

综述

生态能学与虾蟹幼体培育\*

Ecological bioenergetics and artificial larval  
culture of shrimp and crab

朱小明 李少菁

(厦门大学海洋学系、亚热带海洋研究所, 361005)

Zhu Xiaoming Li Shaojing

(Department of Oceanography & Subtropical Ocean Research Institute, Xiamen University, Xiamen 361005)

关键词 生态能学, 虾类, 蟹类, 幼体培育

Key words ecological bioenergetics, shrimp, crab, larval culture

甲壳动物摄食获得的能量用于存活、生长、蜕皮变态。由于食物消耗率的限制作用,使动物生长受环境制约,而热量损失(代谢)依赖于可利用能量的分配。能量代谢各组份间存在“对换”,代谢各组份间能量分配是受基因控制的,制约于神经激素、酶等内部调节机制,但又依赖于外部环境因子<sup>[1,25]</sup>。阐明各种生态因子对能量收支各组份间定量关系的作用,探讨动物调节其能量代谢的生理生态机制,从而为资源利用和优化增殖管理提供依据,是生态能学的中心问题<sup>[1,12]</sup>。

甲壳动物生长发育总是与蜕壳休戚相关,缩短蜕壳周期,提高生长速度,是虾蟹幼体培育和养殖的关键。在适温范围内,温度的提高,会加快动物的生长,所以水产养殖中往往采用“适温的上限”,但这种措施的负面作用也必须考虑<sup>[4]</sup>。适温范围内的变温有利于动物对能量的利用,是动物适应环境温度变化的能学对策<sup>[1,11]</sup>。相关种的幼体一般是北方大于南方的;在胚胎发育期降低温度至自然适温下限将能获得更大和更有生活力的幼体,在大西洋鳕(*Gadus morhua*)胚胎发育的自然温度0~6.1℃范围内,较高的温度使胚胎的绝对和相对生长速度都有提高,但孵出幼体蛋白的绝对增加量和总的胚胎蛋白量都随温度升高而下降,原因是温度的提高加快了卵黄蛋白吸收速率,同时缩短了胚胎孵化出膜的时间,且两个相互独立的过程变化程度不同<sup>[28]</sup>。孵化温度等环境因子直接影响孵化幼体的种质,从而影响幼体以后的生存、生长和发育。虾蟹类第1期溞状幼体( $Z_1$ )死亡率较高,常被认为是孵化或蜕皮后自然死亡<sup>[18]</sup>,然而,由于 $Z_1$ 的质量受前生活史制约,刚刚孵化或蜕皮后摄食力差,饵料利用率低等,可能是 $Z_1$ 高死亡率的重要原因。因此,同种亲体不同个体,不同批次,不同季节的幼体生产力和发育情况存在差异就不难理解了。

锯缘青蟹(*Scylla serrata*)幼体在不超过20℃时,刚孵化或变态2~3 d内极少死亡;在不投饵的情况下, $Z_1$ 在24 h内,18~25℃下幼体存活率明显高于25~30℃下的;幼体的不可恢复点(PNR)明显短于冷水种蟹类<sup>[8,9]</sup>。锯缘青蟹胚胎发育期和孵化后的温度控制可以提高 $Z_1$ 成活率和 $Z_1$ 至 $Z_2$ 的蜕皮率。在虾蟹类幼体生长发育过程中,温度效应具有不同发育阶段的特异性,甚至因蜕壳周期的不同时期而不同。锯缘青蟹

收稿日期:1996-09-02

\* 福建省青年自然科学基金资助项目(C96010)

