

中国对虾摄食行为的化学感觉生理学研究*

——Ⅱ. 中国对虾进食过程中的化学感觉

陈楠生

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

提要 中国对虾成体的进食行为受接触化学感觉的调控,接触化学感觉的主要作用是对食物进行选择。引起中国对虾进食行为的化学物质主要是一些小分子量的可溶化合物,如氨基酸、有机酸等,天然食物的匀浆也有较强的效果。在浓度为 10^{-4} mol/L时,引起中国对虾进食行为较强的化学物质包括天冬氨酸、谷氨酰胺、精氨酸和赖氨酸等。接触化学感受器主要位于组成前口腔的感觉刚毛里。还研究了pH对中国对虾进食敏感性的影响,发现酸性刺激物(低pH的自然海水)能有效地引起对虾的进食行为,而碱性刺激物不能引起对虾的进食行为。

关键词 中国对虾,成体,进食行为,接触化学感觉

对虾的进食行为可定义为对虾在寻找到食物源以后,用摄食附肢(主要为第1~5步足、第3颚足以及大颚)操作食物,使食物从前口腔(Pre-oral cavity)向口腔运动,直至食物进入口腔的过程^[2]。在此过程中,一方面对虾将食物送入口腔,另一方面对食物进行选择。选择是在接触化学受体的作用下完成的。由此可认为,对虾在进食过程中的接触化学感觉的作用是对食物进行选择。

对于对虾进食过程中的化学感觉,可见 Nakamura^[6]对日本对虾(*Penaeus japonicus*)的研究报道。他通过实验得出日本对虾的寻食化学敏感谱(Searching chemosensitivity spectrum)(即对虾对相同浓度下不同化学刺激物的寻食敏感性)和进食敏感谱(Ingestion chemosensitivity spectrum)(即对虾对相同浓度下不同化学刺激物的进食敏感性)。结果表明,两个谱不相同。对于日本对虾,引起寻食行为的化学刺激物主要是氨基酸,而引起进食行为的化学刺激物主要是某些蛋白质和糖类。文献[1]表明,能引起其他甲壳动物寻食行为的氨基酸并不能有效地引起中国对虾的寻食行为。

本实验的目的是确定:(1)中国对虾在进食过程中的化学感觉,即接触化学感觉(Contact chemoreception)的特性;(2)接触化学感觉在选择食物中的作用。

1 材料与方法

实验用中国对虾(*Penaeus chinensis* Osbeck)于1990年8~10月,1991年8~10月及1992年8~10月购自青岛市黄岛对虾养殖场(位于胶州湾,北纬 $35^{\circ}38'$ ~ $36^{\circ}18'$,东经 $120^{\circ}04'$ ~ $120^{\circ}23'$),体长

* 得到中国科学院院长基金、中国科学院海洋研究所所长基金以及山东省自然科学基金支持。

收稿日期:1995年6月8日

(TL)9~10cm。实验前,对虾在充气玻璃缸水槽中暂养,投喂菲律宾蛤仔,投喂的蛤仔数约为对虾数的一半,每天两次(9:00;16:00)。玻璃缸内水体约0.3m³,每天吸底去污,换水三分之一。自然光照明(约14L:10D)。实验用海水为中国科学院海洋研究所水族楼内自然海水。实验时,海水盐度为33.1±0.5,pH为8.1±0.6,温度20~22℃。室内暂养约10~15d,待对虾稳定(死亡率低,正常活动和摄食,基本无虾病)后,开始实验。

化学刺激物包括各种氨基酸、有机酸、胺、天然食物匀浆以及不同pH的海水。将单一化学刺激物按梯度配成5种浓度,范围为10⁻²~10⁻⁶mol/L。pH不作校正。天然食物匀浆的配制方法为:1g天然食物鲜活组织匀浆,混入20ml自然海水,4000rpm离心20min,然后梯度稀释成5种不同浓度的匀浆液(母液)。不同pH的海水用1mol/L的HCl和1mol/L的NaOH进行调节。

实验是在一个特制的有机玻璃水槽内进行的(图1)。实验水槽可分为3×5=15个小格(也可根据对虾的大小分为2×5=10个或5个小格)。每小格内置虾一只,方格的大小正好可限制对虾的自由调头。

实验前,让对虾饥饿24h。实验时,在每小格(图1b)中置对虾一只,虾头朝向进水口。实验过程中,保持实验室安静,用较弱的光照明,并保持光强恒定。虾置于水槽约1h后,开始稳定(身体基本静止,步足基本无探索行为)。用特制的定量(100μl)进样器在对虾口器附近(略偏上游处)进样,同时观察对虾的摄食行为,并作记录。本实验中,将对虾的摄食强度分为4个等级:(1)对进样无反应记为0;(2)步足有探索行为记为1;(3)步足有抱食行为记为2;(4)步足有强烈的抱食行为有躯体朝向进样口移动记为3。进样的顺序为先下游后上游,先加低浓度后加高浓度刺激物。每次给15尾虾加同样浓度的同种刺激物,每两次进样间隔15min,以保证上次的刺激物排尽,并避免适应现象的发生。

