

入侵种小管福寿螺对本土物种梨形环棱螺的生态挤压作用

刘泓源^{①②} 张叶军^{①②} 陈乃菲^{①②} 马浩楠^② 邹伟^{①②*}

① 辽宁省生物技术与分子药物研发重点实验室 大连 116081; ② 辽宁师范大学生命科学学院 大连 116081

摘要: 在世界范围内, 物种入侵正成为一个影响经济发展、公众健康的重大生态事件。为了探究入侵物种小管福寿螺 (*Pomacea canaliculata*) 对本土近生态位物种的生态挤压作用, 选择了梨形环棱螺 (*Bellamya purificata*) 作为受试动物, 设置直接生态竞争实验和间接分泌物胁迫实验两类实验。直接生态竞争实验中两种螺直接竞争生存资源, 而间接分泌物胁迫实验中则观测两种受试螺分泌物对彼此与自身种群的影响。为了模拟野外不同水体的竞争情况, 设置了两种密度, 即每组共计 6 只受试螺 (低密度组) 及每组共计 12 只受试螺 (高密度组), 在两种密度下设置两种螺不同比例的个体组合。结果显示, 两类实验中, 小管福寿螺的体重相对变化与生存率都优于梨形环棱螺。直接竞争实验小管福寿螺体重相对变化率显著优于梨形环棱螺 ($P < 0.05$), 但二者生存率无显著差异; 低密度组中, 福寿螺与梨形环棱螺的体重相对变化及生存率均无显著差异, 而高密度组中, 当梨形环棱螺个体数极多时 (8 只), 其体重相对变化率会显著差于小管福寿螺 ($P < 0.05$); 当梨形环棱螺个体数少时 (4 只), 其体重相对变化率与小管福寿螺无明显差异, 但生存率会显著低于小管福寿螺 ($P < 0.05$)。间接分泌物干扰实验中, 小管福寿螺的体重相对变化率极显著优于梨形环棱螺 ($P < 0.01$), 且其生存率高于梨形环棱螺; 在低密度组中, 高比例 (4 只) 的小管福寿螺生存率显著高于高比例 (4 只) 的梨形环棱螺 ($P < 0.05$); 而在高密度组中, 高比例 (8 只) 的梨形环棱螺在 28 d 内全部死亡, 由于对照组中即使是高密度的梨形环棱螺也拥有高生存率, 说明这种效应不是梨形环棱螺本身所导致的, 而是小管福寿螺的间接分泌物胁迫导致了梨形环棱螺的大量死亡。以上结果充分表明, 小管福寿螺的间接分泌物干扰效应比直接生态挤压作用具有更严重的生态威胁性, 且小管福寿螺的种内竞争调节能力优于梨形环棱螺, 这可能是小管福寿螺作为入侵物种的一种有效生活史策略。

关键词: 小管福寿螺; 梨形环棱螺; 入侵机制; 生态影响; 生理胁迫

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 05-663-11

Ecological Squeezing Effect of the Invasive Species *Pomacea canaliculata* on the Indigenous Species *Bellamya purificata*

LIU Ming-Yuan^{①②} ZHANG Ye-Jun^{①②} CHEN Nai-Fei^{①②} MA Hao-Nan^② ZOU Wei^{①②*}

① Liaoning Provincial Key Laboratory of Biotechnology and Drug Discovery, Dalian 116081;

② School of Life Science, Liaoning Normal University, Dalian 116081, China

* 通讯作者, E-mail: weizou60@126.com;

第一作者简介 刘泓源, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: 630398422@qq.com。

收稿日期: 2020-12-16, 修回日期: 2021-04-25 DOI: 10.13859/j.cjz.202105004

Abstract: Species invasion is becoming a major ecological event affecting economic development and public health in the world. In order to explore the ecological squeeze effect of the malignant aquatic invasive species *Pomacea canaliculata* to the native near-niche species, the *Bellamya purificata* was selected as the test animals. Two sets of experiments were conducted. In the direct ecological competition experiment, *P. canaliculata* directly competed with *B. purificata* for the survival resources, while in the indirect endocrine interference experiment, the effects of secretions of the two kinds of snails on each other were observed. In order to simulate the competition of different water bodies in the field, two densities of the two kinds of snails were set, namely, 6 snails in each group (low density group) and 12 snails in each group (high density group). Different proportion of individual combinations of the two kinds of snails were set under two densities. In the low density group, the ratio of the number of *P. canaliculata* to *B. purificata* is 2 : 4, 3 : 3, 4 : 2, while in the high density group, the ratio of the number of *P. canaliculata* to *B. purificata* is 4 : 8, 6 : 6, 8 : 4. The data was analyzed using Excel and Spss17.0, and the significance test was analyzed using *T*-test. The results showed that no matter which group of experiments, the relative change rate of weight and the survival rate of *P. canaliculata* were better than those of *B. purificata* (Fig. 2, Fig. 5). In the direct competition experiment, the relative change rate of weight of *P. canaliculata* was significantly better than that of *B. purificata* ($P < 0.05$), but there was no significant difference in the survival rate (Fig. 3). In the low-density group, there was no significant difference in the relative change rate of weight and survival rate of the two kinds of snails; while in the high-density group, the relative change rate of weight of *B. purificata* was significantly worse than that of *P. canaliculata* ($P < 0.05$) when the number of *B. purificata* was extremely large (8), but the relative change rate of weight of *B. purificata* was not significantly different from that of *P. canaliculata*, but the survival rate of *B. purificata* would be significantly lower than that of *P. canaliculata* ($P < 0.05$) when the number of *B. purificata* was small (4) (Fig. 3). In the indirect secretion interference experiment, the relative change rate of weight of *P. canaliculata* was significantly better than that of *B. purificata* ($P < 0.01$), and its survival rate was higher than that of *B. purificata* (Fig. 4). In the low-density group, the survival rate of *P. canaliculata* of the high number (4) was significantly higher than that of *B. purificata* of the high number (4) ($P < 0.05$); while in the high-density group, *B. purificata* of the high number (8) all died within 28 days. Since the survival rate of *B. purificata* was high even in the high-density in the control group, which indicated that this effect was not caused by *B. purificata* itself, but caused by the indirect secretion stress of *P. canaliculata*. This life strategy of *P. canaliculata* caused a large number of deaths of *B. purificata* (Fig. 5). The above results fully indicated that the indirect secretion interference effect of *P. canaliculata* had a more serious ecological threat than the direct ecological squeeze effect, and the regulation ability of intraspecific competition of *P. canaliculata* was better than that of *B. purificata*, which may be an effective life history strategy for *P. canaliculata* as an invasive species.

