



不同溶解氧水平下厚壳贻贝的贝壳开放行为和呼吸代谢

江天棋^{1,2}, 张扬^{1,2}, 姜亚洲¹, 李磊¹, 孙鹏¹, 唐保军¹

1. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306

摘要: 为了探讨溶解氧浓度变化对厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)摄食和代谢的影响, 分析贝壳开放行为和呼吸代谢的相关关系, 观察测定了 8 mg/L、6 mg/L、4 mg/L、2 mg/L 和 1 mg/L 溶解氧水平下厚壳贻贝贝壳开放程度、滤水率、耗氧率和排氨率, 并计算了氧氮比值。结果显示, 溶解氧浓度在 4 mg/L 及以上水平时, 厚壳贻贝的贝壳持较大程度开放, 而当溶解氧浓度降至 2 mg/L 及以下后, 贝壳逐渐关闭; 溶解氧浓度降至 4 mg/L 后, 贻贝滤水率显著下降; 溶解氧浓度在 2~8 mg/L 间, 贻贝耗氧率无显著变化, 降至 1 mg/L 后, 耗氧率显著下降; 排氨率与滤水率和耗氧率呈相反趋势, 溶解氧浓度降至 2 mg/L 后, 贻贝排氨率显著上升; 降至 4 mg/L 后, 氧氮比值显著下降; 贝壳开放程度与滤水率、耗氧率之间呈正相关关系。研究表明, 厚壳贻贝可以适应一定范围内溶解氧浓度的波动, 保持机体代谢水平相对稳定; 当环境溶解氧降至 1 mg/L 以下, 机体无法再维持正常的代谢, 厚壳贻贝部分关闭贝壳, 以降低能量消耗, 应对低氧胁迫。本研究可为厚壳贻贝低氧适应机制研究和养殖提供参考。

关键词: 厚壳贻贝; 能量代谢; 滤水率; 贝壳开放程度

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)10-1329-08

低氧一般是指水环境中溶解氧浓度低于 2 mg/L 的现象^[1]。近年来, 由于富营养化加剧、赤潮频发和全球变暖等原因, 导致近岸和河口水体低氧程度不断加剧^[2-3]。当水体中溶解氧浓度过低, 不足以维持生物生命活动时, 会出现大量死亡现象, 形成“死亡区(dead zones)”。自 20 世纪 60 年代以来, 海洋近岸“死亡区”不断扩大, 全球报道的“死亡区”已近 700 个, 对海洋生态系统造成了严重影响^[4-5]。低氧环境会影响水生生物的生长、存活、行为、生理以及功能, 甚至改变整个生物群落结构组成、能量流动和生态系统结构^[6]。

在新的环境下, 生物会采取行为、生理和进化上的策略以应对环境因子的变化, 其中因环境应激而引起的表型适应是生物应对环境变化的重要机制^[7]。生理适应是环境适应的重要策略, 能量

平衡是动物环境适应的基本要求。呼吸代谢是直接反映贝类能量代谢的基本生理活动, 也是研究贝类环境适应的重要指标。与生理特性一样, 动物的行为特性也是在长期进化过程中形成的^[8]。大多数生理机制, 包括能量代谢, 可以通过行为反应进行调节。生理和行为在进化中相互耦合, 从而产生适应性权衡^[9]。因此, 研究低氧胁迫下海水贝类的行为和生理响应, 有助于解析贝类的适合度和生理适应策略。

近岸海域是潮间带贝类的栖息地, 在其生命周期中, 既会面临上述人类活动导致的低氧环境胁迫, 也会遭遇海水涨退潮等自然因素导致的周期性溶解氧浓度波动^[10]。海水贝类是近海生态系统的组成部分, 在近海生态环境中发挥着重要作用^[11-12]。在长期的进化过程中, 贝类产生了独特

收稿日期: 2021-04-13; 修订日期: 2021-06-04.

基金项目: 上海市自然科学基金项目(18ZR1450000); 国家贝类产业技术体系建设项目(CARS-49); 国家重点研发计划项目(2020YFD090).

作者简介: 江天棋(1995-), 男, 硕士研究生, 研究方向为海水贝类生理生态学. E-mail: 786798590@qq.com

通信作者: 唐保军, 副研究员, 主要从事海水贝类生理生态学和养殖技术研究. E-mail: tangbj@ecsf.ac.cn

的逆境适应机制^[13]。了解这些机制,有助于阐明潮间带贝类对溶解氧变动环境的适应策略。贻贝属物种在近海生态系统中具有重要作用。因其分布广泛,一直是海水贝类生理、生态、生物力学研究的模式动物之一^[14-15]。厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)主要分布于我国东南沿海,在浙闽沿海尤为常见,因其营养价值较高,含有丰富的抗菌多肽,具有重要的经济价值,是我国主要的贻贝养殖品种之一^[16-17]。本研究观察、测定了不同溶解氧水平下厚壳贻贝的贝壳开放行为、程度以及滤水率、耗氧率、排氨率等生理代谢指标,分析了贝壳开放行为与代谢率之间的相关关系,有助于探讨厚壳贻贝低氧适应的生理机制和策略,也可作为厚壳贻贝的健康养殖提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用厚壳贻贝采自浙江嵊泗养殖海域,选用大小相近、壳型完整且活力强的厚壳贻贝(表 1),运回实验室后置于 1000 L 水槽中驯化养殖 10 d,期间海水盐度 25,水温保持在(20±0.5) °C,每天换水 1 次,每次换水 1/2。每天投喂 2 次小球藻(*Chlorella vulgaris*)和亚心形扁藻(*Platymonas subcordiformis*)混合藻液。