幼体  $Z_1$  在  $25^{\circ}\text{C}$  下存活率最高;  $25\sim 30^{\circ}\text{C}$  内,  $Z_2$  至  $Z_5$  各期幼体发育速度随温度升高而加快;  $30^{\circ}\text{C}$  以上  $Z_5$  至大眼幼体(M)的蜕皮变态率明显低于  $26^{\circ}\text{C}$  下的, 而 M 期幼体即使在  $35^{\circ}\text{C}$  下也能正常发育<sup>[2,4,9]</sup>。绿蟹(*Carcinus maenas*)的 M 幼体在高温( $18\sim 25^{\circ}\text{C}$ )下能通过增加摄食来补偿代谢能耗的增加, 而 Z 期幼体不具有该种能力<sup>[20]</sup>。温度对互爱蟹(*Hyas coarctatus* 和 *H. araneus*)幼体能量代谢的影响因种类、不同发育阶段、蜕皮周期的时期不同而异<sup>[24]</sup>。美国大龙虾(*Homarus americanus*)前期幼体在低于  $6^{\circ}\text{C}$  下发育, 止于蜕皮周期的“ $D_0$  阈”<sup>[16]</sup>, 但若先期已发育通过“ $D_0$  阈”, 即使后来温度降至  $0^{\circ}\text{C}$  也能顺利蜕皮进入下一期幼体<sup>[33]</sup>, 这与幼体在蜕皮周期中的危险点“ $D_0$  阈”前某些重要物质的积累有关<sup>[13-17]</sup>。虾蟹类幼体变态前摄食降低<sup>[9,35]</sup>, 有的种类甚至表现为负生长<sup>[13-16,20-22]</sup>, 这与后期幼体底栖生态习性有关<sup>[31]</sup>。因此, 通过改变温度减少代谢能耗同样可能提高蜕皮变态率。

适宜的饵料是幼体培育成功的关键。单细胞藻是虾类和中华绒螯蟹等少数蟹类早期幼体的适宜饵料, 而普遍认为海洋短尾类早期幼体为肉食性的<sup>[10,31]</sup>。用海链藻(*Thalassiosira rotula*)、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)和中华盒形藻(*Biddulphia sinensis*)饲喂 7 种短尾类幼体, 第 1 次发现互爱蟹能以中华盒形藻为饵发育至第 1 期仔蟹( $C_1$ ), 且藻类成链状的要比单个的效果好; 相对来说中肋骨条藻饲喂效果差得多, 而海链藻饲喂的幼体无一顺利蜕壳<sup>[23]</sup>, 这主要与饵料粒径有关。以往报道轮虫不宜做为锯缘青蟹幼体的饵料是由于其个体小、脂类含量低、摄食能耗大<sup>[6]</sup>。而有些研究结果表明, 无论是实验室还是生产性幼体培育, 轮虫都是青蟹  $Z_1$ 、 $Z_2$  幼体的适宜饵料, 如能辅以其它饵料效果更佳<sup>[2,5,10,35]</sup>。因此给短尾类早中期幼体投喂大小适宜的藻类、轮虫和其他人工饵料, 并合理搭配, 可满足幼体生长发育的营养需求, 达到较好的育苗生产效果。

十足类幼体的营养需求、物质代谢和能量代谢因不同发育期而异。十足类幼体孵化或蜕皮后, 在饥饿情况下, 脂类是首先的代谢物质, 然后才是蛋白质; 蜕皮早期积累较多的脂类而后期积累较多的蛋白质是十足类幼体物质代谢的一种普遍现象<sup>[15,20,21,35]</sup>。蟹类幼体在蜕皮周期蜕皮后, 蜕皮间期和蜕皮前的能量积累和代谢强度是不同的, 这种差异在变态或生态习性转变时尤为明显。互爱蟹 M 幼体在“ $D_0$  阈”后消化酶活力降至最低水平, 并出现负生长<sup>[16,22]</sup>; 美国大龙虾第 4 期叶状幼体的脂贮足以维持 3~5 d 代谢的能量需求, 展示了大龙虾蜕壳变态和生态习性转变过程的能量运用方式<sup>[33]</sup>。锯缘青蟹各期幼体消化道组织学、组织化学、消化酶种类和活性, 以及摄食量、元素组成等研究结果表明,  $Z_3$ 、 $Z_5$  和 M 期幼体对营养需求特别明显, 是幼体生长发育的关键时期,  $Z_5$  是饵料和营养需求转变的关键时期, 此期饵料的种类配比对幼体培育能否成功特别重要<sup>[2,5,10,35]</sup>。

