

第二章 文蛤生理學

陳淑美

國立嘉義大學水生生物科學系

文蛤 (*M. lusoria*) 原分布於日本海、本州、四國與九州等太平洋沿岸、渤海、黃海與朝鮮半島 (吉良, 1976; Habe, 1977), 於 1934 年被引進臺灣, 並放養於淡水河口, 後因河口環境變遷, 以致文蛤產量不多。而後當地的漁民於淡水河口三角洲採集小型文蛤幼苗, 放養至西南沿岸各河口附近的半淡鹹水區 (李, 1982)。

臺灣西海岸本多沙地及河口, 極適合文蛤生產, 所以臺灣於 1980–1981 年間建立起文蛤人工繁殖育苗技術, 並於 1983 年大量繁殖, 使得養殖面積在西海岸快速增加, 成為臺灣極重要之養殖貝類之一。因文蛤肉味鮮美清甜, 富含蛋白質, 鈣、磷、鐵質及微量元素等營養, 適於煮湯、炒或烤等食用, 故文蛤為國人家庭及海鮮餐廳菜餚中常見的食材 (陳, 2003)。根據漁業署漁業統計年報資料顯示, 2017 年我國文蛤主要以內陸養殖為主, 面積約 7,718 公頃, 佔 95% 以上, 產量 52,062 公噸, 產值達 50 億元, 居貝類產量及產值之冠, 產地集中在雲林、嘉義及臺南地區 (臺灣地區漁業統計年報, 2017)。

一、棲息環境及攝食

文蛤適合棲息環境之含沙率在 50–90%。正常情況下會潛入沙中, 並依沙質鬆軟程度不同, 其潛入的深度也有所不同, 沙土愈鬆軟, 所潛入的深度愈深, 由於出入水管不長也不發達, 故大多會潛入至出入水管可伸出土表的深度。文蛤為濾食性生物, 出入水管是文蛤排泄與攝食的構造, 其利用外套腔內的鰓及口部的唇瓣進行濾食 (圖 2-1), 其食物種類繁多, 包括水中浮游生物、懸浮性顆粒、水溶性物質和底部分解中之可再懸浮性有機物質。以鰓部過濾懸浮物質的攝取食物方式。

二、繁殖及發育

文蛤為雌雄異體, 行體外授精, 一般在 3–10 月間可取得發育成熟之個體, 藉由化學或物理刺激法, 促使文蛤排精、排卵, 目前繁殖業者多自文蛤養殖場租用成熟的種貝, 於陰涼通風處, 以陰乾 1 小時後再覆水的方式促使文蛤排精、排卵。受精卵的孵化過程需要適量的打氣帶動水流以維持受精卵漂浮在水體中。在 25°C 水溫下約 20 小時發育成「D」型浮游苗 (圖 2-2), 其以纖毛在水中游走並開始攝食, 此時可投餵擬球

