

西施舌代谢物对单细胞藻类的促生长作用研究

罗杰, 王中锋, 姚泽彬 (广东海洋大学水产学院, 南海水产经济动物增养殖广东普通高校重点实验室, 广东湛江 524025)

摘要 在实验室条件下, 按规格将西施舌分为 A [(2.67±0.12) cm]、B [(4.43±0.24) cm]、C [(6.42±0.27) cm]、D [(8.38±0.18) cm] 和 E [(10.16±0.27) cm] 5 组, 研究了西施舌代谢物对湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻及波吉卵囊藻 4 种单胞藻生长的影响。结果表明: 西施舌代谢物对 4 种单胞藻的生长具有明显的促进作用, 对不同种类单胞藻的促生长效果也存在较大差异。西施舌代谢物对湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻的促生长作用明显优于亚心形扁藻和波吉卵囊藻; 由于不同规格的西施舌排泄量不同, 因而其对单胞藻的促生长效果差异极显著 ($P < 0.01$)。藻细胞的生长量随着西施舌规格的增大而增大, 且 D、E 组单胞藻的生长维持时间较长, 168 h 还处于生长期。西施舌的规格与藻细胞的生长量呈正相关, 其关系曲线可用 $Y = \ln X + b$ 表示。

关键词 西施舌; 代谢物; 单细胞藻类; 促生长

中图分类号 S985.3 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)14-0087-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.14.021



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Study on the Growth-promoting Effect of the Metabolites of *Coelomactra antiquata* on Unicellular Algae

LUO Jie, WANG Zhong-duo, YAO Ze-bin (Fisheries College of Guangdong Ocean University, Key Laboratory of Aquaculture in South China Sea for Aquatic Economic Animal of Guangdong Higher Education Institutes, Zhanjiang, Guangdong 524025)

Abstract Under the laboratory conditions, *Coelomactra antiquata* was divided into 5 groups according to the specification, including groups A [(2.67±0.12) cm], B [(4.43±0.24) cm], C [(6.42±0.27) cm], D [(8.38±0.18) cm] and E [(10.16±0.27) cm]. The effects of the metabolites of *C. antiquata* on the growth of four species of unicellular algae, such as *Isochrysis zhanjiangensis*, *Chaetoceros muelleri*, *Platymonas subcordiformis* and *Oocystis boregi*, were studied. The results showed that the metabolites of *C. antiquata* had obvious growth-promoting effects on the growth of four species of unicellular algae. There were great differences of growth-promoting effects among different species of unicellular algae. The growth-promoting effects of *Isochrysis zhanjiangensis* and *Chaetoceros muelleri* was obviously better than those of *Platymonas subcordiformis* and *Oocystis boregi*. The excretion amount of different specifications of *C. antiquata* was different, therefore the growth-promoting effects on unicellular algae had extremely significant differences ($P < 0.01$). The growth amount of algal cells increased with the increase of the specification of *C. antiquata*. The growth of unicellular algae in group D and E maintained for a long time, unicellular algae at 168 h was still in its growth phase. The specification of *C. antiquata* had a positive relation with the growth amount of algal cells, the relation curve could be expressed by $Y = \ln X + b$.

Key words *Coelomactra antiquata*; Metabolites; Unicellular algae; Growth-promoting

贝类养殖是我国海水养殖业的支柱产业。据《中国渔业年鉴》统计, 2019 年我国海水养殖贝类产量达 1 439 万 t, 其中滤食性双壳贝类为主要养殖品种, 占贝类总产量的 90% 以上。目前我国贝类养殖大多呈粗放型, 局部地区养殖密度过高, 增加了当地水域环境压力, 导致一些海区养殖总量超过水域容纳量; 同时, 由于陆地养殖对虾废水没有经过处理而直接向海区排放及养殖鱼类、贝类排泄物的影响, 致使某些海区污染加重、富营养化, 从而引起海区赤潮、病害频繁发生, 每年造成巨大的经济损失。

双壳贝类通过鳃丝及其上着生的纤毛摆动, 一方面滤食水体中单细胞藻的细小颗粒态食物, 对水体起到净化作用; 另外, 双壳贝类滤食的颗粒中只选择其中一部分消化吸收, 其余的则以粪粒或者假粪的形式排出, 这些物质沉积到水体底部形成生物沉积物^[1-3]。长牡蛎(*Crassostrea gigas*)和菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)的生物沉积速率较高, 每平方米内每天分别将 15.0 和 29.9 g 的悬浮颗粒物通过滤食和排粪沉积到底层, 增强了水层-底栖系统的耦合作用^[4]。大量的生物沉积物会增加底质中的有机物, 为海参等底栖动物提供食物来源^[5-6]。同时, 这些沉积物通过微生物降解释放