Key words: *Pomacea canaliculata*; *Bellamya purificata*; Invasion mechanism; Ecological impact; Physiological stress

随着经济全球化发展, 入侵物种已经成为一个全球尺度的生态环境问题。入侵物种往往具有较强的生态适应能力、较广的生态幅, 可

快速抢占生态系统中的资源, 导致本土生态系统生物多样性下降, 破坏其群落结构与功能(高增详等 2003, Simberloff et al. 2013)。外来入

入侵物种每年给我国带来的直接与间接经济损失达到约 2 000 亿元 (李大林 2014)。小管福寿螺 (*Pomacea canaliculata*) 于 1981 年作为优质蛋白来源被引入我国 (蔡汉雄等 1990), 但是由于其气味恶臭, 口感欠佳而遭到弃养 (赖朝辉等 2009)。此后成功入侵我国多种水体, 成为了常见的淡水恶性入侵物种。其于 2000 年被 IUCN 列为世界 100 种恶性外来入侵物种之一 (郭靖等 2014a), 2003 年被中国环保总局列入 16 种首批入侵外来物种之一 (张海涛等 2016)。小管福寿螺虽然对低温较敏感, 但亦有冷驯化的趋势, 且拥有应对低温的生活策略 (郭靖等 2014b), 有多种应对本土天敌生物的生活策略 (Eriko et al. 2015), 繁殖力和适应力强, 食性极广 (Chaichana et al. 2014), 其螺壳具有很强的再生能力 (Liu et al. 2017), 给本土生态系统造成极大影响。小管福寿螺喜食水稻 (Matsukura 2016), 亦可捕食多种类型的动物, 甚至有报道指出, 其可以直接捕食诸如方形环棱螺 (*Sinotaia quadrata*) 等的本土腹足类动物 (Kwong et al. 2009), 这可能是由于其体内酶活性与含量更高。另有研究表明, 福寿螺的纤维素酶、淀粉酶与脂肪酶的活性均强于中华圆田螺 (*Viviparus chinensis*) (罗明珠等 2015), 而这种取食植物带来的竞争压力与捕食动物的效应均直接危害着本土生态系统的稳定性及生物多样性。

入侵物种除了广食性导致其在与本土种竞争中处于优势外, 往往还具有其他的生态策略, 如可改变其所在环境的理化性质 (Zhang et al. 2010, Wrih et al. 2012), 或引起生境中诸如无脊椎动物或微生物群落结构或功能群的变化 (Cui et al. 2011, 潘冬丽等 2014, 赵彩云等 2015), 导致群落结构的简单化与衰退 (Hulvey et al. 2012), 从而使其可占领空生态位而利于与本土种竞争。小管福寿螺可大量取食水生植物, 致使其生理代谢产物与排泄物增多, 引起水体氮、磷含量增高, 或直接导致水体微生物数量的增多, 改变微生物的群落组成, 导致水

质恶化或水体富营养化 (潘冬丽等 2014, Wang et al. 2020), 从而影响其他淡水螺的生存 (Maldonado et al. 2019)。已有研究表明, 养殖小管福寿螺的水溶液对本土的铜锈环棱螺 (*Bellamya aeruginosa*) 具有生长抑制作用 (房苗等 2016)。

梨形环棱螺 (*B. purificata*) 为我国特有物种, 在我国各大水体中广泛分布, 也是常见的水生经济物种, 可作为其他水生动物的经济饲料, 同时也是民众喜爱的动物蛋白来源。梨形环棱螺可以抑制藻类的增殖 (白秀玲等 2006), 改良水体环境 (赵峰等 2014), 且对污染物较敏感, 适宜作为多种污染物和有毒有害物质的指示物种 (张清顺等 2009, 王元川等 2012), 具有较高的经济和科研价值。梨形环棱螺杂食性, 食物组成包括藻类、有机碎屑、植物以及部分小型底栖动物 (段晓姣等 2013), 在本土生态系统中, 其食性与习性均与小管福寿螺相似, 为之近生态位物种, 二者可能存在竞争关系。

小管福寿螺入侵我国水体, 对多种本土螺产生了生态挤压作用, 其对诸如梨形环棱螺的本土近生态位物种可产生两种作用, 直接的捕食与竞争作用 (Kwong et al. 2009), 以及其分泌物对梨形环棱螺的长期影响作用 (潘冬丽等 2014, Wang et al. 2020), 但其中哪种作用是导致本土物种梨形环棱螺衰退的主要原因目前尚不明确。本研究旨在探究小管福寿螺入侵后对梨形环棱螺的排斥是直接资源与空间竞争还是通过分泌物干扰的间接竞争, 并试图阐明小管福寿螺入侵的可能机制, 为其治理与预警提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

小管福寿螺为实验室人工孵化与饲养, 挑选螺壳光滑发亮、外壳完整无破损且活泼好动个体用于实验, 体重 (2.0 ± 0.5) g, 螺壳高 2.0 ~ 3.0 cm ($n = 18$)。梨形环棱螺购买于辽宁省

