第 37 卷第 12 期
2013 年 12 月

水 产 学 报
JOURNAL OF FISHERIES OF CHINA

Vol. 37, No. 12
Dec., 2013

文章编号:1000 - 0615(2013)12 - 1807 - 08　　DOI:10.3724/SP.J.1231.2013.38780

脉红螺摄食节律的研究

王平川[1], 张立斌[2], 潘 洋[2,3], 张 涛[2*], 李朝霞[1], 班绍君[2,3]

(1. 青岛农业大学海洋科学与工程学院,山东 青岛 266109;
2. 中国科学院海洋研究所,海洋生态与环境科学重点实验室,山东 青岛 266071;
3. 中国科学院大学,北京 100049)

摘要:应用实验生态学方法,以菲律宾蛤仔为饵料对脉红螺的摄食行为规律进行了研究。结果发现,当温度达到 10.40 ℃时,脉红螺第一次出现摄食行为,日均摄食量为 0.01 g/个;非交配期内,摄食量随温度升高而增大,当温度达 16.20 ℃时,摄食量达最大值,为 0.54 g/个,摄食周期为 4 d;进入交配期后,脉红螺摄食量随温度升高先增加后减少,同时与交配率呈负相关关系;当温度达到 18.05 ℃,交配率达最小值 0.03,脉红螺日均摄食量达到最大的 5.32 g/个,此时摄食周期为 3.72 d。非交配期摄食量(c)与温度(t)间回归关系为 $c = 0.01t^2 - 0.24t + 1.18$, $r = 0.97$,交配期摄食量(c)分别与温度(t)、交配率(m)的回归关系为 $c = -0.13t^2 + 5.18t - 48.08$, $r = 0.61$; $c = -2.92m + 3.33$, $r = -0.48$。研究表明,脉红螺摄食周期变化为 4 d,且温度和交配率作为两个重要的因素对其有显著影响。

关键词:脉红螺;摄食节律;温度;交配率

中图分类号:S 966.2　　**文献标志码**:A

脉红螺[*Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)]隶属于软体动物门(Mollusca)、腹足纲(Gastropoda)、骨螺科(Muricidae)、红螺属(*Rapana*),主要分布于我国渤海、黄海、东海及朝鲜、日本、俄罗斯沿海,由于其足部肥大,味道鲜美,营养丰富,甚为人们所喜食,具有很高的经济价值。

目前,我国脉红螺的供应绝大部分依赖采捕野生资源。近年来,随着价格的不断提高,采捕强度越来越大,野生资源衰退严重。从 20 世纪 90 年代开始,一些科研单位和育苗企业尝试进行脉红螺人工育苗,但出苗效率极低,远未实现产业化规模,严重影响了出苗量和增养殖业的发展。

对美国 Chesapeake Bay 脉红螺的研究表明,自然状态下,从 11 月中旬至次年 3 月初呈不活跃的状态,交配与产卵活动则分别发生在 2 月至 11 月中旬、5 月下旬至 8 月[1],而中国山东沿海的脉红螺产卵季节则集中出现在每年 6—8 月[2]。在过去的几十年中,脉红螺不断在原产地外的新海区被发现[3-4],因此国外学者对该种类进行了更深入的调查研究,包括其成体对温度、盐度的耐受[5-6],繁殖[7]与生长能力[8],及对当地生态环境的潜在影响[9]等。同时,国内学者在脉红螺的生态习性[10],繁殖生物学[2],人工采苗[11]以及解剖学[12-13]等方面亦取得一定研究进展。

脉红螺为肉食性螺类,自然环境中捕食双壳贝类,与植食性螺类相比具有独特的摄食习性。有关脉红螺摄食的研究,目前主要集中于摄食选择[14-15]、脉红螺摄食对当地双壳贝类资源的影响[3]以及摄食方式、摄食个体与自身壳高间的关系[16]等方面,而很少涉及脉红螺摄食节律。本实验系统研究了温度和交配行为对脉红螺摄食的影响以及非交配期和交配期脉红螺摄食周期,以进一步了解脉红螺的摄食习性,为脉红螺的苗种繁育和增养殖提供理论数据。

收稿日期:2013-06-20　　**修回日期**:2013-09-01

资助项目:国家科技支撑计划(2011BAD13B01,2011BAD45B01);国家自然科学基金项目(31200280)

