

锯缘青蟹幼体发育过程中的 营养需求与代谢机理^{*}

李少菁 曾朝曙 汤 鸿 李富花 王桂忠 成永旭 林琼武
(厦门大学海洋系、厦门大学亚热带海洋研究所, 厦门, 361005)

摘 要 本文总结近 10a 来对锯缘青蟹(*Scylla serrata*) 幼体的营养需求与代谢机理的研究结果。表明:刚孵化的蚤_I 趋于肉食性,轮虫是早期幼体的良好饵料;对于后期幼体,卤虫则为适宜饵料。不同的饵料搭配及喂食方式会影响幼体的干重和 C、H、N 含量。饥饿会显著降低幼体存活和延长发育。对蚤_I 不可恢复点约为 4d。孵化后即投喂,但在投喂后不同时间间隔使其饥饿,50%幼体达营养贮存饱和点为 2.3d。在不同营养状态下,蚤_I 肝胰腺细胞,特别是 R-细胞的超微结构发生了较明显的变化,这可作为营养状况的生理指标。幼体消化道随发育逐渐复杂化,胃磨、腺过滤器在蚤_{III} 期开始成型,中肠上皮细胞分化、液胞增多,这与幼体代谢有关。蚤_{III}、蚤_V 及大眼幼体对营养的需求很敏感,如饵料供应不足,死亡率特别高,是人工育苗的关键期,消化道组织化学和消化酶活力研究也予以证实。从而提出了饵料中添加消化酶以提高幼体存活率的措施。

关键词 锯缘青蟹 幼体 营养需求 代谢机理
中国图书分类号 S968.25

锯缘青蟹(*Scylla serrata*)是我国东南沿海重要经济蟹类。近年来,青蟹的养殖有较大发展,但人工苗种生产尚未能形成规模。这在很大程度上与对其幼体发育过程的营养与代谢的需求了解不多有关。几年来,在国家基金及福建省基金的支持下,作者对青蟹幼体发育过程中对饵料质和量需求的变化,饵料影响与制约各期幼体生长及元素含量以及相应的幼体发育过程的消化道组织学与组织化学、消化酶活力进行了逐步深入的研究^{[1~8]①},本文旨在对近 10a 来这一方面的工作做一总结。

1 适宜的饵料及饵料密度是决定青蟹各期幼体存活与发育的关键

1.1 刚孵化的第一期蚤状幼体的饵料问题

实验表明,青蟹幼体刚孵化即开始摄食。如果不及时投喂,幼体不能蜕皮进入蚤_{II} 期。元素分析结果证明在整个幼体发育过程中,刚孵化幼体的 C、H、N 总和占干重的百分比(36%)为最低,仅为刚产卵的 1/2 (72%)。这表明大量卵黄贮存消耗于胚胎发育中。因此,刚孵出幼体

* 国家自然科学基金(3870497、39270540 号)和福建省自然科学基金(C94060 号)资助。李少菁,男,1931 年 2 月出生,教授。

① 曾朝曙,李少菁. 饥饿对锯缘青蟹幼体存活与发育的影响(待刊). 1998.

本文于 1998 年 11 月 8 日收到。

饵料适口与否至关重要。

早期小水池实验表明,植物性饵料和豆浆、蛋黄等非活生物饵料不能支持蚤Ⅰ实现蜕皮。但在这些饵料中,虾肉糜、蛋黄及试验过的几种常用藻类中的角毛藻能使幼体死亡时间有所延迟。这表明虽然这些饵料不能作为主要饵料,但若做为动物性饵料之外的辅助饵料可能有一定价值。在动物性饵料中,只投喂卤虫无节幼体,幼体存活率很低^[1]。估计与卤虫个体较大,运动较快,青蟹早期幼体难以捕捉有关^[9,10]。作者在实验中亦多次观察到蚤Ⅰ幼体长时间抱住卤虫但最终只咬食附肢和头部而将其它部分遗弃的情况。而轮虫则是早期幼体的良好饵料,但幼体的存活与发育受投饵密度的直接影响^[1]。