表 1 厚壳贻贝生物学数据

Tab. 1 Biological parameters of *Mytilus coruscus*

$n=12; \bar{x} \pm SD$

壳长/mm shell length	壳高/mm shell height	湿重/g wet weight	软体部干重/g dry tissue weight
85.08±5.03	40.71±2.58	42.74±6.92	1.46±0.42

1.2 低氧胁迫处理

实验设置 5 个溶解氧梯度: 8 mg/L、6 mg/L、4 mg/L、2 mg/L 和 1 mg/L, 其中 8 mg/L 为对照组。采用往水体中充氮气和空气混合气体的办法缓慢调节至各溶解氧水平,溶解氧浓度使用雷磁溶解氧测定仪(JPBJ-609L)持续测定,维持各溶解氧水平 4 h 后,观察厚壳贻贝的贝壳开放和关闭行为变化并拍照,测定厚壳贻贝的滤水率、耗氧率和排氨率。

1.3 贝壳开放行为观测

取 3 只厚壳贻贝放在透明密闭容器内,水体体积 4 L,容器外壁设有刻度标尺。保持贻贝贝壳顶端向外,以便于观察和拍照,采用 1.2 的方法分别调节溶解氧浓度至各设定水平后,观察记录贝壳开放行为和程度的变化,并用数码相机(Nikon S220)拍照。每隔 3 min 拍照测定 1 次,每只贻贝测量 10 次。参照 Riisgård 等^[18]的方法,以标尺测量贻贝出水孔上缘开口处两贝壳间距离。对每只贻贝,以贝壳间最大开放距离为 100%,其余时点测定的贝壳间距除以最大开放距离,以百分比表示不同测量时点的贝壳开放程度。已有的研究和预实验表明,水体中添加单胞藻可以促使贻贝保持贝壳充分开放 10~60 min^[18]。为保证贻贝在正常溶解氧条件下最大程度开放贝壳,并减少饵料浓度对贝壳开放行为的影响,测定过程中添加亚心形扁藻,使藻细胞浓度约为 1.5×10^4 cells/mL。测量期间,水体持续充氮气和空气混合气体保持溶解氧水平稳定。

1.4 滤水率测定

在 50 L 水内加亚心形扁藻藻液,使藻细胞浓度约为 1.5×10^4 cells/mL,取水样 500 mL,以孔径 0.45 μm 的混合纤维素脂滤膜抽滤,按照海洋调查规范第 6 部分:海洋生物调查(GB/T 12763.6-2007)^[19]测定叶绿素 a (Chl a)含量(C_0)。调节溶解氧浓度至各设定水平,将上述海水分别装入 2.5 L 密闭水槽内,每个水槽放 1 只厚壳贻贝,有厚壳贻贝的为处理组,无贝的为空白对照组,持续充氮气加空气混合气体维持水槽内溶解氧水平。贝壳张开后开始计时,30 min 后取水样 500 mL,测定 Chl a 含量(C_t)。每只贝重复测量 2 次,共测量 3 只贝。实验结束,测量厚壳贻贝壳长、壳高等生物学数据后,解剖取软体部于 65 °C 烘干至恒重。

滤水率^[20]: $CR = V \times \ln(C_0/C_t) / (m \times t)$

式中, V 为水槽内海水体积(L), C_0 、 C_t 分别为实验前后水槽内 Chl a 浓度(mg/L), m 为软体部干重(g), t 为持续时间(h)。

1.5 耗氧率和排氨率测定

采用 2.0 L 玻璃呼吸瓶,注入各溶解氧梯度海水,取不同溶解氧水平处理的厚壳贻贝放入呼吸

瓶, 实验组每个呼吸瓶放 2 只贝, 空白组不放。密封瓶口后放在塑料箱内水浴, 保持水温 20 ℃。塑料箱底放磁力搅拌器, 以磁力转子混匀呼吸瓶内海水。使用雷磁溶解氧测定仪(JPBJ-609L)持续测定呼吸瓶内溶解氧浓度(每 5 min 读数 1 次)。每个处理组设 3 个平行和 1 个空白对照。实验结束后, 取瓶内水样采用次溴酸盐氧化法测定氨氮浓度。解剖取厚壳贻贝软体部于 65 ℃烘干至恒重。