通信作者:张 涛,E-mail:tzhang@qdio.ac.cn

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验所用脉红螺采自丹东东港近海，水深约 6 m，采捕时水温 4.5 ℃，网笼诱捕，共采集 180 个脉红螺，平均湿重（186 ± 21.00）g，平均壳高（100 ± 3.85）mm，泡沫箱密封保存运至山东荣成俚岛海带育苗场，清理壳体，于水温 4.6 ℃入池，暂养两周，暂养阶段维持自然水温，投喂菲律宾蛤仔作为饵料。

1.2 实验方法

实验方案 将实验脉红螺均等分为 4 组，放入 4 个大小为 1 m × 1 m × 1.2 m 的实验池中，养殖密度为 8.04 个/m^2，使用控温仪控温，每日升温 0.5 ℃，至 23 ~ 24 ℃恒温，每日投喂过量蛤蜊，使实验池中始终有饵料剩余（每日初始投喂蛤蜊 30 个，间隔 8 小时观察摄食状况，若脉红螺摄食旺盛，剩余蛤蜊数量少于 10 个，则补足至初始投喂量）。其中，将第一次出现交配行为之前的时期定义为非交配期，此后的时期直至出现第一次产卵行为前，定义为交配期。

计算方法

日均摄食量：$W_1 = (W_2 - W_3 - W_4)/N$；

交配率：$M = n/N$；

每日死亡率：$D = d/(d + N)$；

累计死亡率：$C = (d_1 + d_2 \cdots\cdots + d_n)/(d_1 + d_2 \cdots\cdots + d_n + N)$（至当日累计死亡的脉红螺个数与原脉红螺总数量之比）

W_1：日均单个脉红螺摄食菲律宾蛤仔肉重（g/个）；W_2：当日投入菲律宾蛤仔总重（g）；W_3：第二日被摄食菲律宾蛤仔壳重（g）；W_4：剩余菲律宾蛤仔总重（g）；M：交配率；N：当日存活脉红螺个数；D：每日死亡率；C：累计死亡率；n：当日出现交配行为的脉红螺个数；d：当日死亡脉红螺个数。

摄食变化量：摄食变化量 = 当日摄食量 − 前日摄食量

同时为方便比较观察，当日摄食变化量为正值时定义为 1，负值时定义为 −1，以此比较摄食的周期变化规律。

为完成对脉红螺摄食周期的初步探究，本实验中简要的将脉红螺摄食量完整的一次增长和降低的过程定义为一个摄食周期，因此摄食周期的计算即为（摄食天数/摄食增减变化次数）×2。

1.3 数据采集与分析

每日定时测量温度，记录上述实验值。实验数据为 4 个平行组的平均值，使用 Excel 2010、SPSS 18.0 进行数据处理与图表绘制。

2 结果

2.1 非交配期脉红螺死亡率

3 月 27 日脉红螺死亡出现最高峰，当日死亡率为 0.08，随后趋于稳定，且在较长时间中（4 月 5 日至 4 月 15 日）状态良好，均未出现死亡状况（图 1）。

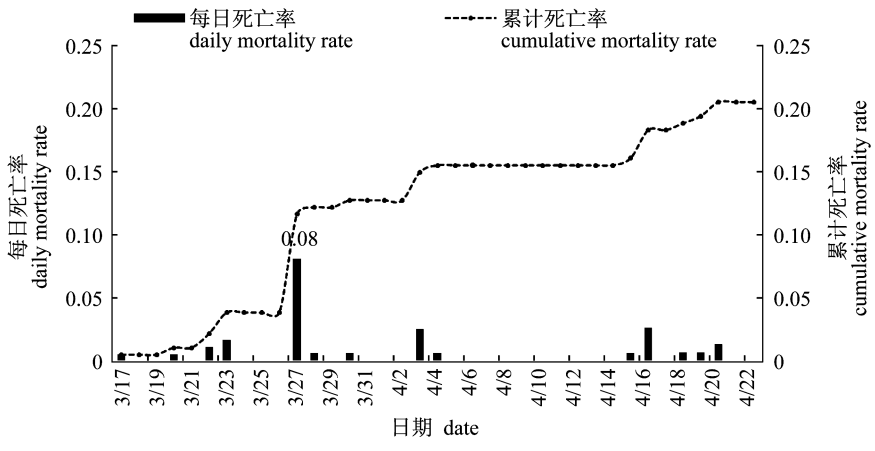

图 1 非交配期脉红螺每日与累计死亡率变化关系

Fig. 1 The daily and cumulative mortality rate in the period without mating behavior