藻、等鞭金藻或其他微細藻類作為餌料來飼養。浮游苗期間約 7—10 天，最後變態沉底成為稚貝（劉，1989）。

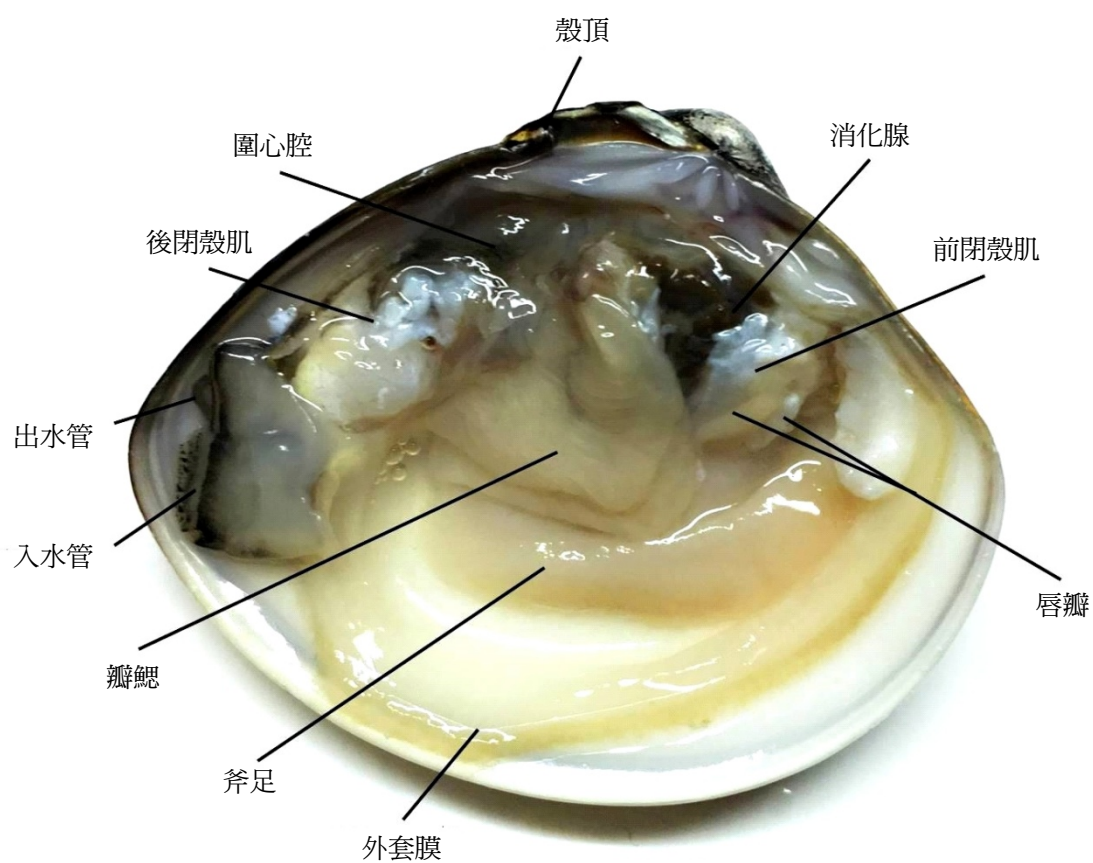
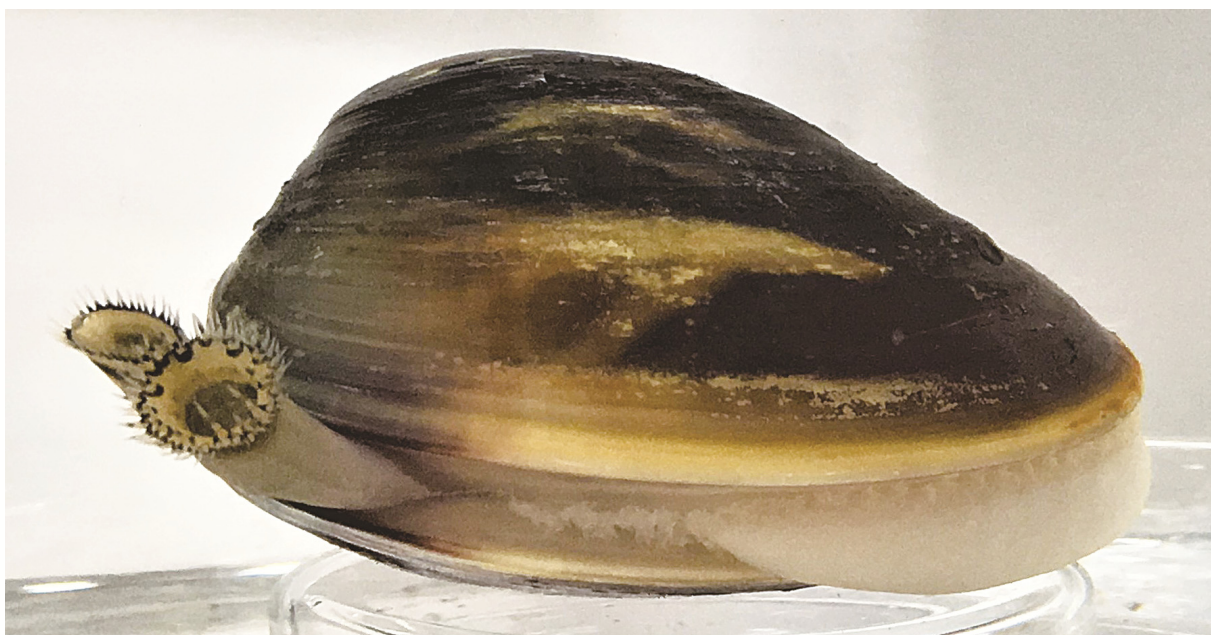


圖 2-1 文蛤伸出水管(後)與入水管(前)進行排泄與濾食(上)以及其內部構造(下)

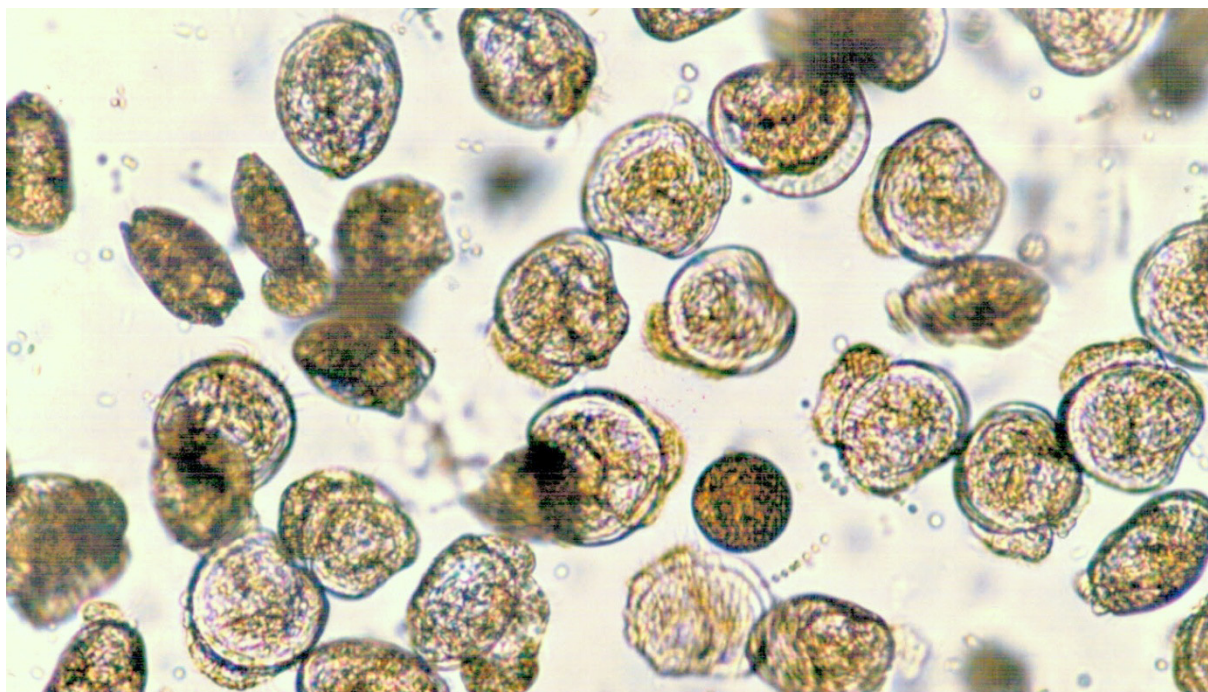


圖 2-2 文蛤的 D 型幼蟲(周昱翰提供)

