

滤食性贝类摄食生理的研究进展*

ADVANCES IN STUDIES ON THE FEEDING PHYSIOLOGY OF
SUSPENSION FEEDING OF LUSCS

董 波 薛钦昭 李 军

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

近年来随着养殖环境的恶化及贝类产量的持续下降,人们越来越重视对这些经济贝类的繁殖生物学、生理能量学以及对养殖区水体养殖容量的估算等方面的研究。其中对滤食性贝类摄食生理的研究是上述研究中的一个重要内容,它不但可以帮助人们了解贝类在不同环境条件下的摄食生理状况,还在育苗、预算个体的生长潜力和产量、估算海区养殖容量中起重要作用。本文介绍了滤食性贝类摄食机制、对食物颗粒的选择性、摄食节律、环境因子对摄食生理的影响及最近用于滤食性贝类摄食生理研究的新技术方法等几方面内容,并就描述滤食性贝类摄食生理的几个参数的使用问题进行了讨论。

1 摄食机制

关于贝类的摄食机制,经研究认为贝类选食器官是鳃、唇瓣和食物选择盲囊。滤食性贝类则主要靠鳃丝和其上着生的3种纤毛(前纤毛、前侧纤毛、侧纤毛)的组合运动来摄取食物颗粒:侧纤毛摆动形成进水水流;前侧纤毛收集食物颗粒;前纤毛运输食物颗粒。当含有食物颗粒的水流经过鳃时,前侧纤毛就会以重力作用、阻挡等方式把颗粒过滤或截取下来,过滤下来的颗粒被裹以黏液在前纤毛摆动下经鳃腹部的食物凹槽送到唇瓣,经唇瓣筛选的食物颗粒如适宜(大小合适、有机物含量较高)则被吞食进入消化道;不适宜颗粒则被以假粪的形式排出体外。这种机制称为黏液纤毛作用。如果滤食性贝类仅靠鳃丝和纤毛被动、机械滤食,势必随着藻类规格的增大,从鳃上漏掉的机会就减少,贝类对它们的摄食率就会提高。而事实上并没有出现上述现象,这表明贝类一定存在着机械被动滤食以外的滤食机制, Jørgensen 1990 年的研究表明滤食性贝类还存在另

外一种摄食机制:水动力学作用,即食物颗粒随水流通过鳃丝到达鳃的背部,沿背部凹槽进入唇瓣。这两种摄食机制并不是相互矛盾的,而是互为补充的关系。贝类究竟以哪种方式为主与环境无关(无论在何种环境下,这两种作用都同样有效),主要与种类有关:Ward 1993, 1994 年的研究表明,在贻贝中主要是黏液纤毛作用;在海湾扇贝中主要是水动力学作用;在美洲牡蛎中两种作用同样重要。Beninger 1997 年^[2]认为不管哪一种摄食机制,黏液在摄食及食物颗粒的选择过程中都具有重要的作用。

2 对食物颗粒的选择性

关于贝类对食物颗粒究竟是否具有选择性的问题争论已久。Bernard 1972 年、1974 年, Foster-Smith 1975 年, Winter 1978 年证明贝类没有选择性。Kjørboe 和 Møhlenberg 1981 年研究表明贝类有无选择性的问题主要和种类有关。选择效率和唇瓣的大小有明显的相关性,而跟鳃的类型和环境无关。Shumway 1985 年的研究表明,不但唇瓣有选择性,鳃和胃在选择食物时也起到一定的作用。Ward 1992 年的研究表明滤食性贝类对食物颗粒的选择性可以分为两种策略:质量选择型和数量选择型。质量选择型指贝类对任何浓度的饵料都有选择性,这种选择性和饵料的数量没有关系,只和饵料的质量(有机物含量的多少)有关系,如 *Placopecten magellanicus* 和 *Dreissena polymorph* 等属于这种类型。数量选择型指这种贝类的选择性并不是在任何浓度下都起作用,而是在一定饵

* 国家九五科技攻关项目 96-922-02-03 号;
中国科学院海洋研究所调查研究报告第 3808 号。
收稿日期:1999-09-20;修回日期:1999-10-10

