和病原体的侵入,同时刺激宿主的免疫系统而提高抗感染能力<sup>[118]</sup>。Chen等<sup>[119]</sup>研究发现,饲料中添加0.5%水解酵母或0.1%地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*)对凡纳滨对虾生长和体组成未产生显著影响,但显著提高了肠绒毛长度、抗氧化酶和酚氧化酶活性及氨胁迫后的存活率。饲料中添加0.3%地衣芽孢杆菌、蜡样芽孢杆菌(*B. cereus*)和干酪乳杆菌(*L. casei*)混合益生菌,显著提高了凡纳滨对虾的生长、饲料利用率和肠道短链脂肪酸的含量,同时对抗氧化性能和免疫反应有显著促进作用,氨胁迫后的存活率显著高于无益生菌添加组<sup>[120]</sup>。Won等<sup>[121]</sup>研究表明,饲料中添加 $10^8$  CFU/g的枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)或 $10^8$  CFU/g乳酸乳球菌(*Lactococcus lactis*),显著提高了凡纳滨

对虾的生长性能,而 $10^8$  CFU/g戊糖片球菌(*Pedio-coccus pentosaceus*)或 $10^8$  CFU/g乳酸乳球菌则显著提高了抗氧化酶活性,3种益生菌在 $10^8$  CFU/g水平下均能够改善对虾肠道结构,提高溶菌酶和消化酶活性及免疫基因的表达,显著提高副溶血性弧菌感染后的存活率。

益生元是不易消化的功能性营养成分,可促进双歧杆菌(*Bifidobacteria*)、乳酸杆菌等有益细菌的生长和对营养物质的消化吸收,激活宿主的免疫反应。功能性低聚糖是最常见的益生元。Wang等<sup>[122]</sup>研究发现,饲料中添加甘露寡糖显著提高了凡纳滨对虾的生长和消化能力,对抗氧化酶和免疫酶的活性及副溶血性弧菌感染后的存活率也有显著提高作用,并提高了肠道中有益菌乳酸杆菌、双歧杆菌和假交替单胞菌的丰度,减少了有害菌弧菌的丰度。Zhang等<sup>[123]</sup>等研究表明,饲料中添加2~8g/kg的甘露寡糖显著提高了凡纳滨对虾的生长、肠道微绒毛的长度和氨胁迫后的存活率,4g/kg的添加水平能够提高酚氧化酶和超氧化物歧化酶的活性,2~4g/kg的甘露寡糖推荐添加于凡纳滨对虾配合饲料中,以提高其生长和抗环境应激能力。

合生元由活微生物和能被宿主微生物选择性利用底物的混合物组成,能够给宿主健康带来益处。与单一益生元或益生菌应用相比,合生元可发挥相互协同效应,以增强其功效。Chen等<sup>[124]</sup>研究表明,与单一添加甘露寡糖或地衣芽孢杆菌相比,饲料中添加0.2%的甘露寡糖+0.1%地衣芽孢杆菌组的凡纳滨对虾获得了最佳的生长、蛋白质效率和肠绒毛长度,此外,甘露寡糖和地衣芽孢杆菌单独添加或混合添加均能够显著提高肠道短链脂肪酸的含量、抗氧化酶和免疫基因的表达及氨胁迫后的存活率。比较而言,甘露寡糖和地衣芽孢杆菌组成的合生元对凡纳滨对虾的生长和免疫性能更有益处。Prabawati等<sup>[125]</sup>比较了杏鲍菇(*Pleurotus eryngii*)副产品和植物乳杆菌(*L. plantarum*)单独添加或混合添加对于凡纳滨对虾生长和健康的影响,结果发现,单独添加或混合添加均显著提高了对虾的存活率,而混合添加组则获得了最佳的终末体质量和增重率,同时混合添加组的肠道乳酸菌的数量显著增加,弧菌数量显著降低,溶藻弧菌(*V. alginolyticus*)感染后,单独添加或混合添加组的存活率均显著提高,但混合添加组的存活率最高。Yao等<sup>[126]</sup>研究发现,饲

料中添加 0.3% 合生元(枯草芽孢杆菌、酿酒酵母、 $\beta$ -葡聚糖和甘露寡糖等混合物)显著提高了凡纳滨对虾的增重率、蛋白质和干物质的表观消化率以及蛋白酶活性,饲料系数显著降低,同时抗氧化酶和免疫酶活性、肠绒毛数量和宽度、副溶血性弧菌感染后的存活率均显著提高,肠道乳球菌的丰度增加,弧菌丰度降低。

**中草药** 中草药作为饲料添加剂,由于其成本低廉、低耐药性、毒副作用小、不易在水产品中残留等特点而受到广泛关注。中草药富含多种有效成分,包括多糖、生物碱、类黄酮、挥发油、有机酸和单宁酸等,以及氨基酸、碳水化合物、矿物质和维生素等营养素。中草药所具有的有效成分可以增进水产动物的食欲、增加酶活性、提高免疫力和抗病力、加快新陈代谢、促进蛋白质合成及增强水产品品质<sup>[127]</sup>。Chang 等<sup>[128]</sup>研究显示,饲料中添加 0.01%~0.10% 黄芪(*Astragalus*)多糖未对凡纳滨对虾的生长产生促进作用,但黄芪多糖添加组显著提高了对虾的酚氧化酶、超氧化物歧化酶、溶菌酶、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶的活性,且在 0.02% 添加水平下显著提高了对虾在白斑综合征病毒(WSSV)感染后的酚氧化酶、超氧化物歧化酶和溶菌酶的活性,黄芪多糖可以作为一种安全有效的饲料添加剂以提高凡纳滨对虾的抗氧化和免疫性能。Liu 等<sup>[129]</sup>研究表明,饲料中添加 0.04% 的人参(*Panax ginseng*)多糖对于凡纳滨对虾的生长未产生促进作用,但凡纳滨对虾摄食人参多糖后,显著提高了抗氧化酶和免疫酶的活性及其相关基因的表达水平,结果表明人参多糖能够作为免疫增强剂以提高凡纳滨对虾的免疫性能。饲料中添加江蓠(*Gracilaria tenuistipitata*)提取物未对凡纳滨对虾的生长产生差异影响,但 0.2% 的添加水平显著提高了抗氧化和免疫相关基因的表达,并显著提高了哈维氏弧菌(*V. harveyi*)感染后的存活率<sup>[130]</sup>。Ngo 等<sup>[131]</sup>研究发现,饲料中添加 2% 的苦味叶下珠(*Phyllanthus amarus*)提取物显著提高了凡纳滨对虾的增重率和特定生长率,同时显著提高了酚氧化酶和吞噬活性及溶藻弧菌(*V. alginolyticus*)感染后的存活率。总体而言,中草药主要作为一种免疫增强剂应用于凡纳滨对虾饲料中以提高对虾的免疫力和抗病力。然而,关于中草药的研究多集中于实验研究阶段,在凡纳滨对虾商品化饲料中很少添加中草药作为添加剂。目前中草药对凡纳滨对虾的作用机理并

不明确,且受种植地理位置的影响,导致中草药中的有效成分的生物效价受到很大影响。如何经济高效地提取活性成分和探究这些活性成分的功能机制是未来中草药在水产养殖领域中的研究重点。