1.2 轮虫投饵密度影响早期幼体存活与发育

几次轮虫密度实验结果均表明,青蟹早期幼体的存活、发育与轮虫的投饵密度密切相关^[1]。当轮虫密度过低时,虽然幼体存活时间显著延长且明显呈随密度递增而延长的趋势,但终难蜕皮进入蚤Ⅱ期。总的说来,当密度 >10 个/cm³时,一般有部分幼体可蜕皮进入蚤Ⅱ。在密度 $10\sim 60$ 个/cm³间,蚤Ⅰ及蚤Ⅱ幼体的死亡率明显地随着轮虫密度增加而降低。但当轮虫密度升至 80 个/cm³时,死亡开始增加。表明早期幼体最适轮虫密度大致在 $40\sim 60$ 个/cm³之间^[1]。这里应特别指出的是,尽管几次重复实验均表明在同一次实验内(亦即幼体来自同一亲蟹)纵向比较,幼体死亡率一般呈随着轮虫密度增加而降低的趋势,但若进行孵自不同亲体的幼体间的横向比较,则可发现幼体存活对轮虫密度的依赖程度实际上还与其本身状态有关。看来对于孵化时状态较佳的幼体,较低的轮虫密度下就可以达到较高的活存率。例如,轮虫密度在 20 个/cm³时,幼体至蚤Ⅲ的死亡率仅为 25% ,在 60 个/cm³下则更低,仅为 5.3% ^[1]。反之,若幼体状态不佳,则较高的轮虫密度才能保证相当的存活率,因此显得格外重要。如同样轮虫 20 个/cm³下幼体至蚤Ⅲ死亡率即达 97.3% ,而在 60 个/cm³时仅为 43% ^[1]。可见,尽管较高的投饵密度在各种情况下均可保证青蟹早期幼体有较高存活率。但在养殖实践中因各种因素的限制,实际的投饵密度的选择也并不是一成不变的。应综合考虑各方面的情况,包括幼体状态,轮虫的培养和供应等,同时还应注意大水体育苗与实验室培育条件的不同,如幼体可利用大水体中的藻类和其它颗粒作为补充饵料,从而减少对轮虫密度的依赖。

轮虫的密度除直接影响幼体存活外,还影响其发育率。几次实验均表明早期幼体的发育率随着轮虫密度增加而提高^[1],说明饵料密度对早期幼体的影响是多方面的,通过提高饵料密度而加快幼体发育在养殖上是很有意义的。

青蟹早期幼体对轮虫密度的依赖可能与其摄食有关。蟹类早期幼体的捕食一般被认为是一种相对被动的行为。据观察,其对饵料生物的捕获很大程度上是在腹部经常性的随机弯曲过程中机遇性地将饵料以尾叉抱住于口器间摄食的。Heasman & Fiddler (1983)^[11]和作者的观察均证实是如此。Heasman & Fiddler (1983)^[11]还认为增加饵料密度,幼体与饵料接触频率增加可能还会刺激幼体更频繁地弯曲尾部,从而提高幼体的摄食率。可以认为,提高轮虫密度增加了幼体捕获饵料的机率,从而使存活率提高。

1.3 卤虫无节幼体——青蟹后期蚤状幼体的良好饵料

尽管轮虫是青蟹早期幼体的良好饵料,但对于蚤Ⅳ、蚤Ⅴ期幼体,只投喂轮虫死亡率普遍很高^[1]。此时即使大幅度提高投饵密度(高达 200 个/cm³)也不能使其存活率有明显回升^[1]。表明对于后期幼体,由于个体过小或是营养组份不足的原因,轮虫已不再是其最适宜饵料。但后期

幼体在多次蜕皮长大后,游泳与捕食能力大增,可以有效地捕食卤虫,加上卤虫富含营养,因此已成为其良好饵料。在不同发育期以卤虫替代轮虫及进行轮虫、卤虫混合投喂的系列比较试验结果表明,在各实验组中,先以轮虫($60 \text{ 个}/\text{cm}^3$)培养,自蚤_{II}或蚤_{III}起以卤虫($10 \text{ 个}/\text{cm}^3$)完全替代轮虫及蚤_{III}起以卤虫($5 \text{ 个}/\text{cm}^3$)加轮虫($40 \text{ 个}/\text{cm}^3$)混投的实验组死亡率显著低于其它各组^[1]。进一步比较这三组各期幼体死亡状况还可以看出,蚤_{II}起以卤虫替代轮虫,幼体在蚤_{II}及蚤_{III}期的死亡率较高而后期比较稳定;而蚤_{III}期换喂卤虫或卤虫、轮虫混投,蚤_{II}、蚤_{III}死亡较少,但后期却增加。说明蚤_{II}对卤虫利用能力可能尚不如轮虫,但此时若能摄入一些卤虫则可能对后期幼体的存活有利。同时应指出的是,在另一组幼体孵自不同母蟹的实验中,蚤_{III}期幼体以较高密度的轮虫投喂,死亡率仍相对低^[1]。这一方面说明不同亲蟹孵化的幼体可能因其来自胚胎的先天营养的差异,它们对饵料营养的需求也有所不同;另一方面也说明蚤_{III}对轮虫、卤虫都能加以利用。但是对于蚤_{IV}起的后期幼体,所有实验均表明此时轮虫已不再是适宜饵料,必须换喂卤虫才能保证幼体不致大批死亡^[1]。

