

文章编号:1000-0615(2000)06-0575-06

·综述·

虾蟹类呼吸代谢研究进展

Advancement of the study on respiratory metabolism of decapod crustaceans

林小涛¹, 张秋明², 许忠能¹, 计新丽¹

(1. 暨南大学水生生物研究所, 广东 广州 510632; 2. 暨南大学物理系, 广东 广州 510632)

LIN Xiao-tao¹, ZHANG Qiu-ming², XU Zhong-neng¹, JI Xin-li¹

(1. Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China;

2. Department of Physics, Jinan University, Guangzhou 510632, China)

关键词: 虾蟹类; 呼吸代谢; 代谢率

Key words: decapod crustaceans; respiratory metabolism; metabolism rate

中图分类号: S917; Q47 文献标识码: A

动物耗氧率的大小及变化在很大程度上反映其代谢水平的高低及变化规律,因而常作为衡量动物能量消耗的一个指标。通过对动物呼吸代谢的研究可以了解动物的代谢特征、动物自身的生理状况和营养状况以及对外界环境条件的适应能力。而了解耗氧率与各种生物及非生物因素的相互关系及变化规律可为人工育苗和成体养殖时确定最佳放养密度及环境条件,水质调控及其它生产管理提供理论指导。查明虾蟹的窒息点及其影响因素可应用在苗种、亲体及商品虾蟹的活体运输上,提高运输过程中的存活率。因此耗氧率及其变化规律的研究作为呼吸代谢研究最重要的内容,一直受到人们的重视。国外对虾蟹呼吸生理生态进行比较系统、全面的研究始于70年代,并把呼吸代谢研究引入生物能量学和营养生理学研究中;我国则在80年代随着养殖业的蓬勃发展形成一个热点。本文对国内外虾蟹类呼吸代谢的研究概况作了综合评述。

1 耗氧率与代谢率

耗氧率(respiration rate)指动物单位时间的耗氧量,可分为单位个体耗氧率(individual respiration rate)和单位体重耗氧率(weight specific respiration rate);代谢率(metabolism rate)指动物单位时间的能量量。由于动物进行有氧代谢时放出的热量与消耗的氧成正比,所以耗氧率可直接作为衡量代谢率高低的一个指标,也可以先测定耗氧率,再从耗氧率计算代谢率。

动物的代谢包括标准代谢(基础代谢)、活动代谢和特殊动力作用。为论述方便起见,本文把耗氧率也相应分为基础耗氧率、活动耗氧率和特殊动力作用耗氧率。

2 影响虾蟹耗氧率的因素

2.1 生物因素

2.1.1 体重

体重是影响动物耗氧率的重要因素之一。耗氧率(R)与体重(W)的关系可用下式表示:

收稿日期: 1999-10-18

基金项目: 国家教委留学回国人员科研基金资助项目(乙 42810)

作者简介: 林小涛, (1957-), 男, 广东海丰人, 博士, 教授, 主要从事水生动物生理生态学研究。Tel: 020-85220239, E-mail: linxiaotao@163.net

$$R = aW^b$$

式中 a , b 为常数, 其中 b 又称为体重指数, b 值大小反映耗氧率对体重变化的敏感程度。 b 值与动物所处发育阶段、摄食及温度和盐度等条件有关。

一般情况下, 单位个体耗氧率(R_i)的 b 值为正数, 表示 R_i 与个体大小呈正相关; 单位体重耗氧率(R_w)的 b 值为负数, 说明体重越大, R_w 越小。甲壳动物种间 b 值差异较大, 变动范围在 0.67~1.0 之间^[1]。同一种类的不同发育阶段 b 值也不同, 例如, 罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) 幼体的 b 值为 0.83~0.90^[2,3], 幼虾和成熟雌体的 b 值分别为 0.63 和 0.57^[4,5]。 b 值的大小与动物的摄食有关。在禁食情况下, 罗氏沼虾幼虾随饥饿时间的延长, 个体小的虾耗氧率明显下降, 从而缩小了耗氧率的体重差异, 使 b 值减小^[6]。耗氧率与体重的关系还受温度条件的影响, Gasca-Leyva 等^[7] 在 12 种温-盐组合条件下测定了不同大小的一种沼虾 (*Macrobrachium acanthurus*) 的耗氧率, 发现无论在何种盐度下, b 值都随温度的升高而减少。由于温度条件是影响动物耗氧率最重要的环境因素, 因此研究温度、体重与耗氧率的复合关系将更有意义。Cockcroft 和 Wooldridge^[8] 研究对虾科的 *Macropetasma africanus* 的耗氧率(R_i)与体重(W)、温度(T)的复合关系, 发现可用下式表示:

$$R_i = 0.0115 T^{1.858} W^{0.847}$$

2.1.2 饥饿和摄食

当禁食时间超过一定限时, 动物将处于饥饿状态, 并随饥饿程度的加深, 耗氧率明显下降。但其下降的速度及幅度存在种间差异, 也与个体大小或发育阶段有关。真蟹 *Carcinus maenas* 幼体, 经过 11d 的饥饿, 其耗氧率下降了 63%^[9], 而食用对虾 (*Penaeus esculentus*) 的幼虾在 15d 的饥饿期间中, 其耗氧率比照常进食的对照组只下降了 24%~29%^[10]。一般情况下, 动物个体越小, 饥饿期间单位个体耗氧率下降的速度和幅度越大^[11,12]。饥饿时耗氧率的变化特征除与个体大小有关外, 还受环境温度的影响。与正常摄食时相似, 饥饿时耗氧率也随温度升高而增大, 但小个体对温度的独立性相对较强^[13]。Clifford 和 Brick^[6] 还发现, 罗氏沼虾幼虾随饥饿时间的延长, 在耗氧率下降的同时还伴随着 NH_3-N 排泄率的升高和氧氮比的下降, 显示饥饿期间其能量代谢底物中蛋白质的比例增加。类似的结果也见于食用对虾^[10]。这些结果说明, 动物饥饿时不但整体代谢水平下降, 而且其代谢底物结构也会发生变化。

与饥饿时的情形相反, 动物在摄食后都有耗氧率明显增大的现象, 即特殊动力作用 (SDA)。过去一般都认为这种现象是消化过程中伴随蛋白质的脱氨基作用产生的热能代谢, 但近来的研究表明, SDA 可能与摄食后蛋白质的周转过程有关^[14]。与 SDA 有关的研究, 虾类方面报导较多。一些虾类在摄食后耗氧率可提高 7.1%~79%^[15-19], 有研究证实, SDA 效应的大小与食物中蛋白质含量有关。罗氏沼虾幼虾在摄食蛋白含量不同的动物饵料、配合饲料和植物饵料时, 耗氧率比标准耗氧率分别提高 39.4%、19.9% 和 7.1%^[18]。Rosas 等^[19] 对几种对虾的研究也证实 SDA 效应与饲料的蛋白含量成正比。但也有例外的情况, 如: Hewitt 和 Iving^[20] 用蛋白质含量分别为 30%、40%、50% 的饲料饲养食用对虾, 发现以蛋白含量为 40% 的饲料饲养的对虾, 无论在摄食前或摄食后其耗氧率都最低, SDA 效应最小。这可能与用该种饲料饲养的对虾, 其基础代谢和摄食代谢的代谢底物主要依靠糖, 即更多地利用糖作为能源物质有关, 因为糖在氧化时耗氧量要低于蛋白质和脂肪。除蛋白质外, 糖和脂肪的摄入也会产生 SDA 效应, 但不如蛋白质明显, 特别是糖类的作用最小^[21]。

与 SDA 有关的另一个参数是 SDA 的持续时间, 即动物进食后耗氧率上升再回复到摄食前的水平所需的时间。SDA 持续时间受摄入食物的质和量、个体大小、以及水温等因素的影响。蛋白含量高的食物会延长 SDA 持续时间, 个体大小、摄食量多寡与 SDA 持续时间成正比, 而温度则与其呈负相关。美国巨螯虾 (*Homarus americanus*) 不同发育期幼体的 SDA 持续时间为 28~46 h^[22], 幼虾则达 3d 以上^[17]。而罗氏沼虾幼体仅为 6h, 与幼体一次饱食后, 食物消化所需的时间即消化管排空时间相吻合^[3]。

