



温度对不同规格双齿围沙蚕运动行为特征的影响

房景辉^{1,2}, 孟珊^{1,2,3}, 袁伟¹, 蒋增杰^{1,2}, 方建光¹, 毛玉泽^{1,2}, 梁博^{1,2}

1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266071;
2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;
3. 海洋出版社有限公司, 北京 100081

摘要: 底内动物不仅具有较强的适应沉积环境的生理耐受能力, 还具有适应沉积环境的行为策略, 而且其行为策略与周围微环境关系密切, 研究两者的关系可以从行为学角度阐释生物扰动的生态学意义。本研究利用底内动物行为学观察装置研究温度(15 °C、20 °C和 25 °C)对不同规格[大规格(2.2±0.2) g、中规格(1.5±0.2) g、小规格(0.7±0.2) g]双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis* Grube)行为特征的影响, 探究了不同行为过程对洞穴水交换、营养盐和溶解氧变化规律的影响。结果表明, 双齿围沙蚕的径向起伏频率随温度的升高而升高($P<0.05$)。不同规格双齿围沙蚕的轴向爬行速度差异显著($P<0.05$), 大规格沙蚕的轴向爬行速度随着温度的升高而减慢, 而中规格和小规格沙蚕的轴向爬行速度随着温度的升高而加快。温度和规格对双齿围沙蚕的径向起伏和轴向爬行时间影响不显著($P>0.05$)。规格对双齿围沙蚕的泵水量、泵水速率、轴向爬行速度及营养盐溶出效率影响显著($P<0.05$)。泵水量和营养盐溶出效率均随着规格的增加而增大, 大规格沙蚕的泵水量最高可达 10.01 L/d; 径向起伏是双齿围沙蚕在洞穴中的主要运动方式和泵水方式, 其洞穴中磷酸盐、亚硝酸盐、氨氮和硫化物的溶出效率分别可达 109.80 $\mu\text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{d})$ 、6.02 $\mu\text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{d})$ 、60.56 $\mu\text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{d})$ 和 15.40 $\mu\text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{d})$ 。双齿围沙蚕泵水溶解氧阈值随着温度的升高和规格的增大呈上升趋势。结果表明, 小规格双齿围沙蚕对高温和低氧环境的适应能力强于大规格沙蚕; 双齿围沙蚕的泵水运动(生物灌溉)随温度的升高和规格的增大而增强, 其主要驱动因子是洞穴微环境的溶解氧含量; 双齿围沙蚕的泵水溶解氧阈值可使其消耗最少的能量获得最高的溶氧收益, 符合“最佳性理论”, 可称之为“最佳溶氧收益策略”。通过生物灌溉作用加速沉积物营养盐释放的现象是双齿围沙蚕为获得充足溶氧而产生的连带效应。

关键词: 双齿围沙蚕; 行为; 洞穴微环境; 生物扰动; 泵水; 溶解氧

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)10-1251-12

底栖动物通过生物扰动作用影响着沉积环境的生物地球化学过程, 被称为“生态系统工程师”^[1]。根据栖息方式, 底栖动物可分为底上动物(epifauna)和底内动物(infauna)。由于底内动物迁移能力较弱, 其与沉积环境的关系尤为密切^[2-3], 同时进化出了很强的生理耐受能力, 以适应沉积环境低氧、低 pH 和高硫化氢等特点^[4-6]。此外, 底内动物通过建管、筑穴、生物灌溉等行为过程,

即生物扰动, 在沉积环境中建立了适宜自身生存的微环境^[7], 从而适应沉积环境。同时, 通过生物扰动作用, 富含氧气的水会进入沉积物内部, 促进好氧细菌有氧代谢, 防止沉积物因无氧代谢产生有毒物质, 加速有害物质降解, 促进海洋生态系统中的碳、氮、磷等生源要素循环, 从而产生底质环境修复效应^[2]。

底栖多毛类是重要的、典型的底栖生物类群

收稿日期: 2021-03-27; 修订日期: 2021-06-05.

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(41876185); 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”项目(2019YFD0900803); 山东省“泰山学者青年专家计划”项目(tsqn201909166); 中国水产科学研究院基本科研业务费项目(2020TD50).

作者简介: 房景辉(1983-), 男, 博士, 研究员, 研究方向为养殖生态学. E-mail: hui861@163.com

之一。其中,以双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis* Grube)为代表的沙蚕科种类,对环境胁迫具有较强的耐受能力^[8-10]。双齿围沙蚕是我国沿海的广布种,具有重要的生态功能和较高的经济价值。其可以通过生物扰动作用有效降低沉积环境中的硫化物和生源要素积累,加速沉积物的生物地球化学循环,对有机物含量较高的沉积环境产生修复效果,从而利于其他物种的栖息^[11-13]。目前,大多数研究往往关注沉积物-上覆水界面的氧通量、营养盐通量或其他物质通量等,以此证明生物扰动加速了沉积物的矿化过程^[1],即关注底内动物生物扰动结果的研究较多,而对于底内动物实现生物扰动的机制研究较少,诸如双齿围沙蚕这类穴居型底内动物扰动沉积物的行为过程及其影响尚不清楚。

已有研究表明,不同规格双齿围沙蚕对底质类型的选择行为不同,小规格沙蚕对底质的搜寻时间显著多于大规格和中规格沙蚕,且小规格沙蚕在底质中的移动距离显著大于大规格和中规格沙蚕^[14]。冯善聪等^[15]研究发现,当温度从 28 °C 降至 5 °C 时,双齿围沙蚕的代谢活动随温度的下降而减慢;当温度升至 30 °C、35 °C 和 40 °C 时,双齿围沙蚕在 35 °C 和 40 °C 时均表现出一些不适症状,因此该研究认为双齿围沙蚕在 20~25 °C 时活力最好,对外界的刺激反应敏感。但王玲等^[16]对双齿围沙蚕代谢率的研究发现,大规格沙蚕对温度的敏感范围在 12~24 °C,中规格沙蚕对温度的敏感范围在 10~20 °C,小规格沙蚕对温度的敏感范围在 16~27 °C,当温度超过 27 °C 时,3 种规格的沙蚕代谢率均下降。因此,综合考虑已有资料,本研究选取 15 °C、20 °C 和 25 °C 3 个适宜温度条件^[17],定量研究不同规格双齿围沙蚕在洞穴中的运动行为特征,从双齿围沙蚕运动行为的角度解析温度和规格的协同作用对生物扰动过程的影响,以期到底内动物行为学研究提供方法参考和数据资料。

1 材料与方法

1.1 实验动物的来源与暂养

实验所用双齿围沙蚕和沉积物均取自山东省

丁字湾海域沙蚕自然栖息地。根据湿重将沙蚕分为 3 个规格:大规格(2.2±0.2) g、中规格(1.5±0.2) g 和小规格(0.7±0.2) g。实验前,准备 3 个 40 cm×25 cm×40 cm 的整理箱,提前 1 周铺设 10 cm 左右的自然栖息地沉积物,并在循环水系统中沉降、稳定 1 周,挑选完整、活力强的双齿围沙蚕,按照规格分别放入 3 个整理箱中暂养 1 周。暂养水温为 20 °C,盐度 29~31,溶解氧含量 7.5~8.0 mg/L,每天换水约 30%。

