

# 中国对虾摄食行为的化学感觉生理学研究\*

## — I. 中国对虾寻食过程中的化学感觉

陈楠生

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

**摘要** 中国对虾稚虾在寻食过程中具有显著的化学感觉机能(距离化学感觉)。天然食物(如沙蚕、小鱼)匀浆引起中国对虾寻食行为的作用明显强于单一化学物质(包括氨基酸、有机酸、糖类和甜菜碱等)。不同天然饵料匀浆对中国对虾的诱食性由强到弱依次为:日本沙蚕>面条鱼>巢沙蚕>蛤仔>紫贻贝。煮沸后的天然饵料匀浆对中国对虾的诱食性显著提高。水体中的化学刺激物,基本上不影响中国对虾对人工配合饵料的摄食率。本文还将中国对虾寻食行为中的距离化学感觉与墨吉对虾、日本对虾、罗氏沼虾和美洲螯龙虾进行了比较。

**关键词** 中国对虾, 寻食行为, 距离化学感觉

水生动物大多具有敏锐的化学感觉,以感受其生存环境中的许多信息。水环境中的化学信息几乎调控着水生动物行为的各个方面,诸如摄食、觅偶、交配、洄游、逃避捕食者、集群、共栖、附着生物幼体的附着变态等<sup>[6]</sup>。研究水生动物的化学感觉特性及其机制,有助于深入了解动物的各种行为过程,这样,可进一步探索动物行为的人工调控模式,为水产养殖服务<sup>[1]</sup>。

Hindley<sup>[11]</sup>对墨吉对虾(*Penaeus merguiensis de Man*)成虾的研究表明,墨吉对虾成虾主要靠化学感觉来发现食物和识别食物,机械感受器(或称为振动感受器)在寻找食物中不起作用,同时他还证明,视觉在食物的察觉和定位中是不重要的。Bullock 等<sup>[4]</sup>认为,甲壳动物的物体视觉是原始的。由此看来,调控对虾成虾摄食行为的感觉形式主要是化学感觉。

水生动物的化学感觉可分为两种,即距离化学感觉(也称嗅觉 Olfaction),以及接触化学感觉(也称味觉 Gustation 或 Taste)。两种化学感觉的功能不同,前者主要在寻食过程中起作用,后者主要在进食过程中起作用。甲壳动物的化学感觉<sup>[2]</sup>,以美洲螯龙虾(*Homarus americanus*),欧洲螯龙虾(*Homarus gammarus*),佛罗里达刺龙虾(*Panulirus argus*)和日本刺龙虾(*Panulirus japonicus*)等为实验对象的研究报道占绝大多数。结果表明:(1)距离化学感觉器官是第1触角;接触化学感觉器官是口器附肢和步足<sup>[3]</sup>。(2)引起摄食行为(包括寻食和进食)的化学刺激物主要是小分子量(如分子量<1 000 daltons)、可溶性的游离分子如各种氨基酸、有机酸、单糖、核苷和核苷酸等<sup>[7]</sup>。

以重要经济动物对虾为实验对象的报道不多见。Hindley<sup>[11]</sup>首次报道了化学感觉在墨吉对虾成体摄食过程中的重要作用,并得出引起寻食(探测)和进食(口器咀嚼运动)的氨基酸浓度是不同的。Hill 等<sup>①</sup>发现在黑暗条件下食用对虾(*Panulirus esculentus*)成体对化学组成不同的食物具有选择性。

\* 得到中国科学院院长基金、中国科学院海洋研究所所长基金以及山东省自然科学基金的支持。

① Harpaz, S., 1993. Growth enhancement in a freshwater prawn through the use of a chemoattractant (in press).

