

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2012.00978

不同浓度化学刺激物对多棘海盘车摄食行为及呼吸代谢的影响

刘佳, 张秀梅, 康乐天, 林晓嵩, 逢锦艳

中国海洋大学 教育部海水养殖重点实验室, 山东 青岛 266003

摘要: 实验室条件下, 研究了 3 种贝类(太平洋牡蛎、紫贻贝、菲律宾蛤仔)不同浓度组织匀浆液及 5 种单一 L 型氨基酸(甘氨酸、谷氨酸、酪氨酸、天冬氨酸、赖氨酸)等化学刺激物对多棘海盘车(*Asterias amurensis*)摄食行为及呼吸代谢的影响。将多棘海盘车对刺激物的行为反应分为正趋向、负趋向和无反应 3 类, 趋向反应由简单到复杂分为 4 种反应类型, 通过测定耗氧率来表示呼吸代谢水平。结果显示, 3 种贝类组织匀浆液和 5 种氨基酸(浓度范围 10^{-10} ~ 10^{-4} mol/L, 酪氨酸除外)均引起多棘海盘车的正趋向反应, 且多棘海盘车产生反应的数量比例随刺激物浓度的升高而增加, 反应类型也由简单逐渐趋于复杂。同种氨基酸在低浓度下引起多棘海盘车正趋向反应, 但超过一定浓度(10^{-3} ~ 10^{-2} mol/L)后会引发负趋向反应(实验浓度范围内谷氨酸组未出现)。不同种类刺激物对多棘海盘车摄食行为反应的影响不同, 谷氨酸、甘氨酸以及菲律宾蛤仔组织匀浆液对多棘海盘车诱引效果最好。多棘海盘车的耗氧率随刺激物浓度的增加而逐渐升高。在贝类组织匀浆液中多棘海盘车的耗氧率均高于对照组; 甘氨酸、谷氨酸、天冬氨酸各处理组中, 只有在较高浓度下耗氧率才显著高于对照组, 酪氨酸各组之间无显著差异。研究旨在为贝类底播增殖和人工鱼礁区敌害生物的防除提供参考, 同时为多棘海盘车觅食行为机制的研究提供数据支持。

关键词: 多棘海盘车; 摄食行为; 化学感觉; 氨基酸; 组织匀浆液

中图分类号: S949

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2012)06-0978-11

海洋无脊椎动物和鱼类通常通过化学感觉功能来感知其生存环境中的信息^[1-6]。因此, 水环境中的化学信息会影响水生动物摄食、觅偶、集群、逃避敌害等行为^[7-11]。研究表明, 动物组织中含有一定量的氨基酸, 这些氨基酸弥漫到水中可作为食物质量、距离的信息来源, 从而刺激水生生物产生觅食、进食等行为反应, 最终实现能量净收益的最大化^[12-15]。研究发现, 海洋生物能够感受到的氨基酸浓度范围为 10^{-2} ~ 10^{-18} mol/L^[16-20], 但能够刺激生物产生行为反应的浓度范围为 10^{-2} ~ 10^{-8} mol/L^[21-23], 且产生反应的个体数和反应强度与刺激物的浓度有关^[24-26]。

多棘海盘车(*Asterias amurensis*), 属棘皮动物门(Echinodermata)、海星纲(Asteroidea)、钳棘目

(Forcipulatida)、海盘车科(Asteriidae)、海盘车属(*Asterias*), 广泛分布于北太平洋沿岸, 为中国黄渤海习见种^[29]。其喜食贝类, 大量聚集时对扇贝、魁蚶、牡蛎、鲍等贝类养殖及底播增殖造成严重危害^[30-33]。

国内外关于海星对组织匀浆液和氨基酸化学感觉作用的研究较少, 对海星觅食行为反应类型和呼吸代谢研究仅见于南极海星(*Odontaster validus*)等种类^[27-28], 未见关于不同贝类组织匀浆液及不同浓度化学刺激物对多棘海盘车行为和呼吸代谢影响的报道。本文研究了太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)、紫贻贝(*Mytilus edulis*)、菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*) 3 种贝类不同浓度组织匀浆液及甘氨酸、谷氨酸、酪氨酸、天冬

收稿日期: 2012-01-07; 修订日期: 2012-04-16.

基金项目: 农业部公益性行业(农业)科研专项(201003068).

作者简介: 刘佳(1986-), 女, 硕士研究生, 从事海星摄食、繁殖生物学研究. E-mail: liujia-ouc@163.com

通信作者: 张秀梅, 教授. E-mail: gaozhang@ouc.edu.cn

氨酸、赖氨酸 5 种常见单一 L 型氨基酸等化学刺激物对多棘海盘车摄食行为及呼吸代谢的影响, 以期查明多棘海盘车的觅食行为机制及贝类底播增殖和人工鱼礁区敌害生物的防除提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料与条件

实验在中国海洋大学鱼类行为生态学实验室进行。实验用多棘海盘车采自青岛浮山湾沿岸海域, 取回后置于循环圆柱水族箱(直径 70 cm, 高 50 cm)中暂养 10 d。暂养期间, 海水温度为 $(20.7 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, pH 值 7.5 ± 0.3 , 盐度 30~31, 连续充气并保持溶解氧在 5.5 mg/L 以上, 光照周期 14 L:10 D。每天早晚两次(08:00, 18:00)投喂栉孔扇贝(*Chlamys farrei*)软体部作为饵料。

1.2 实验设计

化学刺激物配比 实验选用 3 种贝类组织匀浆液及 5 种单一氨基酸作为化学刺激物。贝类组织匀浆液的浓度以软体部和海水的质量体积比表示, 准确称取太平洋牡蛎、紫贻贝、菲律宾蛤仔软体部组织的重量, 按质量体积比(单位: mg/mL)加纯净天然海水制备成 50%的组织匀浆液, 双层纱布过滤, 临用前用天然海水按照比例分别稀释成 1‰、0.1‰、0.01‰、0.001‰、0.0001‰的浓度。5 种单一氨基酸为 L-甘氨酸、L-谷氨酸、L-酪氨酸、L-天冬氨酸、L-赖氨酸, 临用前将其分别用纯净天然海水配制成 10^{-2} 、 10^{-3} 、 10^{-4} 、 10^{-5} 、 10^{-6} 、 10^{-7} 、 10^{-8} 、 10^{-9} 、 10^{-10} mol/L 等不同浓度。实验用氨基酸均购自上海惠兴生化试剂有限公司, 纯度 99 %以上。

