

魁蚶幼贝对筒柱藻滤食效应的初步研究

蔡星媛 刘甜雨 李文涛 张秀梅*

中国海洋大学水产学院 青岛 266003

摘要: 采用实验生态学方法和“捕食者-猎物”的捕食模型,研究了黑暗条件下魁蚶 (*Anadara broughtonii*) 幼贝对筒柱藻 (*Cylindrotheca fusiformis*) 的滤食效应,测定了 5 种藻液浓度 ($30 \times 10^7 \sim 150 \times 10^7$ cells/L) 及 4 个温度梯度 (10°C、15°C、20°C 和 25°C) 下魁蚶对饵料生物的滤食能力、功能反应类型和滤藻效应特征,并分别建立 Holling 圆盘方程。同时研究了水温 20°C 时魁蚶个体间的滤食干扰反应,建立了藻液浓度和魁蚶自身密度的联合反应方程。实验发现,水温 20°C 条件下,魁蚶幼贝对筒柱藻的平均滤食速率随着藻液浓度的增加而显著增大 ($P < 0.05$),且 0 ~ 4 h 时段内的滤食速率显著

高于其他时段。魁蚶滤食筒柱藻的功能反应属 Holling-II 型,拟合圆盘方程为 $N_a = \frac{1.0195N_0}{1+0.002039N_0}$,

滤食功能系数为 1.019 5,极限法推出壳长 30 ~ 35 mm 的魁蚶对筒柱藻的日均最大滤食量约为 500×10^7 cells/L; 10 ~ 25°C 条件下,魁蚶的平均滤食速率和滤食功能反应系数随温度升高呈现先升高后下降的变化趋势,并于 20°C 时达到最大值,推测 20°C 是其最佳摄食温度。魁蚶的滤食效应存在较强的个体间干扰反应,平均滤食量和滤食作用率均随幼贝密度的增加而下降,且魁蚶滤食筒柱藻的功能反应与幼贝密度的关系可用幂函数方程 $E = 0.730 8P^{-1.068}$ 表示,由此建立了魁蚶幼贝密度与筒柱藻藻液浓度

之间的联合反应方程 $N_a = \frac{0.7451P^{-0.0684}N_0}{1+0.0020N_0}$ 。结果表明,水温 20°C 时,魁蚶幼贝具有较强的潜在滤食

能力,其平均滤食量和滤食作用率与幼贝密度间存在明显的“负密度效应”特征。

关键词: 魁蚶; 筒柱藻; 滤食效应; 温度; 黑暗条件

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 03-466-11

Preliminary Study on Filter-feeding Effect by Ark Shell *Anadara broughtonii* on *Cylindrotheca fusiformis*

CAI Xing-Yuan LIU Tian-Yu LI Wen-Tao ZHANG Xiu-Mei*

Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Abstract: Ark shell (*Anadara broughtonii*) is one of the most important and widely cultured commercial bivalves in China. In order to avoid over cultivation, it is necessary to find a way to estimate the carrying

基金项目 海洋公益性行业科研专项 (No. 201305043, 201405010);

* 通讯作者, E-mail: gaozhang@ouc.edu.cn;

第一作者介绍 蔡星媛,女,硕士研究生;研究方向:魁蚶资源增殖学;E-mail: caixingyuan111@126.com。

收稿日期: 2015-06-25, 修回日期: 2015-11-22 DOI: 10.13859/j.cjz.201603014

capacity of given water area. The study on feeding physiology and filter feeding ability of ark shell may help to understand the carrying capacity. In this study, we investigated the filter-feeding effect of ark shell on *Cylindrotheca fusiformis* in dark condition, determined the filter-feeding ability, functional reactive type and the filter-feeding effect of ark shell in the condition of the five algae concentrations ($30 \times 10^7 - 150 \times 10^7$ cells/L) and the temperature (10°C, 15°C, 20°C and 25°C) respectively, as well as constructed the Holling disc equation. We also studied the effect of the interference among the ark shell individuals, and built the equation of the associated response of the ark shell to the density of itself and the algae concentration at 20°C. The one-way ANOVA and chi-square test was used to analyze the data with a significance level of $P < 0.05$. The mean filter feeding rate of the juveniles significantly increased with the increasing algae concentration at 20°C ($P < 0.05$) (Fig. 1). Meanwhile, the filter feeding rate from 0 - 4 h in the day was much higher than other hours in each concentration groups (Table 1). The pattern of function response was classified as Holling-II type, and the fitted Holling disc equation was $N_a = \frac{1.0195N_0}{1+0.002039N_0}$ at 20°C (Fig. 3). The attacking coefficient was 1.019 5 at the same time. Based on this disc equation, the maximum feeding amount of each ark shell (shell length 30 - 35 mm) was 500×10^7 cells/L per day. The filter feeding rate (Fig. 2) and the attacking coefficient (Table 2) tended to increase first and then declined in the range of 10 - 25°C and reached peak level at 20°C, supporting that 20°C was the most optimum feeding temperature. Besides, a strong intraspecific mutual interference was found in the filter-feeding activity of ark shell. Both of the average filter-feeding quantities and the filter-feeding efficiency declined with the increasing ark shell density, thus the power function equation for the density to *C. fusiformis* was $E = 0.7308P^{-1.068}$ (Fig. 4). In addition, the associated response equation $N_a = \frac{0.7451P^{-0.0684}N_0}{1+0.0020N_0}$ was developed to connect the density of ark shell and the concentration of *C. fusiformis* (Table 3). The results suggest that the ark shell possess a strong potential filter-feeding capacity at 20°C, and there be existed an obvious characteristic of “negative density effect” between the average filter-feeding quantities / the filter-feeding efficiency and the density of juveniles.

