

不同生活史时期福寿螺 (*Pomacea canaliculata*) 对酸胁迫的响应

靳书瑞^{1,2} 罗 渡¹ 张海涛¹ 牟希东¹ 胡隐昌^{1*}

(¹中国水产科学研究院珠江水产研究所, 农业农村部休闲渔业重点实验室, 广东省现代休闲渔业工程技术研究中心, 广州 510380; ²上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306)

摘 要 为探究不同生活史阶段的福寿螺 (*Pomacea canaliculata*) 对酸性环境胁迫的响应差异, 本文研究了壳高为 5、10、15、20、25、30、40、50、60 mm 的福寿螺在酸性环境下的生存行为和致死效应。结果表明: 当 pH \geq 4.0 时, 福寿螺在 7 d 内的活动、产卵行为正常, 其对酸性刺激的反应随酸度的增加而越发剧烈; pH=2.0 条件下的半致死时间 (LT₅₀) 小于 pH=3.0 条件下的 LT₅₀; 壳高 40 mm 组福寿螺的 LT₅₀ (22.95 h) 最大, 壳高 60 mm 组福寿螺的 LT₅₀ (13.55 h) 最小; 福寿螺的死亡率存在显著的壳高差异 ($P<0.001$) 和时间差异 ($P<0.001$), 壳高和时间的交互作用显著 ($P<0.001$); pH=2.0 条件下, 24 和 30 h 时, 壳高 40 mm 组福寿螺的死亡率分别为 46.67% \pm 11.50% 和 53.33% \pm 11.50%, 均显著低于其他组; pH=3.0 条件下, 24 h 时壳高 60 mm 组福寿螺的死亡率 (86.67% \pm 11.50%) 最高, 壳高 5~50 mm 不同大小的福寿螺死亡率没有显著差异; 30 h 时, 壳高 40 mm 组福寿螺的死亡率 (66.67% \pm 11.50%) 低于其他组, 而壳高 5、10、20 和 60 mm 组的福寿螺死亡率均达 100%, 显著高于 40 mm 组的福寿螺; 福寿螺的耐酸性随发育期不同呈先升高后降低的抛物线形; 阐明不同发育期福寿螺对逆境胁迫的差异响应, 有助于从生活史上解释其生态适应性机制和入侵策略。

关键词 福寿螺; 生物入侵; 生活史; 致死率; 生存分析

Responses of the invasive golden apple snails (*Pomacea canaliculata*) at different life-history stages to acidic stress. JIN Shu-rui^{1,2}, LUO Du¹, ZHANG Hai-tao¹, MU Xi-dong¹, HU Yin-chang^{1*} (¹Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Recreational Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangdong Modern Recreational Fisheries Engineering Technology Center, Guangzhou 510380, China; ²College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China).

Abstract: To examine the differences in responses of the invasive golden apple snails at various life-history stages to acidic stress, the survival behavior and lethal effect of *Pomacea canaliculata* with shell height of 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, and 60 mm in the acidic environment were examined. At pH \geq 4, movement and spawning of *P. canaliculata* was normal within seven days, and its reactions to the acidic stress became stronger with the increases of acidity. The median lethal time (LT₅₀) at pH=2.0 was less than that at pH=3.0. The LT₅₀ was the largest in the 40 mm shell height group (22.95 h), while it was the smallest in the 60 mm shell height group (13.55 h). There were significant differences in mortality among different shell height groups ($P<0.001$) and among different time ($P<0.001$). The interaction between shell-height-effect and time-effect was significant ($P<0.001$). At pH=2.0, the mortality rates of *P. canaliculata* with shell height of 40 mm at 24 h and 30 h were 46.67% \pm 11.50% and 53.33% \pm 11.50%, respectively, being significantly lower than those in other groups. At pH=3, the mortality of *P. canaliculata* with shell height of 60 mm was 86.67% \pm 11.50% at 24 h. The mortality (66.67% \pm 11.50%) of

P. canaliculata with shell height of 40 mm was lower than the other groups at 30 h. The mortality of *P. canaliculata* in the groups of 5, 10, 20 and 60 mm was 100%. Therefore, the variation of the snails' acid resistance was parabolic-shaped, with an increase following a decline along with the snail's development. By illustrating the responses of the snails at various developmental stages to acidic stresses, our results would help explain their ecological adaptation mechanism and invasion strategy from the view of life-history.

