

水生无脊椎动物氮排泄研究概述

General Studies on the Nitrogenous Excretion of Aquatic Invertebrates

吴斌, 廖思明, 兰国宝

WU Bin, LIAO Si-ming, LAN Guo-bao

(广西红树林研究中心, 广西北海 536000)

(Guangxi Mangrove Research Center, Beihai, Guangxi, 536000, China)

摘要: 综述水生无脊椎动物含氮排泄物的种类、排泄率及排泄机制和途径, 总结影响水生无脊椎动物氮排泄的各种影响因子。

关键词: 水生动物 排泄物 排泄率 影响因子

中图分类号: Q491 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2008)01-0092-05

Abstract Studies on nitrogenous waste materials, excretion rate and mechanism of excretion of aquatic invertebrates are reviewed. Also, various factors of effect on the nitrogenous excretion rate of aquatic invertebrates were summarized.

Key words aquatic invertebrates, excretion, excretion rate, effect factors

很长一段时间以来, 对于水生无脊椎动物氮排泄生理生化的研究一直没有受到太多的关注, 既往对水生无脊椎动物排泄的研究工作主要集中于排泄器官的结构和功能方面。自从20世纪70年代中期以来, 随着人们对生态学和生物能量学的重视, 以及许多合适的和更精确的研究方法的发明和应用, 水生无脊椎动物氮排泄生理生化的研究取得了极大的进展, 在氮的代谢途径、含氮排泄物的种类、排泄率以及环境因子和动物生理状态对排泄的影响方面取得了不少的研究成果, 尤其在对甲壳类研究方面表现突出^[1-3]。本文综述水生无脊椎动物含氮排泄物的种类、排泄率及排泄机制和途径, 总结影响水生无脊椎动物氮排泄的各种影响因子。

1 水生无脊椎动物含氮排泄物的种类

生物体中含氮的物质如氨基酸和核酸代谢降解的最终产物就是一些含氮废物, 这些含氮废物需要通过一定的途径排泄到体外。在水生无脊椎动物中, 主要的含氮排泄物种类是氨氮、尿素和尿酸、氨基酸及某些胺类化合物等。

1.1 氨氮

绝大多数的水生无脊椎动物是氨排泄类型, 其超过一半以上的含氮排泄物是以氨的形式排泄。氨的形式被认为是最简单的和在能量消耗方面最经济的含氮代谢废物排泄方式^[4], 这是由于分子态的氨(NH_3)在水环境里极易转变为离子态的氨(NH_4^+)。但是, Wieser等^[5]报道在一些陆生的等足类甲壳动物, 氨氮可以以气态的形式排到体外。表1列出一些甲壳类动物氮排泄物中氨氮所占的比例^[1]。Potts^[2]总结早期的一些研究报道, 指出氨氮在软体动物含氮排泄物中所占比例很小, 这似乎有悖于公认的水生无脊椎动物为氨排泄类型的结论, Potts认为这是由于早期的实验错误所致。事实上, Emmanuel & Martin^[6]报道在章鱼过滤尿液里, 氨所占非蛋白氮的比例为73%, 这可以肯定头足类大部分为氨排泄类型。

1.2 尿素和尿酸

尿素是哺乳类含氮排泄物的主要类型, 而尿酸是昆虫含氮排泄物的主要类型。但是, 对于水生无脊椎动物来说, 这两种类型的排泄物含量是很少的。

Regnault^[1]指出, 甲壳动物尿素排泄只占到含氮排泄物的1%~5%, Potts^[2]也指出, 软体动物的尿素排泄量一般不超过总含氮排泄物的10%。尿酸在水生无脊椎动物中几乎检测不到, 只是在一些陆生的蟹类具有特殊的尿酸排泄机制^[7]。但是也有例外, 如

收稿日期: 2007-12-24

修回日期: 2008-01-16

作者简介: 吴斌(1965-), 男, 博士, 主要从事无脊椎动物生理生态学

Sharma^[8]报道甲壳动物 *Orconectes rusticus* 的尿素排泄量占含氮排泄物的 20%。

表 1 一些甲壳动物氮排泄废物中氮所占比例^[1]