**免疫增强剂** 免疫增强剂能够调节水产动物免疫系统并激活免疫功能、增强机体对细菌和病毒等传染性病原体的抵抗力。多糖能够与病毒粒子结合而阻止病毒的复制,抑制病毒对宿主细胞的攻击,还能够抑制病原菌与细胞的粘连,阻止病原菌对宿主细胞的感染<sup>[132]</sup>。因此多糖作为一类免疫增强剂已经被广泛应用于水产养殖中。Niu 等<sup>[133]</sup>研究表明,饲料中添加 0.2% 的壳聚糖显著提高了凡纳滨对虾仔虾(初始体质量 1.2 mg)的生长性能,0.1%~0.4% 的添加水平显著提高了低氧胁迫后对虾的存活率,基于特定生长率和存活率指标,通过二次回归分析得出,凡纳滨对虾仔虾饲料中壳聚糖的最适添加水平分别为 0.21% 和 0.27%。Reddy 等<sup>[134]</sup>研究发现,饲料中添加 0.1% 的 $\beta$ -葡聚糖[酵母(*Debaryomyces hansenii*)提取物]显著提高了凡纳滨对虾的免疫反应和副溶血性弧菌感染后的存活率。凡纳滨对虾饲料中添加 0.1% 的 $\beta$ -1,3/1,6-葡聚糖或 0.02% 的维生素 C 均显著提高了酚氧化酶和超氧化物歧化酶的酶活性及超氧自由基的产量,而 $\beta$ -1,3/1,6-葡聚糖和维生素 C 同时添加于饲料中对提高凡纳滨对虾的非特异性免疫性能具有协同作用<sup>[135]</sup>。Bai 等<sup>[136]</sup>研究发现,持续投喂含有 $\beta$ -葡聚糖的饲料导致凡纳滨对虾出现免疫疲劳症状,在投喂初期,对虾的免疫指标显著高于对照组,但随投喂时间的延长, $\beta$ -葡聚糖和对照组之间的免疫指标无显著差异,此外,对虾在 $\beta$ -葡聚糖饲料投喂 2 d,随后对照饲料投喂 5 d 的投喂模式下获得了最佳的生长性能,因此阶段性地投喂 $\beta$ -葡聚糖更有利于提高对虾的生长和免疫力。

类胡萝卜素作为动物体内的维生素 A 前体,具有重要的生理功能,具有抗氧化、免疫调节、抗感染、抗应激、抗癌、延缓衰老等生理活性。只有植物、细菌、真菌和藻类可以在体内合成类胡萝卜素,而动物自身无法合成它们,必须从饮食中获得。水产动物呈现出的各种色彩主要受类胡萝卜素的影响,因此水产养殖动物的体色与饲料中类胡萝卜素含量之间具有密不可分的关联。在凡纳滨对虾饲料中应用的类胡萝卜素主要为虾

青素和叶黄色。根据来源, 虾青素分为天然与人工合成两大类, 天然虾青素主要有雨生红球藻与红发夫酵母 (*Phaffia rhodozyma*) 两种来源。到目前为止, 合成虾青素以其成本效益优势在市场上占据主导地位, 约占全球虾青素市场的 95% 以上<sup>[137]</sup>。然而, 来源于雨生红球藻的虾青素淬灭单线态氧和清除自由基的能力分别是合成虾青素的 50 倍和 20 倍<sup>[138]</sup>。雨生红球藻源虾青素的抗氧化活性显著优于人工合成虾青素的主要原因是其具有不同的分子结构。左旋结构 (3S, 3'S) 的虾青素具有最强的抗氧化活性, 雨生红球藻源的虾青素的分子结构主要是左旋 (3S, 3'S), 而人工合成虾青素的分子结构包括 25% 左旋 (3S, 3'S)、50% 消旋 (3R, 3'S) 和 25% 右旋 (3R, 3'R)。因此, 合成虾青素的抗氧化活性只有雨生红球藻源的四分之一左右。Kamath 等<sup>[139]</sup>也已经报道来源于雨生红球藻的虾青素抗氧化能力要强于玉米黄素、叶黄素、番茄红素、角黄素和  $\beta$ -胡萝卜素。然而, 雨生红球藻源虾青素生产成本低、规模小, 限制了其市场应用规模。另外, 如何有效降低雨生红球藻源虾青素被氧化风险也是限制其市场应用规模的原因之一。来源于雨生红球藻的天然虾青素在商业化虾青素产品中仅占不到 1%<sup>[137]</sup>。Niu 等<sup>[140]</sup>研究发现, 饲料中添加 0.01%~0.04% 的合成虾青素显著提高了凡纳滨对虾仔虾 (初始体质量 1.2 mg) 的生长性能, 此外, 0.02% 和 0.04% 的添加水平显著提高了仔虾低氧胁迫后的存活率。饲料中添加 125 和 150 mg/kg 的合成虾青素显著提高了凡纳滨对虾幼虾 (初始体质量 1.01 g) 的生长和抗氧化性能, 同时, 75~150 mg/kg 的添加水平显著提高了低氧胁迫下幼虾的存活率<sup>[141]</sup>。Fang 等<sup>[142]</sup>比较研究了合成虾青素和叶黄素对凡纳滨对虾生长、抗氧化和免疫反应的影响, 结果发现 62.5 和 75.0 mg/kg 的叶黄素及 50 mg/kg 的虾青素均能够显著提高凡纳滨对虾幼虾 (初始体质量 0.64 g) 的生长性能, 此外, 色素添加组的抗氧化和免疫相关参数均显著高于无色素组, 而抗氧化和免疫相关参数在叶黄素和虾青素组之间无显著差异。凡纳滨对虾仔虾 (初始体质量 2.1 mg) 饲料中添加 0.33% 的雨生红球藻显著提高了仔虾的存活率, 但对生长并未产生明显的促进作用, 此外, 在盐度应激下, 雨生红球藻添加组显著提高了仔虾抗氧化酶活性、免疫基因的表达和存活率, 凡纳滨对虾仔虾饲料中雨生红球藻适宜的添加水平为 0.33%~

0.67% (实际虾青素含量 0.01%~0.02%)<sup>[143]</sup>。Ju 等<sup>[144]</sup>比较了合成虾青素和天然虾青素 (雨生红球藻提取物) 对于凡纳滨对虾幼虾 (0.94 g) 生长和体色的影响, 结果发现, 合成和天然来源虾青素对幼虾的生长和存活率未出现显著的促进作用, 但天然酯化的虾青素比合成虾青素具有更高的着色效率, 75~100 mg/kg 的天然虾青素适宜添加于凡纳滨对虾饲料中, 以获得最佳着色效率。此外, 雨生红球藻源的虾青素在饲料制作和存储过程中的保留率明显优于合成虾青素, 制粒、高温熟化和冷却烘干过程造成雨生红球藻的类胡萝卜素损失率达 61%, 合成虾青素的损失率达 72.7%。饲料避光存储 30 d, 雨生红球藻类胡萝卜素的保留率为 92%, 合成虾青素的保留率只有 61%<sup>[145]</sup>。

藻类富含多不饱和脂肪酸、蛋白质、类胡萝卜素、多糖、微量元素、矿物质等多种营养和生物活性物质。在水产饲料中添加适量的藻类可以提高水产动物的免疫力、促进脂质代谢、增强病毒和细菌抵抗力、改善肠道功能和增强抗应激能力<sup>[146]</sup>。Yu 等<sup>[147]</sup>研究发现, 饲料中分别添加 2% 和 3% 的龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 显著提高了凡纳滨对虾的生长性能和蛋白质效率及降低饲料系数, 而 1%~5% 的添加水平显著提高了盐度应激下对虾的存活率, 因此 2%~3% 的添加水平推荐添加于凡纳滨对虾饲料中, 以提高对虾的生长性能和抗应激能力。Niu 等<sup>[146]</sup>研究发现, 凡纳滨对虾饲喂 4% 的坛紫菜 (*Porphyra haitanensis*) 获得了最佳的生长性能, 同时 1%~6% 的添加水平均能够显著提高酚氧化酶活性和总血细胞数及提高有益菌海杆菌 (*Marinobacter*) 和双歧杆菌的丰度, 并降低有害菌弧菌的丰度。而 4% 的添加水平下获得了最优的肠道菌群组成, 此外, 3%~4% 的添加水平显著提高了 WSSV 感染后对虾的存活率, 基于蛋白质效率和增重率指标通过二次回归分析得出, 凡纳滨对虾最适宜的坛紫菜添加水平为 2.51%~3.14%。Niu 等<sup>[148]</sup>进一步比较了坛紫菜、裙带菜 (*Undaria pinnatifida*)、日本糖海带 (*Saccharina japonica*) 和龙须菜对凡纳滨对虾生长、免疫和肠道菌群的影响, 结果发现, 对虾在裙带菜和龙须菜组获得了最佳的生长性能, 坛紫菜、裙带菜和龙须菜则显著提高了干物质的表观消化率和 WSSV 感染后的存活率, 藻类添加组显著提高了抗氧化和免疫性能, 此外改善了肠道菌群组成, 提高了有益菌拟杆菌 (*Bacteroidetes*)、厚壁菌