综上,作者认为青蟹幼体基本上应采取早期幼体以较高密度轮虫培养,后期幼体以卤虫投喂为主的方案。一般不迟于在蚤_{III}换喂或混投卤虫。在考虑饵料成本和条件允许时,蚤_{II}在轮虫外依靠适当添加卤虫;同时蚤_{IV}在以卤虫为主的前提下,亦可添加轮虫作为辅助饵料。这一基本投饵模式已在实践中证明是切实可行的。

1.4 蚤状幼体阶段的营养状况影响大眼幼体的存活

尽管大眼幼体的存活可能与多种因素有关,但对上述各饵料实验组进入大眼阶段的幼体在相同条件下培养(卤虫 $10 \text{ 只}/\text{cm}^3$)的实验表明,蚤状幼体阶段饵料的适宜与否会影响到变态后的大眼幼体的存活。例如蚤状阶段及时(蚤_{II}和蚤_{III})添加卤虫的实验组的大眼幼体变态为稚蟹的比率一般可达 $70\% \sim 80\%$,但只投喂轮虫或过迟添加轮虫的实验组的大眼幼体存活率则多数低于 50% 。显然,幼体各发育阶段间并不是互不关联的,前一阶段的营养状况看来是会影响以后的幼体的存活与发育的。不难理解,如果幼体在营养不良的状况下勉强进入下一期,那么在同等条件下存活的机率显然是要低的,然而这一重要现象似乎在以往的实验研究和生产实践中都很少引起足够的注意。

2 不同饵料影响青蟹幼体的干重与元素组成

在上述饵料实验的基础上,作者将同一亲体孵化的幼体以三种不同的饵料组合进行投喂:其中 A 组在整个蚤状阶段均以足量轮虫(约 $60 \text{ 个}/\text{cm}^3$)培养;B 组在幼体进入蚤_{II}期时换喂卤虫无节幼体($10 \text{ 个}/\text{cm}^3$);C 组则在幼体进入蚤_{III}时换喂卤虫($10 \text{ 个}/\text{cm}^3$)。对不同投喂条件下的幼体逐日取样,烘干后测干重与 C、H、N 含量,以探讨不同饵料影响幼体存活与发育的原因及评价饵料营养价值。

2.1 各发育期幼体的干重与元素含量反映饵料营养价值

实验结果表明,幼体的干重与 C、H、N 含量反映饵料的营养价值,同时验证了前述青蟹幼体投饵模式的正确性。对于发育天数相同的蚤_{II}幼体,喂食卤虫的 B 组干重与 C、H、N 值与喂食轮虫的 A 组基本一致^[2],说明此时轮虫营养可以满足幼体需求。但可能由于轮虫更易于为蚤_{II}所捕获,所以饵料效果更佳。进入蚤_{III}期,B 组幼体的干重与 C、H、N 含量明显高于 A 组,同时从蚤_{III}才换喂卤虫的 C 组在换饵的第 1 天干重与 C、H、N 含量即超出 A 组且随着幼体发育

差距不断增大^[2]。说明自蚤_{III}起,相对而言,轮虫的营养价值已逐渐不如卤虫,应考虑添加卤虫投喂。在随后的蚤_{IV}、蚤_V期,B、C组与A组的差距进一步拉大,而B、C组间的差距却渐趋缩小;至蚤_V第3天,C组幼体的干重与C、H、N含量已是A组的2倍。比较刚蜕皮的大眼幼体(大眼幼体0天),C组干重与C、H、N含量与B组已相差无几,A组却低得多,只大致相当于B组刚进入蚤_V(蚤_V0天)的幼体^[2]。显然,对于后期幼体,轮虫已不能满足其营养需求,而此时幼体已能有效地捕食卤虫,故应以卤虫为主投喂。

