

虾蟹类生物能量学研究进展

Studies on the bioenergetics of decapod crustaceans: a review

王兴强¹, 马 甦², 董双林²

(1. 淮海工学院 海洋学院, 江苏 连云港 222005; 2. 中国海洋大学 教育部海水养殖实验室, 山东 青岛 266003)

中图分类号: Q 591. 8; S91 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2005)10-0065-05

虾蟹类生物能量学(Bioenergetics)是研究能量在虾蟹类体内转换的一门学科, 其中心问题是研究虾蟹类体内能量收支各组分之间的定量关系以及环境因子(温度、盐度和 pH 等)、营养因子(饵料种类、蛋白质、脂肪和碳水化合物等)和内源因子(发育阶段和体质量等)对这些关系的影响, 探讨生物调节其能量分配的生理生态学机制。Klein^[1]最早提出了能量在虾蟹类体内流动和转换的基本模型, 该模型可归纳为以下能量收支式: $C = G + R + U + F + E$, 式中 C 为摄食能, G 为生长能, R 为呼吸能, U 为排泄能, F 为排粪能, E 为蜕壳能。

1 摄食能

目前, 虾蟹类养殖以投喂配合饲料为主, 而池塘中的天然饵料也是虾蟹类生长的重要能量来源。影响虾蟹类摄食的主要因子有盐度、温度和体质量等。Rosas 等^[2]研究发现, 虾蟹类在最适盐度时摄食量较大。张硕等^[3]研究发现, 随着温度的升高, 虾蟹类摄食量迅速增加, 超过最佳摄食温度后, 摄食量显著下降。在食物不受限制、摄食量最大时, 虾蟹类的摄食率称为最大摄食率。虾蟹类最大摄食率与体质量和温度的复合关系可以用下列经验式来表示: $C_{\max} = am^b e^{cT}$, 其中 $C_{\max}$ 为最大摄食率, m 为体质量, T 为温度^[4]。

摄食能就是虾蟹类实际摄取食物中所含的能量。在能量收支研究中, 一般都以测定最大摄食能时的能量收支作为能量分配模型^[4]。虾蟹类最大摄食能主要采用重量法测定。通过定期给虾蟹类投喂过量的饵料, 测定一定时间内的投喂量和残饵量, 再测定食物的能量含量即可得到最大摄食能。

2 排粪能

排粪能就是虾蟹类以粪便形式损失的能量。从目前的研究来看, 饵料种类对虾蟹类排粪能组分有

显著影响。张硕等^[5]研究发现, 中国明对虾(*Fenneropeneus chinensis*)摄食沙蚕和配合饲料的排粪能占摄食能的比例分别为 3.67% 和 11.08%。施正锋和董双林等^[4, 6]研究发现, 日本沼虾(*Macarobrachium nipponensis*)摄食螺蛳和摇蚊幼虫的排粪能占摄食能的比例分别为 19.3% 和 1.8%。

排粪能的测定方法有两种, 一种是直接收集虾蟹类排出的粪便, 烘干至恒质量后测定其能量含量。另一种是间接方法, 通过能量收支方程: $F = C - G - R - U - E$ 求算排粪能。

3 排泄能

在大多数情况下, 氨是虾蟹类最主要的排泄物, 可占氮排泄物的 60% 以上; 此外, 有些虾蟹类排泄物中还有相当量的尿素^[7]。在虾蟹类的幼体阶段, 排泄能可占摄食能的 50% 以上^[8], 但在成体阶段, 排泄能一般小于摄入能量的 10%^[5]。虾蟹类幼体阶段排泄能高支出的机制还不清楚, 可能与幼体阶段以蛋白质为主要代谢底物有关; 另外水生动物幼体的表面积相对较大, 代谢废物可从鳃和体表排出, 因而其排泄物的比例相对较大^[9]。

对水中氨浓度的测定通常用的是茚酚酚比色法。尿素的测定, 常用高纯度脲酶将之分解成氨, 再用上述方法测定。间接方法是利用氮收支方程 $C_N = G_N + F_N + U_N + E_N$, 测出其它组分氮的含量后, 再求出氮的排泄量。根据能值, 24.83 J/mg 氨, 23.05 J/mg 尿素, 将氮排泄物转换为能量^[1]。

收稿日期: 2004-03-18; 修回日期: 2004-05-12

基金项目: 国家农业跨越计划项目(K2002-15); 山东省科委项目(041656)