行为实验 暂养结束后, 将多棘海盘车饥饿 3 d, 选用规格一致、状态良好、完整的多棘海盘车进行实验。用游标卡尺测定其各个腕长, 用电子天平称其湿重(精度 0.01 g)。多棘海盘车大小以直径(腕长平均值 $\times 2$)表示。实验用多棘海盘车直径为 (110.43 ± 1.98) mm、体质量为 (37.26 ± 2.83) g。

实验前将多棘海盘车单独放入 25 cm $\times$ 35 cm $\times$ 30 cm 玻璃水族箱中, 缓慢加入海水至完全没过多棘海盘车。待多棘海盘车适应 1 h 后开始正式

实验。用注射器吸取 1 mL 化学刺激物, 缓慢注入到距多棘海盘车腕尖端水平距离为 1.5~2.0 cm 处的水中, 观测多棘海盘车 5 min 内的行为反应, 另取纯净天然海水作为刺激物进行同样的实验作为空白对照。整个操作过程要求安静, 避免震动和声响。实验时每种刺激物浓度由低到高进行, 且均重复 20 次, 每次实验后用海水彻底清洁水族箱 3 次, 避免残留化学刺激物对多棘海盘车行为的影响。每只多棘海盘车 3 d 内不重复实验, 且每只多棘海盘车对每一种刺激物只实验 1 次。

呼吸代谢实验 多棘海盘车实验前停食 1 d, 将单个多棘海盘车移入添加了不同化学刺激物的 4 L 呼吸瓶中, 完全排除气泡, 塑膜封口, 1 h 后取水样测定其溶解氧含量。实验设定一个以纯净海水为底物的对照组, 每种化学刺激物设置 9 个重复, 且均设定一个不放实验生物的空白对照。实验结束后立即采用碘量法测定水中的溶解氧, 用纱布将多棘海盘车的体表水分吸干, 精确称重(精度 0.1 mg)。

贝类软体部氨基酸测定 取太平洋牡蛎、紫贻贝、菲律宾蛤仔软体部组织各 3 个样本, 委托国家水产品质量监督检验中心采用 GB/T 5009.124-2003 检验依据, 检测 3 种贝类组织中 16 种氨基酸的含量。

1.3 数据计算与统计分析

将化学刺激物引起多棘海盘车的正趋向反应分为 4 种类型, I 型: 靠近刺激物的端触手及管足伸长并活跃摆动(图 1); II 型: 靠近刺激物的那条腕抬起(图 2); III 型: 靠近刺激物的腕两侧摆动; IV 型: 多棘海盘车向刺激物来源的方向移动。负趋向反应同样也分为 4 种类型, 分别为端触手收缩(I 型)、抬腕(II 型)、腕摆动(III 型)、背向刺激物的方向移动(IV 型)。将正趋向反应 4 种类型分别以 1、2、3、4 计算评价价值, 负趋向反应 4 种类型分别以 -1、-2、-3、-4 计算评价价值, 不能引起反应记为 0。统计各浓度刺激物引起每只多棘海盘车反应类型评价价值的平均值。以评价价值的大小和变化趋势衡量化学刺激物对多棘海盘车的诱引程度。

耗氧率(OCR)[mg (O₂)/(g·h)]计算公式如下:

$$OCR = (D_0 - D_t) \times V / (W \times T)$$

式中 D_0 、 D_t 、 V 、 W 和 T 分别为空白瓶溶解氧(mg/L)、代谢结束时溶解氧(mg/L)、呼吸瓶体积(L)、多棘海盘车体质量(g)和代谢测定持续时间(h)。

数据结果表示为平均值 $\pm$ 标准误($\bar{x} \pm SE$), 对同一化学刺激物不同处理下多棘海盘车的行为反应类型和耗氧率进行单因子方差分析(one-way ANOVA), 方差显著时进行 Duncan's 多重比较, 以 $P < 0.05$ 作为差异显著标准。数据的统计和分析采用 SPSS17.0 进行。



图 1 多棘海盘车正趋向反应 I 型—管足及端触手伸长

Fig.1 Positive behaviour type I—tube foot and tentacles extending of *A. amurensis*



图 2 多棘海盘车正趋向反应 II 型—抬腕

Fig.2 Positive behaviour type II—arm raising of *A. amurensis*

2 结果与分析

2.1 多棘海盘车对化学刺激物的行为描述

多棘海盘车对纯净海水(对照)无反应, 对贝类组织匀浆液均呈现不同程度的正趋向反应。对氨基酸的行为反应类型随种类、浓度的变化而呈现正趋向、负趋向等不同类型。在低浓度下, 多

棘海盘车只呈现出端触手及管足的伸长和摆动行为, 而随着浓度的升高, 可引起一系列复杂的正趋向反应类型。当浓度达到一定限度时, 多棘海盘车会产生触手迅速缩回、抬腕、避开刺激物等系列负趋向反应。且不同组织匀浆液、氨基酸及不同浓度引起多棘海盘车产生反应的数量比例不同。

2.2 多棘海盘车对不同化学刺激物的行为反应

2.2.1 贝类组织匀浆液 多棘海盘车对 3 种贝类不同组织匀浆液的敏感性差异很大(表 1)。实验浓度范围内, 75%数量以上的多棘海盘车对菲律宾蛤仔组织匀浆液有正趋向反应, 反应类型随浓度升高而趋于复杂, 但只在浓度为 0.1‰~1‰时, 才产生 IV 型的正趋向反应, 即向刺激物来源方向移动。对太平洋牡蛎和紫贻贝组织匀浆液产生反应的多棘海盘车数量比例随浓度增加而逐渐增加, 实验浓度下, 虽 II 型、III 型反应类型随浓度升高而增加, 但均未出现多棘海盘车向刺激物方向移动这一反应类型。

2.2.2 不同浓度的 5 种氨基酸 除酪氨酸外, 其他 4 种氨基酸引起多棘海盘车反应的数量比例随着氨基酸浓度的升高而增加(表 2)。 10^{-10} mol/L 浓度下, 多棘海盘车对谷氨酸、赖氨酸、天冬氨酸几乎没有反应($\leq 10\%$); 40%和 55%的多棘海盘车分别对甘氨酸和酪氨酸有行为反应。甘氨酸浓度 $\geq 10^{-6}$ mol/L 时, 多棘海盘车产生反应的比率达 100%, 其他 3 种氨基酸在 $10^{-3} \sim 10^{-2}$ mol/L 时, 可引起多棘海盘车所有实验个体产生行为反应。

