

海洋滤食性贝类摄食率的研究现状*

INGESTION RATE OF MARINE SUSPENSION-FEEDING MOLLUSCS'

董 波 薛钦昭 李 军

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

摄食率 IR (Ingestion rate) 是反映滤食性贝类生理状况的一项动态指标, 它直接受到贝类所处环境的生物和非生物因子的影响。诸如海水的温度、盐度、流速、饵料的浓度和质量等。同时由于方法不同, 即使对同种贝类同一状态下摄食率的测定结果也往往差别很大。因此, 60 年代以来, 国内外专家就从不同途径对滤食性贝类的摄食率进行了研究。进入 80 年代,

随着微流探针、高精度的流体颗粒计数器、电镜、微胶囊技术以及同位素示踪技术的出现, 人们对摄食率的研究手段和了解有了进一步的提高。

* 国家九五科技攻关项目 96-922-02-03 号;
中国科学院海洋研究所调查报告第 3660 号。
收稿日期: 1998-05-08; 修回日期: 1998-06-10

1 研究方法

滤食性贝类的摄食率 IR 是指贝类在单位时间内所滤过颗粒物的重量 ($\text{mg} \cdot \text{h}^{-1}$)。其计算方法因不同的实验条件而分为两种情况。

1.1 静水实验

用 Jørgensen 1943 年提出的公式:

$$IR = V \times [C_{eo} - (C_{eo} \times S_{ed}) - C_{et}] / (N \times t)$$

V 为培养器的体积(L); N 为实验贝个体数; C_{eo} , C_{et} 分别为实验开始和 t 时间时饵料的浓度 ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$); S_{ed} 为对照组饵料变化系数; $S_{ed} = (C_{eo} - C_{et}) / C_{eo}$, C_{eo} , C_{et} 分别为对照组实验开始和 t 时间后的饵料浓度 (mg/L)。

1.2 流水实验

用 Hildreth 1976 年提出的公式: $IR = V \times (C_1 - C_2) / N$, V 为水流速度(L/h); C_1, C_2 分别为进水口和出水口的饵料浓度 (mg/L); N 为实验贝个体数。

以上公式中均假设在实验期间贝类的摄食是稳定的,且不间断。所求值是这段时间的平均摄食率;同时是假定饵料浓度在假粪阈值以下。当饵料浓度在阈值以上时,摄食率 IR 应该减去单位时间内产生的假粪重量。

饵料浓度的计数最早是用显微镜计数或用犁刀计数器直接测定,现在可以用放射性同位素 ^{14}C 和 ^{32}P 来标记饵料生物的方法测定,或者用颗粒计数器来测定。也可以通过测定饵料中叶绿素 a 的含量变化来推算。叶绿素 a 的测定按 Parsons 等 1992 年的方法。这种方法是假设贝类只滤食水中含有叶绿素的颗粒。而用海水中悬浮的颗粒物 TPM (Total particulate matter) 和颗粒有机物 POM (Particulate organic matter) 来作为测定指标则不但包括了贝类摄食的藻类,还包括了其经常摄食的有机碎屑和泥砂颗粒。这是比较准确,也是目前比较常用的方法。

TPM 和 POM 测定的方法如下:用经过 450°C 灼烧 6 h 后称重 (W_0) 并标记好的 GF/c 玻璃纤维滤纸 (孔径为 $1.2 \mu\text{m}$) 来抽滤一定体积的水样,所滤物用 0.5 mol/L 的甲酸铵 (约 10 ml) 漂洗掉盐分;然后在 110°C 下烘干至恒重,称重 (W_{110}); 再在 450°C 灼烧 6 h 后称重 (W_{450})。称量用 Sartorius Research 电子天平 (精确到 0.0001 g)。按以下公式计算 POM 和 TPM 的值:

$$\text{POM} = W_{110} - W_{450}; \text{TPM} = W_{110} - W_0$$

这种方法还可以用来测定粪便和假粪中的 POM

和 TPM 的值。

2 影响摄食率的几个因子

2.1 海水的温度

温度的波动是引起贝类生理活动变化的重要因素之一。许多种类的研究结果表明,滤食性贝类的摄食率受温度的影响十分显著。在一定的适宜温度范围内,摄食率随着温度的升高而加大,到一定温度 (一般在 20°C 左右) 时达到最大值。其后温度再升高,其摄食率不再升高反而下降。Griffiths, C. L. 和 Griffiths, K. J. 1987 年对此有详细的综述。Jørgensen 等 1990 年在研究偏顶蛤 *Modiolus modiolus* 时提出,在一定的温度范围内,之所以摄食率随温度的升高而加大,一方面温度和贝类鳃上侧纤毛的摆动有正的相关性,升高温度提高了纤毛的摆动频率,从而增加了摄食率。另一方面,升高温度可以减小海水的粘滞性,从而增加滤水率,提高了摄食率。当温度超过贝类正常活动的适宜温度时,就会降低其摄食器官的活力,从而导致摄食率的下降。达到最大摄食率的温度值会因不同种类而有所差别;同一种类由于适应了不同的温度环境,达到最大摄食率的温度值也会不同。另外 Pérez Camacho 和 González 1983 年在研究贻贝 *Mytilus edulis* 时发现,温度对摄食率的影响不但在各个种间不同,而且和个体的大小有关。他发现小个体贻贝对温度的变化比大个体有更高的敏感性。

