

枸杞岛海藻场角蝾螺夏季摄食选择性及其生态学意义

周曦杰, 章守宇*, 王旭, 蒋日进, 赵静

(上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306)

摘要: 于2013年夏季对枸杞岛海藻场螺类优势种角蝾螺进行了稳定同位素、摄食选择性、消化代谢物粒径等系列实验。稳定同位素结果显示,角蝾螺是牧食性生物,在藻场中的营养级为2.12,属初级消费者,底栖海藻是角蝾螺的主要食源,贡献率为94.5%;摄食选择性实验结果显示,角蝾螺具有较宽的摄食选择,能够摄食海带、铜藻、粗枝软骨藻等11种大型藻类,其中铜藻及蜈蚣藻是枸杞岛潮下带的重要优势种;消化代谢物实验结果显示,角蝾螺的啃食作用能为藻场碎屑提供增量,角蝾螺对海藻场碎屑的增量为(0.016~0.094)g/d,经过啃食及消化作用产生的碎屑主要粒级为 $1\Phi (>250\ \mu\text{m})$ 。稳定同位素分析—摄食选择偏好实验—螺类消化代谢物粒径分析的系列研究表明,角蝾螺在枸杞岛海藻场的群落食物网中,可以起到连接牧食食物链和碎屑食物链的重要作用。

关键词: 角蝾螺; 碎屑; 摄食选择性; 同位素; 海藻场

中图分类号: S 932.5

文献标志码: A

海藻场通常指由大型底栖海藻为支撑物种而构成的中低潮带和潮下带区域,其底部茂密的底栖海藻与海水中的浮游植物一起构成了初级生产力的二元结构,是世界上最具有生产力的海域类型之一^[1];底栖海藻及其藻体碎屑等的存在,为海藻场内部复杂结构的食物网形成提供了多样的食物源^[2]。同时,大型底栖海藻覆盖而产生的减缓水流和降低光照效应、以及缩小水温及其他环境因子的日变化幅度等,为各类生物提供了优良的生存环境^[3]。营岩礁半固着生活的螺类生物在海藻场环境中,以大量的海藻叶片以及部分底栖海藻小型摄食者为食物^[4],对于众多基岩海岸和岛礁潮下带的底栖生物群落结构及其优势种组成等都会产生不可忽视的影响^[5-6],但国内外少见螺类对特定海域生境利用模式及生态影响的研究。

枸杞岛海藻场的支撑物种铜藻占底栖海藻总生物量的90%以上^[7],鱼类等生物资源生物量大、种类多样性丰富^[8-9],显示了该海域较高的生产力基础,其中很大一部分初级生产力为底栖海

藻及其藻体碎屑所提供^[10]。调查发现,枸杞岛海藻场中的螺类优势种及重要经济种角蝾螺不仅与底栖海藻的分布重复度高,而且底栖海藻的叶面边缘存在不同程度的被啃食现象。然而,海藻场中螺类生物的摄食选择性对饵料生物的啃食速率及其啃食作用对海藻场有机碎屑组成产生的影响等都缺乏有针对性的研究。本实验将通过枸杞岛海藻场螺类优势种角蝾螺(*Turbo cornutus*)的同位素营养级与食源贡献度、对底栖海藻的啃食选择性、啃食碎屑及消化代谢物粒径等的研究,探讨螺类生物对海藻场生态系统有机碎屑的贡献,以期海藻场螺类资源的保护与合理利用、以及解析海藻场的生物资源养护机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 角蝾螺及其潜在食源同位素分析

用于同位素分析的角蝾螺样品在蒸馏水中进行清洗、移除螺壳,截取足部肌肉组织(螺类足部脂质少,无需脂质抽取,是碳同位素分析最具代表性的组织);食物源同位素样本为角蝾螺的潜在

收稿日期:2014-08-21 修回日期:2015-01-15

资助项目:国家自然科学基金(41176110);浙江省自然科学基金(LY13D060006)

通信作者:章守宇,E-mail:syzhang@shou.edu.cn

食物源,即浮游植物、颗粒有机物(POM)、土壤有机质(SOM)、以及底栖海藻,其中浮游植物用浮游植物 I 型网在海藻场采集,POM 用采水器采集,SOM 利用绑定在藻场内的有机质捕获器采集,底栖海藻通过潜水采样采集。所得样品均在 60 °C 条件下进行充分干燥。

处理后的样品送往中国科学院植物研究所生态中心稳定同位素重点开发实验室(北京)测定稳定碳、氮同位素比值,所用仪器为 MAT253 同位素比率质谱仪(Thermo Fisher Scientific 公司)。同位素比例用传统的 δ 标志进行表达:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$$

式中, X 代表 ^{13}C 和 ^{15}N , R 代表 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$, δ 值的大小与其标准有关,不同样品间的比较必须采取同一标准^[11]。本实验用碳稳定同位素通用标样为美国南卡罗来州的碳酸盐陨石 PDB (Peedee Belemnite, $\delta^{13}\text{C}$ 值精度 $< \pm 0.01\%$),氮稳定同位素标样为纯净空气中的 N_2 ^[12] ($\delta^{15}\text{N}$ 值精度 $< \pm 0.02\%$)。得到各潜在食物源及角螺螺的稳定碳氮同位素值后利用 IsoSource 软件计算消费者计算各初级产出对消费者的可能营养贡献率。