耗氧率^[21]: $R=b \times V/m$

式中, b 为溶解氧浓度对时间线性回归斜率的绝对值, V 为呼吸瓶体积(L), m 为实验贝软体部干重(g);

排氨率^[22]: $E=(N_t-N_0) \times V/(m \times t)$

式中, N_0 和 N_t 分别为实验前后呼吸瓶内 NH_4^+-N 浓度($\mu\text{g/L}$), V 为呼吸瓶体积(L), m 为实验贝软体部干质量(g), t 为持续时间(h)。

氧氮比计算^[23]: $\text{O/N}=(R/16) \times 1000/(E/18)$

式中, O/N 为氧氮比值, R 为耗氧率[($\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{h})$)], E 为排氨率[($\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{h})$)].

1.6 数据处理

实验数据以平均数 $\pm$ 标准差($\bar{x} \pm \text{SD}$)表示。利用 Excel 2010 进行数据处理并作图; 采用 SPSS 20.0 统计软件对数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA)分析, 以 0.05 和 0.01 分别作为差异显著和极显著水平, 百分比数据在分析前先进行反正弦转换; 采用 Excel 2010 对贝壳开放程度、滤水率、耗氧率、排氨率进行线性和非线性回归分析。

2 结果与分析

2.1 低氧胁迫对厚壳贻贝贝壳开放行为的影响

实验显示, 溶解氧在降至 4 mg/L 前, 厚壳贻贝的贝壳仍维持较大程度的开放, 两贝壳间距最大可达 1.42 cm, 外套膜仍呈舒张状态, 受水体溶解氧浓度影响较小; 而随着溶解氧浓度继续下降至 2 mg/L 和 1 mg/L , 厚壳贻贝的贝壳逐渐关闭, 外套膜逐渐收缩(图 1)。方差分析显示, 2 mg/L 和 1 mg/L 处理组厚壳贻贝的贝壳开放程度极显著低于对照组($P < 0.01$)(图 2)。

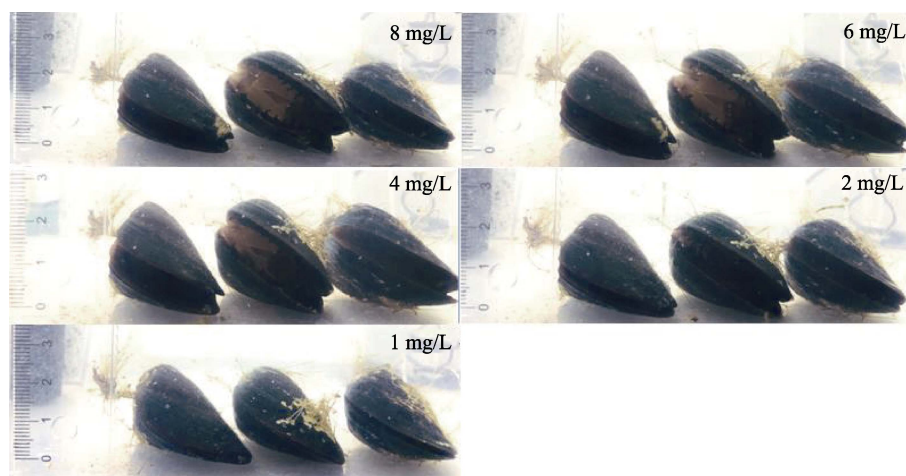


图 1 不同溶解氧水平下厚壳贻贝的贝壳开放行为

Fig. 1 Shell valve opening behavior of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations

2.2 低氧胁迫对厚壳贻贝滤水率的影响

结果显示, 随着溶解氧浓度的下降, 厚壳贻贝的滤水率逐渐下降(图 3), 但对照组和 6 mg/L 处理组间无显著差异($P > 0.05$); 溶解氧浓度降至 4 mg/L 后, 厚壳贻贝滤水率出现显著下降($P < 0.01$)。方差分析显示, 4 mg/L 、2 mg/L 和 1 mg/L 处理组间厚壳贻贝的滤水率无显著差异

($P > 0.05$)。

2.3 低氧胁迫对厚壳贻贝耗氧率和排氨率的影响

结果显示, 随着溶解氧水平的下降, 厚壳贻贝的耗氧率逐渐下降, 但 6 mg/L 、4 mg/L 和 2 mg/L 处理组与对照组无显著差异($P > 0.05$, 图 4)。溶解氧浓度降至 1 mg/L 后, 厚壳贻贝耗氧率出现显著下降($P < 0.01$)。

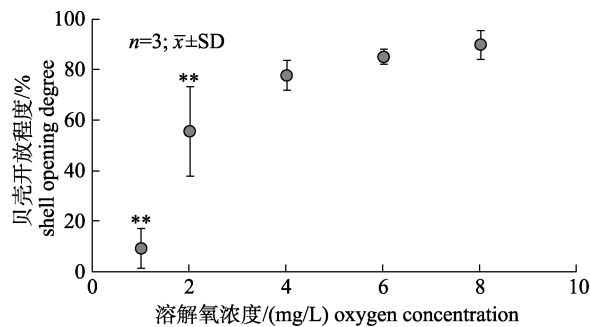


图 2 不同溶解氧水平下厚壳贻贝的贝壳开放程度
**表示与对照组(8 mg/L)相比差异极显著($P<0.01$).
Fig. 2 Shell opening degree of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations
** means extremely significant difference ($P<0.01$) compared with the control group (8 mg/L).