大连市马栏市场, 为当地水体捕捞的鲜活螺, 带回实验室鉴定后, 于曝气 2 d 的自来水中适应 7 d, 挑选螺壳完整光亮且活泼好动个体进行实验, 体重 (1.5 ± 0.5) g, 螺壳高 2.0 ~ 3.5 cm ($n = 18$)。所有的受试螺在实验前饥饿 36 h。

1.2 直接生态竞争实验

在自然水体中, 小管福寿螺存在着一定的密度制约效应, 导致其在封闭湖泊与开放水体中存在不同的种群密度, 故本实验设置了低密度实验与高密度实验。根据预实验的数据, 低密度实验设为共计 6 只受试螺, 高密度实验则设为 12 只, 即小管福寿螺与梨形环棱螺总计 6 只或 12 只。6 只螺的低密度组, 按照梨形环棱螺个体数, 分为 0、2、3、4 和 6 只, 相应的小福寿螺个体数分别为 6、4、3、2 和 0 只, 共 5 组; 12 只螺的高密度组, 按照梨形环棱螺个体数, 分为 0、4、6、8 和 12 只, 相应的小管福寿螺的个体数分别为 12、8、6、4 和 0 只, 共 5 组, 将仅有小管福寿螺或梨形环棱螺组作为此物种的对照组。每组别进行 3 次重复实验, 共计 30 个重复。实验开始前将受试螺按照分组分别放入饲养盒 (37.5 cm × 24.0 cm × 16.5 cm) 并加入曝气 2 d 的自来水 7 L, 每日加入 5 g 生菜作为受试螺的食物, 并清理食物残渣, 清除死螺, 换水, 更换用水亦为曝气 2 d 的自来水。每 7 d 测量两种螺的生存率与体重相对变化, 共计实验 28 d。

1.3 间接分泌物胁迫实验

本实验分组与设置同 1.2 节。本实验使用特殊制作的饲养盒 (37.5 cm × 24.0 cm × 16.5 cm), 其中间设置一挡板, 挡板上有若干直径为 1 cm 的小圆孔 (图 1), 仅允许水流通过, 可有效隔绝两种螺相互接触。实验按照左侧放置小管福寿螺右侧放置梨形环棱螺进行, 开始前将受试螺分别放入上述特殊饲养盒。饲养条件及结果判定与直接生态竞争实验相同。

1.4 测定方法

实验螺的体重使用 FA1604s 型精密电子天

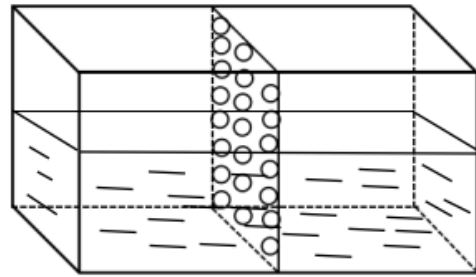


图 1 饲养盒模式图

Fig. 1 The pattern diagram of feeding box

平 (北京赛多利斯天平有限公司, 精确到 0.001 g) 测量。观查到疑似死亡的受试螺时, 将其用小号鱼网小心捞出, 若其厣甲脱落或有分泌物, 轻轻摁压无阻碍感则视为死亡; 若受试螺软体部分外露, 且用镊子刺激后无运动现象, 亦视为死亡。体重相对变化率 (%) = $100\% [(m_1 - m_0) / m_0]$, 式中, m_1 为测试各日受试小管福寿螺或梨形环棱螺的体重, m_0 为实验开始前受试小管福寿螺或梨形环棱螺的体重。存活率 (%) = $100\% [(n_0 - n_1) / n_0]$, 式中, n_1 为测试各日受试小管福寿螺或梨形环棱螺的存活数, n_0 为实验开始时受试小管福寿螺或梨形环棱螺的实验个体数量。

1.5 数据分析

所得数据使用 Excel 和 Spss17.0 进行统计分析, 利用 *T*-test 方法进行显著性分析。

2 结果

2.1 小管福寿螺与梨形环棱螺的直接生态竞争作用

入侵物种小管福寿螺与本土物种梨形环棱螺的直接竞争实验中, 合并统计低密度组与高密度组数据, 除对照组外全部分组的小管福寿螺 28 d 生存率 (79.26%) 高于梨形环棱螺 (62.22%), 其 28 d 体重相对变化率为 -22.71%, 显著优于梨形环棱螺的 -47.11% ($P < 0.05$)。由于直接生态竞争, 小管福寿螺的生存率 (83.33%) 和梨形环棱螺生存率 (75.93%) 均较对照组下降 (图 2)。

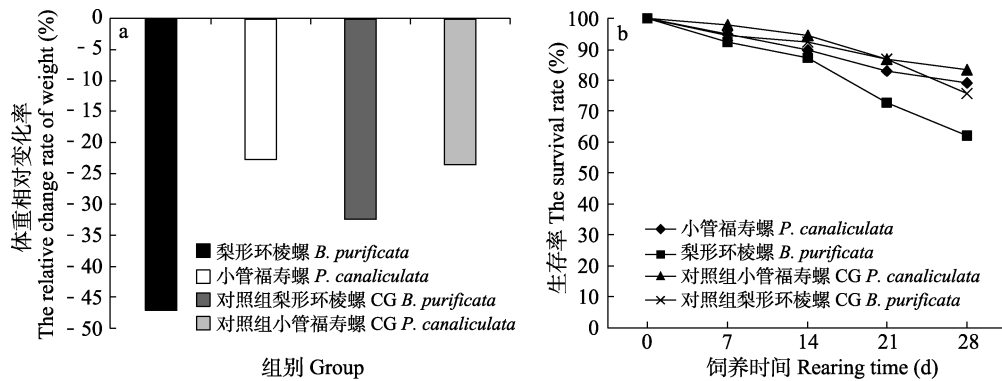


图 2 直接生态竞争实验中小管福寿螺与梨形环棱螺的 28 d 总生存指标

Fig. 2 The 28 d total survival index of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the direct ecological competition experiment

a. 体重相对变化率; b. 生存率。a. The relative change rate of weight; b. The survival rate.