Table 1 The proportions of ammonia in excreted nitrogen in some crustaceans

动物种类 Species	氮的比例 Proportions(%)
某些海洋端足类 Marine Amphipods	70- 87
某些挠足类 Copepods	60- 100
<i>Jasis edwardsi</i>	72
<i>Carcinus maenas</i>	86
<i>Palaeomonetes varicans</i>	95
<i>Crangon crangon</i>	95

1.3 氨基酸

Delaunay^[9]认为,氨基酸是第二重要的含氮排泄物,占到总含氮排泄物的 10%。一些作者报道了更高的比例,挠足类 20%,磷虾类 10% ~ 25%^[1]。但是, Corner & Newell^[10]认为,这种过高估计氨基酸在含氮排泄物中所占比例的现象,是由于不适的环境条件(如生物密度过高)或者是动物体处于不好的生理状态所致。实际上,最新的研究表明,氨基酸的排泄量是很低的。在一种褐虾 (*Crangon crangon*) 的排泄物中,氨基酸排泄量占的比例低于 3%,只有在实验条件下仅提供蛋白作为食物时,才上升到 5%^[1]。氨基酸这种有用物质的排放是一种疏忽,被认为更多的是一种泄漏而不是排泄^[11]。

2 水生无脊椎动物含氮排泄物的排泄机制和途径

在甲壳动物中,大部分的氨氮排泄物是通过腮上皮排泄到体外^[1],通过尿液经触角腺排到体外的量不到 2%^[12,13]。Green 等^[14]报道了一种通过渗透性前肠排泄氨氮的方式,但是这种机制随后没有受到更多的重视。图 1 为甲壳类的腮上皮细胞将氨氮排泄到体外的图解(仿自文献 [15])。从图中可以看到,氨氮的排泄与两种 ATP 酶 (Na^+ , K^+ -ATP 酶和 Na^+ , NH_4^+ -ATP 酶)有关。

在大多数的软体动物,其排泄机制与脊椎动物相似,它们的排泄系统也与脊椎动物的相似,称为肾,或更确切称为排泄器官。通过超滤作用,肾可形成初始尿液,然后再经过一系列的分泌和重吸收最终形成尿液排到体外^[2]。

对于一些较低等的水生无脊椎动物如扁形动物和纽形动物,其公认的排泄器官为原肾管。早期对纽虫的研究认为,含氮废物是通过原肾管排到体外^[16]。

Gibson^[17]也认为,纽虫的代谢废物是被原肾管的焰细胞从周围组织收集到原肾管,然后通过原肾管的肾孔排到体外,但这也是一种猜测。Varndell^[18]在实验中证实了,纽虫 (*Linens rubber*) 被横切为两半时,具有原肾管的身体部分能较快地将代谢废物排到体外。但是,Hammen^[19]认为,水生动物的代谢废物氨氮更多的是通过体表排到体外而不是通过排泄器官。Moore & Gibson^[20]也指出,在海洋纽形动物中,原肾管的功能仍然只是一种猜测。对于水生无脊椎动物来说,原肾管在氮代谢废物排泄中的作用还有待于更进一步的研究和探讨。

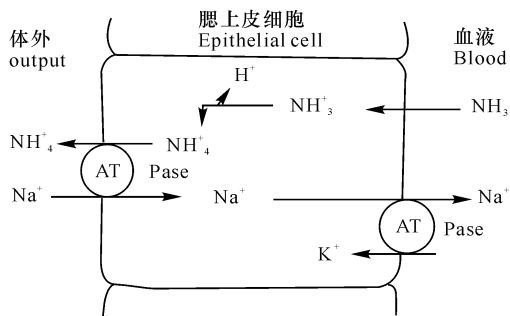


图 1 甲壳类腮上皮细胞排放氨氮图解(仿自文献 [15])

Fig. 1 Scheme of processes involved in ammonia output through the epithelial cell of the crustacean gill (references [15])