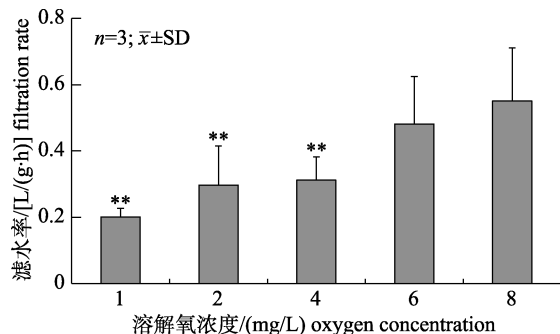


图 3 不同溶解氧水平下厚壳贻贝滤水率
**表示与对照组相比差异极显著($P<0.01$).
Fig. 3 Filtration rates of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations
** means significant difference ($P<0.01$) compared with the control group.

结果显示,随着溶解氧水平的下降,厚壳贻贝的排氨率呈上升趋势(图 5),但 6 mg/L 和 4 mg/L 处理组与对照组无显著差异($P>0.05$)。溶解氧浓度降至 2 mg/L 后,厚壳贻贝排氨率出现显著上升

($P<0.05$)。随着溶解氧浓度的下降,厚壳贻贝的氧氮比值逐渐降低(表 2),溶解氧浓度降至 4 mg/L 后,氧氮比值出现极显著下降($P<0.01$)。方差分析显示,4 mg/L、2 mg/L 和 1 mg/L 处理组间氧氮比值无显著差异($P>0.05$)。

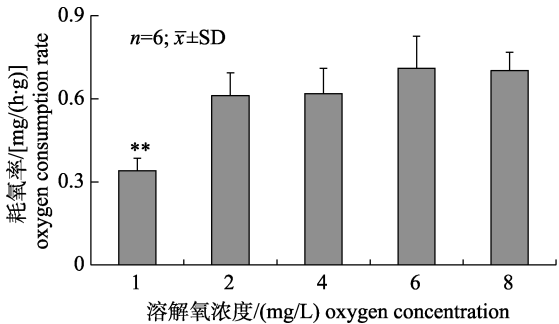


图 4 不同溶解氧水平下厚壳贻贝耗氧率
**表示与对照组相比差异极显著($P<0.01$).
Fig. 4 Oxygen consumption rates of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations
** means significant difference ($P<0.01$) compared with the control group.

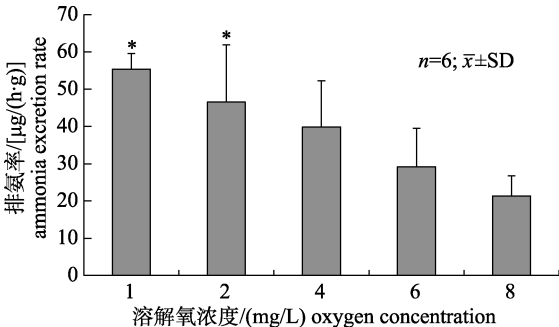


图 5 不同溶解氧水平下厚壳贻贝排氨率
*表示与对照组相比差异显著($P<0.05$).
Fig. 5 Ammonia excretion rates of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations
* means significant difference ($P<0.05$) compared with the control group.

表 2 不同溶解氧水平下厚壳贻贝代谢氧氮比

Tab. 2 O : N ratio of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations

	溶解氧浓度(mg/L) oxygen concentration				
	8	6	4	2	1
O : N 比 O : N ratio	39.12±11.84	31.28±16.51	18.72±5.73**	15.95±5.00**	6.90±0.46**

注: **表示与对照组相比有极显著差异($P<0.01$).
Note: ** means extremely significant difference ($P<0.01$) compared with the control group.