1.2 双齿围沙蚕运动行为类型

(1) 轴向爬行(axial crawling motion):沙蚕在洞穴中或部分身体探出洞口时,沿洞穴轴向运动(含前进和后退)的方式称为轴向爬行。

(2) 径向起伏(radial undulating motion):沙蚕时常在洞穴中停止轴向爬行,其身体会在原地由前向后做波浪式起伏运动,起伏运动的方向与洞穴横截面径向相同,这种原地运动方式称为径向起伏。

1.3 实验装置与方法

1.3.1 底内动物行为观测装置 本实验使用的沙蚕行为学观测装置为自主研发(专利申请号:CN201910701440.2)。该装置为一个上端开口的正方体容器(图 1)。大正方体容器内部包含一个上端开口的小正方体容器,小正方体容器和大正方体容器仅共用侧面的一个透明面(图 1 侧面观, K),其他 4 个面均不共用。两个容器之间的空间分为 3 层(图 1 正面观, G、H、I),每层均独立并且每个独立分层各设置一个进水口(图 1 正面观, A、B、C)和一个出水口(图 1 正面观, D、E、F)。在小正方体容器中加入一个隔板,隔板规格与小正方体容器对应的透明面相同,隔板可以垂直于透明面移动,隔板和透明面之间形成一个隔间(图 1 侧面观, L),该隔间的大小可以通过移动隔板来调节。实验时,将可调节隔间 L 的宽度调节到和所研究双齿围沙蚕身体宽度尺寸相近,加入其自然栖息地的沉积物。向容器各层内加入实验所需温度的海水。待沉积物沉降 5~7 d 后,将双齿围沙蚕放入隔间 L,待其掘洞栖息后,使用摄像装置对其运动过程进行记录。测定沙蚕的轴向爬行时间、径向起伏时间及径向起伏频率等,并使用 Image J 软件分析沙蚕轴向爬行速度等。

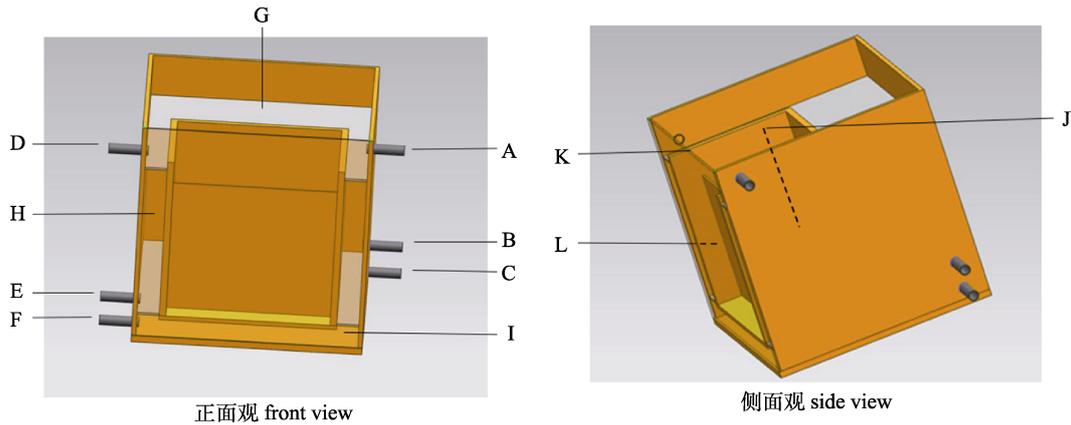


图 1 底内动物行为观测装置示意图

A 为进水口 1; B 为进水口 2; C 为进水口 3; D 为出水口 1; E 为出水口 2; F 为出水口 3; G 为独立分层上层; H 为独立分层中层; I 为独立分层底层; J 为内部小正方体; K 为透明面; L 为可调节隔间.

Fig. 1 Device for observing the behavior of infauna

A: water inlet 1; B: water inlet 2; C: water inlet 3; D: water outlet 1; E: water outlet 2; F: water outlet 3; G: independent upper layer; H: independent middle layer; I: independent bottom layer; J: smaller cubic container; K: transparent side; L: adjustable infaunal chamber.

1.3.2 人工洞穴行为定量装置 由于部分指标在底内动物行为观测装置中测定较为困难, 本研究设计了人工洞穴行为定量装置(图 2), 便于测定相关指标。该装置为两片大小为 40 cm×50 cm×0.8 cm 固定在一起的玻璃, 玻璃的四角分别开一个孔, 使用螺丝和螺母将两块玻璃板固定在一起。在两块玻璃之间放置自然栖息地的沉积物, 沉积物的厚度和沙蚕身体厚度相似。选取规格合适的塑料管, 将塑料管微微弯曲形成“U”形置于沉积物中间部位, 挤压玻璃板至两个玻璃板内壁与塑料管外壁相接触, 然后使用螺丝将玻璃板固

定并缓缓将塑料管抽出, 即制成双齿围沙蚕洞穴, 然后将双齿围沙蚕放入其中, 再将实验装置放入 80 cm×100 cm×80 cm 的玻璃缸中。该玻璃缸中提前加入 3/4 体积的砂滤海水, 海水通过水泵与冷水机(深圳, 日升 CL-650)相连, 根据实验要求利用冷水机控制实验所需温度。该装置主要用于测定双齿围沙蚕洞穴进出水口的溶解氧及营养盐含量、泵水量等。

1.3.3 实验过程 底内动物行为观察装置中沉积物沉降完成并且温度稳定后, 提前 1 d 傍晚约 17:00 选取一条沙蚕放入底内动物行为观察装置的隔间, 使之自行掘洞完成栖息过程。第二天使用摄像装置(杭州, 海康威视 DS-2CD3345-I)对沙蚕在洞穴中的运动行为进行拍摄记录, 拍摄时间为 9:00~10:00 和 21:00~22:00, 白天晚上各记录 1 h。每种规格重复 3 次。

调节玻璃缸中水温至实验温度, 将双齿围沙蚕放入人工洞穴行为定量装置中。当沙蚕在 9:00~10:00 和 21:00~22:00 之间运动时, 使用胶头滴管在洞穴进水口附近的上覆水中吸取 4 mL 左右海水, 然后使用新的胶头滴管缓缓深入到洞穴出水口 3 cm 左右处, 待沙蚕泵水时, 缓慢抽取洞穴出水口 4 mL 左右海水, 将抽取的海水分别使用 0.45 μm 的滤膜过滤, 水样放入-80 °C 冰箱中

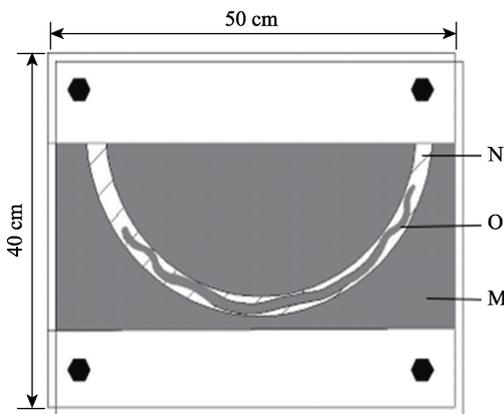


图 2 人工洞穴行为定量装置示意图

M: 沉积物; N: 双齿围沙蚕洞穴; O: 双齿围沙蚕.

Fig. 2 Device diagram of artificial cave to quantify behavior
M: sediment; N: burrow of polychaete; O: polychaete.

