

综述

虾蟹类能量代谢的研究进展*

Progress of studies on energy metabolism of decapod

张 硕 董双林 王 芳

(国家教委水产养殖开放实验室, 青岛海洋大学, 266003)

Zhang Shuo Dong Shuanglin Wang Fang

(Open Lab. for Aquaculture Research of the State Education Committee of China,
Ocean University of Qingdao, 266003)

关键词 虾蟹类, 能量代谢

Key words decapod, energy metabolism

虾蟹类摄食的能量除了用于生长外, 多数种类的摄入能量 50% 以上由于代谢活动而被消耗掉。当环境条件改变时, 动物需要消耗一定的能量以适应环境的变化, 因此在虾蟹类的能量代谢研究中, 主要研究环境因子、饵料和动物自身的生长对其能量代谢的影响。

1 环境温度对代谢活动的影响

做为变温动物, 当外界温度发生变化时, 虾蟹类体内的生理过程将受到很大的影响。在水温升高时, 日本沼虾(*Macrobrachium nipponensis*)、食用对虾(*Penaeus. esculentus*)、日本对虾(*P. japonicus*)、中国对虾(*P. chinensis*)和美洲管对虾(*Xiphopenaeus kroyeri*)的耗氧率和排氮率都显著增加^[4, 7, 16, 17, 24], 说明温度对于虾类的代谢活动具有显著的影响。代谢强度的变化是动物对环境的适应以及自身生长所需要的。温度对甲壳动物代谢强度的影响有以下 2 种作用: ①有利于生长的代谢强度增加, 表现为生理活动加强, 发育速度加快, 生长积累增加。在适温范围内, 随温度升高, 许多甲壳动物的幼体发育期缩短, 变态速度加快。普通滨蟹大眼幼体在 25℃ 时的发育时间为 6 d, 而在 18℃ 时需要 12 d, 发育速度相差近 2 倍, 这种代谢率的提高以发育时间缩短得到了补偿^[28, 32]。成体阶段的生长在适温范围内随温度的升高而加快; 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, 生理反应减慢, 生长几乎停止。高于适温时, 代谢强度过大, 能量无法积累或已积累的能量被消耗, 有时表现出负生长的现象^[13]。

温度变化对代谢率影响的强度用 Q_{10} 来表示: $Q_{10} = (M_2/M_1)^{10/(T_2-T_1)}$ 。虾类幼体的 Q_{10} 值一般在 2 左右, 成体虾类的 Q_{10} 值由于种类的不同而略有差异, 一般在 2 和 3 之间^[31]。有些虾类呈现出低温时的 Q_{10} 值大于高温时的, 南美白对虾(*P. vannamei*) 仔虾在 20~24℃ 时的 Q_{10} 值为 3.11, 而在 24~28℃ 和 28~32℃ 时分别是 1.25 和 1.55, 反映出虾类对低温较为敏感^[30]。

收稿日期: 1997-12-18

* 本文由国家杰出青年科学基金(39725023)和山东省自然科学基金项目(Q95D0732)资助

2 体重与代谢的关系

虾蟹的基础代谢与体重有着密切的关系,一般特征是随体重增加单位体重的代谢率降低^[2,4,6,35]。耗氧率(Q_0)与体重(W)之间的关系可用 $Q_0 = aW^b$ 表示。式中的 a 为代谢水平, b 为体重指数。

a 值的大小受到动物的种类和环境因子的影响,温度变化对 a 值的影响尤为显著。较高的 a 值说明在某种条件下生物的基础代谢率高。在 20~30℃ 范围内,食用对虾的 a 值与温度的关系式如下: $-\ln a = 0.096t - 3.749$ ^[24]。温度升高时,适应于低温生活种类的 a 值急剧增大,冷带生活的阿拉斯加蟹(*Chionoecetes bairdii*)在 3℃ 时的 a 值为 28.76, 7℃ 时 a 值增大到 152.44^[35]。热带地区生活种类的 a 值对温度的敏感程度小于低温生活种类的。大多数虾蟹类的体重指数的变化范围在 $-1 < b < 0$ 之间^[1,2,4,6,35],代谢率与体重呈负相关(表 1)。动物在不同的发育和生理周期时,代谢率往往受内在生理活动的制约,而不表现出与体重呈负相关的趋势。