Key words: *Anadara broughtonii*; *Cylindrotheca fusiformis*; Filter-feeding effect; Temperature; Dark condition

由于环境资源总量的瓶颈效应, 过度的贝类养殖开发往往会导致其总产量或单位产量的增速放缓或倒退 (宁修仁 2005)。因此, 确定养殖海区中合理的增养殖容量将有助于促进贝类增养殖业的增产、增收。

魁蚶 (*Anadara broughtonii*), 隶属于软体动物门 (Mollusca) 瓣鳃纲 (Lamellibranchia) 蚶目 (Arcoida) 蚶科 (Arcidae), 俗称大毛蚶、血贝等, 是重要的海洋底栖滤食性贝类之一, 广泛分布于中国、韩国和日本近岸海域, 是我国重要的海产经济贝类。近年来, 由于过度捕

捞及生境破坏等因素的综合影响, 魁蚶自然资源急剧下降, 开展魁蚶苗种繁育、增养殖和资源修复工作愈发受到重视 (唐启升等 1994, 王如才等 2008, 于瑞海等 2009)。滤食率是研究双壳贝类滤食生理的重要指标之一, 是贝类能量学研究的基本参数, 可用于贝类增养殖容量的评估, 并推算出其在特定海区的生长潜力。近年来国内外针对紫贻贝 (*Mytilus edulis*)、海湾扇贝 (*Argopecten irradians*)、太平洋牡蛎 (*Crassostrea gigas*)、菲律宾蛤仔 (*Ruditapes philippinarum*) 和 西施舌 (*Coelomactra*

antiquata) 稚贝等常见经济贝类的滤食生理学开展了大量研究 (Newell et al. 1989, 王芳等 2000, 包永波等 2004, 肖国强等 2006, 高如承等 2007), 但魁蚶的相关研究 (Kang et al. 2008) 尚不多见。

功能反应 (functional response) 是捕食者的捕食率随着猎物密度的变化而发生改变的一种反应, 即捕食者对猎物的捕食效应 (戈峰 2008), 综合反映了捕食者对猎物的捕食量、处理能力, 及猎物密度对捕食作用的影响 (吴六莱等 1987)。目前, 海洋生态系统中的功能反应研究多集中于捕食者与饵料密度的关系 (谢志浩等 2009, 王志铮等 2011, 袁向阳等 2014), 但针对“贝类-饵料滤食效应”的系统研究 (王伟定等 2008) 尚不多见。因此, 借鉴陆地生态系统中常用的“昆虫捕食者-猎物间捕食效应”的研究方法 (张安盛等 2007, 2008, 谢丽娜等 2013, 李锐等 2014), 开展魁蚶的滤食效应研究, 可为分析海区魁蚶的增养殖容量提供基础数据。本文在实验室黑暗条件下, 初步研究了魁蚶幼贝对筒柱藻 (*Cylindrotheca fusiformis*) 的滤食效应, 通过模拟功能反应模型来评价魁蚶的滤食能力, 探究魁蚶的滤食行为及滤食规律, 以期为养殖海区魁蚶等滤食性贝类的增养殖容量确定及评估提供数据支持和理论依据。

1 实验材料与方法

1.1 实验材料及条件

魁蚶幼贝取自青岛胶南灵山卫筏式养殖区, 运回实验室后用软毛刷清除表面附着物和污泥, 挑选绒毛、壳体完整的健康个体暂养于品字型控温循环水槽中。暂养条件为: 水温 (20 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 盐度 30, pH 7.92 ~ 8.19, 连续充氧, 每天投喂硅藻粉 1 次。实验开始前 24 h 停止投喂, 待幼贝体内胃含物排空后, 挑选壳面完整、活力强、规格相近 (壳长 30 ~ 35 mm) 的健康个体, 经消毒海水清洗后作为实验对象待用。

饵料藻种取自中国海洋大学应用微藻实验

室, 选用 f/2 营养盐配方 (硝酸钠、磷酸二氢钠、硅酸钠、f/2 微量元素溶液和 f/2 维生素溶液) 配置培养液, 在光照培养箱中进行培养, 培养条件为温度 (20 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 盐度 30, 光照强度 3 000 lx, 光暗周期 14L : 10D, 充氧。选取指数生长期阶段的筒柱藻藻液作为实验饵料待用。

1.2 实验方法

选用规格 500 ml 的玻璃烧杯作为实验容器 (每瓶实验用海水的总体积为 500 ml), 在光照培养箱全黑暗条件下开展实验。所用海水经 0.45 μm 滤膜过滤后高温灭菌, 平均水温 (20 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 盐度 30, pH 8.16 ~ 8.25; 实验中保持微充气, 各处理组的观察时间均设定为 24 h (8:00 时至次日 8:00 时)。

1.2.1 魁蚶的滤藻功能反应 通过预实验确定了在 24 h 全黑暗条件下筒柱藻数量无明显增长变化的藻液浓度范围, 并以该范围内的最高藻液浓度 150×10^7 cells/L 作为实验起始浓度上限, 按等差间距法依次设置了 5 组起始浓度梯度, 分别为 30×10^7 cells/L、 60×10^7 cells/L、 90×10^7 cells/L、 120×10^7 cells/L 和 150×10^7 cells/L。

20°C 水温条件下, 将不同浓度的藻液依次等体积放入各对应烧杯后, 再同时分别放入 1 只魁蚶幼贝, 每一藻液浓度梯度设置 6 个重复。在实验过程中, 每隔 4 h (即 12:00 时、16:00 时、20:00 时、24:00 时、次日 4:00 时和 8:00 时) 用血球计数板计取藻液浓度 (至少取 4 次读数), 分别计算各时段内魁蚶幼贝对筒柱藻的平均滤食速率 (公式 1)。24 h 后计数各浓度梯度组中的藻液浓度, 并拟合 Holling 圆盘方程 (公式 2), 以此反映魁蚶幼贝对不同浓度饵料生物的滤食情况。

同时, 在光照培养箱中开展了不同温度梯度下魁蚶幼贝的滤藻功能反应实验。实验设定水温为 10、15 和 25°C , 筒柱藻藻液浓度为 30×10^7 cells/L、 90×10^7 cells/L 和 150×10^7 cells/L, 每个处理设 6 个重复, 并在各烧杯中分别放入