1.2 角螺螺对底栖海藻的摄食选择性实验与碎屑采集

摄食选择性实验在长 10 m、宽 1 m、高 1 m 的室内水槽进行,水槽中沿长度方向等间隔、竖直放置角螺螺饲养管(图 1);饲养管为直径 25 cm、高 30 cm 的 PVC 管,管底内置直径 24 cm、高 2 cm 的光滑水泥圆板,其上搁置 10 cm × 10 cm × 10 cm 水泥块作为附着基,以保证营半固着生活于岩礁的角螺螺能够保持其摄食习性;饲养管顶部用 500 目筛绢网盖紧,以防止角螺螺爬出及外源颗粒流入;饲养管底部的水泥圆板下方用 500 目筛绢网衬底、并与 PVC 管捆缚固定,以防止实验产生的藻体微粒和代谢物等碎屑漏出饲养管,底部筛绢网设有拉链,便于冲洗获取碎屑;饲养管上方设有充气泵,保证管内溶解氧充足;水槽中的海水取自养殖场的沙滤沉淀海水,约 8 m³,水温变化范围 22 ~ 26 °C,盐度 30。

用于摄食实验的角螺螺通过潜水采样获得,实验前先使其饥饿,即不投喂,待其胃排空后再投喂。为保证实验数据准确,投喂第一天的摄食量不列入计算分析。

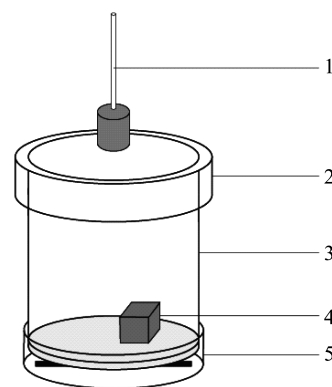


图 1 角螺螺饲养管结构示意图

1. 充气泵,2. 筛绢顶盖,3. PVC 饲养管,4. 水泥板基底及附着基,5. 衬底筛绢网

Fig. 1 Design of *T. cornutus* feeding tube

1. air pump,2. PVC feeding tube,3. bolting cloth top,4. concrete plates & concrete substrate,5. bolting cloth substrate

投喂海藻选取枸杞岛海藻场 15 种主要底栖海藻,分别为铜藻、瓦氏马尾藻、孔石莼、羊栖菜、粗枝软骨藻、网地藻、舌状蜈蚣藻、日本仙菜、铁钉菜、海带、刺松藻、珊瑚藻、叉珊藻、鹿角沙菜、黑木蜈蚣藻,投喂前洗净、沥干、称重(精确到 0.001 g)。

将 3 只个体大小相当的实验角螺螺和足量海藻放入饲养管,盖紧筛绢网顶盖,喂养 24 h 后,将饲养管整体移至 30 L 水桶,取出剩余海藻、水泥块、水泥圆板,打开底部筛绢网拉链,分别用过滤海水冲洗后:1) 对海藻进行沥干、称重;2) 将水桶中的水倒入准备好的 4 层筛网装置,自上而下经过目径为 250、125、63 和 25 μm 的筛网层,将筛网取下进烘箱 60 °C 烘干、称重,扣除筛网重得到不同粒径的碎屑干重(精确到 0.001 g)。

实验共进行 6 批次,每批次 15 组分别投喂不同海藻(共 15 种),每组 3 个饲养管用同一种海藻投喂 3 天(不包括投喂第一天)。每组 3 个饲养管的其中 2 个饲养 50 g 以上的大角螺螺 3 个(以下简称大个体),1 个饲养 50 g 以下的角螺螺 3 个(以下简称小个体);每天进行剩余海藻和碎屑的称重;平均每种底栖海藻的实验天数为 18 d。

为保证实验可重复性,每批次的实验角螺螺和投喂海藻均作更新。实验获得角螺螺对海藻的摄食样本总数 $n = (2 + 1) \text{个} \times 3 \text{筒} \times 15 \text{组} \times 6 \text{批} = 810 \text{个}$,其中小个体样本数 $n = 270$,大个体样本数 $n = 540$ 。

1.3 数据处理与分析检验

依据底栖海藻在大尺度上的分布,将枸杞岛海藻场出现的海藻划分为冷温带地区、暖温带地区、泛暖温带地区和亚热带地区。依据海藻在岩礁生境出现的地跨度,将所有海藻种类划分为中潮带、低潮带和潮下带。

螺类个体分组的依据较少,故结合多年现场调查经验把角螺螺分为 2 个体型,大个体 ≥ 50 g,小个体 < 50 g,大个体视为非一龄个体,小个体视为新的补充群体。夏季期间通过多次潜水采样在枸杞岛藻场共计采得角螺螺 440 个,通过测量小个体的体质量为 6.6 ~ 41.7 g,对应体长为 29.17 ~ 54.87 mm;大个体的体质量为 54.9 ~ 139.0 g,对应体长为 60.07 ~ 82.25 mm。