表 1 某些甲壳动物的 a 和 b 值

Table 1 a and b values of some decapod crustacean

种名 species	温度/℃ temperature	a	b	作者 writer	年代 year
<i>P. monodon</i>		0.673 5	-0.881	王克行	1983
<i>P. chinensis</i>	19~20	1.89	-1.3	周洪琪	1990
<i>M. nipponensis</i>	10~25	0.21	-0.105	董双林	1994
<i>M. rosenbergii</i>	28±2	1.55	-0.092 2	Stenphenson	1980
<i>Carcimis maenas</i>	12	0.16	-0.34	Dawirs	1983
	18	1.46 *	-0.08		
	25	2.59 *	0.12		
<i>P. esculentus</i>	20	-1.863	-0.175	Dall	1986
	25	-1.56	-0.209 8		
	30	-0.899	-0.159 * *		
<i>Chionoecetes bairdi</i>	3	28.76	0.717 8 * *	Paul	1989
	5	42.47	0.871 1 * *		
	7	152.44	0.526 6		
<i>Cherax tenuimanus</i>	18	0.004	0.87	Villarreal	1990
	22	0.003	0.80		
	26	0.009	1.09		

* 其值为 $\ln a$; ** 耗氧率单位为 $\mu\text{mol}/\text{ind} \cdot \text{h}$

3 盐度对代谢的影响

广盐性甲壳动物能在外界盐度大幅度变化的情况下,主动将其体液渗透压调节于小范围之内,保持正常的生命活动,还有许多广盐性对虾能在低于正常海水盐度很多的环境中保持其渗透压浓度^[9]。

3.1 盐度变化与代谢率的关系

甲壳动物在高盐度环境中,需将体内多余的盐分排出体外,保持体液内的正常水分;在较低的盐度条件下又需要摄取足够的盐分,排掉多余的水分。在这种渗透压主动调节过程中,虾蟹要消耗体内储存的能量,以适应外界的盐度变化。许多海水生活的对虾如中国对虾和日本对虾,在盐度 15~30 之间,它们的耗氧率随盐度降低而增加^[17,19]。对虾在不同盐度下的能量消耗也与其在该盐度条件下的适应情况密切相关,日本对虾从盐度 37 的条件下移入到盐度为 10 的环境中时,耗氧率迅速提高到原值的 300%,经数小时后稳定在 200% 的水平上。这表明当环境盐度突然改变时,对虾需要消耗大量的能量来调节体内的渗透压和离子平衡^[26]。盐度由 2 和 5 提高到 20 时,河口淡水生活的小长臂虾(*Palaeomonetes antennarius*)的代谢率增加了 30%,每年在盐度达到 19 的时期,其生长几乎处于停止状态,能量的储存也非常少,而且由于缺乏足够的能量,大约只有 3.5% 的雌虾在该段时间内能够抱卵^[27]。

3.2 氨排泄与渗透压调节机制

多数虾蟹类的 $\text{NH}_3 - \text{N}$ 占氮代谢产物的 40%~90%, 也有一些虾类的排泄物中有相当量的尿素, 大多数的氮排泄物是通过鳃上皮细胞排出的^[8,33]。氮代谢产物增多表明蛋白质做为代谢能源的比例增大。许多研究证明, 当温度升高时, 甲壳动物氨排泄量也增加的非常显著^[7,17,34]。由于体内合成尿素时需耗费一定的能量, 因而虾蟹主要以氨的形式排泄氮代谢产物。目前关于水生甲壳动物排泄尿素的原因和机制尚不十分清楚, 日本沼虾的尿素排泄量占总氮排泄物的 38%, 其原因可能同食物或能源物质的代谢过程有关^[8]; Chen^[19]认为在盐度 15~30 之间, 中国对虾的尿素排泄量随盐度的升高而增大, 主要原因是尿素中的 NH_4^+ 增加用于部分取代碱离子 Na^+ 和 K^+ , 在较低的盐度条件下, 氨基酸做为主要的能量代谢底物, 因而大部分的氮排泄物是 $\text{NH}_3 - \text{N}$ 。

虾蟹类的最适盐度称为等渗点。虾类处于等渗的环境时, 不需进行耗能的渗透压调节, 呈现出良好的生长和最大的能量转换效率^[6,8,20]。对虾属的等渗点在 23.3~30, 离子等渗点在 17~20 (278~334 mEq/L), 但桃红对虾的等渗点明显高于对虾属中其它种的, 达到 34.9 (574 mEq/L)。中国对虾在温度 12、18、24 和 30℃ 时, 等渗点分别是 24.1、25.0、27.5 和 28.4, 具有随温度升高而增大的趋势^[20]。