Key words: *Pomacea canaliculata*; biological invasion; life history; mortality; survival analysis.

福寿螺(*Pomacea canaliculata* Lamarck 1819)又名大瓶螺,原产于南美洲亚马逊河流域(Cowie, 2002;杨海芳等,2018)。福寿螺引入中国后,由于失去了原产地天敌的抑制,很快形成稳定群体并快速增长和扩散,对当地的农作物和水生生态环境产生了严重危害(张海涛等,2016)。目前福寿螺已在中国南方地区大面积爆发,危害区域还可能继续向长江流域以北的地区扩散(刘建文等,2006)。2000年被世界自然保护联盟(IUCN)外来入侵物种专家委员会列为世界100种恶性外来入侵物种之一(郭靖等,2014)。2003年中国环保总局又将其列入16种首批入侵外来物种之一(张海涛等,2016)。福寿螺在中国诸多地区泛滥成灾的原因中除了食性广、繁殖力强、生长速度快(张灿宇等,2017)和失去原有天敌制约外,还与其自身的抗逆性强密切相关,强适应性和耐受性是其入侵成功的主要原因之一(章家恩等,2008;杨叶欣等,2010)。

淡水螺对环境酸碱性适应范围广(刘保元, 1993; Glass *et al.*, 2009),在pH值为4.5~9.4环境中均可生存(Rossini *et al.*, 2017; Spyra, 2017),但pH对其生长发育和繁殖也会造成一定的影响(Ito, 2002; Byers *et al.*, 2013)。目前对于福寿螺在形态特征(董朝莉, 2006)、生活习性、繁殖特征(朱丽霞等, 2015)等方面的基础生物学研究已有大量报道。此外生境中的环境因子,如pH值(尹绍武等, 2000)、盐度(杨淞等, 2015)及温度(刘艳斌等, 2011)等对福寿螺的胁迫效应也有了广泛研究。软体动物贝壳的主要成分是碳酸钙(唐敏等, 2000),酸化条件会致使贝壳变薄、松脆,从而影响螺的生存。福寿螺具有较强的耐酸碱和抗饥饿能力,有关酸性环境对福寿螺胁迫效应的研究指出过酸($\text{pH} \leq 3.5$)和过碱($\text{pH} \geq 10.5$)的环境会严重抑制福寿螺的存活、生长发育和繁殖,福寿螺会选择逃离或分泌粘液并关闭厣甲(刘保元, 1993),而且其体重增长缓慢、产卵量和卵孵化率下降以及死亡率升高(朱丽霞等, 2015)。然而,福寿螺对逆境胁迫的响应随

生活史的变化尚未阐明。

根据壳高将福寿螺进行分期(赵本良等, 2011),不同壳高对应不同生活史阶段(Estebenet *et al.*, 2002)。本研究试图通过调查酸性环境胁迫对不同发育期福寿螺的行为和生存的影响,尤其是通过比较分析低pH值条件对福寿螺生存行为的影响,探讨福寿螺对环境适应性的生活史策略和入侵的生态适应机制,以期为福寿螺的种群控制提供理论基础,以便在福寿螺的入侵防控和管理中采取针对性措施。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在中国水产科学研究院珠江水产研究所外来水生生物入侵风险评估中心进行。福寿螺采自珠江水产研究所基地,在室内饲养7 d,饲喂新鲜的圆心萍。选择表观正常、具有较强活力的福寿螺为供试螺并按照壳高约为5、10、15、20、25、30、40、50、60 mm进行分组,试验用水为充分曝气3 d的自来水,试验期间水温为28~35℃。实验所用的有机玻璃缸规格为20 cm×20 cm×30 cm。

