

海水双壳贝类的 N、P 排泄及其生态效应

周 毅, 杨红生, 张福绥

(中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071)

摘要:在双壳贝类的氮(N)排泄中, 尽管 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 含量占主导地位, 但氨基酸含量占据着相当可观的比例, 其他形态的 N, 如尿素、亚硝酸盐和硝酸盐也有检出, 但比例不大。在双壳贝类磷(P)排泄中, 有机磷含量约占总溶解磷排泄的 1/3。双壳贝类 N、P 排泄在沿岸生态系统的营养动力学中起着重要的作用。尤其是对于我国高密度的沿岸贝类养殖海区, 双壳贝类 N、P 排泄对养殖海区的营养循环可能产生显著的影响。

关键词:双壳贝类; 排泄; 氮; 磷; 生态效应

中图分类号:Q959.215

文献标识码:A

文章编号:1005-8737(2003)02-0165-04

双壳贝类系滤水能力很强的滤食性动物, 在沿岸氮生态系统中的能量流动和物质循环中起着重要的作用。尤其在我国高密度大规模的沿岸贝类养殖海区, 双壳贝类的养殖可能对海区的生态动力学产生很大的影响。本文对双壳贝类氮(N)、磷(P)排泄的研究进展进行综述, 以期为我国贝类养殖的可持续发展提供参考。

1 双壳贝类的 N 排泄

氨是动物最原始的代谢终产物, 它直接来源于蛋白质中 α -氨基酸的脱氨基作用。水生动物主要是排氨动物, 而陆生动物的终产物可能是尿素或尿酸, 这被认为是在体内循环水减少的情况下氨解毒的适应机制。对陆地环境条件的适应性已在一些门类包括环节动物、软体动物、节肢动物、脊索动物中观察到, 氨可被部分毒性小的终产物(通常是尿素、尿酸甚至是鸟嘌呤)所替代。

双壳贝类的 N 排泄物包括氨、尿素、尿酸、氨基酸等, 其中氨的比例最大, 达到或超过 70%, 其余部分因种类不同而不等^[1]。海水双壳贝类是排氨动

物, 氨的代谢终产物主要为氨^[2-3], 因而目前对双壳贝类氮排泄的研究大都集中在氨的排泄方面。在大多数双壳贝类的氮排泄成分中, 尽管 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 占主导地位, 但氨基酸占据着相当可观的比例^[2-5]。

双壳贝类氮排泄中, 氨基酸含量可能占 5% ~ 50%, 但这种现象与季节有关, 并与饥饿条件和(或)配子生成有关, 在这种情况下蛋白质的代谢提供能源^[6]。由于氨基酸是代谢中有用的物质, 其排出可能是非故意的, Dagg^[7] 认为应该视之为泄漏(leakage)而不是排泄(excretion)。Hammen^[2] 认为贝类组织中的氨基酸含量与海水中的巨大差别导致了氨基酸通过体膜向外界的泄漏, 但他认为双壳贝类中有活性氨基酸转换酶, 以取代氨基酸的损失, 而氨基酸的转换必须与氨的固定相耦合。一般认为, 谷氨酸脱氢酶负责氨的固定。而 Lange^[8] 认为氨基酸的损失可能是一个活跃的代谢过程, 因为在能量代谢中, 可以形成某些氨基酸一类的终产物。贝类排泄成份所占比例随外界环境压力的变化而变化。Bayne^[5] 观察到贻贝(*Mytilus edulis*)受温度和饥饿压力时, 氨基酸氮的排泄量相对于氨氮而言提高了。在某些情况下, 氨基酸排泄增加的机制可能与氨的去毒作用有关^[3,5]。由于细菌能够利用溶解的有机氮, 特别是氨基酸能被迅速地结合到浮游细菌中^[9], 因而在较高密度的养殖海区贝类的氨基酸排泄也可能具有重要的生态意义。

收稿日期: 2001-09-29.

基金项目: 国家自然科学基金项目(30100139; 30170742); 国家重点基础研究规划项目(G1999012012).

作者简介: 周 毅(1968-), 男, 博士, 副研究员, 主要从事贝类生理生态学研究. E-mail: yizhou@ms.qdio.ac.cn

Cockcroft^[3]调查了2种冲浪区贻贝 *Donax serra* 和 *D. sordidus* 的氮排泄,在20℃或25℃时它们的 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 排泄速率(以N计)为 $(0.041 \pm 10.004) \mu\text{g}/(\text{mg} \cdot \text{h})$,占总溶解氮70%~78%,而氨基酸氮占21%~30%,脲氮<2%, $\text{NO}_3^- - \text{N}$ <1%,未检测出 $\text{NO}_2^- - \text{N}$ 。Nakamura等^[10]报道,在日本中等盐度的泻湖Shinji中,双壳蛤(*Corbicula japonica*)在27℃排氮速率(以N计)为 $200 \times 10^{-6} \text{ g}/(\text{g} \cdot \text{h})$,但不排泄硝酸盐和亚硝酸盐。某些贝类(如 *Mga arenaria*),可排泄相当数量的尿素,尽管与氮相比其数量不大^[4-5]。