幼贝 1 只, 24 h 后计取藻液浓度, 拟合圆盘方程。

1.2.2 魁蚶密度对滤藻功能反应的影响 以实验 1.2.1 中的藻液浓度上限 150×10^7 cells/L 作为起始饵料浓度, 魁蚶密度依次设置为 1、2、3、4、5 ind/瓶, 每一密度梯度下设 6 个重复。24 h 后计数各密度处理中的藻液浓度, 拟合干扰反应方程 (公式 3), 以阐明魁蚶密度变化对其滤藻作用的影响。

1.2.3 魁蚶密度与藻液浓度间的联合反应 联合反应实验中, 将魁蚶的密度依次设置为 1、2、3、4、5 ind/瓶, 与之相对应的藻液浓度为实验 1.2.1 中的浓度梯度 (即 30×10^7 cells/L、 60×10^7 cells/L、 90×10^7 cells/L、 120×10^7 cells/L 和 150×10^7 cells/L), 每一实验梯度重复 6 次。在 24 h 后分别计数各处理组中筒柱藻的最终浓度, 拟合联合反应方程 (公式 4), 以此反映魁蚶幼贝密度与筒柱藻浓度间的相互关系。

1.2.4 魁蚶的滤藻特征观察 结合实验 1.2.1, 观察各藻液浓度处理组中魁蚶的状态, 是否开壳, 是否有假粪产生等, 并对假粪的量和色泽进行感官描述。在每一个时间节点 (4 h) 进行取样时, 观察假粪的量是否增加。

1.3 计算公式及数据分析处理

各观察时段内魁蚶幼贝的平均滤食速率 (公式 1): $V_t = (N_0 - N_t) / t$; 功能反应 (Holling 1959) (公式 2): $N_a = a \cdot T \cdot N_0 / (1 + a \cdot T_h \cdot N_0)$, $N_a = N_0 - N_e$; 滤食干扰反应 (赵志模等 1990) (公式 3): $E = Q \cdot P^{-m}$, $E = (N_0 - N_e) / (N_0 \cdot P \cdot t)$; 联合反应方程 (Hassell et al. 1972) (公式 4): $N_a = (a \cdot Q \cdot P^{1-m} \cdot N_0) / (1 + a \cdot T_h \cdot N_0)$ 。式中, V_t : 各观察时段魁蚶的平均滤食速率 [$\times 10^7$ cells / (L h ind)]; N_0 : 筒柱藻的初始浓度 ($\times 10^7$ cells/L); N_t : t 时刻筒柱藻的浓度 ($\times 10^7$ cells/L); t : 观察时段 (h); N_e : 实验结束时筒柱藻的藻液浓度 (10^7 cells/L); P : 魁蚶幼贝的个数 (ind); a : 功能反应系数 (attacking coefficient), 即瞬时

搜寻速率; T : 藻液暴露于滤食者的总时间 (d) (取 1 d); T_h : 处理时间 (d); E : 实验期间魁蚶的滤食作用率 (filter-feeding efficiency), 即单位个体魁蚶对筒柱藻的滤食能力, 表征魁蚶幼贝个体间的干扰强度; m : 干扰常数; Q : 搜索常数。

实验数据使用 Excel 2013 和 SPSS 20.0 进行数据统计分析, 以平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE) 表示。采用单因素方差分析, 并以 Duncan 多重检验比较组间差异, 显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

2 实验结果

2.1 魁蚶幼贝对筒柱藻的滤食特征

观察发现, 在实验开始的 10 min 内, 各藻液浓度组中魁蚶幼贝多为贝壳紧闭, 无明显活动; 10 min 后幼贝逐渐微张双壳进行滤食, 但无假粪产生; 30 min 后在筒柱藻高浓度组中已有黄褐色絮状假粪产生; 1 h 后各藻液浓度组中幼贝的开壳率超过 90%, 普遍有假粪产生; 1.5 h 后各烧杯中产生大量假粪, 且低浓度组多呈絮状, 中、高浓度组则多为带状。随着实验时间的延长, 各浓度处理组中假粪的出现量逐渐减少, 3.5 h 后不再有新的假粪出现。

水温 20℃ 时, 魁蚶幼贝对筒柱藻的滤食速率与藻液初始浓度密切相关。在预设的 5 个藻液浓度范围内, 幼贝对筒柱藻的平均滤食速率随着藻液浓度的增加而不断增大, 呈现近等速增长趋势, 且各浓度组间存在显著差异 ($P < 0.05$) (图 1), 高浓度组 (150×10^7 cells/L) 魁蚶幼贝的平均滤食速率是低浓度组 (30×10^7 cells/L) 的 4.08 倍。在 0 ~ 24 h 的观察时段内, 30×10^7 cells/L ~ 150×10^7 cells/L 藻液浓度组间魁蚶的滤食规律相似 (表 1): 0 ~ 4 h 时间段内幼贝的平均滤食速率最大, 显著高于其他观察时段, 且分别为 24 h 总实验时段内平均滤食速率的 5.06、3.73、4.21、4.67 和 4.71 倍。其他时段的平均滤食速率均随着观察时间的延长表现为波动起伏, 0 ~ 20 h 观察时段的平均滤