三、滲透壓調節

水生動物生活在水環境中，會面臨淡水或海水等不同鹽度的水環境，因此滲透壓調節是水生動物生存所必須的生理功能，而鈉 (Na^+) 及氯 (Cl^-) 是血液中調節滲透壓的主要離子，約佔 90% 以上，其他的組成還包括鈣 (Ca^{2+})、鎂 (Mg^{2+}) 及鉀 (K^+) 離子、胺基酸等。水生動物的滲透壓調節模式，主要分成 2 大類：

(一) 滲透順應型(osmo-conformer)

在生物體可容忍的鹽度範圍內，生物體內滲透壓會隨著外在環境改變而改變，體內滲透壓變化較大，例如無脊椎動物的甲殼類和貝類。

(二) 滲透調節型(osmo-regulator)

在生物體可容忍的鹽度範圍內，生物體

會調節體內滲透壓並保持恆定，滲透壓不因外在環境改變而變動，例如魚類。而外在環境的遽變，如溫度、鹽度或污染源等，會造成生物體的緊迫反應，導致死亡。菲律賓簾蛤 (*Ruditapes philippinarum*) 暴露於鹽度急遽上升環境時，會降低其血球細胞吞噬能力；美東牡蠣 (*Crassostrea virginica*) 在生活溫度上升以及鹽度遽變時，死亡率亦有增加的狀況 (Hégaret et al., 2003)。

大多數的海水、潮間帶及河口二枚貝都是屬於滲透壓順應型生物，故面臨環境中鹽度突然改變時，血淋巴滲透壓會順應外在環境的改變而改變，達到穩定的狀態。然而，當其面臨急遽的鹽度變化時，或因族群中體弱者無法迅速調節滲透壓，或因鹽度變化太大，在短時間內仍會出現個體死亡 (Bayne et al., 1976；Davenport and Fletcher, 1978)。

此外，當水中鹽度改變的幅度足以影響二枚貝的生理功能時，二枚貝便會採取閉殼的方式來渡過極端的环境，例如文蛤在水溫 24℃，鹽度為 10 psu 的環境，其出入水管開口的比率比鹽度為 20 psu 和 30 psu 為低(李等，2002)。而 Chen and Slinn (1980) 及 Dall (1981) 均認為沿岸或河口之生物體內滲透壓可反應生物之生存鹽度範圍及對外在環境緊迫的耐受程度。

文蛤為廣鹽性貝類，滲透壓調節方式亦

為滲透-順應型，鹽度與溫度變會影響文蛤的滲透壓調節表現。在鹽度 10–33 psu 環境下，血淋巴滲透壓會隨鹽度上升而增加(圖 2-3)。在溫度 25℃ 下，分別將文蛤由鹽度 20 psu 環境中，遽升至 33 psu 或遽降至 10 psu，經 48 小時後，文蛤的血淋巴滲透壓從 520 mOsm/kg (514–530 mOsm/kg) 分別上升至 839 mOsm/kg 及下降至 277 mOsm/kg (圖 2-4)。顯示文蛤對急性高鹽度的適應性較好，血淋巴滲透壓在 3 小時後即