2.2 温度对非交配期脉红螺摄食的影响

在非交配期内，脉红螺摄食量呈持续升高趋势（图 2）。实验过程中，最低温度为 3.90 ℃时脉红螺未摄食，初始摄食温度为 10.40 ℃（4 月 9

日),摄食量为 0.01 g/个,随后 7 天时间内,脉红螺摄食量呈小幅度波动,范围为 0 ~ 0.08 g/个,摄食开始后第 9 天(4 月 17 日),温度达到 12.98 ℃时,摄食量达到 0.07g/个,摄食开始后第 9 ~ 10 天、第 12 ~ 13 天有两次极大增长,增长量分别为 0.17 g/个与 0.21 g/个,4 月 21 日当温度为 16.20 ℃时,摄食量最大,为 0.54 g/个。

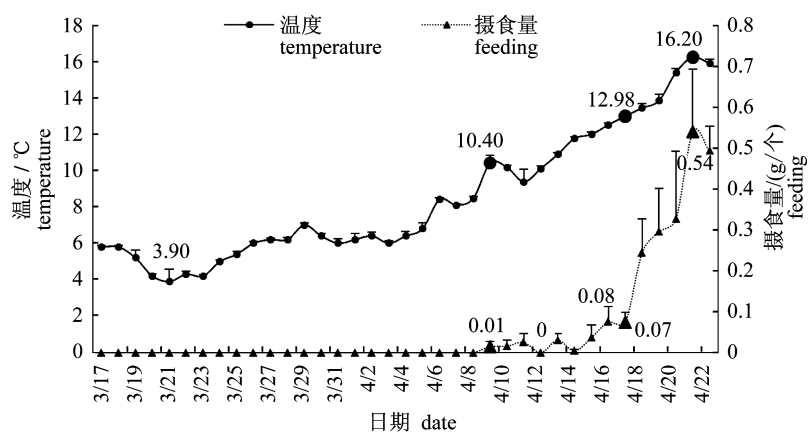

图 2　非交配期脉红螺摄食量与温度变化关系

Fig. 2　The changes of feeding and temperature in the period without mating behavior

SPSS 回归分析可知,脉红螺摄食量(c)与温度(t)回归关系为 $c = 0.01t^2 - 0.24t + 1.18$,曲线拟合优度 $R^2 = 0.95$,相关系数 $r = 0.97$,经方差分析检验,曲线可信($P < 0.001$)(图 3)。

2.3　非交配期脉红螺摄食周期

脉红螺开始摄食后第 9 天(4 月 17 日)摄食量变化出现最小波动,幅度为 0.001 g/个,摄食后第 13 天(4 月 21 日)时出现最大摄食增加量,为 0.21 g/个,其后出现最大摄食减少量,为 -0.05 g/个(图 4)。

非交配期内脉红螺摄食量的增加与减少天数分别为10 d和4 d,摄食量增加的持续天数分别为 3、1、2、4 d,减少的持续天数均为 1 天,平均一个周期时间为 4 d(图 5)。

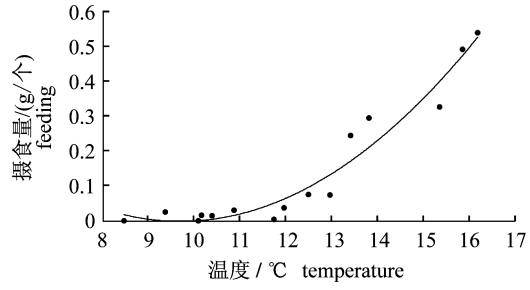

图 3　非交配期脉红螺摄食量与温度回归关系

Fig. 3　The relation between feeding and temperature in the period without mating behavior