作者简介: 王兴强(1975-), 男, 山东济宁人, 博士, 从事海水养殖生态研究, E-mail: xqwangaomei@sohu.com

4 蜕壳能

蜕壳是虾蟹类的基本特征之一,由于其体外坚硬的甲壳不能随着身体的增长而扩大,因此只能通过间歇性的蜕壳体长才能有明显的增长。虾蟹类的蜕壳周期受温度和盐度等因子的影响^[10, 11]。由于虾蟹类蜕壳能组分在总能量收支所占比例很少,故在虾蟹类能量研究中常被忽略不计。

5 呼吸能

呼吸代谢是虾蟹类的一个重要生理活动,通常分为标准代谢、活动代谢和特殊动力作用3个水平,其作用是维持虾蟹类的正常代谢和其它生命活动。虾蟹类呼吸代谢消耗的能量(呼吸能)在虾蟹类能量收支中占很大比例,多数占摄入能量的50%以上^[3]。

5.1 盐度

盐度对虾蟹类呼吸代谢的影响,通常认为是由于环境与体液的渗透压差异造成虾蟹类调节耗能的变化所致。因为在非等渗环境下,虾蟹类必需对环境盐度作出反应;体液与环境盐度之间的渗透压力越大,虾蟹类用于调节平衡所消耗的能量也越多。许多虾蟹类处于等渗的环境时,渗透压力最小,因盐度差而额外付出的代谢能最少^[12]。张硕等^[5]研究发现,在等渗点附近时,中国明对虾呼吸能占摄食能的比例最低。但Nelson等^[13]提出质疑,认为渗透调节并不是引起虾蟹类呼吸代谢变化的主要原因;在等渗点时,代谢率并不一定降至最低值。虾蟹类代谢率对盐度反应的差异可因驯化时间、个体大小及健康状况等因素而异。Kutty等^[14]以印度明对虾(*Fenneropenaeus indicus*)为例所作的研究表明,长时间的盐度驯化可消除不同盐度下代谢率的差异,这在凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)、白滨对虾(*Litopenaeus setiferus*)、龙虾(*Cherax quadricarinatus*)等中也得到证实^[11, 15, 16]。

5.2 温度

温度对虾蟹类呼吸代谢的影响,主要有以下2种作用:(1)有利于生长的代谢强度增加。在适温范围内,罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)、凡纳滨对虾和锯缘青蟹(*Scylla serrata*)等的代谢率随温度的升高而增大^[15, 17, 18]。同样,董双林等^[4]在日本沼虾和张硕等^[3]在中国明对虾中研究发现,其呼吸能占摄食能比例均随温度上升而增加。(2)温度的影响超过了动物自身的调节能力:低于适温时,代谢活动降低;高于适温时,代谢强度加大,能量无法积累或已经积累的能量被消耗。

5.3 营养因子

营养因子对虾蟹类代谢的影响主要表现在对虾蟹类特殊动力作用的影响,主要有2种形式:(1)代谢率的增加量。由于特殊动力作用主要由蛋白质代谢引起的,饲料蛋白含量对特殊动力作用具有相当大的影响,摄食高蛋白质食物的代谢率大于摄食低蛋白食物^[19]。不过,Taboada等^[20]研究发现,虾蟹类在最适蛋白质水平时代谢率最低。薛敏等^[21]研究发现,中国明对虾在最适蛋白质水平时,其呼吸能占摄食能的比例也最低。(2)代谢率提高的持续时间。虾蟹类摄食蛋白含量高的饵料会延长虾蟹类特殊动力作用的持续时间^[22]。

5.4 呼吸能的测定方法

呼吸能一般由呼吸试验或生长实验间接测定。呼吸实验一般为测定虾蟹类的耗氧率,再从耗氧率计算呼吸能。生长实验是在实验中同时测定摄食能、排粪能、排泄能、蜕壳能及生长能,再根据能量收支式计算。比较这两种方法,呼吸实验的缺点是结果易受到虾蟹类呼吸的日周期及外界干扰的影响。将虾蟹类放入呼吸仪后,由于受到刺激,呼吸能增高,并可能持续2~3 h,甚至8 h,才能恢复正常。生长实验避免了这些缺点,但实验前虾蟹类的能量含量不能直接测定,而且测定能量收支其它各项的误差都加到了呼吸能上。

6 生长能

生长是虾蟹类能量收支各组分中最重要的一个指标。在人工养殖的条件,虾蟹类的生长主要受密度、温度、盐度、饵料种类等因子的调控^[3, 5]。描述生长的概念主要有特定生长率及生长效率(毛生长效率 K_1 和净生长效率 K_2)。