Nakamura<sup>[13]</sup>认为,日本对虾(*P. japonicus*)寻食行为和进食行为的化学物质也是不同的,前者主要是游离氨基酸,后者则是一些蛋白质和糖类如淀粉和葡萄糖。

中国对虾是我国黄海、渤海的重要经济虾类,人工养殖发展很快。弄清其摄食过程中的化学感觉特性是提高养殖对虾的管理水平的重要内容。本文探讨了(1)成虾寻食过程中的化学敏感性;(2)水体中化学刺激物对成虾摄食人工配合饵料的影响。

## 1 材料与方法

实验用中国对虾(*Penaeus chinensis*)于1992年7月和1993年7月从青岛市黄岛对虾养殖场(位于胶州湾,北纬 $35^{\circ}38' \sim 36^{\circ}18'$ ,东经 $120^{\circ}04' \sim 120^{\circ}23'$ )购得。体长(TL) $7 \sim 8\text{cm}$ 。在实验室中分别暂养于玻璃缸水槽(约 $0.35\text{m}^3$ )中,每缸30尾。以福建马尾产海马牌对虾人工配合饵料喂养,日投饵两次(09:00, 16:00),充气,日换水 $1/3$ 。每天吸底去污。自然光照明(约14L:10D)。温度 $25.0^{\circ}\text{C} \sim 26.0^{\circ}\text{C}$ 。实验用海水为中国科学院海洋研究所水族楼自然海水。海水盐度为 $33.1 \pm 0.5$ , pH为 $8.1 \pm 0.6$ 。

刺激物的制备。(1)动物饵料的匀浆。取50g组织,置DS-1型高速( $10\,000\text{r}/\text{min}$ )捣碎机里匀浆5min,300目筛绢过滤,溶入自然海水,配成1000ml溶液。(2)单一化学物质,用自然海水配成浓度为 $10^{-2} \sim 10^{-6}\text{mol/L}$ 。

本文实验参考了Carr等<sup>[5]</sup>和Harpaz等<sup>[9]</sup>的方法。实验在圆柱形玻璃缸水槽里进行。底面直径80cm,高75cm。实验当天不投饵。实验时,停止充气。在池底置一块白色塑料薄膜,上绘系列同心圆,示距底面中心的距离。实验装置如图1所示。进样装置采用医用吊瓶。化学刺激物(各种均浆或单一化学物质的溶液)盛于盐水瓶内,以一定速度( $200\text{ml}/10\text{min}$ )向池底中心滴加。滴加刺激物前让对虾稳定约1h。(1)记录实验过程中对虾的运动情况;(2)从开始滴加时起10min内记录每min内对虾主动靠近进样口(伴随着步足的逐渐剧烈运动游向进样口,或横向爬向进样口,或在进样口附近有停顿,或用步足抱住进样口等)的次数,以及(3)开始趋向进样口时与进样口间的距离。

对虾对化学刺激物敏感性的计算方法。通常,开始进样时,对虾反应较弱,随之变强,然后又有减弱趋势。本文中,寻食敏感性(SS)用10min内靠进样口的总虾数表示。

实验分两部分内容:

(1)寻食过程中对虾对不同刺激物的敏感性。刺激物包括:(1)日本沙蚕匀浆、巢沙蚕匀浆、菲律宾蛤仔匀浆、紫贻贝匀浆、面条鱼匀浆,以及上述匀浆经冷冻或煮沸后得到的刺激物;(2)游离普通氨基酸、有机酸、单糖、牛磺酸、甜菜碱等溶液;(3)自然海水作对照。

(2)化学刺激物对对虾摄食人工配合饵料的影

响。实验方法类似Harpaz<sup>[10]</sup>。在实验池中投喂一定量(10g)海马牌对虾人工配合饵料,一定时间(1h

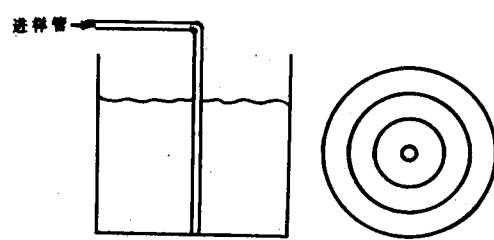


图1 实验装置

Fig. 1 Experimental installation

或 2h)后再加入一定量的刺激物(100ml 匀浆液或 100ml  $10^{-3}$ mol/L 的甜菜碱-HCl),再过一定时间后吸出残饵,凉干,称重。以不加刺激物的实验池为对照。