多棘海盘车对 4 种氨基酸均有不同程度的行为反应(图 3)。甘氨酸、赖氨酸浓度在 10^{-2} mol/L 时可引起多棘海盘车负趋向反应, 酪氨酸、天冬氨酸浓度在 $10^{-3} \sim 10^{-2}$ mol/L 时可引起多棘海盘车负趋向反应, 谷氨酸在本实验浓度范围内未引起多棘海盘车的负趋向反应。其他实验浓度范围内, 多棘海盘车对甘氨酸、赖氨酸、谷氨酸、天冬氨酸均有正趋向行为反应, 且反应类型随着氨基酸浓度的升高而趋于复杂, 较高浓度可引起 III 型、IV 型反应, 酪氨酸引起反应的类型与浓度之间无显著相关。

表 1 不同浓度 3 种贝类组织匀浆液对多棘海盘车行为的影响
Tab.1 The effects of different tissue homogenates concentration on the behaviour of *A. amurensis*

刺激物种类 stimulus type	浓度/‰ concentration	反应数量比/% reacting sea stars	正趋向反应类型及比例/% percentage of positive responses				反应类型的评价值($\bar{x} \pm SE$) evaluation value of reaction types
			I	II	III	IV	
海水对照 sea water(cont.)		5	5	0	0	0	0.05±0.050
菲律宾蛤仔 <i>Ruditapes philippinarum</i>	1	100	100	70	35	10	2.45±0.185
	0.1	100	100	75	20	10	0.79±0.178
	0.01	100	100	45	5	0	1.75±0.176
	0.001	100	100	40	5	0	1.45±0.135
	0.0001	75	75	15	0	0	0.90±0.143
	1	100	100	55	15	0	1.75±0.160
太平洋牡蛎 <i>Crassostrea gigas</i>	0.1	100	100	50	5	0	1.55±0.153
	0.01	85	85	40	5	0	1.35±0.182
	0.001	25	25	0	0	0	0.25±0.099
	0.0001	5	5	0	0	0	0.05±0.224
	1	80	80	40	10	0	1.25±0.216
紫贻贝 <i>Mytilus edulis</i>	0.1	80	80	40	0	0	1.20±0.172
	0.01	65	65	5	0	0	0.70±0.128
	0.001	25	25	0	0	0	0.25±0.099
	0.0001	5	5	0	0	0	0.05±0.224

2.3 多棘海盘车对不同化学刺激物的呼吸代谢反应

2.3.1 贝类组织匀浆液 随化学刺激物浓度的升高,多棘海盘车耗氧率逐渐增加,高浓度组显著高于低浓度组(图 4)。在最低浓度(0.000 1‰)下,耗氧率与对照组之间无显著差异。菲律宾蛤仔组织匀浆液浓度为 1‰时,多棘海盘车的耗氧率为 0.105 9 mg(O₂)/(g·h),显著高于太平洋牡蛎和紫贻贝处理组。

2.3.2 不同浓度的 5 种氨基酸 由图 5 可以看出,多棘海盘车的耗氧率与氨基酸的种类与浓度关系密切。随氨基酸浓度降低,耗氧率均呈现逐渐降低的趋势。多棘海盘车的耗氧率在酪氨酸、赖氨酸各浓度组与对照组之间无显著差异。甘氨酸浓度为 10⁻⁴~10⁻³mol/L 时多棘海盘车耗氧率为 0.080 6~0.083 9 mg (O₂)/(g·h),显著高于其他浓度组以及对照组;当浓度低于 10⁻⁶ mol/L 时,耗氧率与对照组无显著差异。谷氨酸浓度为 10⁻⁴~10⁻³ mol/L 时多棘海盘车耗氧率为 0.079 5~0.082 4 mg(O₂)/(g·h),显著高于其他浓度组以及对照组;当浓度

低于 10⁻⁵ mol/L 时,耗氧率与对照组无显著差异。天冬氨酸各相邻处理组之间多棘海盘车耗氧率无显著差异,浓度低于 10⁻⁷ mol/L 时,耗氧率与对照组无显著差异。

2.4 3 种贝类软体部组织的氨基酸组成

3 种贝类软体部组织的氨基酸组成如表 3 所示。太平洋牡蛎 16 种氨基酸的总量为 7.76 g/(100 g)(湿重),紫贻贝为 8.69 g/(100 g)(湿重),菲律宾蛤仔为 9.37 g/(100 g)(湿重)。

3 讨论

水生生物是否具有化学感觉以及化学感觉是否在寻食过程中发挥作用,是长期以来引人注目的问题^[34]。海星光感受器官不发达,而管足及其腕端触手具有丰富的化学感觉细胞^[1, 11],因此其化学感觉作用研究十分必要。研究发现海绵生物、海参、海胆等提取液、氨基酸等化学物质对海星均有引诱作用^[11, 27, 35]。海星在感知到环境中食物信息存在并进行取舍之后,选择有利性较大的食物,呼吸速率会加快并开始准备向食物方向移

表 2 不同浓度氨基酸溶液对多棘海盘车行为的影响

Tab.2 The effects of different amino acid concentrations on the behaviour of *A. amurensis*