1.2 试验方法

配制 $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐酸溶液作为母液,吸取一定量的母液加曝气自来水分别配置成pH值为2、3、4、5、6的系列水溶液备用(刘保元, 1993)。

每个壳高组选择75头福寿螺用于实验,向玻璃缸中加入4 L曝气自来水并调节pH值至所设值,将不同壳高组的供试福寿螺同时放入缸中。不喂食,上面放置纱网防止福寿螺逃逸。试验开始后,观察不同壳高组的福寿螺在不同pH溶液中的行为反应,记录爬行个数、厣甲开闭程度及逃逸个数,将爬至玻璃缸壁的试验螺轻拨回试验溶液中,保证试验对象均没入试验溶液中。每12 h调节一次试验溶液,每6 h记录一次福寿螺的死亡个数,及时清除死亡个体,直至供试福寿螺全部死亡后终止试验。计算其死亡率,用直线回归方程计算半致死时间。

1.3 死亡鉴定

用解剖针轻刺福寿螺的腹足,若腹足对刺激没有反应,则认为该螺已死亡,将死螺从缸中移出(刘保元,1993)。

1.4 数据处理

运用 Microsoft Excel 2010 软件处理实验数据,采用 IBM SPSS Statistics 19.0 统计软件对不同壳高组福寿螺的死亡率进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 福寿螺在酸性环境下的生存行为

试验期间,54 h 内,福寿螺在 pH 值为 4~7 的溶液中均无死亡现象,厖甲呈打开状态,个体伸出腹足栖于水底,具有正常爬行、排泄、产卵的行为。在 pH=2.0 和 pH=3.0 酸性环境中,试验初期(18 h 内)用解剖针轻触试验螺,立即闭厖并有进一步缩厖的趋势,个体因不断缩厖而在厖口产生微小气泡。实验中、后期几乎所有螺处于厖紧闭的抑制状态,反应迟钝。pH 越低,其闭厖程度越深。后期死亡的试验螺厖甲打开,腹足裸露,呈灰白色,无伸缩,试验所用玻璃缸中有暗黑色絮状排泄物或分泌物产生。

2.2 酸性环境对福寿螺的致死效应

福寿螺在 pH=2.0 和 pH=3.0 酸性环境下的全部死亡的时间分别为 48 h 和 54 h。汇总分析不同规格福寿螺在 pH(2、3)下的死亡情况。福寿螺的死亡率随着时间逐渐增高。以实验时间(h)为自变量 x ,死亡率(%)为因变量 y ,分别计算得到回归方程,运用直线回归内插法求得福寿螺的半致死时间(LT_{50})。计算回归方程时得到的 $P<0.05$,说明时间与不同规格福寿螺的死亡率之间进行回归具有统计学意义。由表 1 得知,在 pH=2.0 环境下的 LT_{50} 小于 pH=3.0 环境下的 LT_{50} 。壳高 40 mm 的福寿螺在

pH=2.0 环境下 LT_{50} 为 22.95 h,大于其他规格福寿螺 LT_{50} 。壳高 60 mm 的福寿螺在 pH=2.0 和 pH=3.0 环境下 LT_{50} 分别为 13.55 和 15.32 h,均小于其他规格福寿螺 LT_{50} 。

壳高为 5、10、15、20、25、30、40、50 和 60 mm 的福寿螺在两种 pH 环境中的死亡曲线如图 1 所示,pH=2.0 的环境中死亡率高于 pH=3.0 的环境中的死亡率。随着时间变化,pH=2.0 环境中的死亡率逐渐变大。壳高 60 mm 的福寿螺在两种 pH 环境中快速死亡,存活时间较短。

福寿螺在 pH=2.0 的环境中的全部死亡时间少于 pH=3.0 环境(图 2)。福寿螺仔螺在两种酸性环境中的存活时间不超过 30 h,壳高 40 mm 组的福寿螺存活时间最长。不同发育期福寿螺在酸性环境中的死亡时间总体上呈先上升后降低的抛物线形。