实验还表明,自蚤_{III}起改喂卤虫,虽然起始时其干重与C、H、N含量比自蚤_{II}即喂卤虫的低,但在随后的发育中很快趋近,至新变态的大眼幼体时已相差无几。这从营养角度证明青蟹自蚤_{III}期投喂卤虫是及时的。在摄食率实验中作者也发现,如果幼体自蚤_{III}起改喂卤虫,在换饵后的一段时间内日摄食卤虫数显著高于自孵化起即喂食卤虫的个体。这表明在一定范围内,幼体可以通过后期加强摄食而使其营养状态得到改善。

可以认为,一种饵料的适宜与否看来主要取决于(1)该饵料是否容易为幼体所捕获、吞食;(2)它能否提供幼体正常生长发育所需的营养。前者可能主要与幼体的一些物理性状,如个体大小、形状、游泳速度等有关。此外,饵料生物分泌的一些化学物质也可能刺激和诱导幼体捕食;后者则主要取决于饵料所含的营养生化组成及其是否容易为幼体所同化利用。看来一种饵料的这两方面特性对某特定发育期的幼体来说既可以是互补的,亦可以是相互制约的——正如轮虫与卤虫对青蟹不同发育阶段幼体的饵料效果所揭示的。

2.2 不同喂食条件下C、H、N占干重百分比及元素比保持相对稳定

与干重及C、H、N绝对含量不同,不同喂食条件下,发育期与发育天数相同的幼体的C、H、N占干重的百分比保持相对稳定。尽管多数情况下A组比B、C组略低,但这种差异非常有限。例如,对于刚进入蚤_V(0天)的幼体,A、B、C组C、H、N占干重百分比分别为29.3、33.0、32.3;3.9、4.6、4.6和6.5、7.3、7.0。说明不同饵料对代表有机化学组成的C、H、N占干重的比例影响不大。换言之,不管投喂什么饵料,通过代谢调节,同一发育阶段的幼体体内的有机与无机物质所占比例是保持相对稳定的。纵观整个幼体发育过程则可发现无论在哪种饵料搭配下,C、H、N占干重的百分比都为临近变态的蚤_V幼体为最高,其次为即将变态的大眼幼体(C、H、N之和分别占干重49%~52%和约47%),说明这两次变态是青蟹幼体发育过程中的关键期,幼体在变态前需在体内累积高比例的有机营养物质以保证变态的顺利进行。此时营养不足则可能直接影响到变态和刚变态幼体的存活。此外,各发育期新蜕皮的幼体C、H、N占干重百分比之和均低于前一发育期临蜕皮的幼体,证明幼体在蜕皮过程中从水体中吸收了较多的无机盐。

比较同发育阶段的幼体,还可以发现其C/N、H/N与喂食条件也无明显相关。由于元素比在一定程度上代表了幼体体内粗蛋白、粗脂类等大类营养组份积累的相对比例,这说明幼体对几大类营养物质的积累比例也是相对不受饵料影响的。

3 青蟹幼体消化道发育的组织学与组织化学研究

3.1 青蟹幼体消化道形态与功能随幼体发育而逐渐发达与完善

组织学切片观察表明青蟹幼体消化道由前、中、后肠组成。其中,前肠由食道与胃组成,中肠由肠管和几个盲囊及肝胰腺组成,后肠则仅为连接中肠与肛门的简单管道。胃又分贲、幽门胃,贲门胃中的胃磨主要用来磨碎食物,其发育程度反映幼体对摄入饵料的处理能力,是前肠