甲壳动物通过鳃吸收盐分, 由触角腺分泌出低渗尿。鳃表皮存在 $\text{Na}^+ - \text{NH}_4^+$ ATP 泵, 起到离子交换作用, 淡水日本沼虾的排泄机制就是由离子泵进行的^[8]。Chen^[19,21]研究中国对虾和泥蟹时, 认为在盐度 15~30 之间, $\text{NH}_3 - \text{N}$ 排泄主要在低盐度时进行, 而在较高的盐度时, 尿素排泄量增大, $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ATP 泵的活性增强。

许多甲壳动物的渗透压调节中, 不仅是阳离子的调节作用, 同时存在氯化物和有机物的渗透压调节。氯化物在血淋巴的渗透压调节中占 39.5%~49.6%, 而且随盐度提高其调节作用也增大^[20,29]。当环境盐度升高时, 体内游离氨基酸的含量也增加, 低盐度时, 游离氨基酸做为主要的代谢能源, $\text{NH}_3 - \text{N}$ 的排泄量明显增加^[17,20]。

4 摄食对代谢的影响

摄食引起的代谢增加称为特殊动力作用 (SDA), 表现为体热的增加 (AHI), 同时摄食行为的活动代谢也会使体增热加大。体内氮的运转、合成和分解过程消耗的能量由热的形式散发到体外。摄食对代谢的影响主要有 2 种形式: ①代谢率的增加量; ②代谢率提高的持续时间。这两方面又受到食物的性质、摄食量和动物种类等的影响。Nelson^[34]认为罗氏沼虾 (*M. rosenbergii*) 的特殊动力作用主要由食物的性质所决定, 与摄食水平关系不大, 摄食可使罗氏沼虾的代谢率提高 7.1%~39%。虾蟹类摄食后的体热增加一般持续 1~5 d, 代谢高峰可能在摄食或数小时后出现^[15,36]。

由于特殊动力作用主要是蛋白质代谢引起的, 食物中的蛋白质含量对 AHI 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质食物, 而且肉食性虾类的特殊动力作用大于杂食性虾类^[37]。大多数种对虾的食物中都含有相当高的蛋白质, 且能量代谢中的蛋白质比例非常大, 摄食引起的氮代谢产物也急剧增大^[28]。肉食性对虾的氨排泄量明显大于杂食性虾类, 其原因是前者对蛋白质的消耗高于后者。

5 其它因子对能量代谢的影响

虾蟹类个体发育到成体需经多个幼体阶段, 这些不同的幼体阶段, 由于形态、运动形式、栖息方式和食性的差异很大, 在代谢强度上具有非常大的差别。胚胎发育期利用内源性营养, 为提高能量转化效率, 一般代谢率都较低。无节幼体期虽然也利用内源性营养, 但要在较短的几天内完成多个发育期, 且活动也有所增强, 其代谢率大大提高。由于种类不同, 代谢强度在各幼体期的变化规律是不一样的。中国对虾从无节幼体到仔虾期间, 随幼体的发育耗氧率显著增大^[3]; 新对虾 (*Matapenaeus ensis*) 的无节幼体耗氧率大大高于后期的溞状幼体, 从溞状幼体 3 期发育到仔虾 3 d 时, 耗氧率呈增加趋势, 但仔虾 9 d 的耗氧率却低于前阶段, 其原因是对虾由浮游生活转向底栖生活方式, 减少了运动代谢, 降低了能量消耗^[23]。

其它如 pH 值、溶氧含量、蜕皮、生殖活动以及眼柄去除等因素都能使对虾的代谢强度发生变化^[2,8,10,22,36]。

6 能量代谢底物的研究

动物代谢的能源物质是蛋白质、脂肪和碳水化合物, 根据这 3 种能源物质在能量代谢中所占的比例, 虾蟹类大致可分成 3 种代谢类型: 蛋白质为主要能源型; 蛋白质与脂肪混合型; 脂肪和碳水化合物混合型。