2.3 pH=2.0 环境下福寿螺的生存状况

不同发育期的福寿螺 24 h 时在 pH=2.0 环境中死亡率之间存在一定的差异(图 3),壳高为 5 和 60 mm 的福寿螺死亡率均达到 100%。壳高为 5~10、20~30 以及 50~60 mm 不同大小的福寿螺的死亡率无显著差异,壳高为 40 mm 组福寿螺的死亡率($46.67\%\pm 11.50\%$)显著低于壳高为 5~10、30、50~60 mm 的福寿螺的死亡率。

pH=2.0 环境中,30 h 时不同发育期的福寿螺的死亡率如图 4 所示。壳高为 5~30 mm 不同大小的福寿螺死亡率没有显著差异,壳高为 50~60 mm 之间不同大小的福寿螺死亡率也没有显著差异。壳高 40 mm 的福寿螺死亡率($53.33\%\pm 11.50\%$)显著低于壳高为 5~10、20~30、50~60 mm 组福寿螺的死亡率,而且壳高为 5、10、20、30、50、60 mm 组福寿螺的死亡率均达 100%。

从表 2 可知,福寿螺死亡率存在显著的壳高差

表 1 不同发育期福寿螺在酸性环境中的毒力回归方程
Table 1 Linear regression of lethal effect on *Pomacea canaliculata* at different developmental stages in acidic environment

壳高 (mm)	pH=2.0		pH=3.0	
	回归方程	LT_{50}	回归方程	LT_{50}
5	$y=2.704x-7.111(r=0.881)$	21.12	$y=2.478x-12.242(r=0.903)$	25.12
10	$y=2.685x-5.926(r=0.889)$	20.83	$y=2.465x-10.545(r=0.895)$	24.56
15	$y=2.426x-4.148(r=0.950)$	22.31	$y=2.155x-2.182(r=0.933)$	24.21
20	$y=2.389x+5.630(r=0.937)$	18.57	$y=2.081x+9.818(r=0.919)$	19.31
25	$y=2.259x+7.259(r=0.939)$	18.92	$y=2.013x+7.636(r=0.938)$	21.04
30	$y=2.241x+12.889(r=0.893)$	16.56	$y=1.933x+13.818(r=0.920)$	18.71
40	$y=1.759x+9.630(r=0.882)$	22.95	$y=2.094x-1.212(r=0.937)$	24.46
50	$y=2.704x-7.111(r=0.881)$	21.12	$y=1.933x+9.818(r=0.867)$	20.79
60	$y=2.093x+21.630(r=0.885)$	13.55	$y=1.886x+21.091(r=0.852)$	15.32