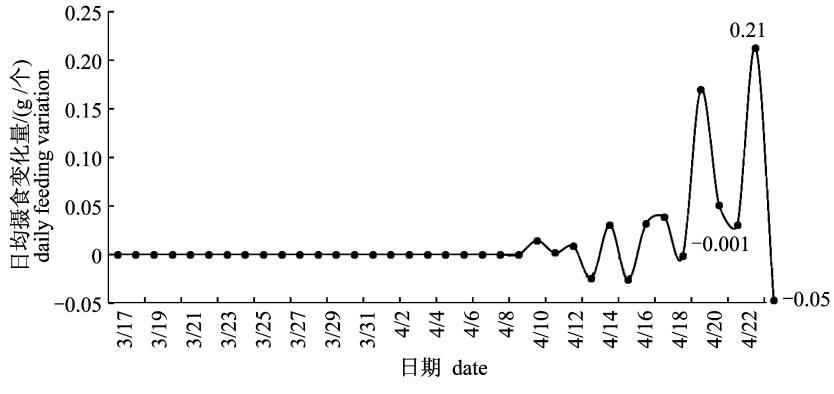

图 4　非交配期脉红螺摄食变化量

Fig. 4　The feeding variation in the period without mating behavior

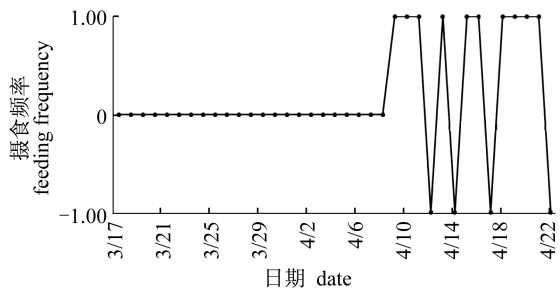

图 5 非交配期脉红螺摄食变化频率

Fig. 5 The change frequency of feeding in the period without mating behavior

2.4 交配期脉红螺死亡率

在4月23日与4月28日两天中脉红螺死亡率达该阶段的最大值,为 0.02,其余时间中脉红螺死亡情况时有出现,但随时间推移,死亡情况出现频率降低(图 6)。

2.5 温度和交配率对交配期脉红螺摄食的影响

交配期内,脉红螺摄食量随温度升高,先升高再降低(图 7)。当温度达到 15.88 ℃时(4 月 22 日)脉红螺开始交配,进入交配期,摄食量为 0.49 g/个,温度 18.05 ℃时(5 月 3 日)摄食量达到最大,为 5.32 g/个。至 5 月 23 日时,温度首次超过 23 ℃,达到 23.15 ℃,此后温度维持在 23 ~24 ℃范围内,脉红螺摄食量呈波动下降趋势,在 6 月 11 日时达到最小,为 0.28 g/个。

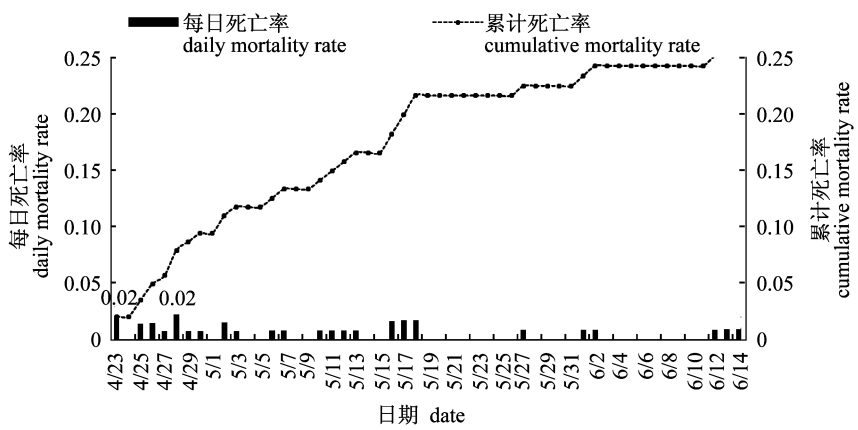

图 6 交配期脉红螺每日与累计死亡率变化关系

Fig. 6 The daily and cumulative mortality rate in the period with mating behavior

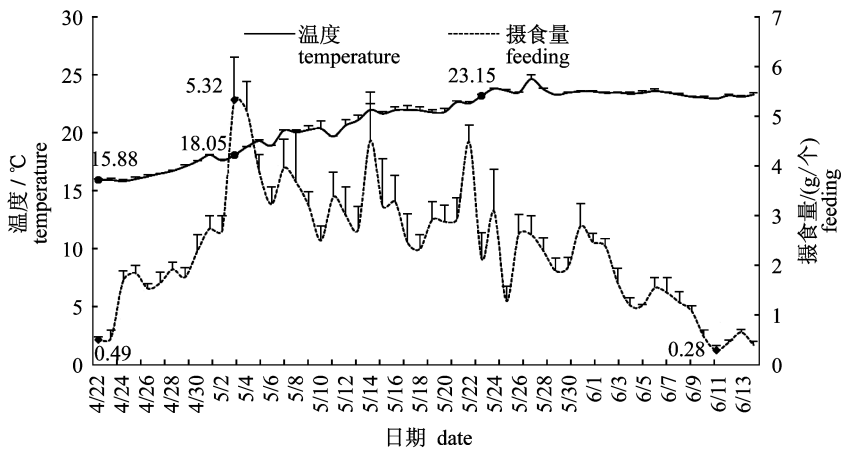

图 7 交配期脉红螺摄食量与温度关系

Fig. 7 The relationship between feeding and temperature in the period with mating behavior

