几种影响紫贻贝幼贝足丝分泌的环境因素分析

张守都[1,4], 张　伟[1,4], 吴莹莹[1,4], 甄秀维[2], 邹　杰[3], 宋爱环[1,4]

(1. 山东省海洋科学研究院(青岛国家海洋科学研究中心), 山东 青岛 266104; 2. 天津农学院, 天津 300384; 3. 广西海洋研究所有限责任公司, 广西 北海 536000; 4. 山东省智慧海洋牧场重点实验室, 山东 青岛 266104)

摘要: 为研究不同环境因素对紫贻贝(*Mytilus galloprovincialis*)幼贝足丝分泌的影响, 选取山东省日照市养殖区的紫贻贝幼贝为研究对象, 通过区组设计分别进行不同温度(17 ℃、22 ℃、27 ℃)和盐度(20、25、30), 不同光照(10、100、10 000 lx)和饥饿(0、24、48 h), 不同干露(0、24、48 h)和氨氮(0、15、30 mg/L)条件的 2 因素交互作用实验。结果显示, 温度和盐度均会对紫贻贝幼贝足丝分泌产生极显著影响(P<0.01), 在实验温、盐条件下均呈显著弱负相关(R=–0.11/–0.16, P<0.05), 其中温度 27℃、盐度 30%组别在不同时间点的紫贻贝幼贝足丝分泌能力显著低于其他组别(P<0.05)。光照对紫贻贝幼贝足丝分泌产生极显著影响(P<0.01), 呈现极显著弱相关(R=0.14, P<0.01), 而短期饥饿对紫贻贝幼贝足丝分泌影响不显著(P>0.05), 低光照组(10 lx)紫贻贝幼贝足丝分泌能力显著高于其他组别。干露和氨氮均会对紫贻贝幼贝足丝分泌产生显著影响(P<0.05), 其中干露与紫贻贝足丝分泌显著弱负相关(R=–0.09, P<0.05), 而氨氮则显著负相关(R = –0.45, P<0.05), 高氨氮(30 mg/L)和干露(48 h)组合紫贻贝幼贝足丝分泌能力显著低于其他组别(P<0.05)。研究结果可为紫贻贝的苗种转运、夹苗和健康养殖等生产实践提供有益参考。

关键词: 紫贻贝(*Mytilus galloprovincialis*); 足丝分泌; 环境因素; 相关性

中图分类号: S917.3　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 1000-3096(2025)2-0056-11

DOI: 10.11759/hykx20241121002

贻贝长期是中国第四大贝类养殖种类, 2022 年中国贻贝养殖面积达 59.54 万亩, 产量达 77.12 万吨, 贻贝养殖产业已经发展成为中国水产品支柱产业之一。山东是贻贝养殖大省, 2022 年山东省贻贝养殖面积和产量分别达 39.45 万亩和 28.68 万吨, 占全国养殖总面积和产量的 63.23%和 37.19%[1], 形成了以日照市为代表的全国最大的紫贻贝(*Mytilus galloprovincialis*)产业发展集聚区, 逐步建立了紫贻贝养殖、加工、销售、出口一体化的全链条产业发展模式。

贻贝通过足丝黏附到礁石、船体等物体甚至是其他生物的表面营附着生活, 当贻贝幼虫壳长超过 0.18 mm 时开始分泌足丝, 且终身具备再附着能力[2]。因此, 国内外通常利用贻贝自身附着能力以延绳吊养的方式进行贻贝养殖 [3-4]。近年来, 随着养殖密度的增加和海洋环境的变化, 山东贻贝养殖过程中出现日益严重的脱落现象, 厘清贻贝足丝分泌和环境影响因素之间的关系成为解决贻贝养殖产业瓶颈问题的关键。

国内外开展了大量关于贻贝足丝的生态和行为学研究, WINKLE[5]研究了几种环境因子对肋贻贝(*Modiolus demissus*)和贻贝(*Mytilus edulis*)足丝分泌的影响, 发现贻贝足丝形成速度会随着个体大小的增加而降低, 而长期干露会促进足丝的分泌; YOUNG[6]研究了温度、盐度、搅动等因素对紫贻贝足丝分泌的影响, 发现在震荡环境下紫贻贝会分泌更多的足丝; SELIN 等[7]研究了在不同温度下海贻贝(*Crenomytilus grayanus*)、厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)和偏顶蛤(*Modiolus modiolus*)分泌的足丝黏附能力的区别。YVETTE 等[8]分析了波浪暴露、温度和附生污垢对缅因湾贻贝足丝生长的影响。NEWCOMB 等[9]研究发现随着温度的升高对油黑壳菜蛤(*Mytilus trossulus*)足丝分泌和足丝的近端区域具有明

收稿日期: 2024-11-21; 修回日期: 2024-12-23

基金项目: 山东省农业良种工程项目(2024LZGCQY003, 2021LZGC027, 2022LZGC015)

[Foundation: Shandong Agricultural Fine Breed Engineering Project, Nos. 2024LZGCQY003, 2021LZGC027, 2022LZGC015]

作者简介: 张守都(1984—), 男, 山东日照人, 副研究员, 主要从事贝类遗传育种和健康养殖, E-mail: shouduzhang@163.com; 邹杰(1983—), 通信作者, 主要从事海水育种与健康养殖研究, E-mail: 229566654@qq.com; 宋爱环(1978—), 通信作者, 主要从事海洋种质资源挖掘与评价研究, E-mail: zjusah@163.com

显的削弱现象, GEORGE 等[10]研究发现随着 pH 和溶氧的降低显著抑制油黑壳菜蛤足丝的分泌数量, 从而导致附着力的下降。ZHAO 等[11]研究发现水下噪音能够显著影响厚壳贻贝的足丝分泌, 在高噪音背景下足丝总体附着强度下降了 16.95%~44.50%, 上述研究结果表明贻贝足丝分泌非常容易受到环境因素的影响。

山东紫贻贝养殖通常先以采苗器采集 1~2 cm 规格野生苗种, 然后将苗种剥离后人工夹到养殖绳上挂海养殖。因此, 苗种重新通过足丝附着的成功率成为后续养殖成功的关键。迄今, 尚未有紫贻贝幼贝足丝分泌环境影响因素研究的报道。本文通过控制温度、盐度、光照、饥饿、干露及氨氮等环境参数, 探讨了这几种环境因素对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响, 对紫贻贝的苗种采集、转运和健康养殖具有较强现实指导意义。