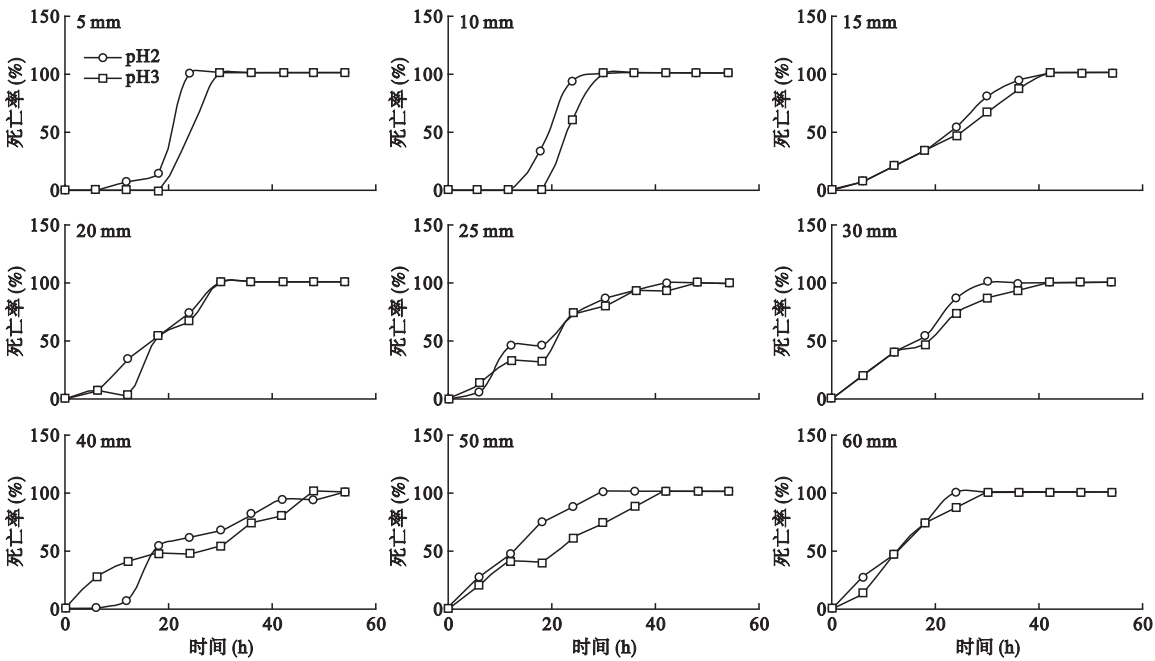


图 1 不同规格福寿螺在两种 pH 环境中的死亡率
Fig.1 Mortality of *Pomacea canaliculata* at different developmental stages at pH=2.0 and pH=3.0

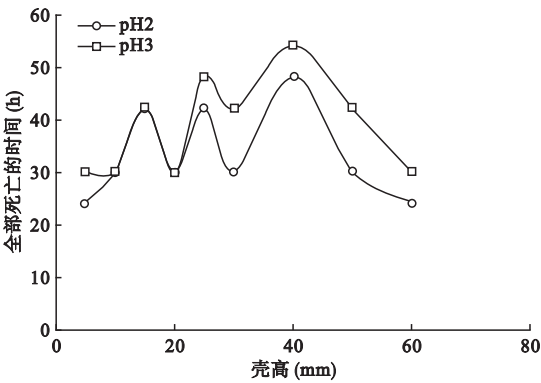


图 2 不同规格福寿螺在两种 pH 环境中全部死亡的时间
Fig.2 Lethal time of *Pomacea canaliculata* at different developmental stages at pH=2.0 and pH=3.0 with mortality of 100%

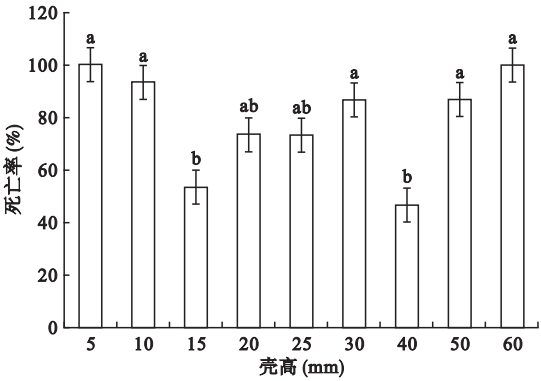


图 3 不同规格福寿螺 24 h 时在 pH=2.0 环境中的死亡率
Fig.3 Mortality of *Pomacea canaliculata* at different developmental stages at 24 h at pH=2.0
不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

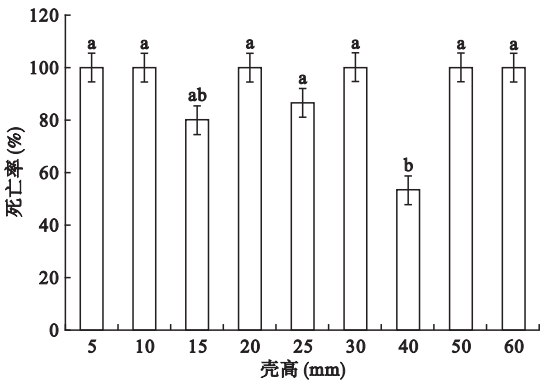


图 4 不同规格福寿螺 30 h 时在 pH=2.0 环境中的死亡率
Fig.4 Mortality of *Pomacea canaliculata* at different developmental stages at 30 h at pH=2.0
不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