2.2 海水的盐度

盐度对贝类摄食率也有一定的影响。Widdows 1985 年发现,降低海水盐度,贝类摄食率就会随之减小。Navarro 1988 年在研究摄食率时也观察到,盐度在 $24 \sim 30$ 时贝类的摄食率没有明显变化,低于 24 时它的摄食率开始变小,在 15 时其摄食率几乎等于 0; 另外还发现,随着盐度的降低,贝类会逐渐关闭贝壳。他认为这是因为低盐度的海水引起了贝类体内渗透压变化,导致贝类为保护机体免受伤害,关闭了贝壳,隔绝与不利外界环境的接触。这是贝类长期适应自然环境生活而产生的一种生理性保护反应。

下面是几种贝类关闭贝壳时的盐度值:

Anadara senilis 盐度 15.4 (Thus Djang 1979 年)

Mytilus edulis 盐度 19 (Widdows 1985 年)

Choromytilus chorus 盐度 15 (Navarro 1988 年)

2.3 流速

流速也是影响滤食性贝类摄食率的一个因子。Hildth 1976 年的研究表明在一定的流量(2~42 L/h)范围内,贻贝的摄食率基本保持恒定。但当流速大于 25 cm/s 时贻贝的摄食受到抑制。另据报道,当流速超过一定限度时(5~20 cm/s),大西洋深水扇贝 *Placopecten magellanicus* 和海湾扇贝 *Argopecten irradians* 的生长受到抑制。匡世煥 1996^[1]年对栉孔扇贝 *Chlamys farreri* 的研究也表明,当流速低于 300 ml/min 时,它的摄食率明显减少。这些研究都表明,在一定的范围内,流速对滤食性贝类摄食率的影响并不显著;但太大、太小的流速都会减小贝类的摄食率。

2.4 贝类的体重

贝类的体重是决定其摄食率的重要因子之一。贝类摄食率和体重的关系是幂函数的关系,可以用以下公式表示:

$$IR = aW^b$$

这说明贝类的摄食率随着体重的增加而增大,随着单位体重($IR = aW^{b-1}$)的增加而减小。在双壳类的许多报道中 b 值介于 0.4~0.8 之间, Bayne 和 Newell 1983 年综合多个文献计算表明,滤食性贝类 b 的平均值为 0.616 ± 0.127 。下面是一些滤食性贝类的 b 值:

表 1 一些滤食性贝类的 b 值

种类	b 值	检测者
<i>Mytilus edulis</i>	0.555 ± 0.160	} Winter(1978 年)
<i>M. californianus</i>	0.462 ± 0.171	
<i>Arctica islandica</i>	0.660	
<i>Modiolus modiolus</i>	0.740	
<i>Cerastoderma edule</i>	0.580	
<i>Mercenaria mercenaria</i>	0.730	
<i>Modiolus demissus</i>	0.760	
<i>Pecten irradians</i>	0.820	
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	0.630 ± 0.095	
<i>Didacna longipes</i>	0.520	
<i>D. trigonoides</i>	0.750	
<i>Argopecten irradians</i>	0.580	Kirby-Smith (1972 年)
<i>Mercenaria. mercenaria</i>	0.310	Hibbert (1977 年)
<i>Ostrea edule</i>	0.480	Rodhouse (1978 年)
<i>Aulacomya ater</i>	0.770	Griffiths 和 King (1979 年)
<i>Cerastoderma edule</i>	0.560	Newell 和 Bayne (1980 年)
<i>Choronytilus meridionalis</i>	0.596	Griffiths (1980 年)
<i>Chlamys islandica</i>	0.600	Vahl (未发表资料)
平均值±标准差	0.616 ± 0.127	

2.5 饵料的浓度和质量

饵料是影响滤食性贝类摄食率关键因子之一。Bayne 1993 年在研究贻贝 *Mytilus edulis* 的摄食行为时认为,在饵料浓度下限之内,滤食性贝类的摄食率和饵料的浓度成正比,随着 POM 和 TPM 的增大而增大。它们之间呈现一种幂函数关系:

$$IR = 0.97 (\pm 0.06) \cdot POM^{0.609} (\pm 0.07)$$

$$(r^2 = 83.4 \%)$$

$$IR = 0.83 (\pm 0.17) \cdot TPM^{0.983} (\pm 0.17)$$

$$(r^2 = 94.5 \%)$$

随着饵料浓度的增加,滤食性贝类的摄食率也

随着增大,当浓度达到一定值时,其摄食率就会达到一个最大值。Gregory, S. Bacon 1998^[4]年研究认为,海湾贝 *Placopecten magellanicus* 在 7 mg/L 时达到最大值。而砂海螂 *Mya arenaria* 在 14 mg/L 时达到最大值。随后其滤食率会稍微减少,但其变化比较缓和。Barillé 1997^[2]年认为这主要是因为阈值以上时,滤食性贝类主要有两种调节摄食率的方式:一是靠调节滤水率 FR (Filtration rate);二是主要通过产生假粪来调节摄食率。应该说这两种方式在调节摄食率时同时起作用,但在浓度较高时,前者起主要作用;在浓度较低时,后者起主要作用。