从生物能量学角度来看,生长可看作摄食与能量收支其它组分之差。能量收支任何一项的变化,都可能造成生长的差异。从目前阐明的虾蟹种类来看,有以下3种类型:(1)生长的变化取决于摄食能和呼吸能的改变,如温度或盐度对中国明对虾能量分配的影响^[4, 5];(2)生长的变化取决于排粪能的改变,如不同饵料对中国明对虾能量分配的影响^[5];(3)生长的变化取决于摄食能的改变,如体质量对中国明对虾能量分配的影响^[3],pH值和 Ca^{2+} 对日本沼虾能量分配的影响^[23]。

7 虾蟹类的能量收支

能量收支是虾蟹类能量学研究的中心问题,许多学者把能量收支方程的建立作为虾蟹类能量学研究

的重点。从已确定的能量收支看, 虾蟹类的能量分配模式主要有 3 种类型: (1) 生长能大于其它各组分的能量支出; (2) 呼吸能大于其它各组分的能量支出; (3) 排泄能大于其它各组分的能量支出 (表 1)。可见, 虾蟹类能量分配模式因种而异; 对同一种虾蟹类而言, 由于温度、盐度、体质量、饵料种类及摄食量等不同, 能量分配模式也存在较大差异。

8 虾蟹类生物能量学研究的应用

表 1 某些虾蟹类的能量收支

能量分配类型	种类	生长能 ^b	呼吸能 ^b	排泄能 ^b	排粪能 ^b	蜕壳能 ^b
生长能占最大比例	<i>Callinectes rathebune</i> ^[24]	76	21. 3			0. 24
	<i>Carcinus maenas</i> ^[1]	64	25			9
	<i>Cherax tenuimanus</i> ^[25]	58	26. 7	0. 3	7	
呼吸能占最大比例	<i>Carcinus maenas</i> ^[26]	18. 73	77. 29		0. 71	
	<i>Chionoecetes bairdi</i> ^[27]	30	60	0. 2	10	
	<i>Farfantepenaeus paulensis</i> ^[28]	42	52			
	<i>Fenneropenaeus chinensis</i> ^[3]	23. 3	61. 5	8. 5	3. 0	3. 7
	<i>Fenneropenaeus chinensis</i> ^[21]	35. 43	53. 43	1. 01	10. 14	
	<i>Macarobranchium nipponensis</i> ^[9]	34. 17	40. 47	6. 06	19. 3	
	<i>Macarobranchium nipponensis</i> ^[4]	37. 0	55. 4	1. 4	6. 2	
	<i>Macarobranchium rosenbergii</i> ^[17]	30. 18	38. 13			1. 80
	<i>Palaemonetes pugio</i> ^[29]	13. 59	25	0. 57		2. 31
	<i>Palaemonetes pugio</i> ^[30]	14. 1	25. 4	1. 8		4. 8
	<i>Procambarus clarkii</i> ^[31]	57	31	9	4	
排泄能占最大比例	<i>Penaeus monodon</i> ^[8]	9. 0	5. 61	83. 7	2. 15	
	<i>Rhithropanopeus harrisi</i> ^[32]	22. 9	16. 9	55. 0		5. 2

注: ^a作者根据文献数据换算成各组分占摄食能的百分比; ^b能量值表示为占摄食能的百分比(%)。

9 展望

Jiang 等^[7]研究发现, 温度和盐度对虾蟹类生长、代谢等的影响具有显著的交互作用, 有必要进一步研究温度和盐度的交互作用对其能量分配的影响, 探讨虾蟹类养殖的最适条件。

Bindu 等^[12]研究发现, 低盐度养殖既是控制虾蟹类暴发性流行病的一种有效方法, 又有效地利用了盐碱化的土地。在低盐度条件下, 虾蟹类需要消耗一定的能量来维持体内的环境稳定; 而碳水化合物是虾蟹类比较廉价的可以替代蛋白质的能量物质^[34], 因而碳水化合物的代谢可能要发生改变。因此, 有必要研究低盐度条件下碳水化合物对虾蟹类能量分配

生物能量学在水产中的应用刚刚开始, 在探讨养殖生物对能量的需要以及利用方面发挥着重要作用。例如 Rosas 等^[24]研究了优游蟹(*Callinectes rathbunae*) 在浮式网箱内养殖时的能量平衡, 用以确定该种蟹养殖的可行性。Baron 等^[33]利用生物能量学的方法研究了小龙虾(*Procambarus clarkii*) 对饲料蛋白的最适需要量, 发现 25% 蛋白饲料组呼吸耗能最少, 生长速度最快。