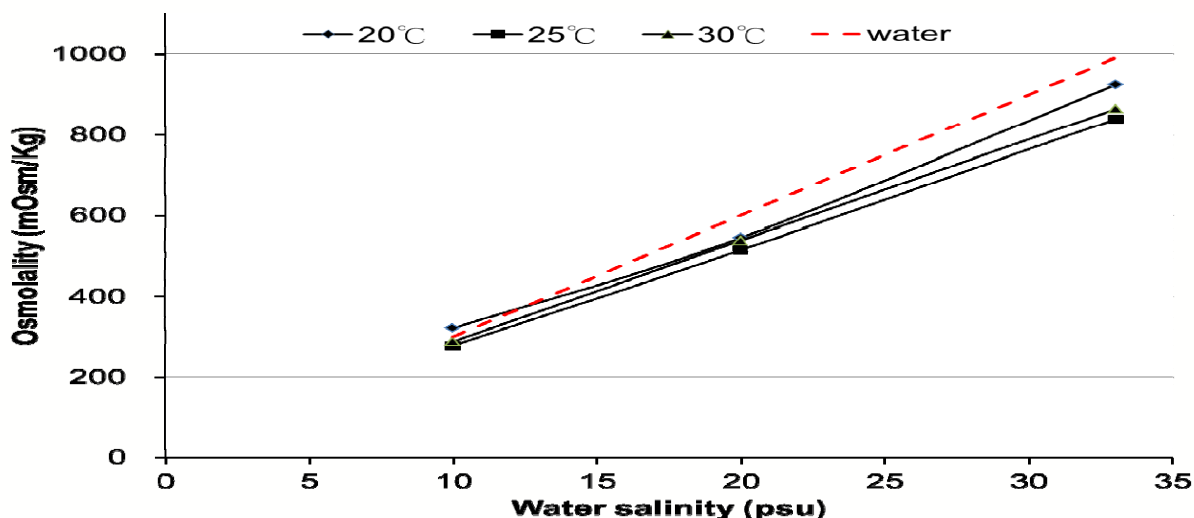


圖 2-3 在鹽度 10-33 psu 環境下，文蛤血淋巴滲透壓的表現模式。3 種不同溫度下(20、25 及 30℃)，文蛤滲透壓調節模式均呈現滲透順應型

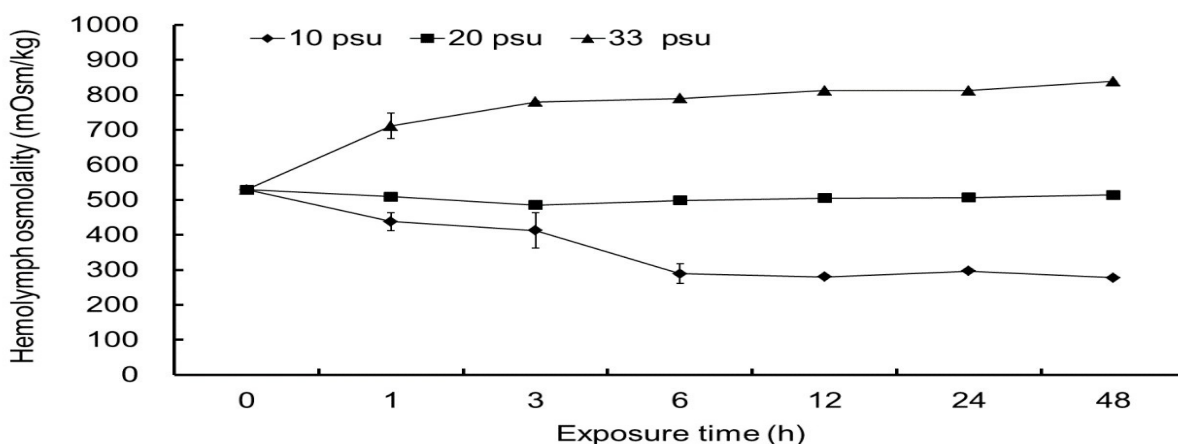


圖 2-4 在 25℃ 下將文蛤由鹽度 20 psu 分別遽升至 33 psu 或遽降至 10 psu 後，其滲透壓表現情形

顯著上升並趨於平緩，但對急性低鹽度的適應性較差，血淋巴滲透在 6 小時後才顯著下降並趨於平緩。若加上溫度劇變因子，將溫度由 25°C 分別遽升至 30°C 或遽降至 20°C，同時加上急性高低鹽度（由鹽度 20 psu 分別遽升至 33 psu 或遽降至 10 psu）處理後，也有類似的滲透壓表現模式。文蛤在急性高溫（33°C）下，血淋巴滲透壓分別上升至 864 mOsm/kg 及下降至 288 mOsm/kg（圖 2-5）；而在急性低溫（20°C）處理下，血淋巴滲透壓分別上升至 925 mOsm/kg 及下降至 321 mOsm/kg（圖 2-6）。經計算文蛤血淋

巴滲透壓前後差值發現，鹽度由 20 psu 遽降至 10 psu 時，急性溫度改變（不論高低）不僅會加速文蛤血淋巴滲透壓下降的速度，血淋巴滲透壓值也比較低（圖 2-7）。而當鹽度由 20 psu 遽升至 33 psu 時，急性溫度改變（不論高低）則會減緩文蛤血淋巴滲透壓上升的速度，且急性高溫（30°C）處理下文蛤血淋巴滲透壓值較 25°C 及 20°C 組低（圖 2-8）。由以上結果顯示，在鹽度遽變下，高溫環境會降低文蛤面對鹽度變化時的滲透壓調節能力（Chen et al., 2011; 何，2009）。