大量含碳、氮、硫、磷等元素的营养盐, 可以满足底栖海草和海藻的营养需要^[7-10], 促进藻类的生长繁殖, 对海洋生态环境起到调节作用^[11-12]。紫贻贝(*Mytilus edulis*)、栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)等具有足丝的贝类, 其摄食活动可以影响水体中二甲基硫(DMS)的浓度^[13]。单细胞藻类存在于海洋中的微小浮游植物, 虽然处于海洋食物链的最底层, 但却是海洋初级生产者和能量的主要转换器。它在海洋中的数量直接或间接影响鱼类、虾类、贝类及其幼体的存活和生长, 因此通过研究浮游植物的数量变化可以对渔业产量进行估算^[14-15]。海洋中浮游植物的数量与滤食性贝类关系密切。已有研究表明, 栉孔扇贝、菲律宾蛤仔和太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)的密度与浮游植物的增长呈正相关, 其对浮游植物有明显的促生长作用^[16-17]; 广东湛江流沙湾大规模的扇贝养殖导致扇贝养殖区浮游植物、浮游动物的丰度和生物量明显降低^[18-19]。关于西施舌养殖对浅海生态系统的影响及其对水质的改善、对浮游藻类的促生长作用有待进一步研究。

西施舌(*Coelomactra antiquata*)属于软体动物门双壳纲蛤蜊属, 广东地区俗称贵妃螺, 为浅海埋栖性双壳贝类, 常栖息在潮间带至潮下带 20 m 左右沙滩中, 是我国沿海滩涂重要的增养殖对象之一。它主要摄食水体中的浮游植物及微小颗粒, 同时排出的沉积物经分解后释放出氨氮。氮是海洋植物所需的基本营养元素, 其含量对海洋藻类丰度的影响较

基金项目 中央财政 2019 年渔业成品油价格补助湛江市级统筹部分资金补助项目(湛财工[2019]152 号)。

作者简介 罗杰(1966—), 男, 广西平南人, 教授级高级工, 从事水产经济动物繁殖生物学及增养殖研究。

收稿日期 2021-07-19

大。亚心形扁藻 (*Platymonas subcordiformis*)、湛江等鞭金藻 (*Isochrysis zhanjiangensis*) 和牟氏角毛藻 (*Chaetoceros muelleri*) 是自然海域中常见的单细胞藻类。这些单胞藻是双壳贝类的主要饵料来源,在水产动物的人工育苗阶段作为饵料被广泛应用。波吉卵囊藻 (*Oocystis borgei*) 常生活在养殖水体中,种群稳定、适应能力强,能有效降低水体中的氨氮、亚硝酸氮等含量,吸收养殖水体中生物产生的排泄物,能有效改善水质、降低水体污染及增强对虾的抗病力^[20]。笔者通过实验生态学方法研究了西施舌代谢物对亚心形扁藻、牟氏角毛藻、湛江等鞭金藻和波吉卵囊藻 4 种单细胞藻类生长的影响,旨在为综合研究滤食性贝类对海区浮游藻类数量变化的影响、正确估算海区养殖容量及海水养殖业的可持续发展提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用的西施舌捕自广东省徐闻县雷打沙岛东部海域,选择壳长 2.45~6.84 cm、水管喷水有力、外壳完整的个体,把外壳表面清洗干净后放到水泥池中暂养 7 d,每天投喂足量的湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻和亚心形扁藻,换水量 80%。24 h 连续充气,海水经沉淀、砂滤,试验期间海水温度为 28.5~30.0 ℃、盐度 29~31、pH 8.2,光照强度为 2 850~3 300 lx。

试验所用亚心形扁藻、牟氏角毛藻、湛江等鞭金藻及波吉卵囊藻由广东海洋大学水产学院藻类研究室一级培养,均处于指数生长期。

1.2 试验方法

1.2.1 不同规格西施舌对单胞藻生长的影响

按规格将西施舌分为 A [(2.67±0.12) cm]、B [(4.43±0.24) cm]、C [(6.42±0.27) cm]、D [(8.38±0.18) cm] 和 E [(10.16±0.27) cm] 5 组。将经砂滤的自然海水煮沸,冷却后往消毒过的玻璃缸中加入 3 L 海水,然后分别放入 5 种规格的西施舌,养殖 24 h 后取出(在此期间不投喂饵料);用 400 目筛绢(孔径 38 μm)分别抽滤 200 mL 养殖西施舌的海水装入容量 500 mL 的三角烧瓶中,每组分别接种处于指数生长期的湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻,每种藻类的初始密度相同。分别测定接种 24、48、72、96、120 及 144 h 后的藻细胞数量。每组设 3 个平行。