2.1.3 活动与应激

与活动有关的代谢, 称为活动代谢。对于虾蟹的成体, 其静止状态和活动状态较容易界定。而虾蟹的浮游幼体, 因其生活方式的特殊性, 一般在测定耗氧率时幼体在呼吸器内仍然照常游动, 因此很难测得其标准代谢和净活动代谢。虾蟹的成体在移入呼吸器后, 即使其外观上处于静止状态, 但因此前的搬动或其它实验操作受到刺激而使体内仍可能处于一种应激状态, 结果导致耗氧率的上升。对虾科的 *Macropetasma africanus* 在移入呼吸器后经过 4h 才能使耗氧率降至一个稳定的低值^[8], 一种沼虾 (*Macrobrachium acanthurus*) 则需 16h^[7]。Winkler^[23] 将野外捕捉到的美国巨螯虾置于呼吸器内适应 12h, 之后每天测定其耗氧率, 结果发现第 3d 耗氧率才降至一个低水平。应激还与温度等环境条件有关, 低温可减少动物对操作处理的反应。Paterson^[24] 报道, 日本对虾 (*Penaeus japonicus*) 在 12℃ 低温下进行操作处理不会引起耗氧率的升高。上述结果说明, 活动代谢除与游泳、爬行等运动有关外, 还与体内的生理活动有关。所以测定虾蟹的标准代谢时, 必须有足够的时间让其适应。

2.1.4 生活周期

虾蟹耗氧率的季节变化大多伴随着环境温度的变化和自身的繁殖活动而产生。口虾蛄 (*Oratosquilla oratoria*) 耗氧率的季节变化与耗氧率随温度变化的趋势一致, 即该季节的温度越高, 耗氧率越大^[25]。Emmerson^[26]在实验室可控条件下测定太平洋长臂虾 (*Palaemon pacificus*) 的耗氧率, 发现同一季节在不同温度下耗氧率有显著性的差异, 而在不同的季节同一温度下耗氧率则无明显的变化。耗氧率的变化还与性腺的发育有关, 同处于繁殖期的雌体, 性腺发育好的其耗氧率要比性腺发育差的明显升高^[27]。虾蟹的耗氧率除有季节变化外, 对于活动具有明显昼夜节律的种类来说, 其耗氧率也存在相应的昼夜变化, 如夜行性的桃红对虾 (*Penaeus duorarum*) 和食用对虾, 其夜间的耗氧率明显高于日间^[10,28]。

与其它无脊椎动物相比, 甲壳动物在其生长发育过程中, 会发生周期性蜕壳这一特殊的生理现象, 因此, 虾蟹的耗氧率还与蜕壳周期有关。窄额互爱蟹 (*Hyas coarctatus*) 的大眼幼体在其整个蜕壳间期 (22d) 中, 出现两个耗氧率的高峰: 第一个出现在由蚤状幼体蜕壳后变态为大眼幼体的当天, 另一个出现在下一次蜕壳前的 6d^[29]。类似的规律也见于另一种互爱蟹 (*H. araneus*) 的大眼幼体^[30]。Cockcroft 等^[8]在 *Macropetasma africanus* 蜕壳前后的 24h 对其耗氧率的变化进行连续观察, 结果发现, 该种虾直至蜕壳前 5h 一直保持较高耗氧率水平, 蜕壳时耗氧率达到高峰, 其峰值比平时高出 60% ~ 70%, 蜕壳后耗氧率迅速下降。由于甲壳动物在蜕壳时, 伴随着一系列的复杂的生理活动, 因而其耗氧率的变化实际上是这一生理过程的代谢反映。

2.2 非生物因素

2.2.1 温度和盐度

温度是影响虾蟹耗氧率最重要的环境因素。在适温范围内, 耗氧率随温度的升高而增大。对许多种类包括太平洋长臂虾、罗氏沼虾、日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*)、斑节对虾 (*Penaeus monodon*)、日本对虾、美国巨螯蟹、中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 和真蟹 (*Carcinus maenas*) 等的研究都证实了这一点^[11,13,17,26,31-34]。温度对耗氧率的影响可用 Q_{10} 值来表示。 Q_{10} 值是反映生物体内反应速率与温度依存关系的一个指标, 在这里表示温度每升高 10℃ 所引起的耗氧率的变化率。 Q_{10} 值越大, 说明该温度范围内, 由温度的上升引起的耗氧率的变化率越大。甲壳动物的 Q_{10} 值一般为 2 ~ 3, 并且有随水温的升高而减少的趋势^[1]。但也有研究证明, 水温的急剧上升或上升的水温超过适温范围时, Q_{10} 值的变化并不一定遵循这一规律^[34,35]。温度对耗氧率的影响还与其它因素有关。廖一久等^[11]的研究结果说明, 斑节对虾耗氧率的 Q_{10} 值在盐度为 15 ~ 25 时较小, 盐度为 35 时, 明显增大。