刺激物种类 stimulus type	反应程度评价 evaluation value of reaction types	氨基酸浓度/(mol·L ⁻¹) concentration of amino acid								
		10 ⁻²	10 ⁻³	10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	10 ⁻⁸	10 ⁻⁹	10 ⁻¹⁰
海水对照 seawater control	反应比例/% percentage of reaction	5								
	反应类型评价 value of reaction type	0.05±0.050								
甘氨酸 Gly	反应比例/% percentage of reaction	100	100	100	100	100	90	85	50	40
	反应类型评价 value of reaction type	0.15±0.509	1.55±0.185	2.00±0.218	1.95±0.211	1.85±0.196	1.65±0.264	1.45±0.223	0.60±0.152	0.40±0.112
谷氨酸 Glu	反应比例/% percentage of reaction	100	85	85	60	55	50	30	25	5
	反应类型评价 value of reaction type	2.35±0.221	1.75±0.270	1.85±0.274	1.15±0.284	1.20±0.287	0.55±0.170	0.45±0.170	0.25±0.099	0.05±0.050
赖氨酸 Lys	反应比例/% percentage of reaction	100	100	80	90	85	70	60	25	5
	反应类型评价 value of reaction type	-0.35±0.418	1.75±0.216	1.60±0.266	1.60±0.197	1.65±0.244	1.50±0.328	1.00±0.229	0.35±0.150	0.05±0.050
酪氨酸 Tyr	反应比例/% percentage of reaction	100	100	85	80	75	75	75	70	55
	反应类型评价 value of reaction type	-2.00±0.229	-1.35±0.182	1.25±0.160	1.20±0.213	1.20±0.213	1.20±0.200	1.25±0.228	1.05±0.198	1.00±0.229
天冬氨酸 Asp	反应比例/% percentage of reaction	100	100	95	90	95	50	60	20	10
	反应类型评价 value of reaction type	-1.90±0.204	1.00±0.441	1.80±0.186	1.80±0.213	1.75±0.204	1.50±0.401	1.20±0.287	0.25±0.123	0.10±0.069

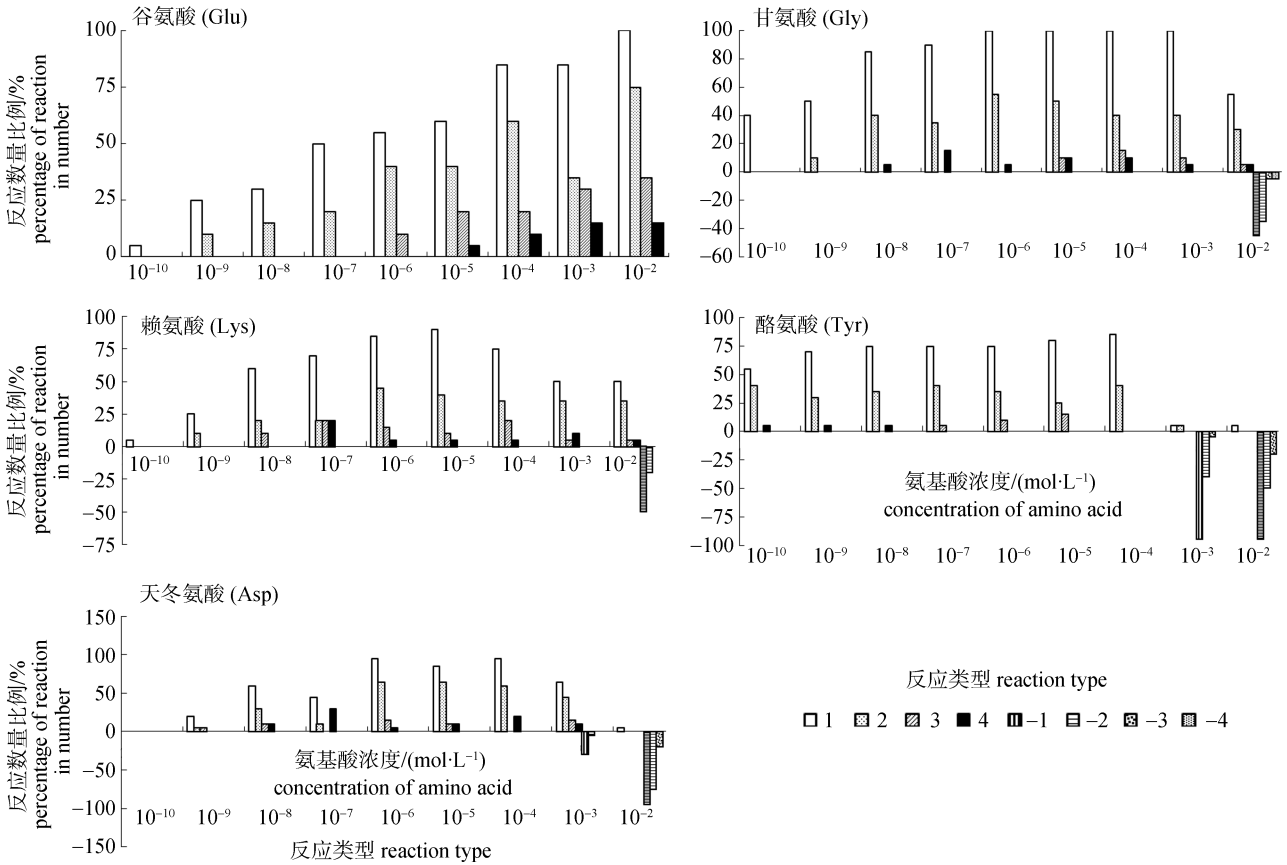


图 3 5 种氨基酸引起多棘海盘车行为反应类型及比例
Fig.3 The effect of amino acid on behavior of *A. amurensis*

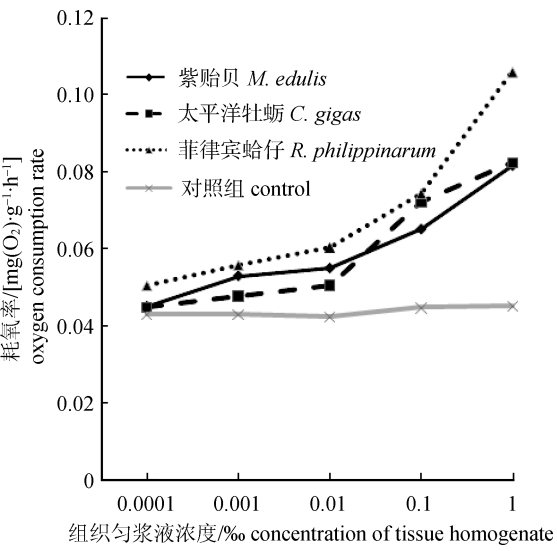


图 4 3 种贝类组织匀浆液对多棘海盘车耗氧率的影响
Fig.4 The relationship between concentration of tissue homogenate and OCR of *A. amurensis*