1.2.2 不同规格西施舌与单胞藻生长的关系

测定上述规格的西施舌代谢物培养单胞藻至 120 h 时藻细胞的数量,同时计算出 4 种单胞藻的增长量,分析西施舌规格与 4 种单胞藻生长的关系。每组设 3 个平行。

1.2.3 单胞藻的管理和藻细胞密度的测定

试验时将三角烧瓶置于摇床上,以防藻体沉积于瓶底;试验开始后 24、48、72、96、120、144 和 168 h,每天 11:00 时用吸液枪吸取藻液,采用血球计数板法测定藻细胞的密度^[21-22],每个样品重复计数 3 次,取平均值。

1.3 数据处理

试验数据均以平均值±标准误表示,使用 Excel 2016 软件进行数据处理和图形绘制,使用 SPSS 20.0 统计软件进行差异显著性分析。 $P<0.05$ 表示差异显著, $P<0.01$

表示差异极显著。

按照以下公式计算相对最大生长率:相对最大生长率=(最大藻细胞密度-初始藻细胞密度)/初始藻细胞密度×100%。

2 结果与分析

2.1 不同规格西施舌对单胞藻生长的影响

从图 1 可以看出,西施舌代谢物对湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻 4 种单胞藻具有促生长作用。不同规格西施舌对同一种单胞藻的促生长作用存在明显差异。随着培养时间的增长,各试验组的藻细胞密度逐渐增加。用不同规格西施舌代谢物培养的 4 种单胞藻的生长量变化基本一致:藻细胞的生长量随着西施舌规格的增大而增大,且 D、E 组单胞藻的生长维持时间较长,168 h 还处于生长期。A 组西施舌代谢物对 4 种单胞藻的生长维持时间不同,湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻的藻细胞生长量下降的时间分别为 120、144、168 和 144 h,然后进入死亡期。E 组湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻细胞的相对最大生长率分别为 A 组的 2.02、1.58、1.95 和 1.61 倍。方差分析显示,不同规格西施舌的代谢物对湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻的生长均有极显著影响($P<0.01$) (表 1)。

西施舌代谢物对 4 种单胞藻的促生长作用随单胞藻种类的不同而有所差异。24 h 内 4 种单胞藻的生长速率没有明显差异,但随着培养时间的增长,藻细胞的生长存在明显差异。关于对湛江等鞭金藻的促生长作用,A 组在培养 96 h 藻细胞达到最大密度,120 h 时藻细胞开始死亡;B、C 组 168 h 时藻细胞开始死亡,D 和 E 组培养 168 h 时藻细胞仍处于生长期,相对最大生长率为 531.3%。A、B 组牟氏角毛藻培养 120 h 时藻细胞达到最大密度,144 h 时藻细胞开始死亡;C 组 144 h 时牟氏角毛藻藻细胞密度达到最大值,168 h 时开始死亡;D、E 组与湛江等鞭金藻变化趋势相同,168 h 时藻细胞仍处于生长期,相对最大生长率为 513.3%。亚心形扁藻只有 E 组藻细胞一直处于生长期,其余组在培养 144 h 时藻细胞达到最大值后逐渐出现死亡,相对最大生长率为 420.0%。波吉卵囊藻在 A、B 组藻细胞密度达到最大值的时间分别为 120 和 144 h,然后进入死亡期;C、D 和 E 组藻细胞在试验时间内均处于增长期,相对最大生长率为 406.6%。