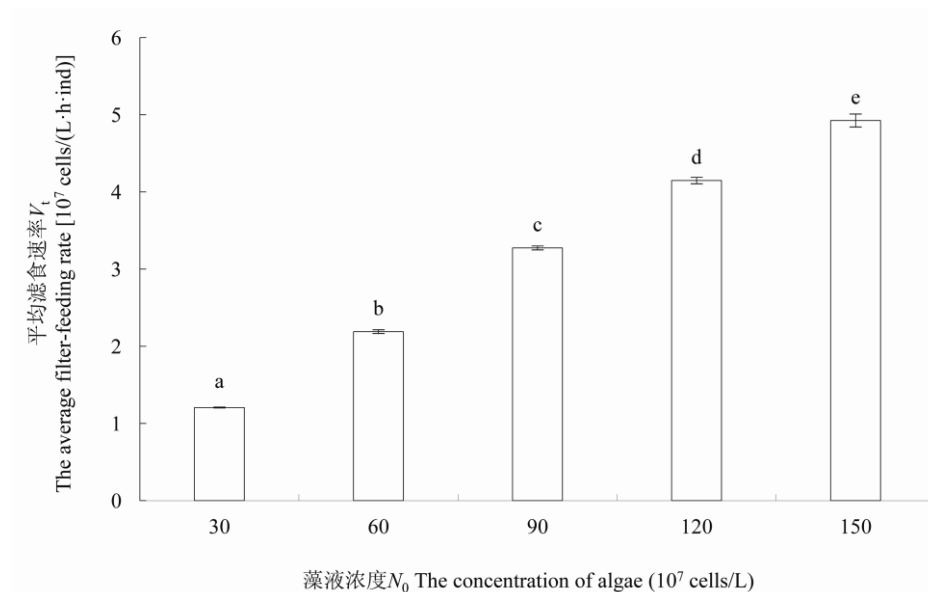


图 1 不同藻液浓度下魁蚶的平均滤食速率

Fig. 1 The average filter-feeding rate of ark shell in different concentration of algae *Cylindrotheca fusiformis*

不同小写字母表示不同藻液浓度组间的差异显著, $P < 0.05$ 。

Different lowercase letters indicate significant difference for algae concentration, $P < 0.05$.

表 1 不同观察时段魁蚶对筒柱藻的平均滤食速率 [$\times 10^7$ cells/(L h ind)]

Table 1 The average filter-feeding rate of ark shell to *Cylindrotheca fusiformis* in different time intervals

	筒柱藻初始浓度 The concentration of algae N_0 ($\times 10^7$ cells/L)				
	30	60	90	120	150
0 ~ 4 h (8:00 ~ 12:00 时)	6.104 2	8.166 7	13.781 3	19.395 8	23.208 3
4 ~ 8 h (12:00 ~ 16:00 时)	0.328 1	3.734 4	1.760 4	1.354 2	1.875 0
8 ~ 12 h (16:00 ~ 20:00 时)	0.401 0	0.656 3	0.822 9	1.947 9	0.208 3
12 ~ 16 h (20:00 ~ 次日 0:00 时)	0.118 0	0.234 4	1.729 2	1.739 6	1.031 2
16 ~ 20 h (次日 0:00 ~ 4:00 时)	0.069 5	0.218 8	0.625 0	0.239 6	1.604 2
20 ~ 24 h (次日 4:00 ~ 8:00 时)	0.222 2	0.135 4	0.937 5	0.218 8	1.635 4

食速率均随着实验时间的延长而降低, 并基本达到最小值 (150×10^7 cells/L 浓度组则在 12 ~ 16 h 时段内达到最小值)。随后至 20 ~ 24 h 观察时段, 各藻液浓度组的平均滤食速率都缓慢回升。

10 ~ 25°C 内魁蚶幼贝 24 h 的平均滤食速率总体呈现了先上升后小幅下降的变化趋势 ($P < 0.05$, 图 2)。低浓度组的滤食速率随温度波动明显, 但 90×10^7 cells/L 和 150×10^7 cells/L 浓

度组幼贝的滤食速率在 15 ~ 25°C 间无显著差异 ($P > 0.05$)。相同温度下, 魁蚶幼贝的滤食速率均随着藻液浓度的增加而增加。当藻液浓度增加到一定程度后, 魁蚶滤食速率的增幅开始变缓, 即筒柱藻高浓度组间 (90×10^7 cells/L ~ 150×10^7 cells/L) 滤食速率的平均增幅为 1.75×10^7 cells/(L h ind), 小于低浓度组间 (30×10^7 cells/L ~ 90×10^7 cells/L) 1.95×10^7 cells/(L h ind) 的增幅。

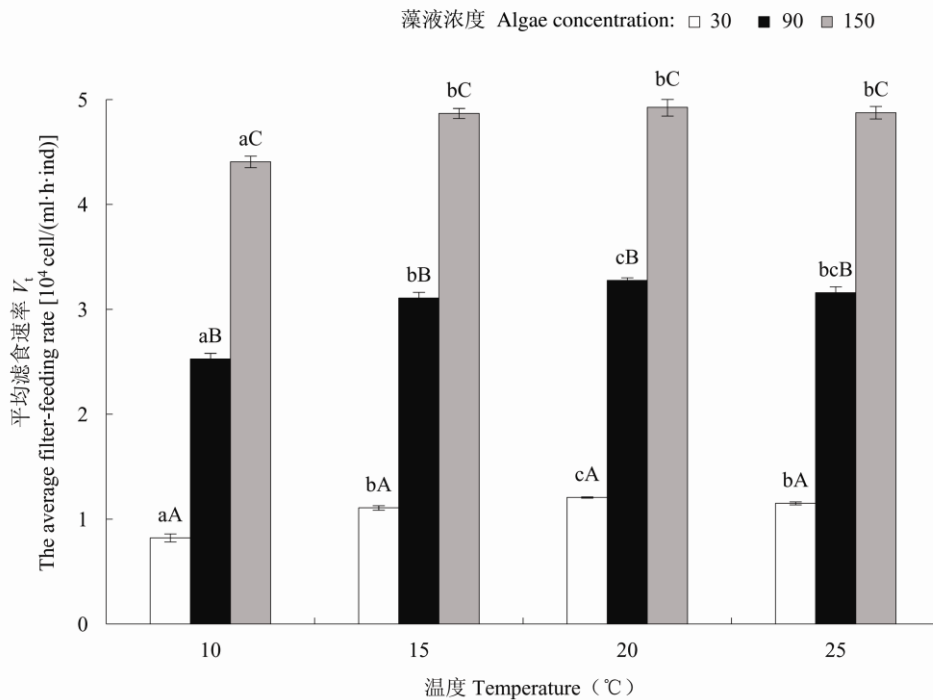


图 2 不同温度和藻液浓度下魁蚶的平均滤食速率

Fig. 2 The average filter-feeding rate of ark shell at different temperature and concentration of algae

不同小写字母表示温度间存在显著差异; 不同大写字母表示藻液浓度间存在显著差异。

Different lowercase letters indicate significant difference for temperature. Different capital letters indicate significant difference for algae concentration.