盐度也是影响耗氧率的重要因素之一。有关盐度影响虾类耗氧率的研究报导很多, 日本对虾、中国对虾 (*Penaeus chinensis*)、独角新对虾 (*Metapenaeus monoceros*) 和罗氏沼虾幼虾的耗氧率都随盐度的升高而下降^[31,33,36,37]。据 Ting^[37]报道, 斑节对虾 (*Penaeus monodon*) 在 10 ~ 40 盐度范围内, 其耗氧率也随盐度的升高而下降。但廖一久和黄汉津^[11]将斑节对虾幼虾暴露于 15 ~ 35 的 5 个盐度下, 发现其耗氧率并无显著性的差异。Lei 等^[38]后来的研究也证实这一结果。同一种类耗氧率对盐度反应的差异可因驯化时间、个体大小及健康状况等因素而异。Kutty 等^[39]以印度对虾 (*Penaeus indicus*) 为材料所作的研究表明, 长期间的盐度驯化可消除不同盐度下耗氧率的差异。尾崎久雄^[40]指出, 狭盐性的鱼类一旦被投入非正常渗透压环境时, 短时间内耗氧率上升, 随后下降, 直至死亡。因此要正确把握耗氧率与盐度变化的关系, 就必须在实验前给予动物足够的驯化时间, 并了解动物移入呼吸器后耗氧率的时间变化。

当水生动物体液和外界水体两者的渗透压相等时, 水体的盐度为等渗点。有研究证明长臂虾科的 *Palaemonetes antennarius* 和印度对虾处于等渗点时, 耗氧率最低^[39,41]。这可能是由于动物处于等渗点时, 可减少用于渗透调节的能量的缘故。对虾属动物的等渗点约为 23.3 ~ 26.3^[42,43], 罗氏沼虾幼虾的等渗点为 18^[44], 但对上述这几种虾类耗氧率的研究结果显示, 在等渗点时, 耗氧率并不一定降至最低值。Nelson 等^[31]据此认为, 渗透调节并不是引起耗氧率变化的主要因素。

温度和盐度对动物耗氧率有显著的组合效应。Nelson 等^[31]研究了罗氏沼虾幼虾在 15 个温 - 盐组合条件下耗氧率的变化, 发现温度和盐度有显著的交互作用, 在高温下, 盐度对耗氧率的作用更加明显。这可能是高温下生物体内参与渗透调节的酶的活性下降, 致使渗透调节机制出现障碍所致。但 Gasca-Leyva 等^[7]对一种沼虾 (*Macrobrachium acanthuru*) 以及 Chen 等^[33]对日本对虾的研究结果都表明, 高温时盐度对耗氧率的作用不显著。耗氧率对各种温 - 盐组合的不同反应除种间差异外, 还与实验前的驯化温度、盐度和实验时的暴露温度和盐度条件有关。

2.2.2 氧张力 (P_{O_2})

Fry^[45]根据鱼类对低氧的反应, 将其分为呼吸调节型 (在一定范围内耗氧率不依赖于 P_{O_2}) 和呼吸顺应型 (耗氧率与 P_{O_2} 正相关) 二种类型。据此, 斑节对虾、长臂虾科的 *Palaemon elegans* 等可归于前者^[11,46], 而中国对虾和一种沼虾 (*Macrobrachium acanthurus*) 等则属于后者^[7,47]。对调节型的动物来说, 当 P_{O_2} 的下降超过临界氧张力 (P_C) 时, 耗氧率将迅速减

少。 P_c 值大小因种类而异,在 10~80 mmHg 之间,并与动物的栖息环境有很大关系。例如生活在潮间带岩沼中的长臂虾(*Palaemon elegans*)夜间经常处于极端低氧环境,因而表现出很高的调节能力,其 P_c 值仅为 10 mmHg^[46]。耗氧率与氧张力的关系可由下式^[48]表示:

$$R = B_0 + B_1 \cdot PO_2 + B_2 \cdot (PO_2)^2$$

式中 B_2 值大小可作为反映动物对氧依赖程度的指标, B_2 值越小,说明动物对氧依赖越少,调节能力越强。

同种动物对低氧的调节能力和耐受能力因个体大小而异,还受温度、盐度等条件的影响。一般情况下,个体大的比个体小的调节能力和耐受能力更强,低温时比高温时更强,摄食后比饥饿时更强。