有关十足类幼体能学研究仅限于少数种类, 主要集中于幼体的生长和营养, 且常以轮虫、卤虫无节幼体为饵或借助于饥饿实验<sup>[7,13-17,20-22,24,29,31,33,35]</sup>。而各组份间能量代谢的定量关系因不同饵料等环境因子而异<sup>[1,13-15,26,30-32,35]</sup>。幼体能量收支和生长效率的估算大都是基于基础代谢率<sup>[13,15,20-22,24,29]</sup>, 没有包括与摄食、生长有关的特殊动力作用(SDA)。有关 SDA 的研究大都持“SDA 与生长直接竞争”的传统观点<sup>[7,22,31]</sup>。SDA 主要与蛋白质等大分子物质的合成、转运、贮存相关, 是生长的能耗<sup>[1,11,25,26,30]</sup>; SDA 能耗和作用时间可作为饵料, 特别是蛋白质利用效率的指标<sup>[1]</sup>, 受环境制约的摄食量对 SDA 峰值与其他代谢作用峰值的相对大小和出现时间是动物能量利用方式的特征之一<sup>[1,25,26]</sup>。

甲壳动物的生长、蜕壳、变态过程是相互联系又彼此独立的, 二者同样是耗能的过程, 发育至“ $D_0$  阈”后, 如能量积累不足, 将面临蜕皮周期中的第 2 危险点“蜕皮变态阈”<sup>[16]</sup>, 可能出现幼体马上死亡、蜕皮不遂而死亡、蜕皮后死亡或蜕皮与变态异步发生、不变态而蜕壳或出现不完全变态的中间发育态等等现象<sup>[3,16,18,19,27,31,34]</sup>。不利的环境因子和生理状态是异常发育的诱导或胁迫因子, 但有人认为异常发育与温度盐度无关<sup>[18]</sup>, 其中的能量和神经激素调节机制尚待探讨<sup>[15,16,27,34]</sup>。

在各种环境压力下, 由于摄食、同化率的降低和代谢能耗增加<sup>[31]</sup>, 使得幼体蜕皮变态、存活率降低。能量代谢各组份对环境因子的变化犹如瓶颈<sup>[1,26]</sup>; 物种基因制约能量利用的最大潜力称为代谢范围; 代谢范围 = 最大需氧代谢率( $R_{\max}$ ) - 标准代谢率( $R_s$ )

在正常的生存过程中, 代谢能耗( $R$ )在  $R_s$  与  $R_{\max}$  间波动, 功率( $S$ ) =  $(R - R_s) / (R_{\max} - R_s)$

S 趋近 0 或 1 时, 动物死亡率加大<sup>[1]</sup>, 环境胁迫引起动物生理或病理变化将在抛开时间维量的能量收支 - 功率收支上得到明显的体现。因此, 研究环境变量的功率收支与蜕皮变态率、存活率(或死亡率)的关系, 有利于认识幼体生长发育的能量特点、致病的环境胁迫程度和养殖操作对动物造成的压力, 从而预测生长的压力, 并提出避免或使各种压力降至最小的途径<sup>[1]</sup>。

