

## 太湖椭圆萝卜螺的食物来源分析\*

李宽意<sup>1,2</sup>, 刘正文<sup>1,3\*\*</sup>, 李传红<sup>3</sup>, 李艳敏<sup>4</sup>, 文明章<sup>5</sup>

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100049)

(3: 暨南大学, 广州 510630)

(4: 华中农业大学水产学院, 武汉 430070)

(5: 南京信息工程大学, 南京 210044)

**摘要:** 椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei*)是太湖常见螺类,能牧食附着生物与多种水生植物。对植食性螺类而言,食物的主要来源究竟是水生植物还是附着生物尚存在争议。以来自太湖的苦草、轮叶黑藻、附着生物及混合食物(苦草+轮叶黑藻+附着生物)作为椭圆萝卜螺的四组食物,通过两个月的室内养殖实验,根据椭圆萝卜螺的生长指标来分析其主要食物来源。结果表明:以苦草、轮叶黑藻为食物时,椭圆萝卜螺的成活率(成螺)、特定生长率(幼螺与成螺)均显著低于附着生物、混合食物,食物种类对幼螺成活率的影响则不显著。另外,食物种类对幼螺壳长的增长有显著影响,在牧食两种水生植物后,幼螺平均每天壳长增长在0.01-0.02mm之间,而牧食附着生物与混合食物后每天增长0.05mm以上。分析认为,椭圆萝卜螺尽管牧食水生植物,但附着生物仍是其主要的食物来源,并对其原因进行了初步探讨。

**关键词:** 椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei*); 食物来源; 附着生物; 沉水植物

## Food sources of snail *Radix swinhoei* in Lake Taihu

LI Kuanyi<sup>1,2</sup>, LIU Zhengwen<sup>1,3</sup>, LI Chuanhong<sup>3</sup>, LI Yanmin<sup>4</sup> & WEN Mingzhang<sup>5</sup>

(1: *Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China*)

(2: *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China*)

(3: *Jinan University, Guangzhou 510630, P.R.China*)

(4: *Aquaculture College, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, P.R.China*)

(5: *Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, P.R.China*)

**Abstract:** The effects of different foods on growth of snail *Radix swinhoei* were examined at experimental station from July to August in 2006. The results showed that, for survival rates, snail consumed *Vallisneria spiralis* at the lowest rate, periphyton and *Hydrilla verticillata* at lower rate and compound foods at the highest rate. The specific growth rates of snail grazing two submersed plants were significant lower than that of grazing periphyton and compound foods. At the same time, snail size also affected its growth. The snail shell length increased slowly, only 0.01mm/d for *V. spiralis* and 0.02mm/d for *H. verticillata*, and increased significantly (0.05mm/d) for both periphyton and compound foods. The results suggested that snail grazing submersed plants may very well be due to little abundance of periphyton in our experiment.

**Keywords:** *Radix swinhoei*; food sources; periphyton; submersed macrophytes

水生生态系统中,脊椎动物如鱼类<sup>[1-2]</sup>、鸟类<sup>[3-4]</sup>及部分无脊椎动物<sup>[5]</sup>对水生植物均能产生牧食损害,而且牧食造成的水生植物生物量损失与陆生植物相比也在同一数量级范围内<sup>[6]</sup>,因此,水生动物的牧食损害能

\* 国家科技支撑计划(2007BAC26B02)和国家“863”计划项目(2006AA06Z337)联合资助。2007-08-31 收稿; 2007-11-15 收修改稿。李宽意,男,1971年生,博士生,副研究员; E-mail: kyli@niglas.ac.cn.

\*\* 通讯作者; E-mail: zliu@niglas.ac.cn.



对水生植物的现存量产生较大影响<sup>[6]</sup>。然而, 相对其他水生动物而言, 有关螺类与水生高等植物之间营养关系的研究则存有争议。传统观点认为, 螺类主要以有机碎屑、附生藻类及植物残体等为食, 几乎不牧食水生植物的活体<sup>[7]</sup>。如 Reavell 通过肠道内含物分析发现植物活体在螺类食物组成中所占份额极少(不到1%)<sup>[8]</sup>。由于螺类牧食活动去除了植物表面的附着生物覆盖层, 减少植物的光照限制及附生藻类的营养盐竞争等不利影响, 从而促进了水生植物的生长, 水生植物也为螺类提供了牧食产卵的基质条件及躲避捕食者的栖息场所, 由此一些学者提出了螺-草互利关系理论<sup>[9-10]</sup>, 而且这种螺、草互利现象直至现在还被一些实验结果所支持<sup>[11-13]</sup>。然而近年来有研究表明, 一些大型肺螺种类能选择性牧食水生植物的活体, 破坏水生植物的纤维结构, 并认为螺类对水生植物的牧食是一种广泛存在的现象<sup>[14-16]</sup>。但 Lodge 研究认为, 螺类对水生植物的选择性牧食可以解释为选择的是水生植物+特定的附着生物+有机碎屑的集合体(assembly), 而不是植物本身<sup>[17]</sup>。Brönmark 也认为, 螺类牧食水生植物的活体是由于其喜食的附着生物及有机碎屑等数量不足造成的<sup>[12]</sup>。可见, 对能牧食水生高等植物的螺类-植食性螺类(herbivorous snail)的食物来源目前尚存在争议。

椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei*)广泛分布于淡水水体, 是太湖常见螺类, 能牧食多种水生植物, 优先选食苦草(*Vallisneria spiralis*), 较少牧食轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)<sup>[15]</sup>。本文以太湖椭圆萝卜螺为模式生物, 以沉水植物苦草、轮叶黑藻及附着生物为食物, 分析椭圆萝卜螺牧食不同食物后的生长状况, 根据螺类生长指标探讨椭圆萝卜螺的主要食物来源。

## 1 材料与方法

实验所用的椭圆萝卜螺(*R.swinhoei*)与沉水植物均取自东太湖, 沉水植物为轮叶黑藻(*H.verticillata*)与苦草(*V.spiralis*), 萝卜螺从沉水植物叶片上收集。将所采集的水生植物移栽在塑料箱中培育待用。考虑到椭圆萝卜螺的原位食物种类可能不一样, 为了避免对实验产生干扰, 将收集到的萝卜螺放入无水生植物的塑料箱中培养约1个月, 培育期间螺以底泥中的有机质等为食。网片(网目0.2cm)作为采集附着生物的附着基质提前3个月设置在太湖梅梁湾水体表层约0.5m处。

实验在塑料小桶(5L)中进行, 桶内盛水2L, 实验用水为暴气2-3d的自来水, 室内自然光照与水温(26-30℃)。实验设两个影响因子(螺类规格与食物种类)。螺的规格有2种, 一种为幼螺, 体重约0.02g/个; 一种为成螺, 体重约0.2g/个; 食物有4种, 即: 苦草、黑藻、附着生物及三者的混合食物, 实验共8组处理, 每组处理设3个重复。实验前首先准备螺的食物, 从塑料箱中挑选无牧食痕迹与疤痕的苦草叶片与轮叶黑藻嫩枝, 在自来水中仔细漂洗, 去除泥沙与附着生物, 抽样镜检植物表面附生物质的清洁状况, 并从梅梁湾取回富集有大量附着生物的网络片。然后, 按实验设计在各处理组中分别放入苦草叶片约2-3g、轮叶黑藻嫩枝3-4g、附着生物网片一块(5cm×10cm)及三者的混合食物。最后, 每组处理中放入饥饿48h的萝卜螺, 幼螺每桶放30只, 成螺每桶放10只, 每桶中螺的规格一致。

实验持续2个月(5月21日-7月22日), 实验期间每天观察萝卜螺的生长情况, 剔除死螺并记录数量。每3-4天将桶中剩余的食物与水小心倾倒, 然后迅速补入同体积的自来水与足额的同种食物。每次更换食物时, 留少许食物测定碳、氮、磷的含量, 其分析方法分别为重铬酸钾-硫酸(油浴)氧化-硫酸亚铁滴定法、重铬酸钾-硫酸消化-钼氏定氮法及高氯酸-硫酸酸溶-钼锑抗比色法。实验前后记录螺的数量, 测量螺壳长, 称量螺湿重。计算萝卜螺的特定生长率, 公式如下:

$$SGR=(\ln W_1 - \ln W_0) \times 100 / T$$

其中,  $W_0$ 为初始体重(g),  $W_1$ 为终末体重(g),  $T$ 为实验天数(d)。

## 2 结果

食物种类对幼螺的成活率影响较小, 对成螺成活率的影响则极为显著(图 1), 其中牧食苦草时的成活率远低于牧食黑藻, 牧食两种沉水植物的成活率均远低于牧食附着生物及混合食物( $t$ -test,  $p < 0.001$ ), 牧食附着生物时成活率低于牧食混合食物( $t$ -test,  $p = 0.050$ )。此外, 牧食沉水植物时, 幼螺的成活率高于成螺, 尤其是在牧食苦草时, 幼螺成活率是成螺的 2.8 倍, 牧食附着生物与混合食物时, 成螺的成活率则稍高于幼螺。