的影响, 为低盐度条件下饲料配方的调整提供参考。

虾蟹类对蛋白质、脂肪和碳水化合物等能量代谢底物的利用能力受温度的调节。Omondi 等^[35]研究发现, 随着温度的升高, 凡纳滨对虾体内淀粉酶活性降低, 碳水化合物提供能量的比例减少。因此, 进一步研究温度和营养因子的交互作用对虾蟹类能量分配的影响, 具有重要的理论意义。

在人工养殖的条件下, 提高密度是增产的一条有效途径; 然而, 过高的密度可成为限制虾蟹类生长的一个胁迫因子, 造成代谢耗能增加, 生长速度降低^[36]。因此, 有必要研究密度对虾蟹类能量分配的影响, 为虾蟹类高密度、集约化养殖提供理论指导。

Xie 等^[37]研究发现, 鱼类生长率随日粮水平增长

呈减速增长趋势;在较高的日粮水平,鱼类日粮的增加并不能引起生长量的显著增大,反而使得食物的转化效率加速下降。虾蟹类生长率和日粮水平的关系及相关的生物能量学机制如何,还有待进一步探讨。

参考文献:

[1] Klein B W C M. Food consumption, growth and energy metabolism of juveniles shore crab (*Carcinus maenas*) [J]. **Netherlands Journal of Sea Research**, 1975, 9: 255- 272.

[2] Rosas C, Lopez N, Mercado P, *et al.* Effect of salinity acclimation on oxygen consumption of juveniles of the white shrimp *Litopenaeus vannamei* [J]. **Journal of Crustacean Biology**, 2001, 21(4): 912- 922.

[3] 张硕, 王芳, 董双林. 中国对虾生物能量学研究II. 温度和体重对能量收支的影响[J]. 青岛海洋大学学报, 1998, 28(2): 228- 232.

[4] 董双林, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾生理生态学研究I. 温度和体重对其代谢的影响[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(3): 233- 237.

[5] 张硕, 董双林. 饵料和盐度对中国对虾幼虾能量收支的影响[J]. 大连水产学院学报, 2002, 17(3): 227- 233.

[6] 施正锋, 梅志平, 罗其志, 等. 日本沼虾能量收支和利用效率的初步研究[J]. 水产学报, 1994, 18(3): 191 - 197.

[7] Jiang D H, William H N, Gong H. Effects of temperature and salinity on nitrogenous excretion by *Litopenaeus vannamei* juveniles [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2000, 253: 193- 209.

[8] Kurmaly K, Yuie A B, Jones D A. An energy budget for the larvae of *Penaeus monodon* (Fabricius) [J]. **Aquaculture**, 1989, 81: 13- 25.

[9] 张硕, 王芳, 董双林. 虾蟹类能量收支的研究概况 [J]. 动物学杂志, 1998, 33(66): 34- 38.

[10] Chen J C, Jin- Nien L, Chung- Tin C. Survival, growth and intermoult period of juvenile *Penaeus chinensis* (Osbeck) reared at different combinations of salinity and temperature [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1996, 204: 169- 178.

[11] Meade M E, Doeller J E, Kraus D W, *et al.* Effects

of temperature and salinity on weight gain, oxygen consumption rate, and growth efficiency in juvenile redbell crayfish *Cherax quadricarinatus* [J]. **Journal of the World Aquaculture Society**, 2002, 33(2): 188.

[12] Bindu R P, Diwan A D. Effects of acute salinity stress on oxygen consumption and ammonia excretion rates of the marine shrimp *Metapenaeus monoceros* [J]. **Journal of Crustacean Biology**, 2002, 22(1): 45 - 52.

[13] Nelson S G, Knight A W, Li H W. The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae) [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 1977, 57A: 67- 72.

[14] Kutty M N, Murugapoopathy G, Krishnan T S. Influence of salinity and temperature on the oxygen consumption in young juveniles of the Indian prawn *Penaeus indicus* [J]. **Marine Biology**, 1974, 11: 125 - 131.

[15] Villarreal H. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus vannamei* postlarvae [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 1994, 106A (2/3): 331- 336.

[16] Rosas C, Martinez E, Gaxiola G, *et al.* The effect of dissolved oxygen salinity on oxygen consumption, ammonia excretion and osmotic pressure of *Penaeus setiferus* (Linnaeus) juveniles [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1999, 234: 41- 57.

[17] 林小涛, 梁旭方, 吴杰, 等. 温度对罗氏沼虾亲虾代谢的影响 [J]. 生态学杂志, 1999, 18(3): 15- 18.