虾蟹在低氧时的调节机制,最常见的是通过增加呼吸频率来提高鳃的气体交换量,因而在低氧时可观察到颚舟片的拍动频率加快^[46]。有的种类,如蜘蛛蟹(*Libinia emarginata*)在增加呼吸频率的同时,还可增加心输出量进行调节^[49]。但颚舟片的拍动也要消耗能量,当氧张力过低时,通过增加呼吸频率获得的能量往往只能满足因颚舟片拍动加快所需的能量。所以在临界氧张力时,动物对耗氧率的调节不可能维持太长的时间。

2.2.3 pH

当水体中的 pH 值高于或低于某一范围时,都会改变虾蟹的呼吸活动,影响鳃从外界吸取氧的能力,进而影响到耗氧率。一种泥蟹(*Ilyoplax gangetica*)在 pH 5.56~7.56 范围内耗氧率无明显变化,高于或低于这一范围,耗氧率则下降^[50]。Chen 和 Lin^[36]报道,在 pH 7.0~8.5 范围内,中国对虾幼虾的耗氧率随 pH 的升高而下降。pH 的变化还与水中 CO_2 浓度有关,当 CO_2 浓度增大时, H^+ 增多,结果 pH 下降。这种情况下,动物耗氧率的下降除了 pH 值变化的影响外, CO_2 浓度增大本身也是其原因之一^[40]。由于 pH 的变化有可能改变水中氨氮的化合态,所以研究耗氧率与 pH、氨氮等的复合关系更有意义。Chen 等^[36]在氨氮浓度 0~10mg·L⁻¹,盐度 10~30,pH 为 7.0~8.5 的各种组合条件下测定了中国对虾幼虾的耗氧率,求出单位体重耗氧率(R_w)与氨氮浓度(C)、盐度(S)和 pH 值(P)的关系:

$$R_w = 1.2789 + 0.0112C - 0.0200S - 0.1066P - 0.0002CS + 0.0021PS$$

3 展望

今后,基础呼吸生理生态学研究仍是重要的研究内容之一。有关养殖新品种、引进种及其它具有发展潜力的种类的呼吸代谢的应用研究也将是重要的课题。

将耗氧率与氮排泄结合起来研究,将可获得动物代谢的氧氮比,据此估计动物的能量需求。如果测定其呼吸商更可取得能量代谢更加具体和详尽的数据,了解动物的能量来源及代谢底物中糖、脂肪和蛋白质所提供的能量比例,为评估动物的营养需求,选择合理的饲料结构提供依据。今后这方面的研究将继续得到重视和发展。

研究天然水域生态系统中经济虾蟹类及某些具有特殊地位的种类的呼吸代谢特征,并从个体的生理生态扩展到群体生理生态,以了解和评估该种群在生态系统中的作用,这也是今后的一个重要的研究方向。

参考文献:

- [1] Waterman T H. Respiration in the physiology of Crustacea [M]. New York: Academic Press, 1960.35-100.
- [2] Stephenson M J, Knight A W. Growth, respiration and caloric content of larvae of the prawn *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Comp Biochem Physiol, 1980, 66A: 385-391.
- [3] 林小涛,黄长江,梁旭方,等. 摄食、体重和光照条件对罗氏沼虾幼体氧代谢的影响 [J]. 生态学杂志, 1998,17(4):14-17.
- [4] Nelson S G, Li H W, Knight A W. Calorie, carbon and nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Crustacea, Palaemonidae) with regard to trophic position [J]. Comp Biochem Physiol, 1977, 58A: 319-327.
- [5] 林小涛,刘丽谊,余浩德,等. 不同体重罗氏沼虾亲虾的代谢 [J]. 暨南大学学报(自然科学版), 1999,20(5):107-111.
- [6] Clifford H C, Brick R W. Nutritional physiology of the freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) - I. Substrate metabolism in fasting juvenile shrimp [J]. Comp Bio Physiol, 1983, 74A: 561-568.
- [7] Gasca-Leyva J F E, Martinez-Palacios C A, Ross L G. The respiratory requirement of *Macrobrachium acanthurus* (Weigman) at different temperatures and salinities [J]. Aquac, 1991, 93: 191-197.
- [8] Cockcroft A C, Wooldridge T. The effects of mass, temperature and molting on the respiration of *Macropetasma africanus* Balss (Decapoda: Penaeoidea) [J]. Comp Biol Phys, 1985, 81A: 143-148.
- [9] Dawirs R R. Respiration, energy balance and development during growth and starvation of *Carcinus maenas* L. larvae (Decapoda: Portunidae) [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1983, 69: 105-128.
- [10] Dall W, Smith D M. Oxygen consumption and ammonia-N excretion in fed and starved tiger prawns, *Penaeus esculentus* Haswell [J]. Aquac, 1986, 55: 23-33.