2.2 魁蚶幼贝对筒柱藻的滤食功能反应

根据 24 h 后统计的各浓度处理组中魁蚶幼贝对筒柱藻的滤食结果, 用 Holling 圆盘方程拟合了 20°C 下幼贝的滤食功能反应 (图 3)。魁蚶幼贝对筒柱藻滤食作用的功能反应方程为 $N_a = \frac{1.0195 N_0}{1 + 0.002039 N_0}$, 属于 Holling-II 型, 功能反应系数 (瞬时搜寻速率) $a = 1.0195$, 处理时间 $T_h = 0.002$ 。对上述方程进行 χ^2 检验, $\chi^2 = 2.384 < \chi^2_{29,0.05} = 42.557$, 表明该方程准确可靠, 能很好地模拟魁蚶对筒柱藻的滤食功能。

利用功能反应方程拟合得到了不同温度下幼贝对筒柱藻滤食作用的圆盘方程及其参数 (表 2)。各方程中的 χ^2 值为 1.355 ~ 22.996, 均低于 $\chi^2_{17,0.05} (27.587)$, 即理论滤食量与实际滤食量吻合。相关系数 R^2 值达到了 0.971 6 ~

0.999 3, 表明各温度条件下魁蚶幼贝的滤食量与藻液密度显著相关。在设定的温度范围 (10 ~ 25°C) 内, 幼贝滤食筒柱藻的瞬时搜寻速率 a 先增大, 后减小, 以 20°C 时最大, 为 1.022 3, 在 10°C 时最小, 仅为最大值的 62.41%。处理时间 T_h 表现了相同的变化趋势。

2.3 魁蚶密度对滤食作用的影响

滤食作用率 E 用于表征滤食者的种内干扰强度。通常 E 值越小, 捕食者间的干扰强度越大。魁蚶幼贝的滤食作用率随着自身密度的增加呈现了较明显的“负密度效应”特征 (图 4), 即随着幼贝密度的增加, 滤食作用率 E 先急速下降, 再缓慢降低, 最后逐渐趋于平稳, 说明魁蚶的邻近个体间存在着滤食干扰效应, 且该干扰强度随着魁蚶密度的增大而逐渐趋于稳定。用幂回归方法拟合了滤食作用率 E 和魁

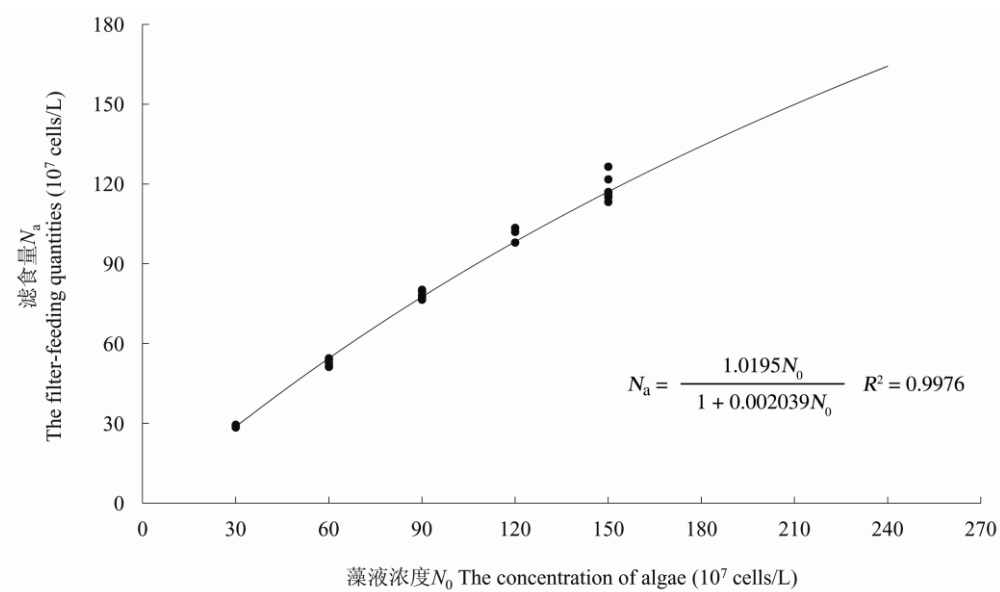


图 3 20°C下魁蚶对筒柱藻滤食作用的拟合方程

Fig. 3 Fitting equation for the filter-feeding of ark shell on *Cylindrotheca fusiformis* at 20°C

表 2 不同温度下魁蚶的滤食功能反应模型

Table 2 The model of function response of filter-feeding by ark shell at different temperature

温度 (°C) Temperature	筒柱藻初始浓度 The concentration of algae N_0 ($\times 10^7$ cells/L)	滤食量 The filter-feeding quantities N_a ($\times 10^7$ cells/L)	功能系数 Attacking coefficient a	实验时间 Experiment time T (d)	处理时间 Handle time T_h (d)	功能反应模型 Function response model	卡方检验 Chi-square test χ^2	相关系数 Correlation coefficient R^2
10	30	19.708	0.638 0	1	0.000 9	$N_a = \frac{0.6380 N_0}{1+0.000574 N_0}$	22.996	0.971 6
	90	60.667						
	150	105.750						
15	30	26.583	0.915 7	1	0.001 3	$N_a = \frac{0.9157 N_0}{1+0.001190 N_0}$	1.355	0.993 6
	90	74.583						
	150	116.833						
25	30	27.625	0.964 2	1	0.001 7	$N_a = \frac{0.9642 N_0}{1+0.001639 N_0}$	19.393	0.996 8
	90	75.792						
	150	117.000						

各温度处理组下的自由度 $df = 17$, $\chi^2_{17,0.05} = 27.587$ 。

The degree of freedom under various temperature treatments was 17 ($df = 17$).