SPSS 回归分析可知,脉红螺成螺摄食量(c)与温度(t)回归关系为 $c = -0.13t^2 + 5.18t - 48.08$,曲线拟合优度 $R^2 = 0.37$,相关系数 $r = 0.61$,经方差分析检验,曲线可信($P < 0.001$)(图 8)。

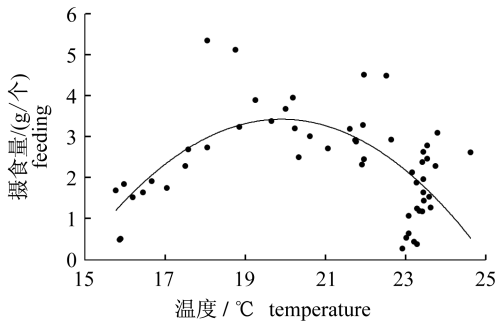

图 8　交配期脉红螺摄食量与温度回归关系

Fig. 8　The relation between feeding and temperature in the period with mating behavior

在交配期内,脉红螺摄食量与交配率呈负相关关系。4 月 22 日时交配率为 0.13,此时脉红螺摄食量仅为 0.49 g/个,此后随着交配率的下降,摄食量增加,至 5 月 3 日时,当交配率达到最小值 0.03 时,摄食量达到最大,为 5.32 g/个;此后摄食量随着交配率的持续增加呈现波动降低趋势(图 9)。

SPSS 回归分析可知,脉红螺摄食量(c)与交配率(m)回归关系为 $c = -2.92m + 3.33$,曲线拟合优度 $R^2 = 0.23$,相关系数为 $r = -0.48$,经方差分析检验,曲线可信($P < 0.001$)(图 10)。

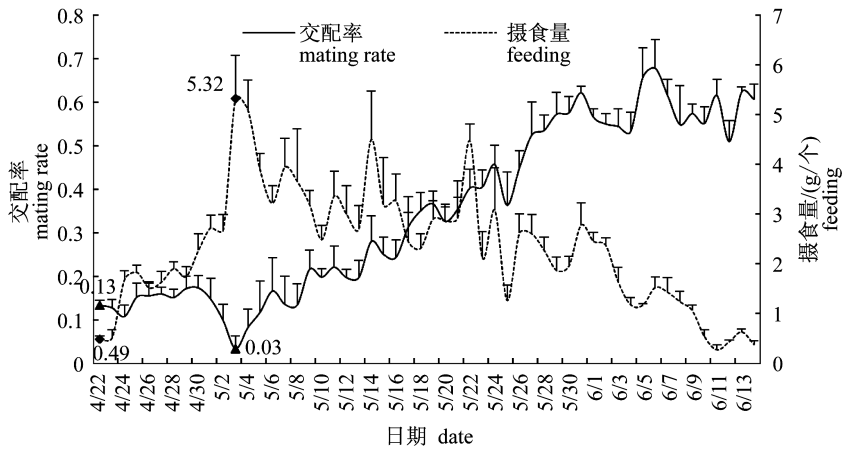

图 9　交配期脉红螺摄食量与交配率关系

Fig. 9　The relationship between feeding and mating rate in the period with mating behavior

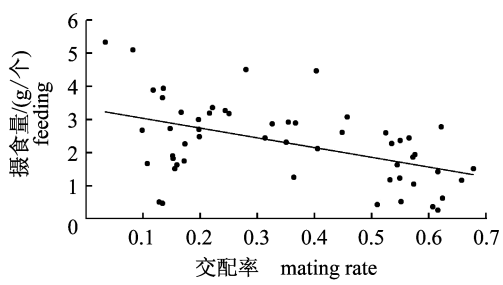

图 10　交配期脉红螺摄食量与交配率回归关系

Fig. 10　The relation between feeding and mating rate in the period with mating behavior

2.6　交配期脉红螺摄食周期

在交配期内,脉红螺摄食存在明显的周期性。交配期开始第 12 天(5 月 3 日)脉红螺摄食出现最大增加量,为 2.64 g/个,而最大减少量则出现在交配开始后的第 32 天(5 月 23 日),为 -2.34 g/个(图 11)。交配期内,脉红螺摄食量增减变化的频率明显增加,平均一个摄食周期缩短为 3.72 d(图 12)。