1 材料与方法

1.1 材料来源

2021 年 5 月, 在日照市丰大水产育苗场采集 3 月龄的野生紫贻贝幼贝 5 000 只。实验开始前, 先将紫贻贝幼贝暂养在育苗场车间水泥池中 3 d, 海水为砂滤自然海水, 暂养期间水温控制在 17 ℃, 海水盐度为 30, 每天倒池全换水 1 次并投喂扁藻(*Platymonas helgolandica*)和新月菱形藻(*Nschia closterium*)混合饵料。

1.2 实验方法

随机挑选规格相对一致(1.85±0.12 cm)的紫贻贝幼贝 2 430 只, 用剪刀将紫贻贝幼贝足丝剪掉, 并去除表面附着物, 将幼贝分散放置在一系列 1 L 烧杯中备用, 每个烧杯放置 5 只幼贝, 便于观察足丝分泌并防止聚集。实验共分 3 组进行, 第一组为探讨温度、盐度对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响, 共交叉设置 3 个温度梯度(17 ℃、22 ℃、27 ℃)和 3 个盐度梯度(20、25、30), 每个条件组合下共观察 30 个个体, 设置 3 个重复, 共观察 810 个个体。第二组为探讨光照、饥饿对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响, 共交叉设置 3 个光照梯度(10、100、10 000 lx)和 3 个饥饿梯度(0、24、48 h), 每个条件组合下共观察 30 个个体, 设置 3 个重复, 共观察 810 个个体。第三组为探讨干露、氨氮对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响, 共交叉设置 3 个干露梯度(0、24、48 h)和 3 个氨氮梯度(0、15、30 mg/L), 每个条件组合下共观察 30 个个体, 设置 3 个重复, 共观察 810 个个体。每组实验持续时间为 24 h, 实验期间除了饥饿实验组按饥饿要求投喂外, 其他实验组均每日投喂 1 次新月菱形藻和球等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)混合饵料。每 6 h 计数幼贝足丝数量, 观察足丝分泌和附着情况。

1.3 数据分析

足丝分泌数量经统计分析, 计算均值、标准差, 利用 SPSS19.0 统计分析软件对足丝分泌变量进行正态性检验、相关性和方差分析, 足丝分泌变量的正态检验采用 Kolmogorov-Smirnov 法, 相关系数采用 Pearson 相关系数。因结果不满足正态分布, 使用 SPSS Statistics 19.0 软件进行 2 因素方差分析, 进行 Wilcoxon/ Kruskal-Wallis 检验。使用多元分析方法分别进行温度、盐度, 光照、饥饿, 干露、氨氮对紫贻贝幼贝足丝分泌的相关性检验, 显著性水平设为 $P<0.05$。

普通线性模型被用来分析不同因子, 例如温度与盐度对各性状单独影响和交互影响, 该模型如下:

$$Y_{ijk}= \mu + Ti + Sj + (T\times S)_{ij} + e_{ijk}, \quad (1)$$

式中, Y_{ijk} 是来自第 i 个温度下的第 j 种盐度处理的第 k 个个体的性状表型值; μ 是常数项; T_i 是温度的影响(i= 1、2、3); S_j 是温度的影响(j=1、2、3); $(T\times S)_{ij}$ 是温度和盐度的交互影响; e_{ijk} 是随机观察误差。其他实验因子设计模型同上。

2 结果与分析

2.1 温度和盐度对足丝的分泌影响

2.1.1 不同温度、盐度对足丝分泌影响比较分析

图 1 反映出在不同时间段温度和盐度都对足丝分泌产生显著影响($P<0.05$)。在剪去足丝的第 6 h, 不同温度、盐度组合间足丝分泌已经差异显著 $P<0.05$, 总体来看实验条件范围内盐度越高对足丝分泌抑制越强烈, 温度 22 ℃是最佳足丝分泌温度, 27 ℃和 30 的温盐组合足丝分泌结果最差。在剪去足丝的第 12 h, 高盐度继续表现对足丝分泌的抑制, 随着盐度增加足丝分泌总数呈下降趋势, 而温度 22 ℃仍是最佳的足丝分泌温度, 22 ℃和 25 的温盐组合足丝分泌最为旺盛。在剪去足丝的第 18 h, 温度对足丝的影响逐渐突出, 虽然 30 盐度组总体受到抑制, 但是 22 ℃和 30 温盐组合足丝分泌达到组内第三的水平。在剪去足丝的第 24 h, 各实验组别足丝分泌情况同第 18 小时类似, 低温、高温和高盐对足丝分泌具有明显的抑制作用, 22 ℃和 25 的温盐组合最适合紫贻贝足丝分泌。

小时

小时

小时

小时

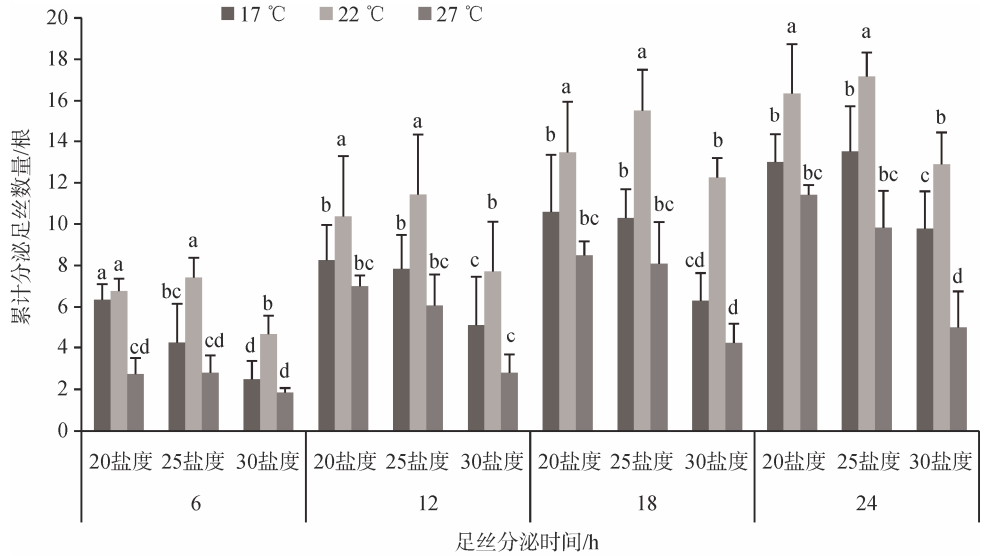

图 1　在不同时间段内, 温度和盐度对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响

Fig. 1　Effects of temperature and salinity on the production of byssus in juvenile *Mytilus galloprovincialis* at different periods