蚶自身密度 P 之间的关系, 得到干扰反应方程 $E = 0.7308P^{-1.068}$, 其中, 干扰常数 m 和搜索常数 Q 分别为 1.068 和 0.730 8。方程服从卡方检验 ($\chi^2 = 0.064 < \chi^2_{29,0.05}$), 表明所拟合方程可用

于描述魁蚶滤食作用率对其自身密度的反应。在筒柱藻浓度不变的情况下, 魁蚶的滤食量随着自身密度的增加而减小, 滤食作用率也相应降低。

2.4 魁蚶密度与筒柱藻浓度间的联合反应

不同藻液浓度下，魁蚶对自身密度的功能反应不同；而当魁蚶幼贝密度改变时，其对藻液的滤食功能反应也相应变化。魁蚶对筒柱藻的滤食量 N_a 随着藻液初始浓度 N_0 和魁蚶自身密度 P 的等比例增加而增加（表 3，与图 3 中 N_a 的变化趋势相似），但魁蚶的平均滤食作用率却有所下降，魁蚶个体间的相互干扰使其对筒柱藻的滤食能力下降，呈较为明显的“负密

度效应”特征，这与图 4 的结果相似。综合考虑筒柱藻浓度和魁蚶自身密度对幼贝滤食作用的影响，拟合出联合反应方程模型 $N_a = \frac{0.7451P^{-0.0684}N_0}{1+0.0020N_0}$ ，该方程经 χ^2 适应性检验，表明所建方程准确可靠（表 3）。魁蚶自身密度和筒柱藻浓度对魁蚶滤食作用率的改变具有较明显的联合作用效应。

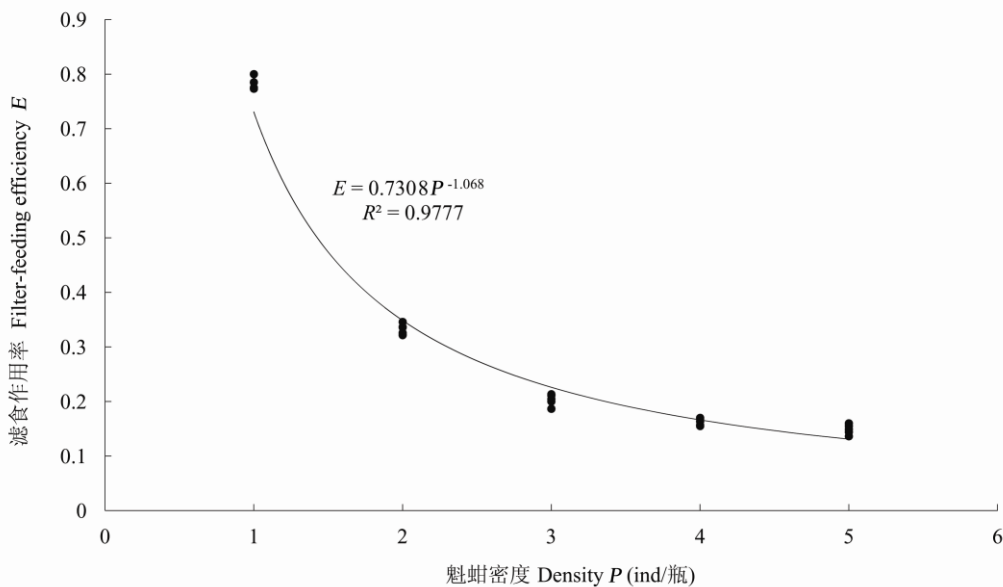


图 4 魁蚶幼贝密度与其对筒柱藻滤食作用率之间的相互关系

Fig. 4 Relationship between the density of ark shell and its filter-feeding efficiency on *Cylindrotheca fusiformis*

表 3 魁蚶幼贝密度与筒柱藻浓度间的联合反应

Table 3 The associated response equations between the density of ark shell and the concentration of *Cylindrotheca fusiformis*

筒柱藻初始浓度 The concentration of algae N_0 ($\times 10^7$ cells/L)	魁蚶密度 Density P (ind/瓶)	筒柱藻最终浓度 The concentration of algae in the end N_e ($\times 10^7$ cells/L)	滤食量 The filter-feeding quantities N_a ($\times 10^7$ cells/L)	滤食作用率 Filter-feeding efficiency E	联合反应模型 Associated response model	卡方检验 Chi-square test χ^2	相关系数 Correlation coefficient R^2
30	1	2.458 \pm 0.325	27.542 \pm 0.325	0.918 \pm 0.011	$N_a = \frac{0.7451P^{-0.0684}N_0}{1+0.0020N_0}$	28.753	0.994 9
60	2	11.292 \pm 0.947	48.708 \pm 0.948	0.406 \pm 0.008			
90	3	17.792 \pm 1.231	72.208 \pm 1.231	0.267 \pm 0.005			
120	4	31.375 \pm 1.900	88.625 \pm 1.900	0.185 \pm 0.004			
150	5	38.875 \pm 2.599	111.125 \pm 2.599	0.148 \pm 0.004			

各浓度下的自由度 $df = 29$, $\chi^2_{29,0.05} = 42.557$ 。

The degree of freedom under each algae concentration was 29 ($df = 29$).

