

虾蟹类能量收支的研究概况*

张 硕 董双林 王 芳

(青岛海洋大学水产养殖开发实验室 青岛 266003)

能量流体是生态系统的基本特征之一,动物生命活动中的行为和代谢过程物质的转化都需要能量,研究能量在生物体内转化分配过程的生物能量学也就成为生态学的基本内容。生物能量学的中心问题是阐明生物体内能量收支各组分之间的定量关系,以及各种生态因子对这些关系的作用,探讨生物调节其能量分配的生理生态学机制。在水域生态系统中,研究水生生物的能量收支,建立能量分配模型,预测水域生产力,是水生生物研究中的热门课题。

虾、蟹类的养殖一般是投饵或半投饵为主的池塘养殖,饵料作为外界的能量来源维持虾蟹的生长、活动和代谢。能量在养殖虾蟹体内的转化和分配不但对养殖生产产生直接的影响,而且对养殖池塘这一人工生态系统和周围水域的生态系都会产生重大的影响。

1 虾蟹类的能量收支方程

生态系统中能量的流动服从热力学第一定律,即“能量可以从一种形态转变为另一形态,但不能创造和消灭”。在水生生物中,Winberg^[1]首先提出鱼类生长积累的能量(G),代谢消耗的能量(M)以及排出废物含能量之和,应与摄食含能量(C)相等。在此基础 Klein^[2]建立了虾蟹类的能量收支方程:

$$I = P + R + U + F + E$$

I即为摄食吸收的能量(C),P为生长能量(G),R为代谢能($R_s + R_a + SDA$),U为排泄能,F为排粪能,E为蜕壳时失去的能量。如果所测定的虾是在蜕皮间期,能量收支中就不包括E部分,或把E划分到P组分中^[3-5]。

关于虾蟹能量收支的建立,目前报道的种

类还比较少。国内董双林^[3]和施正峰^[4]就日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)的能量分配模型进行了较详细的研究,特别是董双林^[3,5]对影响日本沼虾能量收支各组分的环境因子分别进行了详细的研究,除了温度、盐度和pH等环境因子外,饵料的性质对日本沼虾的能量分配也有很大的影响;中国对虾(*Penaeus chinensis*)的能量收支也进行了较系统的研究^[6,7]。国外关于能量收支的研究大部分局限于幼体和稚虾的能量分配^[8,9]。Rosas^[10]研究优游蟹(*Callinectes rathbunae*)在浮式网箱内养殖时的能量平衡,用以确定该种蟹的养殖可行性。表1为一些虾蟹类的能量收支。

从已确立的能量收支看,虾蟹类的能量分配模式有以下几种类型:

(1)生长能量大于其它各组分的能量支出

主要表现为能量转化效率高,生长所占的比例最大。澳大利亚鳌虾(*Cherax tenuimanus*)生长的能量积累占摄食能的58%^[11]。优游蟹的生长能可达到摄食能的76%^[8]。

(2)呼吸代谢耗能大于其它各组分的能量

主要特点是生长能小于呼吸代谢能的支出,只占摄食能的30%~40%,而呼吸能可占40%~60%。例如阿拉斯加蟹(*Chionoecetes bairdi*)^[12]、日本沼虾^[3,4]和中国对虾^[6,7]。

(3)排泄能的支出占最大比例

这一类型主要表现在虾蟹的幼体阶段。成

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

第一作者介绍:张硕,男,36岁,博士,现大连水产学院116024;

收稿日期:1998-03-02,修回日期:1998-06-15

体阶段的排泄能一般小于摄入能量的 6% (表 1)。斑节对虾 (*Penaeus monodon*) 幼体的排泄能支出占摄入能的 83.7%^[9], 泥蟹幼体 (*Rhithropanopeus harrisi*) 的排泄能可达 55%^[11]。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, 代谢废物从鳃和体表排出, 其排泄物的比例也相对较大。