注: 各时间段内不同柱形图上字母相同表示差异不显著(P>0.05)

2.1.2　不同温度、盐度条件足丝分泌方差分析

以温度和盐度进行 2 因素方差分析(表 1), 结果表明, 实验设定条件下, 在 6、12、18 和 24 h 等不同时间点, 温度和盐度都能够对足丝分泌产生极显著的影响(P<0.001), 在 6 h 的交互作用是显著的(P<0.05), 但在 12、18 和 24 h 两个因素的交互作用并不显著(P>0.05), 这与图 1 结果中 12、18 和 24 h 时间点上温度对足丝分泌的影响结果相一致。

表 1　温度和盐度对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响

Tab. 1　Analysis of variance of the effects of temperature and salinity on the production of byssus in juvenile *Mytilus galloprovincialis*

方差来源	自由度	足丝分泌数量	
		均方	P
6 h			
温度	2	986.144	<0.000 1**
盐度	2	394.515	<0.000 1**
温度×盐度	4	78.548	0.046*
12 h			
温度	2	1 420.231	<0.000 1**
盐度	2	975.186	<0.000 1**
温度×盐度	4	29.312	0.825
18 h			
温度	2	3 281.759	<0.000 1**
盐度	2	1 106.033	<0.000 1**
温度×盐度	4	78.159	0.395
24 h			
温度	2	3 050.223	<0.000 1**
盐度	2	1 678.912	<0.000 1**
温度×盐度	4	77.186	0.495

注: *. 显著水平 P<0.05, **. 显著水平 P<0.01

2.1.3 温度、盐度与足丝分泌相关性分析

Pearson 相关分析结果显示: 在剪去足丝 6、18 和 24 h 后, 温度、盐度与紫贻贝足丝分泌呈极显著负相关(P<0.001), 在第 12 h 温度与紫贻贝足丝分泌呈显著负相关(P<0.05), 盐度与紫贻贝足丝分泌呈极显著负相关(P<0.01), 但不同时间段温度、盐度与足丝分泌的相关系数 R 均低于 0.2(表 2)。

表 2 温度和盐度与紫贻贝幼贝足丝分泌的相关性分析

Tab. 2 Correlations between temperature/salinity and the production of byssus in juvenile *Mytilus galloprovincialis*

时间/h	因素	相关性	
		R	*P*
6	温度	–0.130	<0.001**
	盐度	–0.156	<0.001**
12	温度	–0.080	0.023*
	盐度	–0.150	<0.001**
18	温度	–0.093	<0.008**
	盐度	–0.143	<0.001**
24	温度	–0.135	<0.001**
	盐度	–0.176	<0.001**

注: *. 显著水平 P<0.05, **. 显著水平 P<0.01

2.2 光照和饥饿对足丝的分泌影响

2.2.1 不同光照、饥饿对足丝分泌影响比较分析

图 2 反映出在不同时间段光照和饥饿都对足丝分泌产生显著影响, 但不同光照、饥饿组合产生影响并不相同。总体来看, 不同时间段实验条件范围内强光(10 000 lx)对足丝分泌抑制强烈, 而自然光(1 000 lx)与黑暗(10 lx)状态下足丝分泌没有显著区别, 在不同光照条件下饥饿对足丝分泌影响并不相同。在剪去足丝的第 6 小时, 不同光照、饥饿组合间足丝分泌开始出现显著差异(P<0.05), 在强光照和黑暗条件下非饥饿组别的足丝分泌要低于饥饿组别, 黑暗条件下饥饿组别足丝分泌最快, 但与自然光条件下足丝分泌差异不显著(P>0.05)。第 12 小时, 强光继续表现对足丝分泌的抑制, 自然光条件下非饥饿组足丝分泌最多, 但与黑暗组的饥饿组差异并不显著(P>0.05)。第 18 h, 黑暗条件下的饥饿组的足丝分泌显著高于饥饿组, 但其他光照条件下的饥饿组和非饥饿组之间差异并不显著(P>0.05)。 在第 24 h, 自然光条件下非饥饿组和饥饿 24 h 组与黑暗条件下的饥饿 24 h 组、饥饿 48 h 组要显著高于其他组别, 强光条件下各组别依旧显著低于其他光照组(P<0.05)。

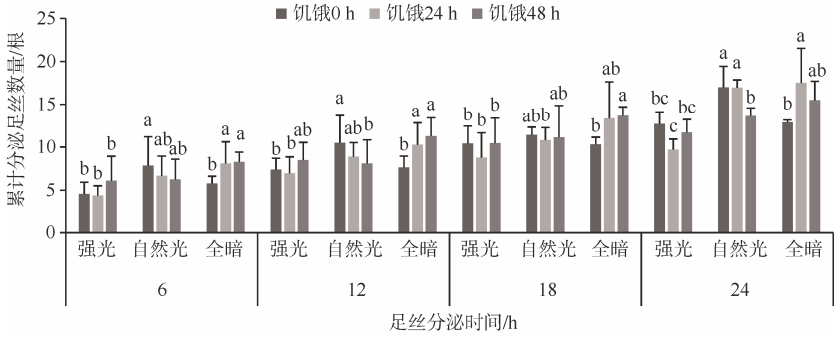

图 2 在不同时间段内, 光照和饥饿对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响

Fig. 2 Impact of light and starvation on byssus production in juvenile *Mytilus galloprovincialis* at different periods

注: 各时间段内不同柱形图上字母相同表示差异不显著(P>0.05)

2.2.2 不同光照、饥饿条件足丝分泌方差分析

以光照和饥饿进行 2 因素方差分析(表 3), 结果表明, 实验设定条件下, 在剪去足丝的 6、12、18 和 24 h, 光照对足丝分泌产生极显著影响(P<0.001), 饥饿对足丝分泌没有显著影响(P>0.05), 在 6、12 和 24 h 光照和饥饿的交互作用是显著的(P< 0.05), 但在 18 h 两个因素的交互作用并不显著(P>0.05)。