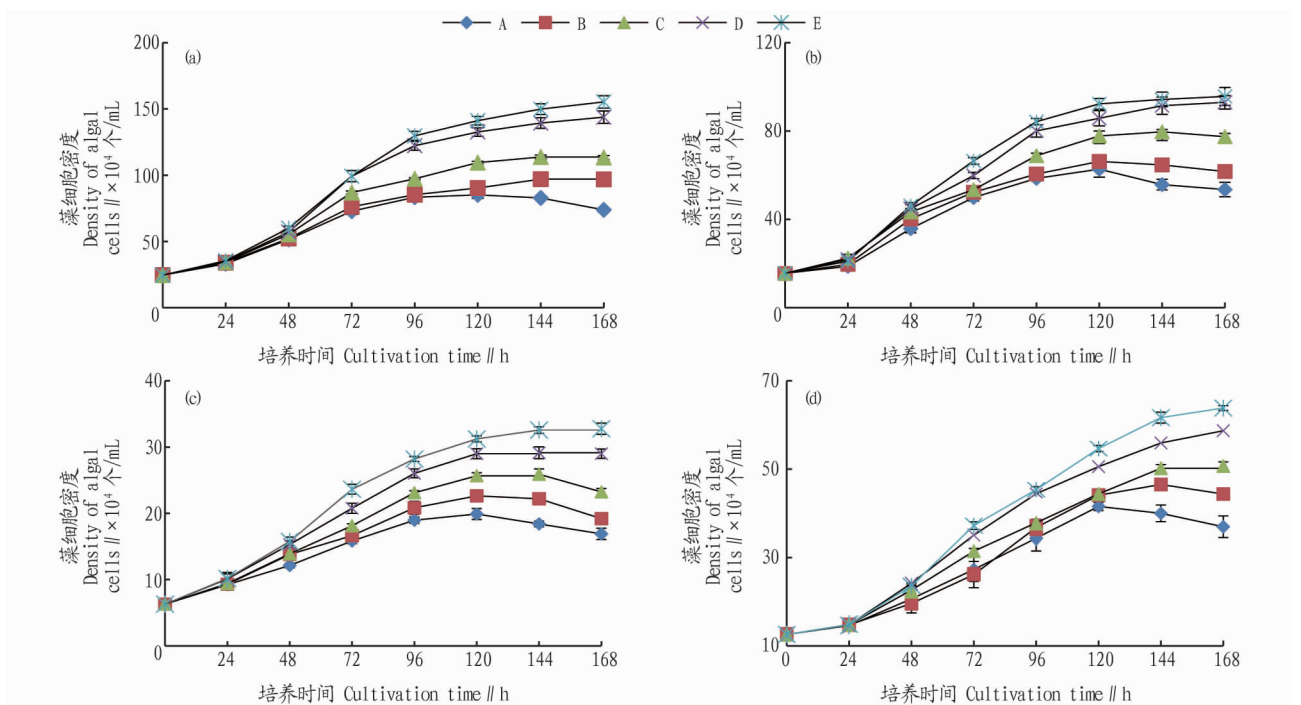
2.2 不同规格西施舌与 4 种单胞藻生长的关系

用不同规格西施舌的代谢物分别培养湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻 4 种单胞藻 120 h 后,计算藻细胞的生长量。从图 2 可以看出,4 种单胞藻的增长量随着西施舌规格的增大而增大,西施舌规格与藻细胞的生长量呈正相关,其关系曲线可用 $Y=a\ln X+b$ 表示,式中 Y 为藻细胞的生长量, X 为西施舌规格。在一定时间范围内,藻细胞生长速度加快,但达到一定密度后藻细胞的生长趋于平缓。

3 讨论

3.1 水生生物代谢物与水生植物生长的关系

由于水生生物在水体中生活,其一切代谢活动均在水中,而呼吸和



注:(a).湛江等鞭金藻;(b).牟氏角毛藻;(c).亚心形扁藻;(d).波吉卵囊藻

Note:(a).*IsochrYSIS zhanjiangensis*;(b).*Chaetoceros muelleri*;(c).*Platymonas subcordiformis*;(d).*Oocystis borgeri*

图1 西施舌代谢物对4种单细胞藻类生长的影响

Fig.1 Effects of the metabolites of *C. antiquata* on the growth of four species of unicellular algae

表1 不同规格西施舌对4种单细胞藻类生长的影响方差分析结果

Table 1 Variance analysis results of the effects of different specifications of *C. antiquata* on the growth of four species of unicellular algae