每次实验前都用菲律宾蛤仔匀浆刺激对虾,观察其摄食反应,若摄食强度异常则实验重新开始(更换对虾,重新稳定)。

为了便于分析,定义中国对虾对某种化学刺激物在某种浓度下进食敏感强度(Ingestion sensitivity, IS)为:在此浓度下,15尾对虾对此种化学刺激物进食敏感强度的总和,即 $IS = \sum_{i=1}^{15} IS_i$ 。

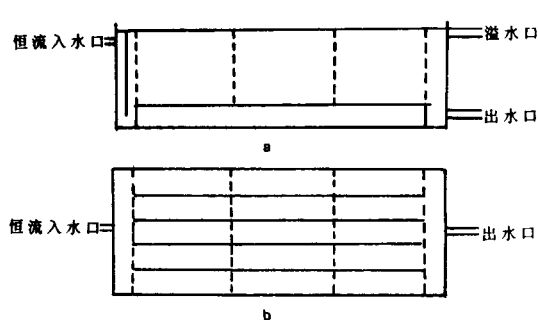


图1 实验装置

a. 侧视;b. 俯视

Fig. 1 Experimental equipment

2 结果

2.1 中国对虾进食行为的描述

中国对虾在没有化学刺激物存在的静水中伏卧于小格内,除步足偶尔(频率小于0.1Hz)有探索行为,第2小颚额舟叶作周期性运动产生呼吸水流以及游泳足间或游动外,其他附肢基本不动,或仅做小幅度运动。称之为静止或稳定状态。当口器附近加入化学刺激物时,步足表现探索行为,并反复伸向口腔,传递食物;当口器附近加入小块食物(如0.5cm沙蚕段或人工配合饵料),表现出类似的行为。

对虾有时也抱食粪便和大颗沙子,但随后弃之,表明中国对虾有选择食物的能力,并且此过程是在前口腔内完成的。

2.2 中国对虾对一些化学刺激物的进食敏感性

5个浓度($10^{-2} \sim 10^{-6}$ mol/L)下中国对虾的进食敏感谱见表1。

表1 中国对虾对一些化学刺激物的进食敏感性

Tab. 1 Ingestion sensitivity of *Penaeus chinensis* to chemicals

化学刺激物浓度 (mol/L)		10^{-6}	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}	10^{-2}
普通氨基酸类	丙氨酸	0	7	12	21	27
	缬氨酸	3	1	4	16	20
	异亮氨酸	2	4	8	15	29
	脯氨酸	6	7	14	34	38
	苯丙氨酸	3	3	7	7	20
	色氨酸	0	3	6	13	
	甲硫氨酸	3	5	7	16	18
	甘氨酸	4	7	14	23	29
	丝氨酸	2	8	15	22	33
	苏氨酸	3	3	3	8	20
	半胱氨酸	2	7	7	7	
	酪氨酸	5	6	10	8	
	谷氨酰胺	5	5	21	31	41
	天冬氨酸	7	8	15	23	33
	谷氨酸	5	2	6	19	29
	赖氨酸	6	10	18	35	45
	精氨酸	1	7	21	26	37
	组氨酸	6	5	10	16	27
其他氨基酸类	DL-丝氨酸	7	20	16	35	40
	DL-天冬氨酸	10	14	35	39	41
	牛磺酸	2	2	15	24	33
其他刺激物	甜菜碱	1	5	14	35	43
	菲律宾蛤仔匀浆 ¹⁾	2	6	9	22	34

1)浓度单位为 g/ml,配法见正文(材料与方法)。

表2 中国对虾对不同 pH 的自然海水的进食敏感性

Tab. 2 Feeding sensitivity of *Penaeus chinensis* to natural sea water modified to different pH

pH	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
摄食敏感性	34	26	6	7	3	2	3	4	5	3	2	1	1

2.3 中国对虾对不同 pH 的自然海水刺激物的进食敏感性

结果见表2。可见,中国对虾对不同 pH 的自然海水(用 HCl 和 NaOH 调 pH)的进食敏感性有较大

的差异,对低 pH 的进食敏感性较大,而对高 pH 的海水几乎不表现出进食反应。

3 讨论

寻食行为和进食行为是中国对虾摄食行为的两个阶段,都受到化学感觉的调控。作者在另文中证实,引起中国对虾寻食行为的化学刺激物主要是天然饵料匀浆,而能引起其他十足类动物寻食行为的一些单一化学成分如氨基酸等作用很弱,甚至不能引起寻食行为。本文的结果显示:单一成份引起中国对虾进食行为的效果不比天然饵料匀浆的效果差,某些单一刺激物的效果甚至还强一些。