3 水生无脊椎动物排泄率的研究

3.1 水生无脊椎动物含氮排泄物的排泄率

较早以前,人们对水生无脊椎动物含氮排泄物的排泄率就进行了测定,如 Spitzer (1937) 等多种软体动物的氨氮排泄率进行了测定, Delaunay (1927, 1931, 1934); Spitzer (1937) 等也测定了多种软体动物的尿素排泄率^[2]。但是,由于受当时的检测方法限制,这些数据很多都是错误的或不精确的。从 20 世纪 60 年代初开始,随着检测方法的改进,尤其是氨电极和尿素测定仪的发明和使用,许多水生无脊椎动物含氮排泄物的排泄率得到了较精确的测定。到目前为止,水生无脊椎动物中绝大多数的经济种类的含氮排泄物排泄率得到了测定。例如甲壳类的龙虾^[21],日本对虾^[22],锯缘青蟹^[23];棘皮动物的刺参^[24];贝类的菲律宾蛤仔和栉孔扇贝^[25],墨西哥湾扇贝^[26],马尼拉蛤^[27]等等。这些研究结果丰富了无脊椎动物生理学内容,为揭示这些动物的物质代谢和能量代谢规律发挥了重要作用。然而,对于一些非经济动物种类,尤其是较低等的水生无脊椎动物,对其含氮排泄物的排泄率的研究则少见报道。在纽虫方面,对含氮排泄物排泄率的研究报道仅见于 Clarke & Prothero-Thomas,

他们研究了饥饿对一种南极纽虫 (*Parborlasia corrugatus*) 含氮排泄物排泄率的影响^[28]。

3.2 水生无脊椎动物含氮排泄物排泄率的影响因素

在研究水生无脊椎动物含氮排泄物排泄率的同时,人们发现,许多因素对排泄率有影响,如温度、盐度、pH值以及外界的氨浓度等环境因子都对排泄率有显著影响;另外,生物体的生理状态如个体大小、营养水平和神经内分泌等对排泄率也有很大的影响。

3.2.1 温度

最早报道温度对甲壳类动物排泄物排泄率的影响的是 Needham,他报道了温度对甲壳类动物青圆蟹 (*Carcinus maenas*) 氨氮排泄率的影响^[29]。此后,这方面的研究陆续得到报道,如 Gerhardt^[30], Quarmby^[31], Chen & Chai^[32], Carvalho & Phan等^[33]分别报道了在不同甲壳类动物中温度对氨氮排泄率的影响。综合众多研究者的结论,通常来说,氨氮的排泄率是随着温度的上升而升高的^[1]。但是,氨氮排泄率与温度的关系却是随着物种的不同以及温度的区间范围不同而异。比如, Jacobsen & Comita^[34]和 Moffett & Fisher^[35]分别报道氨氮排泄率与温度是一种线性关系,并且具有一个恒定的 Q_{10} 值(从 1.5 到 3.0)。还有人报道了氨氮排泄率与温度是一种对数关系且 Q_{10} 值是递减的^[36]或 Q_{10} 值是递增的^[37]。根据 Quarmby^[31]报道,温度对氨氮排泄率的影响还与动物的发育时期有关。

3.2.2 盐度

Needham^[29]注意到青圆蟹的氨氮排泄率是随着盐度的降低而升高,随后,这种现象被许多研究者证实^[38,39]。这被解释为是由于与渗透压调节有关的氨基酸代谢的增加造成的。Pressley等^[40]指出,动物在低渗介质中会导致钠离子流失,为了补偿这种流失必须激活钠离子的吸收过程,也许氨氮排泄的升高与钠离子的吸收有关。另一方面,盐度的升高对氨氮排泄的影响则比较复杂。Sharma^[7]发现,当一种淡水虾类被置于 50% 海水(半咸水)时,其氨氮排泄率没有明显的变化,而尿素的排泄率则显著地上升(约比在淡水时高出 4. 倍),他认为这是由于动物体由氨排泄类型转变为尿素排泄类型导致的。同样的转变也被 Krishnamoorthy & Sihan^[41]在一种淡水蟹类中发现,但是尿素排泄率的上升是伴随着氨氮的排泄率下降的。从目前的研究结果来看,盐度升高对氨氮排泄率的影响仍然是比较混乱的。

总的来说,盐度对氨氮排泄率的影响可以认为是:当动物体处于高渗调节(动物体处于低渗介质中)时,氨氮排泄率上升;反之,当动物体处于低渗调节

(动物体处于高渗介质中)时,氨氮排泄率下降^[1]。

3.2.3 pH值

淡水甲壳类动物,如: *Procambarus clarki* 和 *Procambarus fallax*, 在环境 pH值较低时,氨氮排泄率上升。但是,北美的一种淡水虾 (*Oreonectes rusticus*), 在 pH值范围为 3.8~ 8.0时,其氨氮排泄率保持不变^[42]。pH值对排泄率的影响报道的不多,影响的机制也还不是很清楚,需要进一步进行研究。