料浓度下起作用, *Mytilus edulis*, *Ostrea edulis*, *Cerastoderma edule*, *Corbicula fluminea* 等属于数量选择型。作者通过对菲律宾蛤仔的实验和观察后认为蛤仔也属于数量选择型。作者认为这些贝类体内可能存在某种传感器, 当饵料达到一定饵料浓度时刺激了体内的选择器官, 从而表现出对饵料的选择性: 把质量低的饵料作为假粪排出体外, 摄食有机物含量较高的食物颗粒。这种选择性可能是贝类长期适应环境中饵料浓度剧烈变化的结果: 在低浓度时为了满足其能量代谢需要, 不管饵料质量高低, 尽量多摄食饵料; 在高浓度饵料比较充足时, 就可以有选择性地摄食有机物含量高的饵料, 以获得最高效的能量。

3 对描述滤食性贝类摄食生理几个参数的讨论

在研究滤食性贝类摄食生理的过程中, 对用于描述其摄食生理的几个参数的使用常常混淆, 影响了彼此间的学术交流, 有必要对此进行澄清。现将几个常用参数的含义及它们间的联系分别整理如下, 以供参考:

3.1 Filtration rate 和 Ingestion rate

Filtration rate 是指单位时间内滤食性动物经鳃滤食的水中颗粒物的重量 (mg/h)。国内不少学者将其译为“滤水率”, 也有将其译为“滤除率”, 并将其定义为贝类滤过的水的体积 (L/h)。Winter 等 1978 年也将 Filtration rate 定义为滤水能力。但随着对生理能量学的深入研究, 越来越多的学者如 Navarro 1992 年, Wong 1999 年, Riis and 1991 年, Barillé 1997 年, Bayne 1993 年将其作为滤食能力的指标 (mg/h), 用它来描述经鳃滤食饵料的量, 而用另一指标来表示滤水的量 Clearance rate 如 Iglesias 1998 年^[4], Bayne 1987 年, Smaal 1997 年, Wilbur 1989 年, Pilditch 1999 年, Bacon 1998 年。如果将“Filtration rate”译为“滤水率”并定义为滤水能力, 就和目前普遍使用的 Clearance rate 发生冲突, 故作者认为应将 Filtration rate 译为“滤食率”更为合适, 其计算公式和计算摄食率使用的公式是一致的 (具体内容见董波 1999 年的综述)。Ingestion rate 定义为单位时间内经唇瓣摄食入口的颗粒物重量 (mg/h), 指贝类实际摄食进入消化道的颗粒物的重量。在贝类没有产生假粪的情况下滤食率和摄食率是一致的。当贝类产生假粪时摄食率等于滤食率减去单位时间内产生的假粪量。这主要是由于滤食性贝类对饵料

颗粒具有选择性, 可以将经鳃滤过但不适宜摄食的颗粒以假粪的形式经唇瓣排出体外, 而引起这两者的差异。其实这两个概念都是用来描述贝类滤食能力的指标。

3.2 Clearance rate 和 Pumping rate

Clearance rate 是指滤食性生物在单位时间内滤食水中悬浮颗粒物时所滤过的水的体积 (L/h)。国内统称为“清滤率”, 它反映了动物的滤水能力, 但不等于动物在单位时间内的实际滤水量 (Pumping rate 暂定为抽水率); 因为清滤率是根据食物颗粒的降低速率推算的, 其含义是: 假定动物能将过滤水体中的食物颗粒全部滤食, 是与其摄食率相当的滤水速率。实际上动物不可能将过滤水体中的食物颗粒百分之百地捕获并吃掉, 显然清滤率总是小于 Pumping rate。

Pumping rate 是指单位时间内通过蛤仔外套腔的水的体积。只有当蛤仔对水体中颗粒物的保留率为 100% 时, 清滤率才等于抽水率。直接测量抽水率是十分困难的, 所以在很多文章中都没有使用这一名词。实际实验中都采用间接的方法, 即通过测量水体中颗粒物的浓度变化来计算滤食性动物的滤水能力。从而在文献中清滤率 (Clearance rate) 代替抽水率 (Pumping rate) 而被广泛使用来说明动物的滤水情况。它的计算公式分两种: 在静水中用 Coughlan 1969 年的公式 $CR = V \ln (C_0 / C_t) / NT$, 式中 V 为实验水体积; C_0 、 C_t 分别为实验开始和 t 时间时的饵料浓度; N 为实验个体数; T 为实验时间。在流水中用 Hildreth 和 Crisp 1976 年的公式 $CR = V (C_0 - C_t) / C_0$, 式中 V 为水流速度; C_0 、 C_t 分别为实验动物周围饵料浓度、进水和出水饵料浓度。