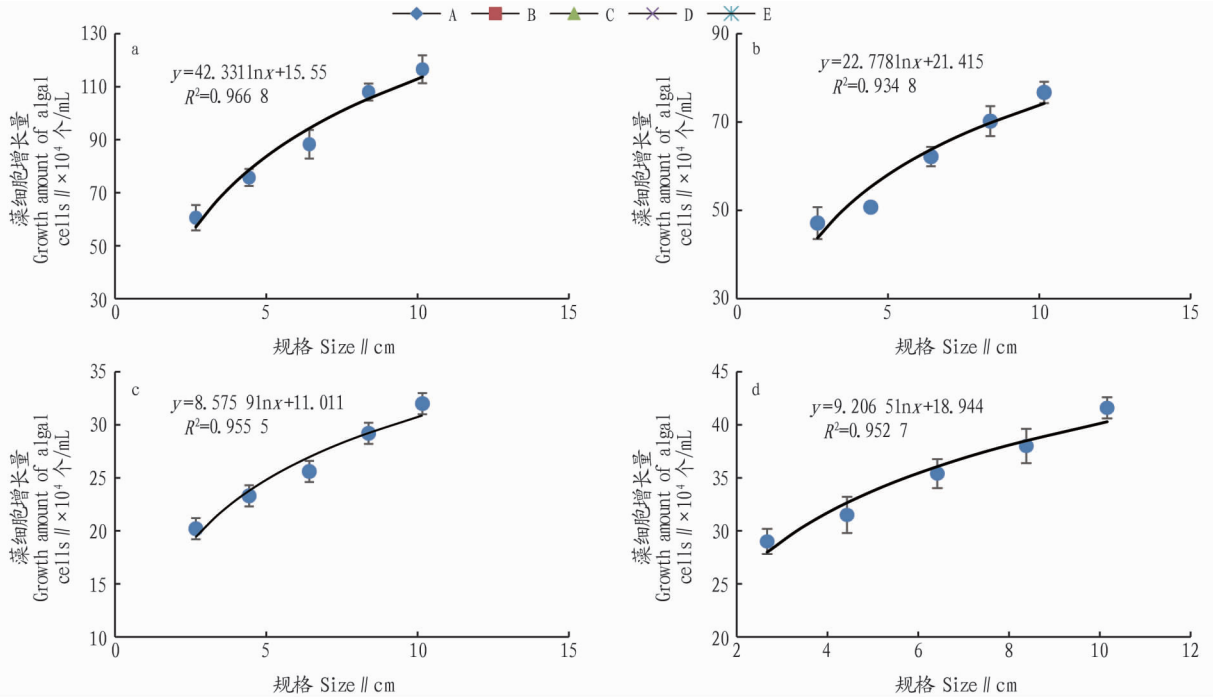
| 品种 Species | 变异来源 Sources of variation | 自由度 df | 平方和 SS | 均方差 MS | F 值 F value | P 值 P value |
|--|------------------------------|-----------|------------|-----------|----------------|----------------|
| 湛江等鞭金藻 <i>IsochrYSIS zhanjiangensis</i> | 培养时间 | 7 | 150 584.30 | 21 512.05 | 3 980.89 | 6.274 5E-99 |
| | 规格 | 4 | 22 953.48 | 5 738.37 | 1 061.91 | 1.898 8E-68 |
| | 培养时间×规格 | 28 | 14 771.64 | 527.56 | 97.63 | 8.310 0E-51 |
| | 误差 | 80 | 432.31 | 5.40 | | |
| | 总变异 | 119 | 188 741.70 | | | |
| 牟氏角毛藻 <i>Chaetoceros muelleri</i> | 培养时间 | 7 | 68 331.89 | 9 761.70 | 2 145.59 | 3.089 3E-88 |
| | 规格 | 4 | 7 473.66 | 1 868.42 | 410.67 | 1.853 6E-52 |
| | 培养时间×规格 | 28 | 4 300.21 | 153.58 | 33.76 | 1.478 5E-33 |
| | 误差 | 80 | 363.97 | 4.55 | | |
| | 总变异 | 119 | 80 469.73 | | | |
| 亚心形扁藻 <i>Platymonas subcordiformis</i> | 培养时间 | 7 | 11 902.20 | 1 700.31 | 1 492.16 | 5.706 7E-82 |
| | 规格 | 4 | 901.66 | 225.42 | 197.82 | 1.228 3E-40 |
| | 培养时间×规格 | 28 | 581.01 | 20.75 | 18.21 | 2.613 7E-24 |
| | 误差 | 80 | 91.16 | 1.14 | | |
| | 总变异 | 119 | 13 476.03 | | | |
| 波吉卵囊藻 <i>Oocystis borgeri</i> | 培养时间 | 7 | 26 254.66 | 3 750.67 | 1 586.46 | 5.013 1E-83 |
| | 规格 | 4 | 1 881.68 | 470.42 | 198.98 | 9.939 4E-41 |
| | 培养时间×规格 | 28 | 1 306.47 | 46.66 | 19.74 | 1.820 2E-25 |
| | 误差 | 80 | 189.13 | 2.36 | | |
| | 总变异 | 119 | 29 631.93 | | | |

排泄是动物新陈代谢的基础生命活动。生物不断从周围环境中摄取营养物质,以维持自身生存和生长的需要,同时把体内的代谢物排泄到生活环境中。由于水生生物种类和生活方式各异,从周围环境中获取食物的种类也有很大差别。比如滤食性贝类主要滤食水体中的微小颗粒,包括一些单细胞藻类、细菌及有机碎屑等,同时对鱼粪、残饵及网箱周围沉

降物都可摄食^[23];有些肉食性贝类(如东风螺、管角螺等)主要摄食一些动物的腐败尸体或小型贝类。由于摄食对象不同,产生的粪便所含的营养成分也存在差异。例如,腹足类的代谢产物主要有氨、尿酸、尿素、氨基酸等,其中氨排放量占总排泄量的70%以上^[24],管角螺粪便中磷含量为0.38%、粗蛋白含量为9.8%、氮磷比接近28^[25]。吴小平等^[26]对鱼类