- [11] 廖一久, 黄汉津. 台湾经济虾类之呼吸研究 - I 草虾之卵至稚虾期之氧气消耗量及致死溶氧量[J]. 台湾水产学会刊, 1975, 4(1): 33 - 50.
- [12] Anger K. Changes of respiration and biomass of spider crab (*Hyas araneus*) larvae during starvation[J]. Mar Biol, 1986, 90: 261 - 269.
- [13] Marsden I D, Newell R C, Ahsanullah M. The effect of starvation on the metabolism of the shore crab, *Carcinus maenas*[J]. Comp Biochem Physiol, 1973, 45A: 195 - 213.
- [14] 谢小军, 孙儒泳. 鱼类的特殊动力作用的研究进展[J]. 水生生物学报, 1991, 15(1): 82 - 90.
- [15] 施正峰, 梅志平, 罗其智, 等. 日本沼虾能量收支和利用效率的初步研究[J]. 水产学报, 1994, 18(3): 191 - 197.
- [16] Capuzzo J M, Lancaster B A. Some physiological and biochemical considerations of larval development in the American lobster, *Homarus americanus* Milne-Edwards[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1979, 40: 53 - 62.
- [17] Mcleese D W. Oxygen consumption of the lobster, *Homarus americanus* Milne-Edwards[J]. Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 1964, 10: 7 - 18.
- [18] Nelson S G, Knight A W, Li H W. The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea; Palaemonidae)[J]. Comp Biochem Physiol, 1977, 57A: 67 - 72.
- [19] Rosas C, Sanchez A. Effect of dietary protein level on apparent heat increment and post-prandial nitrogen excretion of *Penaeus setiferus*, *P. schmitti*, *P. duorarum*, and *P. notialis* postlarvae[J]. J World Aquac Soc, 1996, 27 (1): 92 - 102.
- [20] Hewitt D R, Irving M G. Oxygen consumption and ammonia excretion of the brown tiger prawn *Penaeus esculentus* fed diets of varying protein content[J]. Comp Biochem Physiol, 1990, 96A: 373 - 378.
- [21] Regnault M. Respiration and ammonia excretion of the shrimp *Crangon crangon* L: metabolic response to prolonged starvation[J]. J Comp Physiol, 1981, 141, 549 - 555.
- [22] Logan D T, Epifanio C E. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster *Homarus americanus*[J]. Mar Biol, 1978, 47: 381 - 389.
- [23] Winkler P. Effects of handling on the in situ oxygen consumption of the American lobster (*Homarus americanus*)[J]. Comp Biochem Physiol, 1987, 87A: 69 - 71.
- [24] Paterson B D. Respiration rate of the kuruma prawn, *Penaeus japonicus* Bate, is not increased by handling at low temperature (12°C)[J]. Aquac, 1993, 114: 229 - 235.
- [25] 山崎诚. シヤコ *Oratosquilla oratoria* (De Haan) の生物生产过程に関する生态学的研究[J]. 西海区水产研究所研究报告, 1988, (66): 69 - 100.
- [26] Emmerson W D. Oxygen consumption in *Palaemon pacificus* (Stimpson) (Decapoda: Palaemonidae) in relation to temperature, size and season [J]. Comp Biochem Physiol, 1985, 81A: 71 - 78.
- [27] 周洪琪. 中国对虾亲虾的能量代谢研究[J]. 水产学报, 1990, 14(2): 114 - 119.
- [28] Subrahmanyam C B. Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity and oxygen consumption in the pink shrimp, *Penaeus duorarum*[J]. Contr Mar Sci, 1976, 20: 123 - 132.
- [29] Jacobi C C, Anger K. Growth and respiration during the larval development of *Hyas coarctatus* (Decapoda: Majidae)[J]. Marine Biology, 1985, 87: 173 - 180.
- [30] Anger K, Jacobi C C. Respiration and growth of *Hyas araneus* L. larvae (Decapoda: Majidae) from hatching to metamorphosis[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1985, 88: 257 - 270.
- [31] Nelson S G, Armstrong D A, Knight A W, et al. The effects of temperature and salinity on the metabolic rate of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: palaemonidae)[J]. Comp Biochem Physiol, 1977, 56A: 533 - 537.
- [32] 董双林, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾生理生态学研究[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(3): 233 - 237.
- [33] Chen J C, Lai S H. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia-N excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1993, 165: 161 - 170.
- [34] Zou E M, Du N S, Lai W. The effects of mass temperature and thermal acclimation on the respiration rate of the Chinese freshwater crab *Eriocher sinensis* (Crustacea: Decapod)[J]. Zoological Research, 1995, 16 (1): 49 - 58.
- [35] 林小涛, 梁旭方, 吴杰, 等. 温度对罗氏沼虾亲虾代谢的影响[J]. 生态学杂志, 1999b, 18(3): 15 - 18.
- [36] Chen J C, Lin C Y. Response of oxygen consumption, Ammonia-N excretion and Urea-N excretion of *Penaeus chinensis* exposed to ambient ammonia at different salinity and pH levels[J]. Aquac, 1995, 136: 243 - 255.
- [37] Ting Y Y. Study on the oxygen consumption of grass shrimp, *Penaeus monodon* and sand shrimp, *Metapenaeus monoceros*[J]. Bull Taiwan Fish Res Inst, 1970, 16: 111 - 118.
- [38] Lei C H, Hsieh L Y, Chen C K. Effects of salinity on the oxygen consumption and ammonia-N excretion of young juveniles of the grass shrimp, *Penaeus monodon* Fabricius[J]. Bull Inst Zool Academia Sinica, 1989, 28: 245 - 256.
- [39] Kutty M N, Murugapopathy G, Krishnan T S. Influence of salinity and temperature on the oxygen consumption in young juveniles of the Indian