3.3 Absorption efficiency 和 Assimilation efficiency

Absorption efficiency 是指贝类通过消化系统吸收的物质占其摄食量的比例, 称为吸收率; Assimilation efficiency 是贝类经消化道吸收后同化为自身组分的部分占摄入部分的百分比, 称同化率。通过概念可以知道同化率比吸收率少了排泄和体热增加这部分所占的比例, 因而应比吸收率略小, 但由于两者相差不大 (排泄和体热增加能仅占整个吸收能的 5%~10% 左右), 而同化率在实际测量中较困难, 故较多学者在实践中用吸收率代替同化率来计算能量收支。吸收率的计算公式一般采用 Conover 1966 年的比例法: $AE = (F' - E') / (1 - E')$

$\times F' \times 100$, 式中 F' 指饵料中无灰分干重的比例; E' 指粪便中无灰分干重的比例。此方法因方便(不用收集所有粪便)而被广泛应用,但值得注意的一点是:公式中假设饵料中的无机物部分不能被贝类所消化,实际上无机物在通过消化道时有一小部分被消化和损失掉,所以此公式本身存在一定的误差。

4 摄食生理的影响因子

4.1 体重

体重是影响滤食性贝类摄食的重要因子之一。研究表明清滤率、摄食率和体重为幂函数关系: $Y = aW^b$, 其中 b 为重量指数, 其值一般不超过 1。Winter 1978 年报道 b 值在 0.66 ~ 0.82 之间; Bayne 和 Newell 1983 年总结得出滤食性双壳贝类的 b 值在 0.62 左右。 b 值的大小和贝类滤食饵料种类及实验温度有关。体重对贝类吸收率无明显影响, Winter 1969 年对偏顶蛤 (*Modiolus modiolus*), Vahl 1973 年对紫贻贝所做的研究都支持此论点。

4.2 温度

温度的变化对滤食性贝类的摄食有显著的影响。Bayne 1993 年的实验表明, 在适宜的温度范围内, 摄食率、清滤率随着温度的升高以幂函数的形式增加, 并在最适宜温度下达到一个最大值。温度再升高, 摄食率和清滤率会急速下降。温度对吸收率的影响报道较少, Laing 1987 年, Wilbur 和 Hilbish 1989 年, Erkom Schurink 和 Griffiths 1992 年的研究认为温度和吸收率联系不大;而 Winter 1969 年研究 *Arctica islandica* 和 *Modiolus modiolus* 的结果表明, 在 4 ~ 12 °C 温度范围内吸收率和温度无相关性, 当温度达到 20 °C 时吸收率分别增加了 16 % 和 15 %。另外 Elvin 和 Gonor 1979 年, Beiras 1992 年, Albentosa 1994 年的研究结果都证明了贝类吸收率随温度的升高而增加。本文作者的研究结果也表明蛤仔的吸收率随温度的升高而增加, 但超过适宜温度范围后其吸收率会随温度的升高而下降。

4.3 饵料浓度

饵料浓度对摄食生理的影响一直是研究的热点。在适宜的饵料浓度范围内, 滤食性贝类的摄食率和清滤率随浓度的增加而增加, 呈幂函数关系。超过一定的饵料浓度时, 随浓度的增加其摄食率稍微降低, 但变化比较平缓, 而清滤率却急剧下降, 几乎达到零。Iglesias 1992 年认为这是滤食性贝类在高饵料浓

度下调节其摄食率的一种方式。一般说来滤食性贝类主要有两种调节摄食率的方式: 一是靠降低清滤率减少其滤食的饵料量; 二是通过排出大量假粪来稳定摄食率。应该说这两种方式在调节摄食率时是同时起作用的。但对于不同的饵料质量所起的作用也不一样, 当饵料中有机物含量较高时, 前者起主要作用; 当饵料中有机物含量较低时, 后者起主要作用。

Bricelj 和 Malouf 1984 年, Bayne 1987 年, Iglesias 1992 年, Navarro 1992 年, Bayne 1993 年, Cranford 1995 年^[3]研究表明: 滤食性贝类的吸收率与饵料浓度无显著的相关性 (Bayne 和 Newell 1983 年总结其值大约在 54 % 左右), 但 Bruce 1998 年认为吸收率却随饵料质量升高而有明显的增加。