## 2 结 果

### 2.1 中国对虾寻食行为的描述

当实验水槽充气撤销海水静止时,对虾趋于伏卧于池底,或沿池壁游泳,但步足的运动很微弱,并且运动幅度很小。第 1 触角不摆动。口器附肢除第 2 小颚的颤舟叶作周期性运动(以产生呼吸水流)外,其余基本不运动。当有食物(如沙蚕)存在或向池中注入有效化学刺激物(如沙蚕匀浆)时,对虾表现出明显的寻食行为:(1)步足出现探索行为,以缓慢的节奏在较大的范围内运动;(2)步足运动加快,头部朝向食物源方向;(3)对虾向食物源爬动,并在游泳足帮助下游向食物源;(4)有些对虾以与身体垂直的方向“横行”向食物源,此时运动附肢为步足,速度很快(类似蟹的“横行”);(5)对虾用步足抱住食物或刺激物进样孔,此时口器附肢也协助运动。

### 2.2 中国对虾在寻食过程中对不同化学刺激物的敏感性

2.2.1 以中国对虾天然饵料的匀浆作为刺激物 结果如表 1 所示。由此可知:(1)对不同天然饵料匀浆的敏感性差异很大;(2)对鲜活天然饵料匀浆的不同处理(如加热煮沸,冷冻 24h)会影响其对中国对虾寻食行为的引诱性。例如紫贻贝匀浆在加热煮沸后,对虾对其敏感性显著增强。

2.2.2 以低分子量、可溶性的游离分子为刺激物 本实验试验了(1)氨基酸类,如甘氨酸、丝氨酸、谷氨酸、天冬氨酸、赖氨酸、精氨酸、 $\gamma$ -氨基丁酸等;(2)有机酸类如琥珀酸、苹果酸等;(3)单、双糖类如葡萄糖、果糖、蔗糖、麦芽糖等;(4)其他刺激物如甜菜碱、牛磺酸、味精、小茴香、山茶、咖喱、甜菊甙等不同浓度下( $0.01\sim10$ mol/L)对虾的寻食行为。结果表明,上述物质注入实验水槽后,10min 内几乎没有对虾表现出对进样孔的寻食行为,其效果与注入自然海水后的效果没有区别。因此,上述物质在中国对虾寻食过程中基本不起作用。

### 2.3 化学刺激物对中国对虾摄食人工配合饵料的影响

2.3.1 盐酸甜菜碱(Betaine-HCl)作为刺激物 共用 4 个玻璃缸(同上),每缸 20 尾虾。各加入 10g 人工配合饵料(海马牌),1h 后在其中 2 缸加入 100 ml  $10^{-3}$ mol/L 的 Bet-HCl 溶液,另 2 缸为对照。对虾继续摄食 1h 后,吸出残饵,凉干,称重,计算摄食率。结果为:加 Bet-HCl 摄食率为  $0.080\pm0.01$ g/h,对照为  $0.078\pm0.012$ g/h。

2.3.2 沙蚕匀浆作为刺激物 共用 10 个玻璃缸,每缸 20 尾虾,各加入 10g 人工配合饵料,2h 后在其中 5 缸加入沙蚕匀浆 100ml,另 5 缸为对照。对虾继续摄食 2h 后,吸出残饵,凉干,称重,计算摄食率。结果为:加匀浆摄食率为  $0.066\pm0.016$ g/h;对照为  $0.064\pm0.006$ g/h。

2.3.3 面条鱼匀浆作为刺激物 方法同 2.4.2。结果为:加匀浆摄食率为  $0.070\pm0.008$ g/h,对照为  $0.068\pm0.012$ g/h。

## 3 讨论

中国对虾是否具有化学感觉以及化学感觉在寻食过程中是否起作用,是长期以来引人注目的问题。因为这关系到在设计中国对虾人工配合饵料时是否需考虑一个重要的添加剂成份——诱食

剂。国内外有不少人对诱食剂进行了研究,中国对虾人工配合饵料诱食剂也开始受到重视。如李光友等<sup>①</sup>(1987)发现某些食品下脚料经微生物发酵后对中国对虾具有一定诱食性,并将其加入配饵中使用。另外,市场畅销的对虾人工配合饵料(如海马牌)中也有诱食剂成份,使其具有较低的饵料系数。但是,有关中国对虾寻食过程中的化学感觉调控机制的研究,尚未有报道,本文初步回答了这一问题。