表 2 pH=2.0 条件下主体间死亡率效应的检验
Table 2 Test of the inter-subjective effects on mortality when pH=2.0

源	III 型平方和	df	均方	F	Sig.
校正模型	371940 ^a	80	4649	34.029	0.00
截距	925925	1	925925	6777.108	0.00
时间	334103	8	41762	305.675	0.00
壳高	10400	8	1300	9.515	0.00
时间×壳高	27437	64	428	3.138	0.00
误差	22133	162	136		
总计	1320000	243			
校正的总计	394074	242			

^a $R^2=0.944$ (调整 $R^2=0.916$)

异 ($P<0.001$) 和时间差异 ($P<0.001$), 不同壳高的福寿螺之间的死亡率具有差异性, 酸性环境对个体大小具有一定的选择性。随时间延长, 死亡率逐渐升高, 并且不同时间段的死亡率之间也具有差异性, 时间和壳高的交互作用显著 ($P<0.001$)。

2.4 pH=3.0 环境下福寿螺的生存状况

24 h 时, 不同规格福寿螺在 pH=3.0 的环境中的死亡率如图 5 所示, 壳高为 60 mm 的福寿螺死亡率 ($86.67\% \pm 11.50\%$) 显著高于壳高 5 mm ($46.67\% \pm 11.50\%$) 与 15 mm ($46.67\% \pm 11.50\%$) 的福寿螺死亡率。壳高为 5~50 mm 不同大小的福寿螺死亡率没有显著差异。

30 h 时, 壳高 5、10、20 和 60 mm 壳高的福寿螺死亡率均达到 100% (图 6), 显著高于壳高为 15 和 40 mm 组福寿螺的死亡率 ($66.67\% \pm 11.50\%$)。此时, 壳高为 25、30、50 mm 组福寿螺的死亡率分别为 80.00% 、 $86.67\% \pm 23.09\%$ 、 $73.33\% \pm 23.09\%$ 。

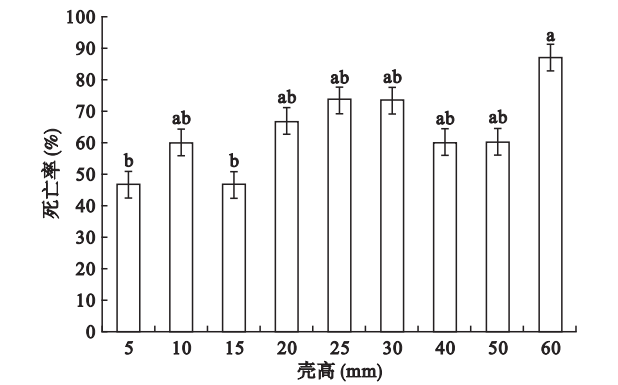


图 5 不同规格福寿螺 24 h 时在 pH=3.0 环境中的死亡率
Fig.5 Mortality of *Pomacea canaliculata* at different developmental stages at 24 h in pH=3.0
不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

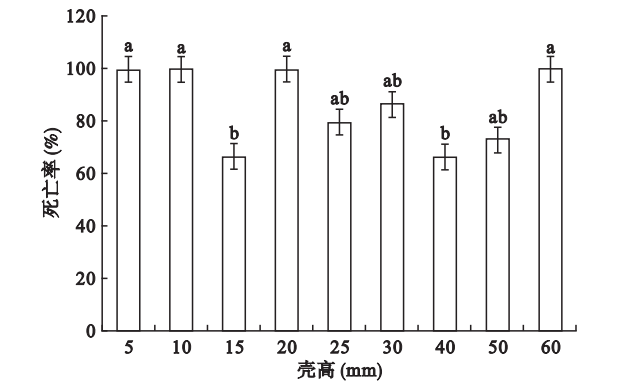


图 6 不同规格福寿螺 30 h 时在 pH=3.0 环境中的死亡率
Fig.6 Mortality of *Pomacea canaliculata* at different developmental stages at 30 h at pH=3.0
不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