食物种类对萝卜螺的特定生长率有极大影响(图 2), 无论是幼体还是成体, 萝卜螺在牧食两种沉水植物时生长率均较低, 均显著低于牧食附着生物与混合食物时的生长率( $t$ -test,  $p < 0.01$ ). 牧食同种食物后, 成螺的生长率要远低于幼螺( $t$ -test,  $p < 0.01$ ), 牧食苦草后成螺甚至表现为负生长. 不同食物对萝卜螺(幼体)的壳长生长也有显著影响( $t$ -test,  $p < 0.01$ )(图 3). 牧食苦草与黑藻后, 萝卜螺的壳长生长较慢, 月增长分别 0.2mm 与 0.7mm, 平均每天仅增长 0.01mm 与 0.02mm, 牧食附着生物与混合食物后则生长较快, 月增长分别达 1.5mm 与 1.6mm, 平均每天增长 0.05mm 以上.

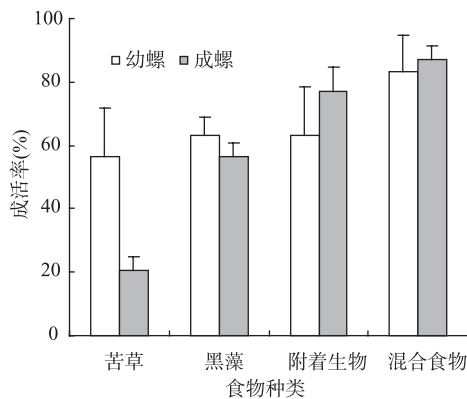


图 1 椭圆萝卜螺牧食不同食物时的成活率 (平均值  $\pm$  标准误)

Fig.1 The survival rate of snail *R. swinhoei* in different food item treatments (Mean  $\pm$  SE)

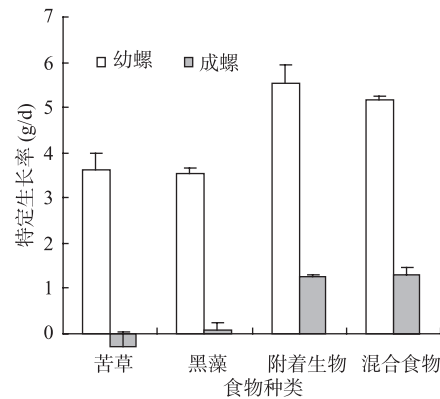


图 2 椭圆萝卜螺牧食不同食物时的特定生长率 (平均值  $\pm$  标准误)

Fig.2 The specific growth rate of snail *R. swinhoei* in different food item treatments (Mean  $\pm$  SE)

### 3 讨论

实验结果表明, 萝卜螺牧食附着生物及混合食物后壳长增长较快(图 3), 达到 0.05mm/d, 高于 Broekhuizen 等 (0.04mm/d)<sup>[18]</sup> 及 Dorgelo 等 (0.03mm/d)<sup>[19]</sup>, 这可能与所选用的螺类、食物种类及实验条件等不同有关. 同样, 椭圆萝卜螺在牧食附着生物与混合食物时成活率与生长率较高, 而在牧食沉水植物时成活率与生长速率较低(图 1, 图 2). 这说明附着生物是椭圆萝卜螺生长较适宜的食物. 实验期间还观察到, 在混合食物中, 萝卜螺主要附集在附着生物网片上, 而在两种沉水植物上的极少, 也很少观察到植物叶片有牧食损害留下的疤痕, 食物仅为苦草或黑藻时, 萝卜螺也牧食沉水植物, 植物叶片上有较多的疤痕. 因此, 本实验结果的解释与 Brönmark 的观点一致, 即萝卜螺牧食水生植物的活体是由于没有其喜食的附着生物, 是一种胁迫行为<sup>[12]</sup>.

萝卜螺在牧食附着生物时生长较快而牧食沉水植物时生长较慢, 可能与食物的营养物质含量水平关系不大. 因为本实验中两种沉水植物(苦草与黑藻)中碳、氮、磷的含量均高于附着生物(表 1). Lodge 分析大量文献得出结论, 水生植物的营养物质含量(特别是氮)并不比藻类等低, 并对无脊椎动物较少牧食水生植物是由于植物营养物质含量低的观点予以坚决驳斥<sup>[6]</sup>. 因此, 对本实验结果的解释是: 一是水生植物的物理结构保护作用. 附着生物中的附生藻类、细菌及原生动物等的细胞壁较薄, 故易于牧食, 而水生植物的细胞壁较厚, 可能会使牧食动物的齿舌脱落<sup>[20]</sup>, 因而坚韧的植物限制无脊椎动物的牧食<sup>[21-22]</sup>. 也有研究表