(Firmicutes) 和芽孢杆菌的丰度, 降低了有害菌变形菌 (Gammaproteobacteria) 和弧菌的丰度。总体而言, 龙须菜最适宜添加于凡纳滨饲料中, 以提高其生长、免疫和抗病力, 其次是裙带菜和坛紫菜。此外, 微藻营养价值丰富, 对水产动物有多重有利的生理作用, 所含有的生物活性物质、抗菌、抗病毒物质能增强水产动物的抗病能力并提高存活率。Sharawy 等<sup>[149]</sup> 研究发现, 饲料中添加 0.25%~0.75% 瑞典四片藻 (*Tetraselmis suecica*) 显著提高了凡纳滨对虾的存活率, 0.75% 的添加水平下, 对虾获得最佳的生长性能、体组成 (最高的蛋白和脂肪水平) 和抗氧化性能。饲料中分别添加 2% 和 4% 的裂壶藻 (*Schizochytrium*) 显著提高了凡纳滨对虾的生长性能、碱性磷酸酶和亮氨酸氨基肽酶的活性, 但对于肌肉中的 n-3 和 n-6 系列高不饱和脂肪酸的组成未造成差异影响<sup>[150]</sup>。

## 2 对虾高效环保饲料开发及存在的问题

随着我国国民经济的快速发展, 我国对虾养殖业近几年也取得了飞速发展, 国内对虾营养研究也取得了一系列成果。本课题组探明了主要养殖虾类不同发育阶段的蛋白质和部分氨基酸、脂类及脂肪酸、碳水化合物, 以及部分维生素和微量元素等的需要量, 初步制定了适宜不同生长阶段的主要营养参数。建立了对虾饲料的质量检测技术体系, 制定了饲料生物学综合评定技术标准, 使对虾饲料工业逐步走上正规化。研制了一系列对虾饲料添加剂及预混料, 开发了各种微量元素络合物, 维生素 C 磷酸酯、维生素 E 酯、包膜氨基酸等对虾专用的新剂型维生素和矿物质以及早期幼体的营养强化剂等。明确了多种饲料原料能量和营养素的消化吸收率, 为高性价比配合饲料的开发提供了依据。对虾饲料加工工艺也取得了长足的进步, 我国早已可以使用自主研发生产的设备制造符合对虾摄食生理的高耐水性饲料, 对虾苗期的微囊饲料、微颗粒饲料的加工工艺也在进一步完善中。

在低鱼粉高效环保饲料研制方面, 大西洋鲑 (*Salmo salar*) 饲料鱼粉由 40% 降到了 15%, 甚至更低, 这是巨大的科技进步。关于鱼粉替代问题, 我国的科研工作者在对虾上已经做了很多研究, 比如补充晶体氨基酸, 消除抗营养因子, 补充鱼粉与豆粕的差异组分和增强适口性等, 但因为目前对这些因素之间的联系还不清楚, 只是孤立的

研究单一因素, 并且鱼粉中的某些未知因素尚不了解, 距离真正实现替代还有一段距离。在高价鱼粉的压力之下, 鱼粉替代是必然的趋势, 在低鱼粉水平下实现对虾营养平衡, 保障对虾生长速率及机体健康, 是大势所趋。

近年来关于新蛋白源每年都有很多的研究, 未来几年依旧是对虾营养研究的重点, 主要有两个方向, 一个是利用生物技术、加工工艺等改善蛋白源营养价值, 比如现在已经得到广泛应用的去棉粕中的抗营养因子棉酚而得到的浓缩脱酚棉籽蛋白, 利用微生物对豆粕发酵得到的消化率更高、适口性更好、含有优质生物活性小肽的发酵豆粕, 以及去除豆粕部分非蛋白组分后而得到的大豆浓缩蛋白等, 将来或许可以直接利用生物工程方法, 把抗营养因子基因敲除, 直接产出利用率更高的蛋白源。另一个是寻找资源丰富、价格低廉、营养价值高的全新蛋白源, 比如对糟渣、食品加工副产品等存量较大的非粮饲料资源优质化处理, 以及开发豌豆粉、海藻粉等。随着饲料行业的不断发展, 蛋白源用量会越来越大, 不遗余力地寻找、开发优质蛋白源依然是未来几年的重要任务。

在对虾低鱼粉功能性环保饲料方面, 目前国内的研究者主要通过组合蛋白源、添加氨基酸、补充微量元素和功能性添加剂等来降低凡纳滨对虾饲料鱼粉含量, 已经成功将鱼粉含量从 25% 降至约 5%, 且不会对凡纳滨对虾的生长造成不良影响。同时, 在饲料研制过程中, 结合功能性原料的添加, 改变市场上常规颗粒饲料的形态, 从原有的营养及工艺角度扩展到营养、结构及工艺, 开发适合对虾摄食的膨化颗粒饲料, 日投饲量维持 6%~8%, 且不会造成残饵溶水污染水质, 水产养殖精准投喂水平提升 10% 以上, 特别是凡纳滨对虾低鱼粉甚至零鱼粉功能性饲料在实验室取得了突破性进展, 正逐步进入市场进行大规模性实践检验及推广。这些成果的初步取得得益于国家虾蟹产业技术体系良好的运行机制以及全体系岗位人员的共同努力。

在走绿色可持续发展道路的国家政策背景下, 既保证经济利益和对虾品质又减轻环境负担, 是对虾养殖的终极目标。虽然凡纳滨对虾高效环保饲料研究取得了一些成果, 但是必须看到一些悬而未决的问题。目前, 我国对虾营养与饲料开发研究主要存在以下几大问题: ①不同养殖条件下,