2 能量收支中各组分的测定方法

按照能量收支方程, 测定各部分的能量支出占摄食能的比例, 以及环境因子对能量收支的影响是生物能量学的主要研究工作。由于野外测定的实际操作困难, 许多工作都是在实验室按照实验生态学的方法进行定量测定。

2.1 摄食能 摄食能就是虾蟹实际摄取食物

中所含的能量。在食物不受限制、摄食量最大时, 其摄食率称为最大摄食率。在能量收支研究中, 一般都是以测定最大摄食量时的能量收支做为能量分配模型^[3, 6, 7, 11, 12]。摄食量的测定有直接和间接两种方法。直接测定是投喂以后, 收集剩余的食物, 投喂量与剩余量之差即为最大摄食量, 再测定食物的含能量即可得到最大摄食能。间接方法是利用能量收支方程, 分别测定生长、蜕壳、排粪和代谢所需要的能量, 其和即为摄取的能量。

影响摄食率的因子有温度、体重、食物的性质和个体的发育阶段以及 pH 值、Ca 浓度等^[3-5]。最大摄食能与体重和温度的复合关系可以用下列模型来表示:

$$C_{\max} = aW^{bT}$$

式中 C 为虾蟹的为最大摄食率, W 为体重, T 为温度。

表 1 某些甲壳动物的能量收支

种类	食物	C=	G+	R+	U+	F+	E	作者
<i>Macarobranchium nipponensis</i>	螺蛳	100	34.17	40.47	6.06	19.3	-	施正峰 ^[4]
<i>Macrobrachium nipponensis</i>	摇蚊幼虫	100	37.0	55.4	1.4	6.2	-	董双林 ^[5]
<i>Penaeus chinensis</i>	沙蚕	100	23.3	61.5	8.5	3.0	3.7	张硕 ^[6, 7]
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	卤虫	3.67	0.84	0.62	2.02	-	0.9	Daniel ^[13]
		100*	22.9	16.9	55.0		5.2	
<i>Carcinus maenas</i>	-	28.23	0.92	5.3	21.8	-	0.2	Dawirs ^[19]
		100*	3.25	18.73	77.29		0.71	
<i>Chionoecetes bairdi</i>	虾	100	30	60	0.2	10	-	Paul ^[12]
<i>Penaeus monodon</i>	单胞藻	18.78	1.69	0.962	15.72	0.403	-	Kurmaly ^[9]
	+ 卤虫	100*	9.0	5.61	83.7	2.15		
<i>Cherax tenuimanus</i>	配合饲料	100	58	26.7	0.3	7	-	Villarreal* [*]
<i>Callinectes rathebone</i>	贝	100	76	21.3	-	-	0.24	Rosas ^[10]

* 为作者按上行数据折算成百分比表示; * 文献来源为 1991 年

2.2 排粪能 测定排粪能时常用到吸收率, 在营养学上也称之为消化率。其计算式为:

$$\text{吸收率} = \frac{\text{摄食能} - \text{排粪能}}{\text{摄食能}} \times 100\%$$

这里所说的消化率并未测定其消化部分, 只是测定了摄食与排粪, 所以在有些文献中用“表观消化率”(Apparent digestibility rate)这一概

$$AE = \frac{I' - F'}{(1 - F')I} \times 100$$

念。食物和粪便中的含水量对其能值和干物质的测定会产生很大的影响, 因此在能量学研究中都是测定烘干至衡重后的干物质样品, 并且提出了“表观干物质吸收率”和“表观能量吸收率”(Apparent digestible energy)的概念^[15]。同化效率(Assimilation efficiency)的计算式: 式中 I' 是食物取无灰分干重与干重之比, F' 是粪便无灰分干重与干重之比。由于甲壳动物对