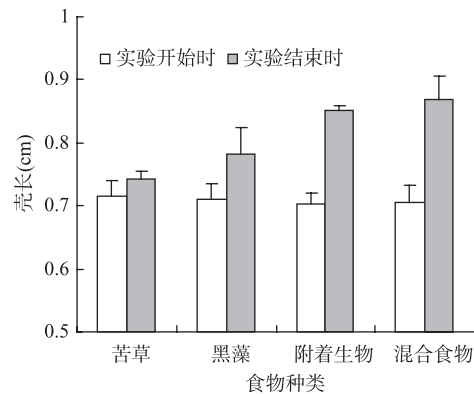


图 3 幼螺牧食不同食物时的壳长增长情况 (平均值  $\pm$  标准误)

Fig.3 The shell length of juvenile snail in different food item treatments (Mean  $\pm$  SE)

表1 食物中碳、氮、磷的含量(平均值±标准误)

Tab.1 The content of carbon, nitrogen and phosphorus in foods (Mean±SE)

食物种类	C (g/kg)	N (g/kg)	P (g/kg)
附着生物	221.7±11.3	20.4±1.8	5.72±0.3
轮叶黑藻	376.9±15.6	39.8±3.7	9.51±0.9
苦草	342.8±8.8	31.4±2.2	6.12±0.5

明,植物的坚韧度一般与其干物质含量相关,干物质含量高的水生植物适口性(palatability)往往较差<sup>[14]</sup>, Elger与Willby甚至提议将植物的干物质含量作为植物适口性的指标物质<sup>[23]</sup>.也可能与植物组织的粗纤维含量有关,因为这关系到食物的转化效率,进而影响到螺类生长发育,当然这需对食物样品进行分析才能确认;二是水生植物的化学防护作用.一些学者认为,化学防护物的存在是水生动物较少牧食水生植物最合理的解释<sup>[21,24-25]</sup>.如,Prusak等研究表明,在21种水生植物的粗提取物中约一半以上含有抵御某种龙虾(*Procambarus spiculifer*)牧食的化学物质<sup>[26]</sup>.Parker等也发现草鱼等水生动物不喜食的某种水生植物(*Micranthemum umbrosum*)中含有4种化学防护物质<sup>[27]</sup>.Elger与Lemoine通过对静水椎实螺(*Lymnaea stagnalis*)的食物选择性研究也证实了适口性好的植物组织中酚类含量(phenolic content)往往较低<sup>[14]</sup>.我们实验所选用的两种沉水植物是否含有化学防护物质及其对萝卜螺牧食的影响还有待进一步分析及实验验证;三是附着生物是附生藻类、细菌及原生动物等多种微小生物的集合体,虽然其碳、氮、磷的含量低于水生植物(表1),但各种微量营养元素应更全面更丰富,因而有利螺类的快速生长.此外,本实验采集的附着生物来自太湖梅梁湾的网片,含有一定比例的微量无机颗粒物(fine sediment),可能会促进螺类生长<sup>[18]</sup>.

与牧食苦草相比,萝卜螺在牧食轮叶黑藻时的生长率及存活率均要高些,对成螺而言这些指标差别更为明显.李宽意等通过实验发现同规格的椭圆萝卜螺对苦草牧食率为78.6mg/(g·d),对轮叶黑藻仅为47.5mg/(g·d)<sup>[15]</sup>.萝卜螺牧食较多的苦草,其生长率也应该较高,似乎与本实验结果矛盾.可以从三方面加以解释:一是苦草的营养物质含量明显低于轮叶黑藻(*t*-test,  $p < 0.01$ )(表1),萝卜螺牧食较多的苦草可能是因为植物营养相对不足造成的.还可能与两种植物的粗纤维含量及鲜嫩程度有关,因为这关系到食物的可得性、适口性及食物转化效率,从而会对螺类的生长发育产生影响,当然这需要对植物样品进行分析才能确认;二是实验周期不同,李宽意等<sup>[15]</sup>实验周期仅3d,而本实验长达一个月.两实验中萝卜螺均饥饿了48h,饥饿螺类的短期牧食行为可能与长期牧食行为有所不同;三是苦草可能含有化学防护物质, Li等曾报道同属苦草(*V. natans*)含有一定量的酚类<sup>[28]</sup>,该类物质的存在可能对萝卜螺的生长产生了负面影响.