保存。使用营养盐分析仪(德国, CleverChem380)分析其中磷酸盐、亚硝酸盐、氨氮和硫化物的浓度。通过测定沙蚕洞穴进出水口海水的营养盐含量,从而得到出水口与进水口营养盐含量的差值($\rho_{\text{差}}$)。通过营养盐浓度差和泵水量即可求得营养盐溶出量,营养盐溶出量除以洞穴表面积,可以计算出营养盐溶出效率: $C[(\mu\text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{d}))]=1000\times\rho_{\text{差}}\times\text{PV}/S_0$, 其中, PV 为一定时间内的泵水量; S_0 为人工洞穴表面积。

泵水量测定实验开始前使用比重为 $1091\text{ kg}/\text{m}^3$ 的红色油漆(中国, 齐鲁油漆)和泡沫球制作与实验海水密度一致的示踪球($\Phi\approx 1\text{ mm}$)。向洞穴进水口端放入示踪球, 示踪球会悬浮并随着水流而移动, 此时使用摄像装置记录示踪球的移动过程, 通过视频分析软件 Image J 对视频进行分析, 分别计算沙蚕轴向爬行运动及径向起伏运动的泵水量。

通过向水体中充氮气或氧气的方法, 使实验玻璃缸内水体的溶解氧含量维持在 $7.5\sim 8.0\text{ mg}/\text{L}$ 。开始实验时, 先将溶解氧探针固定于自制支架上(图 3), 调节支架的位置和高度, 使溶解氧探针尖端插入沙蚕尾部对应的洞穴口 $2\sim 3\text{ cm}$, 将探针连接溶解氧测定仪(德国, Presens, Oxy-SMA-1), 连续监测和记录洞穴出水口处溶解氧浓度。

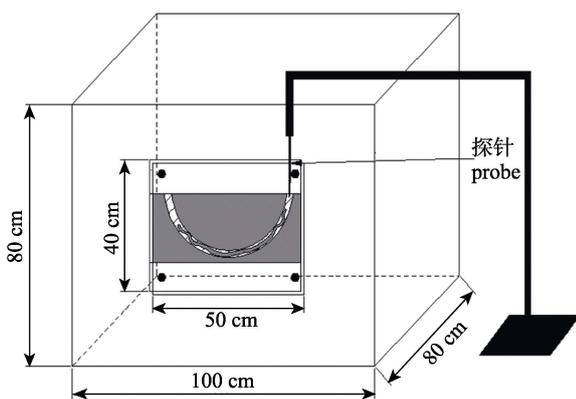


图 3 溶解氧测定装置示意图

Fig. 3 Dissolved oxygen measuring device

1.4 双齿围沙蚕运动行为量化指标及其测定和计算方法

(1) 轴向爬行速度(axial crawling velocity, ACV, cm/s): 当沙蚕轴向爬行时, 以其吻部作为

参照的行进速度。

$$\text{ACV} = D/t$$

式中, ACV (cm/s)为平均轴向爬行速度; t (s)为轴向爬行时间; D (cm)为时间 t 内的轴向爬行距离。

轴向爬行时间和径向起伏时间(t , s): 通过分析白天和晚上各 1 h 的视频, 记录每小时轴向爬行时间和径向起伏时间。将白天和晚上各 1 h 的运动情况分别作为白天 12 h 和晚上 12 h 的平均值, 从而计算一天中轴向爬行时间和径向起伏时间。沙蚕轴向爬行距离(D , cm): 通过分析视频, 使用 Image J 软件中的手动追踪模块对沙蚕一定时间内的运动轨迹进行追踪, 记录测定爬行距离。

(2) 径向起伏频率(radial undulating frequency, RUF, pulse/min): 沙蚕在洞穴中做径向起伏运动时, 身体中段一个确定部位单位时间内的波动次数称为径向起伏频率。

通过观察视频记录一定时间内沙蚕身体中段某一部分的径向起伏次数, 结合径向起伏时间计算径向起伏频率。

(3) 泵水量(pumping volume, PV, mL): 由于沙蚕在洞穴内运动而使洞穴中的水与外界产生交换, 将由沙蚕运动而导致洞穴水流出的体积称为泵水量。

当沙蚕在洞穴中运动时, 洞穴中的海水会随着沙蚕的运动而流出洞穴外, 使用运动分析软件 Image J 中的手动追踪模式对指示物的移动速度进行记录, 结合运动时间和洞穴横截面积计算泵水量。

$$\text{PV} = S \times D_1$$

式中, PV (mL)为一定时间内的泵水量; S (cm^2)为洞穴横截面面积; D_1 (cm)为示踪球在一定时间内的移动距离

(4) 泵水速率(pumping rate, PR, mL/min): 沙蚕单位时间内的泵水量称为泵水速率。

$$\text{PR} = \text{PV}/t$$

式中, PR (mL/min)为泵水速率; t (min)为泵水时间; PV (mL)为单位时间内的泵水量

(5) 泵水效率(pumping efficiency, PE, mL/pulse 或 mL/cm): 双齿围沙蚕径向起伏一次或轴向爬行 1 cm 的泵水量。

(6) 人工洞穴表面积(surface area of artificial burrow, S_b , cm^2): 人工洞穴内表面的沉积物面积。

$$S_b = \pi \times d \times L - 2w \times L$$

式中, S_b (cm^2)为洞穴表面积; L (cm)为洞穴长度; d (cm)为塑料管直径; w (cm)为玻璃切面宽度。

1.5 数据处理与分析

使用 SPSS 23.0 统计分析软件分析数据, 以双因素方差分析(two-way ANOVA)分析双齿围沙蚕的规格和温度对沙蚕的径向起伏和轴向爬行时间、径向起伏频率、轴向爬行速度、泵水速率、泵水量、营养盐溶出效率和溶解氧含量的影响, 交互作用不显著时以单因素方差分析及 Duncan 多重比较进行组内差异显著性比较。当 $P < 0.05$ 时认为差异显著。

2 结果与分析

2.1 径向起伏频率

温度和规格对双齿围沙蚕径向起伏频率的影响如图 4 所示。双因素方差分析表明, 温度对起伏频率的影响显著($P < 0.05$), 而规格和规格与温度交互作用影响不显著($P > 0.05$)。双齿围沙蚕径向起伏频率随着温度的升高而升高。随着规格的增大, 径向起伏频率表现出逐渐降低的趋势。25 °C 时, 小规格沙蚕的径向起伏频率最高, 为 41 pulse/min; 而 15 °C 时, 大规格沙蚕的径向起伏频率最低, 为 27 pulse/min。

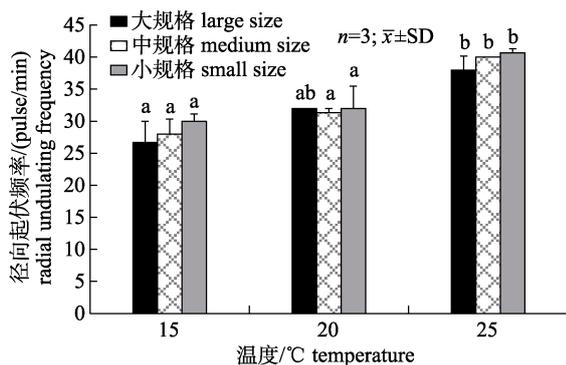


图 4 温度和规格对双齿围沙蚕径向起伏频率的影响
图中不同字母表示相同规格不同温度中的数据差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 4 The influence of temperature and size on the radial undulating frequency of *Perinereis aibuhitensis*
Data with different letters are significantly different among different temperatures in the same size ($P < 0.05$).