表 2 一些滤食性贝类假粪产生的阈值

种类	饵料	假粪产生的阈值 (干物质,mg/L)	检测者
<i>Mytilus edulis</i>			
4.5~5.2 cm	<i>Phaeodactylum</i>	1.0	Foster-Smith(1975年)
1.7~7.0 cm	天然浮游物	2.6~5.0	Widdows等(1979年)
3.7 cm	<i>Phaeodactylum</i> , Silt	1.0	Kiorboe等(1980年)
<i>Cerastoderma edule</i>			
3.6~4.2 cm	<i>Phaeodactylum</i>	4.0	Foster-Smith(1975年)
	<i>Isochrysis</i>	6.5	Foster-Smith(1975年)
<i>Choronotilus meridionalis</i>	<i>Dunaliella</i>	6.0	Griffiths(1980年)
<i>Crassostrea virginica</i>	天然浮游物	3.0~5.0	Haven和Morales-Alamo(1966年)
<i>Argopecten irradians</i>	<i>Thalassiosira</i>	6.0	Palmer和Williams(1980年)

在高质量的饵料(有机物所占比例较高)条件下,滤食性贝类主要靠调节滤水率来维持一定的摄食率;而在低质量的饵料(有机物所占比例较低)条件下,贝类会对鳃滤后的食物主动选择:把那些高质量的颗粒送到消化道,而把低质量的颗粒以假粪的形式排出体外,从而维持一定质量的摄食率。这种对高质量颗粒的偏好性选择摄食,保证了贝类以最经济的方式获取最合适的能量,对贝类维持其正常的生理活动有重要意义。这里所指的假粪是指鳃滤后未进入消化道而从唇瓣排出体外的呈团状的饵料。表2是几种滤食性贝类假粪产生的阈值。

2.6 贝类本身的生理适应性

Jørgensen 1996^[5]年认为,在饵料浓度和质量变化的环境中,贝类对环境没有生理适应性,只存在简单的机械行为反应,如靠关闭贝壳或伸缩进水管等方式来调节它的摄食率。Bayne 1998年在总结了许多实验结果后认为:这一观点是不确切的,他认为贝类本身对变化的环境是具有生理适应性的。经过对某一特定环境的一段时间适应后,其吸收率、滤水率会增加,摄食率也会增加。目前,这一观点被越来越多的学者所接受。

3 存在的问题和今后发展的几点建议

目前,有关贝类摄食率的研究主要是在实验室中开展,饵料都是单一藻类或有限的几种藻类的混合,这和贝类自然生存环境的饵料情况相差很大,这使我们很难了解在自然环境条件下贝类摄食率变化的实际情况。匡世焕 1996年^[1]和 Barillé, L.等 1997年^[2]利

用自然海区的海水作为实验饵料,并运用现场流水的方法模拟贝类自然生存环境的作法,为研究在自然条件下滤食性贝类摄食率的情况提供了一条可行途径。

60年代以来,随着贝类生物能量学的发展,滤食性贝类摄食率的研究逐渐受到重视,而我国这方面的工作还做得很少,仅对栉孔扇贝、牡蛎、贻贝等少数几个种类进行过研究。目前我国海水养殖业的发展迫切需要摄食率方面的基础研究来支持,应加强对滤食性贝类,尤其是经济贝类这方面的研究,为人工养殖和增殖提供基本数据和理论指导。

关于滤食性贝类摄食率的研究,大多以成体作为实验对象,而对幼体的研究则很少,国内仅对泥蚶幼体的滤食率做过研究。随着我国贝类养殖业的发展,贝苗培育和生迫切需要对贝类幼体摄食率进行研究,以便为贝类人工育苗时饵料的选择,投饵量以及提高稚贝的成活率提供依据。

对不同条件下摄食率的研究,是为了了解贝类的摄食生理和能量代谢情况,并能够在自然条件下进行模拟,进而运用到某一海区或养殖区的养殖容量估测上。随着养殖业的发展和近海海区的开发,这一点将越来越受到关注。

主要参考文献

- 1 匡世焕等. 海洋与湖沼, 1996, 27(2): 194~199
- 2 Barillé, L. et al.. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1997, 212: 149~172
- 3 Bayne, B. L.. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1998, 219: 1~19
- 4 Gregory, S. Bacon et al.. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1998, 219: 105~125
- 5 Jørgensen, C. B.. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1996, 142: 287~302