动，最终靠近并摄食物^[28]。为了更好地评价多棘海盘车对不同化学刺激物的反应程度，本研究

将多棘海盘车的觅食行为由简单到复杂分为 4 种类型。

化学刺激物浓度是影响海星行为反应的重要因素之一。当不同浓度刺激物存在时，海星的行为反应可划分为 3 种：一是可以被解释为摄食搜寻行为，包括 4 种不同程度的正趋向反应；二是以端触手迅速缩回为主的负趋向反应；三是无反应。本实验中，3 种贝类组织匀浆液、5 种氨基酸(浓度范围 10⁻⁴~10⁻¹⁰ mol/L，酪氨酸除外)引起多棘海盘车反应的数量比例随刺激物浓度升高而升高，反应类型也由简单逐渐趋于复杂，且均引起多棘海盘车的正趋向反应。此结果在其他海洋生物的研究中也有发现，例如蓝蟹(*Callinectes sapidus*)^[36]、海星(*Luidia clathrata*)^[25]、红海星(*Odontaster validus*)^[27]、克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)和螯虾(*Orconectes rusticus*)^[23]、加州刺龙虾(*Panulirus interruptus*)^[37]、裸盖鱼(*Anoplopoma fimbria*)^[38]等。

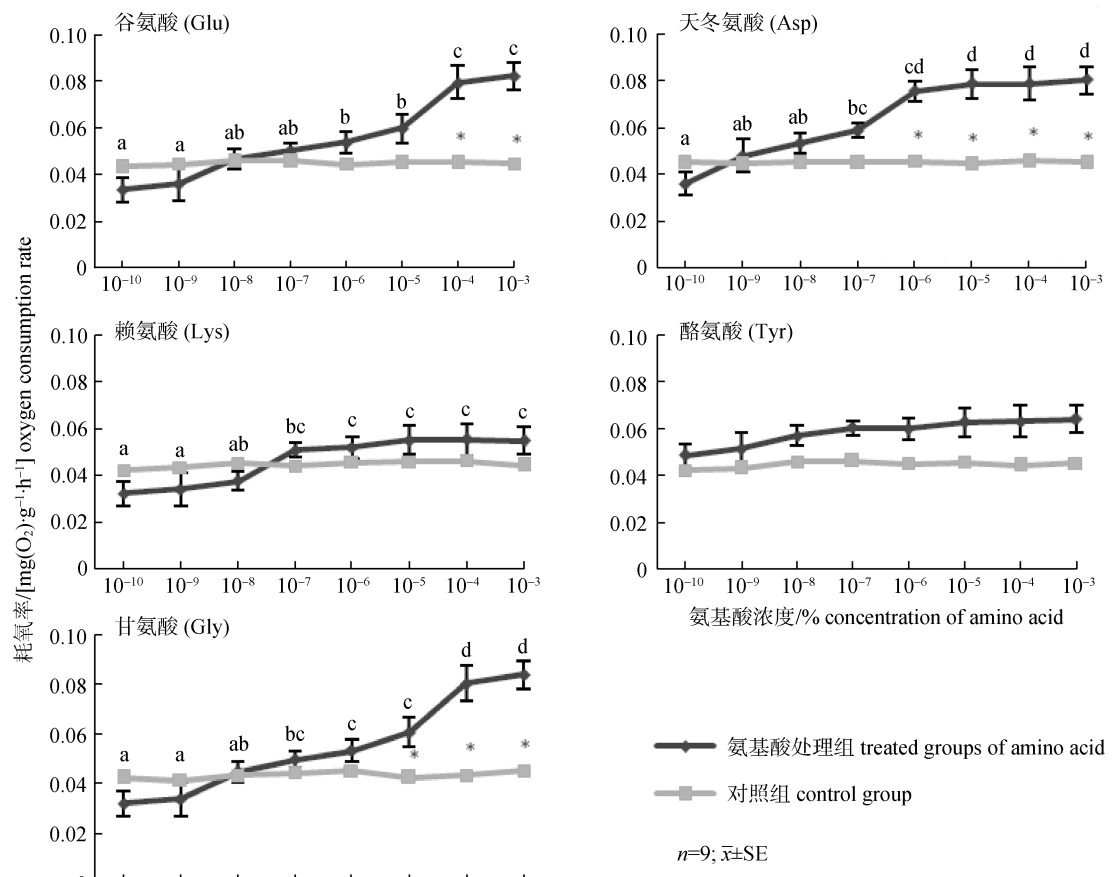


图 5 不同浓度氨基酸对多棘海盘车耗氧率的影响

同一行中没有相同字母上标的数值相互之间差异显著($P<0.05$); “*”表示与对照组差异显著($P<0.05$).

Fig.5 The relationship between concentration of amino acid and OCR of *A. amurensis*

Values without same superscript in the same row were significantly different from each other($P<0.05$); “*” indicates significant difference in comparison to control ($P<0.05$).

表 3 太平洋牡蛎、紫贻贝、菲律宾蛤仔软体部的氨基酸组成

Tab. 3 Amino acid composition in *C. gigas*, *M. edulis* and *R. philippinarum*

$n=3$; $\bar{x} \pm SE$; g/(100g); 湿重 wet weight

氨基酸 amino acid	太平洋牡蛎 <i>Crassostrea gigas</i>	紫贻贝 <i>Mytilus edulis</i>	菲律宾蛤仔 <i>Ruditapes philippinarum</i>
甘氨酸(Gly)	0.72±0.04	1.09±0.02	1.11±0.04
谷氨酸(Glu)	0.57±0.07	0.62±0.02	0.69±0.04
酪氨酸(Tyr)	0.25±0.03	0.27±0.01	0.27±0.02
赖氨酸(Lys)	0.41±0.04	0.41±0.02	0.47±0.03
天冬氨酸(Asp)	0.81±0.07	0.89±0.02	0.91±0.05
精氨酸(Arg)	0.52±0.06	0.61±0.03	0.52±0.08
组氨酸(His)	0.28±0.04	0.29±0.03	0.32±0.01
丙氨酸(Ala)	1.02±0.09	1.20±0.01	1.52±0.07
苏氨酸(Thr)	0.35±0.03	0.38±0.01	0.40±0.02
丝氨酸(Ser)	0.50±0.04	0.54±0.00	0.53±0.02
苯丙氨酸(Phe)	0.35±0.02	0.32±0.02	0.38±0.02
异亮氨酸(Ile)	0.31±0.03	0.32±0.00	0.35±0.02
蛋氨酸(Met)	0.24±0.02	0.25±0.01	0.32±0.02
脯氨酸(Pro)	0.26±0.03	0.27±0.01	0.21±0.02
缬氨酸(Val)	0.45±0.03	0.49±0.02	0.53±0.02
亮氨酸(Leu)	0.74±0.08	0.76±0.00	0.84±0.04