2.2 轴向爬行速度

温度和规格对双齿围沙蚕轴向爬行速度的影响如图 5 所示。双因素方差分析表明, 规格、规格和温度的交互作用影响显著($P < 0.05$), 而温度影响不显著($P > 0.05$)。大规格沙蚕在 15 °C 条件下的轴向爬行速度显著高于 20 °C 和 25 °C 条件下的轴向爬行速度($P < 0.05$), 小规格沙蚕在 25 °C 条件下的轴向爬行速度显著高于 20 °C 条件下的轴向爬行速度($P < 0.05$)。

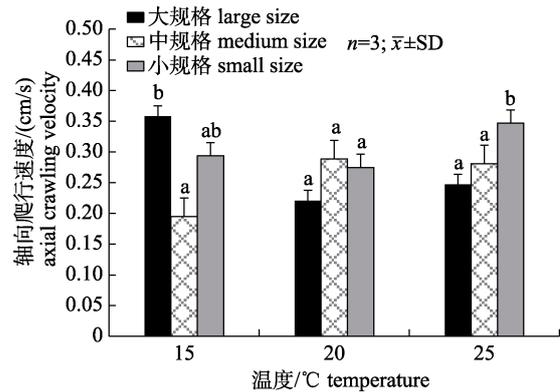


图 5 温度和规格对双齿围沙蚕轴向爬行速度的影响
图中不同字母表示相同规格不同温度中的数据差异显著。
Fig. 5 The influence of temperature and size on the axial crawling velocity of *Perinereis aibuhitensis*
Data with different letters are significantly different among different temperatures in the same size.

2.3 泵水速率

温度和规格对双齿围沙蚕径向起伏和轴向爬行泵水速率的影响如表 1 所示。双因素方差分析表明, 规格、温度以及温度与规格交互作用对径向起伏泵水速率影响显著($P < 0.05$); 而温度和规格的交互作用对轴向爬行泵水速率影响不显著($P > 0.05$)。随着规格的增大, 泵水速率呈现上升的趋势。径向起伏泵水速率随着温度的升高而增大, 而轴向爬行泵水速率在 20 °C 时最高, 但是同一规格不同温度间差异不显著($P < 0.05$)。

2.4 径向起伏和轴向爬行时间

温度和规格对双齿围沙蚕每天径向起伏和轴向爬行时间的影响如表 2 所示。对不同规格双齿围沙蚕在不同温度下每天的径向起伏及轴向爬行时间进行双因素方差分析, 结果表明, 规格、温度、温度与规格交互作用影响均不显著($P > 0.05$)。

表 1 温度和规格对双齿围沙蚕径向起伏和轴向爬行泵水速率的影响

Tab. 1 The influence of temperature and size on the pumping rate of radial undulating and axial crawling motion of *Perinereis aibuhitensis*n=3; $\bar{x}\pm\text{SD}$; mL/min

温度/°C temperature	径向起伏泵水速率 pumping rate of radial undulating motion			轴向爬行泵水速率 pumping rate of axial crawling motion		
	大规格 large size	中规格 medium size	小规格 small size	大规格 large size	中规格 medium size	小规格 small size
15	4.89±0.70 ^a	4.00±0.56	2.41±0.39	3.15±0.85	2.23±0.40	1.13±0.14
20	6.69±0.98 ^a	4.09±0.85	2.10±0.41	3.67±0.71	3.22±0.15	1.58±0.38
25	9.80±1.79 ^b	4.19±0.26	2.13±0.19	2.82±0.31	2.25±0.20	1.46±0.04

注: 表中同一列内标注不同字母的数据之间差异显著($P<0.05$).Note: Data with different letters are significantly different from each other in the same column ($P<0.05$).

表 2 温度和规格对双齿围沙蚕每天径向起伏和轴向爬行时间的影响

Tab. 2 The influence of temperature and size on the radial undulating duration and axial crawling duration of *Perinereis aibuhitensis* in a dayn=3; $\bar{x}\pm\text{SD}$; h/d

温度/°C temperature	径向起伏时间 radial undulating duration			轴向爬行时间 axial crawling duration		
	大规格 large size	中规格 medium size	小规格 small size	大规格 large size	中规格 medium size	小规格 small size
15	15.84±1.88	10.81±2.75	14.03±1.72	3.57±1.29 ^{ab}	4.00±1.21	2.86±0.87
20	15.49±1.02	13.51±2.08	12.45±1.91	2.65±0.52 ^a	3.89±0.36	4.34±0.31
25	14.94±1.90	17.34±0.28	11.91±1.51	6.33±0.90 ^b	5.71±0.75	3.57±0.47

注: 表中同一列内标注不同字母的数据互相之间差异显著($P<0.05$).Note: Data with different letters are significantly different from each other in the same column ($P<0.05$).

但是径向起伏的时间均显著长于轴向爬行时间。

2.5 泵水量

温度和规格对双齿围沙蚕每天径向起伏和轴向爬行泵水量的影响如表 3 所示。双因素方差分析表明, 规格对两种运动方式的泵水量均影响显著($P<0.05$), 而温度和两个因子的交互作用对两种运动方式的泵水量均影响不显著($P>0.05$)。规格越大, 径向起伏和轴向爬行的每天泵水量越大, 并且径向起伏泵水量要显著高于轴向爬行泵水量,

径向起伏每天最大泵水量是轴向爬行每天最大泵水量的近 9 倍。

2.6 总泵水量

温度和规格对双齿围沙蚕总泵水量的影响见图 6。双因素方差分析表明, 规格的影响高于温度、温度与规格交互作用的影响。双齿围沙蚕一天的总泵水量随着规格和温度的增加而逐渐增多。在 25 °C 时, 大规格沙蚕 1 d 的总泵水量可达 10.01 L/d, 而小规格沙蚕仅为 1.86 L/d, 相差近 5 倍。

表 3 温度和规格对双齿围沙蚕每天径向起伏和轴向爬行泵水量的影响

Tab. 3 The influence of temperature and size on the pumping rate of radial undulating and axial crawling motions of *Perinereis aibuhitensis* in a dayn=3; $\bar{x}\pm\text{SD}$; L/d

温度/°C temperature	径向起伏泵水量 pumping volume of radial undulating motion			轴向爬行泵水量 pumping volume of axial crawling motion		
	大规格 large size	中规格 medium size	小规格 small size	大规格 large size	中规格 medium size	小规格 small size
15	5.16±0.33	2.59±0.95	1.91±0.41	0.80±0.09	0.54±0.18	0.20±0.08
20	6.28±0.93	3.31±1.08	1.61±0.46	0.80±0.08	0.75±0.42	0.35±0.01
25	8.96±0.75	4.36±0.23	1.69±0.32	1.04±0.09	0.44±0.11	0.30±0.03

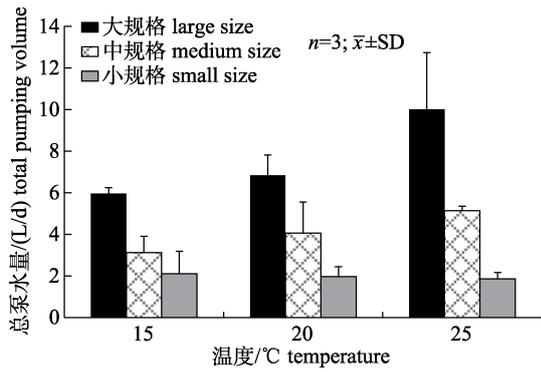


图 6 温度和规格对双齿围沙蚕总泵水量的影响
图中同一规格不同温度间差异不显著($P>0.05$).