在虾蟹类育苗生产中切除眼柄是促使亲体性腺成熟和提早产卵较常用的方法, 这也可能是育苗生产失败的一个重要原因, 尽管切除眼柄促进早熟作用是肯定的, 但必须慎重。否则难以控制蜕壳而招致死亡(特别是孵化前)。如果切除眼柄时机掌握不准, 即使青蟹能抱卵, 孵化率也很低(5%)<sup>[2]</sup>。过早切除眼柄将使个体生长得不到充分保证, 导致为性腺成熟和卵子排放准备的物质和能量不足。在锯缘青蟹神经节及 X-器官的神经分泌细胞中, 仅 2 群 C 型细胞(C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub>)与卵巢发育有关; 在卵巢未发育期和发育早期, 眼柄 X-器官中的 C<sub>3</sub> 细胞均有很强的分泌活动(分泌性腺抑制激素), 而在整个卵黄合成期间(即卵巢发育期至近成熟期), 虽然这种分泌活动明显下降, 但仍有一定的活动水平<sup>[2,5]</sup>。个体生长和卵巢发育存在对能量和物质的竞争, 用于生长的能量、物质增加, 必将导致用于繁殖的能量减少, 能量在生殖与生长之间分配受生理状态和环境因子(特别是温度、光期)的影响<sup>[4]</sup>。因此, 眼柄 X-器官中 C<sub>3</sub> 细胞的分泌物不单是一种性腺抑制激素, 可看成是一种生理调节因子, 在不恰当的时期切除眼柄会造成许多生理功能的紊乱<sup>[2]</sup>。

温度驯化和盐度驯化也常用于虾蟹类生产性幼体培育中, 幼体在这种应激过程中能耗必定增大。因此, 研究短期温度、盐度变化对幼体能量代谢及其存活率的影响, 可以预示驯化程度和速度。其次, 幼体的饱食程度直接影响驯化结果, 如果幼体在饱食情况下驯化, 由于应激的代谢能耗增加, 加上 SDA 的耗能, 使代谢超过代谢范围(即该幼体代谢能力的生理极限)的机率增大, 导致驯化死亡率增大, 或为了保证驯化的成活率不得不降低驯化程度和速度。这也可能是幼体运输前一段时间必须少投饵或不投饵的原因所在。这一原理同样适用于其他操作性应激(如病变和治疗恢复)方面。

生态能学的研究在水产养殖中的应用前景是很广泛的, 并有巨大的潜在利益, 它有助于提高虾蟹苗种种质, 提高养殖生态系能量利用效率, 防治养殖污染, 研制人工配合饲料等。

## 参 考 文 献

- 1 王安利等译. 鱼类能量学——新观点. 天津: 天津科技翻译出版社公司, 1992. 293p
- 2 王桂忠, 等. 锯缘青蟹的人工育苗和养成试验研究. 福建水产, 1994(3): 4~8
- 3 王桂忠, 等. 环境因素诱发锯缘青蟹幼体发育期变化的研究. 海洋科学, 1995(5): 60~63
- 4 朱小明. 河蟹人工养殖技术的能量学探讨. 福建水产, 1996(4): 50~54
- 5 李少青, 等. 锯缘青蟹养殖生物学研究. 海洋科学, 1994(2): 21~24
- 6 陈弦成, 等. 鲷鱼人工培育的研究 II. 轮虫及丰年虾无节幼体在鲷苗培育上的饵料价值. J Fish Soc Taiwan, 1985b, 12(2): 78~86
- 7 周洪琪, 等. 中国对虾幼体的能量代谢. 水产学报, 1992, 16(2): 167~170
- 8 曾朝曙, 等. 锯缘青蟹胚胎发育的观察及温度影响胚胎发育的研究. 福建水产, 1991(1): 45~50
- 9 曾朝曙, 等. 温度对锯缘青蟹幼体存活与发育的影响. 水产学报, 1992, 16(3): 213~221
- 10 曾朝曙, 等. 锯缘青蟹幼体实验生态研究 I. 饵料对幼体存活与发育的影响. 见: 甲壳动物论文集. 第三辑. 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992. 85~94
- 11 沈国英, 等. 海洋生态学. 第二版. 厦门: 厦门大学出版社, 1996
- 12 谢小军, 等. 鱼类的特殊动力作用的研究进展. 水生生物学报, 1991, 15(1): 83~90
- 13 Anger K, et al. Bioenergetics of abbreviated larval development in the hermit crab, *Melopaulias depressus* (Decapoda: Grapidae). Comp Biochem physiol, 1992, 103A(3): 507~518
- 14 Anger K, et al. Energy partitioning during larval development of the hermit crab *Pagurus bernhardus* in the laboratory. JEMBE, 1990, 141: 119~129
- 15 Anger K, et al. Energetics, moult and ecdysteroid titers in crab (*Hyas araneus*) larval starved after DO threshold. Mar Biol, 1987,