粪便中营养成分进行了研究,其营养成分组成(干物质)如下:粗脂肪 0.9%~1.6%、粗蛋白 10%~13%、粗纤维 24%~26%、磷 0.5%~1.1%,还有铜、铁、钾、锌、铬等元素及 20 余种氨基酸。水生植物的生长需要各种营养盐,而天然水体中可溶性无机化合物氮、磷、硅元素被水生植物吸收利用,成为生物体的重要组成元素,能促进其生长繁殖。这些可溶性无机化合物主要来源于动植物腐殖质、水生动物的排泄物等,其

含量影响水生植物的生长与繁殖。由于不同种类的单胞藻类对环境因子的适应性及生理特性不同,导致其生长所需的营养物质有所差别。在藻类处于指数生长期阶段,藻细胞繁殖速度加快,所需的营养盐含量必须满足藻细胞的生长需要,否则生长繁殖会受到影响,从而影响水体初级生产的速率和产量。



注:a.湛江等鞭金藻;b.牟氏角毛藻;c.亚心形扁藻;d.波吉卵囊藻

Note:a.*Isochrysis galbana*;b.*Chaetoceros muelleri*;c.*Platymonas subcordiformis*;d.*Oocystis borgei*

图2 不同规格西施舌与单胞藻类生长的关系曲线

Fig.2 The relationship curve between the growth of unicellular algae and different specifications of *C. antiquata*

3.2 西施舌代谢物对单胞藻类的促生长作用 藻类在自然水域分布较广,对环境条件的适应性较强,其增长速度受水体中营养盐含量的影响较大,含量较低时会限制单胞藻吸收营养元素的速率,从而抑制浮游植物的生长。在培养过程中单胞藻藻细胞的生长繁殖表现出特定的模式曲线,曲线可分为延缓期、指数生长期、生长相对下降期、静止期和死亡期 5 个阶段,在此期间某个阶段持续时间可能会很短^[22]。用不同规格的西施舌代谢物分别培养湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻 4 种单胞藻,藻细胞生长的 5 个阶段较为明显,24 h 内藻细胞生长曲线基本相似,生长曲线变化平稳,说明藻细胞生长缓慢、数量无明显变化,处于 5 个生长阶段中的延缓期。A 组西施舌代谢物培养的上述 4 种单胞藻藻细胞很快进入静止期,出现死亡时间分别为 120、144、168 和 144 h,藻细胞最大密度分别为刚接种时的 3.5、4.3、3.2 和 3.3 倍;E 组用西施舌代谢物分别培养湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻、亚心形扁藻和波吉卵囊藻,藻细胞的生长期延长,168 h 时其藻细胞还在缓慢增长,试验结束时死亡期还没出现,藻细胞最大密度分别为刚接种时的 6.3、6.1、5.2 和 5.1 倍。西施舌规格越大,其代谢产物对单胞藻的促生长作用

越明显,生长期越长。不同规格的西施舌排泄量不同,个体越大,其排出的粪便等代谢物越多,单位水体中浮游植物所需营养盐、氮、磷的浓度相对增加,有利于藻类的生长繁殖。该试验结果表明,西施舌代谢物对 4 种单胞藻的促生长效果存在较大的差异,主要是各种单胞藻生理结构及其对环境因子的适应性不同,其对营养盐的需求量也不同。大量研究表明,单胞藻的生长和繁殖除了受水体中营养盐、氮、磷的影响外,还与氮磷比相关,氮磷比过高或过低对单胞藻生长均不利^[27-30]。林忠洲等^[31]在研究青岛大扁藻和牟氏角毛藻的种间竞争关系时发现,青岛大扁藻对磷的需求量较高,而较低的磷浓度对牟氏角毛藻生长更为有利。研究表明,亚心形扁藻最佳氮磷比为 17^[32],牟氏角毛藻最佳氮磷比为 28 或 23^[33-34],而波吉卵囊藻的最适 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4\text{-P}$ 浓度分别为 11.32 和 1.29 mg/L ^[35]。该试验中用西施舌代谢物培养 4 种单胞藻,其对湛江等鞭金藻、牟氏角毛藻的促生长作用明显优于亚心形扁藻和波吉卵囊藻,这说明亚心形扁藻和波吉卵囊藻对营养物质的需求量大于湛江等鞭金藻和牟氏角毛藻,与上述学者的研究结果相一致。

滤食性贝类通过摄食水体中的浮游植物、有机碎屑等作

为主要食物来维持自身的生长和繁殖,对水体起到净化作用;其排泄物能对浮游植物的繁殖和生长起促进作用,也有可能对水体造成污染。由于养殖种类、密度、方式及养殖海域的特性不同,关于贝类对生态环境的影响有不同的结果^[36]。因此,在贝类养殖时养殖密度要合理,防止因密度过大引起的海域富营养化,从而导致浮游植物大量繁殖。

参考文献

[1] HAVEN D S, MORALES-ALAMO R. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders [J]. *Limnology and oceanography*, 1966, 11(4): 487-498.