2.2.3 光照、饥饿与足丝分泌相关性分析

Pearson 相关分析结果显示: 在剪去足丝 6、12、18 和 24 h 后, 光照与足丝分泌呈极显著正相关 (P<0.001), 而同期饥饿与足丝分泌不相关 (P>0.05), 但不同时间点的光照与足丝分泌的相关系数 R 均低于 0.2 (表 4)。

2.3 干露和氨氮对足丝的分泌影响

2.3.1 不同干露、氨氮对足丝分泌影响比较分析

图 3 反映出在不同时间段干露和氨氮都能对足丝分泌产生显著影响。总体来看, 实验条件范围内, 不同时间点干露和氨氮对足丝分泌具有显著的抑制作用(P<0.05)。在剪去足丝的第 6 小时, 0 氨氮条件下无干露和干露 1 d 组别足丝分泌要显著高于其他组别(P<0.05), 高氨氮组别(30 mg/L)足丝分泌显著受到抑

表 3　光照和饥饿对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响

Tab. 3　Analysis of variance of the influence of light and starvation on byssus production in juvenile *Mytilus galloprovincialis*

方差来源	自由度	足丝分泌数量	
		均方	*P*
6 h			
光照	2	425.260	<0.000 1**
饥饿	2	43.483	0.3
光照*饥饿	4	134.709	0.005**
12 h			
光照	2	323.812	0.003**
饥饿	2	44.127	0.441
光照*饥饿	4	231.029	0.002**
18 h			
光照	2	438.431	0.004**
饥饿	2	79.857	0.369
光照*饥饿	4	160.762	0.091
24 h			
光照	2	1613.478	<0.000 1**
饥饿	2	84.493	0.449
光照*饥饿	4	476.815	0.001**

注: *. 显著水平 $P<0.05$, **. 显著水平 $P<0.01$

表 4　光照和饥饿与紫贻贝幼贝足丝分泌的相关性分析

Tab. 4　Correlations between light/starvation and byssus production in juvenile *Mytilus galloprovincialis*

时间	因素	相关性	
		R	*P*
6 h	光照	0.158	<0.001**
	饥饿	0.053	0.131
12 h	光照	0.116	0.001**
	饥饿	0.043	0.222
18 h	光照	0.116	<0.001*
	饥饿	0.047	0.178
24 h	光照	0.152	<0.001**
	饥饿	–0.023	0.522

注: *. 显著水平 $P<0.05$, **. 显著水平 $P<0.01$

制($P<0.05$)。第 12 小时, 高氨氮继续表现对足丝分泌的抑制, 0 氨氮条件下, 无干露和干露 1 著高于其他组别($P<0.05$)。第 18 小时, 0 氨氮条件下无干露的紫贻贝幼贝足丝分泌显著高于其他组别($P<0.05$), 在氨氮条件下不同干露组别间并无显著差异($P>0.05$)。第 24 小时, 各实验组别间与第 18 小时相似, 表现为干露和氨氮均对紫贻贝足丝分泌产生显著影响($P<0.05$)。

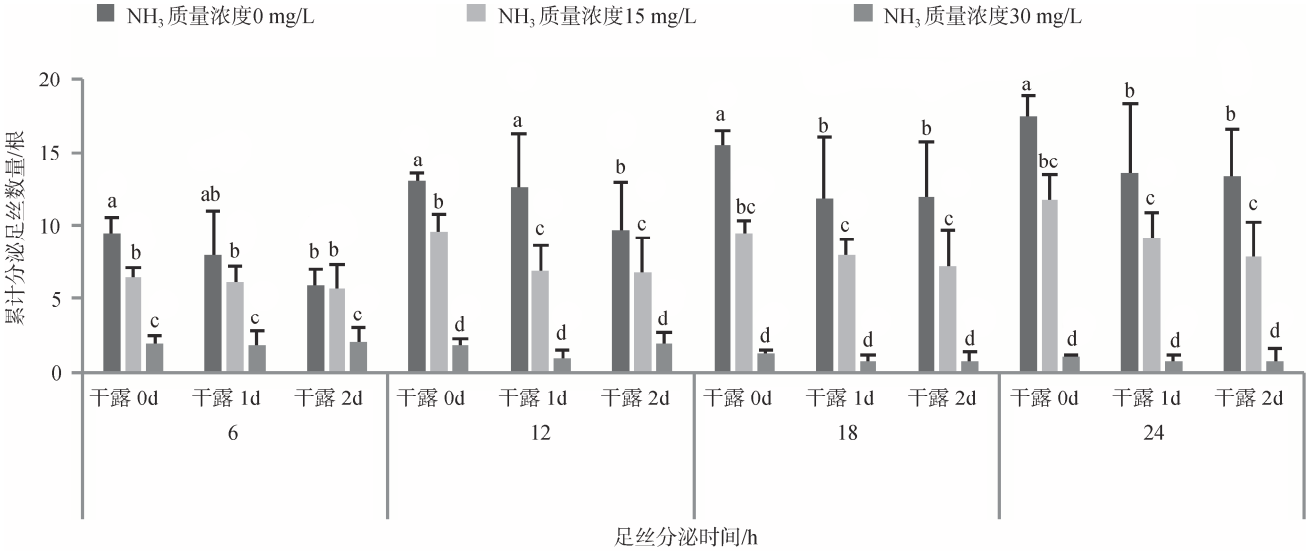

图 3　在不同时间段内, 干露和氨氮对紫贻贝幼贝足丝分泌的影响

Fig. 3　Effects of the exposure to air and ammonia-nitrogen on byssus production in juvenile *Mytilus galloprovincialis* at different periods

注: 各时间段内不同柱形图上字母相同表示差异不显著($P>0.05$)

2.3.2　不同干露、氨氮条件下足丝分泌方差分析

以干露和氨氮进行 2 因素方差分析(表 5), 结果表明, 在实验设定条件下, 在剪去足丝的 6 和 18 h, 干露对足丝分泌产生极显著的影响($P<0.05$), 氨氮对足丝分泌产生极显著的影响($P<0.01$), 在第 12 和 24 小时, 干露和氨氮都能够对足丝分泌产生极显著的影响($P<0.01$), 但在各个时间点干露和氨氮两个因素的交互作用并不显著($P>0.05$)。

表 5　干露和氨氮对紫贻贝稚贝足丝分泌的影响

Tab. 5　Analysis of variance of the impact of air exposure and ammonia-nitrogen on byssus production in juvenile *Mytilus galloprovincialis*