在低密度（受试螺共计 6 只）实验中，小管福寿螺 4、3、2 只组的 28 d 体重相对变化率分别为 2.44%、32.23% 和 -32.43%，2 只组体重下降，另外两组均升高；梨形环棱螺 28 d 体重均降低，4、3 和 2 只组的体重相对变化率分别为 -7.35%、-63.62% 和 -25.94%（图 3a）。小管福寿螺生存率随着其数量的增多有下降趋势，2、3、4 只组分别为 100.00%、66.67%、75.00%；梨形环棱螺生存率随着其数量的增多亦有下降的趋势，2、3、4 只组分别为 100.00%、66.67%、83.83%（图 3b）。

在高密度实验中，即受试螺共计 12 只的实验中，相同的螺种在各组间体重相对变化率无明显差异。8 只组 28 d 体重相对变化率，梨形环棱螺（-71.18%）显著差于小管福寿螺（-39.75%）（ $P < 0.05$ ），这表明小管福寿螺的种间竞争导致的能量与物质损失较梨形环棱螺低（图 3c）；两种螺的 28 d 生存率均低于低密度组。小管福寿螺 4、6、8 只组的生存率分别为 75.00%、83.33%、66.67%，而对应的梨形环棱螺 4、6、8 只组的生存率则为 33.33%、55.56%、25.00%，小管福寿螺的生存率高于梨形环棱螺。其中，4 只组的梨形环棱螺生存率显著低于 4 只组小管福寿螺的生存率（ $P < 0.05$ ）（图 3d）。

2.2 小管福寿螺与梨形环棱螺的间接分泌物胁迫作用

小管福寿螺与梨形环棱螺因为资源相对匮乏，体重均有所下降，但小管福寿螺的 28 d 体重相对变化率（-27.32%）极显著优于梨形环棱螺（-73.44%）（ $P < 0.01$ ），且其 28 d 生存率（81.48%）也高于梨形环棱螺（27.16%）。小管福寿螺的生存率与对照组（83.33%）几乎无差别，而梨形环棱螺则与对照组（75.93%）存在着差距（图 4）。

在低密度的间接分泌物胁迫组中，小管福寿螺与梨形环棱螺体重均有一定的降低，但小管福寿螺的 28 d 体重相对变化优于梨形环棱螺，小管福寿螺 2、3、4 只组体重相对变化率分别为 -52.99%、-25.02%、-36.78%，而对应的梨形环棱螺 2、3、4 只组体重相对变化率则为 -58.98%、-69.11%、-37.43%；两种螺的体重变化趋势大致相同；4 只组的体重相对变化率，小管福寿螺几乎与梨形环棱螺相同。从生存率上看，小管福寿螺的 28 d 生存率略高于梨形环棱螺，小管福寿螺 2、3、4 只组的生存率分别为 66.64%、77.78%、83.33%；对应的梨形环棱螺 2、3、4 只组生存率则为 50.00%、33.33%、66.67%；其中 4 只组的梨形环棱螺生存率显著低于 4 只组的小管福寿螺生存率（ $P < 0.05$ ）。