2.4 贝壳开放程度、滤水率、耗氧率和排氨率关系
回归分析显示,厚壳贻贝贝壳开放程度与滤水率间的关系符合 $y=0.0008x^2-0.0043x+0.2406$ ($R^2=0.86$),与耗氧率间的关系符合 $y=0.1655x^{0.319}$

($R^2=0.98$),与排氨率间关系符合 $y=-0.0075x^2+0.3615x+52.23$ ($R^2=0.95$) (图 6a, 图 6b, 图 6c)。滤水率与耗氧率之间呈显著正相关($y=0.804x-0.1113$, $R^2=0.71$) (图 6d)。

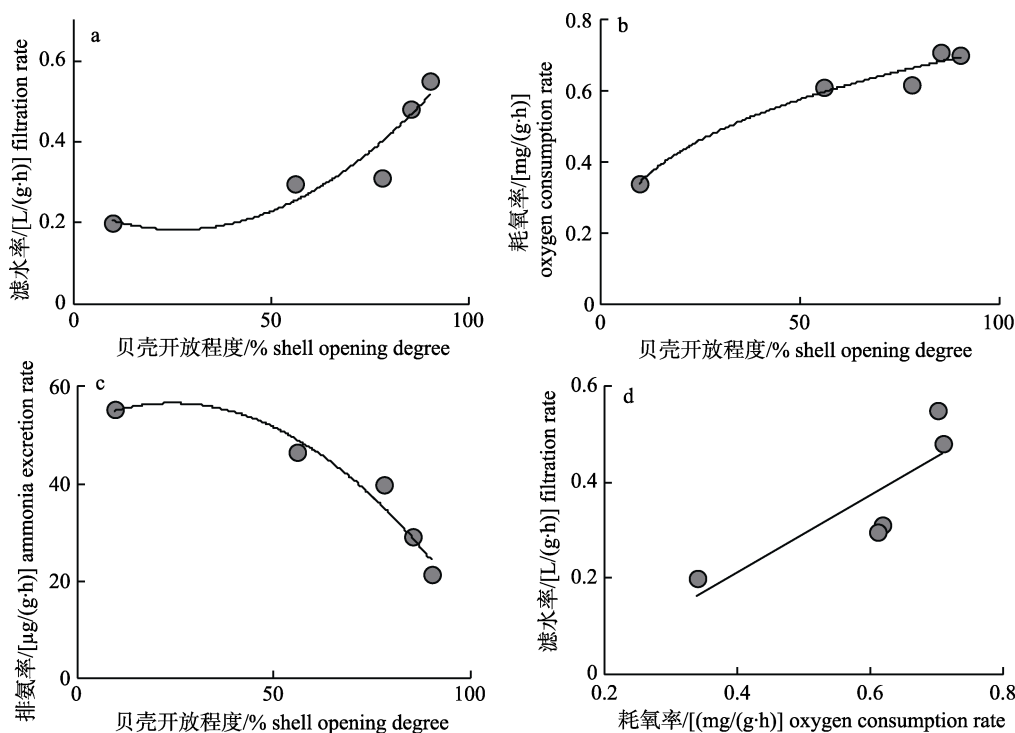


图 6 厚壳贻贝贝壳开放程度、滤水率、耗氧率和排氨率间的关系

Fig. 6 Relationship between shell opening degree, filtration rate, oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Mytilus coruscus*

3 讨论

3.1 低氧胁迫对厚壳贻贝贝壳开放和摄食的影响

行为是动物适应自然环境的主要手段^[24]。贝壳开放程度已被许多学者用作评估环境变化响应或环境适合度的指标^[25-26]。本研究发现,当水体溶解氧浓度高于 4 mg/L 时,厚壳贻贝的贝壳开放程度对溶解氧浓度的变化不敏感,而溶解氧浓度降至 2 mg/L 后,厚壳贻贝的贝壳逐渐关闭,表明低氧胁迫影响厚壳贻贝的行为。本研究与其他贝类的研究结果一致,例如溶解氧浓度降至 2 mg/L 后,紫贻贝(*Mytilus edulis*)的贝壳逐渐关闭^[21];溶解氧浓度下降至 1 mg/L 后,美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)的贝壳也会关闭^[27]。

贝壳开放与收缩是贝类神经、闭壳肌等综合作用的结果,贝类在面对环境变化时,通过贝壳的开放行为调节机体的生理活动,比如对食物和氧气的获取^[25-26]。许多研究表明,贝壳的开放程度与滤水率呈正相关关系^[28-30]。本研究中,厚壳贻贝的滤水率随着贝壳逐渐关闭而出现显著下降,

表明低氧胁迫影响了厚壳贻贝的摄食,这可能因为贝壳开放程度下降导致鳃弓收缩,鳃丝间距离缩短,同时流入贝壳内部的海水减少,导致了滤水率的降低^[25]。本研究中,溶解氧浓度在 4 mg/L 时,厚壳贻贝的贝壳开放程度无显著变化,但滤水率出现了显著下降,这可能因为溶解氧浓度下降影响了厚壳贻贝水管的开放。有研究报道,在盐度下降时,紫贻贝贝壳开放程度保持不变,但出水管关闭^[31]。因此,在未来的研究中应同时关注贝壳和水管的行为变化。有研究报道,紫贻贝的滤水率在溶解氧 2 mg/L 以上基本保持不变,其后快速下降^[21,32],与本研究的结果不同,表明不同种类对低氧的耐受程度有所差异。