[2] KAUTSKY N, EVANS S. Role of biodeposition by *Mytilus edulis* in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal ecosystem [J]. *Marine ecology progress series*, 1987, 38(3): 201-212.

[3] 周毅, 杨红生, 张福绥. 海水双壳贝类的生物沉积及其生态效应 [J]. *海洋科学*, 2003, 27(2): 23-26.

[4] 刘鹏, 周毅, 王峰, 等. 浅水区(潮间带)滤食性贝类生物沉积的现场测定 [J]. *海洋与湖沼*, 2014, 45(2): 253-258.

[5] HECK K L JR, VALENTINE J F. Plant-herbivore interactions in seagrass meadows [J]. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 2006, 330(1): 420-436.

[6] ZHOU Y, YANG H S, LIU S L, et al. Feeding and growth on bivalve biodeposits by the deposit feeder *Stichopus japonicus* Selenka (Echinodermata: Holothuroidea) co-cultured in lantern nets [J]. *Aquaculture*, 2006, 256(1/2/3/4): 510-520.

[7] REUSCH T B H. Differing effects of eelgrass *Zostera marina* on recruitment and growth of associated blue mussels *Mytilus edulis* [J]. *Marine ecology progress series*, 1998, 167: 149-153.

[8] REUSCH T B H, CHAPMAN A R O, GRÖGER J P. Blue mussels *Mytilus edulis* do not interfere with eelgrass *Zostera marina* but fertilize shoot growth through biodeposition [J]. *Marine ecology progress series*, 1994, 108(3): 265-282.

[9] LEMMENS J, CLAPIN G, LAVERY P, et al. Filtering capacity of seagrass meadows and other habitats of Cockburn Sound, Western Australia [J]. *Marine ecology progress series*, 1996, 143(1): 187-200.

[10] PETERSON B J, HECK K L JR. Positive interactions between suspension-feeding bivalves and seagrass-a facultative mutualism [J]. *Marine ecology progress series*, 2001, 213: 143-155.

[11] 尹绍武, 廖经球, 黄海, 等. 东风螺生物学及养殖生态学研究进展 [J]. *水产科学*, 2007, 26(11): 632-636.

[12] 文海翔, 张涛, 杨红生, 等. 温度对硬壳蛤 *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) 呼吸排世的影响 [J]. *海洋与湖沼*, 2004, 35(6): 549-554.

[13] 侯兴, 王颖, 刘天红, 等. 4 种常见经济滤食性贝类摄食活动对球藻鞭金藻产生二甲基硫化物的影响 [J]. *渔业科学进展*, 2021, 42(5): 124-131.

[14] 费尊乐, 毛兴华, 朱明远, 等. 渤海生产力研究: 叶绿素 a、初级生产力与渔业资源开发潜力 [J]. *海洋水产研究*, 1991(12): 55-69.

[15] DRENNER R W, HAMBRIGHT K D, VINYARD G L, et al. Experimental study of size-selective phytoplankton grazing by a filter-feeding cichlid and the cichlid's effects on plankton community structure [J]. *Limnology and oceanography*, 1987, 32(5): 1138-1144.

[16] 王俊, 姜祖辉, 董双林. 滤食性贝类对浮游植物群落增殖作用的研究 [J]. *应用生态学报*, 2001, 12(5): 765-768.

[17] 王俊, 姜祖辉, 董双林. 栉孔扇贝对单细胞藻类生长间接作用的研究 [J]. *海洋水产研究*, 2001, 22(2): 42-46.

[18] 苏家齐, 朱长波, 李俊伟, 等. 流沙湾浮游植物群落特征季节变化及其与养殖活动的关系 [J]. *渔业科学进展*, 2018, 39(6): 11-23.

[19] 苏家齐, 朱长波, 李俊伟, 等. 流沙湾浮游动物群落特征及与鱼贝养殖的关系 [J]. *海洋渔业*, 2019, 41(3): 278-293.

[20] 黄翔鹤, 李长玲, 刘楚吾, 等. 两种微藻改善虾池环境增强凡纳对虾抗病力的研究 [J]. *水生生物学报*, 2002, 26(4): 342-347.

[21] 陈坤, 张前前, 史海燕, 等. 浮游植物计数方法比较研究 [J]. *海洋环境科学*, 2007, 26(4): 383-385.

[22] 成永旭. 生物饵料培养学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2007: 66-67.

[23] 张继红, 吴桃, 高亚平, 等. 5 种滤食性贝类对牙鲆的粪便、残饵及网箱养殖区沉降物的摄食行为 [J]. *水产学报*, 2013, 37(5): 727-734.

[24] 柴雪良, 张炯明, 方军, 等. 乐清湾、三门湾主要滤食性养殖贝类碳收支的研究 [J]. *上海水产大学学报*, 2006, 15(1): 52-58.