中的重要器官。青蟹在蚤_I 缺乏胃磨结构,蚤_{II} 也只出现齿的雏形,但自蚤_{III} 起出现了明显成型的中,侧齿。胃磨至蚤_V 期则已基本发育完全,出现了 4 个附属齿。大眼幼体胃磨结构与蚤_V 基本相似,但中、侧齿及附属齿更为尖锐和发达^[3]。在幽门胃,腺滤器起筛滤食物颗粒的作用,能通过腺滤器的颗粒进入中肠消化,太大的颗粒则返回贲门胃磨碎。青蟹腺滤器结构也随着幼体发育而复杂完善,蚤_I 只具雏形,蚤_{IV}、蚤_V 才出现过滤结构,大眼幼体时则形成由硬刚毛组成的喙。青蟹幼体胃部结构,特别是胃磨结构的发育变化从另一个侧面解释了饵料实验的结果:由于蚤_I、蚤_{II} 胃磨结构尚未形成,研磨能力差,此时个体较小的轮虫作为饵料可能就更易为幼体所消化吸收。蚤_{III} 期后幼体游泳与捕食能力都明显增强,加之胃磨结构已基本形成,因此富营养但个体较大的卤虫也能为幼体有效地捕食和消化。至于蚤_{IV}、蚤_V 后期幼体,胃磨与腺滤器结构功能更为复杂完善,因此卤虫更是其适宜饵料。

青蟹幼体肝胰腺担负着消化酶合成、分泌和营养物质的吸收以及无机物质储藏等功能,是很重要的消化器官。幼体的肝胰腺由 4 种类型的细胞组成,不同类型的细胞结构明显不同。E-细胞的细胞器不发达;F-细胞内含丰富的粗面内质网,且细胞质中可见酶原颗粒;R-细胞线粒体和滑面内质网比较丰富,呈明显的极性分布;B-细胞内含一个大的液泡,顶端存在顶端复合体,在 B-细胞内可观察到胞饮作用和胞内消化现象^[4]。随着幼体发育,肝胰腺的结构与功能逐步复杂与完善,主要表现为肝胰腺管的数目和长度的增加和增长。此外,各发育期幼体中肠肠管上皮细胞的形态结构也有明显差异,主要表现为从蚤_{III} 起中肠上皮细胞发生分化,出现有液泡的细胞且在整个蚤状幼体阶段以蚤_{III} 和蚤_V 期液泡的数量最多,说明这两个蚤状幼体期中肠的代谢活动最为活跃。在大眼幼体阶段,中肠上皮不但含液泡数量多,而且在电镜下中肠前段细胞基膜折叠程度明显提高,线粒体也呈长形并定向密集排列。以上观察从消化生理角度说明青蟹幼体自蚤_{III} 期起代谢渐趋活跃,对外界摄入的营养的质与量的要求也相应增加。此时轮虫因提供的营养与能量有限而开始逐渐不能满足幼体生长发育的需求。

3.2 消化道组织化学观察表明营养物质积累因幼体发育期而异

青蟹幼体消化道组织化学观测表明,蛋白、糖元和脂类三大类营养物质的积累在不同的发育阶段有较大的差异。其中蛋白类的情况为蚤_I 期含量较少,蚤_{III} 和蚤_V 期明显增多。整个幼体发育过程则以大眼幼体和蚤_V 含量最高^[5]。糖元也是蚤_I 很少,但在蚤_{II} 和蚤_{III} 增多,蚤_V 及大眼幼体期明显高于其它各期,以蚤_V 期为最高。脂类仍是蚤_I 最低,但在蚤_{III} 明显增加,蚤_{IV} 增加不明显,蚤_V 及大眼幼体较其它各期又有较大增加,但他们之间差别不大。总之,大致说来,青蟹幼体营养物质的积累呈蚤_I 最低,蚤_V 及大眼幼体阶段最高,蚤_{III} 期一般较前一发育期有较明显增加的总趋势。这与干重与元素测定所揭示的 C、H、N 占幼体干重比例以蚤_I 最低,蚤_V 最高,大眼幼体为次高并由此推测在两次变态前,幼体需积累大量的营养以保证变态顺利进行的结论相一致。实际上,在实验室及大规模育苗实践中,蚤_V 及大眼幼体期幼体死亡率往往很高且多发生在蜕皮变态前后也说明了它们是幼体发育中的关键阶段,因此在投饵上应特别予以重视^[7]。

4 青蟹幼体发育过程中消化酶活力的研究

4.1 青蟹幼体各发育期消化酶活力的变化

根据前述饵料实验结果,青蟹在整个幼体发育过程中以肉食为主,因此蛋白酶的地位显得特别重要。据实验测定结果^[6],青蟹幼体发育过程中蛋白酶比活力的变化趋势为:蚤_I 至蚤_{II} 比