灰分有一定的吸收能力,为了避免低估同化效率, Rosas^[10]对上式进行了修订:

$$AE' = AE/100 + (Au/Af) \times \{I'(1-F)/F(1-I')\} \times 100$$

其中 AE' 为用同化灰分修正后的同化效率, Au 是食物中的灰分含量, Af 是粪便中的灰分含量。

食物的同化率可以用下式得到:

$$As = AE \times If$$

排粪能的测定方式中,一种是直接收集虾蟹排出的粪便,烘干至衡重后测定其含能量。另一种是间接方法,通过能量收支方程: $F = C - (G + R + E)$ 求算排粪能^[11]。前一种方式是采用最广泛的方法。由于粪便中的物质会流失于水中,收集粪便时要尽量缩短在水中滞留的时间,也可把收集的养殖水离心后取出粪便。

2.3 排泄能 甲壳动物的排泄产物主要是氨,可占氮排泄物中的 40% ~ 90% 并且持续地向水中排出^[16]。此外,有些甲壳动物排泄物中还有相当量的尿素^[17,18]。

水中氨的直接测定采用次溴酸钠氧化法和奈氏比色法等。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^[17]。间接方法是利用氮收支方程 $C = G + F + U$, 测出其它组分氮的含量后,再求出氮的排泄量(U)^[13]。根据能值, 24.83J/mgNH₃-N, 23.05J/mg 尿素^[20], 将氮排泄物转换为能量。排泄率与体重和温度的复合关系可用下式表示:

$$Q_N = a W^{b1} e^{b2T}$$

Q_N 为氨排泄率, W 为体重, T 为温度。

2.4 呼吸代谢能 动物从饵料中摄取的能量除了排出体外的粪能和尿能外,运用于基础代谢、运动、摄食、生长和生殖等各种生命活动。在大多数甲壳动物中由代谢所消耗的能量占有最大的比例^[3,6,15]或仅低于生长能^[10,11], 而且它的变化对能量收支产生重大的影响。因此,研究代谢的能量消耗是能量学研究中的重要内容。虾蟹类的呼吸代谢由以下三种基本形式组成:

(1)标准代谢 在禁食、安静状态下所保持

的最低代谢水平称为标准代谢,这时的代谢率称为标准代谢率。一般情况下,标准代谢率受到环境因子的影响,随温度上升而增大,随体重的增加而减小。标准代谢率与体重和温度的复合关系可以用下列模式来表示:

$$Q_0 = a W^{b1} e^{b2T}$$

式中的 Q₀ 为标准代谢率, W 为体重, T 为温度。

(2)活动代谢 活动代谢是指以一定强度位移(游泳)运动时所消耗的能量。应用理论模型以及实验室的观察都证实甲壳动物游泳时代谢率增强,太平洋鳞虾在 12℃ 时活动代谢率可达到标准代谢的 4 倍, 8℃ 时可提高到 3 倍。活动代谢受温度影响的强度大于标准代谢^[22]。由于许多虾蟹在成体阶段进入底栖生活,其活动代谢也随之下降。为避免与标准代谢相混淆,有些文献使用日常代谢。日常代谢是对虾自然活动时 24 小时的平均代谢率^[23]活动较差的斑节对虾在 25℃ 时的常规代谢仅比标准代谢率高 10%^[23]。

(3)特殊动力作用 动物摄食后普遍出现代谢提高的现象,这部分增加称为特殊动力作用。由于主要表现在体热增加,又称之为热增现象。产生特殊动力作用的机制至今尚不清楚,但一般认为消化道的机械活动不是主要原因,主要来源于对食物消化利用的生化过程中释放的热量。过去一般认为这个现象是消化过程中蛋白质的脱氨基作用产生的热能代谢,因而称之为特殊动力作用。摄入碳水化合物和脂肪引起产热量的增加与蛋白质的作用相比虽然很小,但仍然存在,因此提出以热增量来称呼这一能量组^[14,24]。

虾蟹的能量代谢活动由体表散发热量使水温升高,因此代谢的能量可以在密闭容器用热量计来直接测定,但直接测定法难于在实际中推广应用。许多研究者采用测氧法来间接测定虾蟹的能量代谢。