3.2 低氧胁迫对厚壳贻贝代谢的影响

因为潮汐变化,生活在潮间带的海洋无脊椎动物每天都会经历一段时间的低氧期,而降低代谢率是其应对低氧胁迫的重要适应性进化机制^[10,33]。本研究中,在溶解氧浓度 2~8 mg/L 范围内,厚壳贻贝的耗氧率保持相对稳定,而 1 mg/L 后耗氧率出现显著下降,表明厚壳贻贝代谢对溶解氧的适

应范围较广。研究发现,许多滤食性贝类的耗氧率在一定的溶解氧浓度范围内保持相对稳定^[34],欧洲扇贝(*Pecten maximus*)的耗氧率在海水氧饱和度降至 20%以后才快速下降^[35];紫贻贝的耗氧率也是在溶解氧浓度降至 1 mg/L 后迅速下降^[21]。贻贝、扇贝等是营固着性生活的,不像鱼类、甲壳类等可以快速移动,所以在长期的进化过程中形成对低氧环境的适应能力,以利于更好地适应多变的溶氧环境。Stickle 等^[36]也发现双壳类比甲壳类更耐受低氧环境。

有学者将耗氧率独立于外部氧气浓度变化的动物称为“氧气调变生物(oxyregulators)”,将耗氧率随外部氧气浓度下降而降低的动物称为“氧气随变生物(oxyconformers)”^[35,37]。本研究结果表明厚壳贻贝属于氧气调变生物。在滤食性贝类中,氧气通过鳃和其他组织器官表层扩散吸收^[38]。因为鳃丝的表面积极大,其摄取氧气的能力远超机体维持正常有氧代谢所需的氧气量,所以贝类可以保持稳定的耗氧率;而当氧气浓度降低至某一特定值后,贝类无法再维持正常的氧气摄取量,耗氧率迅速下降,这个浓度也称氧气临界点^[35,39]。本研究中,厚壳贻贝耗氧率的氧气临界点为 1 mg/L。同时,厚壳贻贝耗氧率的下降伴随着贝壳的逐渐关闭和滤水率的降低,表明这是一个协同的过程。Jørgensen 等^[38]认为,通过关闭贝壳,流入贝壳内水量降低,鳃和组织表层变厚,氧气摄取量下降,贻贝的耗氧率降低。由此可见,厚壳贻贝通过降低摄食行为的能量消耗,应对低氧胁迫环境。

排氮率可以反映机体的蛋白质代谢水平^[40],氧氮比可以反映机体蛋白质、脂肪和碳水化合物代谢的比例。有学者认为,氧氮比大于 50,机体以脂肪和碳水化合物代谢为主;氧氮比低于 30,机体以蛋白质代谢为主^[40-41],而当机体完全以蛋白质代谢提供能量时,氧氮比达到最低值 7 左右^[42]。本研究中随着溶解氧浓度的降低,厚壳贻贝氨氮排放量逐渐上升,氧氮比降低,表明低氧胁迫下厚壳贻贝的代谢底物由碳水化合物向蛋白质偏移;当溶解氧浓度降至 2 mg/L 以下,厚壳贻贝可能仅以蛋白质代谢提供能量。

综上所述,厚壳贻贝对水体溶解氧浓度变化

具有一定的适应能力。在溶解氧浓度高于 2 mg/L 时,厚壳贻贝的耗氧率和滤水率保持相对稳定。溶解氧浓度低于 1 mg/L 后,厚壳贻贝无法再维持正常的代谢水平。厚壳贻贝通过部分关闭贝壳,降低滤水率,以减少摄食活动的能量消耗,维持机体最基础的能量代谢水平;推测厚壳贻贝体内产能方式逐渐由多种能量物质转为完全依赖蛋白质代谢,未来可结合细胞和分子水平研究进一步验证。

参考文献:

- [1] Diaz R J. Overview of hypoxia around the world[J]. Journal of Environmental Quality, 2001, 30(2): 275-281.
- [2] Li D J, Zhang J, Huang D J, et al. Oxygen loss in the Yangtze Estuary[J]. Science in China (Series D), 2002, 32(8): 686-694. [李道季, 张经, 黄大吉, 等. 长江口外氧的亏损[J]. 中国科学(D 辑), 2002, 32(8): 686-694.]
- [3] Wang Q N, Yan T, Zhou M J. Research progress on cause of hypoxia and its influence in coastal and estuary region[J]. Marine Environmental Science, 2012, 31(5): 775-778. [王巧宁, 颜天, 周名江. 近岸和河口低氧成因及其影响的研究进展[J]. 海洋环境科学, 2012, 31(5): 775-778.]
- [4] Altieri A H, Diaz R J. Dead zones: Oxygen depletion in coastal ecosystems[M]//Second Edition. World Seas: An Environmental Evaluation. Oxford: Academic Press, 2019: 453-473.
- [5] Malone T C, Newton A. The globalization of cultural eutrophication in the coastal ocean: Causes and consequences[J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 670.
- [6] Gu X L, Xu Z L. A review on the effects of hypoxia on aquatic animals in estuaries[J]. Marine Fisheries, 2009, 31(4): 426-437. [顾孝连, 徐兆礼. 河口及近岸海域低氧环境对水生动物的影响[J]. 海洋渔业, 2009, 31(4): 426-437.]
- [7] King J G, Hadfield J D. The evolution of phenotypic plasticity when environments fluctuate in time and space[J]. Evolution Letters, 2019, 3(1): 15-27.
- [8] Shang Y C. Behavioural Ecology[M]. Beijing: Peking University Press, 2018. [尚玉昌. 行为生态学[M]. 北京: 北京大学出版社, 2018.]
- [9] Wang L. The effect of food availability on metabolism, personality, shoaling, and their relationships in pale chub (*Zacco platypus*)[D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2019. [王蕾. 食物丰度对宽鳍鲮维持能量消耗、个性和集群的影响及其之间的关联[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2019.]
- [10] Larade K, Storey K B. A profile of the metabolic responses