[18] Crear B J, Forteach G N R. Flow-rate requirements for captive western rock lobsters (*Paralurus cygnus*): effects of body weight, temperature, activity, emersion, daily rhythm, feeding and oxygen tension on oxygen consumption [J]. **Marine & Freshwater Research**, 2001, 52(5): 763- 771.

[19] Rosas C, Cuzon G, Gaxiola G, *et al.* An energetic and conceptual model of the physiological role of dietary carbohydrates and salinity on *Litopenaeus vannamei* juveniles [J]. **Journal of Experimental Marine**

- Biology and Ecology**, 2002, 268: 47– 67.
- [20] Taboada G, Gaxiola G, Garcia T. Oxygen consumption and ammonia N excretion related to protein requirements for growth of white shrimp, *Penaeus setiferus* (L.), juveniles[J]. **Aquaculture Research**, 1998, 29, 11: 823– 833.
- [21] 薛敏, 李爱杰. 不同蛋白质水平对中国对虾能量收支的影响[J]. 海洋湖沼通报, 1997, 2: 48– 53.
- [22] Rosas C, Cuzon G, Taboada G, *et al.* Effect of dietary protein and energy levels on growth, oxygen consumption, haemolymph and digestive gland carbohydrates, nitrogen excretion and osmotic pressure of *Litopenaeus vannamei* (Boone) and *L. setiferus* (Linne) juveniles (Crustacea, Decapoda: Penaeidae) [J]. **Aquaculture Research**, 2001, 32(7): 531– 547.
- [23] 董双林, 堵南山, 赖伟. pH 值和 Ca^{2+} 浓度对日本沼虾生长和能量收支的影响[J]. 水产学报, 1994, 18(2): 118– 123.
- [24] Rosas C, Vanegas C. Energy balance of *Callinectes sathbunae* Contreras 1930 in floating cages in a tropical coastal lagoon[J]. **Journal of the World Aquaculture Society**, 1993, 24(1): 71– 79.
- [25] Villarreal H. A partial energy budget for the Australian crayfish *Cherax tenuimanus* [J]. **Journal of the World Aquaculture Society**, 1991, 22(4): 252– 259.
- [26] Dawirs R R. Respiration, energy balance and developmental pattern in growing and starving larvae of *Carcinus maenus* L. (Decapoda, Portunidae) [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1983, 69: 105– 128.
- [27] Paul A J, Fuji A. Bioenergetics of the Alaskan Crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: majidae) [J]. **Journal of Crustacean Biology**, 1989, 9(1): 25– 36.
- [28] Lemos D, Phan V N. Energy partitioning into growth, respiration, excretion and exuvia during larval development of the shrimp *Farfantepenaeus paulensis* [J]. **Aquaculture**, 2001, 199: 131– 143.
- [29] Piyatiratitivorakul S. The life history and bioenergetics relations in the grass shrimp, *Palaemonetes pugio* Holthuis[J]. **Dissertation Abstracts International Part B: Science and Engineering**, 1989, 49(10): 349.
- [30] Vernberg F J, Piyatiratitivorakul S. Effects of salinity and temperature on the bioenergetics of adult stages of the grass shrimp (*Palaemonetes pugio* Holthuis) from the North Inlet Estuary, South Carolina[J]. **Estuaries**, 1998, 21(1): 176– 193.
- [31] Gutierrez– Yurrita P J, Montes C. Bioenergetics of juveniles of red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) [J]. **Comparative Biochemistry and Physiology**, 2001, 130A: 29– 38.
- [32] Daniel M L, Stephen D S. Partitioning and utilization of energy during the larval development of the xanthid crab, *Rhithropanopeus harrish* (Gould) [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1979, 40: 247– 257.
- [33] Baron S B, Diaz Herrera F, Bueckle Ramirez L F. Energy budget for the red swamp crawfish *Procambarus clarkii* (Crustacea, Cambaridae) [J]. **Verona**, 1994, 29(3): 103– 107.
- [34] Shiau S Y. Nutrient requirement of penaeid shrimp [J]. **Aquaculture**, 1998, 164: 77– 93.
- [35] Omondi J G, Stark J R. Some digestive carbohydrates from the midgut gland of *Penaeus indicus* and *Penaeus vannamei* (Decapoda: Penaeidae) [J]. **Aquaculture**, 1995, 134: 121– 135.
- [36] Taborsky M, Grantner A. Behavioural time– energy budgets of cooperatively breeding *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae) [J]. **Animal Behaviour**, 1998, 56(6): 1 375– 1 382.
- [37] Xie S Q, Cui Y B, Liu J K. Energy budget of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in relation to ration size [J]. **Aquaculture**, 1997, 154: 57– 68.

(本文编辑: 刘珊珊)