蛋白质氧化产生氮, 而脂肪和碳水化合物氧化后产生二氧化碳, 因此不同代谢类型的虾蟹, 其代谢时所消耗的氧气和排泄氮之间的比例也就不同。虾蟹类完全以蛋白质为代谢能源时, 其氧氮比(呼吸消耗的氧分子数与排泄氮的分子数之比)为 7; 而蛋白质与脂肪的混合类型其氧氮比为 24; 完全由脂肪和糖类代谢时, 氧氮比将变为无限大, 这时没有氮的排泄物^[2]。当氮排泄物增加时, 表明蛋白质做为代谢能源的比例增大。食用对虾静止时的氧氮比为 13.6~16.4, 饥饿 5 d 后, 其值下降到 7, 转换成完全以蛋白质为能源物质^[25]。周洪琪^[2]应用呼吸熵方法测定中国对虾亲虾的代谢底物时, 认为中国对虾的代谢能源物质主要是蛋白质, 脂肪次之, 碳水化合物的利用量最少, 同时测定的平均氧氮比为 26, 与上述结果一致, 池塘养殖中国对虾的氧氮比为 20~24^[4]。罗氏沼虾和日本沼虾主要以脂肪和糖类为能源物质。董双林^[7]依照实测的呼吸熵、耗氧率和氮排泄率, 确定体重小于和大于 1.5 g 的日本沼虾代谢底物中, 蛋白质、糖和脂肪提供的能量比例分别为 10.4:39.3:50.3 和 5.2:41.5:53.3, 而其测定的氧氮比在 50~200 之间。

碳氮比是判断脂肪和蛋白质代谢比例的另一种依据^[12, 14]。脂肪中含有较多的碳, 而蛋白质中主要是氮, 机体中这 2 种元素含量的变化, 能够表明脂肪和蛋白质的积累, 也反映了能源物质的代谢情况。

许多经济虾蟹类是海水养殖的主要种类, 而有关养殖阶段的能量代谢研究还很少。虾蟹类的能量代谢类型、摄食后排泄氮对水质的影响及养殖环境变化时对能量的需求, 都是与虾蟹养殖生产密切相关的问题, 也是今后能量代谢研究的发展方向。

参 考 文 献

- 1 王克行. 对虾养殖. 北京: 中国水产养殖公司, 1983. 219~221
- 2 周洪琪. 中国对虾亲虾的能量代谢研究. 水产学报, 1990, 14(2): 114~119
- 3 周洪琪. 中国对虾幼体的能量代谢. 水产学报, 1992, 16(2): 167~170
- 4 张硕. 中国对虾生物能量学研究 I. 温度、体重、盐度和摄食对耗氧率和排氮率的影响. 青岛海洋大学学报, 1998, 28(2): 31~36
- 5 张硕. 摄食对中国对虾能量代谢影响的初步研究. 海洋科学, 1998, 2: 3~5
- 6 施正峰. 日本沼虾能量收支和利用效率的初步研究. 水产学报, 1994, 18(3): 191~197
- 7 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. 海洋与湖泊, 1994, 25(3): 233~237
- 8 董双林, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾生理生态学研究 II. pH、Ca²⁺ 和 NaCl 对耗氧率和氮排泄的影响. 北京: 中国动物学会成立 60 周年纪念论文集, 1994. 176~182
- 9 Dall W, 等. 对虾生物学. 陈楠生, 等译. 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992. 219~228
- 10 Anderson S J, A C Taylor, R J A Alkinson. Anaerobic metabolism during anoxia in the burrowing shrimp *Callinectes macandreae* Belli (Crustacea: Thalassinidea). Comp Biochem Physiol, 1994, 108A(4): 515~522
- 11 Anger K, C C Jacob. Respiration and growth of *Hyas raneus* L. larvae (Decapoda: Majidae) from hatching to meamorphosis. J Exp Mar Biol Ecol, 1985, 88: 257~260
- 12 Anger K. Growth and elemental composition (C, N, H) in *Inachus dorsettensis* (Decapoda: Majidae) larvae reared in the laboratory. Mar Biol, 1988, 99: 255~260
- 13 Anger K, J Harmas, M Montic. Growth and respiration during the larval development of a tropical spider crab, *Libinia ferreirae* (Decapoda: Majidae). Mar Ecol Prog Ser, 1989, 54: 43~50
- 14 Anger K, Kirstun schultze. Elemental composition (CNH), growth and exuvial loss in the larval stages of two semiterrestrial crabs (Decapoda: Grapsidae). Comp Biochem Physiol, 1995, 111A(4): 615~623
- 15 Burggren Warren W, Gloria S Moretta; Maria do Carmo F Santos. Specific dynamic action and the metabolism of the brachyuran land crab *Ocypode quanhuini* (Latreille, 1825). J Exp Mar Biol Ecol, 1993, 169: 117~130