3 讨论

3.1 魁蚶的滤食能力

观察发现,在实验开始的 10 min 内,魁蚶幼贝一直保持着闭壳状态,分析这是其应对外界环境改变的一种适应性生理应激行为。10 min 后,各藻液浓度处理组中的幼贝逐渐张壳进行呼吸和滤食,并伴随大量假粪的出现。低浓度组中魁蚶产生的假粪多呈颗粒状,中、高浓度组中则为絮状和带状。在 3.5 h 后魁蚶几乎无新的假粪产生。这与沈和定等(2006)对毛蚶(*Scapharca subcrenata*)滤食后产出假粪的研究结果一致。而王伟定等(2008)研究发现,将缢蛏(*Sinonovacula constricta*)放入不同饵料浓度处理组后,仅 5 min 内其进出水管就大幅度伸出,并伴随着假粪的出现,说明不同种贝类应对外界环境改变的适应能力存在差异。

在一定的饵料密度范围内,贝类的滤食率与饵料密度成正比,二者间呈幂函数关系,随着饵料密度的增大,贝类滤食率在达到最大值后开始缓慢下降(Newell et al. 1989, 王芳等 2000, 潘鲁青等 2002, 黄洋等 2013)。本实验设定的 24 h 观察期内,魁蚶幼贝对筒柱藻的平均滤食率随初始藻浓度的增加而增加,但并未达到滤食率的平台期,这可能与实验所设置的藻液浓度尚未达到饱和浓度(Schulte 1975, Lei et al. 1996, 高如承等 2007)有关,因此饱和饵料浓度下魁蚶幼贝的滤食率仍有待进一步研究。温度是影响滤食性贝类摄食生理活动变化的重要环境因子之一。在适温范围内,贝类的滤食率随温度升高而先增加后下降(江汉林等 2009, Pestana et al. 2009, 黄洋等 2013)。本研究结果表明,在 10~25℃范围内,魁蚶幼贝的平均滤食速率在 20℃达到最高值后呈现小幅下降,推测北方海域魁蚶的高温耐受性较弱,25℃已接近其生长的高温极限温度。

实验结果显示,魁蚶幼贝对筒柱藻的平均滤食速率在 0~4 h 观察时段内达到最大值,分

析这与实验前对魁蚶幼贝进行的 24 h 禁食处理相关。短期饥饿刺激提升了魁蚶的滤食速率,所以各处理组幼贝在 0~4 h 间的滤食速率均为 24 h 总平均滤食速率的 3.73 倍以上。而王伟定等(2008)的研究中,缢蛏在 0~4 h 的滤食速率甚至达到了总平均滤食速率的 5 倍以上,饥饿效应更为明显。但短时间内魁蚶的快速滤食作用也使其对筒柱藻的滤食量超出了最大消化负荷量,未被同化的饵料就以假粪的形式被排出,同化率明显降低。此后随着各处理组中藻液浓度的降低,幼贝的滤食速率也随之降低,在缢蛏(王伟定等 2008)、太平洋牡蛎(Rico-Villa et al. 2009)及西施舌稚贝(高如承等 2007)等贝类的滤藻速率研究中均得到类似结果。在 4~20 h 的观察时间段内,魁蚶幼贝的滤食速率逐步降至最小值,随后在 20~24 h 观察时段内(即次日 4:00~8:00 时)呈现回升趋势,推测与魁蚶的滤食节律相关,这也和实际海区养殖环境中藻类浓度随着光照时长及强度改变的节律相吻合。在自然海区中,光照、潮汐、温度等生态因子作用都会改变饵料生物的丰度及分布,进而影响魁蚶等滤食性贝类的滤食行为。因此,关于饵料生物丰度和分布对魁蚶滤食节律的影响还需进一步开展研究。

3.2 魁蚶的滤食功能反应及其特征

功能反应通常用来表征捕食者对不同密度猎物的捕食情况,并拟合捕食反应模型。Holling(1959)将捕食者的功能反应分成 3 个类型,即线型(Holling-I 型)、无脊椎动物型(Holling-II 型)和脊椎动物型(S 型, Holling-III 型)。其中, Holling-I 型表示捕食率随着猎物密度的增加而直线上升; Holling-II 型多表示随着猎物密度增加,捕食者的捕获率快速上升,后增速变缓,至饱和时被捕食量不再上升。赵志模等(1990)考虑到猎物在水体中通常随机分布,呈均匀状态,每个滤食者捕获的食物将随着水体中猎物密度的增加而按比例增加,推断滤食性的捕食者与猎物间多服从 Holling-I

型捕食模型。但本实验中拟合的魁蚶滤食筒柱藻的功能反应属于 Holling- II 型, 与上述结论不符, 分析认为, 在合适的饵料浓度范围内, 滤食性贝类的摄食率随饵料浓度的增加呈现幂函数关系 (Newell et al. 1989, 董波等 2000, 王芳等 2000, 高如承等 2007), 所以滤食性贝类对饵料生物的滤食作用并不一定属于 Holling- I 型; 加之筒柱藻属于附着能力较弱的底栖微藻, 具有一定的运动能力, 在微充气条件下可以实现散布和运动, 呈现不均匀分布状态, 使其被魁蚶随机滤食的可能性降低 (王伟定等 2008)。

魁蚶的滤食作用存在较强的种内干扰反应。随着幼贝密度的增加, 魁蚶的平均滤食量下降, 滤食作用率也相应降低。分析原因可能是邻近魁蚶个体的共同滤食作用加剧了筒柱藻间的相遇或局部扩散, 进而干扰和阻碍了魁蚶滤食的相对有效性。通过联合反应结果检验, 筒柱藻藻液浓度和魁蚶密度对其滤藻功能反应的作用是相互的, 符合自然界中捕食者与被捕食者的相互作用特征 (严英俊等 1989)。所拟合的圆盘方程和干扰反应方程均满足卡方适应性检验, 证明模拟方程可有效描述魁蚶对于筒柱藻的滤食效应。根据 20℃ 下拟合的圆盘方程
$$N_a = \frac{1.0195 N_0}{1 + 0.002039 N_0}$$
 推算, 当 N_0 趋向于无穷时, N_a 取值 500×10^7 cells/L, 即在 24 h 的实验时间内魁蚶对筒柱藻的平均最大滤食量是 500×10^7 cells/L, 功能反应系数为 1.0195。随着温度的升高, 幼贝的滤食功能反应系数 a 先增大后减小, 并在 20℃ 时达到最大值, 推测 20℃ 是魁蚶的最佳摄食温度。实验结果进一步说明, 水体中饵料生物的密度、运动能力及其在水体中的分布特征均对滤食性生物的滤食效应产生影响。

本实验所拟合的魁蚶滤食功能反应模型是基于室内静态条件下得到, 滤食者与饵料生物均处于一个简单而封闭的系统。但在自然海区中, 环境条件复杂多变, 包括水流、温度、盐

