

“螺-草”的互利关系

李宽意^{1,2}, 文明章³, 杨宏伟^{4,1}, 李艳敏⁵, 刘正文^{1,6,*}

(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 100039; 3. 南京信息工程大学, 南京 210044;
4. 南京大学, 南京 210081; 5. 华中农业大学水产学院, 武汉 430070; 6. 暨南大学, 广州 510630)

摘要:水生态系统中存在螺-草互利现象。然而,植食性螺类与水生植物之间是否存在这种互利关系目前尚无定论。椭圆萝卜螺(肺螺亚纲)与铜锈环棱螺(前腮亚纲)是常见的淡水螺类,其中,椭圆萝卜螺能牧食多种水生植物的活体。通过室外实验,研究了这两种螺类在不同密度条件下对沉水植物(苦草)生长的影响。实验结果表明,低密度的椭圆萝卜螺促进了苦草的生长,螺、草之间存在明显的互利关系,高密度时螺类对苦草植株本身的大量牧食则显著限制了植物的生长。对铜锈环棱螺而言,不同密度的螺类均明显促进了受附生生物胁迫的苦草的生长,螺-草互利关系成立。分析认为,螺-草互利关系的存在是有其限制条件的,对植食性螺类而言,只有在较低的螺类密度条件下才存在这种互利关系。

关键词:互利关系;椭圆萝卜螺;铜锈环棱螺;螺密度;苦草

文章编号:1000-0933(2007)12-5427-06 中图分类号:Q143;Q178. 1;Q958 文献标识码:A

Mutualistic relationship between freshwater snails and aquatic macrophytes

LI Kuan-Yi^{1,2}, WEN Ming-Zhang³, YANG Hong-Wei^{4,1}, LI Yan-Min⁵, LIU Zheng-Wen^{1,6,*}

1 Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

4 Nanjing University, Nanjing 210081, China

5 Aquaculture College, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

6 Jinan University, Guangzhou 510630, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5427 ~ 5432.

Abstract: Both pulmonate *Radix swinhoei* and prosobranch *Bellamya aeruginosa* are common freshwater snails in many Chinese lakes. Two outdoor experiments were conducted to investigate whether a mutualistic relationship exists between the two snail species and submerged plant *Vallisneria spiralis*. Results indicated that herbivorous snail *R. swinhoei* at low density stimulated *V. spiralis* growth through consuming and removing periphyton on plant leaves and the mutualistic relationship significantly existed between them, and as snail density were further increased, the evident herbivory of snails on live plant tissue suppressed the plant growth. For *B. aeruginosa*, the snails at experimental densities significantly stimulated plant *V. spiralis* growth, there is always a mutualistic relationship between them. This study suggests mutualistic relationships between freshwater snails and macrophytes depend on snail species.

基金项目:国家“863”计划资助项目(2006AA06Z337);中国科学院知识创新工程资助项目(KZCX2-YW-419);国家“973”计划资助项目(2002CB412307)

收稿日期:2007-02-11; **修订日期:**2007-09-24

作者简介:李宽意(1971~),男,湖南澧县人,副研究员,博士生,主要从事湖泊生态学研究. E-mail: kyli@niglas.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zliu@niglas.ac.cn

Foundation item: This work was financially supported by National “863” Project of China (No. 2006AA06Z337); The Project of CAS Knowledge Innovation Program (No. KZCX2-YW-419); National “973” Project of China (No. 2002CB412307)

Received date: 2007-02-11; **Accepted date:** 2007-09-24

Biography: LI Kuan-Yi, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in lake ecology. E-mail: kyli@niglas.ac.cn

Key Words: Mutualistic relationship; *Radix swinhoei*; *Bellamya aeruginosa*; Snail density; *Vallisneria spiralis*