方差来源	自由度	足丝分泌数量	
		均方	*P*
6 h			
干露	2	133.260	0.035*
氨氮	2	2 453.601	<0.000 1**
干露×氨氮	4	85.383	0.072
12 h			
干露	2	274.033	0.009**
氨氮	2	7 143.633	<0.000 1**
干露×氨氮	4	134.756	0.054
18 h			
干露	2	369.083	0.010*
氨氮	2	10 167.416	<0.000 1**
干露×氨氮	4	77.057	0.421
24 h			
干露	2	573.115	0.003**
氨氮	2	13 366.078	<0.000 1**
干露×氨氮	4	116.843	0.304

注: *.显著水平 $P<0.05$, **. 显著水平 $P<0.01$

2.3.3　干露、氨氮与足丝分泌相关性分析

Pearson 相关分析结果显示: 在剪去足丝 6 和 18 h 后, 干露与足丝分泌呈显著负相关 ($P<0.05$), 氨氮与足丝分泌呈极显著负相关 ($P<0.01$), 而第 12 和 24 小时, 干露和氨氮均与足丝分泌呈极显著负相关 ($P<0.01$), 其中不同时间点氨氮与足丝分泌的相关系数 $R = –0.452 \pm 0.072$ (表 6)。

表 6　干露和氨氮与紫贻贝幼贝足丝分泌的相关性分析

Tab. 6　Correlations between air-exposure/ammonia-nitrogen and byssus production in juvenile *Mytilus galloprovincialis*

时间/h	条件	相关性	
		R	*P*
6	干露	–0.085	0.016*
	氨氮	–0.345	<0.001**
12	干露	–0.093	0.008**
	氨氮	–0.478	<0.001**
18	干露	–0.084	0.017*
	氨氮	–0.487	<0.001**
24	干露	–0.097	<0.006**
	氨氮	–0.498	<0.001**

注: *. 显著水平 $P<0.05$, **. 显著水平 $P<0.01$

3　讨论

全世界贻贝约有 100 多种, 从热带到寒带近海海域都有分布, 不少品种成为世界各国重要的养殖和捕捞对象, 为当地渔业生产发展做出很大贡献。不同种类的贻贝其适应的生态环境也各不相同, 但有个共同点是通过分泌足丝将自己固定在岸边岩石、绳索或等其他固体附着物上, 通常一经附着后便不再主动改变栖息地。贻贝通过足丝腺分泌大量足丝, 足丝远端通过足丝盘和附着物相连, 近端通过一个足丝茎同牵引肌肉相连[12]。足丝附着能力对贻贝维持正常生存状态至关重要, 是贻贝的一个重要的生理生态特征[13]。另外, 贻贝养殖通常是通过其附着能力养殖在延绳或者潮间带水泥柱等附着物上, 足丝附着能力也是开展贻贝养殖过程一个重要的经济生产指标[14]。

国外开展了大量的可能影响贻贝足丝分泌的环境因素研究, 包括温度、盐度、pH、海流速度、附着物、季节等[15-20], 但大部分都针对自然环境下贻贝成体开展实验, 旨在探索贻贝足丝分泌本身的生物学规律。本研究针对山东省贻贝养殖产业夹苗过程中幼贝苗种日益严重的因足丝分泌不足而导致脱落的产业问题, 通过区组设计系统研究了温度、盐度、光照、饥饿、干露及氨氮等环境因素对紫贻贝幼贝阶段足丝分泌的影响, 初步摸清了紫贻贝幼贝

足丝分泌的最佳条件，对紫贻贝养殖产业健康可持续发展具有重要参考价值。

3.1 温度、盐度对贻贝足丝分泌的影响

海水的温盐度是影响贝类的最重要的环境因素之一。不同种类的贝类甚至同一物种不同群体对温度和盐度变化的响应可能都不相同。海洋环境中温度盐度的变化会影响贝类的行为、生长、繁殖，并进一步影响其生存策略和生态分布。关于温度、盐度对海洋贝类影响的研究有很多，大部分聚焦于生理、生长、存活等性状。孙雪梅等[21]研究高盐胁迫对四角蛤蜊(*Mactra veneriformis*)摄食与生长的影响，发现高盐胁迫对四角蛤蜊的摄食与生长都有显著抑制作用，徐晴晴等[22]研究发现随着盐度的增加，厚壳贻贝的钙化率和呼吸率都呈现出先增大后减小的变化趋势，其中钙化率在盐度为 25 达到最大值，呼吸率在盐度为 30 时达到最大，在低盐状态下，厚壳贻贝的钙化，呼吸和耗氧率都明显较低，栗志民等[23]研究了不同海水温度和盐度对皱肋文蛤(*Meretrix lyrata*)幼贝存活与生长的影响，发现皱肋文蛤幼贝的最适生存温度为 24 ℃~30 ℃，最适生长盐度为 19~23，在极端温、盐度具有一定的耐受力。杨家林等[24]研究发现钝缀锦蛤(*Tapes dorsatus*)在温度 17 ℃~33 ℃条件下，滤食率随温度的升高呈先升后降的趋势，同化率随着温度的升高而显著，认为该种适宜生活在温度和盐度较稳定的潮下带区域。关于温度、盐度影响贝类足丝分泌的研究并不多，陈一等[25]研究发现企鹅珍珠贝(*Pteria penguin*)在高中低 3 种盐度下足丝附着率无显著差异，但早期中盐度组的足丝分泌总数显著高于低盐度组的和高盐度组，可能早期通过抑制足丝分泌来减少能量消耗，后续随着对环境的适应足丝分泌会恢复。王文等[26]研究了在不同盐度(20、22、24、26、28、30)下紫贻贝、条纹隔贻贝(*Septifer virgatus*)和偏顶蛤足丝分泌速率，发现盐度对 3 种贻贝的足丝分泌有显著影响，偏顶蛤和紫贻贝在盐度 20~30 下均能分泌足丝，并以盐度 22 时分泌足丝数量最多，条纹隔贻贝则在盐度高于 28 时不再分泌足丝。本研究结果与上述文献中有类似之处，发现温度和盐度都对能对足丝分泌产生显著影响，但是不同的温度、盐度组合产生影响并不相同，总体来看实验范围内盐度越高对足丝分泌抑制越强烈，从时间维度看 24 h 小紫贻贝幼贝足丝分泌尚未表现出对高盐度的适应，受限于实验的观察时间太短，未能确定长期看紫贻贝幼贝足丝分泌是否会恢复。从温度看，22 ℃则是紫贻贝幼贝最佳的足丝分泌温度，17 ℃和 27 ℃足丝分泌均受到显著影响，其中 27 ℃高温对足丝分泌影响极为显著(P<0.01)，研究结果与上述文献中结果相一致。综合来看，22 ℃和盐度 25 的温盐组合足丝分泌最旺盛，27 ℃和盐度 30‰的温盐组合足丝分泌结果最差，实验结果可为养殖生产尤其是夹苗转绳等操作提供有效参考。