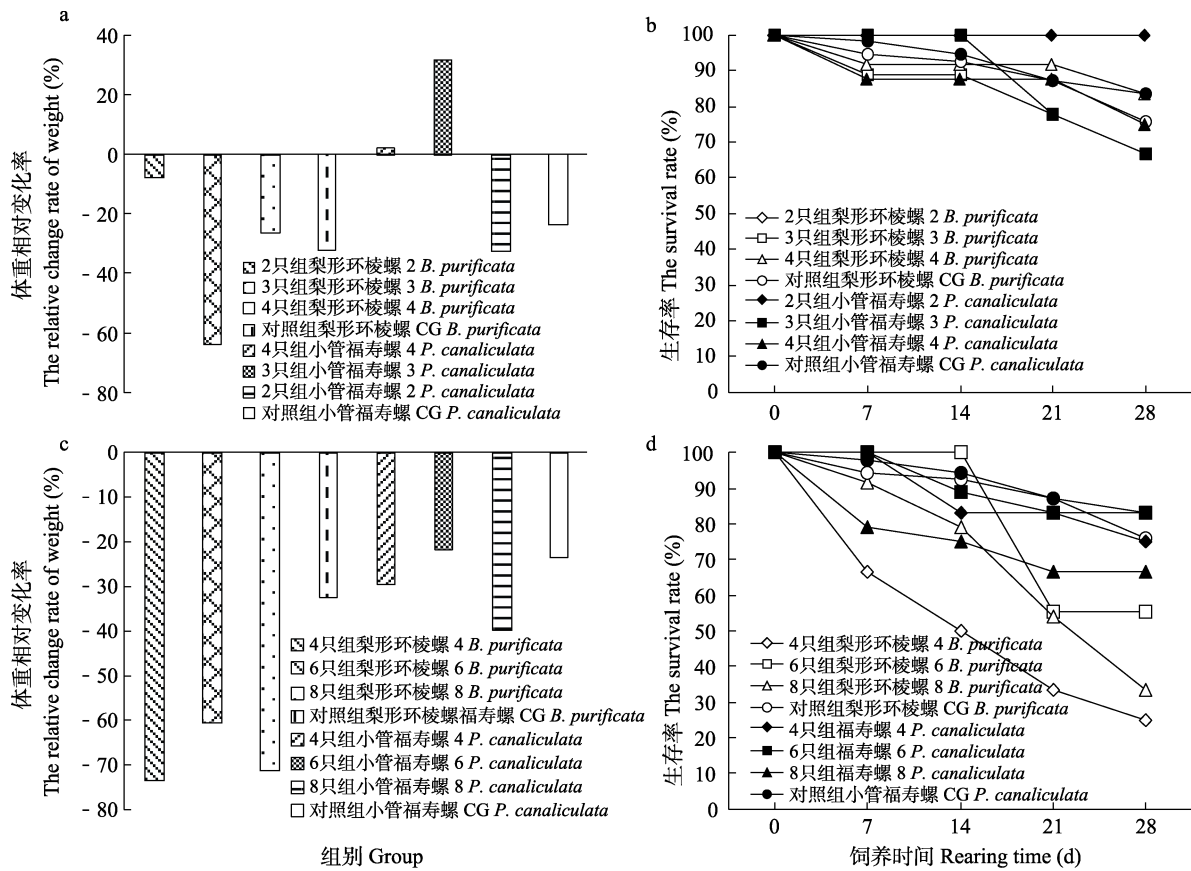


图3 直接生态竞争实验中不同分组的小管福寿螺与梨形环棱螺的28 d生存指标

Fig. 3 The 28 d survival index of different groups of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the direct ecological competition experiment

a. 低密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺的重相对变化率; b. 低密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺的生存率; c. 高密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺的重相对变化率; d. 高密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺生存率。

a. The relative change rate of weight of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the low-density mixed rearing group; b. The survival rate of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the low-density mixed rearing group; c. The relative change rate of weight of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the high-density mixed rearing group; d. The survival rate of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the high-density mixed rearing group.

0.05) (图 5a, b)。

在高密度的间接分泌物胁迫组中,小管福寿螺与梨形环棱螺的28 d 体重均有所降低,但小管福寿螺的体重相对变化优于梨形环棱螺;小管福寿螺4、6、8组的体重相对变化率分别为-25.04%、-18.62%、-25.44%,对应的梨形环棱螺4、6、8组的体重相对变化率则为-58.95%、-78.75%、-100.00%;其中,6只组的体重相对变化率,小管福寿螺显著优于

梨形环棱螺($P < 0.05$);8只组的梨形环棱螺全部死亡,故小管福寿螺体重相对变化率极显著优于梨形环棱螺($P < 0.01$)。小管福寿螺的28 d 生存率亦高于梨形环棱螺,小管福寿螺4、6、8组的生存率分别为66.67%、83.33%、91.67%,而对应的梨形环棱螺4、6、8组的生存率则为33.33%、22.22%、0%;其中,8只组的梨形环棱螺全部死亡,故其生存率与小管福寿螺相差显著($P < 0.05$) (图 5c, d)。

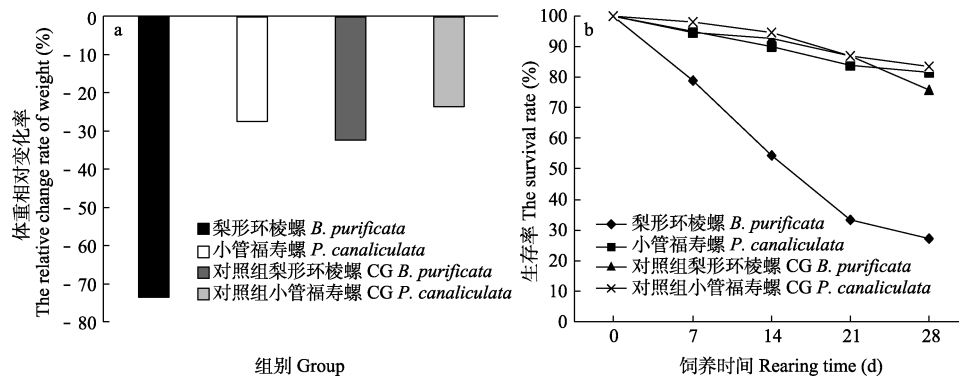


图 4 间接分泌物胁迫实验中小管福寿螺与梨形环棱螺的 28 d 总生存指标

Fig. 4 The 28 d total survival index of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the indirect secretion stress experiment

a. 体重相对变化率; b. 生存率。a. The relative change rate of weight; b. The survival rate.

3 讨论

外来入侵物种是否能够成功入侵,很大程度上取决于本土生物群落的稳定(Kimbro et al. 2013),很多动物在取食、掘穴或排泄过程中可以引起生物或非生物材料物理或化学性质的改变,从而上行影响整个生态系统。福寿螺杂食性,可直接捕食本土水生态系统中的小型动物(Karraker et al. 2014),对本土动物带来直接的生态竞争挤压作用。其在取食过程中产生的食物残渣、有机碎屑以及排泄物可进一步污染水质,改变水体理化性质(房苗等 2016)。而且福寿螺对水质变化的耐受性较强(傅先源等 1998),恶化的水质往往会导致本土种的衰退,从而加大福寿螺在生态系统中的竞争力。

在入侵物种小管福寿螺与其本土近生态位物种梨形环棱螺的直接竞争实验中,两者因为竞争都会导致一部分的体重与能量损失。本实验对照组两种受试螺体重相对变化率及生存率无显著差别,说明二者均可接受实验体系饲养条件,可用于后续评估其竞争。在直接竞争中,小管福寿螺处于优势,其生存率高于梨形环棱螺,且其体重损失显著低于梨形环棱螺。低密度实验中,食物与空间资源相对充沛,小管福寿螺可以更好地利用资源,用于自身的生长,除小管福寿螺 2 只组外,小管福寿螺的体重均

有所升高;而梨形环棱螺则在该竞争中处于弱势,各组体重都相对降低。在小管福寿螺 4 只组中,小管福寿螺的体重损失反倒增加,这可能是因为大量的入侵缓解了种间竞争,加大了种内竞争的发生率,从而导致小管福寿螺体重降低,这与房苗等(2016)的研究结果相似,即小管福寿螺拥有自我调节种群的能力,并依此来扩大自己的竞争力。在低密度实验中,随着小管福寿螺数量的增多,小管福寿螺的生存率有下降趋势,而随着梨形环棱螺数量的增多,其生存率亦有下降的趋势,这可能预示着在资源充沛时,种内竞争所带来的负面影响较种间竞争可能更强。从实验中可看出,仅在小管福寿螺 2 只组小管福寿螺对本土物种造成的影响最小,故其在野外建群初期为最佳防治时期,当种群扩大到一定规模时,会对本土种产生不利的影响,因其已经具有了影响整个生态系统稳定性与群落结构的能力(Fang et al. 2010)。