活力提高近一倍,达到最大值;蚤_m、蚤_n迅速下降;蚤_v及大眼幼体维持较低活力。青蟹幼体蛋白酶比活力在蚤_i就相对较高说明此时肝胰腺发育已基本完成。肝胰腺的观察研究结果也表明^[4],刚孵化的青蟹幼体肝胰腺就存在 4 种类型细胞且在随后的幼体发育中没有太大改变,其中,F-细胞能合成消化酶并以酶原颗粒形式释放。这说明青蟹幼体一经孵化,主要依靠摄食来满足能量需求,卵黄储存物可能仅起辅助作用。作者进行的饥饿实验亦表明幼体孵化后短暂的饥饿也会导致其存活率和发育率的下降。因此在实际养殖中,幼体孵出后应尽快投喂适口饵料以提高存活率。

青蟹蚤_m蛋白酶活力迅速降低,这可能与实验幼体自该期起换喂卤虫无节幼体有关。许多研究表明,甲壳动物消化酶活力与饵料营养物质含量呈正相关。已知轮虫粗蛋白含量约为干重的 60%~70%,而卤虫无节幼体为 47%左右,故换喂卤虫无节幼体之后,饵料中蛋白质含量有所下降。据此,蚤_m起换喂卤虫可以提高幼体的存活率似乎与这两种饵料的粗蛋白含量无关,而很可能与轮虫个体太小,对后期幼体索饵能量收支不利;或是其所含的一些幼体发育必需营养成分,如不饱和脂肪酸相对较卤虫低有关。

蚤_n、蚤_v和大眼幼体蛋白酶活力均低,这可能从生化角度解释了蚤_v、大眼幼体高死亡率的原因。从蚤_v蜕皮变态到大眼幼体和从大眼幼体再次蜕皮变态到仔蟹是青蟹幼体发育过程中的关键期,应有较高的能量需求。蚤_v和大眼幼体不但要为变态做积累,还要适应摄饵方式的转变,如果营养不足就会影响变态的成功率。但这两个阶段代谢活力和酶活力均较低,这样就不易满足幼体此时较高的生长发育的能量需求。初步认为,实际养殖中可能可以通过在饵料中添加消化酶来提高存活率。

作者的实验发现,青蟹幼体的两种碳水化合物酶(淀粉酶和纤维素酶)均有活力,而且淀粉酶活力在刚孵化时就很高^[6]。虽然,目前在实验室条件下尚未发现幼体培养中常用的单胞藻类能满足青蟹幼体蜕皮发育的需求,但一些研究者认为,在自然海区中短尾类幼体可能可以利用藻类。幼体即便能有限地利用藻类,对其存活和生长发育也有着重要意义。这意味着藻类在浮游动物生物量低时可作为补充饵料,同时也可为幼体提供多样性的营养组份。Hirche & Anger (1987)^[12]甚至认为在实验室条件下,短尾类幼体单独以藻类培养不能良好生长是由于一般用于幼体培养的藻类细胞太小,而不是其生化组成不适于幼体。他们的实验也表明,幼体培养用的藻类细胞越大,幼体生长越好。作者的初步实验也表明,角毛藻能使刚孵化的蚤_i幼体存活期延长,这说明虽然青蟹幼体以动物性饵料为主,但它们也有可能利用养殖水体中的藻类作为辅助饵料。

4.2 不同喂养条件对幼体消化酶比活力的影响

对不同投喂条件下青蟹幼体消化酶比活力测定结果表明,刚孵化、尚未投饵的蚤_i幼体与用轮虫喂养一昼夜后的蚤_i幼体相比较,后者蛋白酶比活力提高了近一倍,但淀粉酶、纤维素酶比活力均降低。说明动物性饵料轮虫所含蛋白对蚤_i幼体的蛋白酶活力可能有诱导作用。

刚孵化的蚤_i幼体用虾片喂养 2d 后,蛋白酶比活力也有较大的提高,即从 11.82 提高到 17.21;淀粉酶比活力则有所下降^[6]。这与以轮虫喂养 1 d 后幼体消化酶比活力的变化趋势基本一致,而喂养蓝藻粉和饥饿的幼体则不表现出这种趋势。据此,初步认为虾片可能可以作为青蟹蚤_i幼体的补充饵料。有关蟹类幼体人工配合饵料的研制目前在国内外尚未取得突破,这方面的研究将是作者下一步工作的重点之一。