表 3 pH=3.0 条件下主体间死亡率效应的检验
Table 3 Test of the inter-subjective effects on mortality when pH=3.0

源	III 型平方和	df	均方	F	Sig.
校正模型	423800 ^a	89	4761	33.136	0.00
截距	1008333	1	1008333	7016.753	0.00
壳高	8853	8	1106	7.701	0.00
时间	389162	9	43240	300.899	0.00
壳高×时间	25783	72	358	2.492	0.00
误差	25866	180	143		
总计	1458000	270			
校正的总计	449666	269			

^a $R^2 = 0.942$ (调整 $R^2 = 0.914$)

从表 3 显示, pH=3.0 条件下, 福寿螺死亡率存在显著的壳高差异 ($P<0.001$) 和时间差异 ($P<0.001$), 时间和壳高的交互作用显著 ($P<0.001$)。

3 讨论

随着环境因子变化, 具有生态适应性的生物会改变自身形态、结构和生理生化特性, 从而与环境相适应。因此, 生活史的各种成分在进化过程中形成的适应性响应构成了种群的生活史对策 (罗渡等, 2018)。在种群的生长发育过程中, 环境胁迫造成的响应往往具有差异性 (胥晓等, 2007)。酸化会影响一些贝类生物的钙化率, 螺类外壳会随着 pH 的降低而加快溶解速度, 进而影响螺类等生物外壳的形成 (Nienhuis *et al.*, 2010)。研究发现, 贝类的生物矿化过程在生活史早期阶段比较脆弱, 酸性环境会对其正常生长发育产生不利影响 (Wang *et al.*, 2012)。本文对不同发育期福寿螺的酸性胁迫差异进行研究, 发现在其非卵生活史时期, 福寿螺对酸性环境胁迫的耐受性呈先升高后降低的抛物线形, 福寿螺在幼螺期对酸性环境的耐受性低, 存活时间短, 而“壮年”期福寿螺的耐受性高, 存活时间久。有报道指出, 成年螺类对低 pH 具有相对容忍力 (Servos *et al.*, 1986), 而螺类生活史早期对酸性较敏感 (Hunter, 1989), 本研究结果与之较吻合。这可能说明“壮年”福寿螺耐酸性强, 抗逆性功能较为完善, 而发育初期的福寿螺的抗逆性机制还不完善、抗逆性低, 因此, 酸性溶液对福寿螺幼螺的影响较大, 使幼螺快速死亡。考虑到福寿螺的性成熟规格一般为壳高 20~30 mm (董朝莉, 2006), 可以认为福寿螺的抗逆性随其生长发育而增强, 性成熟前后阶段的抗逆性较高, 至性成熟之后达到最高, 之后再逐渐降低。壳高为 50 和 60 mm 组福寿螺处于生活史时期

的衰老阶段,对酸性环境的耐受性较低,在酸性胁迫下存活时间短、死亡率高,这可能与机体的衰老和抗逆性功能下降有关。但是福寿螺抗逆性的生理机制和过程还有待进一步的研究。