Fig. 6 The influence of temperature and size on the total pumping volume of *Perinereis aibuhitensis*
There is no significant difference in the same size among different temperatures ($P>0.05$).

2.7 营养盐溶出效率

温度和规格对双齿围沙蚕洞穴营养盐溶出效

率的影响如表 4。对洞穴中营养盐溶出效率进行双因素方差分析, 结果显示, 温度对磷酸盐、亚硝酸盐和氨氮的溶出效率影响不显著($P>0.05$); 温度与规格的交互作用对硫化物和氨氮的溶出效率影响不显著($P>0.05$)。总体来说, 随着温度的升高、规格的增大, 双齿围沙蚕洞穴营养盐溶出效率呈现上升的趋势, 且规格对营养盐溶出效率的影响要大于温度的影响, 磷酸盐和氨氮的溶出效率较高。

2.8 泵水溶解氧阈值

温度和规格对双齿围沙蚕泵水溶解氧阈值的影响如图 7。双因素方差分析表明, 规格、温度、温度和规格交互作用的影响均显著($P<0.05$)。随着温度的升高, 规格的增大, 沙蚕泵水溶解氧阈值也随着增大, 其范围为 0.46~2.98 mg/L。

表 4 温度和规格对双齿围沙蚕洞穴营养盐溶出效率的影响

Fig. 4 The influence of temperature and size on the dissolution efficiency of nutrients in the tube of *Perinereis aibuhitensis*

$n=3; \bar{x}\pm SD; \mu g/(cm^2 \cdot d)$

规格 size	温度/°C temperature	磷酸盐 phosphate	亚硝酸盐 nitrite	氨氮 ammonia nitrogen	硫化物 sulfide
大规格 large size	15	109.80±1.47 ^a	5.69±1.69	40.45±8.34	10.93±3.23
	20	105.18±5.09 ^a	5.08±1.84	55.50±13.09	11.24±4.00
	25	139.21±5.58 ^b	6.02±0.05	60.56±10.90	15.40±2.92
中规格 medium size	15	50.26±6.52	1.30±0.45	55.49±3.29	7.99±2.03
	20	54.94±5.36	1.16±4.93	60.14±7.76	9.44±1.59
	25	42.15±5.07	1.45±0.58	34.92±5.58	13.51±1.59
小规格 small size	15	25.25±7.11	0.77±0.30	26.09±5.58	1.69±0.61
	20	16.32±6.62	1.84±0.61	34.92±5.51	2.46±0.23
	25	26.64±5.39	1.07±0.46	27.62±4.01	3.70±0.61

注: 表中同一列内标注不同字母的数据互相之间差异显著($P<0.05$).

Note: Data with different letters are significantly different from each other in the same column ($P<0.05$).

3 讨论

3.1 温度和规格对双齿围沙蚕行为的影响

温度是影响生物生命过程的重要因素, 可以影响生物的生长、繁殖、代谢等^[15-18]。其中, 生物的行为也会随温度的变化而变化^[19-23]。例如, 滑背新对虾(*Metapenaeus mastersii*)在低温时活动较缓, 温度升高时其活跃度增加^[19]; 当温度由高到低变化时, 墨吉对虾(*Penaeus japonicus*)运动减少, 其蜕皮时间会随之延长^[20]。在本研究中, 无

论大规格还是小规格双齿围沙蚕, 在不同温度下的径向起伏运动的运动时间和泵水量均远大于轴向爬行, 因此, 径向起伏是其在洞穴中的主要运动方式和泵水方式。当温度与其他因子协同作用时, 游泳生物的行为特点往往与温度单独作用时表现出不同的规律。当流速一定时, 温度升高对团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)幼鱼的游泳轨迹没有显著影响; 当流速增大时, 团头鲂的游泳轨迹随着温度的升高而趋于复杂^[24]。当温度升至 34 °C 时, 鲤(*Cyprinus carpio*)幼鱼的最大游动

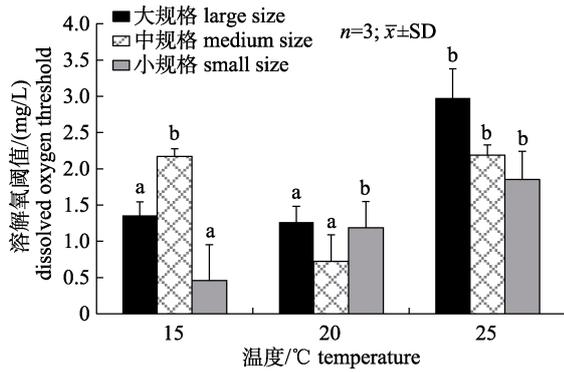


图 7 温度和规格对双齿围沙蚕泵水溶解氧阈值的影响
图中相同规格中的不同字母表示同一规格
不同温度间差异显著($P < 0.05$).

Fig. 7 The influence of temperature and size on the threshold value of dissolved oxygen concentration when *Perinereis aibuhitensis* pump water
Different letters in the same size denote significant difference among different temperatures in the same size ($P < 0.05$).

频率可达每分钟 110 次, 而鲤成鱼的游泳频率仅为每分钟 40 次; 当温度降至 6 °C 时, 幼鱼的游泳频率为每分钟 23 次, 而成鱼每分钟的游泳频率为 10 次, 两者在低温时游泳频率的差距大大降低^[25]。对底栖生物而言, 小规格刺参(*Apostichopus japonicus*)的运动速度和运动时间均小于大规格和中规格刺参的运动速度和运动时间^[22]。在高温时成体刺参(*Apostichopus japonicus*)的运动较幼参更频繁^[26]。但是, 随着温度的升高、规格的增大, 中间球海胆(*Strongylocentrotus intermedius*)的觅食行为减弱^[27]。因此, 在相同温度下处于不同生长阶段的水生生物的行为特征很可能会有所差异; 相比于温度的单独作用, 当温度和规格同时作用时, 无论是游泳生物还是底栖生物均可能表现出不同的运动规律。本研究中, 在温度和规格的共同作用下, 双齿围沙蚕的轴向爬行速度呈现不同的趋势。其中, 大规格沙蚕的轴向爬行速度随着温度的升高而降低, 而中规格和小规格沙蚕的轴向爬行速度则随着温度的升高而加快。这可能是因为规格不同对温度的耐受能力也不同。姜旭阳等^[28]研究发现, 随着虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)和硬头鳟(*O. mykiss*)幼鱼规格的增大, 其所能耐受的最大温度值均下降, 并且随着规格的增大, 其停食温度也逐渐降低; Recsetar 等^[29]和 Zeigler

等^[30]研究发现, 阿帕奇鳟(*Oncorhynchus gilae apache*)的规格和耐热性之间同样存在负相关的关系。由此可以推测, 沙蚕的规格与耐热性之间可能也存在这种负相关的关系, 即小规格沙蚕对温度的耐受性更强, 因而当水体温度升高时可能会制约大规格沙蚕的运动。但是, 这并不是一般规律, 例如, 当温度从 29 °C 升至 36 °C 时, 小规格凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)的运动行为仍无明显改变, 而大规格凡纳滨对虾颚片的摆动速度明显加快^[31]; 成体刺参在高温时的运动较幼参也更趋于频繁^[26]。因此, 温度对不同规格水生生物行为特征的影响规律因物种而异。