3.2 光照、饥饿对贻贝足丝分泌的影响

光照、饥饿对贝类具有多方面的影响，包括生理适应、行为变化、生理过程、营养含量以及发育繁殖等。深入研究光照、饥饿对贝类的影响不仅有助于了解贝类的生物学特性，也对贝类的育种和健康养殖具有重要意义。当前光照对海洋贝类影响的研究并不多，徐彩丽等[27]研究发现光照对长牡蛎(*Crassostrea gigas*)及杂交牡蛎幼虫的生长没有显著影响，但在 58 lx 的光照强度下，表现出最高的成活率，认为该光照强度是牡蛎育苗早期的最适光照，徐嘉康等[28]研究发现光照对厚壳贻贝稚贝的群聚性具有极显著影响(P<0.01)，但光照强度与群聚率呈极显著负相关(R=–0.675)，发现光照越强稚贝的群聚率越低，群聚性越差，杨晓新等[29]研究发现在实验室条件下 0~10 000 lx 光照强度范围内，翡翠贻贝(*Perna viridis*)的滤水率无显著性的差异。王杰等[30]研究发现熊本牡蛎(*Crassostrea sikamea*)在长期饥饿胁迫下耗氧率和排氨率极显著降低(P<0.01)，乳酸脱氢酶、琥珀酸脱氢酶、丙酮酸激酶、超氧化物歧化酶和碱性磷酸酶活性均呈现波动下降的趋势，再投喂后熊本牡蛎的耗氧率，排氨率均极显著升高(P<0.01)，认为熊本牡蛎通过降低代谢率和代谢酶的活性应对长期饥饿胁迫。孙闻婧等[31]发现厚壳贻贝在饥饿胁迫下性腺中磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶活性显著增加，己糖激酶、磷酸果糖激酶、琥珀酸脱氢酶、苹果酸脱氢酶活性均显著降低，通过降低细胞的能量代谢以及减缓细胞分裂等生理活动来维持饥饿胁迫下的生存。贻贝足丝分泌与自身生理状态紧密相关，本研究中发现光照和饥饿都能对紫贻贝幼贝足丝分泌产生显著影响，不同的光照、饥饿组合得到了不同的足丝分泌结果。总体来看强光(10 000 lx)对足丝分泌抑制强烈，而自然光(1 000 lx)与黑暗(10 lx)状态下足丝分泌没有显著区别。在不同光照条件下饥饿对足丝分泌影响并不相同，在自然光照条件下(1 000 lx)

非饥饿组和半饥饿组差异并不显著，但黑暗条件下(10 lx)的半饥饿组、饥饿组要显著高于其他组别(P<0.05)，但方差分析发现饥饿对足丝分泌影响并不显著 (P>0.05)，饥饿与足丝分泌相关性也不显著(P>0.05)，可能因为饥饿时间太短，不足以对幼贝生理状态和足丝分泌策略产生明显影响，有待后续进一步研究。

不同意改非要改，出版社并没有按照他们自己提出的修改内容照着改，反而给改错了。见上次给改出的校样

3.3 干露、氨氮对贻贝足丝分泌的影响

牡蛎、紫贻贝等贝类作为典型的潮汐带生物，具有明显的耐干旱性，以往很多工作对潮汐带贝类的耐干露机制进行了研究。于瑞海等[32]研究发现太平洋牡蛎成体、D 形幼、壳顶中期幼虫、眼点幼虫、稚贝及幼贝在低温湿润的条件下干露时间长，成活率高，而在高温干燥的条件下干露相同的时间成活率明显降低，在温度、湿度相同的条件下，其耐干能力为成贝、眼点幼虫、壳顶中期幼虫、幼贝、稚贝、D 形幼虫。孙煜阳等[33]研究了不同温度及保湿与干燥状态下厚壳贻贝稚贝的耐干露能力，研究发现在相同湿度条件下，厚壳贻贝稚贝干露后存活率与干露时间呈显著负相关(P<0.05)，而低温时的耐干露能力是高温时的 3 倍以上。王佳雯等[34]研究发现香港牡蛎(*Crassostrea hongkongensis*)在 4 ℃和 25 ℃露条件下随干露时间增加过氧化氢酶活性呈下降、上升再下降的显著变化趋势(P<0.05)，高质量浓度氨氮(60 mg/L)胁迫导致过氧化氢酶活性显著降低(P<0.05)，而酸性磷酸酶和超氧化物歧化酶活性在高质量浓度和低质量浓度氨氮(6 mg/L)胁迫下均显著升高(P<0.05)。樊甄姣等[35]研究了不同浓度氨氮胁迫下栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)血淋巴中胞内胞外活性氧自由基(ROIs)含量、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性的变化，发现适当的氨氮刺激可增加胞内外活性氧的含量，增强扇贝的两种抗氧化酶活性，但较高浓度氨氮则使胞内外活性氧的含量显著下降并明显抑制抗氧化酶的活性。结合上述其他贝类在干露和氨氮条件下的生理响应，紫贻贝幼贝在干露和氨氮条件下生理条件也必然会受到影响，而足丝分泌同生理状态息息相关。总体来看，氨氮对紫贻贝足丝分泌抑制最为明显和持续，说明贻贝足丝分泌对氨氮的耐受力较差，而在相同在氨氮条件下不同干露组别间并无显著差异(P>0.05)，可能与贻贝的闭合度以及潮间带生活习性形成的耐干露能力较强有关。

4 结论

本研究聚焦贻贝养殖产业中主要相关环境因素，发现温度、盐度、光照、干露及氨氮等对紫贻贝幼贝足丝分泌能够产生显著的影响，结果发现，紫贻贝幼贝足丝分泌除了受遗传、规格等自身因素影响外，还受复杂多变的环境因素影响，初步得出了紫贻贝幼贝足丝分泌的最佳条件，为紫贻贝海上养成的苗种转运、夹苗和健康养殖提供了新的研究视角和操作参考。

参考文献:

[1] 农业部渔业渔政管理局. 2023 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2024.
Fisheries administration of the ministry of agriculture. China Fisheries Statistical Yearbook 2023[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2024.