在自然海洋环境中, 由于海流、潮汐等海水运动导致从食物中散发出的化学刺激物浓度会根据食物源与捕食者的距离按比例稀释。因此这样的浓度信号能够给海洋生物提供类似于食物的远近和质量的信息^[18]。因此引发海洋无脊椎动物产生反应的阈值浓度在不同物种中都相对较高, 其范围大概在 $10^{-2} \sim 10^{-8}$ mol/L^[39-40]。一个较强的浓度信号通常意味着捕食者更有可能寻找到食物源, 因为这样的食物源不容易因水流的运动而改变位置^[41-43]。对于运动能力不强的棘皮动物而言, 长距离的食物搜寻或者搜寻低质量的食物源不利于捕食者的能量利用。因此多棘海盘车产生行为反应的比例会随着化学刺激物浓度信号的降低而降低, 反应类型在低浓度下也趋于简单。本实验发现, 多棘海盘车的行为反应与酪氨酸浓度之间关系不明显, Anna^[27]在对红海星实验中也发现类似结果, 分析认为这是由于酪氨酸溶液呈较强酸性且分子结构的独特性所致。

本研究发现, 不同浓度的同一种氨基酸会对多棘海盘车摄食反应会产生不同甚至完全相反的影响。 $10^{-2} \sim 10^{-3}$ mol/L 浓度的甘氨酸、酪氨酸、天冬氨酸, 10^{-2} mol/L 浓度的赖氨酸均引起多棘海盘车明显的负趋向反应, 但针对高浓度的谷氨酸并未发现负趋向反应。宋天复^[44]在氨基酸对金鱼摄食活动影响的实验中发现, 天冬氨酸、精氨酸、丙氨酸对金鱼的促摄作用随其浓度的升高而增强, 但达到一定浓度后又下降。Valentinčić^[45]、Castilla^[46]、Levandowsky^[47]等在多刺海星(*Marthasterias glacialis*)、波罗的海海星(*Asterias rubens*)、眼斑龙虾(*Panulirus argus*)等化学感觉实验中也发现此现象。引起负趋向反应可能由于刺激物浓度高于其化学感觉阈值导致的过激性反应, 也可能是由于过高浓度的食物信号可能意味着周围存在凶猛捕食者或天敌正在发生捕食过程, 会给多棘海盘车自身带来危险。需要指出的是, 对于不同种类的海星, 高浓度的氨基酸并不都能引起海星的负趋向反应^[25, 27-28], 不同种类的海星对同种氨基酸行为反应类型的差异与其对氨基酸的嗅、味觉敏感性的种间差异有关^[48]。

本实验中菲律宾蛤仔的组织匀浆液对多棘海盘车引诱效果最好。荻野珍吉^[54]认为, 氨基酸是饲料中摄饵刺激物的主要活性物质, 而且在鲤(*Cyprinus carpio*)和龙虾(*Panulirus argus*)实验中发现, 不同的氨基酸组合在一起有协同作用, 其引诱效果明显优于单一氨基酸^[55-58], 因此氨基酸总量高的食饵对多棘海盘车引诱效果最好。由表2可看出, 菲律宾蛤仔组织中甘氨酸、谷氨酸、天冬氨酸、赖氨酸及其他几种氨基酸含量都高于太平洋牡蛎和紫贻贝, 组织中16种氨基酸总量的排序是菲律宾蛤仔>紫贻贝>太平洋牡蛎。对于不同组合形式的氨基酸对多棘海盘车行为反应的影响等有待进一步研究。

不同种类单一氨基酸对多棘海盘车摄食行为反应影响不同。当谷氨酸浓度为 $10^{-3} \sim 10^{-2}$ mol/L 时多棘海盘车正趋向反应明显, 甘氨酸浓度为 $10^{-10} \sim 10^{-4}$ mol/L 时, 多棘海盘车正趋向反应最为明显。Castilla、Anna 发现, 波罗的海海星、红海星对谷氨酸、甘氨酸很敏感, Laverack 等^[49-50]、Carefoot 等^[51]研究认为, 谷氨酸是水生动植物很敏感的氨基酸, 有非常强的诱食作用, 且谷氨酸在水生动物中广泛存在^[52], 可作为食物质量和距离的信息来源^[28]。因此, 若不考虑氨基酸之间的协同作用, 推测对于距离较近的食物来源, 谷氨酸是引起多棘海盘车产生摄食行为反应的主要化学刺激物之一, 而对于距离较近的食物来源, 甘氨酸起主要作用。不同氨基酸对多棘海盘车诱引效果的差异主要是由于不同氨基酸分子结构上的差异性及酸碱性, 多棘海盘车味、嗅觉感受器对它们的识别及敏感性不同导致^[44, 53]。

本实验结果表明, 多棘海盘车的耗氧率随底物浓度的升高而增加。在贝类组织匀浆液中多棘海盘车的耗氧率高于对照组, 尤其在高浓度下, 多棘海盘车在呼吸瓶中运动活跃, 个别多棘海盘车还出现伸出贻门胃的情况。而甘氨酸、谷氨酸、天冬氨酸的各处理组, 只有在较高浓度下才显著高于对照组, 酪氨酸各组之间无显著差异。Anna^[27]认为耗氧率的多少与海星行为反应的复杂程度有关。当海星向刺激物移动做摄食准备时耗氧率升

高, 而管足、端触手伸长以及抬腕行为等相对于移动而言消耗的能量较少^[28]。有关多棘海盘车对化学刺激物的生理响应机制有待进一步研究。

参考文献:

- [1] McClintock J B, Lawrence J M. Characteristics of foraging in the soft-bottom benthic starfish *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea): prey selectivity, switching behavior, functional responses and movement patterns [J]. *Ecologia*, 1985, 66(2): 291–298.
- [2] Oh J W, Dunham D W. Chemical detection of conspecifics in the crayfish *Procambarus clarkii*: role of antennules [J]. *J Chem Ecol*, 1991, 17(1): 161–165.
- [3] Rittschof D, Tsai D W, Massey P G, et al. Chemical mediation of behavior in hermit crabs: alarm and aggregation cues [J]. *J Chem Ecol*, 1992, 18(7): 959–984.
- [4] Rittschof D. Chemosensation in the daily life of crabs [J]. *Amer Zool*, 1992, 32(3): 363–369.
- [5] Hazlett B A. Crayfish feeding responses to zebra mussels depend on microorganisms and learning [J]. *J Chem Ecol*, 1994, 20(10): 2623–2630.
- [6] Chivers D P, Brown G E, Smith R J F. The evolution of chemical alarm signals: attracting predators benefits alarm signal senders [J]. *Amer Nat*, 1996, 148(4): 649–659.
- [7] Hughes M. The function of concurrent signals: visual and chemical communication in snapping shrimp [J]. *Anim Behav*, 1996, 52(2): 247–257.
- [8] Van Duren L A, Videler J J. The trade-off between feeding, mate seeking and predator avoidance in copepods: behavioural responses to chemical cues [J]. *J Plankton Res*, 1996, 18(5): 805–818.
- [9] Tamburri M N, Finelli C M, Wetthey D S, et al. Chemical induction of larval settlement behavior in flow [J]. *Biol Bull*, 1996, 191(3): 367–373.
- [10] Moore P A, Lepper D M E. Role of chemical signals in the orientation behavior of the sea star *Asterias forbesi* [J]. *Biol Bull*, 1997, 192(3): 410–417.
- [11] McClintock J B, Baker B J, Amsler C D, et al. Chemotactic tube-foot responses of the spongivorous sea star *Perknaster fuscus* to organic extracts of sponges from McMurdo Sound, Antarctica [J]. *Antarct Sci*, 2000, 12(1): 41–46.
- [12] Zimmer-Faust R K. The relationship between chemoreception and foraging behaviour in crustaceans [J]. *Limnol Oceanogr*, 1989, 34(7): 1367–1374.
- [13] Steele C W, Scarfe A D, Owens D W. Effects of group size on the responsiveness of zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton Buchanan), to alanine, a chemical attractant [J]. *J Fish Biol*, 1991, 38(4): 553–564.
- [14] Lombardo F, Maramaldo R, Fratello B, et al. Amino acids and derivatives as food-finding signals in the freshwater snail *Planorbarius corneus* (L) [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1992, 101(2): 389–398.
- [15] Carr W E S, Netherton J C, Gleeson R A, et al. Stimulants of feeding behavior in fish: analysis of tissues of diverse marine organisms [J]. *Biol Bull*, 1996, 190(2): 149–160.
- [16] Mackie A M, Shelton R G J. A whole-animal bioassay for the determination of the food attractants of the lobster *Homarus gammarus* [J]. *Mar Biol*, 1972, 14(3): 217–221.
- [17] Smith K L, Baldwin R J. Scavenging deep-sea amphipods: effects of food odor on oxygen consumption and proposed metabolic strategy [J]. *Mar Biol*, 1982, 68(3): 287–298.
- [18] Sainte-Marie B, Hargrave B T. Estimation of scavenger abundance and distance of attraction to bait [J]. *Mar Biol*, 1987, 94(3): 431–443.
- [19] Theisen B, Zeiske E, Silver W L, et al. Morphological and physiological studies on the olfactory organ of the striped eel catfish, *Plotosus lineatus* [J]. *Mar Biol*, 1991, 110(1): 127–135.
- [20] Ishida Y, Kobayashi H. Stimulatory effectiveness of amino acids on the olfactory response in an algivorous marine teleost, the rabbitfish *Siganus fuscus* [J]. *J Fish Biol*, 1992, 41(5): 737–748.
- [21] Pearson W H, Olla B L. Chemoreception in the blue crab *Callinectes sapidus* [J]. *Biol Bull*, 1977, 153(2): 346–354.
- [22] Pearson W H, Miller S E, Olla B L. Chemoreception in the food-searching and feeding behavior of the red hake *Urophycis chuss* (Walbaum) [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1980, 48(2): 139–150.
- [23] Steele C W, Skinner C, Steele C, et al. Organization of chemically activated food search behavior in *Procambarus clarkii* Girard and *Orconectes rusticus* Girard crayfishes [J]. *Biol Bull*, 1999, 196(3): 295–302.
- [24] Zimmer-Faust R K, Case J F. A proposed dual role of odor in foraging by the California spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall) [J]. *Biol Bull*, 1983, 164(2): 341–353.
- [25] McClintock J B, Klinger T S, Lawrence J M. Chemoreception in *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea): qualitative and quantitative aspects of chemotactic responses to low