3.2 温度和规格对双齿围沙蚕泵水溶解氧阈值的影响

已有研究发现, 温度和规格对生物耗氧率具有一定影响。王资生等^[32]研究发现, 扁玉螺(*Neverita didyma*)的耗氧率随着规格的减小而增大, 当温度在 10~30 °C 时, 其耗氧率随着温度的升高而升高; 李俊辉等^[33]研究发现, 在 15~30 °C 时, 波纹巴非蛤(*Paphia undulata*)的耗氧率随着温度的升高而升高, 小规格波纹巴非蛤的耗氧率显著大于大规格波纹巴非蛤的耗氧率; 冯建彬等^[34]研究发现, 在 15~30 °C 内, 文蛤(*Meretrix meretrix*)的耗氧率随着温度的升高而升高, 且规格越小, 耗氧率越高。因此, 大多数生物耗氧率在其适宜生存的条件下, 均会随着温度的升高而升高, 随着规格的增大而降低。这种变化规律可能和生物的生长发育特点相适应, 生物规格越小, 其生长发育越迅速, 新陈代谢越旺盛, 因此耗氧率就越高, 而规格增大时, 其生长发育已基本完成, 因此新陈代谢下降, 从而耗氧率下降。本研究发现, 双齿围沙蚕泵水溶解氧阈值随着温度降低而降低, 随着规格减小而减小。已有研究发现, 双齿围沙蚕的耗氧率随着温度的升高, 规格的减小而增大, 且其耗氧量与体重成正比^[16]。因此, 小规格沙蚕虽然耗氧率高但是其体重较小, 所以其对氧气的需求量较少, 可能更耐低氧。多位学者研究发现, 生物体的规格越小, 其窒息点越低, 耐低氧能力也就越强。唐毅等^[35]研究发现, 水温一定时, 平

均体重 1.55 g 的中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)的窒息点为 0.44 mg/L, 而平均体重为 7.28 g 中华倒刺鲃的窒息点为 0.88 mg/L, 因此中华倒刺鲃鱼种的窒息点会随着体重的增加而升高; 陈琴等^[36]研究表明黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)的窒息点随着规格的增大而升高; 黄钧等^[37]研究表明, 体重 3~4 g 的月鳢(*Channa asiatica*), 其窒息点为 0.44 mg/L, 而体重 7~8 g 的月鳢窒息点为 0.70 mg/L; 王资生等^[38]研究表明, 半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)的窒息点随着温度和体重的增加而有所增加, 在较低温度下, 小规格半滑舌鳎的耐低氧能力很强。因此可以推测, 生物规格越小, 其耐低氧能力越强。因此, 小规格沙蚕耐低氧的能力要高于大规格和中规格沙蚕耐低氧的能力。小规格沙蚕的这种良好的低氧耐受性导致其泵水溶解氧阈值较低, 并且双齿围沙蚕的这种生理特点, 使其在洞穴微环境水体处于低氧时, 可以更好地适应环境, 且小规格沙蚕的适应能力更强。本研究发现, 不同条件下的双齿围沙蚕均存在泵水溶解氧阈值, 其意义在于双齿围沙蚕可以最大限度地节省泵水能量支出而获得充足的溶解氧, 这符合“最佳性理论”^[39], 即消耗最少的能量获得最高的溶氧收益, 可称之为“最佳溶氧收益策略”。

3.3 温度和规格对双齿围沙蚕洞穴中营养盐溶出效率的影响

沉积物-水界面的物质交换过程是海洋生态动力学的重要研究内容, 沉积物是营养盐再生的重要区域, 其可以调节近岸水体中的营养盐等物质含量^[40-41]。生物扰动作为一个控制沉积物生态功能的重要因素, 在沉积物-水界面营养盐交换中发挥着重要作用^[42]。本研究中, 洞穴水的营养盐有一定积累, 但不足以对沙蚕生存造成威胁, 而随着双齿围沙蚕规格的增大, 沙蚕洞穴中营养盐的溶出效率也随之增多, 及时将富含营养盐的洞穴水排出。当生物扰动作用增强时, 由生物灌溉方式泵入洞穴中的上覆水增多, 而上覆水中溶解氧含量要高于洞穴中的溶解氧含量, 从而高氧的海水进入深层沉积物中, 改变了沉积物中的生化过程, 加速了有机质的降解, 使得更多的营养盐释放出来^[43-44]。而生物灌溉在将高氧水泵入洞穴

时, 同时也将营养盐含量较高的洞穴水泵出洞穴, 从而洞穴中由于有机质降解而溶出的营养盐也随着水流流出洞穴, 完成向上覆水的释放, 避免了有害物质在洞穴中积累。生物灌溉不仅可以使溶解氧进入沉积物中加速有机质的降解, 还可以将沉积物间隙水中的物质向上覆水释放, 这两种方式均对营养盐的释放起到一定的促进作用^[45]。因此, 当沙蚕规格增大时, 沙蚕的泵水量增加而导致生物灌溉作用增强, 对沉积物的“双重影响”也随之增强, 从而洞穴中营养盐溶出效率升高。

4 结论

本研究表明, 温度较高时, 小规格双齿围沙蚕的轴向爬行速度高于大规格双齿围沙蚕, 比较活跃; 无论大规格还是小规格双齿围沙蚕, 径向起伏是其在洞穴中的主要运动方式和泵水方式; 由于小规格双齿围沙蚕具有较强的低氧耐受能力, 其泵水时间和泵水溶解氧阈值均低于大规格双齿围沙蚕, 泵水溶解氧阈值的意义在于不同规格双齿围沙蚕在泵水获得充足溶解氧的过程中最大程度节省了能量支出, 符合“最佳性理论”, 可称之为“最佳溶氧收益策略”, 因此, 驱动双齿围沙蚕泵水的因子主要是溶解氧, 双齿围沙蚕为了获得足够的溶解氧而进行泵水运动(生物灌溉), 从而附带加速了沉积物的生物地球化学循环, 这也解释了生物灌溉发生的原因及其生态效应。

参考文献:

- [1] Mermillod-Blondin F, Rosenberg R. Ecosystem engineering: The impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats[J]. Aquatic Sciences, 2006, 68(4): 434-442.
- [2] Sun G, Fang Y. Bioturbation effects of benthic animals[M]. Beijing: Science Press, 2013: 17-19. [孙刚, 房岩. 底栖动物的生物扰动效应[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 17-19.]
- [3] Peng S Y, Lai Z N, Jiang W X, et al. Study on community structure of macrozoobenthos and impact factors in Pearl River estuary[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2010, 34(6): 1179-1189. [彭松耀, 赖子尼, 蒋万祥, 等. 珠江口大型底栖动物的群落结构及影响因子研究[J]. 水生生物学报, 2010, 34(6): 1179-1189.]
- [4] Poe T P, Stefan D C. Several environmental factors influencing the distribution of the freshwater polychaete, *Man-*