4.4 调节机制

关于贝类对摄食率、清滤率的调节机制目前存在两大派别: Jørgensen 的机械学派、Jørgensen 1986, 1990, 1996 年^[5]认为滤食性贝类的滤食活动主要是由鳃等滤食器官的物理性质所决定的, 贝类不能对环境的变化作出补偿性反应。Jørgensen 及其同事就水的黏滞性和温度的变化关系进行了讨论并将摄食率、清滤率随温度的变化归咎为这种关系。他们认为摄食率、清滤率随温度的变化是由于温度的变化改变了鳃的物理性质以及流经鳃的水的黏滞性。这种观点显然并不能解释贝类摄食生理的变化和其他环境因子的关系。

以 Bayne 为首的生理学派 1987, 1993, 1998 年^[1]认为滤食性贝类本身可以根据环境的变化而作出相应的反应以适应环境的变化, 即对环境的变化具有生理补偿性; 贝类摄食率、清滤率随温度、饵料浓度和质量等因子的变化而变化是贝类为适应环境而调节自身生理性质的结果。目前, 这一观点被大多数学者所认可。

5 摄食节律

对于潮下带贝类的摄食率随时间的波动, Wilson 和 Seed 等人 1974 年认为跟潮汐和环境因子都没有直接关系, 也没有呈现出一定的规律性。根据实验观察只要有合适的饵料存在, 处于潮下带的贝类一直是开口摄食的。对于潮间带的贝类来说, 随潮汐变化表现出一定的摄食节律: 当涨潮时贝类会加快滤食以补偿干露时段饵料的缺乏, 但这种补偿是有一定限

度的,这就是为什么潮上带的贝类比潮下带的贝类生长缓慢的原因。

6 用于研究摄食生理的新技术

内窥镜检查法(Video endoscopy)及电子显微镜的应用,对揭开滤食性贝类的摄食机制,了解其摄食器官在摄食过程中的功能以及黏液在滤食性贝类摄食和对饵料颗粒物的选择性等方面都有十分重要的作用。

流式细胞计(Flow cytometry)可以用来分析食物颗粒的化学组分,确定饵料的质量,这有助于分析贝类对颗粒的选择性。Baldwin 1995 年通过此方法对牡蛎幼体摄食进行研究后认为其选择性不但和颗粒大小有关系而且和颗粒的化学组分有密切的联系。同位素标记法是研究饵料颗粒在贝体内吸收途径及各种饵料成分(碳、氮)代谢的有力工具。用 ^{14}C 标记饵料颗粒可以很容易掌握不同颗粒物在消化道中停留时间,以及它们各自的吸收率和吸收量的大小。Gabbott 等发展起来的微胶囊技术可以帮助了解贝类对饵料营养的需求和食物所提供的营养之间的关系。这种技术和同位素标记法一起使用,可以帮助了解滤食性贝类对营养需求的季节变化以及饵料颗粒进入消化道后的消化模式。运用现代的分子生物学技术可以有助于分析不同个体及群体间摄食生理差异的基因基础。运用分子技术还可以改变贝类的某些摄食生理特性,使其向有益于人类的方向发展,将来甚至可以定位食物颗粒的选择性以及食物颗粒物中各组分吸收的基因,并对其进行组合改造,使贝类能

够适应不同的饵料环境,这样就可大大提高目前的养殖水平和产量,使养殖成为真正意义上的人工控制养殖。

7 结语

综上所述,滤食性贝类摄食生理的理论研究在近几年来已经取得了长足的发展,并在预测水体养殖容量、估算个体生长和产量等实际应用中得到了较理想的效果。我国是贝类养殖大国,几种主要的养殖贝类如栉孔扇贝、海湾扇贝、牡蛎、贻贝、蛤仔等都是滤食性贝类,但我国对滤食性贝类摄食生理及生理能量学的研究十分薄弱,研究的广度、深度和国际水平有相当大的差距。许多实际中出现的问题得不到基础理论的支持,近几年来在养殖中总是出现这样或那样的问题,因而迫切需要系统地开展这方面的基础性研究。随着养殖业的发展,对养殖水体养殖容量及贝类生理能量学研究的深入开展,相信这方面的研究会越来越被更多的学者所重视。

主要参考文献

- 1 Bayne, B. L.. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1998, 219: 1 ~ 19
- 2 Beninger, P. G. and S. D. St-Jean. *Mar. Biol.*, 1997, 129: 389 ~ 397
- 3 Cranford, P. J.. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1995, 189: 123 ~ 142