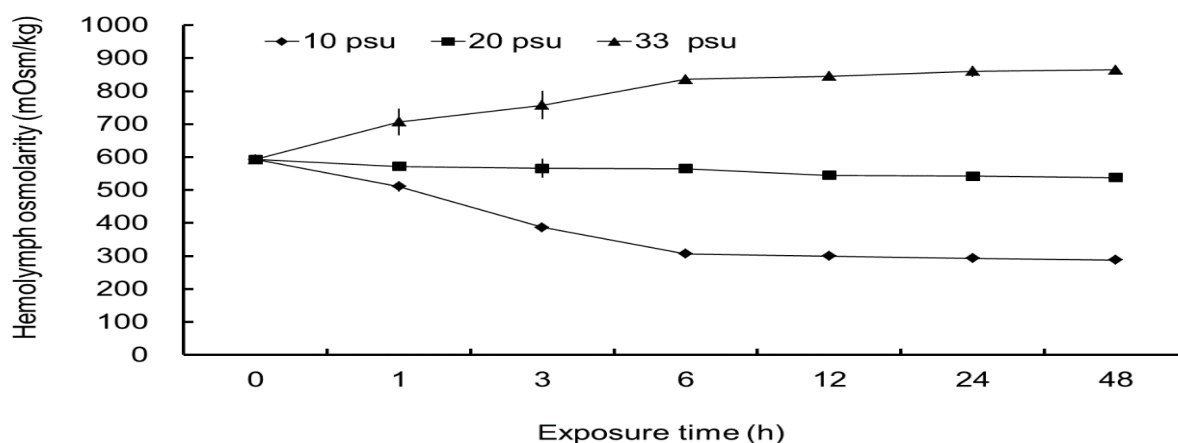


圖 2-5 在 33°C 下將文蛤由鹽度 20 psu 分別遽升至 33 psu 或遽降至 10 psu 後，其滲透壓表現情形

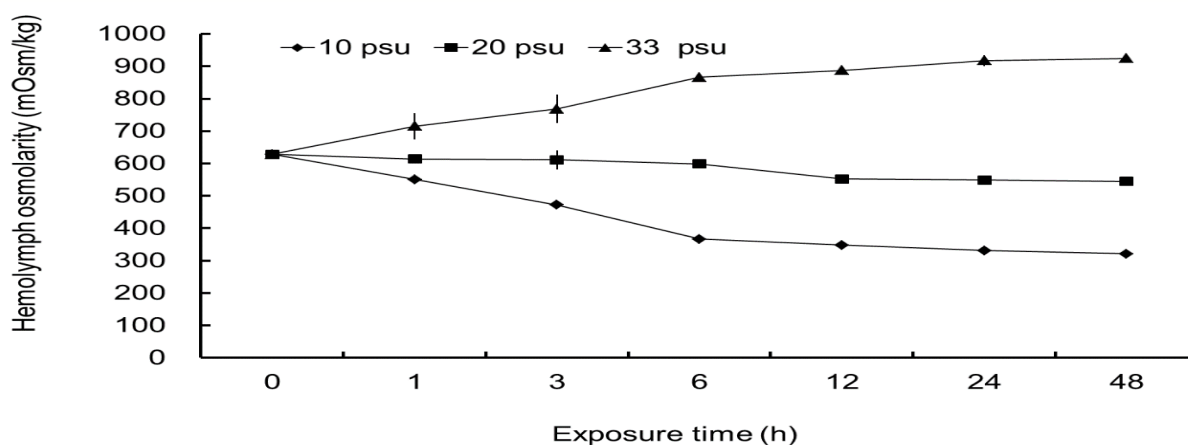


圖 2-6 在 20°C 下將文蛤由鹽度 20 psu 分別遽升至 33 psu 或遽降至 10 psu 後，其滲透壓表現情形

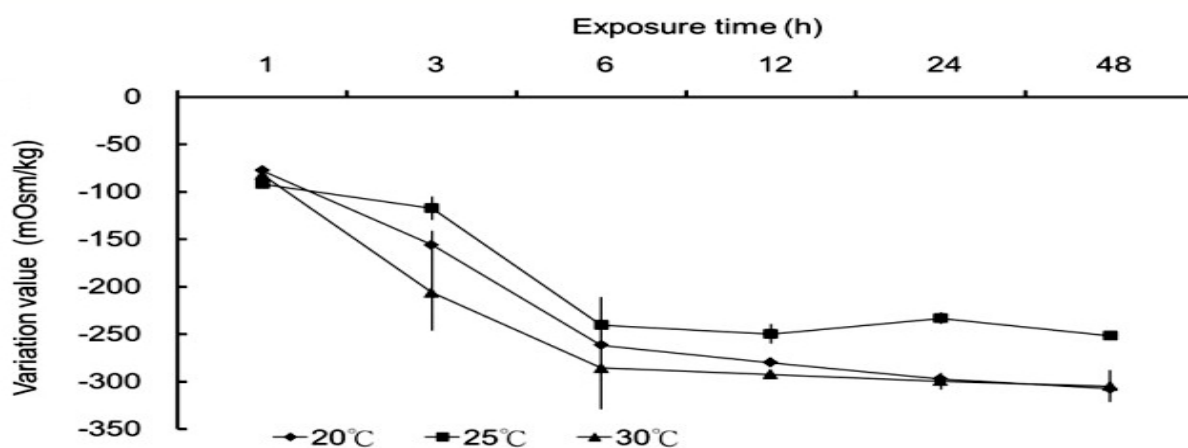


圖 2-7 在 25°C 下急性低鹽度(由 20 psu 遽降至 10 psu)及變溫(由 25°C 分別上升至 30°C 或降低至 20°C)處理後，文蛤血淋巴滲透壓下降之差值變化表現情形

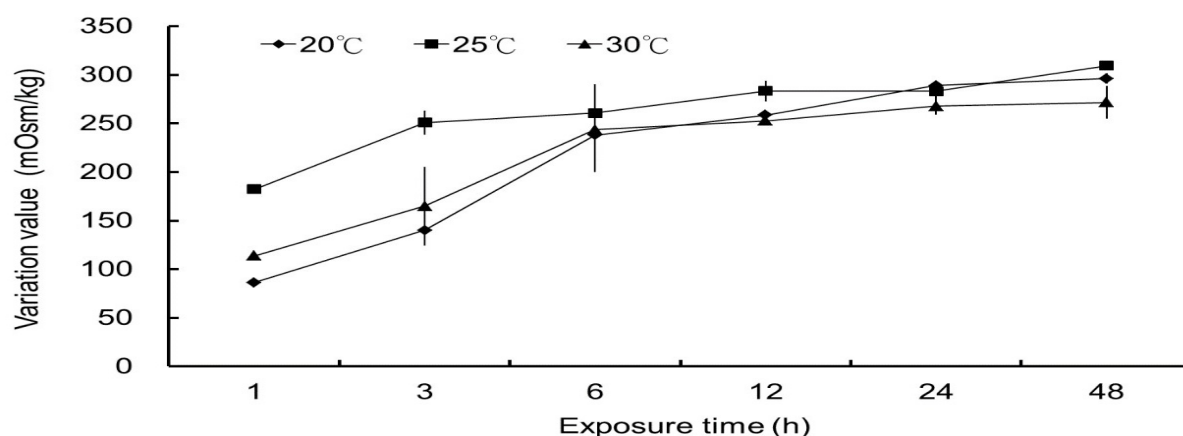


圖 2-8 在 25°C 下急性高鹽度(由 20 psu 遽升至 33 psu)及變溫(由 25°C 分別上升至 30°C 或降低至 20°C)處理後，文蛤血淋巴滲透壓上升之差值變化表現情形