依据角螺螺对海藻摄食量将海藻划分为 3 个等级,分别是多食类(日摄食量 ≥ 1 g)、可食类($1 \text{ g} >$ 日摄食量 ≥ 0.1 g)和不可食类(日摄食量 < 0.1 g)。

用于粒径分析的藻体碎屑采用筛选方法,按海洋沉积物粒径分级划分成 4 个粒径等级,分别为 1 Φ ($> 250 \mu\text{m}$)、2 Φ ($125 \sim 250 \mu\text{m}$)、3 Φ ($63 \sim 125 \mu\text{m}$)、4 Φ ($25 \sim 63 \mu\text{m}$)^[13]。

统计检验利用 SPSS 16.0 软件,采用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 检验数据齐性^[14]利

用 t 检验对不同体型角螺螺日摄食量及消化产物粒径等指标进行差异检验^[15],显著性水平为 $\alpha = 0.05$ 。

得到各潜在食物源及角螺螺的稳定碳氮同位素值后利用 IsoSource 软件计算各初级产出对消费者的可能营养贡献率。本实验采用 5 个完全不同的食物来源(SOM、POM、浮游植物、底栖海藻组 1、底栖海藻组 2),其中底栖海藻组 1 与底栖海藻组 2 的划分通过将采样获得的 20 种底栖海藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 进行检验分组得到^[16],对 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行模型计算,模型参数中的来源增量(source increment)为 1%,质量平衡公差(mass balance tolerance)为 0.1%。

2 结果

2.1 角螺螺及其潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值

从角螺螺及其潜在食源来看,角螺螺营养级为 2.12,在海藻场中属初级消费者;枸杞岛近岸海域角螺螺的主要潜在食源包括浮游植物、POM(颗粒有机物)、SOM(沉积有机物)以及底栖海藻(表 1),利用 IsoSource 计算了 5 种潜在食源对角螺螺的营养贡献率,结果显示角螺螺碳源主要来自于底栖海藻组 1(占 91.8%)及底栖海藻组 2(占 2.7%),结果显示,角螺螺为主要摄食海藻的初级消费者,即牧食性生物。

表 1 藻场内角螺螺及其可能营养来源 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值
Tab. 1 5 types of potential food resources of *T. cornutus* associated with their ratios of $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰) and sample size

样本 sample	样本数 number	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
初级生产者 primary production			
浮游植物 Phytoplankton	4	-20.23 ± 0.63	5.79 ± 1.79
颗粒有机物 POM	4	-19.19 ± 1.43	8.66 ± 1.37
沉积有机质 SOM	2	-21.69 ± 0.02	3.10 ± 0.06
底栖海藻组 1 Macroalgae 1			
舌状蜈蚣藻 <i>Grateloupia livida</i>	1	-15.00	4.50
铜藻 <i>Sargassum horueri</i>	2	-15.2 ± 1.1	3.5 ± 0.0
孔石莼 <i>Ulva pertuca</i>	1	-14.73	5.00
粗枝软骨藻 <i>Chondria crassicaulis</i> Harv.	1	-15.69	4.40
底栖海藻组 2 Macroalgae 2			
羊栖菜 <i>Sargassum fusiforme</i>	1	-17.71	4.28
网地藻 <i>Dictyopteris dichotoma</i>	1	-18.00	5.31
鹿角沙菜 <i>Hypnea cervicornis</i> J. Ag.	1	-18.50	6.21
瓦氏马尾藻 <i>Sargassum vachellianum</i>	1	-18.64	4.31
消费者 consumers			
角螺螺 <i>T. cornutus</i>	3	-16.01 ± 0.29	5.32 ± 0.32

角螺螺的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $(-16.01 \pm 0.29)\text{‰}$, 潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ (‰) 从 SOM 的 -21.69‰ 到孔石莼 (*Ulva pertusa*) 的 -14.73‰ , 分布较广, 平均值为 -17.21‰ ; 各食源中 POM 的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高为 $(8.66 \pm 1.37)\text{‰}$, SOM 的最低为 3.10‰ , 底栖海藻中 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高的是螺旋硬毛藻的 7.1‰ , 最低是扁江蓐的 3.32‰ 。由于藻场中至少有 41 种各类底栖海藻^[5], 优势种也多达十余种, 底栖海藻 $\delta^{13}\text{C}$ 值集中在角螺螺 $\delta^{13}\text{C}$ 值左右且差异不大, 无法单纯利用软件准确计算不同藻类对角螺螺的贡献率, 要研究其摄食生态其他方面则需要结合室

内喂养实验进行。

2.2 角螺螺对 15 种大型藻类的啃食速率

从研究对象上统计了角螺螺体长、体质量等数据, 其中大个体 296 个, 平均体长 $(66.77 \pm 2.80)\text{mm}$, 平均体质量 $(80.12 \pm 10.38)\text{g}$; 小个体 144 个, 平均体长 $(44.14 \pm 3.04)\text{mm}$, 平均体质量 $(25.02 \pm 4.75)\text{g}$ 。在枸杞岛采集到的 15 种大型藻类隶属 3 门 3 纲 9 目 11 科 11 属, 除了叉珊藻、珊瑚藻、黑木蜈蚣藻、舌状蜈蚣藻, 铜藻、瓦氏马尾藻、羊栖菜属于同一科属, 其余分类学上的差别均较大(表 2)。