5 饥饿和投饵对青蟹蚤_I发育的影响

刚孵化的锯缘青蟹第一期蚤状幼体,经不同时间饥饿后再予以投饵,结果表明,饥饿可显著降低幼体的存活率和延长其发育期,饥饿时间(t)和发育期长(D)呈线性关系($D=4.81+1.81t$ $r=0.96, p<0.001$),对于蚤_I幼体,起始饥饿时间超过4d,再予以投饵,幼体均不能恢复到正常发育和蜕皮,即其“不可恢复点(point-of-no return, PNR)”约为4d。

若幼体孵化后马上投喂,但在投喂后不同时间间隔使幼体饥饿,50%青蟹蚤_I幼体达到“营养贮存饱和点 PRS₅₀(Point-of-reserve saturation)”的投喂时间为2.3d,约为正常发育期长4.5d的一半。对已通过PRS点的幼体,饥饿一般不影响其蜕皮和发育,甚至还有一定促进作用。

6 锯缘青蟹幼体肝胰腺细胞结构变化与其营养状况的关系

很多报道指出,甲壳动物肝胰腺细胞超微结构与其营养状态存在着密切的关系^[13,14]。作者的研究也证实,不同营养状况(饥饿或投饵)下,青蟹蚤_I幼体肝胰腺细胞结构发生了明显的变化,特别R-细胞的变化,与幼体不同的营养状况(包括营养状态和营养水平)存在着一定的对应关系。比如,饥饿状态下R-细胞的线粒体肿胀变大并伴有分裂现象,喂食后线粒体趋于解体;围食膜也有对应的变化;此外,幼体阶段R-细胞中的微体颗粒(过氧化物酶体)在不同的营养状态其数量和分布都有一定的变化。因此,象上述R-细胞中的这些变化,即线粒体的变化和微体颗粒的数量及分布,与幼体的营养状态的关系,都能直观反映出幼体营养状态。

十足类甲壳动物肝胰腺的主要作用是吸收并储存脂类,故良性肝胰腺的超微结构应是R-细胞中能够有一定的脂肪滴存在,它是表征甲壳动物的营养水平的生理指标之一。实验投喂用酵母培育的轮虫以后,肝胰腺R-细胞中并未有脂肪滴的积累,这说明用酵母培育的轮虫至少有一定的缺陷,可能主要是脂类含量的不足和某些脂肪酸的缺陷,这一点要经过其它饵料实验进一步证实。不过从另一方面讲,在幼体发育阶段,伴随着巨大的形态变化,需要大量的能量摄取,并且需要食物能快速通过肠道,也只有高脂肪含量的食物才能满足。所以,对于锯缘青蟹的幼体阶段,可能高脂肪含量的食物对其生长有利,特别是在变态阶段,今后要进一步进行这方面的研究。

锯缘青蟹I期蚤状幼体饥饿状况下(经过近10h饥饿)肝胰腺的R-细胞可见部分解体并脱落,这可能是肝胰腺由于饥饿自我解体的表征,随着饥饿时间的延长,大量的细胞被破坏到一定程度,肝胰腺就会失去作用,即使解除其饥饿状态,肝胰腺也不能恢复行使其有关功能,这也证实锯缘青蟹蚤_I的不可逆点为4d。

通过对青蟹幼体发育过程中对饵料质和量需求的变化,饵料影响与制约各期幼体生长及元素含量以及相应的幼体发育过程的消化道组织学与组织化学、消化酶活力,饥饿实验和肝胰腺超微结构的变化进行的研究,表明在锯缘青蟹幼体培育过程中,其喂养模式应以:“早期以投喂轮虫为佳,蚤_{III、IV}改为卤虫”。根据幼体消化酶活力和肝胰腺的超微结构研究,幼体已具备较为完善的消化能力,这说明青蟹幼体一经孵化,主要依靠摄食来满足能量和发育的需要,所以在实际养殖中,幼体孵化后应及早投饵,短暂的饥饿都会对其存活率和发育产生重要影响。但由于蚤_I和蚤_{II}消化道的形态与功能发育尚未发达与完善,其捕食多为被动行为,轮虫是良好饵料,且大致以40~60个/cm³为宜。蚤_{III}以后,以投喂营养价值高,个体较大的卤虫为佳。此外,