不同生长阶段的精准营养需求数据库不够完善; ②营养代谢机制研究不够全面; ③营养与机体免疫研究不够系统; ④营养素与功能性添加剂的协同关系研究不够深入; ⑤原料特别是鱼粉和豆粕等过度依赖进口导致资源制约, 新型非粮蛋白源的开发不能够满足水产养殖业的快速发展需求(如菌体蛋白、黑水虻等); ⑥饲料添加剂特别是原创功能性饲料添加剂研究滞后。针对上述问题开展针对性研究, 对于促进凡纳滨对虾高效环保配合饲料的开发及其养殖产业的健康可持续发展具有重要意义。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). The state of world fisheries and aquaculture 2020[R]. Rome, Italy: FAO, 2020.
- [ 2 ] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2020[M]. 北京: 中国农业出版社, 2020: 22-24.
- Fishery Administration of the Ministry of Agriculture and Rural Areas, National Aquatic Technology Promotion Station, China Fisheries Society. China fishery statistical yearbook 2020[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2020: 22-24 (in Chinese).
- [ 3 ] Xie S W, Wei D, Fang W P, *et al.* Survival and protein synthesis of post-larval white shrimp, *Litopenaeus vannamei* were affected by dietary protein level[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2020, 263: 114462.
- [ 4 ] Colvin L B, Brand C W. The protein requirement of penaeid shrimp at various life-cycle stages in controlled environment systems[J]. *Proceedings of the Annual Meeting - World Mariculture Society*, 1977, 8(1-4): 821-840.
- [ 5 ] Smith L L, Lee P G, Lawrence A L, *et al.* Growth and digestibility by three sizes of *Penaeus vannamei* Boone: effects of dietary protein level and protein source[J]. *Aquaculture*, 1985, 46(2): 85-96.
- [ 6 ] Ballester E L C, Abreu P C, Cavalli R O, *et al.* Effect of practical diets with different protein levels on the performance of *Farfantepenaeus paulensis* juveniles nursed in a zero exchange suspended microbial flocs intensive system[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2010, 16(2): 163-172.
- [ 7 ] Xu W J, Pan L Q. Evaluation of dietary protein level on selected parameters of immune and antioxidant systems, and growth performance of juvenile *Litopenaeus vannamei* reared in zero-water exchange biofloc-based culture tanks[J]. *Aquaculture*, 2014, 426-427: 181-188.
- [ 8 ] Xia S D, Li Y, Wang W Q, *et al.* Influence of dietary protein levels on growth, digestibility, digestive enzyme activity and stress tolerance in white-leg shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931), reared in high-density tank trials[J]. *Aquaculture Research*, 2010, 41(12): 1845-1854.
- [ 9 ] Jatobá A, da Silva B C, da Silva J S, *et al.* Protein levels for *Litopenaeus vannamei* in semi-intensive and biofloc systems[J]. *Aquaculture*, 2014, 432: 365-371.
- [ 10 ] 黄凯, 王武, 卢洁. 南美白对虾幼虾饲料蛋白质的需要量[J]. *中国水产科学*, 2003, 10(4): 318-324.
- Huang K, Wang W, Lu J. Protein requirements in compounded diets for *Penaeus vannamei* juveniles[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2003, 10(4): 318-324 (in Chinese).
- [ 11 ] Shiao S Y. Nutrient requirements of penaeid shrimps[J]. *Aquaculture*, 1998, 164(1-4): 77-93.
- [ 12 ] Robertson L, Lawrence A L, Castille F. Interaction of salinity and feed protein level on growth of *Penaeus vannamei*[J]. *Journal of Applied Aquaculture*, 1993, 2(1): 43-54.
- [ 13 ] Akiyama D M, Coelho S R, Lawrence A L, *et al.* Apparent digestibility of feedstuffs by the marine shrimp *Penaeus vannamei* Boone[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1989, 55(1): 91-98.
- [ 14 ] Fox J M, Lawrence A L, Li-Chan E. Dietary requirement for lysine by juvenile *Penaeus vannamei* using intact and free amino acid sources[J]. *Aquaculture*, 1995, 131(3-4): 279-290.
- [ 15 ] Gatlin III D M, Barrows F T, Brown P, *et al.* Expanding the utilization of sustainable plant products in aquafeeds: a review[J]. *Aquaculture Research*, 2007, 38(6): 551-579.
- [ 16 ] 霍雅文, 曾雯婷, 金敏, 等. 凡纳滨对虾幼虾的蛋氨酸需要量[J]. *动物营养学报*, 2014, 26(12): 3707-3716.
- Huo Y W, Zeng W P, Jin M, *et al.* Methionine requirement of juvenile pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*,



- 2014, 26(12): 3707-3716 (in Chinese).
- [ 17 ] Niu J, Lemme A, He J Y, *et al.* Assessing the bioavailability of the Novel Met-Met product (AQUAVI® Met-Met) compared to DL-methionine (DL-Met) in white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Aquaculture*, 2018, 484: 322-332.
- [ 18 ] Zhou Q C, Zeng W P, Wang H L, *et al.* Dietary arginine requirement of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 2012, 364-365: 252-258.
- [ 19 ] Zhou Q C, Wang Y L, Wang H L, *et al.* Dietary threonine requirements of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 2013, 392-395: 142-147.
- [ 20 ] Huai M Y, Tian L X, Liu Y J, *et al.* Quantitative dietary threonine requirement of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone) reared in low-salinity water[J]. *Aquaculture Research*, 2009, 40(8): 904-914.
- [ 21 ] Jin Y, Liu F J, Liu Y J, *et al.* Dietary tryptophan requirements of juvenile pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone) reared in low-salinity water[J]. *Aquaculture International*, 2017, 25(2): 955-968.
- [ 22 ] Liu F J, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Quantitative dietary leucine requirement of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone) reared in low-salinity water[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2014, 20(3): 332-340.
- [ 23 ] Liu F J, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Quantitative dietary isoleucine requirement of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone) reared in low-salinity water[J]. *Aquaculture International*, 2014, 22(4): 1481-1497.
- [ 24 ] 曾雯婷. 凡纳滨对虾幼虾对赖氨酸、蛋氨酸、精氨酸和苯丙氨酸需要量的研究 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2012.
- Zeng W P. Study on the requirements of lysine, methionine, arginine and phenylalanine for juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2012 (in Chinese).
- [ 25 ] 王用黎. 凡纳滨对虾幼虾对苏氨酸、亮氨酸、色氨酸和缬氨酸需要量的研究 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2013.
- Wang Y L. Study on the requirements of threonine, leucine, tryptophan and valine for juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2013 (in Chinese).
- [ 26 ] Beal C M, Gerber L N, Thongrod S, *et al.* Marine microalgae commercial production improves sustainability of global fisheries and aquaculture[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 15064.
- [ 27 ] The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). The state of world fisheries and aquaculture 2018[M]. Rome, Italy: FAO, 2018.
- [ 28 ] Couto A, Kortner T M, Penn M, *et al.* Dietary saponins and phytosterols do not affect growth, intestinal morphology and immune response of on-growing European sea bass (*Dicentrarchus labrax*)[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2015, 21(6): 970-982.
- [ 29 ] Xie S, Niu J, Zhou W, *et al.* Developing a low fishmeal diet for juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, using the nutritional value of FM as the reference profile[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2018, 24(4): 1184-1197.
- [ 30 ] Xie J J, Lemme A, He J Y, *et al.* Fishmeal levels can be successfully reduced in white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) if supplemented with DL-Methionine (DL-Met) or DL-Methionyl-DL-Methionine (Met-Met)[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2018, 24(3): 1144-1152.
- [ 31 ] Bae J, Hamidoghli A, Djaballah M S, *et al.* Effects of three different dietary plant protein sources as fishmeal replacers in juvenile whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fisheries and Aquatic Science*, 2020, 23(1): 2.
- [ 32 ] Oujifard A, Seyfabadi J, Kenari A A, *et al.* Fish meal replacement with rice protein concentrate in a practical diet for the Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* Boone, 1931[J]. *Aquaculture International*, 2012, 20(1): 117-129.
- [ 33 ] Xie S W, Wei D, Yin P, *et al.* Dietary replacement of fish-meal impaired protein synthesis and immune response of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* at low salinity[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2019, 228: 26-33.
- [ 34 ] Ju Z Y, Deng D F, Dominy W. A defatted microalgae (*Haematococcus pluvialis*) meal as a protein ingredient to partially replace fishmeal in diets of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*, Boone, 1931)[J]. 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- [Aquaculture](#), 2012, 354-355: 50-55.
- [ 35 ] Macias-Sancho J, Poersch L H, Bauer W, *et al.* Fishmeal substitution with *Arthrospira (Spirulina platensis)* in a practical diet for *Litopenaeus vannamei*: effects on growth and immunological parameters[J]. [Aquaculture](#), 2014, 426-427: 120-125.
- [ 36 ] Pakravan S, Akbarzadeh A, Sajjadi M M, *et al.* Partial and total replacement of fish meal by marine microalga *Spirulina platensis* in the diet of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*: growth, digestive enzyme activities, fatty acid composition and responses to ammonia and hypoxia stress[J]. [Aquaculture Research](#), 2017, 48(11): 5576-5586.
- [ 37 ] Chen W, Ai Q H, Mai K S, *et al.* Effects of dietary soybean saponins on feed intake, growth performance, digestibility and intestinal structure in juvenile Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*)[J]. [Aquaculture](#), 2011, 318(1-2): 95-100.
- [ 38 ] Bian F Y, Jiang H W, Man M S, *et al.* Dietary gossypol suppressed postprandial TOR signaling and elevated ER stress pathways in turbot (*Scophthalmus maximus* L. ) [J]. [American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism](#), 2017, 312(1): E37-E47.
- [ 39 ] Tian J, Wang K D, Wang X, *et al.* Soybean saponin modulates nutrient sensing pathways and metabolism in zebrafish[J]. [General and Comparative Endocrinology](#), 2018, 257: 246-254.
- [ 40 ] Wan M G, Yin P, Fang W P, *et al.* The effect of replacement of fishmeal by concentrated dephenolization cottonseed protein on the growth, body composition, haemolymph indexes and haematological enzyme activities of the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture Nutrition](#), 2018, 24(6): 1845-1854.
- [ 41 ] Yao W X, Zhang C Y, Li X Q, *et al.* The replacement of fish meal with fermented soya bean meal or soya bean meal in the diet of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture Research](#), 2020, 51(6): 2400-2409.
- [ 42 ] Van Nguyen N, Hoang L, Van Khanh T, *et al.* Utilization of fermented soybean meal for fishmeal substitution in diets of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture Nutrition](#), 2018, 24(3): 1092-1100.
- [ 43 ] Shao J C, Zhao W, Liu X W, *et al.* Growth performance, digestive enzymes, and TOR signaling pathway of *Litopenaeus vannamei* are not significantly affected by dietary protein hydrolysates in practical conditions[J]. [Frontiers in Physiology](#), 2018, 9: 998.
- [ 44 ] Niu J, Zhang Y Q, Liu Y J, *et al.* Effects of graded replacement of fish meal by fish protein hydrolysate on growth performance of early post-larval Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*, Boone)[J]. [Journal of Applied Animal Research](#), 2014, 42(1): 6-15.
- [ 45 ] Guo J P, Swanepoel A, Reis J, *et al.* Hydrolysed salmon meal as a replacement for salmon meal in practical diets for Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture Nutrition](#), 2020, 26(2): 368-381.
- [ 46 ] Chen Y K, Chi S Y, Zhang S H, *et al.* Effect of black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae meal on lipid and glucose metabolism of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. [British Journal of Nutrition](#), 2021: 1-15.
- [ 47 ] Cummins V C Jr, Rawles S D, Thompson K R, *et al.* Evaluation of black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae meal as partial or total replacement of marine fish meal in practical diets for Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture](#), 2017, 473: 337-344.
- [ 48 ] Motte C, Rios A, Lefebvre T, *et al.* Replacing fish meal with defatted insect meal (yellow mealworm *Tenebrio molitor*) improves the growth and immunity of pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Animals](#), 2019, 9(5): 258.
- [ 49 ] Rahimnejad S, Hu S C, Song K, *et al.* Replacement of fish meal with defatted silkworm (*Bombyx mori* L.) pupae meal in diets for Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture](#), 2019, 510: 150-159.
- [ 50 ] Jiang X R, Yao W X, Yang H, *et al.* Dietary effects of *Clostridium autoethanogenum* protein substituting fish meal on growth, intestinal histology and immunity of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) based on transcriptome analysis[J]. [Fish & Shellfish Immunology](#), 2021, 119: 635-644.
- [ 51 ] Chen Y K, Chi S Y, Zhang S, *et al.* Replacement of fish meal with Methanotroph (*Methylococcus capsulatus*, Bath) bacteria meal in the diets of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture](#), 2021, 541:

- 736801.
- [ 52 ] Hamidoghli A, Yun H, Won S, *et al.* Evaluation of a single-cell protein as a dietary fish meal substitute for whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fisheries Science*, 2019, 85(1): 147-155.
- [ 53 ] González-Félix M L, Gatlin III D M, Lawrence A L, *et al.* Effect of various dietary lipid levels on quantitative essential fatty acid requirements of juvenile pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2002, 33(3): 330-340.
- [ 54 ] 黄凯, 吴宏玉, 朱定贵, 等. 饲料脂肪水平对凡纳滨对虾生长、肌肉和肝胰腺脂肪酸组成的影响[J]. *水产科学*, 2011, 30(5): 249-255.
- Huang K, Wu H Y, Zhu D G, *et al.* Effects of dietary lipid levels on growth and fatty acid composition in hepatopancreas and muscle of Pacific white leg shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fisheries Science*, 2011, 30(5): 249-255 (in Chinese).
- [ 55 ] 郑昌区. 两种规格凡纳滨对虾对蛋白质和脂肪需要量的研究 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2012.
- Zheng C Q. Study on the requirements of the dietary protein and lipid in two sizes of Pacific white shrimp[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2012 (in Chinese).
- [ 56 ] Zhang S P, Li J F, Wu X C, *et al.* Effects of different dietary lipid level on the growth, survival and immune-relating genes expression in Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2013, 34(5): 1131-1138.
- [ 57 ] Sargent J R, McEvoy L A, Bell J G. Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds[J]. *Aquaculture*, 1997, 155(1-4): 117-127.
- [ 58 ] Lim C, Ako H, Brown C L, *et al.* Growth response and fatty acid composition of juvenile *Penaeus vannamei* fed different sources of dietary lipid[J]. *Aquaculture*, 1997, 151(1-4): 143-153.
- [ 59 ] Zhou Q C, Li C C, Liu C W, *et al.* Effects of dietary lipid sources on growth and fatty acid composition of juvenile shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2007, 13(3): 222-229.
- [ 60 ] Cheng Z J, Hardy R W. Protein and lipid sources affect cholesterol concentrations of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone)[J]. *Journal of Animal Science*, 2004, 82(4): 1136-1145.
- [ 61 ] Guimarães A M, Schleder D D, Nagata M, *et al.* *Aurantiochytrium* sp. meal can replace fish oil in practical diets for the juvenile Pacific white shrimp[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2019, 25(4): 798-807.
- [ 62 ] Glencross B D, Smith D M, Thomas M R, *et al.* The effects of dietary lipid amount and fatty-acid composition on the digestibility of lipids by the prawn, *Penaeus monodon*[J]. *Aquaculture*, 2002, 205(1-2): 157-169.
- [ 63 ] González-Félix M L, Gatlin III D M, Lawrence A L, *et al.* Nutritional evaluation of fatty acids for the open thelycum shrimp, *Litopenaeus vannamei*: II. effect of dietary n-3 and n-6 polyunsaturated and highly unsaturated fatty acids on juvenile shrimp growth, survival, and fatty acid composition[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2003, 9(2): 115-122.
- [ 64 ] Araújo B C, Mata-Sotres J A, Viana M T, *et al.* Fish oil-free diets for Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*: the effects of DHA-EPA supplementation on juvenile growth performance and muscle fatty acid profile[J]. *Aquaculture*, 2019, 511: 734276.
- [ 65 ] 何昊伦. 饲料 n-3HUFA 或胆碱水平对凡纳滨对虾生长性能、血清生化、免疫的影响 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2018.
- He H L. Effect of dietary n-3HUFA or choline levels on growth performance, serum biological parameters and immunity of *Litopenaeus vannamei*[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2018 (in Chinese).
- [ 66 ] 王凤美. 不同生长阶段凡纳滨对虾对卵磷脂、胆固醇和 n-3HUFA 需要量的研究 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2013.
- Wang F M. Study on the requirements of the dietary phosphatidylcholine, cholesterol and n-3HUFA at different growth stages of *Litopenaeus vannamei*[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2013 (in Chinese).
- [ 67 ] Teshima S, Ishikawa M, Koshio S, *et al.* Assessment of cholesterol requirements in the prawn, *Penaeus japonicus*[J]. *Aquaculture Nutrition*, 1997, 3(4): 247-253.
- [ 68 ] National Research Council (NRC). Nutrient requirements of fish and shrimp[M]. Washington: National Academies Press, 2011: 322-328.
- [ 69 ] Coutteau P, Geurden I, Camara M R, *et al.* Review on 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- the dietary effects of phospholipids in fish and crustacean larviculture[J]. *Aquaculture*, 1997, 155(1-4): 149-164.
- [ 70 ] Kanazawa A, Teshima S I, Sakamoto M. Effects of dietary lipids, fatty acids, and phospholipids on growth and survival of prawn (*Penaeus japonicus*) larvae[J]. *Aquaculture*, 1985, 50(1-2): 39-49.
- [ 71 ] Gong H, Lawrence A L, Jiang D H, *et al.* Lipid nutrition of juvenile *Litopenaeus vannamei*: I . dietary cholesterol and de-oiled soy lecithin requirements and their interaction[J]. *Aquaculture*, 2000, 190(3-4): 305-324.
- [ 72 ] Morris T C, Samocha T M, Davis D A, *et al.* Cholesterol supplements for *Litopenaeus vannamei* reared on plant based diets in the presence of natural productivity[J]. *Aquaculture*, 2011, 314(1-4): 140-144.
- [ 73 ] Duerr E O, Walsh W A. Evaluation of cholesterol additions to a soyabean meal-based diet for juvenile Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone), in an outdoor growth trial[J]. *Aquaculture Nutrition*, 1996, 2(2): 111-116.
- [ 74 ] 闫明磊. 饲料中胆固醇、大豆卵磷脂及其交互作用对淡水养殖凡纳滨对虾抗逆性的影响 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.
- Yan M L. Effect of dietary cholesterol, soybean lecithin and their interaction on the anti-stress ability of *Litopenaeus vannamei* in freshwater aquaculture[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018 (in Chinese).
- [ 75 ] Coutteau P, Camara M R, Sorgeloos P. The effect of different levels and sources of dietary phosphatidylcholine on the growth, survival, stress resistance, and fatty acid composition of postlarval *Penaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 1996, 147(3-4): 261-273.
- [ 76 ] Niu J, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Influence of dietary phospholipids level on growth performance, body composition and lipid class of early postlarval *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2011, 17(2): e615-e621.
- [ 77 ] Gong H, Lawrence A L, Gatlin III D M, *et al.* Comparison of different types and levels of commercial soybean lecithin supplemented in semipurified diets for juvenile *Litopenaeus vannamei* Boone[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2001, 7(1): 11-17.
- [ 78 ] Sánchez D R, Fox J M, Gatlin III D, *et al.* Dietary effect of fish oil and soybean lecithin on growth and survival of juvenile *Litopenaeus vannamei* in the presence or absence of phytoplankton in an indoor system[J]. *Aquaculture Research*, 2014, 45(8): 1367-1379.
- [ 79 ] Shiao S Y, Peng C Y. Utilization of different carbohydrates at different dietary protein levels in grass prawn, *Penaeus monodon*, reared in seawater[J]. *Aquaculture*, 1992, 101(3-4): 241-250.
- [ 80 ] 郭冉, 刘永坚, 田丽霞, 等. 不同糖源对南美白对虾 *Penaeus vannamei* 生长、成活率和虾体组成的影响 [J]. *中山大学学报 (自然科学版)*, 2005, 44(3): 90-92.
- Guo R, Liu Y J, Tian L X, *et al.* The effects of different carbohydrate sources on the growth, survival rate and body composition of *Penaeus vannamei*[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2005, 44(3): 90-92 (in Chinese).
- [ 81 ] 杨奇慧, 周歧存. 凡纳滨对虾营养需要研究进展 (续)[J]. *饲料研究*, 2005(7): 50-52.
- Yang Q H, Zhou Q C. Research Progress on nutritional requirements of *Litopenaeus vannamei* (Continued)[J]. *Feed Research*, 2005(7): 50-52 (in Chinese).
- [ 82 ] Cousin M, Cuzon G, Guillaume J, *et al.* Digestibility of starch in *Penaeus vannamei*: *in vivo* and *in vitro* study on eight samples of various origins[J]. *Aquaculture*, 1996, 140(4): 361-372.
- [ 83 ] Cruz-Suárez L E, Ricque-Marie D, Pinal-Mansilla J D, *et al.* Effect of different carbohydrate sources on the growth of *Penaeus vannamei*: economical impact[J]. *Aquaculture*, 1994, 123(3-4): 349-360.
- [ 84 ] Guo R, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Effect of dietary cornstarch levels on growth performance, digestibility and microscopic structure in the white shrimp, *Litopenaeus vannamei* reared in brackish water[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2006, 12(1): 83-88.
- [ 85 ] 荆冰妍. 糖作为碳源对凡纳滨对虾肠道菌群的影响 [D]. 保定: 河北农业大学, 2020.
- Xing B Y. Effects of sugars as carbon sources on intestinal microflora of *Litopenaeus vannamei*[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2020 (in Chinese).
- [ 86 ] Qiao F, Liu Y K, Sun Y H, *et al.* Influence of different dietary carbohydrate sources on the growth and intestinal microbiota of *Litopenaeus vannamei* at low salinity[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2017, 23(3): 444-452.