表 2 15 种实验藻类种类及其生态型与分布
Tab. 2 species, ecotype and distribution of 15 macroalgae in Gouqi Island

序号 number	种类 species	拉丁名 name	生态型 ecological type	分布 distribution
	绿藻门	Chlorophyta		
1	孔石莼	<i>Ulva pertusa</i>	暖温带性	低潮带/潮下带
2	刺松藻	<i>Codium fragile</i>	泛暖温带性	低潮带/潮下带
	红藻门	Rhodophyta		
3	日本仙菜	<i>Ceramium japonicum</i>	泛暖温带性	中低潮带/潮下带
4	粗枝软骨藻	<i>Chondria crassicaulis</i>	暖温带性	低潮带/潮下带
5	珊瑚藻	<i>Corallina officinalis</i>	亚热带性	中低潮带/潮下带
6	叉珊藻	<i>Jania decussato-dichotoma</i>	亚热带性	中低潮带/潮下带
7	鹿角沙菜	<i>Hypnea cervicornis</i>	暖温带性	低潮带/潮下带
8	黑木蜈蚣藻	<i>Garteloupia kurogii</i>	冷温带性	中低潮带/潮下带
9	舌状蜈蚣藻	<i>G. livida</i>	暖温带性	低潮带/潮下带
	褐藻门	Phaeophyta		
10	铜藻	<i>Sargassum horneri</i>	暖温带性	潮下带
11	瓦氏马尾藻	<i>S. vachellianum</i>	暖温带性	低潮带/潮下带
12	网地藻	<i>Dictyota dichotoma</i>	暖温带性	潮下带
13	海带	<i>Laminaria japonica</i>	冷温带性	低潮带/潮下带
14	铁钉菜	<i>Ishige okamurai</i>	亚热带性	中低潮带
15	羊栖菜	<i>Hizikia fusiforme</i>	暖温带性	低潮带/潮下带

摄食实验采集冷温带性藻类 2 种, 暖温带性藻类 8 种, 泛暖温带性藻类 2 种以及亚热带性藻类 3 种。15 种底栖藻类夏季垂直分布于中潮带—低潮带—潮下带 0~6 m 各个区域内, 前期调查表明: 孔石莼、黑木蜈蚣藻、铁钉菜、刺松藻、粗枝软骨藻、鹿角沙菜、羊栖菜主要分布在中低潮带及潮下带 1 米以内; 舌状蜈蚣藻、网地藻 (IRI = 162.41)、日本仙菜主要分布在水下 1~3 m 区域; 叉珊藻 (IRI = 174.86)、珊瑚藻 (IRI = 205.12) 在中潮带至潮下带 5 m 都有分布, 铜藻、瓦氏马尾藻 (IRI = 172.49) 则主要分布于水下 1~6 m, 角螺

螺与实验藻类在生境空间利用上重叠。

从角螺螺对大型藻类的摄食量上看, 其表现出对海带、粗枝软骨藻、铜藻等大叶片、较柔软藻叶较高的摄食量 (日平均摄食量 $>0.5\text{g}$), 相较之下对如铁钉菜、网地藻等叶片质地较坚硬的藻类则摄食量相对较低, 而对鹿角沙菜、刺松藻、叉珊藻以及珊瑚藻等坚硬或钙化程度较高的藻体则无法摄食 (日平均摄食量 $<0.1\text{g}$)。总体上, 角螺螺在以马尾藻属 (铜藻、瓦氏马尾藻等) 为主的海藻场中呈现出较宽的摄食选择性, 对藻场内的 11 种藻类都可摄食。

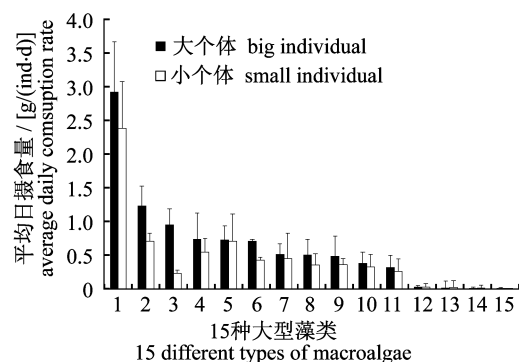


图2 大小个体角螺对15种藻场主要大型藻类平均日摄食量

1. 海带, 2. 粗枝软骨藻, 3. 舌状蜈蚣藻, 4. 黑木蜈蚣藻, 5. 羊栖菜, 6. 铜藻, 7. 瓦氏马尾藻, 8. 孔石莼, 9. 日本仙菜, 10. 网地藻, 11. 铁钉菜, 12. 鹿角沙菜, 13. 刺松藻, 14. 珊瑚藻, 15. 叉珊瑚

Fig. 2 Result of *T. cornutus* consumption rate [g/(ind·d)] to 15 different types macroalgae
1. *Laminaria japonica*, 2. *Chondria crassicaulis*, 3. *G. livida*, 4. *Garteloupia kurogii*, 5. *Hizikia fusiforme*, 6. *Sargassum horneri*, 7. *S. vachellianum*, 8. *Ulva pertusa*, 9. *Ceramium japonicum*, 10. *Dictyota dichotoma*, 11. *Ishige okamurai*, 12. *Hypnea cervicornis*, 13. *Codium fragile*, 14. *Corallina officinalis*, 15. *Jania decussato-dichotoma*