四、免疫反應與潛沙

貝類為無脊椎動物，其不具有 T 淋巴細胞及 B 淋巴細胞，不能產生抗體進行特異性的免疫防禦機制，而是依靠非特異性免疫防禦機制。非特異性免疫防禦機制可分為細胞性及體液性防禦。貝類的血球細胞(haemocyte) 已知有多種生理功能包括傷口癒合、殼的修復、消化、養分的運輸及分泌 (Cima et al., 2000)。血球細胞也可透過

吞噬作用 (phagocytosis) 以排除外來物 (Barracco et al., 1999; Cima et al., 2000; Park et al., 2002)，也是貝類體內對抗外來物質(如細菌) 主要的防禦細胞 (Pipe and Coles, 1995)。文蛤的血球細胞依據細胞質中嗜伊紅性顆粒的有無及顆粒的大小，可分三種細胞型態：嗜酸性大顆粒球 (large eosinophilic granulocyte, LEG)、嗜酸性小顆粒球 (small eosinophilic granulocyte, SEG) 及透明球 (hyalinocyte, HY) (圖 2-9) (林，

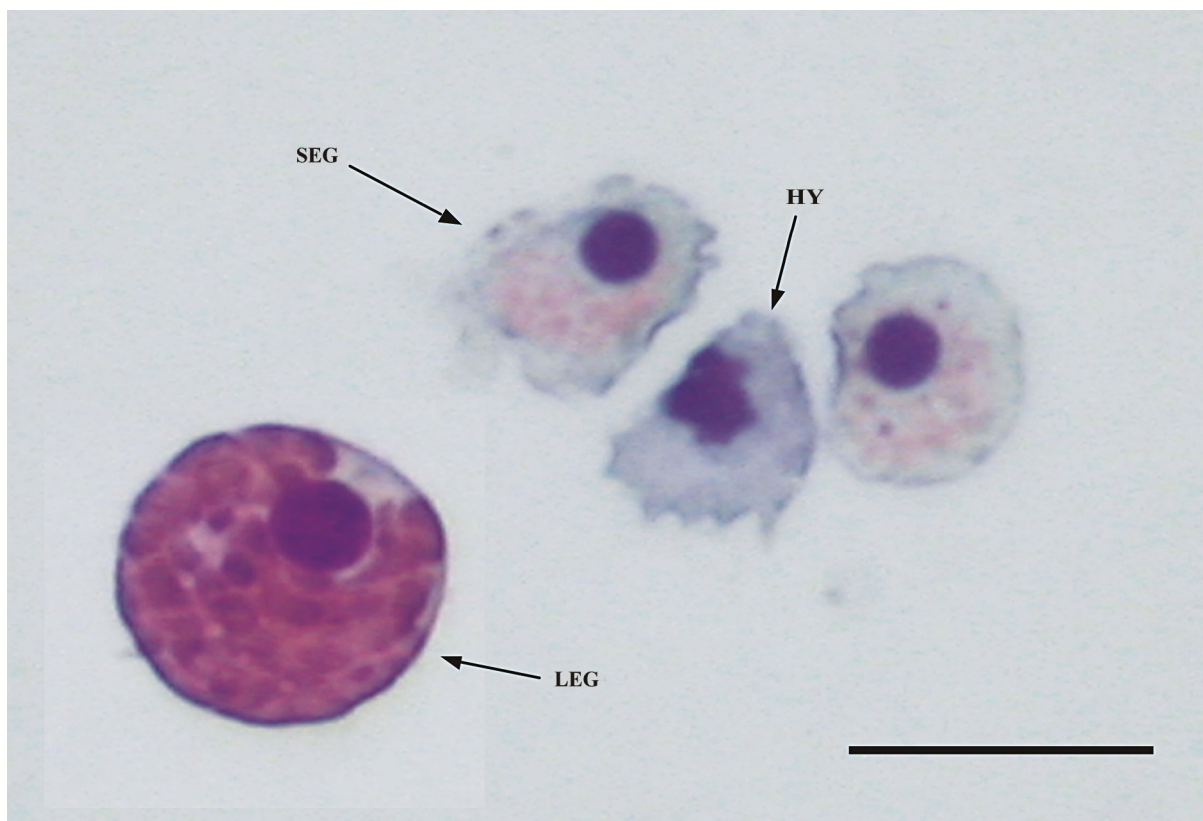


圖 2-9 光學顯微鏡下文蛤三種血球細胞的型態(染劑：劉氏染劑)(LEG：大顆粒嗜酸性粒球；SEG：小顆粒嗜酸性粒球；HY：透明球。scale bars = 10 μ m)