在水生态系统中,由于螺类主要以有机碎屑及附生藻类为食^[1,2],其牧食活动去除了植物表面的附生生物覆盖层,减少植物的光照限制及其与附生生物的营养盐竞争等有害影响,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,因而螺类与水生植物之间存在互利关系^[3]。一些研究证明了螺类通过牧食附生生物促进了植物的生长^[4,5],而且这种螺、草互利关系直至现在还被一些实验结果所支持。然而近年来有研究表明,由于齿舌形态不一样,肺螺的牧食效率要明显高于前腮亚纲的螺类^[6],其中一些大型种类能直接牧食水生植物的活体,破坏水生植物的纤维结构^[7,8]。如,Pinowska 发现一种椎实螺类 (*Lymnaea turricula*) 可以牧食几种沉水植物^[9]。Elger 与 Lemoine 也观察到静水椎实螺 (*L. stagnalis*) 能广泛牧食大型植物,对天山泽芹 (*Berula erecta*) 的牧食率高达 $149.4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ^[10]。李宽意等通过实验证实了椭圆萝卜螺 (*Radix swinhoei*) 能牧食多种水生植物^[11]。对于能牧食植物活体的螺类,它们与水生植物之间还存在互利关系吗? 如果存在互利关系,螺类的密度如何? 对于这个问题,国内外尚无明确的定论。

铜锈环棱螺与椭圆萝卜螺为太湖常见的两种淡水螺类。铜锈环棱螺属前腮亚纲 Prosobranchia, 田螺科 Viviparidae, 环棱螺属 *Bellamya*, 主要以附着生物、有机碎屑等为食。椭圆萝卜螺属肺螺亚纲 Pulmonata, 椎实螺科 Lymnaeidae, 萝卜螺属 *Radix*, 不仅牧食附着生物及有机碎屑,还能牧食水生植物的活体^[11]。本文选用这两种不同食性的螺类,设置不同的螺类密度,分别研究它们对太湖常见沉水植物——苦草生长的影响,其目的是验证螺-草互利理论的存在是否有其限制条件。

1 材料与方 法

试验于 2006 年 7~9 月在太湖梅梁湾试验基地进行。实验所选用的沉水植物苦草 (*Vallisneria spiralis*) 是东太湖的优势种之一,椭圆萝卜螺 (*R. swinhoei*) 从东太湖内沉水植被上收集,铜锈环棱螺 (*Bellamya aeruginosa*) 自梅梁湾岸带收集。试验分两部分,一部分为椭圆萝卜螺对苦草生长的影响实验(萝卜螺实验),另一部分为铜锈环棱螺对苦草生长的影响实验(环棱螺实验)。两实验所用容器均为 12 个高强度的聚乙烯塑料桶(桶高 70cm,上下底直径分别为 50cm、35cm),桶内沉积物厚度为 15cm,水深 50cm,整个实验在露天条件下进行。实验所用沉积物均采自梅梁湾,经过 60 目的筛绢网过滤混匀后使用,两实验沉积物的营养物质含量基本一致(见表 1)。实验用水为经 500 目的筛绢网滤过的太湖湖水。为了采集附着生物,在各桶中悬挂硬塑料板(8cm × 10cm)两块,塑料板在桶中的位置及水面中的深度一致,塑料板下方悬挂一石块以保持垂直状态。

表 1 两实验中沉积物的营养物质含量(平均值 ± 标准误)

Table 1 Content of total nitrogen, total phosphorus and organic matter in sediments (Mean ± SE)

类型 Type	总氮 Total nitrogen ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	总磷 Total phosphorus ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	有机质 Organic matter ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
萝卜螺实验 <i>Radix experiment</i>	1.42 ± 0.02	0.60 ± 0.08	24.62 ± 3.18
环棱螺实验 <i>Bellamya experiment</i>	1.47 ± 0.02	0.66 ± 0.01	25.20 ± 0.19

萝卜螺对苦草生长的影响实验 7 月 23 日开始,8 月 23 日结束。环棱螺对苦草生长的影响实验 8 月 25 日开始,9 月 25 日结束。两实验均设一组无螺对照及 3 组有螺处理(低密度;中密度;高密度),每个实验组均设 3 个重复。挑选 10 株苦草移栽到各实验桶中,并按实验设计放入不同密度的螺类,各实验桶中苦草初始重量基本一致,螺类数量与总重量差异显著(见表 2),其中,萝卜螺实验中苦草株高约 30~35cm,叶片 5~7 片,颜色亮绿;环棱螺实验中苦草株高约 50~55cm,叶片 8~10 片,颜色黑绿,有大量附生生物。实验结束前一礼拜采集附生生物样品与水样,测定单位面积附生生物的干重,分析水体总氮、总磷含量,其方法依据《湖泊生态调查观测与分析》^[12]。实验结束后拔出苦草测定整株湿重,计算苦草的相对生长率,其计算公式如下: $RGR = \ln(W_f/W_i) / \text{天数}$,式中 W_i 和 W_f 分别为实验前后植物的湿重。