- [ 87 ] 胡毅. 凡纳滨对虾饲料配方优化及几种饲料添加剂的应用 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007.  
Hu Y. Optimum feed formula selection and some feed additive application on juvenile *Litopenaeus vannamei*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2007 (in Chinese).
- [ 88 ] 麦康森. 水产动物营养与饲料学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.  
Mai K S. Nutrition and feed science of aquatic animals[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011 (in Chinese).
- [ 89 ] 杨奇慧, 周歧存, 迟淑艳, 等. 饲料中维生素A水平对凡纳滨对虾生长、饲料利用、体组成成分及非特异性免疫反应的影响[J]. *动物营养学报*, 2007, 19(6): 698-705.  
Yang Q H, Zhou Q C, Chi S Y, *et al.* Effects of dietary vitamin A levels on growth, feed utilization, body composition and non-specific immunological responses of juvenile shrimp[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2007, 19(6): 698-705 (in Chinese).
- [ 90 ] He H Q, Lawrence A L. Vitamin E requirement of *Penaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 1993, 118(3-4): 245-255.
- [ 91 ] He H Q, Lawrence A L, Liu R Y. Evaluation of dietary essentiality of fat-soluble vitamins, A, D, E and K for penaeid shrimp (*Penaeus vannamei*)[J]. *Aquaculture*, 1992, 103(2): 177-185.
- [ 92 ] Liu Y, Wang W N, Wang A L, *et al.* Effects of dietary vitamin E supplementation on antioxidant enzyme activities in *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) exposed to acute salinity changes[J]. *Aquaculture*, 2007, 265(1-4): 351-358.
- [ 93 ] Dai T M, Jiao L F, Tao X Y, *et al.* Effects of dietary vitamin D<sub>3</sub> supplementation on the growth performance, tissue Ca and P concentrations, antioxidant capacity, immune response and lipid metabolism in *Litopenaeus vannamei* larvae[J]. *British Journal of Nutrition*, 2021: 1-9.
- [ 94 ] Niu J, Tian L X, Liu Y J, *et al.* Nutrient values of dietary ascorbic acid (L-ascorbyl-2-polyphosphate) on growth, survival and stress tolerance of larval shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2009, 15(2): 194-201.
- [ 95 ] He H Q, Lawrence A L. Vitamin C requirements of the shrimp *Penaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 1993, 114(3-4): 305-316.
- [ 96 ] 周歧存, 丁燊, 郑石轩, 等. 维生素C对凡纳滨对虾生长及抗病力的影响[J]. *水生生物学报*, 2004, 28(6): 592-598.  
Zhou Q C, Ding J, Zheng S X, *et al.* Effect of dietary vitamin c supplementation on growth and anti-disease ability of shrimp, *Penaeus vannamei*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(6): 592-598 (in Chinese).
- [ 97 ] Lavens P, Merchie G, Ramos X, *et al.* Supplementation of ascorbic acid 2 -monophosphate during the early postlarval stages of the shrimp *Penaeus vannamei*[J]. *Aquaculture Nutrition*, 1999, 5(3): 205-209.
- [ 98 ] Kontara E K M, Merchie G, Lavens P, *et al.* Improved production of postlarval white shrimp through supplementation of L-ascorbyl-2-polyphosphate in their diet[J]. *Aquaculture International*, 1997, 5(2): 127-136.
- [ 99 ] López N, Cuzon G, Gaxiola G. Physiological, nutritional, and immunological role of dietary  $\beta$  1 -3 glucan and ascorbic acid 2 -monophosphate in *Litopenaeus vannamei* juveniles[J]. *Aquaculture*, 2003, 224(1-4): 223-243.
- [100] 周歧存, 郑艾, 阳会军, 等. 维生素C和免疫多糖对凡纳滨对虾生长、饲料利用和虾体主要成分的影响[J]. *海洋科学*, 2004, 28(8): 9-13.  
Zhou Q C, Zheng A, Yang H J, *et al.* Effect of dietary Vitamin C and immunopolysacchride on growth, feed utilization and composition of body of shrimp, *Litopenaeus vannamei* Boone[J]. *Marine Sciences*, 2004, 28(8): 9-13 (in Chinese).
- [101] Li E C, Yu N, Chen L Q, *et al.* Dietary vitamin B<sub>6</sub> requirement of the Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, at low salinity[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2010, 41(5): 756-763.
- [102] 李二超, 曾嶂, 禹娜, 等. 饲料蛋白质和维生素B<sub>6</sub>对低盐度下凡纳滨对虾生长和转氨酶活力的影响[J]. *动物营养学报*, 2010, 22(3): 634-639.  
Li E C, Zeng C, Yu N, *et al.* Effects of dietary protein and vitamin B<sub>6</sub> levels on growth and aminotransferase activities of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) at low salinity[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2010, 22(3): 634-639 (in Chinese).
- [103] 黄晓玲. 凡纳滨对虾幼虾对硫胺素、泛酸、维生素B<sub>6</sub>和肌醇需要量的研究 [D]. 宁波: 宁波大学, 2014.  
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- Huang X L. Study on the requirements of thiamin, pantothenic acid, vitamin B<sub>6</sub> and inositol for juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[D]. Ningbo: Ningbo University, 2014 (in Chinese).
- [104] 何志交, 曹俊明, 陈冰, 等. 凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)维生素B<sub>1</sub>需要量的研究[J]. *动物营养学报*, 2010, 22(4): 977-984.
- He Z J, Cao J M, Chen B, *et al.* A study on dietary vitamin B<sub>1</sub> requirement of *Litopenaeus vannamei*[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2010, 22(4): 977-984 (in Chinese).
- [105] Davis D A, Gatlin III D M. Dietary mineral requirements of fish and marine crustaceans[J]. *Reviews in Fisheries Science*, 1996, 4(1): 75-99.
- [106] 黄飞. 低鱼粉饲料中补充矿物元素对低盐度养殖凡纳滨对虾生长的影响 [D]. 厦门: 集美大学, 2015.
- Huang F. Effects of fish meal substitution diets supplemented with mineral premix on the growth of *Litopenaeus vannamei* reared in low salinity water[D]. Xiamen: Jimei University, 2015 (in Chinese).
- [107] Davis D A, Lawrence A L, Gatlin III D M. Response of *Penaeus vannamei* to dietary calcium, phosphorus and calcium: phosphorus ratio[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 1993, 24(4): 504-515.
- [108] Cheng K M, Hu C Q, Liu Y N, *et al.* Effects of dietary calcium, phosphorus and calcium/phosphorus ratio on the growth and tissue mineralization of *Litopenaeus vannamei* reared in low-salinity water[J]. *Aquaculture*, 2006, 251(2-4): 472-483.
- [109] Davis D A, Arnold C R. Estimation of apparent phosphorus availability from inorganic phosphorus sources for *Penaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 1994, 127(2-3): 245-254.
- [110] Niu J, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Effect of dietary phosphorus sources and varying levels of supplemental phosphorus on survival, growth and body composition of postlarval shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2008, 14(5): 472-479.
- [111] Cheng K M, Hu C Q, Liu Y N, *et al.* Dietary magnesium requirement and physiological responses of marine shrimp *Litopenaeus vannamei* reared in low salinity water[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2005, 11(5): 385-393.
- [112] Davis D A, Lawrence A L, Gatlin III D M. Evaluation of the dietary zinc requirement of *Penaeus vannamei* and effects of phytic acid on zinc and phosphorus bioavailability[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 1993, 24(1): 40-47.
- [113] Lin S M, Lin X, Yang Y, *et al.* Comparison of chelated zinc and zinc sulfate as zinc sources for growth and immune response of shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Aquaculture*, 2013, 406-407: 79-84.
- [114] Davis D A, Lawrence A L, Gatlin III D M. Dietary copper requirement of *Penaeus vannamei*[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993, 59(1): 117-122.
- [115] Bharadwaj A S, Patnaik S, Browdy C L, *et al.* Comparative evaluation of an inorganic and a commercial chelated copper source in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) fed diets containing phytic acid[J]. *Aquaculture*, 2014, 422-423: 63-68.
- [116] Liu F Y, Lawrence A L. Dietary manganese requirement of *Penaeus vannamei*[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 1997, 15(2): 163-167.
- [117] Katya K, Lee S, Yun H, *et al.* Efficacy of inorganic and chelated trace minerals (Cu, Zn and Mn) premix sources in Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone) fed plant protein based diets[J]. *Aquaculture*, 2016, 459: 117-123.
- [118] Xie J J, Liu Q Q, Liao S Y, *et al.* Effects of dietary mixed probiotics on growth, non-specific immunity, intestinal morphology and microbiota of juvenile pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2019, 90: 456-465.
- [119] Chen M, Chen X Q, Tian L X, *et al.* Enhanced intestinal health, immune responses and ammonia resistance in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) fed dietary hydrolyzed yeast (*Rhodotorula mucilaginosa*) and *Bacillus licheniformis*[J]. *Aquaculture Reports*, 2020, 17: 100385.
- [120] Chen M, Chen X Q, Tian L X, *et al.* Improvement of growth, intestinal short-chain fatty acids, non-specific immunity and ammonia resistance in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) fed dietary water-soluble chitosan and mixed probiotics[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part C: Toxicology & Pharmacology*, 2020, 236: 108791.
- [121] Won S, Hamidoghli A, Choi W, *et al.* Evaluation of potential probiotics *Bacillus subtilis* WB60, *Pediococcus*