3.2.4 动物个体大小

生物体个体大小是影响氨氮排泄率的重要因素。许多的研究结果^[43-45]表明,单位体重的氨氮排泄率是随着动物个体体重的上升而下降的,这反映了一个基本的原理:单位体重的代谢率通常是随着个体体重的增加而下降。一般来说,单位体重的排泄率与个体体重的关系可以用方程式: $N = W^{(b-1)}$, 其中, N 代表每小时单位体重排氮率;而个体排氮率与体重的关系可表达为: $N = W^b$, 其中, N 代表每小时个体排氮率;两式子中,体重指数 b 随着生物种类的不同以及温度的变化而不同。这两个关系式分别说明,单位体重的排氮率与个体大小成负相关关系,而个体排氮率与个体大小成正相关关系。

3.2.5 动物营养状况

动物的营养状况对排泄率也具有影响。这表现为当动物体饥饿时间少于 24h时,氨氮排泄率是逐渐下降的。随着饥饿时间的延长,不同的物种排泄率变化表现不同,有上升的也有下降的,这主要取决于动物体在饥饿状态下代谢消耗动物组织的底物类型。如以消耗动物组织中的蛋白质为主,氨氮排泄率就会上升,如以消耗储存的糖类或脂肪为主,氨氮排泄率就会下降^[1,3]。

3.2.6 动物神经内分泌

虽然对神经内分泌控制氮排泄的研究报道不多,但是,有迹象表明在甲壳动物中神经内分泌可以控制氨氮的排泄率^[1]。Raghavaiah等^[46]和 Raman等^[47]分别对两种淡水甲壳类 (*Ozotyelphusa senex* 和 *Macrobrachium lanchesteri*) 进行研究发现,切除两侧眼柄(甲壳类动物重要的神经内分泌器官)可以导致氨氮排泄率上升,直到眼柄提取物被注射到手术动物之后,其氨氮排泄率才恢复到正常水平,在 *O. senex* 切除眼柄也可导致尿素排泄率上升。

4 结束语

作为代谢的终产物,氮排泄的变化可反映蛋白质在体内的转换利用情况,其有关研究对评价蛋白质代谢对机体组织有效性具有重要理论意义。水生无脊椎

动物氮排泄的研究,是研究其生长、能量代谢和新陈代谢的重要步骤,也是经济动物营养学、饲料学研究的基础,在生产实践上也具有重要意义。

参考文献:

[1] Regnault M. Nitrogen excretion in marine and fresh-water Crustacea[J]. Biol Rev, 1987, 62: 1-24.

[2] Potts W T W. Excretion in the molluscs[J]. Biol Rev, 1967, 42: 1-41.

[3] O'Donnell M J. Mechanisms of excretion and ion transport in invertebrates [M]//Dantzler W H. Comparative physiology. New York: Oxford University Press, 1997: 1207-1289.

[4] Forster R P, Goldstein L. Formation of excretory products[M]//Hoar W S, Randall D J. Fish Physiology. New York: Academic Press, 1969: 313-350.

[5] Wieser W, Schweizer G, Hartenstein R. Patterns in the release of gaseous ammonia by terrestrial isopods [J]. Oecologia, 1969, 3: 390-400.

[6] Emmanuel C F, Martin A W. The composition of octopus renal fluid I. Inorganic constitution [J]. Z vergl Physiol, 1956, 39: 226-234.

[7] Gifford C A. Accumulation of uric acid in the land crab *Cardisoma guanhumi* [J]. Am Zool, 1968, 8: 521-528.

[8] Sharma M. Studies on the changes in the pattern of nitrogenous excretion of *Orconectes rusticus* under osmotic stress[J]. Comp Biol Physiol, 1966, 19: 681-690.

[9] Delaunay H. L'excrétion azotée des invertébrés [J]. Biol Rev, 1931, 6: 265-301.