#### 4 参考文献

- [1] Horppila JJ, Ruuhijärvi, Rask M *et al.* Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. *Journal of Fish Biology*, 2000, **56**: 51-72.
- [2] Nurminen L, Horppila J, Lappalainen L *et al.* Implications of rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) herbivory on submerged macrophytes in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 2003, **506**: 511-518.
- [3] Jeppesen E, Kristensen P, Jensen JP *et al.* Recovery resilience following a reduction in external phosphorus loading of shallow, eutrophic Danish lakes: duration, regulating factors and methods for overcoming resilience. *Marcode Marchi*, 1991, **48**: 127-148.
- [4] Lauridsen T, Jeppesen E, Andersen FO. Colonization of submerged macrophytes in shallow fishmanipulated Lake Væng: impact of sediment composition and waterfowl grazing. *Aquatic Botany*, 1993, **46**: 1-15.
- [5] Jacobsen D, Sand-Jensen K. Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from danish freshwaters. *Freshwater Biology*, 1992, **28**: 301-308.
- [6] Lodge DM. Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany*, 1991, **41**: 195-224.
- [7] Brown KM. Mollusca: Gastropoda. In: Thorp JH, Covich AP eds. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. San Diego: Academic Press, 1991: 285-314.
- [8] Reavell PE. A study of the diets of some British freshwater gastropods. *Journal of Conch*, 1980, **30**: 253-271.

- [9] Carpenter SR, Lodge DM. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 1986, **26**: 341-370.
- [10] Thomas JD. Mutualistic interactions in freshwater modular systems with molluscan components. *Advances in Ecological Research*, 1990, **20**: 125-178.
- [11] Brönmark C. Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach. *Oikos*, 1985, **45**: 26-30.
- [12] Bronmark C. How do herbivorous freshwater snails affect macrophyte?—A comment. *Ecology*, 1990, **71**(3): 1212-1215.
- [13] Underwood GJC, Thomas JD, Baker JH. An experimental investigation of interactions in snail–macrophyte–epiphyte systems. *Oecologia*, 1992, **91**: 587-595.
- [14] Elger A, Lemoine D. Determinants of macrophyte palatability to the pond snail *Lymnaea stagnalis*. *Freshwater Biology*, 2005, **50**: 86-95.
- [15] 李宽意, 刘正文, 胡耀辉等. 椭圆萝卜螺对三种沉水植物的牧食研究. *生态学报*, 2006, **26**(10): 3221-3224.
- [16] Pinowska A. Effects of snail grazing and nutrient release on growth of the macrophytes *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis* and the filamentous green alga *Cladophora* sp. *Hydrobiologia*, 2002, **479**: 83-94.
- [17] Lodge DM. Selective grazing on periphyton: A determinant of freshwater gastropod microdistributions. *Freshwater Biology*, 1986, **6**: 831-841.
- [18] Broekhuizen N, Parkyn S, Miller D. Fine sediment effects on feeding and growth in the invertebrate grazers *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda, Hydrobiidae) and *Deleatidium* sp. (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Hydrobiologia*, 2001, **457**: 125-132.
- [19] Dorgelo J, Meester H, van Velzen C. Effects of diet and heavy metals on growth rate and fertility in the deposit-feeding snail *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) (Gastropoda: Hydrobiidae). *Hydrobiologia*, 1995, **316**: 199-210.
- [20] Thomas JD. Chemical ecology of the snail hosts of schistosomiasis: snail–snail and snail–plant interactions. *Malacologia*, 1982, **22**: 81-91.
- [21] Cronin G, Lodge DM, Hay ME *et al.* Crayfish feeding preferences for freshwater macrophytes: the influence of plant structure and chemistry. *Journal of Crustacean Biology*, 2002, **22**: 708-718.
- [22] Irons III JG, Oswald MW, Bryant PJ. Consumption of leaf detritus by a stream shredder: influence of tree species and nutrient status. *Hydrobiologia*, 1988, **160**: 53-61.
- [23] Elger A, Willby NJ. Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability: the case of freshwater macrophytes. *Functional Ecology*, 2003, **17**: 58-65.
- [24] Herms DA, Mattson WJ. The dilemma of plants—to grow or defend? *Quarterly Review of Biology*, 1992, **67**: 283-335.
- [25] Newman RM. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates. A review. *Journal of the North American Benthological Society*, 1991, **10**: 89-114.
- [26] Prusak AC, O'neal J, Kubanek J. Prevalence of chemical defenses among freshwater macrophytes. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, **31**: 1145-1160.
- [27] Parker JD, Collins DO, Kubanek J *et al.* Chemical defenses promote persistence of the aquatic plant *micranthemum umbrosum*. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, **32**: 815-833.
- [28] Li YK, Yu D, Xu XW *et al.* Light intensity increases the susceptibility of *Vallisneria natans* to snail herbivory. *Aquatic Botany*, 2005, **81**: 265-275.