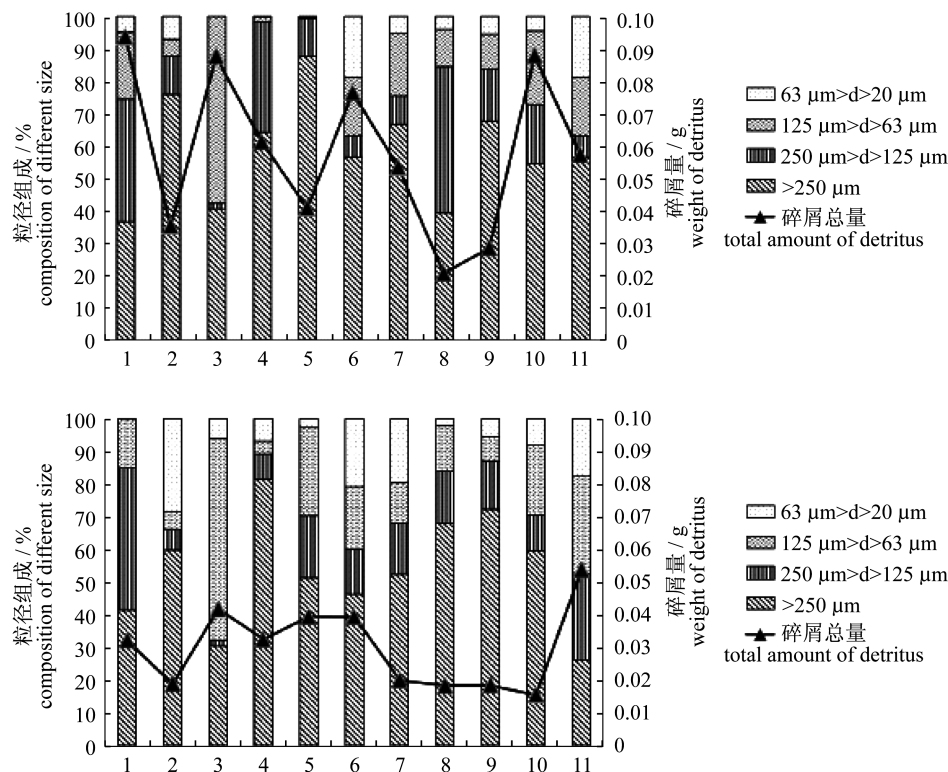


图3 大小个体角螺对11种可食用大型藻类摄食作用产生日平均碎屑贡献量及粒径组成 (1Φ > 250 μm, 2Φ = 125 ~ 250 μm, 3Φ = 63 ~ 125 μm, 4Φ = 25 ~ 63 μm)

1. 孔石莼, 2. 羊栖菜, 3. 日本仙菜, 4. 网地藻, 5. 黑木蜈蚣藻, 6. 粗枝软骨藻, 7. 铜藻, 8. 铁钉菜, 9. 海带, 10. 舌状蜈蚣藻, 11. 瓦氏马尾藻
Fig. 3 Result of *T. cornutus* (large and small body size) excretion detritus rate to 11 edible macroalgae and constitutional ratio of 4 different size-fractionate (1Φ > 250 μm, 2Φ = 125 - 250 μm, 3Φ = 63 - 125 μm, 4Φ = 25 - 63 μm)
1. *Ulva pertusa*, 2. *Hizikia fusiforme*, 3. *Ceramium japonicum*, 4. *Dictyota dichotoma*, 5. *Garteloupia kurogii*, 6. *Chondria crassicaulis*, 7. *Sargassum horneri*, 8. *Ishige okamurai*, 9. *Laminaria japonica*, 10. *G. livida*, 11. *S. vachellianum*

从不同个体大小角螺对底栖海藻的摄食差异上看,大个体与小个体间日平均摄食的差异显著 ($F = 1.573, P < 0.01$),大个体日摄食量平均高于小个体,但大小个体间对15种底栖海藻的摄食性趋势基本一致,差异并不显著,说明不同个体角螺对海藻的选择性相似。

2.3 藻体碎屑粒径分布

角螺可通过对大型藻类的啃食与消化分解产生不同粒径的碎屑(图3),碎屑量与其摄食量呈正比。大个体平均日碎屑贡献量为0.021 ~ 0.094 g,而小个体平均日碎屑贡献量只有0.016 ~ 0.054 g,统计表明大个体平均日碎屑总量显著高于小个体 ($F = 4.057, P < 0.01$)。

从碎屑粒径组成成分上看,大小个体均主要生产250 ~ 1000 μm的大粒径碎屑,这部分碎屑主要由角螺摄食底栖海藻的边缘碎屑组成,组分可占50%以上,大个体(58.74 ± 10.68)%稍高于小个体的(53.62 ± 11.46)%,且大小个体间产生的1Φ粒径组别有极显著差异 ($F = 4.836, P < 0.001$)。