[10] Corner E D S, Newell B S. On the nutrition and metabolism of zooplankton. IV. The forms of nitrogen excreted by *Calanus* [J]. J Mar Biol Assoc UK, 1967, 47: 113-120.

[11] Dagg M J. Complete carbon and nitrogen budgets for the carnivorous amphipod *Calliopius laevisculus* (Kroyer) [J]. Intern Rev Hydrobiol, 1976, 61: 297-357.

[12] Binns R, Peterson A J. Nitrogen excretion by the spiny lobster *Jasus edwardsi* (Hutton). The role of the antennal gland [J]. Biol Bull Mar Biol Lab, Woods Hole, 1969, 136: 147-153.

[13] Cameron J N, Batterton C V. Antennal gland function in the freshwater blue crab *Callinectes sapidus*: water, electrolyte acid-base and ammonia excretion [J]. J Comp Physiol, 1978, 123: 143-148.

[14] Green J W, Harsch M, Barre L, et al. The regulation of water and salt by the fiddler crabs *Uca pugnax* and *Uca pugilator* [J]. Biol Bull Mar Biol Lab, Woods Hole, 1959, 116: 76-87.

[15] Quéaux A, Gills R. Na⁺ fluxes across isolated

perfused gills of the Chinese crab *Eriocheir sinensis* [J]. J Exp Biol, 1981, 92: 173-186.

[16] Coe W R. Biology of the nemerteans of the Atlantic coast of North America [J]. Trans Conn Acad Arts Sci, 1943, 35: 129-328.

[17] Gibson R. Nemerteans [M]. London: Hutchinson University Library, 1972.

[18] Varndell I M. Physiological studies on the eulittoral nemerteans *Amphiporus lactifloreus* (Johnston, 1828) and *Lineus ruber* (O. F. Müller, 1774) [O]. Leeds: University of Leeds, 1981.

[19] Hammen C S. Marine Invertebrates: Comparative Physiology [M]. Hanover: University Press of New England, 1980.

[20] Moore J, Gibson R. The evolution and comparative physiology of terrestrial and fresh water nemerteans [J]. Biol Rev, 1985, 60: 257-312.

[21] Crear B J, Forteach G N R. Feeding has the largest effect on the ammonia excretion of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*, and western rock lobster, *Panulirus cygnus* [J]. Aquacult Eng, 2002, 26: 239-250.

[22] 朱小明,吴荔生,马志勇,等.日本对虾仔虾呼吸和排泄的初步研究 [J].台湾海峡, 2001, 20(1): 37-42.

[23] 朱小明,李少箐,宋星宇.温度对锯缘青蟹溞状幼体呼吸和排泄的影响 [J].厦门大学学报: 自然科学版, 2003, 42(1): 92-96.

[24] 李宝泉,杨红生,张涛,等.温度和体重对刺参呼吸和排泄的影响 [J].海洋与湖沼, 2002, 33(2): 182-187.

[25] 王芳,董双林,李德尚.菲律宾蛤仔和栉孔扇贝的呼吸与排泄研究 [J].水产学报, 1997, 21(3): 252-257.

[26] 杨红生,张涛,王萍,等.温度对墨西哥湾扇贝耗氧率及排泄率的影响 [J].海洋学报, 1998, 20(4): 91-96.

[27] Zhu S, Saucier B, Durfey J, et al. Waste excretion characteristics of Manila clams (*Tapes philippinarum*) under different temperature conditions [J]. Aquacult Eng, 1999, 20: 231-244.

[28] Clarke A, Prothero-thomas E. The influence of feeding on oxygen consumption and nitrogen excretion in the Antarctic nemertean *Parborlasia corrugatus* [J]. Physiol Zool, 1997, 70: 639-649.

[29] Needham A E. Factors affecting nitrogen excretion in Crustacea [J]. Physiol Comp Oecol, 1957, 4: 209-239.

[30] Gerhardt H V. Nitrogen excretion by the juvenile prawn *Penaeus indicus* Milne-Edwards at various temperature [J]. S Afr J Sci, 1980, 76: 39-40.

[31] Quarmby L M. The influence of temperature and salinity on the nitrogenous excretion of the spot prawn *Pandalus platyceros* Brandt [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1985, 87: 229-239.