3　讨论

3.1　温度对脉红螺摄食影响

大量研究表明,温度对贝类摄食具有重要影响,其作用通常可表示为幂函数的关系,即摄食率在一定温度范围内,会显著随温度升高而呈幂函数增长[17]。本实验中,非交配期脉红螺摄食增长符合该规律,且摄食量的增加持续至交配期阶段。在交配期伊始,脉红螺摄食量始终保持增长,并达到最大值,这与该阶段温度的持续升高紧密相关,虽然该期内出现了交配这一新的影响因素,但是在交配期初始阶段,交配行为发生尚不频繁,因此温度仍作为主要因素作用于脉红螺摄食量变化。

在交配期脉红螺摄食量达最大值后,温度升高,脉红螺摄食量出现下降,此时温度已不再是影响脉红螺摄食量的主要因素,持续增加的交配行为对摄食量的影响开始显现。

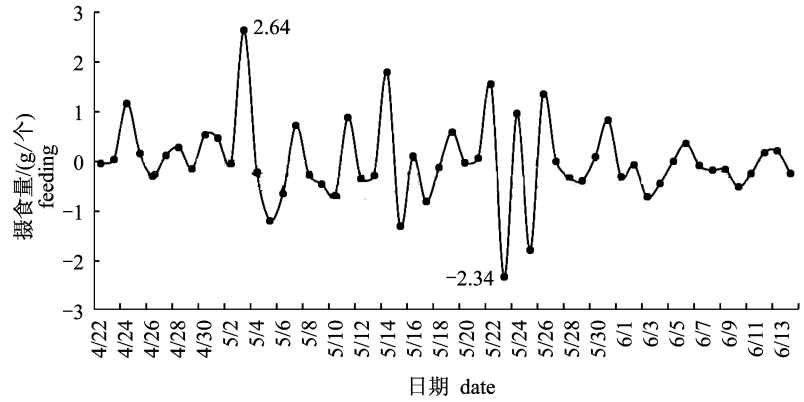

图 11 交配期脉红螺摄食变化量

Fig. 11 The feeding variation in the period with mating behavior

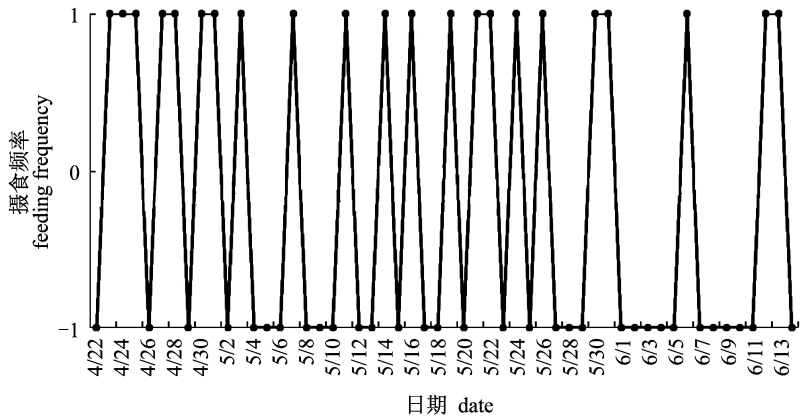

图 12 交配期脉红螺摄食变化频率

Fig. 12 The change frequency of feeding in the period with mating behavior

本实验中,脉红螺摄食的初始温度为 10.4 ℃,相对于福寿螺摄食低温临界值 12 ℃[18],脉红螺更适应冷水环境。且大量研究表明,10 ℃左右可能为脉红螺性腺发育的临界温度[19-21],而性腺发育需要大量营养的积累,因此,温度升高对脉红螺性腺发育的刺激,可能是解释该因素对脉红螺摄食影响的原因之一。

3.2 交配对脉红螺摄食影响

本实验中,交配行为是影响脉红螺摄食的重要因素,随性腺积温增加与营养积累,在水温为 15.88 ℃时第一次出现交配行为。交配期初始阶段,交配率较低,脉红螺摄食量升高,此时交配对脉红螺摄食的抑制尚不明显;交配期随后的阶段,脉红螺摄食量与交配率呈显著负相关关系。

交配与摄食两个行为彼此间紧密相连。贝类中对皱纹盘鲍的研究表明,其繁殖季节,摄食量会出现明显的下降[22]。软体动物中,摄食与交配行为均占据生存的大部分时间[23-24],揭示两者间可能存在相互的竞争与抑制作用。脉红螺交配时雄螺吸附于雌螺壳体上无法进行摄食活动,同时雌螺维持交配姿态,活动减少,基本不进行摄食,这可能是造成脉红螺摄食量随交配率升高而减小的主要原因。同时,交配阶段一些复杂的诱导感受机制可能是造成这一现象的内部原因,有待于深入的研究证实。