3 讨论

3.1 角蝾螺的牧食选择性及啃食速率

从角蝾螺潜在食源及其选择性看,枸杞岛岩礁生境浮游植物与底栖海藻生产力二元化结构的特殊性,加之浮游植物与底栖海藻死亡沉降分解与再悬浮等复杂的生化及物理过程,造就了底栖海藻、浮游植物、沉积有机质(SOM)、颗粒有机质(POM)、底栖硅藻等5种潜在食物来源^[15]。在自然条件下研究捕食者可选择的饵料过程中,单纯利用一种方法往往无法确定摄食者在自然条件下具体摄食种类^[17]。生物体的稳定同位素组成能够反映其一段时间内食物的稳定同位素组成,

通过分析比较生物体和可能来源食物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值,即可追溯其碳源,分析能量流动的过程^[18],是摄食生态中研究碳源、能量流动和营养层次的重要手段^[19]。本实验利用稳定同位素技术分析了角蝾螺营养来源:底栖海藻/沉积有机质/颗粒有机物/浮游植物,通过IsoSource计算表明底栖海藻对角蝾螺的贡献率达到94.5%,说明角蝾螺的主要营养来源几乎都来自底栖海藻;角蝾螺的营养级平均值为2.12,在海藻场生境中属于初级消费者,综合营养来源和营养级结果可以得出,在枸杞岛藻场当中,角蝾螺是主要摄食海藻的初级消费者,即牧食性生物。

表3 大小个体角蝾螺对15种藻场主要大型藻类平均日摄食量及摄食性
Tab.3 Result of *T. cornutus* consumption rate to 15 different types macroalgae and the feeding preference of *T. cornutus*

序号 number	种类 specie	大个体(≥ 50 g)平均日摄食量/(g/d)	小个体(< 50 g)平均日摄食量/(g/d)	摄食性 edible
		consumption rate of big individuals(≥ 50 g)	consumption rate of small individuals(< 50 g)	
1	海带 <i>L. japonica</i>	2.91 \pm 0.74	2.38 \pm 0.70	多食
2	粗枝软骨藻 <i>C. crassicaulis</i>	1.23 \pm 0.29	0.70 \pm 0.12	可食
3	舌状蜈蚣藻 <i>G. livida</i>	0.95 \pm 0.24	0.23 \pm 0.05	可食
4	黑木蜈蚣藻 <i>G. kurogii</i>	0.74 \pm 0.38	0.54 \pm 0.20	可食
5	羊栖菜 <i>H. fusiforme</i>	0.72 \pm 0.21	0.70 \pm 0.41	可食
6	铜藻 <i>S. horneri</i>	0.70 \pm 0.03	0.42 \pm 0.04	可食
7	瓦氏马尾藻 <i>S. vachellianum</i>	0.51 \pm 0.16	0.45 \pm 0.37	可食
8	孔石莼 <i>U. pertusa</i>	0.50 \pm 0.23	0.35 \pm 0.16	可食
9	日本仙菜 <i>C. japonicum</i>	0.48 \pm 0.30	0.36 \pm 0.09	可食
10	网地藻 <i>D. dichotoma</i>	0.38 \pm 0.17	0.32 \pm 0.19	可食
11	铁钉菜 <i>I. okamurai</i>	0.31 \pm 0.17	0.26 \pm 0.18	可食
12	鹿角沙菜 <i>H. cervicornis</i>	0.08 \pm 0.07	0.07 \pm 0.16	不可食
13	刺松藻 <i>C. fragile</i>	0.04 \pm 0.30	0.06 \pm 0.31	不可食
14	珊瑚藻 <i>C. officinalis</i>	0.02 \pm 0.06	0.04 \pm 0.12	不可食
15	叉珊藻 <i>J. decussato-dichotoma</i>	0.01 \pm 0.06	0.00 \pm 0.01	不可食

角蝾螺的牧食选择是了解藻场对角蝾螺的养护效能的关键^[20]。利用同位素技术结合实验室角蝾螺单一饵料摄食实验表明,角蝾螺可摄食海带、铜藻、枝软骨藻等11种大型藻类(表3),其中舌状蜈蚣藻、铜藻、羊栖菜、瓦氏马尾藻、孔石莼等藻种是枸杞岛的优势种^[5]。角蝾螺能够对15种实验藻类中多达11种藻种进行摄食,表现出较广的摄食选择性,不同藻种的盛衰期彼此相互重叠补充^[7],因此枸杞岛海藻场能够不断为角蝾螺提供丰富的饵料选择及充分的饵料基础,具有较高

的养护效能。

国外研究中海胆、甲壳纲的盐沼螃蟹(*Armases cinereum*)^[21]以及腹足纲的黑足鲍(*Halotis iris*)^[22]等大型底栖生物同样对底栖海藻有较高的啃食速率,学界普遍认为过量的底栖牧食性生物对底栖海藻会构成潜在的生态威胁。本实验摄食选择性结果表明,角蝾螺对主要底栖藻类有较高的啃食速率(表3),如大小角蝾螺对铜藻的摄食量分别达到0.7和0.42 g,铜藻是枸杞岛潮下带主要的底栖藻类(90%),8月份的铜