以上结论可能反映了化学感觉在寻食和进食过程中功能的差异。作者认为,在中国对虾寻食过程中,化学感觉的主要作用是探测食物源,在此过程中,对食物的选择是粗略的;在进食过程中,化学感觉的主要作用是选择食物,因此对食物的成份更敏感(因为食物的成份能体现食物的营养物质质量以及含能量)。

实验结果表明,进食敏感性较强的几种化学物质依次为:DL-天冬氨酸、L-谷氨酸、L-精氨酸、L-赖氨酸、DL-丝氨酸、琥珀酸、L-丝氨酸、L-天冬氨酸、牛磺酸、L-酪氨酸、甘氨酸、甜菜碱等。值得注意的是某些 DL-型氨基酸的寻食敏感性超过了相应 L-型氨基酸。

本文结果与 Nakamura^[6]报道的对日本对虾寻食行为的研究结果不同。Nakamura 的结果表明引起对虾进食行为的化学刺激物质主要是一些蛋白质(如酪蛋白)和糖类。邱高峰等^①报道了克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)的促摄物质(进食敏感物质),认为主要是一些游离的氨基酸,如牛磺酸、天冬酰胺、脯氨酸、组氨酸、赖氨酸、缬氨酸等,与作者结果有些类似。Derby^[4]报道了美洲螯龙虾(*Homarus americanus*)的进食敏感物质,认为是其天然食物贻贝(*Mytilus edulis*)匀浆中分子量低于 1 000 道尔顿的成分,即小分子的游离成分。Heinen^[5]总结了甲壳动物摄食化学刺激物。他没有区分寻食行为和进食行为。他认为对甲壳动物(包括虾、龙虾、蟹)摄食行为最具刺激作用的化学物质是氨基酸,其中最强的 3 种是 L-谷氨酸、甘氨酸和牛磺酸。当然,研究者使用的方法不同也影响了种间的可比性。种间的差异需利用相同的方法进行比较研究。

pH 对对虾摄食行为的影响,至今尚未见报道。本文得出随着刺激物(pH 经过调节的自然海水) pH 增大,中国对虾的进食敏感性越来越弱,在自然海水 pH>9 时,基本上不能引起对虾的摄食行为。Allison 等^[3]也发现,低 pH(<3)激发藤壶(*Balanus hameri*)的摄食行为反应,所不同的是,高 pH(>12)的溶液也能增加其摄食反应。原因和意义有待进一步探索。

由于对虾进食过程中对食物的选择是在前口腔进行的,从而可能认为,接触化学感受器主要位于前口腔附肢(第 1,2 小颚及第 1,2 颚足)上。

了解了中国对虾以寻食过程和进食过程中化学感觉的作用,对对虾人工养殖中制饵(如增加饵料的引诱性)和投饵具有指导作用。把实验室的研究成果应用到养虾池中去,是需进一步开展的工作。

参考文献

- [1] 陈楠生,1995. 海洋科学 6:32~36.
- [2] Alexander, C. G. and Hindley, J. P. R., 1985. *Marine Behavior and Physiology* 12:33-46.
- [3] Allison, P. and Dorsett, D. A., 1977. *Marine Behavior and Physiology* 4:205-217.
- [4] Derby, C. D., 1985. *Marine Behavior and Physiology* 10:273-282.
- [5] Heinen, J. M., 1980. *Proc. World Maricul. Soc.* 11:319-334.
- [6] Nakamura, K., 1987. *Kugoshima university* 36:201-205.

① 邱高峰等,1991. 克氏原螯虾的促摄物质与化学感受器的研究,华东师范大学硕士论文。

CHEMORECEPTION IN THE INGESTION BEHAVIOR OF JUVENILE *Penaeus chinensis* OSBECK

Chen Nansheng

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

Received: Jun. 8, 1995

Key Words: *Penaeus chinensis* Osbeck, Adult shrimp, Ingestion behavior, Contact chemoreception, pH

Abstract

Ingestion behavior of the shrimp *Penaeus chinensis* Osbeck was studied in the laboratory. Results showed that contact chemoreception plays an important role in ingestion behavior of the shrimp. Ingestion behavior can be stimulated by such chemicals as amino acids and organic acids, which include DL-Asp, L-Glu, L-Arg, L-Lys, DL-Ser, succinate acid, L-Ser, L-Asp, taurine, L-Tyr, Gly, betaine. The effect of pH on the ingestion behavior of the shrimp was also investigated. Results indicated that sea water with low pH (<3) can stimulate ingestion behavior, while sea water with high pH showed little effect.