2.5 生长 在虾类生长测定中常用到以下几个概念。

(1)生长率,其计算式为:

$$\text{生长率} = \frac{W_t - W_0}{W_0 T} \times 100\%$$

(2) 特定生长率

$$\text{SGR} = \frac{\ln W_t - \ln W_0}{T} \times 100$$

其中 W_t 为最终体重; W_0 为起始体重; T 为时间。

(3) 总转化效率或称总生长率

是指生长量占摄食量的百化比。在养殖生产中常用饵料效率[(增重量/摄饵量) × 100%]来表示这一概念。生长及摄食的单位可以是湿重、干重或能量。

(4) 净转换效率或称净生长效率

是指生长量与吸收量的比率,用下式计算:

$$\text{净生长率(NGR)} = \frac{\text{生长量}}{\text{摄食量} - \text{排粪量}} \times 100\%$$

中国对虾的生长研究主要集中在环境因子、某种特定饵料或营养成分对其生长的影响。由于蛋白质是对虾配合饲料中的主要营养成分,目前有关蛋白质种类和蛋白质水平对虾类生长影响的报道比较多,而关于能量方面的研究还未见报道。

3 水产养殖中的应用

3.1 选择优良的养殖品种 选择养殖品种的目的是找出生长快,代谢耗能少,能量利用率高的种类。根据生物能量学原理,测定能量分配比例,掌握养殖对象的生长率和转换效率等指标对选择的种类进行评价。Villarreal^[11]报道了淡水澳大利亚螯虾(*Cherax tenuimanus*)的能量分配比例,指出在用实验饵料进行投喂时,该种虾的总转换效率高达 58%,这种特性使其成为具有很高商业养殖价值的种类,澳大利亚广泛兴起的螯虾养殖验证了这种推断。

3.2 养殖虾蟹的能量需求 养殖过程中虾蟹的主要能量来源是人工投喂的饲料,因而人工饵料的能量含量是否满足生长需要就显得越来越重要。根据能量学原理,测定出各种条件下生长量与投喂和饵料含能量之间的定量关系,便可提出最佳的投饵方案,加工出最优的配合饲料。

目前在饲料应用研究中广泛采用蛋白能量比(P/E)这一指标来确定饲料的优劣。饲料中的能量水平直接对生长产生影响。Bautista^[25]报道了斑节对虾(*P. monodon*)幼体对饲料中蛋白能量比的反应,在蛋白质含量不变的情况下,饲料中含能量增加可以促进蛋白质的利用率,提高饲料的转化效率。当饲料中的能量水平达到 412.60 千卡/100g(P/E = 112.2)时,斑节对虾稚虾的增重、投喂效率以及蛋白质的利用率最高。虞冰如^[26]在研究日本沼虾(*Macrobrachium nipponensis*)饲料的最适蛋白质、脂肪含量和能量蛋白比时,认为当饲料中的 E/P 为 8 千卡/g 蛋白左右,每公斤饲料的总能量为 3 006~3 561 千卡时,增重率最大,饲料系数最低。中华绒螯蟹蟹种的最适能量比(C/P)为 7.1~8.7 千卡/g 蛋白质^[27]。

参 考 文 献

- 1 Winberg, G. Rate of metabolism and food requirement of fishes. *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Series.*, 1965, 194~196
- 2 Klein, B. W. C. M. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crab(*Carcinus maenas*) *Netherlands. J. Sea. Resh.*, 1975, 9:255~272
- 3 董双林,堵南山,赖伟. 日本沼虾生理生态学研究 2. 温度和体重对能量收支的影响. *海洋与湖沼*, 1994, 25(3): 238~242
- 4 施正峰,梅志平,罗其志. 日本沼虾能量收支和能量利用效率的初步研究. *水产学报*, 1994, 18(3): 191~197
- 5 董双林,堵南山,赖伟. pH 值 Ca^{2+} 浓度对日本沼虾生长和能量收支的影响. *水产学报*, 1994, 18(2): 118~123
- 6 张 硕,董双林,王 芳. 温度对中国对虾能量分配和元素组成(CNH)的影响. *中国水产科学*, 1998, 5(1): 38~42
- 7 张 硕,董双林,王 芳. 温度和体重对中国对虾能量收支的影响. *青岛海洋大学学报*, 1998, 28(2): 35~40
- 8 Logan, D. T., L. Epifanio. A laboratory energy balance for the larvae and juvenile of the American lobster (*Homarus americanus*). *Mar. Biol.*, 1978, 47: 381~389
- 9 kurmaly, K., A. B. Yuie, D. A. Jones. An energy budget for the larvae of *Penaeus monodon* (Fabricius). *Aquaculture*, 1989, 81: 13~25
- 10 Rosas, Carlos, Cecilia, Vanegas. Energy balance of *Callinectes sraithunae* Contreras 1930 in floating cages in a tropical coastal lagoon. *J. of The World Aqua. Socie.*, 1993, 24(1): 71~79