- molecular weight compounds [J]. Mar Biol, 1984, 84(1): 47–52.
- [26] Rebach S, French D P, von Staden F C, et al. Antennular sensitivity of the rock crab *Cancer irroratus* to food substances [J]. J Crust Biol, 1990, 10(2): 213–217.
- [27] Anna K. Behavioural and metabolic response of the Antarctic sea star *Odontaster validus* to food stimuli of different concentration [J]. Polar Biol, 2005a, 28(6): 449–455.
- [28] Anna K. The role of amino acids in phagostimulation in the shallow-water omnivorous Antarctic sea star *Odontaster validus* [J]. Polar Biol, 2005b, 28(2): 147–155.
- [29] 杨德渐, 孙世春. 海洋无脊椎动物学[M]. 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1999, 486.
- [30] O'Hara T. Northern Pacific seastar [J]. Vic Nat, 1995, 112: 261.
- [31] Byrne M, Morrice M G, Wolf B. Introduction of the northern Pacific asteroid *Asterias amurensis* to Tasmania reproduction and current distribution [J]. Mar Bio, 1997, 127(4): 673–685.
- [32] Minchin D. Decapod predation and the sowing of the scallop, *Pecten maximus* Linnaeus. In: Shumway, S E, Sandifer, P A. (Eds. [M]). An International Compendium of Scallop Biology and Culture. World Aquaculture Workshops No. 1, World Aquaculture Society, LA, USA, 1991: 191–197.
- [33] Spencer B E. Predators and methods of control in molluscan shellfish cultivation in north European waters. In: De Pauw, N., Joyce, J. (Eds. [M]). Aquaculture and the Environment. European Aquaculture Society Special Publication No. 16, Gent Belgium, 1992: 309–337.
- [34] 陈楠生. 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 [J]. 海洋科学, 1995(6): 32–37.
- [35] Teruya T, Suenaga K, Koyama T, et al. Arachidonic acid and α -linolenic acid, feeding attractants for the crown-of-thorns sea star *Acanthaster planci*, from the sea urchin *Toxopneustes pileolus* [J]. J Exp Mar Bio Eco, 2001, 266: 123–134.
- [36] Pearson W H, Olla B L. Chemoreception in the blue crab, *Callinectes sapidus* [J]. Biol Bull, 1977, 153(2): 346–354.
- [37] Zimmer-Faust R K. Crustacean chemical perception: towards a theory on optimal chemoreception [J]. Biol Bull, 1987, 172(1): 10–29.
- [38] Løkeborg S, Olla B L, Pearson W H, et al. Behavioural responses of sablefish, *Anoplopoma fimbria*, to bait odour [J]. J Fish Biol, 1995, 46(1): 142–155.
- [39] Mackie A M. The chemical basis of food detection in the lobster *Homarus gammarus* [J]. Mar Biol, 1973, 21(2): 103–108.
- [40] Zimmer R K, Butman C A. Chemical signaling processes in the marine environment [J]. Biol Bull, 2000, 198(2): 168–187.
- [41] Lapointe V, Sainte-Marie B. Currents, predators and the aggregations of the gastropod *Buccinum undatum* around bait [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1992, 85(3): 245–257.
- [42] Atema J. Eddy chemotaxis and odor landscapes: exploration of nature with animal sensors [J]. Biol Bull, 1996, 191(1): 129–138.
- [43] Vickers N J. Mechanisms of animal navigation in odor plumes [J]. Biol Bull, 2000, 198(2): 203–212.
- [44] 宋天复, 李亚晨, 史群. 氨基酸对金鱼摄食活动的影响 [J]. 动物学杂志, 1989, 24(3): 19–23.
- [45] Valentinčič T. Food finding and stimuli to feeding in the sea star *Marthasterias glacialis* [J]. Neth J Sea Res, 1973, 7: 191–199.
- [46] Castilla J C. Avoidance behaviour of *Asterias rubens* to extracts of *Mytilus edulis*, solutions of bacteriological peptone, and selected amino acids [J]. Mar Biol, 1972, 15(3): 236–245.
- [47] Levandowsky, M, Hodson E S. Amino acid and amine receptors of lobsters [J]. Comp Biochem Physiol, 1965, 16(1): 59–161.
- [48] 伍一军, 包华驹, 吴文胜, 等. 氨基酸对鲫鱼、泥鳅的诱食活性[J]. 水产学报, 1993, 17(4): 337–339.
- [49] Laverack, M S. Responses of cuticular sense organs of the lobster, *Homarus vulgaris* (Crustacea)—I. Hair-peg organs as water current receptors [J]. Comp Biochem Physiol, 1962, 5(4): 319–322.
- [50] Laverack M S. The antennular sense organs of *Panulirus argus* [J]. Comp Biochem Physiol, 1964, 13(4): 301–312.
- [51] Carefoot T H. Phagostimulatory properties of various chemical compounds to sea hares (*Aplysia kurodai* and *A. Dactylomela*) [J]. Mar Biol, 1982, 68(2): 207–215.
- [52] Fabiano M, Povero P, Danovaro R. Distribution and composition of particulate organic matter in the Ross Sea (Antarctica) [J]. Polar Biol, 1993, 13(8): 525–533.
- [53] 周洪琪. 鱼类摄食行为的化学感觉调节 [J]. 海洋渔业, 1988, 6: 263–265.
- [54] 荻野珍吉(郑长文, 戴宏宗译). 鱼类的营养与饲料 [J]. 养鱼世界, 1984(1): 17–22.
- [55] Carr W E S, Derby C D. Chemically stimulated feeding

- behaviour in marine animals: Importance of chemical mixtures and involvement of mixture interactions [J]. *J Chem Ecol*, 1986, 12(5): 989–1011.
- [56] Saglio P, Fauconneau B, Blanc J M. Orientation of carp, *Cyprinus carpio* L., to free amino acids from Tubifex extract in an olfactometer [J]. *J Fish Biol*, 1990, 37(6): 887–898.
- [57] Derby C D, Hutson M, Livermore B A, et al. Generalization among related complex odorant mixtures and their components: Analysis of olfactory perception in the spiny lobster [J]. *Physiol Behav*, 1996, 60(1): 87–95.
- [58] Harada K. Feeding attraction activities in the combinations of amino acids and other compounds for abalone, oriental weatherfish and yellowtail [J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1987, 53(8): 1483–1489.

Behavioral and metabolic responses of the North Pacific sea star (*Asterias amurensis*) to chemical stimuli of different concentrations

LIU Jia, ZHANG Xiumei, KANG Letian, LIN Xiaosong, PANG Jinyan

Key Laboratory of Mariculture, Ocean University of China, Ministry of Education, Qingdao 266003, China

Abstract: Experiments were carried out to investigate the behavioral and metabolic responses of the North Pacific sea star (*Asterias amurensis*) to different concentrations of food signals (five single amino acid and three bivalve tissue homogenate). To gain greater knowledge into the foraging behavior of *A. amurensis*, its behavior was divided into four components. Stimulus concentration increase elicited a rise in both the percentage of reacting animals and in the reaction intensity at the amino acid concentrations of 10^{-4} – 10^{-10} mol·L⁻¹ except for tyrosine. At a low stimulus concentration, the reaction of *A. amurensis* consisted of tube foot waving, and only high concentrations initiated a complicated sequence of several types of behavior. However, fright reactions were observed at high concentrations (10^{-3} – 10^{-2} mol·L⁻¹) of amino acid except for glutamic acid. Differences were found among the behavior response by *A. amurensis* exposed to different types of stimuli. Glutamic acid, glycine and clam *Ruditapes philippinarum* homogenates were the strongest attractant for the studied sea stars. For the eight tested stimuli, a dependency between stimulus concentration and the oxygen consumption rate (OCR) was observed, with the increase in stimulus strength causing the increase in the metabolic rate. For the tissue homogenates groups, the OCR was significantly higher than that in the control. However, statistically significant differences from the control were only found in sea stars exposed to high concentrations of glycine, glutamic acid and aspartic acid. No significant differences were observed among different concentrations of tyrosine.

Key words: *Asterias amurensis*; foraging behavior; chemoreception; amino acid; tissue homogenates

Corresponding author: ZHANG Xiumei. E-mail: gaozhang@ouc.edu.cn