- 94; 367~375
- 16 Anger K. The Do threshold: a critical point in the larval development of decapod Crustaceans. JEMBE, 1987, 108: 15~30
  - 17 Anger K. Energetics of spider crab *Hyas araneus* megalopa in relation to temperature and the moult cycle. JEMBE, 1987, 108: 15~30
  - 18 Brown S D, et al. The effects of temperature and salinity on survival and development of early life stage of Florida stone crabs *Menippe mercenaria* (Say). JEMBE, 1992, 157: 115~136
  - 19 Charmantier G, et al. Intermediate larval and post larval stages of *Homarus americanus* H Milne Edwards, 1873 (Crustacea: Decapoda). J. Crust Biol, 1987, 7: 525~535
  - 20 Dawirs R R. Temperature and laboratory feeding rates in *Carcinus maenas* L. (Decapoda:Portunidae) larvae from hatching through metamorphosis. JEMBE, 1986, 99: 133~147
  - 21 Dawirs R R. Influence of limited food supply on growth and elemental composition (C, N, H) of *Carcinus maenas* (Decapoda) larvae, reared in the laboratory. Mar Ecol Prog Ser, 1987, 31: 301~308
  - 22 Dawirs R R. Influence of limited starvation periods on growth and elemental composition (C, N, H) of *Carcinus maenas* (Decapoda: portunidae) larvae, reared in the laboratory. Mar Biol, 1987, 93: 543~549
  - 23 Harms I, et al. Larval development and survival in seven decapoda species (Crustacea) in relation to laboratory diet. JEMBE, 1989, 133: 129~139
  - 24 Jacobi C C, et al. Growth and respiration during the larval development of *Hyas coarctatus* (Decapoda: Majidae). Mar Biol, 1985, 87: 173~180
  - 25 Jobling M. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning in Fish Ecophysiology. In: Rankin J C, J R Jensen. London: Chapman & Hall, 1993. 76~108
  - 26 Johnston I A, et al. Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments. Mar Biol, 1993, 115: 7~14
  - 27 Knowlton R E. Effects of larval eyestalk extipation on morphogenesis and molting in the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say. J Exp Zool, 1994, 270: 162~174
  - 28 Kuftina N D, et al. Embryonic growth and utilization of yolk storage protein during early ontogeny of Cod, *Gadus morhua*, at different temperature. Vopr Ikhtologii, 1986, 26: 646~657
  - 29 Kurnaly K, et al. An energy budget for the larvae of *Penaeus monodon* (fabricius). Aquaculture, 1989, 81: 13~25
  - 30 Kjørboe T, et al. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and composition for specific dynamic action. Mar Ecol Prog Ser, 1985, 26: 85~97
  - 31 Mc Conaugh J R. Nutrition and larval growth. In: Wenner A M. Balkema Rotterdam. Larval Growth, 1985. 127~155
  - 32 Mikami S, et al. The effects of starvation and feeding regimes on survival, intermoult period and growth of cultured *Paralurus japonicus* and *Theraps* sp. phyllosomas (Decapoda, Palinuridae and Scyllaridae). Crustaceana, 1995, 68: 160~169
  - 33 Sasaki G C, et al. Nutritional and bioenergetic consideration in the development of the American lobster *Homarus americanus*. Can J Fish Aquat Sci, 1986, 43: 2 311~2 319
  - 34 Snyder M J, et al. Effects of eyestalk ablation on larval molting rates and morphological development of the American lobster. *Homarus americanus*. Biol Bull, 1986a, 170: 232~243
  - 35 Wang G Z, et al. Studies on influence of diet on dry weight and chemical element (C, H, N) content of larval *Scylla serrata*. Acta Oceanologica Sinica, 1995, 14: 291~300