- 11 Humberto Villarreal. A partial energy budget for the Australian crayfish *Cherax tenuimanus*. *J. of the World Aqua. Socie.*, 1991, **22**(4):252~259
- 12 Paul, A. J., Akira, Fuji. Bioenergetics of the Alaskan crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: majidae). *J. of Crusta. Biol.*, 1989, **9**(1):25~36
- 13 Daniel, M. Levine, Stephen, D. Sulkin. Partitioning and utilization of energy during the larval development of the xanthid crab, *Rhithropanopeus harrish* (Gould). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1979, **40**:247~257
- 14 崔奕波. 鱼类生物能量学的理论和方法. 水生生物学报, 1989, **13**(4):369~381
- 15 Paul, B., Edwin, H. R., Ann, E. C. Apparent digestible energy coefficients and associative effects in practical diets for red swamp crayfish. *J. of the World Aqua. Socie.*, 1989, **20**(3):122~126.
- 16 Chen, J. C., F. H. Nan. Oxygen consumption and ammonia-N excretion of *penaeus chinensis* (Osbeck, 1765) juveniles at different salinity levels (Decapoda, penaeidae). *J. of Crusta. Biol.*, 1995, **68**(6):712~719
- 17 董双林, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾生理生态学研究报告 1. 温度和体重对其能量代谢的影响. 海洋与湖沼, 1994, **25**(3):233~237
- 18 Regnault, M. Nitrogen excretion in marine and freshwater crustacean. *Biol. Rev.*, 1987, **62**:1~24
- 19 Dawirs, R. R. Respiration, energybalancy and development during growth and starvation of *carcinus maenas* larvae(Decapoda:Portunidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1983, **69**:105~128
- 20 K. Anger. Energy partitioning during larval development of the hermit crab *Pagurus bernhardus* reared in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1990, **141**:119~129
- 21 Elliott, J. M. Energy loses in the waste products of brown trout (*Salmon trout L.*). *J. Anim. Ecol.*, 1976, **45**:561~580
- 22 Lenumens, J. W. The western rock lobster *Panulirus cygnus* (George, 1962) (Decapoda: Palinuridae): the effect of temperature and development stage on energy requirements of pueruli. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1994, **180**:221~231
- 23 Dall, W. Estimation of routine metabolic rate in a penaeid prawn *Penaeus esculentus* Haswell. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1986, **96**:57~74
- 24 谢小军, 孙儒泳. 鱼类的特殊动力作用的研究进展. 水生生物学报, 1991, **15**(1):82~90
- 25 Bautista, M. N. The studies on property energy and protein ratio of *Penaeus monodo*. *Aquaculture*, 1986, **53**: (3/4):229~242
- 26 虞冰如, 沈弘. 日本沼虾饲料最適蛋白质、脂肪含量及能量蛋白比的研究. 水产学报, 1990, **14**(4):321~326
- 27 陈立侨, 堵南山, 赖伟. 中华绒螯蟹配饵中适量能量蛋白比的研究. 全国首届水产青年学术研讨会论文集. 上海: 同济大学出版社, 1990. 8~14