- [32] Chen J C, Chia P G. Oxygen uptake and nitrogen excretion of juvenile *Scylla serrata* at different temperature and salinity levels [J]. J Crust Biol, 1996, 16 437-442.
- [33] Carvalho P S M, Phan V N. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Xiphopenaeus kroyeri* Heller (Penaeidae) in relation to mass temperature and experimental procedures Shrimp oxygen uptake and ammonia excretion [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1997, 209 143-156.
- [34] Jacobsen T R, Comita G W. Ammonia-nitrogen excretion in *Daphnia pulex* [J]. Hydrobiologia, 1976, 51 195-200.
- [35] Moffett W L, Fisher W S. Ammonia production rates of *Artemia salina* under various culture conditions [J]. J Fish Res Boa Can, 1978, 35 1643-1648.
- [36] Gophen M. Temperature dependence of food intake, ammonia excretion and respiration in *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) Lake Kinneret, Israel [J]. Freshwater Biol, 1976, 6 451-455.
- [37] Ganf G G, Blazka P. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda) [J]. Limnol Oceanogr, 1974, 19 313-325.
- [38] Emerson D N. Influence of salinity on ammonia excretion rates and tissue constituents of euryhaline invertebrates [J]. Comp Biochem Physiol, 1969, 29 1115-1133.
- [39] Haberfeld E C, Hass L, Hamman C S. Early ammonia release by a polychaete *Nereis virens* and a crab *Carcinus maenas* in diluted seawater [J]. Comp Biol Physiol, 1975, 52A 501-503.
- [40] Pressley T A, Graves J S, Krall A R. Amiloride-sensitive ammonium and sodium ion transport in the blue crab [J]. Am J Physiol, 1981, 241 R370-R378.
- [41] Krishnamoorthy R V, Srihari K. Changes in the excretion patterns of the Fresh-water field crab *Paratelphusa hydrodromous* upon adaptation to higher salinity [J]. Mar Biol, 1973, 21: 341-348.
- [42] Mauro N A, Moore G W. Effects of environmental pH on ammonia excretion, blood pH, and oxygen uptake in freshwater crustaceans [J]. Comp Biol Physiol, 1987, 87G 1-3.
- [43] Jobling M. Some effects of temperature, feeding and body weight on nitrogenous excretion in young plaice *Pleuronectes platessa* L [J]. Fish Biol, 1981, 18 87-96.
- [44] Cai Y, Summerfelt R C. Effects of temperature and size on oxygen consumption and ammonia excretion in walleye [J]. Aquaculture, 1992, 104 127-138.
- [45] Leung K M Y, Chu J C W, Wu R S S. Effects of body weight, water temperature and ration size on ammonia excretion by the areolated grouper (*Epinephelus areolatus*) and mangrove snapper (*Lutjanus argentimaculatus*) [J]. Aquaculture, 1999, 170 215-227.
- [46] Raghavaiah K, Ramamurthi R, Chandrasekharam V, et al. Neuroendocrine control of nitrogen metabolism in the Indian field crab *Oziotelphusa senex* Fabricius I End-products and elimination [J]. Comp Biochem Physiol, 1980, 67B 437-445.
- [47] Raman K V, Shakuntala K, Reddy S R. Influence of endogenous factors on the pattern of ammonia excretion in the prawn *Macrobrachium lancesteri* (de Man) [J]. Ind J Exp Biol, 1981, 19 42-45.

(责任编辑: 邓大玉)

日本研究发现藻类生物钟基因

日本名古屋大学研究人员最近在藻类体内发现了6个生物钟基因,这项成果可能有助于科学家研究生物钟的进化。

日本名古屋大学研究人员给单细胞生物衣藻注入萤火虫的荧光基因,培养出的衣藻细胞内的叶绿体会根据生物钟的活动而发光,还发现了多个衣藻的发光周期,他们分析后确定衣藻体内的6个基因与此有关,并认为这6个基因就是衣藻的生物钟基因。

生物钟是几乎所有生物都拥有的生命活动内在节律,它控制着生命体睡眠、细胞分裂等活动的时间。此前,科学家已在动物、高等植物和菌类体内发现了生物钟基因,但确认藻类的生物钟基因尚属首次。

本次发现的6个基因中有3个与大多数植物的生物钟基因相似,研究人员期待凭借这条线索能够探明生物钟进化的奥秘。