[25] 罗杰, 刘皓, 刘楚吾, 等. 管角螺代谢物对浮游植物增殖的影响 [J]. *水产养殖*, 2016, 37(10): 1-6.

[26] 吴小平, 吴宗文, 高启平, 等. 碳汇渔业养殖工程装备及效能研究 [J]. *重庆水产*, 2012(2): 28-33.

[27] 李锋, 葛长字, 方建光, 等. 不同温度和接种密度下亚心形扁藻增殖的初步研究 [J]. *海洋水产研究*, 2007, 28(6): 61-66.

[28] 杨东方, 陈生涛, 胡均, 等. 光照、水温和营养盐对浮游植物生长重要影响大小的顺序 [J]. *海洋环境科学*, 2007, 26(3): 201-207.

[29] 钱振明, 邢荣莲, 汤宁, 等. 光照和盐度对 8 种底栖硅藻生长及其生理生化成分的影响 [J]. *烟台大学学报(自然科学与工程版)*, 2008, 21(1): 46-52.

[30] SOMMER U. Nutrient competition between phytoplankton species in multi-species chemostat experiments [J]. *Arch Hydrobiol*, 1983, 96(4): 399-416.

[31] 林忠洲, 徐善良, 邵波, 等. 不同氮磷质量浓度下青岛大扁藻和牟氏角毛藻的种间竞争关系 [J]. *宁波大学学报(理工版)*, 2013, 26(1): 12-17.

[32] 孙育平, 赵曰水. 不同氮、磷浓度下亚心形扁藻的生长及水体中氮、磷变化 [J]. *水产科学*, 2011, 30(4): 197-201.

[33] AUSTIN A P, RIDLEY-THOMAS C I, LUCEY W P, et al. Effects of nutrient enrichment on marine periphyton: Implications for abalone culture [J]. *Botanic marina*, 1990, 33(3): 235-239.

[34] 于瑾, 蒋霞梁, 梁洪, 等. 氮、磷、铁对牟氏角毛藻生长速率的影响 [J]. *水产科学*, 2006, 25(3): 121-124.

[35] 黄翔鹤, 李长玲, 刘楚吾, 等. 波吉卵囊藻对氮和磷营养盐需求的研究 [J]. *海洋通报*, 2002, 21(3): 32-38.

[36] 张继红. 滤食性贝类养殖活动对海域生态系统的影响及生态容量评估 [D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2008.

(上接第 86 页)

[29] GIL-SOLSONA R, NÁCHER-MESTRE J, LACALLE-BERGERON L, et al. Untargeted metabolomics approach for unraveling robust biomarkers of nutritional status in fasted gilthead sea bream (*Sparus aurata*) [J]. *PeerJ*, 2017, 5: 1-19.

[30] MUTHAPPA N A, GUPTA S, YENGGOKPAM S, et al. Lipotropes promote immunobiochemical plasticity and protect fish against low-dose pesticide-induced oxidative stress [J]. *Cell Stress Chaperones*, 2014, 19(1): 61-81.

[31] HAJIREZAEI S, MIRVAGHEFI A, FARAHMAND H, et al. NMR-based metabolomic study on the toxicological effects of pesticide, diazinon on adaptation to sea water by endangered Persian sturgeon, *Acipenser persicus* fingerlings [J]. *Chemosphere*, 2017, 185: 213-226.

[32] GO E K, JUNG K J, KIM J Y, et al. Betaine suppresses proinflammatory signaling during aging: The involvement of nuclear factor- κ B via nuclear

factor-inducing kinase/I κ B kinase and mitogen-activated protein kinases [J]. *J Gerontol: Series A*, 2005, 60(10): 1252-1264.

[33] OLLI K, LAHTINEN S, RAUTONEN N, et al. Betaine reduces the expression of inflammatory adipokines caused by hypoxia in human adipocytes [J]. *Br J Nutr*, 2013, 109(1): 43-49.

[34] KLASING K C, ADLER K L, REMUS J C, et al. Dietary betaine increases intraepithelial lymphocytes in the duodenum of coccidia-infected chicks and increases functional properties of phagocytes [J]. *J Nutr*, 2002, 132(8): 2274-2282.

[35] LIU Y W, WANG X H, LI Y Y, et al. Metabolomic analysis of short-term sulfamethazine exposure on marine medaka (*Oryzias melastigma*) by comprehensive two-dimensional gas chromatography-time-of-flight mass spectrometry [J]. *Aquat Toxicol*, 2018, 198: 269-275.

[36] 陈书明, 聂向庭. 鹿茸醇提物抗氧化作用的实验研究 [J]. *实验动物科学与管理*, 2000, 17(1): 22-24.