3.3 脉红螺摄食周期性

自然环境中,贝类摄食常受昼夜、潮汐等变化的影响,如菲律宾蛤仔存在明显的昼夜摄食节律[25]。而对于脉红螺的研究发现,其在连续摄食的 24 h 中摄食量没有显著差异,即脉红螺摄食没有明显日周期变化[26]。但依据本研究结果,脉红螺摄食存在周期变化过程,且这一周期长度超过日周期变化的限度,该变化周期在无交配行为期内为 4 d,交配行为的出现使该周期出现轻微缩短,为 3.72 d。

通常认为,贝类节律性生物学变化是对环境

周期性变化的适应。在对皱纹盘鲍摄食的初步研究中发现,同一种质量的饵料,皱纹盘鲍每天的摄食量也非恒定,常有较大幅度的上下波动[22]。故脉红螺摄食周期性的产生可能与其他贝类相似,是动物生活在自然条件下的原有特性,可能与栖息环境、捕食对象、自身调节等息息相关。

本实验仅对脉红螺摄食的规律进行了初步的探索,对于温度,交配双因子对脉红螺摄食存在的复杂的交互作用及脉红螺摄食周期可能存在的更深层次的机理尚待进一步的实验验证。

参考文献:

[1] Mann R, Harding J M, Westcott E. Occurrence of imposex and seasonal patterns of gametogenesis in the invading veined rapa whelk *Rapana venosa* from Chesapeake Bay, USA[J]. Marine Ecology Progress Series, 2006, 310: 129 – 138.

[2] 魏利平,王宝钢. 脉红螺繁殖生物学的研究[J]. 水产学报, 1999, 23(2): 150 – 155.

[3] Harding J M, Mann R. Observations on the biology of the veined rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay[J]. Journal of Shellfish Research, 1999, 18(1): 9 – 18.

[4] Pastorino G, Penchaszadeh P E, Schejter L, *et al*. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): A new gastropod in South Atlantic waters[J]. Journal of Shellfish Research, 2000, 19(2): 897 – 899.

[5] Mann R, Harding J M. Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusc[J]. Biological Invasions, 2000, 2(1): 7 – 22.

[6] Mann R, Harding J M. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast [J]. The Biological Bulletin, 2003, 204(1): 96 – 103.

[7] Chung E Y, Kim S Y, Kim Y G. Reproductive ecology of the purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae [J]. Korean Journal Malacology, 1993, 9(2): 1 – 15.

[8] Harding J M, Mann R. Veined rapa whelk (*Rapana venosa*) range extensions in the Virginia waters of Chesapeake Bay, USA [J]. Journal of Shellfish Research, 2005, 24(2): 381 – 385.

[9] Giberto D A, Bremec C S, Schejter L, *et al*. The invasive Rapa Whelk *Rapana venosa* (Valenciennes 1846): status and potential ecological impacts in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay [J]. Journal of Shellfish Research, 2006, 25 (3): 919 – 924.

[10] 刘吉明,任福海,杨辉. 脉红螺生态习性的初步研究[J]. 水产科学, 2003, 22(1): 17 – 18.

[11] 袁成玉. 脉红螺的养殖技术初探Ⅰ:脉红螺的自然海区人工采苗技术[J]. 水产科学, 1992, 11(10): 16 – 18.

[12] 侯圣陶,程济民,侯林,等. 脉红螺 *Rapana venosa* (Valenciennes)生殖系统的组织解剖学研究[J]. 动物学报, 1990, 36(4): 398 – 405.

[13] 侯林,程济民,侯圣陶,等. 脉红螺消化系统的形态学研究[J]. 动物学报, 1991, 37(1): 7 – 15.

[14] Savini D, Harding J M, Mann R. Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) predation rates on hard clams *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) [J]. Journal of Shellfish Research, 2002, 21(2): 777 – 780.

[15] Savini D, Occhipinti-Ambrogi A. Feeding rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea[J]. Helgoland Marine Research, 2006, 60(2): 153 – 159

[16] Giberto D A, Schiariti A, Bremec C S. Diet and daily feeding rates of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) from the Río de la Plata (Argentina-Uruguay) [J]. Journal of Shellfish Research, 2011, 30(2): 349 – 358.

[17] Bayne B L. Feeding physiology of bivalves: time dependence and compensation for changes in food availability [M] // Dame R F, ed. Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. Berlin: Springer-Verlag, 1993: 1 – 24

[18] 刘艳斌,韩微,贤振华. 温度对福寿螺生长发育及摄食的影响[J]. 南方农业学报, 2011, 42(8): 901 – 905.