- cus pentosaceus*, and *Lactococcus lactis* on growth performance, immune response, gut histology and immune-related genes in whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(2): 281.
- [122] Wang T T, Yang J Z, Lin G, *et al.* Effects of dietary Mannan oligosaccharides on non-specific immunity, intestinal health, and antibiotic resistance genes in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Frontiers in Immunology*, 2021, 12: 772570.
- [123] Zhang J, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Effects of dietary mannan oligosaccharide on growth performance, gut morphology and stress tolerance of juvenile Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2012, 33(4): 1027-1032.
- [124] Chen M, Chen X Q, Tian L X, *et al.* Beneficial impacts on growth, intestinal health, immune responses and ammonia resistance of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) fed dietary synbiotic (mannan oligosaccharide and *Bacillus licheniformis*)[J]. *Aquaculture Reports*, 2020, 17: 100408.
- [125] Prabawati E, Hu S Y, Chiu S T, *et al.* A synbiotic containing prebiotic prepared from a by-product of king oyster mushroom, *Pleurotus eryngii* and probiotic, *Lactobacillus plantarum* incorporated in diet to improve the growth performance and health status of white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2022, 120: 155-165.
- [126] Yao W X, Li X Q, Zhang C Y, *et al.* Effects of dietary synbiotics supplementation methods on growth, intestinal health, non-specific immunity and disease resistance of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2021, 112: 46-55.
- [127] Pu H Y, Li X Y, Du Q B, *et al.* Research progress in the application of Chinese herbal medicines in aquaculture: A review[J]. *Engineering*, 2017, 3(5): 731-737.
- [128] Chang Z Q, Ge Q Q, Sun M, *et al.* Immune responses by dietary supplement with *Astragalus* polysaccharides in the Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2018, 24(2): 702-711.
- [129] Liu X L, Xi Q Y, Yang L, *et al.* The effect of dietary *Panax ginseng* polysaccharide extract on the immune responses in white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2011, 30(2): 495-500.
- [130] Liu P C, Lin P W, Huang C L, *et al.* Long-term administration of diets containing *Gracilaria tenuistipitata* extract induce the expression of immune-related genes and increase the immune response and resistance against *Vibrio harveyi* in white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Gene Reports*, 2019, 15: 100378.
- [131] Ngo H V T, Huang H T, Lee P T, *et al.* Effects of *Phyllanthus amarus* extract on nonspecific immune responses, growth, and resistance to *Vibrio alginolyticus* in white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2020, 107: 1-8.
- [132] de Jesus Raposo M F, De Morais R M S C, de Morais A M M B. Bioactivity and applications of sulphated polysaccharides from marine microalgae[J]. *Marine Drugs*, 2013, 11(1): 233-252.
- [133] Niu J, Liu Y J, Lin H Z, *et al.* Effects of dietary chitosan on growth, survival and stress tolerance of postlarval shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture Nutrition*, 2011, 17(2): e406-e412.
- [134] Reddy G V S, Vijaya C. Efficacy of  $\beta$ -glucan from *Debaryomyces hansenii* as an immunostimulant in *Litopenaeus vannamei* culture[J]. *Aquaculture International*, 2021, 29(4): 1451-1458.
- [135] Wu Y S, Liao S Y, Huang C T, *et al.* Beta 1, 3/1, 6-glucan and vitamin C immunostimulate the non-specific immune response of white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2016, 57: 269-277.
- [136] Bai N, Zhang W B, Mai K S, *et al.* Effects of discontinuous administration of  $\beta$ -glucan and glycyrrhizin on the growth and immunity of white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 2010, 306(1-4): 218-224.
- [137] Koller M, Muhr A, Braunegg G. Microalgae as versatile cellular factories for valued products[J]. *Algal Research*, 2014, 6: 52-63.
- [138] Capelli B, Bagchi D, Cysewski G R. Synthetic astaxanthin is significantly inferior to algal-based astaxanthin as an antioxidant and may not be suitable as a human nutraceutical supplement[J]. *Nutrafoods*, 2013, 12(4): 145-152.
- [139] Kamath B S, Srikanta B M, Dharmesh S M, *et al.* Ulcer preventive and antioxidative properties of astaxanthin from *Haematococcus pluvialis*[J]. *European Journal of Pharmacology*, 2008, 590(1-3): 387-395.
- [140] Niu J, Tian L X, Liu Y J, *et al.* Effect of dietary astaxanthin on growth, survival and stress tolerance of white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 2011, 311(1-4): 15-22.