2007)。外在環境如鹽度與溫度遽變也會影響貝類免疫能力的表現。當溫度劇昇（由 20°C 上升至 28°C）時會造成美東牡蠣（*C. virginica*）血球細胞數減少、吞噬與凝集作用降低以及呼吸爆活性增加（Hégaret et al., 2003）。將太平洋牡蠣（*C. gigas*）短時間暴露在不同溫度下（4、11、20、25、35、40 及 50°C）其血球細胞的吞噬能力會隨溫度增加而有上升的趨勢；但其在 40°C 及 50°C 環境下血球細胞的死亡率則顯著高於其它處理組（Gagnaire et al., 2006）。先前的研究結果顯示，文蛤在低鹽度處理下，其免疫反應會顯著下降，但在短時間內（48 小時）高鹽度處理並不會影響文蛤的免疫反

應。在 25°C 下，與鹽度 20 psu 及 33 psu 比較，低鹽（10 psu）環境會顯著降低文蛤血淋巴細胞的吞噬及清除能力。另外，高溫（30°C）環境也會降低文蛤血淋巴細胞的吞噬及清除能力，當文蛤在鹽度遽降（由鹽度 20 psu 降至 10 psu）及溫度遽升（由溫度 25°C 上升至 30°C）時，也就是接近夏季高溫多雨的環境下，會顯著降低文蛤免疫能力和抵抗溶藻弧菌侵襲的能力之表現（圖 2-10）（Chen et al., 2011）。

文蛤具有潛沙能力，一般潛沙的深度以位於文蛤體後端出入水管能露出底泥表面為主。在鬆軟沙質的底泥中，如遭受干擾會迅速向下潛逃，但下潛最大深度必須讓出入

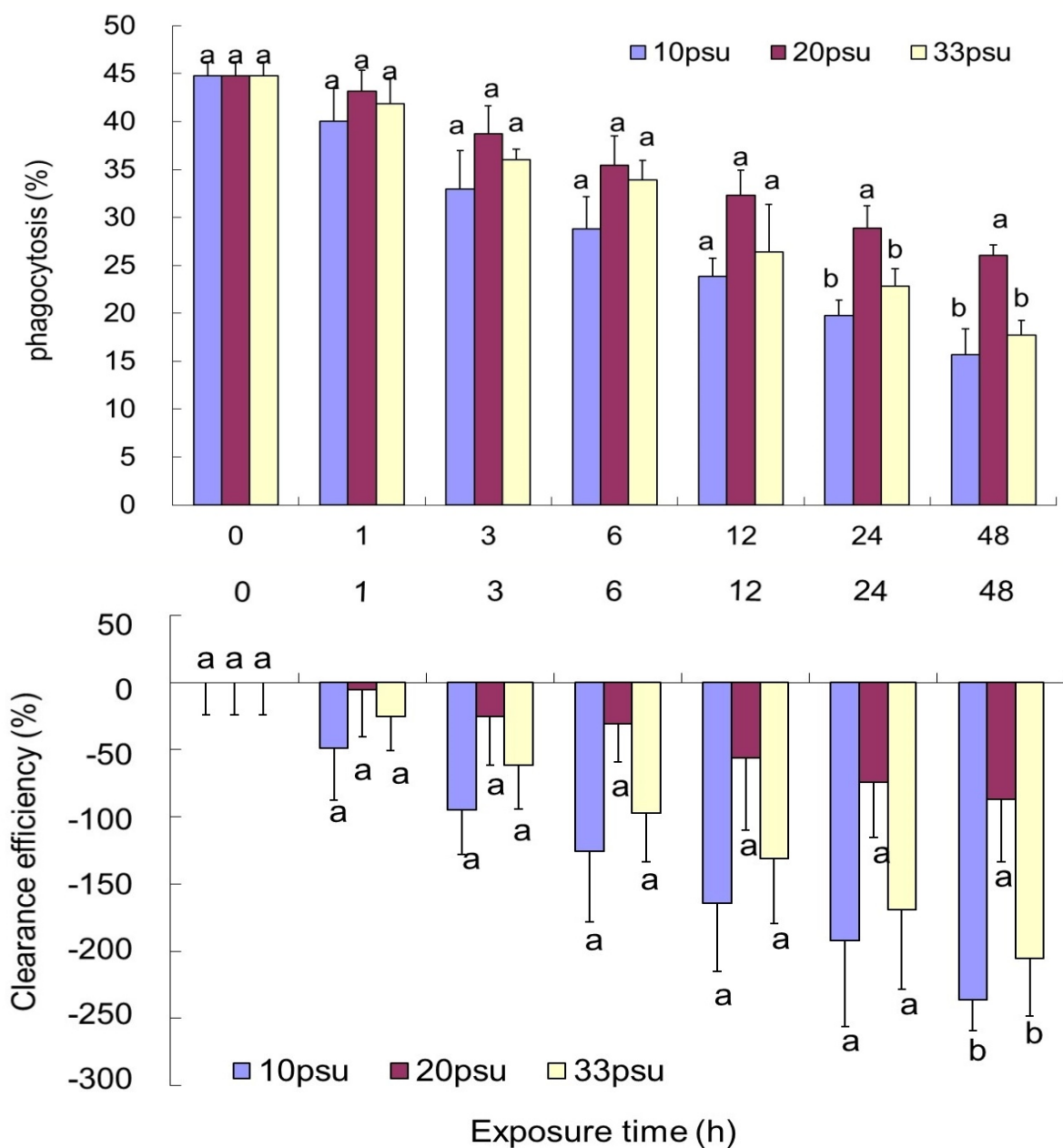
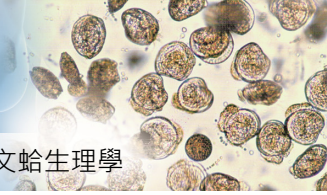