实验期间每天观察桶内螺类与水草的生长情况,将繁殖出的小螺移出水体,死螺以相同规格的活螺替代。每日测定实验桶内水温,水温高于 35℃ 时用遮阳网遮盖试验桶降温,遮盖时间一般从 11:00 到 16:00。

表 2 实验中螺类的密度与重量及苦草的初始重量(平均值 ± 标准误)

Table 2 Snail density and wet weight and initial wet weight of plant *V. spiralis* (Mean ± SE)

萝卜螺实验 Radix experiment			环棱螺实验 Bellamya experiment		
螺密度 Snail density (snails·m ⁻²)	螺总重量 Snail total wet weight (g)	植物总重量 Plant total wet weight (g)	螺密度 Snail density (snails·m ⁻²)	螺总重量 Snail total wet weight (g)	植物总重量 Plant total wet weight (g)
0	0	41.6 ± 1.6	0	0	160.1 ± 4.9
80	3.9 ± 0.1	44.8 ± 1.2	160	9.7 ± 0.2	154.8 ± 3.4
160	7.3 ± 0.1	42.7 ± 1.2	320	17.5 ± 0.1	154.9 ± 3.0
240	10.8 ± 0.2	45.2 ± 0.2	640	32.9 ± 1.6	155.0 ± 0.8

2 结果

2.1 萝卜螺实验

不同密度的萝卜螺对苦草的生长有不同影响(图 1)。萝卜螺密度为 80 个·m⁻²时,苦草的相对生长率为(7.37 ± 1.02)mg·g⁻¹·d⁻¹,显著高于对照组((5.83 ± 1.03)mg·g⁻¹·d⁻¹)(*t*-test, *p* < 0.05)。随着密度的升高,苦草生长率显著下降(ANOVA, *p* < 0.01),密度为 160 个·m⁻²时,苦草的相对生长速率((5.87 ± 0.93)mg·g⁻¹·d⁻¹)与对照组相当,密度最高(240 个·m⁻²)时苦草生长率最低,为(3.66 ± 0.16)mg·g⁻¹·d⁻¹。由此可见,低密度的椭圆萝卜螺可以促进沉水植物生长,高密度时则限制了植物生长。

各实验组中单位面积附着生物的生物量见图 2。无螺对照组中附着生物的生物量为(37.5 ± 8.7)μg·cm⁻²,高于有螺处理组。螺密度为 80 个·m⁻²时,附着生物的生物量最低,为(21.4 ± 6.3)μg·cm⁻²,但随着螺密度的升高附着生物的量也逐步升高,且两者之间存在相对显著的线性相关关系(*R* = 0.661, *p* = 0.053)。有螺处理组中水体 TN 与 TP 浓度随螺密度的升高有增加趋势(图 3),密度为 240 个·m⁻²时,TN 与 TP 浓度达最大值,分别为(3.0 ± 0.45)mg·L⁻¹及(0.13 ± 0.02)mg·L⁻¹,且 TP 与螺密度存在显著的线性相关关系(*R* = 0.842, *p* < 0.01),TN 与螺密度的线性相关关系则不显著(*R* = 0.421, *p* > 0.05)。

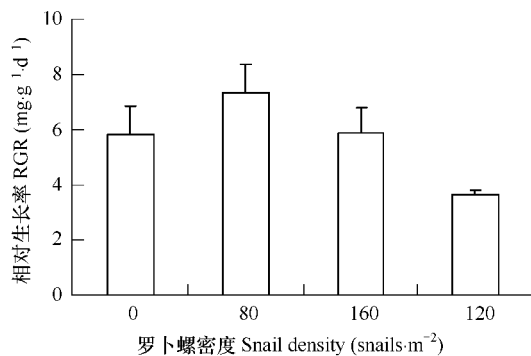


图 1 萝卜螺对苦草生长的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 1 Effects of snail *R. swinhoei* on growth of *V. spiralis* (Mean ± SE)