研究表明,影响双壳贝类氮排泄速率的因素主要包括个体大小、温度、盐度、摄食及是否暴露于空气中等^[3,5,10]。与双壳贝类类似,在浅海和河口的甲壳动物的氮排泄中,氨占总可溶性氮(TDN)排泄的60%~95%,氨基酸占2%~25%,尿素占1%~5%,但几乎没有尿酸,在TDN排泄中不会超过0.1%^[11]。一些对虾也排泄一定数量的硝酸盐,Spargaren^[12]认为,硝酸盐排泄与氨氮的去毒作用和维持血淋巴内的电中性有关。

双壳贝类C与N排泄比 $c(\text{C})/c(\text{N})$ 在春季是比较低的,说明这些动物蛋白质的代谢水平较高^[6,13-15]。蛋白质之所以在春季作为体内的能量来源被利用,是因为所贮存的糖原在冬季已被耗尽,结果使氮排泄与呼吸相比有所增加^[16]。

2 双壳贝类的P排泄

自然海水中,浮游动物所排泄的磷在浮游植物光合作用所需要的磷中占很主要的一部分^[17]。关于浮游动物的磷排泄及其在生态系统中的作用已有不少报道^[18-20]。浮游动物每天净排泄的磷几乎等于它本身的磷含量,这部分磷一半以上为正磷酸盐,其余的为可溶性的有机磷^[17]。Satomi等^[21]观察到一些浮游动物有机磷排泄占总磷排泄的36%。

贻贝(*Modiolus demissus*)的平均磷排泄速率(以 $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ 计)为 $0.086 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ ^[22]。*Mytilus edulis*从2月到8月磷的排泄速率变化为 $0.01 \sim 0.77 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ ^[23];另外,Asmus等^[24]观察到多种贻贝磷排泄速率的季节性变化,从9月的 $0.074 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 升高到5月的 $0.17 \mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 。Smaal等^[15]报道贻贝磷的排泄速率在1年内的变化范围为 $0.04 \sim 0.20 \mu\text{mol}/(\text{ind} \cdot \text{h})$;其中有机磷排泄占无机磷排泄的40%^[25]。同样,Atkinson

等^[26]观察到底栖无脊椎动物(包括双壳贝类)的P排泄中,有机磷占总磷排泄的29%。

Vink等^[25]报道,包括双壳贝类在内的许多底栖无脊椎动物C、P排泄比 $c(\text{C})/c(\text{N})$ 高达609:1,比浮游动物高5~6倍^[25]。这主要与底栖无脊椎动物的饵料与底栖大型藻类碎屑有关,后者排泄比 $c(\text{C}):c(\text{N}):c(\text{P})=550:30:1$ ^[26]。

C、N和P的周转时间(turnover time),即将软体组成元素C、N和P全部排泄完毕所需要的时间(软体C、N、P含量/C、N、P的排泄速率),被用来评价无脊椎动物组成元素的相对贮存和损失^[15,27]。Small等^[15]观察到贻贝C、N、P转换的季节性变化很大,且N比其他2种元素转换得更快一些。但对于多数双壳种类,P的转换比N快^[15,27]。另外,双壳贝类对C、N和P排泄速率及相对比值也具有季节性变化^[15]。

3 双壳贝类N、P排泄的生态效应

溶解营养盐作为浮游动物代谢副产物,是维持海洋初级生产力的重要营养盐来源,存在于海洋表层浮游动物的营养盐排泄物中,是供浮游植物生长的主要无机营养盐来源之一^[25]。

海洋无脊椎动物N、P排泄对于海洋营养盐循环同样很重要^[15]。双壳贝类N、P排泄对浮游植物生产具有重要意义^[3,23],特别是再循环无机形态的 $\text{N}(\text{NH}_4^+ - \text{N})$ 和 $\text{P}(\text{PO}_4^{3-} - \text{P})$ 。Kuenzler^[22]观察到贻贝所吸收的磷有83%以磷酸盐的形式排出。Kautsky等^[23]通过对贻贝营养盐排泄的测定说明在瑞典Askø海区每年再生339 t无机氮和104 t无机磷,这已经超过底栖藻类的需求,而且多余的氮和磷可以提供浮游藻类每年所需要的氮和磷的6%和17%。