- prawn *Penaeus indicus* [J]. Mar Biol, 1971, 11: 125 - 131.
- [40] 尾崎久雄. 鱼类生理学讲座第2卷Ⅲ. 呼吸の生理[M]. 东京: 绿书房, 1970. 161 - 253.
- [41] Dalla V G J. Effects of salinity and temperature on oxygen consumption in a freshwater population of *Palaemonetes antennarius* (Crustacea, Decapoda) [J]. Comp Biochem Physiol, 1987, 88A: 299 - 305.
- [42] Castille J F L, Lawrence A L. The effect of salinity on the osmotic, sodium and chloride concentrations in the hemolymph of euryhaline shrimp of the genus *Penaeus* [J]. Comp Biochem Physiol, 1981, 68A: 75 - 80.
- [43] Parado-Esteva P, Ferraris R P, Ladja J M, et al. Responses of intermolt *Penaeus indicus* to large fluctuations in environmental salinity [J]. Aquac, 1987, 64: 175 - 184.
- [44] Sandifer P A, Hopkins J S, Smith T I J. Observations on salinity tolerance and osmoregulation in laboratory-reared *Macrobrachium rosenbergii* postlarvae (Crustacea: Caridea) [J]. Aquac, 1975, 6: 103 - 114.
- [45] Fry F E H. The aquatic respiration of fish. Physiology of Fishes [M]. New York: Academic Press, 1957. 1: 1 - 63.
- [46] Morris S, Taylor A C. The respiratory response of the intertidal prawn *Palaemon elegans* (Rathke) to hypoxia and hyperoxia [J]. Comp Biochem Physiol, 1985, 81A: 633 - 639.
- [47] 臧维玲, 朱振国, 戴习林, 等. 中国对虾瞬时耗氧速率与海水比重及溶氧水平的相关 [J]. 水产科技情报, 1992, 19 (4): 100 - 103.
- [48] Mangum C P, Van W W. Response of aquatic invertebrates to declining oxygen conditions [J]. Amer Zool, 1973, 13: 529 - 541.
- [49] Burnett L E. The effects of environmental oxygen levels on the respiratory function of haemocyanin in the crabs, *Libinia emarginata* and *Ocyrode quadrata* [J]. J Exp Zool, 1979, 210: 289 - 300.
- [50] Savant K B, Amte G K. Influence of some environmental factors on respiratory responses in the tropical estuarine crab *Ilyoplax gangetica* (Kemp) [J]. J Environ Biol, 1995, 16 (4): 311 - 317.