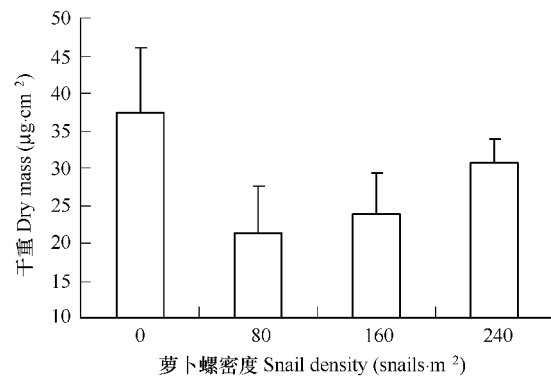


图 2 萝卜螺对附着板上附着物干重的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 2 Effects of snail *R. swinhoei* on periphyton dry mass on stratum (Mean ± SE)

2.2 环棱螺实验

环棱螺对苦草的生长有明显的促进作用(图 4),有螺处理组的苦草相对生长率均远高于无螺对照组((0.90 ± 1.10)mg·g⁻¹·d⁻¹)(*t*-test, *p* < 0.001)。随着环棱螺密度的升高,苦草的生长率也稳步提高,从(6.04 ± 0.56)mg·g⁻¹·d⁻¹到(7.86 ± 0.22)mg·g⁻¹·d⁻¹,且螺密度与植物的生长率间存在显著的线性相关关系(*R* =

0.755, $p < 0.05$), 但环棱螺的存在对受附着生物胁迫的苦草生长的促进作用随螺密度的升高有所减缓。

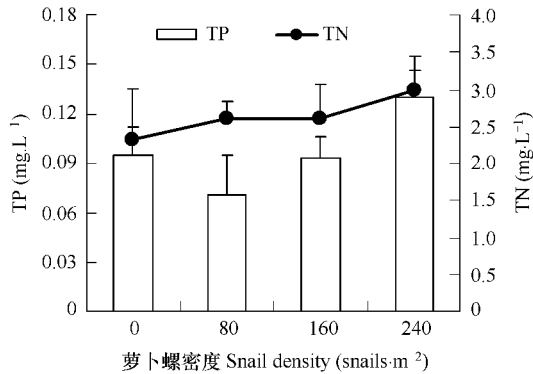


图3 萝卜螺对水体营养盐浓度的影响(平均值±标准误)

Fig. 3 Effects of snail *R. swinhoei* on the concentration of nutrients in water (Mean ± SE)

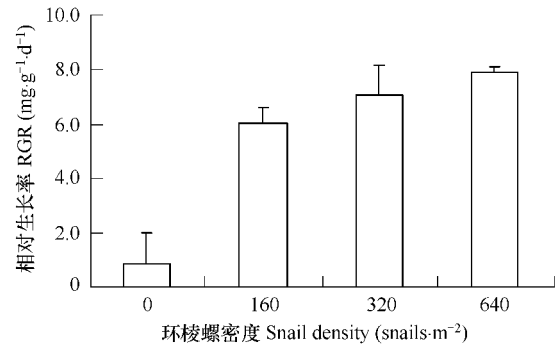


图4 环棱螺对苦草生长的影响(平均值±标准误)

Fig. 4 Effects of snail *B. aeruginosa* on growth of *V. spiralis* (Mean ± SE)

环棱螺明显降低了单位面积附着生物的生物量(图5)。无螺对照组中附着生物的干重为(188.5 ± 17.0) $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, 远高于有螺处理组(t -test, $p < 0.001$)。环棱螺密度最低时(180个 $\cdot\text{m}^{-2}$), 附着生物的干重最低, 为(103.1 ± 10.9) $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, 但随着螺密度的升高附着生物的干重也有不同程度提高。水体 TN 与 TP 浓度随螺密度的升高有增加趋势(图6), 密度最高为640个 $\cdot\text{m}^{-2}$ 时, TN 与 TP 浓度达最大值, 分别为(1.45 ± 0.16) $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 及(0.14 ± 0.01) $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 而且 TN、TP 与螺密度存在显著的线性相关关系(TN, $R = 0.869$, $p < 0.01$; TP, $R = 0.825$, $p < 0.01$)。