- 16 Carvalho P S M, V N Pham. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Xiphopenaeus kroyeri* Heller (Penaeidae) in relation to mass temperature and experimental procedures shrimp oxygen uptake and ammonia excretion. J Exp Mar Biol Ecol, 1997, 209:143~156
- 17 Chen Jian - Chu, Sen - Huan Lai. Effect of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia - N excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate. J Exp Mar Biol Ecol, 1993, 165:161~170
- 18 Chen Jian - Chu, Fan - Hua Nan. Oxygen consumption and ammonia - N excretion of *Penaeus chinensis* (Osbeck, 1765) juveniles at different salinity levels (Decapoda: Penaeidae). Crustaceana, 1995, 68(6):712~719
- 19 Chen Jian - Chu, Chi - Yuan Lai. Response of oxygen consumption, ammonia - N excretion and urea - N excretion of *Penaeus chinensis* exposed to ambient at different salinity and pH levels. Aquaculture, 1995, 136:243~255
- 20 Chen Jian - Chu, Jun - Len Lin. Responses of osmotic and chloride concentrations of *Penaeus chinensis* Osbeck subadults acclimated to different salinity and temperature levels. J Exp Mar Biol Ecol, 1994, 179:267~278
- 21 Chen Jian - Chu, Peng - Gek Chia. Oxygen uptake and nitrogen excretion of juvenile *Scylla serrata* at different temperature and salinity levels. J Crusta Biol, 1996, 16(3):437~442
- 22 Chen Jian - Chu, Peng - Gek chia. Effects of unilateral eyestalk ablation on oxygen consumption and ammonia excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate at different salinity levels. J Crusta Biol, 1995, 15(3):434~443
- 23 Chu, K H N N Ovsianico - Koulkowsky. Ontogenetic changes in metabolism activity and biochemical composition in the shrimp. *Metapenaeus ensis*. J Exp Mar Biol Ecol, 1994, 183:11~26
- 24 Dall W. Estimation of routine metabolic rate in a penaeid prawn *Penaeus esculentus* Haswell. J Exp Mar Biol Ecol, 1986, 96:57~74
- 25 Dall W, D M Smith. Oxygen consumption and ammonia - N excretion in feed and starved tiger prawns. *Penaeus esculentus* Haswell. Aquaculture, 1986, 55:23~33
- 26 Dalla Via, Salinity response of the juvenile penaeid shrimp *Penaeus japonicus*. I. Oxygen consumption and estimation of productivity. Aquaculture, 1986, 55:297~306
- 27 Dalla Via. Salinity response in brackish water populations of the freshwater shrimp *Palaemonetes antennarius*. I. Oxygen consumption. Comp Biochem Physiol, 1987, 87A(2):471~478
- 28 Dawirs Ralph R. Respiration energy balance and development during growth and starvation of *Carcinus maenas* larvae (Decapoda: Portunidae). J Exp Mar Biol Ecol, 1983, 69:105~128
- 29 Ferraris R P, F D Parado - Estepa, E G de Jesus. Osmotic and chloride regulation in the hemolymph of tiger prawn *Penaeus monodon* during molting in various salinity. Mar Biol, 1987, 95:377~385
- 30 Humberto Villarreal. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus vannamei* postlarval. Comp Biol Physiol, 1994, 106A(2/3):331~336
- 31 Kinne O. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animal. I. Temperature. Oceanogr Mar Biol Annu Rev, 1963, 1:301~340
- 32 Lemmens J W T J. The western rock lobster *Panulirus cygnus* (George, 1962) (Decapoda: Palinuridae); the effect of temperature and developmental stage on energy requirements of puerile. J Exp Mar Biol Ecol, 1994, 180:221~234
- 33 Lima Alice Goncalves, John C McNameara, Walter Ribeiro. Regulation of hemolymph osmolytes and Na^+/K^+ - ATPase activities during acclimation to saline media in the freshwater shrimp *Macrobrachium ferussakii* (Wiegman, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). J Exp Mar Biol Ecol, 1997, 215:81~91
- 34 Nelson S G, A W Knight, H W Li. The metabolic cost food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). Comp Biochem Physiol, 1977, 57(A):67~72
- 35 Paul A J, Akira Fuji. Bioenergetics of the Alaskan crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: Majidae). J of Crustacean Biology, 1989, 9(1):25~36
- 36 Paul Winkler. Handling on the in situ oxygen consumption of the American lobster (*Homarus americanus*). Comp Biochem Physiol, 1987, 87A(1):69~71
- 37 Rosas Carlos, Adolfo Sanchez. Dietary protein level on apparent heat increment and post - prandial nitrogen excretion of *Penaeus setiferus*, *P. schimutti*, *P. duorarum* and *P. notialis* postlarvae. J of the World Aqua Socie, 1996, 27(1):92~102