在高密度组中,有限的资源导致了竞争与生存压力的增大,生态容纳量的减少同时加大了种内竞争与种间竞争。而物种针对有限资源的竞争则是常见的种间互作关系(Schwinning et al. 2013)。小管福寿螺在竞争中处于优势地位,虽然在强竞争下,两种螺的体重均有所降低,但小管福寿螺的体重损失较少,而梨形环

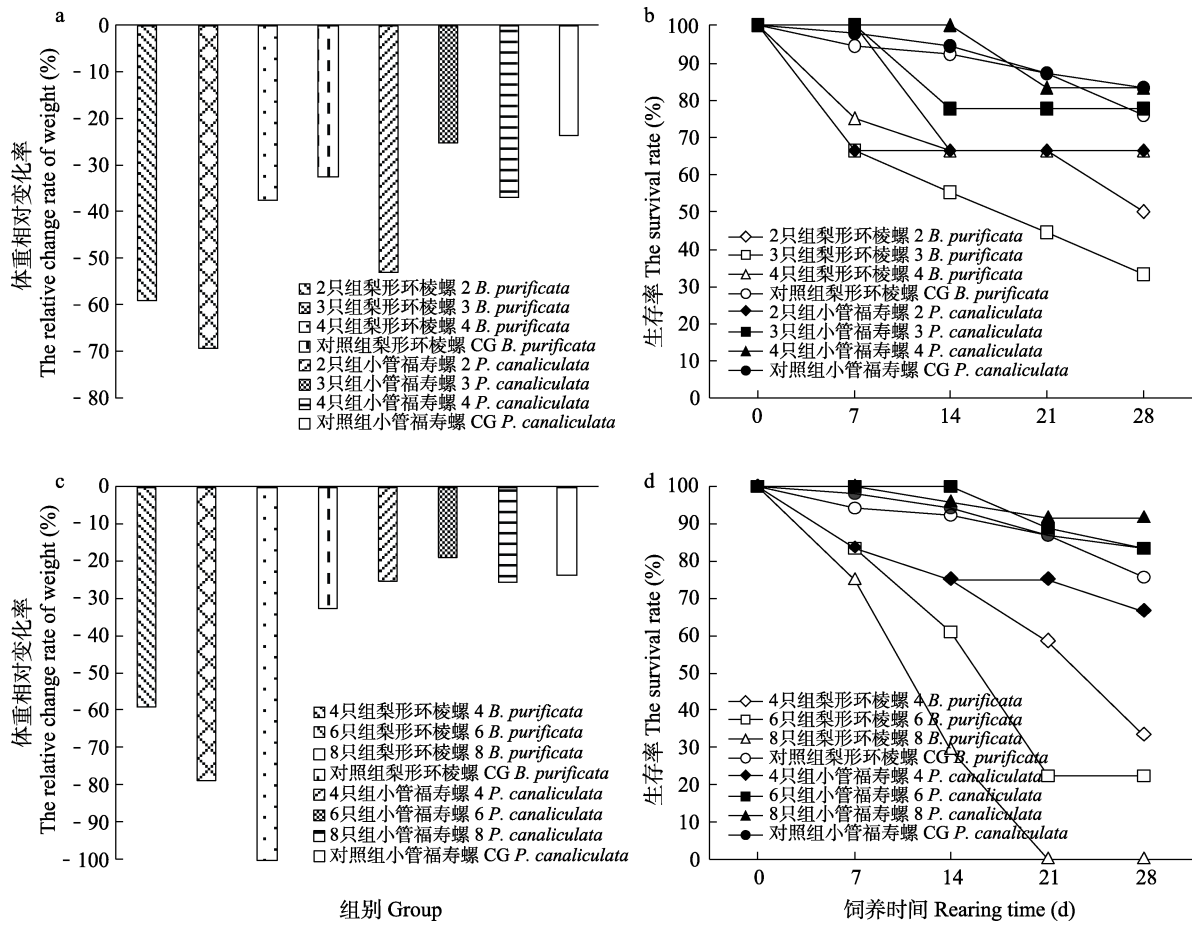


图5 间接分泌物胁迫实验中不同分组的小管福寿螺与梨形环棱螺的28 d 生存指标

Fig. 5 The 28 d survival index of different groups of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the indirect secretion stress experiment

a. 低密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺的重相对变化率; b. 低密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺的生存率; c. 高密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺的重相对变化率; d. 高密度混合饲养组小管福寿螺与梨形环棱螺的生存率。

a. The relative change rate of weight of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the low-density mixed rearing group; b. The survival rate of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the low-density mixed rearing group; c. The relative change rate of weight of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the high-density mixed rearing group; d. The survival rate of *Pomacea canaliculata* and *Bellamya purificata* in the high-density mixed rearing group.