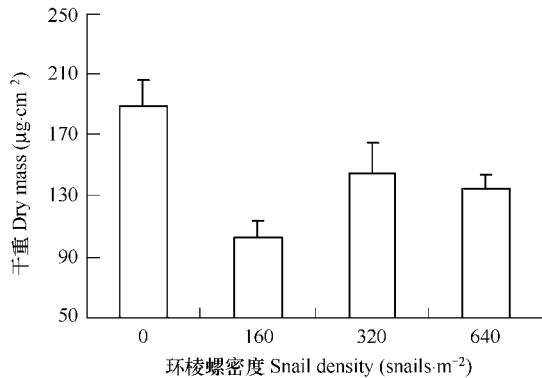


图5 环棱螺对附着物干重的影响(平均值±标准误)

Fig. 5 Effects of snail *B. aeruginosa* on periphyton dry mass on stratum (Mean ± SE)

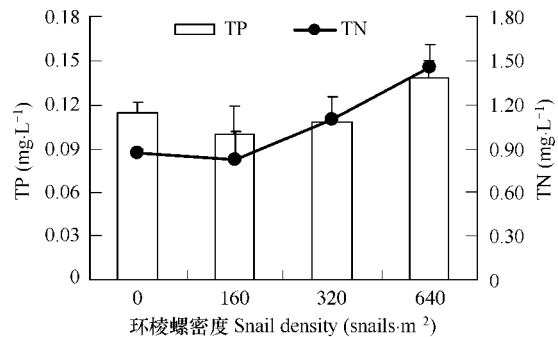


图6 环棱螺对水体营养盐浓度的影响(平均值±标准误)

Fig. 6 Effects of snail *B. aeruginosa* on concentration of nutrients in water (Mean ± SE)

3 讨论

椭圆萝卜螺对苦草生长的影响试验结果表明,低密度时萝卜螺促进植物生长,高密度时则限制了植物的生长(图1)。实验中观察到,萝卜螺密度较低时(80个 $\cdot\text{m}^{-2}$),苦草叶片没有明显的损害痕迹,密度升高后特别是达到240个 $\cdot\text{m}^{-2}$ 时,叶片上可见许多牧食疤痕,水面也经常有漂浮的破碎的苦草叶片。萝卜螺虽然牧食水生植物的活体,但在附生生物供应充足时还是优先牧食附生生物,只在附生生物量不足时才转而牧食苦草。因为附生生物不像水生高等植物那样对动物的牧食损害常常有结构或化学防护能力^[13],因而相对更易被牧食^[14]。同时,相关的研究也证实淡水肺螺的胃含物中主要成分是附生生物,而水生植物的活体所占份额极少^[15]。因此,在低密度时萝卜螺与苦草间存在显著的互利关系,高密度时螺类的牧食损害则明显限制了植物

生长。环棱螺对苦草生长的影响实验结果与其它学者的研究结论一致^[5,16,17],这些学者通过实验也发现螺类减少了植物表面的附生生物,并促进了植物的生长。实验选用的是生长严重受附生生物胁迫的苦草,试验结果显示环棱螺通过其牧食活动明显减少了附生生物的量(图5),从而显著地提高了苦草的生长率(图4)。因此,不管螺类密度如何,前鳃亚纲的环棱螺与苦草之间均存在明显的互利关系,它们之间通过某种方式相互受益^[18-20]。

在两个实验中,随着螺类密度的升高,水体中氮、磷的浓度均有不同程度地升高(图3,图6),这主要归因于螺类的营养盐释放。李宽意等的实验表明,水温 25 ~ 30℃ 时,椭圆萝卜螺的氮、磷酸盐释放率分别为 $(0.58 \pm 0.07) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 及 $(45.93 \pm 5.78) \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, 环棱螺的氮、磷酸盐释放率分别为 $(0.51 \pm 0.03) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 及 $(18.42 \pm 3.47) \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 。水体营养盐浓度的升高是否会影响苦草的生长? Underwood 认为螺类促进无根植物如金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum*) 生长的主要原因可能是由于螺类释放的营养物质^[21]。但本实验中苦草生长率的提高应该与水体营养盐浓度的升高关系不大,因为绝大多数有根沉水植物(如苦草)主要从沉积物中吸取营养^[22,23],而本实验中各实验组所用的沉积物是一样的。不过螺类释放的营养盐对附生生物的生长有利^[21],在较高螺类密度时附生生物单位面积的干重有所增长(图2,图5),因此,螺类密度高时附生生物量的增加可能是下行效应(螺类牧食)与上行效应(营养盐浓度增加)共同作用的结果。