度、多种浮游植物和悬浮性颗粒物等综合作用, 推测会对魁蚶的实际滤食量产生影响, 所以本实验结果与养殖海区中魁蚶的实际滤食量将存在一定的差异, 但仍能较好地反映魁蚶对饵料生物的滤食潜力。该结果可为进一步研究自然海区中魁蚶的滤食能力提供参考, 亦可为海区贝类增养殖容量的确定提供基础数据。

参 考 文 献

- Hassell M P, Rogers D J. 1972. Insect parasite responses in the development of population models. *The Journal of Animal Ecology*, 41(3): 661–676.
- Holling C S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91(7): 385–398.
- Kang K H, Park H J, Kim Y H, et al. 2008. Filtration and oxygen consumption rates on various growth stages of *Scapharca broughtonii* spat. *Aquaculture Research*, 39(2): 195–199.
- Lei J, Payne B S, Wang S Y. 1996. Filtration dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(1): 29–37.
- Newell C R, Shumway S E, Cucci T L, et al. 1989. The effects of natural seston particle size and type on feeding rates, feeding selectivity and food resource availability for the mussel *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 at bottom culture sites in Maine. *Journal of Shellfish Research*, 8(1): 187–196.
- Pestana D, Ostrensky A, Boeger W A P, et al. 2009. The effect of temperature and body size on filtration rates of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) under laboratory conditions. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 52(1): 135–144.
- Rico-Villa B, Pouvreau S, Robert R. 2009. Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 287(3): 395–401.
- Schulte E H. 1975. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, 30(4): 331–341.
- 包永波, 尤仲杰. 2004. 几种因子对海洋滤食性贝类摄食率的影响. *水产养殖*, 25(6): 29–33.
- 董波, 薛钦昭, 李军. 2000. 滤食性贝类摄食生理的研究进展. *海洋科学*, 24(7): 31–34.

- 高如承, 庄惠如, 汪彦情, 等. 2007. 西施舌稚贝对 3 种微藻选择性及摄食率研究. 福建师范大学学报, 23(1): 70–73.
- 戈峰. 2008. 现代生态学. 2 版. 北京: 科学出版社, 208.
- 黄洋, 黄海立, 杨土新, 等. 2013. 体质量和温度对尖紫蛤滤水率、摄食率、吸收率的影响. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 32(2): 109–114.
- 江双林, 赵从明, 王彦怀, 等. 2009. 菲律宾蛤仔摄食率与温度、壳长和饵料浓度的关系. 渔业科学进展, 30(4): 78–83.
- 李锐, 李娜, 刘佳, 等. 2014. 低剂量杀虫剂对星豹蛛捕食效应的影响及其机理. 生态学报, 34(10): 2629–2637.
- 宁修仁. 2005. 乐清湾、三门湾养殖生态和养殖容量研究与评价. 北京: 海洋出版社, 1–10.
- 潘鲁青, 范德朋, 马姓, 等. 2002. 环境因子对缢蛏滤水率的影响. 水产学报, 26(3): 226–230.
- 沈和定, 张饮江, 卢华春, 等. 2006. 毛蚶对单胞藻的滤除率、选择性和消化状况. 上海水产大学学报, 15(2): 195–200.
- 唐启升, 王俊, 邱显寅, 等. 1994. 魁蚶底播增殖的试验研究. 海洋水产研究, (15): 79–86.
- 王芳, 董双林, 张硕, 等. 2000. 海湾扇贝和太平洋牡蛎的食物选择性及滤除率的实验研究. 海洋与湖沼, 31(2): 139–144.
- 王如才, 王昭萍. 2008. 海水贝类养殖学. 青岛: 中国海洋大学出版社, 362–370.
- 王伟定, 王志铮, 杨阳, 等. 2008. 黑暗条件下缢蛏 (*Sinonovacula constricta*) 对牟氏角毛藻 (*Chaeroeros moelleri*) 和青岛大扁藻 (*Platymonas subcordiformis*) 的滤食效应. 海洋与湖沼, 39(5): 523–528.
- 王志铮, 杨磊, 朱卫东, 等. 2011. 日本鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 对日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*) 的捕食效应. 海洋与湖沼, 42(1): 107–113.
- 吴六莱, 王洪全. 1987. 拟水狼蛛捕食功能反应及数学模拟的初步研究. 生物防治通报, 3(1): 7–10.
- 肖国强, 张炯明, 柴雪良, 等. 2006. 菲律宾蛤仔稚贝摄食、呼吸和排泄率的研究. 台湾海峡, 25(1): 30–35.
- 谢丽娜, 董辉, 钱海涛, 等. 2013. 不同温度下松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系和两性生殖品系对米蛾卵的寄生功能反应. 昆虫学报, 56(3): 263–269.
- 谢志浩, 王悠, 唐学玺. 2009. 东海原甲藻 (*Prorocentrum donghaiense*) 对中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 摄食和消化酶活性的影响. 海洋与湖沼, 40(4): 494–499.
- 严英俊, 吴中孚. 1989. 草间小黑蛛对褐稻虱的捕食作用及其模拟模型. 福建农学院学报, 18(3): 289–294.
- 于瑞海, 李琪. 2009. 无公害魁蚶底播增殖稳产新技术. 海洋湖沼通报, (3): 87–90.
- 袁向阳, 邹李昶, 申屠琰, 等. 2014. 中华鳖 *Trionyx sinensis* (Wiegmann) 对泥鳅 *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor) 幼鱼的捕食效应. 海洋与湖沼, 45(1): 206–211.
- 张安盛, 于毅, 李丽莉, 等. 2007. 东亚小花蝽成虫对西花蓟马若虫的捕食功能反应与搜寻效应. 生态学杂志, 26(8): 1233–1237.
- 张安盛, 于毅, 门兴元, 等. 2008. 东亚小花蝽若虫对西花蓟马若虫的捕食作用. 植物保护学报, 35(1): 7–11.
- 赵志模, 郭依泉. 1990. 群落生态学原理与方法. 科学技术文献出版社重庆分社, 103–104.