棱螺的体重损失较多。同种螺不同数量组间体重相对变化率无明显差异, 但8只组的梨形环棱螺相比小管福寿螺, 体重损失显著增加, 这表明小管福寿螺的种间竞争导致的能量与物质损失较梨形环棱螺少; 同时, 有限的资源, 环境中动物个体数较多会加剧饥饿、排挤所导致的死亡的发生, 故从生存率来看, 两种螺的生

存率均低于低密度组。小管福寿螺的生存率高于梨形环棱螺, 其中, 8只组的梨形环棱螺生存率显著低于小管福寿螺。推测当生态竞争者为生态系统中的优势物种时, 小管福寿螺会表现出更强的生态可塑性和生态适应性, 缓解了自身的种内竞争, 并使其更有利于种间竞争。同时, 小管福寿螺种内数量的变化所导致的生

存率波动比梨形环棱螺更平滑，表明小管福寿螺种群在外界环境恶劣时可自我调节种内关系，从而达到有效延续种群的目的。

在间接分泌物胁迫实验中，所有的受试螺仅占有一半的空间与食物资源。而在不同的动物感受到竞争者存在时，除了直接的生态挤压作用，还可通过改变环境理化性质，通过分泌物刺激生物功能群单一化或破碎化，从而有利于自身的生存与繁衍。有些入侵物种可以通过分泌化感物质来对生态系统中微生物以及其他生物进行直接或间接的影响 (Rice 1984)。一些物种甚至可以通过自身的分泌物灭绝其他动物，占据资源，保护自身的繁衍 (Parras et al. 2006)。在本研究的间接分泌物胁迫实验中，因为挡板的存在，两种受试螺仅可通过分泌物来调节种内关系与种间竞争关系。小管福寿螺与梨形环棱螺因为资源相对匮乏，水体环境受到受试螺分泌物的影响，使二者体重均有所下降，但小管福寿螺的体重损失显著低于梨形环棱螺，且其生存率高于梨形环棱螺。推测这是因为小管福寿螺分泌的生理胁迫物质导致水体的氮磷含量增高、微生物增多，水质浑浊与恶化 (Carlsson et al. 2004, 2006, 章家恩等 2010, 潘冬丽等 2014, 房苗等 2016)，而小管福寿螺相对耐受污浊水体 (傅先源等 1998)，故其生存状态较好。在低密度的间接分泌物胁迫组中，小管福寿螺与梨形环棱螺因为竞争压力与竞争者的生理响应，体重均有一定下降，但小管福寿螺的体重损失低于梨形环棱螺，两种螺的体重变化趋势大致相同。但当小管福寿螺的数量多时 (4 只组)，其体重损失几乎与梨形环棱螺相同，这似乎说明了在小型水体中，小管福寿螺大量爆发时，其对种内的抑制作用会更强，这是因为螺类排泄物主要含尿酸或氨氮形式的氮 (Chaturvedi et al. 1983)，会影响其生存。从生存率上看，小管福寿螺的生存率略高于梨形环棱螺。其中，4 只组的梨形环棱螺生存率显著低于小管福寿螺，4 只组梨形环棱螺死亡率上升，但体重几乎不变，说明是因为

幸存者的体重增加了，体重增加是因为个体在生长。说明当小管福寿螺数量多时，其分泌的环境恶化物质会导致部分本土种死亡，但幸存下来的本土种或许比其他个体更耐受该物质，会通过补偿作用进行生长。低密度组小管福寿螺的体重损失小于梨形环棱螺，这说明小管福寿螺的分泌物总体趋势对种间竞争是有利的，即种间抑制作用大于种内抑制作用。在高密度的间接分泌物胁迫组中，生物个体平均资源占有量更少，种内竞争加剧，而动物在资源不足时的生活策略也会变强，入侵物种往往会选择降低其生境的复杂性或异质性，进而影响土著生物 (Crooks et al. 2002, Zavaleta et al. 2006)。小管福寿螺与梨形环棱螺的体重均有所降低，但梨形环棱螺下降得更多，其中 6 只组的小管福寿螺的体重损失显著少于梨形环棱螺。而小管福寿螺的生存率亦高于梨形环棱螺，8 只组中，梨形环棱螺种内竞争过大，同时小管福寿螺的生理胁迫物质也不断地起作用，致使受试梨形环棱螺全部死亡。

不论直接或间接竞争，小管福寿螺与梨形环棱螺的体重均有所减少，生存率均不断下降。对比间接分泌物胁迫实验与直接生态竞争实验，小管福寿螺的体重损失几乎相同，但间接分泌物实验中梨形环棱螺的体重损失却高于直接生态竞争实验中的受试梨形环棱螺。同时间接分泌物胁迫实验中梨形环棱螺的生存率亦更低，但两组实验小管福寿螺生存率却相差无几。这充分说明小管福寿螺可通过分泌物恶化水质，导致本土物种竞争力减弱，从而占据其生态位，对其造成生理-生态的联合挤压作用。同时也间接证明了小管福寿螺分泌物的种间抑制能力强于种内抑制。这似乎可以说明小管福寿螺入侵对本土近生态位物种的生态胁迫作用主要来源于其分泌物对水质的改变。

参 考 文 献

- Carlsson N O L, Bmmark C. 2006. Size-dependent effects of an invasive herbivorous snail (*Pomacea canaliculata*) on