藻正处于幼苗期^[7],此时角螺螺相当于每日啃食了1~2株铜藻幼苗;同时,角螺螺还表现出无法摄食叉珊瑚藻等珊瑚藻属种类。摄食选择性结果证明,牧食性螺类摄食选择性及较高的啃食速率极可能加剧繁殖生长速度快、生命力强的珊瑚藻属种类对长生命周期的铜藻、瓦氏马尾藻等大型藻类栖息地的侵占,而此类群落结构变化在浙江省沿岸潮下带海域已经广泛出现^[23],近年来角螺螺作为重要的经济种经常进行放流补充,过度的放流会加剧群落变化,因此藻场对角螺螺等底栖生物的承载能力亟需有效的评估。

3.2 螺类啃食消化碎屑对海藻场的生态价值

底栖海藻的分解是与其光合作用“对立”的重要过程,然而与底栖海藻的光合作用研究相比,其分解机制的研究明显欠缺。在海藻场生态系统中,伴随着波浪冲蚀等物理作用以及脱落腐烂等自身生理作用,大量未被生物直接利用的海藻会形成碎屑进入碎屑食物链中,这部分植物来源的有机物分解是近岸潮下带生态系统功能维持的关键过程。自然界中,这一过程主要依赖于异养微生物的分解,Smith等^[24]对藻体腐烂分解速率的研究发现,15℃时异养微型生物将藻体碎屑腐烂分解至消失的时间跨度可长达6~70d。从螺类消化代谢物粒径分析结果可以看出,角螺螺能够通过啃食及代谢在1~2d内将大叶片(>1000μm)转化为主要粒径在20~1000μm的无定型有机质,增大了有机质的比表面积,大大加快有机质的分解速率,较Smith等^[24]的研究结果分解速率提高了10倍。森林生态系统中蚯蚓等底栖生物能够通过落叶的啃食以及摄食代谢将大粒径的有机质转化成小的碎屑,是一种类似粉碎的过程^[25],加快了碎屑的分解速率。螺类消化代谢物粒径分析证明,角螺螺为代表的螺类在海藻场生态系统中发挥着类似陆地蚯蚓粉碎落叶的作用,能通过自身牧食消化为碎屑食物链碎屑提供增量,起到连接牧食食物链与碎屑食物链的作用。

通过消化代谢物粒径分析不同个体大小角螺螺产生的碎屑粒径,结果表明,角螺螺不同个体大小产生的碎屑比例大体一致。角螺螺对11种可摄食的底栖海藻,日平均摄食量与日平均碎屑贡献量之比为1.78~33.22,表明角螺螺对底栖海藻的转化效率较高,能够有效减少碎屑量和沉积物。牧食性的角螺螺作为海藻场食物网结构中连

接牧食食物链和碎屑食物链的重要种类,对于促进海藻场生态系统的营养物质循环、维系海藻场生物群落的稳定等都发挥着独特的作用,结合其对藻场存在的潜在生态威胁,寻找螺类资源养护与海藻资源养护二者中的平衡点将是日后研究的重要内容。

参考文献:

- [1] Hurd C L. Water motion, marine macroalgal physiology, and production [J]. *Journal of Phycology*, 2000, 36(3): 453-472.
- [2] Valentine J F, Kenneth L, Heck J K, et al. Impacts of seagrass food web on marine ecosystem: A need for broader perspective [J]. *Bulletin of Marine Science*, 2002, 71(3): 1361-1368.
- [3] Knut S. Overgrazing of kelp beds along the coast of Norway [J]. *Journal of Applied Phycology*, 2006, 18(3-5): 599-610.
- [4] Reinhard F H, Oliver B. Plant litter-decomposition, humus formation, carbon sequestration [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(10): 1185-1186.
- [5] Wu Z L. Macrobenthos community structure and diversity in the seaweed beds of Gouqi island, east China in spring and summer [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2013. [吴祖立. 枸杞岛海藻场春夏大型底栖生物的群落结构和多样性研究. 上海: 上海海洋大学, 2013.]
- [6] Sun J Z, Yu H, Chen W Z, et al. The record of the benthic seaweeds in Zhejiang Province [J]. *Journal of Zhejiang Ocean University: Natural Science*, 2006, 25(3): 312-321. [孙建璋, 余海, 陈万东, 等. 浙江底栖海藻记录. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 2006, 25(3): 312-321.]
- [7] Bi Y X. Spatial and temporal distribution patterns of *Sargassum horneri* and its relationship with environmental factors around Gouqi Island [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2013. [毕远新. 枸杞岛铜藻时空分布格局及成因分析. 上海: 上海海洋大学, 2013.]
- [8] Wang L. The Relationships evaluation of macroalgae and phytoplankton in Gouqi Island keIp bed [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2008. [王蕾. 枸杞岛海藻场大型底栖海藻和浮游植物相互关系研究. 上海: 上海海洋大学, 2008.]
- [9] Zhang S Y, Wang Z H, Lin J. Variation of fisheries resource in summer and autumn in seaweed beds of Gouqi Island [J]. *Marine Fisheries Research*, 2007,