[2] 罗有声. 紫贻贝[J]. 水产科技情报, 1977(9): 28-30.
LUO Yousheng. The blue mussel[J].Fisheries Science and Technology Information, 1977(9): 28-30.

[3] 任宗伟, 谢光东. 贻贝浅海筏式养殖方法[J]. 中国水产, 2003(3): 65.
REN Zongwei, XIE Guangdong. Method of culture mussel by raft in shallow offshore[J]. China Fisheries, 2003(3): 65.

[4] JEFFS A G, HOLLAND R C, HOOKER S H, et al. Overview and bibliography of research on the green-shell mussel, *Perna canaliculus*, from New Zealand waters[J]. Journal of Shellfish Research, 1999, 18(2): 347-360.

[5] WINKLE W V J. Effect of environmental factors on byssal thread formation[J]. Marine Biology, 1970, 7(2): 143-148.

[6] YOUNG G A. Byssus-thread formation by the mussel *Mytilus edulis*: effects of environmental factors[J]. Marine Ecology Progress, 1985, 24(3): 261-271.

[7] SELIN N I, VEKHOVA E E. Effects of environmental factors on byssal thread formation in some members of the family *Mytilidae* from the Sea of Japan[J]. Russian Journal of Marine Biology, 2004, 30(5): 306-313.

[8] YVETTE L G, MARIAN K L. Effects of wave exposure, temperature and epibiont fouling on byssal thread production and growth in the blue mussel, *Mytilus edulis*, in the Gulf of Maine[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2013, 446: 52-56.

[9] NEWCOMB L A, GEORGE M N, O'DONNELL M J, et al. Only as strong as the weakest link: structural analysis of the combined effects of elevated temperature and pCO_2 on mussel attachment[J]. Conservation Physiology, 2019, 7(1): 1-11.

[10] GEORGE M N, ANDINO J, HUIE J, et al. Microscale pH and dissolved oxygen fluctuations within mussel aggregations and their implications for mussel attachment and raft aquaculture[J]. Journal of Shellfish Research, 2019, 38(3): 795-809.

[11] ZHAO X G, SUN S G, SHI W, et al. Mussel byssal attachment weakened by anthropogenic noise[J]. Frontiers in Marine Science, 2021, 8: 821019.

[12] BROWN C H. Some structural proteins of *Mytilus edulis*[J]. Journal of Cell Science, 1952, 93(24): 487-502.

[13] CARRINGTON E. The ecomechanics of mussel attachment: From molecules to ecosystems[J]. Integrative and Comparative Biology, 2002, 42(4): 846-852.

[14] GEORGE M N, ANDINO J, HUIE J, et al. Microscale pH and dissolved oxygen fluctuations within mussel aggregations and their implications for mussel attachment and raft aquaculture[J]. Journal of Shellfish Research, 2019, 38(3): 795-809.

[15] SMEATHERS J E, VINCENT J F V. Mechanical properties of mussel byssus threads[J]. Journal of Molluscan Studies, 1979, 451(45): 219-230.

[16] BELL E C, GOSLINE J M. Mechanical design of mussel byssus: material yield enhances attachment strength[J]. Journal of Experimental Biology, 1996, 199(4): 1005-1017.

[17] BELL E C, GOSLINE J M. Strategies for life in flow: tenacity, morphometry, and probability of dislogement of two *Mytilus* species[J]. Marine Ecology Progress Series, 1997, 159: 197-208.

[18] HUNT H, SCHEIBLING R E. Predicting wave dislodgement of mussels: variation in attachment strength with body size, habitat, and season[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 213: 157-164.

[19] ZARDI G I, MCQUAID C D, NICASTRO K R. Balancing survival and reproduction: seasonality of wave action, attachment strength and reproductive output in indigenous *Perna perna* and invasive *Mytilus galloprovincialis* mussels[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 334: 155-163.

[20] GARNER Y L, LITVAITIS M K. Effects of wave exposure, temperature and epibiont fouling on byssal thread production and growth in the blue mussel, *Mytilus edulis*, in the Gulf of Maine[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2013, 446(5): 52-56.

[21] 孙雪梅, 陈碧鹃, 高萍, 等. 高盐胁迫对黄河口四角蛤蜊摄食与生长的影响[J]. 渔业科学进展, 2012, 33(5): 85-90.
SUN Xuemei, CHEN Bijuan, GAO Ping, et al. Effect of high salinity stress on ingestion and growth of *Mactra veneriformis* in Yellow River estuary[J]. Progress in Fishery Sciences, 2012, 33(5): 85-90.

[22] 徐晴晴, 赵晟. 海水盐度对厚壳贻贝呼吸和钙化的影响[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2018, 37(5): 400-404, 417.
XUE Qingqing, ZHAO Sheng. Effects of seawater salinity on respiration and calcification of *Mytilus edulis*[J]. Journal of Zhejiang Ocean University(Natural Science), 2018, 37(5): 400-404, 417.

[23] 栗志民, 刘志刚, 姚茹, 等. 温度和盐度对皱肋文蛤幼贝存活与生长的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(13): 3406-3413.
LI Zhimin, LIU Zhigang, YAO Ru, et al. Effect of temperature and salinity on survival and growth of *Meretrix lyrata* juveniles[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(13): 3406-3413.

[24] 杨家林, 邹杰, 彭慧婧. 温度、盐度和体质量对钝缀锦蛤滤食率和同化率的影响[J]. 水产科学, 2019, 38(1): 104-108.
YANG Jialin, ZOU Jie, PENG Huijing. Effects of temperature, salinity and body weight on filtration and assimilation rates of calm *Tapes dorsatus*[J]. Fisheries Science, 2019, 38(1): 104-108.

[25] 陈一, 严杰, 杨蕾, 等. 盐度对企鹅珍珠贝足丝分泌的影响[J]. 动物学杂志, 2022, 57(3): 422-428.
CHEN Yi, YAN Jie, YANG Lei, et al. Effect of salinity on byssus secretion of *Pteria penguin*[J]. Chinese Journal of Zoology, 2022, 57(3): 422-428.

[26] 王文, 郭春阳, 杨佳喆, 等. 贻贝科 3 种贝类的足结构与足丝分泌能力[J]. 水产学报, 2017, 41(5): 694-702.
WANG Wen, GUO Chunyang, YANG Jiazhe, et al. Research on the foot structure and byssus formation of three mussels[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(5): 694-702.