表1 中国对虾对各种不同天然饵料匀浆液的寻食敏感性

Tab. 1 Searching sensitivity of *Penaeus chinensis* to natural diets extracts

饵料名称	刺激物制作	有寻食行为的虾次		开始寻食行为时距进样口的平均距离(cm)	有寻食行为的虾次占总虾数的比率	开始寻食行为时距进样口的总平均距离(cm)
		池中虾数	行为的虾次			
日本沙蚕	匀浆	22	28	10.2	1.58	10.4
		19	37	10.6		
巢沙蚕	匀浆	25	26	10.6	0.96	10.8
		23	20	11.1		
紫贻贝	匀浆	24	10	12.7	0.24	11.4
		21	1	10.0		
蛤仔	匀浆	21	14	9.3	0.57	10.0
		21	10	10.6		
日本沙蚕	匀浆、煮沸、冷却至室温	17	11	12.7	0.70	12.4
		23	17	12.1		
紫贻贝	匀浆、煮沸、冷却至室温	28	40	10.8	1.41	10.4
		21	29	9.9		
日本沙蚕	-20℃过夜,升至室温,匀浆	22	29	12.3	1.51	12.3
		19	33	12.4		
紫贻贝	-20℃过夜,升至室温,匀浆	25	7	11.0	0.37	10.9
		21	10	10.8		
巢沙蚕	匀浆、煮沸、冷却至室温	24	37	12.8	1.11	12.8
		20	12	12.9		
蛤仔	匀浆、煮沸、冷却至室温	21	10	12.1	0.33	12.1
		21	4	11.8		
面条鱼	匀浆	17	29	12.1	1.21	12.2
		22	18	12.2		
紫贻贝	-20℃过夜,升至室温,匀浆、煮沸、冷却至室温	26	37	11.8	1.17	11.5
		21	18	11.1		
日本沙蚕	-20℃过夜,升至室温,匀浆、至沸、冷却至室温	21	50	10.5	2.12	10.9
		21	39	11.4		

实验室结果表明,化学感觉在中国对虾寻食过程中具有明显的作用。即中国对虾具有距离化学感觉(Distance chemoreception),并由此产生寻食行为。本实验表明,在静水中化学物质诱导对虾寻食的有效范围约在15cm之内。对虾天然饵料的匀浆具有显著的诱食效果,而本实验中尝试的各种单一化学物质的诱食效果均很差,几乎没有诱食作用。

中国对虾对不同的天然饵料匀浆也具有不同的寻食敏感性,由强到弱依次为:日本沙蚕>面条鱼>巢沙蚕>蛤仔>紫贻贝。对上述天然饵料进行处理,能改变其对中国对虾的诱食性。如日本沙蚕,-20℃过夜后,匀浆的诱食性变弱,而将其-20℃过夜,匀浆煮沸后,对中国对虾的诱食性变强。

① 李光友、毛元兴,1987。对虾诱饵剂研究报告。

对于紫贻贝,更是如此。紫贻贝匀浆的诱食效果很差,而经煮沸后,诱食效果高于巢沙蚕匀浆的诱食性,与日本沙蚕匀浆的诱食效果相差不远。

**表 2 水体中的盐酸甜菜碱对中国对虾摄食人工配合饵料的影响**

Tab. 2 Effects of Bet-HCl in seawater on the feeding of *Penaeus chinensis* on artificial diets

水体中刺激物	摄食量(g)	每次摄食率(g/h)	摄食率(g/h)
Bet-HCl	3.5	0.088	0.080±0.011
	2.9	0.073	
对照	3.45	0.086	0.078±0.012
	2.75	0.069	

**表 3 水体中的沙蚕匀浆对中国对虾摄食人工配合饵料影响**

Tab. 3 Effects of marine worm extracts in sea water on the feeding of *Penaeus chinensis* on artificial diets

水体中刺激物	摄食量(g)	每次摄食率(g/h)	摄食率(g/h)
沙蚕匀浆	4.3	0.054	
	4.8	0.060	
对照	4.8	0.060	0.066±0.016
	4.8	0.060	
沙蚕匀浆	7.5	0.094	
	4.4	0.055	
对照	5.0	0.062	
	5.0	0.062	0.064±0.006
对照	5.4	0.068	
	5.8	0.073	