- 28(1):45-52[章守宇,汪振华,林军,等.枸杞岛海藻场夏、秋季的渔业资源变化.海洋水产研究,2007,28(1):45-52.]
- [10] Zhao J,Zhang S Y,Xu M. The primary research of energy flow in Gouqi kelp bed ecosystem [J]. Journal of Shanghai Ocean University,2010,19(1):98-104.[赵静,章守宇,许敏.枸杞海藻场生态系统能量流动模型初探.上海海洋大学学报,2010,19(1):98-104.]
- [11] Black C C. Stable isotope in ecological research[J]. American Scientist,1990,3:277.
- [12] Anderson W T, Fourqurean J W. Intra- and interannual variability in seagrass carbon and nitrogen stable isotopes from south Florida, a preliminary study [J]. Organic Geochemistry, 2003, 34 (2): 185-194.
- [13] Cai J G,Xu J L,Feng X P,*et al.* The characteristics of palynofacies of surface sediments collected from the Changjiang Estuary and its significance in carbon cycle [J]. Earth Science Frontiers, 2011, 18 (6): 143-149.[冯晓萍,蔡进功.沉积物的颗粒大小与所含有有机质关系的研究进展.海洋地质与第四纪地质,2010,30(6):141-148.]
- [14] Smith C W. Bayes least significant difference: A review and comparison [J]. Agronomy Journal, 1978,70:123-127.
- [15] Shin P K S,Lam N W Y,Wu R S S,*et al.* Spatio-temporal changes of marine macrobenthic community in sub-tropical waters upon recovery from eutrophication. I. Sediment quality and community structure [J]. Marine Pollution Bulletin, 2008, 56 (2):282-296.
- [16] Philips D L,Newsome S D,Gregg J W. Combining sources in stable isotope mix models; Alternative methods[J]. Oecologia,2005,144:520-527.
- [17] Ho C K,Steven C P. Consequences of omnivory for trophic interactions on a salt marsh shrub [J]. Ecology,2008,89(6):1714-1722.
- [18] Balasse M,Tresset A,Ambrose S H. Stable isotope evidence(δ C-13, δ O-18) for winter feeding on seaweed by Neolithic sheep of Scotland [J]. Journal of Zoology,2006,270(1):170-176.
- [19] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions [J]. Ecology,2002,83(3):703-718.
- [20] Duarte C M, Cebrian J. The fate of marine autotrophic production [J]. Limnology and Oceanography,1996,41(8):1758-1766.
- [21] Steven C P, Thomas H C, Erin L S. Feeding preferences of a generalist salt-marsh crab: Relative importance of multiple plant traits [J]. Ecology, 1998,79(6):1968-1979.
- [22] Allen V J,Marsden J D,Ragg N L,*et al.* The effects of tactile stimulants on feeding, growth, behaviour, and meat quality of cultured Blackfoot abalone, *Haliotis iris* [J]. Aquaculture, 2006, 257 (1-4): 294-308.
- [23] Sun J Z,Ning X R,Le F F,*et al.* Long term changes of biodiversity of benthic macroalgae in the intertidal zone of the Nanji Islands[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010,30(2):106-112.
- [24] Smith B D,Foreman R E. An assessment of seaweed decomposition within a southern strait of Georgia seaweed community [J]. Marine Biology, 1984, 84 (2):197-205.
- [25] Tania D V,Marta S,Julio A C. Seasonal variations in growth and reproduction of *Sargassum orotavicum* (Fucales, Phaeophyceae) from the Canary Islands [J]. Botanica Marina,2005,48:18-29.

**The feeding behaviour and ecological function during summer of
one herbivore on seaweed bed in Gouqi Island: the gastropod,
Turbo cornutus Solander**

ZHOU Xijie, ZHANG Shouyu*, WANG Xu, JIANG Rijin, ZHAO Jing
(College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: Stable isotope and laboratory (feeding selectivity & detritus size-fraction) experiments were used to investigate feeding behavior and ecological function of the gastropod, *Turbo cornutus* Solander (*T. cornutus*), living on the seaweed bed during the summer, 2013. Stable isotope analysis demonstrated that *T. cornutus* is herbivore and primary consumers (trophic level is 2.12) in seaweed bed, and prefers seaweed (> 94.5%) to other potential food resources (phytoplankton, POM and SOM). Laboratory experiments revealed that *T. cornutus* could feed (> 0.1 g individual⁻¹ day⁻¹, wet weight) 11 different seaweeds (including the dominant seaweed species of Gouqi Island: *Sargassum horneri* and *Grateloupia livida*). Detritus size-fraction experiments provided evidence that *T. cornutus* can digest seaweed, then excrete detritus (0.016 – 0.094) g/d into small size (dominant detritus size is 1Φ: > 250 μm), these change of matter size-fractionate caused by *T. cornutus* grazing behavior could make contribution to detritus in seaweed bed. Stable isotope experiment, combined with laboratory (feeding selectivity & detritus size-fraction) experiments suggest *T. cornutus* plays an important role in connecting grazing food chain and detritus food chain in food web of seaweed bed, Gouqi Island.

Key words: *Turbo cornutus*; detritus; feeding selectivity; stable isotope; seaweed bed

Corresponding author: ZHANG Shouyu. E-mail: syzhang@shou.edu.cn