[27] 徐彩丽, 许飞, 王娇, 等. 牡蛎幼虫光照实验提示复杂遗传背景下基因互作的多样性[J]. 海洋与湖沼, 2015, 46(3): 571-576.
XUE Caili, XU Fei, WANG Jiao, et al. The light responses of oyster larvae hinting the diversity of gene interaction under complicated genetic background[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2015, 46(3): 571-576.

[28] 徐嘉康, 彭莉华, 高伟, 等. 光照、水温和密度对厚壳贻贝稚贝群聚性的影响[J]. 大连海洋大学学报, 2017, 32(3): 275-279.
XU Jiakang, PENG Lihua, GAO Wei, et al. Effects of light intensity, water temperature and density on aggregation of juvenile mussel *Mytilus coruscus*[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2017, 32(3): 275-279.

[29] 杨晓新, 林小涛, 计新丽, 等. 温度、盐度和光照条件对翡翠贻贝滤水率的影响[J]. 海洋科学, 2000, 24(6): 36-39.

YANG Xiaoxin, LIN Xiaotao, JI Xinli, et al. The Effects of light intensity, temperature and salinity on the filtration rate of *Perna viridis*[J]. Marine Sciences, 2000, 24(6): 36-39.

[30] 王杰, 李雪英, 陈启沂, 等. 长期饥饿下熊本牡蛎生理代谢和酶活性变化[J]. 生态学杂志, 2023, 42(1): 146-151.
WANG Jie, LI Xueying, CHEN Qiyi, et al. Changes of physiological metabolism and enzyme activities of *Crassostrea sikamea* under long-term starvation[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(1): 146-151.

[31] 孙闻婧, 陈传悦, 梁泽玮, 等. 长期饥饿胁迫下厚壳贻贝的生理生化响应及性腺转录组[J]. 水产学报, 2024, 48(4): 147-158.
SUN Wenjing, CHEN Chuanyue, LIANG Zewei, et al. Physiological and biochemical responses and gonad transcriptome analysis of *Mytilus coruscus* under long-term starvation[J]. Journal of Fisheries of China, 2024, 48(4): 147-158.

[32] 于瑞海, 王昭萍, 孔令锋, 等. 不同发育期的太平洋牡蛎在不同干露状态下的成活率研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2006, 36(4): 617-620.
YU Ruihai, WANG Zhaoping, KONG Lingfeng, et al. A study on the survival rate of Pacific oysters in different exposure states at different development stages[J]. Periodical of Ocean University of China, 2006, 36(4): 617-620.

[33] 孙煜阳, 童巧琼, 王文, 等. 厚壳贻贝在不同温度下的干露耐受性研究[J]. 生物学杂志, 2017, 34(4): 42-46.
SUN Yiyang, TONG Qiaoqiong, WANG Wen, et al. Study on enduring exposure and desiccation ability of *Mytilus coruscus* in different temperature and humidity conditions[J]. Journal of Biology, 2017, 34(4): 42-46.

[34] 王佳雯, 卢洁, 姚托, 等. 环境因子和免疫刺激对香港牡蛎免疫指标的影响[J].南方水产科学, 2021, 17(4): 18-26.
WANG Jiawen, LU Jie, YAO Tuo, et al. Effects of environmental factors and external stimulus on immune indexes of *Crassostrea hongkongensis*[J]. South China Fisheries Science, 2021, 17(4): 18-26.

[35] 樊甄姣, 刘志鸿, 杨爱国. 氨氮对栉孔扇贝血淋巴活性氧含量和抗氧化酶活性的影响[J]. 渔业科学进展, 2005, 26(1): 23-27.
FAN Zhenjiao, LIU Zhihong, YANG Aiguo. Effect of ammonia-N on the content of ROIs and the activities of antioxidant enzyme in the haemolymph of *Chlamys farreri*[J]. Progress In Fishery Sciences, 2005, 26(1): 23-27.

The effects of environmental factors on byssus production in *Mytilus galloprovincialis*

ZHANG Shoudu [1, 4], ZHANG Wei[1, 4], WU Yingying[1, 4], ZHEN Xiuwei[2], ZOU Jie[3], SONG Aihuan[1, 4]

(1. Marine Science Research Institute of Shandong Province(National Oceanographic Center, Qingdao), Qingdao 266104, China; 2. Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China; 3. Guangxi Institute of Oceanology, Beihai 536000, China; 4. Shandong Key Laboratory of Intelligent Marine Ranch (under preparation), Qingdao 266104, China)

Received: Nov. 21, 2024
Key words: *Mytilus galloprovincialis*; byssus production; environmental factors; correlation analysis

10 000 10 000

Abstract: To study the effects of environmental factors such as temperature, salinity, light, starvation, exposure to air, and ammonia-nitrogen on the productivity of byssus in *Mytilus galloprovincialis*, the juvenile blue mussels obtained from the cultivation rafts of Rizhao, Shandong Province were selected as research subjects. The two-factor interaction experiments between different temperatures (17 ℃, 22℃, and 27 ℃), salinity concentrations (20‰, 25‰, and 30‰), light intensities (10, 100, and 10, 000 lx), starvation times (0, 24, 48 h), air-exposure durations (0, 24, 48 h), and ammonia-nitrogen levels (0, 15, and 30 mg/L) were conducted using block design. Both temperature and salinity significantly impacted productivity ($P < 0.01$). Byssus production in the 27 ℃ and 30% salinity group was markedly lower than other groups at all time points ($P < 0.05$). Within the experimental ranges, temperature and salinity showed a significant weak negative correlation ($r = -0.11/-0.16$, $P < 0.05$) with byssus production. The light had a remarkable impact on byssus production ($P < 0.01$), whereas short-term starvation had no significant effect ($P > 0.05$). The dark group (10 lx) demonstrated a markedly elevated production of byssus than other groups; there was a weak correlation between light and byssus production ($r = 0.14$, $P < 0.01$). Air exposure and ammonia-nitrogen remarkably negatively influenced byssus production ($P < 0.05$). High ammonia-nitrogen (30 mg/L) and prolonged air exposure (48 h) significantly constricted productivity ($r = -0.09$, $P < 0.05$). These results can provide useful references for the practices of seedling transportation, clamping, and healthy cultivation of blue mussels.

(本文编辑：谭雪静)