- to anoxia in marine invertebrates[M]//Cell and Molecular Response to Stress. Amsterdam: Elsevier, 2002: 27-46.
- [11] Newell R I E. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review[J]. Journal of Shellfish Research, 2004, 23(1): 51-61.
- [12] Zhang J H, Fang J G, Tang Q S. The contribution of shellfish and seaweed mariculture in China to the carbon cycle of coastal ecosystem[J]. Advance in Earth Sciences, 2005, 20(3): 359-365. [张继红, 方建光, 唐启升. 中国浅海海藻养殖对海洋碳循环的贡献[J]. 地球科学进展, 2005, 20(3): 359-365.]
- [13] Zhang G F, Fang X D, Guo X M, et al. The oyster genome reveals stress adaptation and complexity of shell formation[J]. Nature, 2012, 490(7418): 49-54.
- [14] Carrington E, Waite J H, Sarà G, et al. Mussels as a model system for integrative ecomechanics[J]. Annual Review of Marine Science, 2015, 7: 443-469.
- [15] Han G D. Physiological adaptation of typical intertidal molluscs to thermal stress[D]. Xiamen: Xiamen University, 2018. [韩国栋. 典型潮间带贝类温度生理适应及其分子机制[D]. 厦门: 厦门大学, 2018.]
- [16] Li Y F, Guo X P, Yang J L, et al. Effects of bacterial biofilms on settlement of plantigrades of the mussel *Mytilus coruscus*[J]. Aquaculture, 2014, 433: 434-441.
- [17] Sui Y M, Hu M H, Huang X Z, et al. Anti-predatory responses of the thick shell mussel *Mytilus coruscus* exposed to seawater acidification and hypoxia[J]. Marine Environmental Research, 2015, 109: 159-167.
- [18] Riisgård H U, Jørgensen H B, Lundgreen K, et al. The exhalant jet of mussels *Mytilus edulis*[J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 437: 147-164.
- [19] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. National Standard (Recommended) of the People's Republic of China: Specifications for oceanographic survey—Part 6: Marine biological survey, GB/T 12763.6-2007[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008. [中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 中华人民共和国推荐性国家标准: 海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查 GB/T 12763.6-2007[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.]
- [20] Coughlan J. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions[J]. Marine Biology, 1969, 2(4): 356-358.
- [21] Tang B J, Riisgård H U. Relationship between oxygen concentration, respiration and filtration rate in blue mussel *Mytilus edulis*[J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2018, 36(2): 395-404.
- [22] Jiang T Q, Zhang Y, Jiang Y Z, et al. Effects of heat stress on feeding, metabolism and related enzyme activities of *Mytilus coruscus*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(9): 3048-3056. [江天棋, 张扬, 姜亚洲, 等. 高温胁迫对厚壳贻贝摄食、代谢和相关酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(9): 3048-3056.]
- [23] Mayzaud P, Conover R J. O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism[J]. Marine Ecology Progress Series, 1988, 45: 289-302.
- [24] Ge F. Modern Ecology[M]. Beijing: Science Press, 2008. [戈峰. 现代生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2008.]
- [25] Newell C R, Wildish D J, MacDonald B A. The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the mussel *Mytilus edulis*[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2001, 262(1): 91-111.
- [26] Comeau L A, Babarro J M F. Narrow valve gaping in the invasive mussel *Limnoperna securis*: Implications for competition with the indigenous mussel *Mytilus galloprovincialis* in NW Spain[J]. Aquaculture International, 2014, 22(3): 1215-1227.
- [27] Porter E T, Breitburg D L. Eastern oyster, *Crassostrea virginica*, valve gape behavior under diel-cycling hypoxia[J]. Marine Biology, 2016, 163(10): 218.
- [28] Jørgensen C B. Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs[J]. ICES Journal of Marine Science, 1960, 26(1): 94-116.
- [29] Famme P, Riisgård H U, Jørgensen C B. On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis*[J]. Marine Biology, 1986, 92(3): 323-327.
- [30] Jørgensen C B, Larsen P S, Møhlenberg F, et al. The mussel pump: Properties and modeling[J]. Marine Ecology Progress Series, 1988, 45: 205-216.
- [31] Davenport J. The isolation response of mussels (*Mytilus edulis* L.) exposed to falling sea-water concentrations[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1979, 59(1): 123-132.
- [32] Famme P, Kofoed L H. The ventilatory current and ctenidial function related to oxygen uptake in declining oxygen tension by the mussel *Mytilus edulis* L.[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 1980, 66(2): 161-171.
- [33] Liu K K, Tang J W, Yuan T Z, et al. Hypoxia stress and its effects on immune system of shellfish[J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2020, 36(2): 124-130. [刘凯凯, 唐君玮, 袁廷柱, 等. 缺氧胁迫及对贝类免疫系统的影响[J]. 广西科学院学报, 2020, 36(2): 124-130.]
- [34] Grieshaber M K, Hardewig I, Kreutzer U, et al. Physiological and metabolic responses to hypoxia in invertebrates[J]. Reviews of Physiology, Biochemistry and Pharmacology, 1994, 125: 43-147.
- [35] Artigaud S, Lacroix C, Pichereau V, et al. Respiratory re-