在幼体培育过程中,还应注意投喂的轮虫和卤虫的自身的营养价值,特别是其脂类的营养价值,这方面的研究工作,目前作者正在进行中。

参考文献

- 1 曾朝曙,李少菁. 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. 甲壳动物学论文集(第三辑). 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992: 85~94
- 2 王桂忠,曾朝曙,李少菁等. 饵料影响锯缘青蟹幼体干重及化学元素(C,H,N)含量的实验研究. 海洋学报, 1994, 16(6):100~107
- 3 李富花,李少菁. 锯缘青蟹幼体胃磨发育的比较研究. 海洋科学, 1995,(5): 38~41
- 4 李富花,李少菁. 锯缘青蟹幼体肝胰腺的观察研究. 海洋与湖沼, 1998, 29(1):29~34
- 5 李少菁,李富花. 锯缘青蟹幼体消化系统发育的组织学研究. 厦门大学学报(自然科学版), 1998,37(2): 249~254
- 6 汤鸿,李少菁,王桂忠等. 锯缘青蟹幼体消化酶活力. 厦门大学学报(自然科学版), 1995, 34(1):88~93
- 7 李少菁,王桂忠,曾朝曙等. 锯缘青蟹养殖生物学的研究. 海洋科学, 1994, (2): 21~24
- 8 成永旭,李少菁,王桂忠. 锯缘青蟹幼体肝胰腺细胞结构变化与其营养状况的关系 I. 蚤状幼体 I 期的研究. 厦门大学学报(自然科学版), 1998, 37(4):576~581
- 9 Ong, K. S. The early development stages of *Scylla serrata* Forskal reared in the laboratory. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun., 1964, 11(II), 135~146
- 10 郑金华,陈弘成. 蟹苗人工培育之研究 II. 轮虫及丰年虾无节幼虫在蟹苗培育上的饵料价值. 台湾水产学会会刊, 1985. 12(2):78~86
- 11 Heasman M P and Fielder D R. Laboratory spawning and mass rearing of the angorve crab *Scylla serrata* from first zoea to first crab stage. *Aquaculture*, 1983,34:301~316
- 12 Hirche H J & Anger K. Digestive enzyme activities during larval development of *Hyas araneus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1987, 87B(2): 297~302
- 13 Storch V, Anger K. Influence of nutritional stress on the hepatopancreas of larval *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae). *Helgol. Meeresunters.*, 1983, 36: 67~75
- 14 Vogt G, Storch V, Quinitio E T et al. Midgut gland as monitor organ for the nutritional value of diets in *Penaeus monodon*(Decapod). *Aquaculture*, 1985, 48: 1~12

Nutritive requirements and metabolic mechanisms during larval development of mud crab, *Scylla serrata*

Li Shaojing, Zeng Chaoshu, Tang Hong, Li Fuhua, Wang Guizhong,
Cheng Yongxu and Lin Qiongwu

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

Abstract

The present paper summarizes nearly a decade of research on nutritive requirements and metabolic mechanisms of larvae of the mud crab, *Scylla serrata*. The newly hatched zoea-1 larvae appear to be basically cannibalism, rotifer, *Branchionus plicatilis* appear to be a suitable diet for the early larvae. For the later zoeae, *Artemia* becomes a good diet. Different feeding modes affect the dry weight (DW) and carbon (C), nitrogen (N) and hydrogen (H) content of the larvae. Starvation significantly decreases the survival rate of the larvae and prolongs the development span. For zoea-1, the point of no-return is about 4d, and the time that 50 percent larvae reaches the point of reserve saturation is 2.3d. Under different nutritive conditions, the ultrastructure of hepatopancreatic cells, especially R cells, change. These changes can be used as an indicator of the nutritional status of *Scylla serrata*. The development of the digestive system of the larvae shows that the basic form of gastric mill is formed at zoea-3. The number of vacuoles in epithelial cells of midgut also increases at zoea-3. Meanwhile, with larval development, the hepatopancreatic tubules increases in number and size. Zoea-3, zoea-5 and the megalopa are the critical stages of the cultivation. The studies on the histochemical features of the digestive system and the specific activities of digestive enzymes confirm this estimation.

KEYWORDS *Scylla serrata*, larvae, nutritive requirements, metabolic mechanisms