- anthin on growth, survival, and stress tolerance of postlarval shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. [Journal of the World Aquaculture Society](#), 2009, 40(6): 795-802.
- [141] Zhang J, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Effects of dietary astaxanthin on growth, antioxidant capacity and gene expression in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. [Aquaculture Nutrition](#), 2013, 19(6): 917-927.
- [142] Fang H H, He X S, Zeng H L, *et al.* Replacement of astaxanthin with lutein in diets of juvenile *Litopenaeus vannamei*: effects on growth performance, antioxidant capacity, and immune response[J]. [Frontiers in Marine Science](#), 2021, 8: 803748.
- [143] Xie S W, Fang W P, Wei D, *et al.* Dietary supplementation of *Haematococcus pluvialis* improved the immune capacity and low salinity tolerance ability of post-larval white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. [Fish & Shellfish Immunology](#), 2018, 80: 452-457.
- [144] Ju Z Y, Deng D F, Dominy W G. Pigmentation of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, by dietary astaxanthin extracted from *Haematococcus pluvialis*[J]. [Journal of the World Aquaculture Society](#), 2011, 42(5): 633-644.
- [145] 刘晓慧. 不同来源的虾青素对凡纳滨对虾幼虾的影响及作用机制 [D]. 青岛: 中国科学院大学 (中国科学院海洋研究所), 2018.
- Liu X H. Effects of natural and synthetic astaxanthin on *Litopenaeus vannamei*, in the nursery phase[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2018 (in Chinese).
- [146] Niu J, Xie S W, Fang H H, *et al.* Dietary values of macroalgae *Porphyra haitanensis* in *Litopenaeus vannamei* under normal rearing and WSSV challenge conditions: effect on growth, immune response and intestinal microbiota[J]. [Fish & Shellfish Immunology](#), 2018, 81: 135-149.
- [147] Yu Y Y, Chen W D, Liu Y J, *et al.* Effect of different dietary levels of *Gracilaria lemaneiformis* dry power on growth performance, hematological parameters and intestinal structure of juvenile Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. [Aquaculture](#), 2016, 450: 356-362.
- [148] Niu J, Xie J J, Guo T Y, *et al.* Comparison and evaluation of four species of macro-algae as dietary ingredients in *Litopenaeus vannamei* under normal rearing and WSSV challenge conditions: effect on growth, immune response, and intestinal microbiota[J]. [Frontiers in Physiology](#), 2019, 9: 1880.
- [149] Sharawy Z Z, Ashour M, Abbas E, *et al.* Effects of dietary marine microalgae, *Tetraselmis suecica*, on production, gene expression, protein markers and bacterial count of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. [Aquaculture Research](#), 2020, 51(6): 2216-2228.
- [150] Wang Y Y, Li M Z, Filer K, *et al.* Evaluation of *Schizochytrium* meal in microdiets of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) larvae[J]. [Aquaculture Research](#), 2017, 48(5): 2328-2336.



## Research advances in nutritional physiology and high-efficiency and environment-friendly feed of *Litopenaeus vannamei*

NIU Jin<sup>\*</sup>, ZHAO Wei

(Institute of Aquatic Economic Animals, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

**Abstract:** The Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) is rich in protein, minerals and unsaturated fatty acids, and is a high-quality protein source with balanced nutrition and high economic value. *L. vannamei* has become the most important marine shrimp culture species in China, with an annual output of 1 197 700 tons, accounting for more than 85% of the country's total output of cultured marine shrimp. Although the research on the nutritional physiology of *L. vannamei* is gradually deepened, the feed formula is gradually improved, and the processing technology is gradually maturing, there are still many problems to be solved. In view of the key problems in the development of the shrimp industry, including the shortage of feed materials, the increasing pressure on the culturing environment and the degradation of germplasm resources, it is particularly important to build a database of precise nutritional requirements of *L. vannamei* in different growth stages and breeding conditions. It is helpful to enhance the ability of stress resistance and health of the cultured shrimp, improve the feed utilization and reduce nitrogen and phosphorus emissions, and ultimately achieve sustainable development of the environment-friendly and profitable *L. vannamei* culturing industry. Up to now, there have been a lot of reports on the shrimp's nutritional requirements and feed, yet studies on its precise nutritional requirements at different growth stages and the relationship between nutrients and functional feed additives are still not thorough enough. This paper summarizes the requirements of *L. vannamei* for protein, lipid, carbohydrates and micronutrients, dietary replacement of fish meal with other protein resources and fish oil with other lipid resources, as well as the application of functional feed additives. Therefore, future studies should focus on ① research and development of new non-food protein sources to replace fishmeal and soybean meal, ② research and development of original functional feed additives, ③ construction of accurate nutrition database for different growth stages, and ④ research on nutrition metabolism mechanism. We hope this review can provide scientific reference for the study of accurate nutrition and development of high-efficiency and environment-friendly formula feed, so as to promote the healthy and sustainable development of *L. vannamei* aquaculture industry.

**Key words:** *Litopenaeus vannamei*; accurate nutrition; nutritional requirement; high-efficient feed; nutrients

**Corresponding author:** NIU Jin. E-mail: gzniu jin2003@163.com

**Funding projects:** China Agriculture Research System (CARS-48)