[19] MacKenzie C L. Growth and reproduction of the oytster drill *Eupleura caudata* in the York River, Virginia[J]. Ecology, 1961, 42(2): 317 – 338.

[20] Hsieh B B. Variation and prediction of water temperature in York River estuary at Gloucester Point, Virginia [D]. Williamsburg: Virginia Institute of Marine Science, College of William & Mary, 1979.

[21] Federighi H. Studies on the oyster drill (*Urosalpinx cinerea*, Say) [M]. US: Bulletin of the Bureau of Fisheries, 1931.

[22] 聂宗庆,燕敬平. 皱纹盘鲍成体摄食习性的初步研究[J]. 水产学报, 1985, 9(1): 19 – 27.

[23] Susswein A J, Gev S, Feldman E, *et al*. Activity patterns and time budgeting of *Aplysia fasciata* under field and laboratory conditions[J]. Behavioral and Neural Biology, 1983, 39(2): 203 – 220.

[24] Susswein A J. Effects of food deprivation upon behavioral patterns and time budgeting of *Aplysia fasciata*[J]. Behavioral and Neural Biology, 1984, 42(2): 127 – 133.

[25] 吴桂汉,陈品健,江瑞胜,等. 盐度和昼夜节律对菲律宾蛤仔摄食率的影响[J]. 台湾海峡, 2002, 21(1): 72 – 77.

[26] Seyhan K, Mazlum E R, Emiral H, *et al*. Diel feeding periodicity, gastric emptying, and estimated daily food feeding of whelk(*Rapana venosa*) in the south eastern Black Sea (Turkey) marine ecosystem [J]. Indian Journal of Marine Sciences, 2003, 32(3): 249 – 251.

The feeding rhythm of veined rapa whelk *Rapana venosa*(Valenciennes, 1846)

WANG Pingchuan[1], ZHANG Libin[2], PAN Yang[2,3], ZHANG Tao[2*], LI Zhaoxia[1], BAN Shaojun[2,3]

(1. *Marine Science and Engineering College, Qingdao Agriculture University, Qingdao* 266109, *China*;
2. *Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao* 266071, *China*;
3. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*)

Abstract: As one of the most commercially important whelks, *Rapana venosa*(Valenciennes, 1846), is native to the Sea of Japan, Yellow Sea, East China Sea and the Bohai Sea. The studies on it focus on reproductive biology and ecological characteristics in our country. The constant failures of *R. venosa's* artificial breeding show that we still don't understand reproductive process of *R. venosa* well. *R. venosa* is a large predatory gastropod with broad environmental tolerances, usually taking bivalve species as food. So the further studies of its feeding habits would provide a basis for understanding this species's ecological characteristics which may promote the development of artificial breeding. So in this study we describes the feeding behavior of *R. venosa* in controlled laboratory settings. It showed the first feeding behavior which consumed 0.01 g of bivalves tissue at 10.4 ℃. Daily feeding was increasing constantly due to the temperature rise and reached 0.54 g at 16.20 ℃, the maximum during the period had four days of feed periodicity without mating. However, before the whelks ate less following the increase of mating rate, the feeding of the whelks climbed up firstly along with the variation of temperature in the period with mating behavior. The max daily feeding amount of fresh tissue was 5.32 g per whelk when the mating rate reached the minimum 0.03 at 18.05 ℃. The new feed periodicity was 3.72 days. The relationship between feeding(c) and temperature(t) without mating behavior was expressed as $c = 0.01t^2 - 0.24t + 1.18$, $r = 0.97$. With the existing of mating, the relationship between feeding(c) and temperature(t) was expressed as $c = -0.13t^2 + 5.18t - 48.08$, $r = 0.61$; meanwhile, the relationship between feeding(c) and mating rate(m) was expressed as $c = -2.92m + 3.33$, $r = -0.48$. We concluded that the temperature and mate rate had important impacts on feeding amount significantly and speculated that *R. venosa* has a feeding periodicity about 4 days from this work. According to the results, before the mating behavior occurring frequently, temperature is the major factor on *R. venosa's* feeding. Then the feeding amount was decreasing with the increasing of mating rates, which showed the most important factor is changed from temperature to mating rates. Otherwise, the feeding periodicity of *R. venosa* during this period may relate to the characteristics which shaped in natural conditions.

Key words: *Rapana venosa*; feeding rhythm; temperature; mating rate

Corresponding author: ZHANG Tao. E-mail: tzhang@qdio.ac.cn