- macrophytes and periphyton in Asian wetlands. *Freshwater Biology*, 51(4): 695–704.
- Carlsson N O L, Brönmark C, Hansson L A. 2004. Invading herbivory: The golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology*, 85(6): 1575–1580.
- Chaichana R, Sumpun T. 2014. The potential ecological impact of the exotic snail *Pomacea canaliculata* on the Thai native snail *Pila scutata*. *Scienceasia*, 40(1): 11–15.
- Chaturvedi M L, Agarwal R A. 1983. Ammonia excretion in snails *Viviparus bengalensis* (Lamarck) and *Pila globosa* (Swainson) during active and dormant periods. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 68: 599–602.
- Crooks J A. 2002. Characterizing ecosystem -level consequences of biological invasion: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97(2): 153–166.
- Cui B S, He Q, An Y, et al. 2011. *Spartina alterniflora* invasions and effects on crab communities in a western Pacific estuary. *Ecological Engineering*, 37(11): 1920–1924.
- Eriko U, Yoichi Y. 2015. Antipredator behaviour in response to single or combined predator cues in the apple snail *Pomacea canaliculata*. *Journal of Molluscan Studies*, 81(1): 51–57.
- Fang L, Wong P K, Lin L I, et al. 2010. Impact of invasive apple snails in Hong Kong on wetland macrophytes, nutrients, phytoplankton and filamentous algae. *Freshwater Biology*, 55(6): 1191–1204.
- Hulvey K B, Zavaleta E S. 2012. Abundance declines of a native forb have nonlinear impacts on grassland invasion resistance. *Ecology*, 93(2): 378–388.
- Karraker N, Karraker, Dudgeon D. 2014. Invasive apple snails (*Pomacea canaliculata*) are predators of amphibians in South China. *Biological Invasions*, 16(9): 1785–1789.
- Kimbrow D, Cheng B S, Grosholz E D. 2013. Biotic resistance in marine environments. *Ecology Letters*, 16(6): 821–833.
- Kwong K L, Chan R K Y, Qiu J W. 2009. The potential of the invasive snail *Pomacea canaliculata* as a predator of various life-stages of five species of freshwater snails. *Malacologia*, 51(2): 343–356.
- Liu Q, Zhao L L, Yang S, et al. 2017. Regeneration of excised shell by the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. *Marine & Freshwater Behaviour & Physiology*, 50(1/2): 1–13.
- Maldonado M A, Martín P R. 2019. Dealing with a hyper-successful neighbor: effects of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* on exotic and native snails in South America. *Current Zoology*, 65(3): 225–235.
- Matsukura K, Izumi Y, Yoshida K, et al. 2016. Cold tolerance of invasive freshwater snails, *Pomacea canaliculata*, *P. maculata*, and their hybrids helps explain their different distributions. *Freshwater Biology*, 61(1): 80–87.
- Parras A, Casadio S. 2006. The oyster *Crassostrea? hatcheri* (Ortmann, 1897), a physical ecosystem engineer from the upper oligocene -lower miocene of Patagonia, Southern Argentina. *Palaeos*, 21(2): 168–186.
- Rice E L. 1984. Allelopathy. New York: Academic Press.
- Schwinning S, Kelly C K. 2013. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. *Functional Ecology*, 27(4): 886–897.
- Simberloff D, Martin J L, Genovesi P, et al. 2013. Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1): 58–66.
- Wang J, Lu X, Zhang J, et al. 2020. Regulating soil bacterial diversity, community structure and enzyme activity using residues from golden apple snails. *Scientific Reports*, 10(1): 16302.
- Wright J T, Gribben P E, Byers J E. 2012. Invasive ecosystem engineer selects for different phenotypes of an associated native species. *Ecology*, 93(6): 1262–1268.
- Zavaleta E S, Kettley L S. 2006. Ecosystem change along a woody invasion chronosequence in a California grassland. *Journal of Arid Environments*, 66(2): 290–306.
- Zhang W X, Hendrix P F, Snyder B A, et al. 2010. Dietary flexibility aids Asian earthworm invasion in North American forests. *Ecology*, 91(7): 2070–2079.
- 白秀玲, 谷孝鸿, 张钰. 2006. 太湖螺类的实验生态学研究—以环棱螺为例. *湖泊科学*, 18(6): 649–654.
- 蔡汉雄, 陈日中. 1990. 新的有害生物—大瓶螺. *广东农业科学*, (5): 36–38.
- 段晓姣, 谢从新, 吕元蛟, 等. 2013. 梨形环棱螺的食性及其在生态沟渠中的净水作用. *渔业现代化*, 40(2): 17–21.

- 房苗, 徐猛, 罗渡, 等. 2016. 入侵种福寿螺的养殖液对水环境及本地种铜锈环棱螺的影响. 生态学杂志, 35(7): 1879-1888.
- 傅先源, 王洪全, 滕洲. 1998. 饵料种类及水质对大瓶螺仔螺生存影响的初步研究. 水产养殖, (4): 15-17.
- 高增祥, 季荣. 2003. 外来种入侵的过程、机理和预测. 生态学报, 23(3): 559-570.
- 郭靖, 徐武兵, 章家恩, 等. 2014b. 雌雄福寿螺耐寒能力的差异. 应用生态学报, 25(6): 1791-1798.
- 郭靖, 章家恩. 2014a. 福寿螺入侵机制的研究进展. 生态学杂志, 33(3): 806-815.
- 赖朝晖, 陈宏明, 蔡灿, 等. 2009. 福寿螺危害与部分生物学的调查分析. 上海农业科技, (2): 128-128.
- 李大林. 2014. 我国每年因外来生物入侵经济损失超两千亿元. 广西质量监督导报, (11): 30.
- 罗明珠, 章家恩, 胡九龙, 等. 2015. 福寿螺和田螺消化酶活性比较. 生态学报, 35(11): 3580-3587.
- 潘冬丽, 张家辉, 龙俊, 等. 2014. 福寿螺对水体环境与水体微生物的影响. 中国生态农业学报, 22(1): 58-62.
- 王元川, 侯建军, 陈亚琼, 等. 2012. 五氯酚钠对梨形环棱螺的毒理效应研究. 水生态学杂志, 33(4): 118-123.
- 张海涛, 罗渡, 牟希东, 等. 2016. 应用多个生态位模型预测福寿螺在中国的潜在适生区. 应用生态学报, 27(4): 1277-1284.
- 张清顺, 侯建军, 刘香江, 等. 2009. 铜对梨形环棱螺抗氧化酶活性和金属硫蛋白含量的影响. 水生生物学报, 33(4): 717-725.
- 章家恩, 赵本良, 罗明珠, 等. 2010. 外来生物福寿螺入侵的生态风险及其评价探讨. 佛山科学技术学院学报: 自然科学版, 28(5): 1-6.
- 赵彩云, 白加德, 柳晓燕, 等. 2015. 互花米草入侵对广西北海光滩大型底栖动物群落的影响. 环境科学研究, 28(3): 377-383.
- 赵峰, 谢从新, 张念, 等. 2014. 不同密度梨形环棱螺对养殖池塘水质及沉积物氮、磷释放的影响. 水生态学杂志, 35(2): 32-38.