因此,螺、草互利关系的存在是有条件的,对植食性螺类而言,只有在附生生物数量充足或螺类密度较低的环境下才存在这种互利关系,反之螺类对植物活体的牧食损害则会限制水生植物的生长;对非植食性螺类而言,螺、草之间则存在明显的互利关系。

References:

- [1] Reavell P E. A study of the diets of some British freshwater gastropods. *Journal of Conch*, 1980, 30: 253 — 271.
- [2] Brown K M. Mollusca: gastropoda. In: J. H. Thorp and A. P. Covich, eds. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. California: Academic Press, 1991, 285 — 314.
- [3] Carpenter S R, Lodge D M. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 1986, 26: 341 — 370.
- [4] Brönmark C. Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach. *Oikos*, 1985, 45: 26 — 30.
- [5] Brönmark C. Effects of tench and perch on interactions in a freshwater, benthic food chain. *Ecology*, 1994, 75: 1818 — 1828.
- [6] Barnese L E, Lowe R L, Hunter R D. Comparative grazing efficiency of pulmonate and prosobranch snails. *Journal of the North American Benthological Society*, 1990, 9 (1): 35 — 44.
- [7] Lodge D M. Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany*, 1991, 41: 195 — 224.
- [8] Hutchinson G E. A treatise on Limnology IV. The Zoobenthos. New York: Wiley, 1993. 5 — 14.
- [9] 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.
- [10] Elger A, Lemoine D. Determinants of macrophyte palatability to the pond snail *Lymnaea stagnalis*. *Freshwater Biology*, 2005, 50: 86 — 95.
- [11] Li K Y, Liu Z W, Hu Y H, et al. Snail *Radix swinhoi* (H. Adams) herbivory on three submerged plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (10): 3221 — 3224.
- [12] Huang X F. Survey, observation and analysis of lake ecology. Beijing: Standards Press of China, 1999. 72 — 79.
- [13] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants—to grow or defend? *Quarterly Review of Biology*, 1992, 67: 283 — 335.
- [14] Strong D R. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in specious ecosystems. *Ecology*, 1992, 73: 747 — 754.
- [15] Lodge D M, Cronin G, van Donk E, et al. Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants and among freshwater herbivore taxa. In: Jeppesen E, S ndergaard Ma, S ndergaard Mo, Christophersen K eds. *The Structuring role of submerged macrophytes in lakes*. New York: Springer, 1998. 149 — 174.
- [16] Daldorph P W G, Thomas J D. Factors influencing the stability of nutrient-enriched macrophyte communities: the role of sticklebacks *Pugitius pugitius* and freshwater snails. *Freshwater Biology*, 1995, 33: 271 — 289.

- [17] Jones J I, Young J O, Haynes G M, *et al.* Do submerged aquatic plants influence their periphyton to enhance the growth and reproduction of invertebrate mutualists? *Oecologia*, 1999, 120: 463 – 474.
- [18] Hutchinson G E. A treatise on limnology III. Limnological Botany. Chichester: Wiley, 1975. 15 – 24.
- [19] Paine R T. Food webs: linkage, interaction, strength and community infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, 1980, 49: 667 – 685.
- [20] Thomas J D. Mutualistic interactions in freshwater modular systems with molluscan components. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 125 – 178.
- [21] Underwood G J C. Growth enhancement of the macrophyte *Ceratophyllum demersum* in the presence of the snail *Planorbis planorbis*: the effect of grazing and chemical conditioning. *Freshwater Biology*, 1991, 26: 325 – 334.
- [22] Carignan R, Kalff J. Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? *Science*, 1980, 207: 987 – 989.
- [23] Borchardt M A. Nutrients. In: Stevenson R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe eds. *Algal Ecology*. California: Academic Press, 1996. 183 – 227.

参考文献:

- [11] 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.
- [12] 黄祥飞. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1999. 72 ~ 79.