圖 2-10 在急性高溫(由 25°C 上升至 30°C)及急性鹽度(由 20 psu 遽降至 10 psu 或遽升至 33 psu)處理後，文蛤血球細胞吞噬能力(上)以及清除溶藻弧菌能力(下)的表現情形

水管伸出時，能吸取沙質中的間隙水。潛沙能力是判斷文蛤健康與否的指標之一，Chen & Lin (2012) 的研究結果指出在無進食的狀況下 2 週，文蛤的潛沙能力顯著降低 30%。以周氏扁藻 (*Tetraselmis chui*) 或角

毛藻 (*Chaetoceros gracilis*) 餵飼 2 週後，文蛤 10 小時內潛沙比率在 90–100% 之間，然而在無投餵食物的飢餓狀況下 2 週，文蛤 10 小時內潛沙比率降至 67%。因此，適當及適時的給予文蛤食物很重要，尤其在



高溫的夏季，文蛤因代謝上升而能量需求增加，若無法提供食物，或因底土狀況不好（例如有機質過多，產生大量硫化氫）而致使文蛤閉殼不攝食，文蛤將因能量耗盡而死亡。

位處於亞熱帶的臺灣西南部，夏季常會面臨高溫多雨的氣候，因此常造成在養殖現場的水溫升高以及水中鹽度急遽變化，對文蛤而言是一項緊迫因子。即使文蛤為廣溫、廣鹽性的貝類，可忍受的溫度範圍介於低溫 3°C 至高溫 39°C，鹽度範圍介於 10 psu 的半淡鹹水 (brackish water) 至 45 psu 之高鹽度海水 (hypersaline water) 之間（劉，1989），然而在夏季水溫升高，易使老化底泥溫度上升，造成有機物大量分解，導致溶氧不足及產生大量硫化物使池底呈酸性，且文蛤免疫力下降，容易導致文蛤成長受阻甚至死亡（何，2001）。

五、血淋巴酸鹼調節

閉殼是貝類面臨緊迫時常見的反應方式。每逢季節交替，溫鹽度變化太大或是環境不適時，文蛤會採取閉殼的方式。例如文蛤在水溫 24°C，鹽度為 10 psu 的環境，其出入水管開口的比率比鹽度為 20 psu 和 30 psu 為低（李等，2002）。貝類的閉殼行為、水體溫度與溶氧的變化等，均會影響其血淋巴液之 pH 與氣體含量。文蛤於 15、25、30 及 35°C 下，經空氣暴露 48 小時後，35°C 處理組血淋巴 pH 由 7.44 顯著下降至 7.18，而 pCO₂ 則由 4.2 (mmHg) 顯著上升至 47.8

(mmHg)（楊和陳，2008）。文蛤暴露於 23 和 30°C 空氣中 1 分鐘，其血淋巴中 pO₂ 的含量約下降 50%，而文蛤暴露於 15°C 空氣中 2 分鐘，其血淋巴中 pO₂ 也顯著地下降 75%。文蛤在 28°C 無氧的環境下 2 小時，血淋巴中 pO₂ 下降 60%，當無氧處理延長為 71 小時，其血淋巴 pH 值顯著地下降，而 pCO₂ 則上升。文蛤在 30°C 無氧的環境下，僅能存活 48 小時（李，2005）。

六、纖毛與攝食

在攝食與消化方面，當水中的微藻和有機顆粒通過鰓時，鰓上的纖毛會將這些微小顆粒過濾下來，這些顆粒將與鰓所分泌的黏液形成食物團或食物索，形成的食物索被鰓上纖毛推動，往位於文蛤體前端的口部移動，經口部兩側的唇瓣選擇判斷是否攝食，被認可的食物索經口部進入消化道，在消化道內不能被消化吸收的殘留物則由位於出水管內側的肛門以水流排出，即為糞便；由唇瓣部判斷品質不佳的食物索或食物團，利用外套膜的收縮將其經由入水管噴出，即為擬糞。由於文蛤的雙殼和外套膜包住鰓組織和口部，文蛤的濾食行為，無法直接觀察，因此飼養文蛤無法像飼養魚蝦那樣，可直接觀察牠們的攝食行為。文蛤所排出的糞便和擬糞（圖 2-11），大都附著於底泥，不像魚蝦的糞便會懸浮於水中，故在飼養管理上造成判斷文蛤是否攝食的困難。此外，溫度與鹽度變化會影響鰓纖毛之運動。在相同鹽度下，文蛤的鰓纖毛運動及耗氧量均隨著溫度

的升高而增加。在 30℃時達到最大值，但在 35℃時，鰓纖毛運動及耗氧量反而會變小。文蛤鰓纖毛運動及耗氧量在 30℃、20 psu 時平均值最大。若是急遽改變溫度 5℃或鹽度 10 psu，文蛤的鰓纖毛運動也會跟著改變，然後隨著時間而逐漸趨於穩定，在經

過 50—70 分鐘，便沒有明顯的變化。故溫度與鹽度之急遽改變時，文蛤之生理調節約在一小時後即可達到穩定。在 35℃及 5 psu 下，文蛤會發生死亡現象，顯示文蛤在高溫、低鹽的環境下養殖需要特別小心 (Lee et al., 2005)。



圖 2-11 文蛤攝食麵粉(左上)、玉米粉(右上)後排出之糞便(李安進提供)，以及攝食過多微藻後排出之擬糞(下)