许多双壳贝类的氮排泄几乎与氮的生物沉积速率相当^[9-10,28-30]。Jordan等^[28]观察到贻贝(*M. demissus*) $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 排泄量和生物沉积中氮的沉积速率的相对高低与贻贝个体的大小有关;小个体贻贝 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 排泄量与氮的生物沉积量相当,而大个体氮的生物沉积速率比 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 排泄速率高约1倍。可见,双壳贝类氮的排泄与氮的生物沉积同样具有重要的生态意义。

海水中尿素的主要来源是动物排泄物(通过鸟嘌呤—尿素循环,尿酸分解或精氨酸水解形成^[31])以及细菌对一些有机氮化合物(嘌呤、嘧啶、氨基酸

等)的降解。在多数热带海洋和温带甚至在高纬度的沿海和外海区域的真光层中,尿素的含量都占据显著的比例,且循环快,是浮游藻类生长重要的 N 源^[31-32]。而且在近岸海水中,即使一些无机形态的氮,如 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 和 $\text{NO}_2^- - \text{N}$ 浓度很高时,尿素仍然优先被浮游植物利用^[33-34]。

尽管对双壳贝类的 N、P 排泄已有不少报道,但所研究的种类主要集中在贻贝。目前,对于我国广泛养殖的扇贝(栉孔扇贝、海湾扇贝)和牡蛎等双壳贝类的总氮和总磷排泄的研究很少。尤其是当前我国的海水贝类养殖正面临病害不断、死亡现象突出的威胁,尽管对其死亡原因尚无统一的认识,但由于对海区的过度开发,贝类的养殖数量已超过了养殖容量,有必要系统地开展包括 N、P 排泄在内的贝类生理生态学研究,以揭示贝类养殖与环境之间的关系,这也是评估贝类养殖容量的必不可少的研究基础之一。

参考文献:

- [1] Griffiths C I., Griffiths R J. Bivalvia [A]. Pandian T L., Vernberg E J. Animal Energetics, Vol. 2 [M]. New York: Academic Press, 1987. 1-88.
- [2] Hammen C S. Aminotransferase activities and amino acids excretion of bivalve mollusks and brachiopods [J]. Comp Biochem Physiol, 1968, 36:697-705.
- [3] Cockcroft A C. Nitrogen excretion by the surf zone bivalves *Donax serra* and *D. sordidus* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1990, 60:57-65.
- [4] Allen J A., Garret M R. The excretion of ammonia and urea by *Mya arenaria* L. (Mollusca: Bivalvia) [J]. Comp Biochem Physiol, 1971, 36:697-705.
- [5] Bayne B L. The responses of three species of bivalve mollusk to declining oxygen tension at reduced salinity [J]. Comp Biochem Physiol, 1973, A45:793-806.
- [6] Bayne B L., Scullard C. Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia Mollusca) [J]. J Mar Biol Assoc UK, 1977, 57:355-369.
- [7] Dagg M J. Complete carbon and nitrogen budgets for the carnivorous amphipod *Callinectes laevisculus* (Kroyer) [J]. Hydrobiologia, 1976, 61:297-357.
- [8] Lange R. Some recent work on osmotic, ionic and volume regulations in marine animals [J]. Oceanography and Marine Biology, and Annual Review, 1972, 10:97-136.
- [9] Cockcroft A C., McLachlan A. Nitrogen budget for a high-energy ecosystem [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1993, 100:287-299.
- [10] Nakamura M., Yamamoto M., Ishikawa M., et al. Role of the bivalve *Corbicula japonica* in the nitrogen cycle in a mesohaline lagoon [J]. Mar Biol, 1988, 99:369-374.
- [11] Regnault M. Nitrogen excretion in marine and fresh-water crustacea [J]. Biol Rev, 1987, 62:1-24.
- [12] Spargaren D H. The significance of nitrate in nitrogenous excretion of *Carcinus maenas* [J]. Neth J Sea Res, 1985, 19:119-124.
- [13] Bayne B L., Widdows J. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. [J]. Oecologia (Berlin), 1978, 37:137-162.
- [14] Hawkins A J S., Alkeld P N., Bayne B L., et al. Feeding and resource allocation in the mussel *Mytilus edulis*: evidence for time-averaged optimization [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1985, 20:273-287.
- [15] Smaal A C., Vonck A P M A. Seasonal variation in C, N and P budgets and tissue composition of the mussel *Mytilus edulis* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1997, 153:167-179.
- [16] Gabbott P A. Developmental and seasonal activity in marine mollusks [A]. The mollusca, 2, Environmental biochemistry and physiology 2 [C]. New York: Academic Press, 1983. 165-217.
- [17] Pomeroy I. R., Mathews H M., Min H S. Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by Zooplankton [J]. Limnol Oceanogr, 1963, 8:50-54.
- [18] Peters R H., Rigler F H. Phosphorus release by *Daphnia* [J]. Limnol Oceanogr, 1973, 18:821-839.
- [19] Olsen Y., Stgaard Ø. Estimating release rates of phosphorus from zooplankton: Model and experimental verification [J]. Limnol Oceanogr, 1985, 30:844-852.
- [20] Olsen Y., Jensen A., Reinertsen H. Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the P:C ratio in the food supply, as calculated by a recycling model [J]. Limnol Oceanogr, 1986, 31:34-44.
- [21] Satomi M., Pomeroy L R. Respiration and phosphorus excretion in some marine populations [J]. Ecology, 1965, 46(6):877-881.
- [22] Kuenzler E J. Phosphorus budget of a mussel population [J]. Limnol Oceanogr, 1961, 6:400-415.
- [23] Kautsky N., Wallentinus I. Nutrient release from a Baltic *Mytilus*-red algal community and its role in benthic and pelagic productivity [J]. Ophelia, 1980, 1(Suppl):17-30.
- [24] Asmus H., Asmus R M., Zubillaga G F. Do mussel beds intensify the phosphorus exchange between sediment and tidal waters? [J]. Ophelia, 1994, 41:37-55.
- [25] Vink S., Atkinson M J. High dissolved C:P excretion ratios for large benthic marine invertebrates [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1985, 21:191-195.
- [26] Atkinson M., Smith S V. C:N:P ratios of benthic marine plants [J]. Limnol Oceanogr, 1983, 28:568-574.
- [27] Hatcher A. Nitrogen and phosphorus turnover in some benthic marine invertebrates: implication for the use of C:N ratios to assess food quality [J]. Mar Biol, 1994, 121:161-166.
- [28] Jordan T E., Valiela I. A nitrogen budget of the ribbed mussel, *Geukensia demissa* and its significance in nitrogen flow in New England salt marsh [J]. Limnol Oceanogr, 1982, 27:75-90.