如何使养殖池中的中国对虾更有效地寻找人工配合饵料,对于提高中国对虾对人工配合饵料的利用率,从而减少浪费并减轻对养殖池的污染很重要。Harpaz<sup>[10]</sup>将 Betaine-HCl 溶液加入已投喂人工配合饵料 2h 的罗氏沼虾的养殖水槽中,摄食率比对照组提高 10%。这样经过 6 周的喂养(2 次/d)以后,观察到加入 Betaine-HCl 的池养罗氏沼虾比对照组的生长率提高 17%。本文按 Harpaz(1993)的方法对中国对

**表 4 水体中的面条鱼匀浆对中国对虾摄食人工配合饵料的影响**

Tab. 4 Effects of small fish extracts in sea water on the feeding of *Penaeus chinensis* on artificial diets

水体中刺激物	摄食量(g)	每次摄食率(g/h)	摄食率(g/h)
面条鱼匀浆	6.6	0.083	
	4.9	0.061	
对照	5.2	0.065	0.070±0.008
	5.7	0.071	
面条鱼匀浆	5.6	0.070	
	6.0	0.075	
对照	3.8	0.048	
	6.5	0.081	0.068±0.012
对照	5.5	0.069	
	5.4	0.068	

虾进行了类似的实验。结果表明,加入 Betaine-HCl 后对摄食率基本无影响。结果的差异可能反映了中国对虾与罗氏沼虾寻食过程中的化学感觉特性的差异。Betaine-HCl 并不能有效地引起中国对虾的寻食行为。作者尝试用沙蚕匀浆和小鱼匀浆替代 Betaine-HCl,效果仍不甚明显。

在中国对虾寻食过程中起距离化学感觉的器官,将在下面的章节探讨。

## 参考文献

- [1] 陈楠生、孙海宝,1991。海洋科学 6:8~10。
- [2] 陈楠生、孙海宝,1992。海洋与湖沼 23(3):334~342。
- [3] Atema, J., 1980., *Oceanus*, 23:4-18.
- [4] Bullock, T. H. and Horridge, G. A., 1965. Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates, W. H. Freeman Company, San Francisco and London. 1 063-1 114.
- [5] Carr, W. E. S. and Derby, C. D., 1986. *J. Chem. Ecol.* 12: 989-1011.
- [6] Carr, W. E. S., 1988. The molecular nature of chemical stimuli in the aquatic environment, In Sensory Biology of Aquatic Animals,

- Eds. Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N., and Tarolga, W. N., Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo, 3-28.
- [7] Derby, C. D., 1984. *Homarus americanus*, *Mar. Behav. Physiol.* 10: 273-282.
  - [8] Furessery, Z. M., 1978. *Panulirus argus*, *Comp. Biochem. Physiol.* 60:303-308.
  - [9] Harpaz, S. and Steiner, J. E., 1990. *Crustaceana* 58(2):175-185.
  - [10] Hill, B. J. and Wassenberg, T. J., 1987. *Aust. J. Mar. Fresh. W. Res.* 38:138-140.
  - [11] Hindley, J. P. R., 1975. *Mar. Behav. Physiol.* 3:193-210.
  - [12] Nakamura, K., 1987. *Memoirs of Faculty of Fisheries Kagoshima University* 36(1):201-205.

## BEHAVIOR OF JUVENILE *Penaeus chinensis* O'SBECK

Chen Nansheng

(Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071)

Received: Jun. 8, 1995

Key Words: *Penaeus chinensis* Osbeck, food searching behavior, distance chemoreception

### Abstract

Distance chemoreception plays an important role in the food searching behavior of *Penaeus chinensis* Osbeck. The shrimp can react to chemical stimuli at a distance of as far as 15 cm. Results show that the extracts of natural food such as marine worm and small fish are far more effective in arousing searching behavior than simple compounds such as free amino acids, organic acids, carbonhydrates, taurine and betaine, etc.. Extracts of different natural foods have different attractiveness, marine worm>small fish>~~class~~>mussel. The attractiveness of the extracts of natural food increased after boiling. The introduction of betaine-HCl solution doesn't affect the feeding rate on the artificial pellets of the shrimp.