- yunkia speciosa* Leidy[J]. Chesapeake Science, 1974, 15(4): 235-237.
- [5] Völkel S, Grieshaber M K. Mechanisms of sulphide tolerance in the peanut worm, *Sipunculus nudus* (Sipunculidae) and in the lugworm, *Arenicola marina* (Polychaeta)[J]. Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 1992, 162(5): 469-477.
- [6] Völkel S, Grieshaber M K. Oxygen dependent sulfide detoxification in the lugworm *Arenicola marina*[J]. Marine Biology, 1994, 118(1): 137-147.
- [7] Howa H L, De Resseguier A. Application of a fluorescent grain detector/counter for sand transport evaluation in the littoral zone[C]//Proceedings of the Oceans-Conference. Institute of Electrical & Electronics Engineers, 1994, 3: III-254.
- [8] Miron G, Kristensen E. Factors influencing the distribution of nereid polychaetes: The sulfide aspect[J]. Marine Ecology Progress Series, 1993, 93: 143-153.
- [9] Christensen M, Andersen O, Banta G T. Metabolism of pyrene by the polychaetes *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina*[J]. Aquatic Toxicology, 2002, 58(1-2): 15-25.
- [10] Wang H, Wang G, Fang J, et al. Acute sulphide toxicity in *Perinereis aibuhitensis* under different salinities and temperatures: LC50 and antioxidant responses[J]. Aquatic Biology, 2017, 26: 75-85.
- [11] Deng J S, Ma S, Niu H X, et al. An experiment of shrimp (*Fenneropenaeus chinensis*) culture by inputting polychaetes (*Perinereis aibuhitensis*)[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2007(2): 135-141. [邓锦松, 马甦, 牛化欣, 等. 投放双齿围沙蚕养殖中国明对虾实验研究[J]. 海洋湖沼通报, 2007(2): 135-141.]
- [12] Fang J H, Zhang J H, Wu W G, et al. Carbon and nitrogen budget and environmental optimization in an integrated cage culture model of Japanese flounder with *Perinereis aibuhitensis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(2): 390-397. [房景辉, 张继红, 吴文广, 等. 双齿围沙蚕-牙鲆网箱综合养殖模型碳、氮收支的实验研究[J]. 中国水产科学, 2014, 21(2): 390-397.]
- [13] Hu F W, Sun M, Fang J H, et al. Carbon and nitrogen budget in fish-polychaete integrated aquaculture system[J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2021, 39(3): 1151-1159.
- [14] Meng S, Fang J H, Jiang Z J, et al. Experimental study of the choice behavior of *Perinereis aibuhitensis* Grube among different sediment types[J]. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(4): 110-116. [孟珊, 房景辉, 蒋增杰, 等. 双齿围沙蚕对潮间带不同类型底质选择行为的研究[J]. 渔业科学进展, 2020, 41(4): 110-116.]
- [15] Feng S C, Huang G Q, Lai Z P, et al. Tolerance studies on the temperature, salinity and desiccation in *Perinereis aibuhitensis*[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2014(1): 109-114. [冯善聪, 黄国强, 赖祖鹏, 等. 双齿围沙蚕对温度、盐度和干露的耐受性研究[J]. 海洋湖沼通报, 2014(1): 109-114.]
- [16] Wang L, Chen A H, Zhao X, et al. Effect of temperature and body weight on respiration and excretion in *Perinereis aibuhitensis* Grube[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2004, 19(3): 176-181. [王玲, 陈爱华, 赵啸, 等. 温度和体重对双齿围沙蚕呼吸和排泄的影响[J]. 大连水产学院学报, 2004, 19(3): 176-181.]
- [17] Fang J H, Zhang J H, Jiang Z J, et al. Environmental remediation potential of *Perinereis aibuhitensis* (Polychaeta) based on the effects of temperature and feed types on its carbon and nitrogen budgets[J]. Marine Biology Research, 2016, 12(6): 583-594.
- [18] Liu Y, Zhang J H, Wu W G, et al. Dry exposure stress tolerance and physiological response of black abalone *Haliotis iris* at different temperatures[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(11): 1316-1324. [刘毅, 张继红, 吴文广, 等. 不同温度条件下黑足鲍干露耐受能力和生化响应的模拟研究[J]. 中国水产科学, 2020, 27(11): 1316-1324.]
- [19] Dall W. Observations on the biology of the greentail prawn, *Metapenaeus mastersii* (Haswell) (Crustacea Decapoda: Penaeidae)[J]. Marine and Freshwater Research, 1958, 9(1): 111-134.
- [20] Choe S. Body increases during molt and molting cycle of the oriental brown shrimp *Penaeus japonicus*[J]. Marine Biology, 1971, 9(1): 31-37.
- [21] Fu C, Peng J L, Fu S J. Effects of acclimation temperature on locomotion performance and behavior of pale chub[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(6): 1889-1896. [付成, 彭姜岚, 付世建. 温度对宽鳍鱲运动能力和行为特征的影响[J]. 生态学杂志, 2018, 37(6): 1889-1896.]
- [22] Pan Y. Quantitative research on motor behavioral rhythms of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka)[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology), 2015. [潘洋. 刺参运动节律行为的数量化研究[D]. 青岛: 中国科学院大学(海洋研究所), 2015.]
- [23] Norin T, Clark T D. Measurement and relevance of maximum metabolic rate in fishes[J]. Journal of Fish Biology, 2016, 88(1): 122-151.
- [24] Zhang Q. Effects of water velocity, water temperature and body weight on swimming behavior and standard metabolism of juvenile *Megalobrama amblycephala*[D]. Kunming: Yunnan University, 2013. [张倩. 水流、水温及体重对团头鲂 (*Megalobrama amblycephala*) 幼鱼游泳行为及标准代谢的影响[D]. 昆明: 云南大学, 2013.]
- [25] Chen S B. Studies on feeding rhythm and respiratory metabolism of common carp at different temperature[D]. Harbin:

- Northeast Agricultural University, 2004. [陈松波. 不同温度条件下鲤鱼摄食节律与呼吸代谢的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2004.]
- [26] Wang X G. The effects of environmental factors on behavior and growth of sea cucumber *Apostichopus japonicus*[D]. Jinan: Shandong University, 2013. [王学广. 环境因子对刺参行为及生长影响的研究[D]. 济南: 山东大学, 2013.]
- [27] Zheng D F. Effects of water temperature and predator on survival, behaviors and growth of *Strongylocentrotus intermedius* and *Mesocentrotus nudus*: New insights into the stock enhancement[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2019. [郑定发. 温度和捕食者对不同规格海胆存活、行为和生长的影响[D]. 大连: 大连海洋大学, 2019.]
- [28] Jiang X Y, Dong S L, Liu C Y, et al. Temperature tolerance of juvenile rainbow trout and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Periodical of Ocean University of China, 2019, 49(3): 57-62. [姜旭阳, 董双林, 刘骋跃, 等. 虹鳟和硬头鳟幼鱼对温度的耐受性[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2019, 49(3): 57-62.]
- [29] Recsetar M S, Bonar S A, Feuerbacher O G. Growth and survival of Apache trout under static and fluctuating temperature regimes[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2014, 143(5): 1247-1254.
- [30] Zeigler M P, Todd A S, Caldwell C A. Evidence of recent climate change within the historic range of Rio Grande cutthroat trout: Implications for management and future persistence[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2012, 141(4): 1045-1059.
- [31] Zhou X Z. The effects of environmental stress on behavior and physiological activity of *Litopenaeus vannamei*[D]. Guangzhou: Jinan University, 2005. [周小壮. 环境胁迫对凡纳滨对虾行为和生理活动的影响[D]. 广州: 暨南大学, 2005.]
- [32] Wang Z S, Peng B. Effects of temperature and body size on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Neverita didyma*[J]. Journal of Yancheng Institute of Technology (Natural Science), 2003, 16(4): 50-54. [王资生, 彭斌. 温度和规格对扁玉螺耗氧率和排氨率的影响[J]. 盐城工学院学报(自然科学版), 2003, 16(4): 50-54.]
- [33] Li J H, Ye S F, Du X D, et al. Effects of temperature and size on the oxygen consumption and ammonia excretion rates of *Paphia undulate*[J]. Journal of Hydroecology, 2010, 31(5): 96-99. [李俊辉, 叶尚芳, 杜晓东, 等. 温度和规格对波纹巴非蛤耗氧率和排氨率的影响[J]. 水生态学杂志, 2010, 31(5): 96-99.]
- [34] Feng J B, Wang M Z, Chen H C, et al. Effects of temperature and body size on oxygen consumption rate of *Meretrix meretrix*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2004, 13(2): 126-129. [冯建彬, 王美珍, 陈汉春, 等. 温度和规格对文蛤耗氧率的影响[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(2): 126-129.]
- [35] Tang Y, Luo L, Zheng Y H, et al. Oxygen Consumption and Asphyxiation in *Spinibarbus sinensis* Bleeker[J]. Freshwater Fisheries, 2004, 34(5): 23-26. [唐毅, 罗莉, 郑永华, 等. 中华倒刺鲃鱼种耗氧率和窒息点的初步研究[J]. 淡水渔业, 2004, 34(5): 23-26.]
- [36] Chen Q, Zhang T Z, Xu X S. Oxygen consumption and asphyxiation in *Pelteobagrus fulvidraco* (Richardson)[J]. Inland Fisheries, 2001, 26(3): 9-11. [陈琴, 章太卓, 徐夏声. 黄颡鱼耗氧率与窒息点的初探[J]. 内陆水产, 2001, 26(3): 9-11.]
- [37] Huang J, Huang Z X, Hu Z D. Oxygen consumption and asphyxiation in *Channa asiatica* (Linnaeus)[J]. Reservoir Fisheries, 2000, 21(3): 8-9. [黄钧, 黄宗锡, 胡志达. 月鳢鱼种耗氧率与窒息点的初步研究[J]. 水利渔业, 2000, 21(3): 8-9.]
- [38] Wang Z S, Huang J T, Peng B. Oxygen consumption and asphyxiation in *Cynoglossus semilaevis*[J]. Fisheries Science, 2004, 23(4): 3-7. [王资生, 黄金田, 彭斌. 半滑舌鳎耗氧率和窒息点的初步研究[J]. 水产科学, 2004, 23(4): 3-7.]
- [39] Shang Y C. Animal Behavior[M]. 2nd Ed. Beijing: Peking University Press, 2014. [尚玉昌. 动物行为学[M]. 2版. 北京: 北京大学出版社, 2014.]
- [40] Berelson W M, Heggie D, Longmore A, et al. Benthic nutrient recycling in Port Phillip Bay, Australia[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 1998, 46(6): 917-934.
- [41] He Y, Men B, Yang X F, et al. Relationship between heavy metals and dissolved organic matter released from sediment by bioturbation/bioirrigation[J]. Journal of Environmental Sciences, 2019, 75: 216-223.
- [42] Lohrer A M, Thrush S F, Gibbs M M. Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions[J]. Nature, 2004, 431(7012): 1092-1095.
- [43] Hou Y R, Gao Q F, Dong S L, et al. Effect of the bioturbation derived from sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) of different size on sediment phosphorus forms and phosphorus adsorption characteristics[J]. Periodical of Ocean University of China, 2017, 47(9): 36-45. [侯诒然, 高勤峰, 董双林, 等. 不同规格刺参的生物扰动作用对沉积物中磷赋存形态及吸附特性的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2017, 47(9): 36-45.]
- [44] Kristensen E, Kostka J E. Macrofaunal burrows and irrigation in marine sediment: Microbiological and biogeochemical interactions[M]//Interactions Between Macro- and Microorganisms in Marine Sediments. Washington DC: American Geophysical Union, 2005: 125-157.
- [45] Yu J, Liu M, Hou L J, et al. Effect of caving macrobenthos

on nitrogen cycling in tidal flat[J]. Marine Environmental Science, 2004, 23(2): 1-4. [余婕, 刘敏, 侯立军, 等. 底栖

穴居动物对潮滩 N 迁移转化的影响[J]. 海洋环境科学, 2004, 23(2): 1-4.]

Effects of temperature on the motion behavior of *Perinereis aibuhitensis* of different sizes

FANG Jinghui^{1,2}, MENG Shan^{1,2,3}, YUAN Wei¹, JIANG Zengjie^{1,2}, FANG Jianguang¹, MAO Yuze^{1,2}, LIANG Bo^{1,2}

1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China;
2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. China Ocean Press, Beijing 100081, China

Abstract: Infauna have developed physiological and behavioral strategies to cope with the stresses of sedimentary environments. Of the two, behavioral strategies are more important because they create microenvironments in the burrows which are essential for the survival of burrowing benthic animals. However, the few relevant published studies have not clarified the relationship between behavioral strategies and the microenvironment of benthic animal burrows. In the present study, we used a behavioral observation device to study the effects of temperature (15 °C, 20 °C, and 25 °C) and body size [large size (2.2±0.2) g, medium size (1.5±0.2) g, and small size (0.7±0.2) g] on the behavior of *Perinereis aibuhitensis* in the burrow. We also investigated the water exchange, nutrients, and dissolved oxygen in the burrow. The results showed that temperature had a significant effect on the radial undulating frequency of *P. aibuhitensis* ($P<0.05$), which increased with increasing temperature. Further, body size had a significant effect on the axial crawling velocity of *P. aibuhitensis* ($P<0.05$). The axial crawling velocity of large *P. aibuhitensis* decreased with increases in temperature, whereas the axial crawling velocity of medium and small *P. aibuhitensis* increased with increasing temperature. The temperature and body size had no significant effect on the radial undulating and axial crawling duration ($P>0.05$); however, body size had significant effects on the pumping volume, pumping rate, and nutrient dissolving efficiency ($P<0.05$). The pumping volume and nutrient dissolving efficiency increased with increases in body size. Moreover, the maximum pumping volume of *P. aibuhitensis* was 10.01 L/d in the group of large individuals and the maximum dissolution efficiency of phosphate, nitrite, ammonia nitrogen, and sulfide in the burrow were 109.80 $\mu\text{g}/\text{cm}^2/\text{d}$, 6.02 $\mu\text{g}/\text{cm}^2/\text{d}$, 60.56 $\mu\text{g}/\text{cm}^2/\text{d}$, and 15.40 $\mu\text{g}/\text{cm}^2/\text{d}$, respectively. Radial undulating motion is the main action in moving and pumping. The dissolved oxygen threshold of pumping behavior in *P. aibuhitensis* is consistent with optimality theory, which is designated the “optimal dissolved oxygen obtainment strategy” in this study. It showed an upward trend with increases in temperature and body size. This study showed that small *P. aibuhitensis* individuals moved more actively than large ones at high temperatures or under low dissolved oxygen levels, indicating that they might have a higher tolerance for these conditions. The large *P. aibuhitensis* individuals showed a superior ability for bioirrigation at high temperatures. It was likely that dissolved oxygen in the burrow was the key factor driving the initiation of pumping. The release of nutrients from sediment is an additional effect resulting from the polychaetes pumping water to get sufficient oxygen.

Key words: *Perinereis aibuhitensis*; behavior; burrow microenvironment; bioturbation; pumping water; dissolved oxygen threshold

Corresponding author: FANG Jinghui. E-mail: hui861@163.com