- sponse to combined heat and hypoxia in the marine bivalves *Pecten maximus* and *Mytilus* spp.[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2014, 175: 135-140.
- [36] Stickle W B, Kapper M A, Liu L L, et al. Metabolic adaptations of several species of crustaceans and molluscs to hypoxia: Tolerance and microcalorimetric studies[J]. The Biological Bulletin, 1989, 177(2): 303-312.
- [37] van Winkle W, Mangum C. Oxyconformers and oxyregulators: A quantitative index[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1975, 17(2): 103-110.
- [38] Barker Jørgensen C, Møhlenberg F, Sten-Knudsen O. Nature of relation between ventilation and oxygen consumption in filter feeders[J]. Marine Ecology Progress Series, 1986, 29: 73-88.
- [39] Grieshaber M K, Kreutzer U, Pörtner H O. Critical PO_2 of euryoxic animals[M]//Oxygen Sensing in Tissues. Heidelberg: Springer, 1988: 37-48.
- [40] Lucas A, Beninger P G. The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture[J]. Aquaculture, 1985, 44(3): 187-200.
- [41] Riedel B, Pados T, Pretterebner K, et al. Effect of hypoxia and anoxia on invertebrate behaviour: Ecological perspectives from species to community level[J]. Biogeosciences, 2014, 11(6): 1491-1518.
- [42] Mao Y Z, Zhou Y, Yang H S, et al. Seasonal variation in metabolism of cultured Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Sanggou Bay, China[J]. Aquaculture, 2006, 253(1-4): 322-333.

Shell valve opening behavior and metabolism of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations

JIANG Tianqi^{1,2}, ZHANG Yang^{1,2}, JIANG Yazhou¹, LI Lei¹, SUN Peng¹, TANG Baojun¹

1. East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China;
2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: To explore the effects of variations in dissolved oxygen concentrations on the feeding and metabolism of the mussel *Mytilus coruscus* and analyze the relationship between shell opening behavior and respiratory metabolism, we observed and measured the shell valve opening degree and rates of filtration, oxygen consumption, and ammonia excretion of *M. coruscus* exposed to 8, 6, 4, 2, and 1 mg/L dissolved oxygen and calculated the O:N ratio. The results revealed the following: at oxygen concentrations greater than 4 mg/L, the shell valve of *M. coruscus* mainly remained opened but gradually closed when the oxygen concentration decreased to below 2 mg/L; when the oxygen concentration decreased to 4 mg/L, the filtration rate decreased significantly; and the oxygen consumption remained stable when the oxygen concentration was between 2 and 8 mg/L but declined significantly when the concentration decreased to 1 mg/L. The ammonia excretion rate showed an opposite tendency, increasing significantly when the oxygen concentration decreased to 2 mg/L, and the O:N ratio significantly decreased when the oxygen concentration decreased to 4 mg/L. Furthermore, a positive relationship was found between the shell valve opening degree and the rates of filtration and oxygen consumption. The findings of this study indicate that *M. coruscus* can adapt to fluctuations in dissolved oxygen concentrations within a certain range and maintain a relatively stable metabolic level. However, in environments where dissolved oxygen concentrations decrease to below 1 mg/L, these mussels are unable to maintain normal metabolism and respond to hypoxic stress by closing the shell valve to reduce energy consumption. These observations can provide a reference for investigating the hypoxia adaptive mechanism and farming of *M. coruscus*.

Key words: *Mytilus coruscus*; energy metabolism; filtration rate; shell valve opening degree

Corresponding author: TANG Baojun. E-mail: tangbj@ecsf.ac.cn