- [29] Hawkins A J S, Bayne B L. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1985, 25: 181-188.
- [30] Soares A G, Schlacher T A, McIlachlan A. Carbon and nitrogen exchange between sandy beach clams (*Donax serra*) and kelp beds in the Benguela coastal upwelling region [J]. Mar Biol, 1997, 127: 657-664.
- [31] Claybrook D L. Nitrogen metabolism [A]. The biology of Crustacea, Vol. 5 [M]. New York: Academic Press, 1983. 163-213.
- [32] Remsen C C. The distribution of urea in coastal and oceanic waters [J]. Limnol Oceanogr, 1971, 16: 732-740.
- [33] Kristiansen S. Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord [J]. Mar Biol, 1983, 74: 17-24.
- [34] McCarthy J J, Taylor W R, Taft J L. Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay I. Nutrient availability and phytoplankton preferences [J]. Limnol Oceanogr, 1977, 22: 996-1011.

Nitrogen and phosphorus excretions by marine bivalves and the ecological effects

ZHOU Yi, YANG Hong-sheng, ZHANG Fu-sui

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

Abstract: $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ is the predominant nitrogenous excretory product by marine bivalves. However, besides that, amino acids are another significant nitrogenous component. Organic phosphorus constitutes about 1/3 of the total phosphorus content excreted by the bivalves. The N and P excretions by sea bivalves especially by the raft-culture may have great effects on the nutrient cycling in coastal ecosystem. The purpose of this review is to provide some research information on N and P excretions by marine bivalves cultured in China.

Key words: bivalve; excretion; nitrogen; phosphorus; ecological effect

欢迎订阅《农业质量标准》

在农业部和科技部的亲切关怀下,经国家新闻出版总署批准,我国第一本也是目前惟一的一本有关农业质量标准、食品安全、检验检测的综合指导性新刊物——《农业质量标准》从今年开始在国内公开出版了。《农业质量标准》由农业部主管,中国农业科学院主办。本刊以市场为导向,以农产品质量安全为中心,以农业质量标准为重点,宣传我国农业质量标准的有关政令法规,反映我国农业质量标准制定、实施和监测检验的进展情况,开展有关农业质量标准的学术研讨,交流农业质量标准的工作经验,发布新的农业质量标准,提供有关农业质量标准和市场的信息动态,介绍国外农业标准和质量管理的先进经验与动态,集综合性、法规性、权威性、指导性和服务性于一体,设有标准制定与实施、质量认证与管理、质量监督与检验、农业检验监测体系建设、农业标准公告、研究与探讨、无公害食品行动、名企名品、质量标准经纬、质检中心之窗、市场信息与动态等十几个栏目,是各级农业行政管理、科研教学、检验监测、技术推广、生产企业等部门有关人员的益友。欢迎大家到当地邮局或向本刊直接办理订阅手续。本刊邮发代号:82-223。本刊地址:北京海淀区中关村南大街12号中国农业科学院科技局质量标准处,邮政编码100081。联系电话:(010)62138026、68919422,传真(010)68975104, E-mail: aqs@caas.net.cn。