水体的酸碱度(pH)是影响淡水螺类分布的重要生态因子(Thomas *et al.*, 1974)。水体 pH 值的改变会使水中胶体吸附或者释放离子,改变带电状态,使水中营养成分发生改变(刘保元, 1993)。在 pH 值过低的酸性水体中,氮磷的转化会受到影响,水中硝化过程会受到抑制(庄德辉, 1993),打破氨和铵离子的平衡,会使水生动物产生神经内分泌和一系列生理代谢的应激反应(王德铭等, 1989),进而可能会影响螺类的氮代谢平衡,从而影响水生生物的存活。有研究报道,在 pH=3.0 环境中的无厖甲的淡水肺螺(椭圆萝卜螺和尖膀胱螺)和有厖甲的铜锈环棱螺仔螺在几小时内全部死亡(王德铭等, 1992; 刘保元, 1993)。本研究发现,置于 pH=3.0 环境中的福寿螺仔螺在 30 h 以后才全部死亡,这表明了福寿螺的耐酸性较强。有学者指出,螺类的排泄物中含有以尿酸或氨氮形式存在的氮(Carlsson *et al.*, 2004),尤其是福寿螺大量的分泌物及排泄物致使水中氮、磷含量剧增,导致水体富营养化从而改变水质(Carlsson *et al.*, 2005),这可能是福寿螺耐酸性相对于其他淡水螺类强的原因之一。在福寿螺的生活史中,发育初期的福寿螺器官发育不成熟,生理机能不完善,排泄物量少,所以在酸性环境中不足以改变或削弱水体 pH 值。成熟期福寿螺的生理机能趋于完善,排泄量大,可能在某种程度上削弱水体酸性环境的胁迫作用。而衰老期福寿螺排泄量较少。酸性水体中过量的 H^+ 会使水生动物致毒,调节功能失调,破坏了酸碱平衡,进一步降低机体抗病力(王德铭等, 1992)。此外,化学物离解程度提高,有毒离子存在的可能性提高,也会增加对水生生物的毒性强度(许友卿等, 2017)。有研究发现,淡水螺类成螺在 pH=4.6 和 pH=4.7 条件下的生长速率和产卵量下降,原因可能是其囊胚或更早期的发育被低 pH 值抑制(Hunter, 1989)。总的来说,酸性环境条件不利于福寿螺的生长、繁殖。福寿螺的年平均产卵量随年龄的增大而减少,雌螺个体较小时,其繁殖量反而较大(周外等, 2015)。40 mm 壳高的福寿螺在酸性环境中的耐受性强且其繁殖力也较强。因此,较强的耐受性为此发育期福寿螺创造了更多的生存条件,增加了其繁殖成功的几率,利于扩展其分布范

围,这种适应性可能是福寿螺种群延续、扩散和暴发的重要原因之一。

4 结 论

福寿螺的死亡率存在显著的壳高差异($P < 0.001$)和时间差异($P < 0.001$),且壳高和时间的交互作用显著($P < 0.001$),壳高为 40 mm 的福寿螺在 pH=2.0 和 pH=3.0 环境中的存活时间最长,且死亡率($53.33 \pm 11.5\%$ 和 $66.67 \pm 11.5\%$)最低(30 h),不同发育期福寿螺的耐酸性呈先上升后降低的抛物线形。不同生活史时期的福寿螺对酸性胁迫的这种差异响应,对进一步研究其生态适应性机制和种群扩增策略具有一定参考价值。

参考文献

- 董朝莉. 2006. 福寿螺的生物生态学特性及在广西的分布与危害现状研究(硕士学位论文). 桂林: 广西师范大学.
- 郭 靖, 章家恩. 2014. 福寿螺入侵机制的研究进展. 生态学杂志, **33**(3): 806–815.
- 刘保元. 1993. 酸性水对淡水螺类存活、生长与繁殖的影响. 应用生态学报, **4**(3): 313–318.
- 刘建文, 王华生, 谢茂昌. 2006. 广西农田福寿螺发生现状及防治策略. 广西植保, **19**(4): 21–23.
- 刘艳斌, 韩 微, 贤振华. 2011. 温度对福寿螺生长发育及摄食的影响. 南方农业学报, **42**(8): 901–905.
- 罗 渡, 汪学杰, 徐 猛, 等. 2018. 贝类壳-体质量比和静水沉降特性的相关性. 生态学报, **38**(18): 6778–6785.
- 唐 敏, 石安静. 2000. 贝类钙代谢研究概况. 水产学报, **22**(1): 86–91.
- 王德铭, 李辛夫, 庄德辉, 等. 1989. 酸雨对水生生物影响的研究. 生态学报, **9**(1): 77–83.
- 王德铭, 夏宜琤, 庄德辉, 等. 1992. 水质酸化对水生生物影响的研究. 环境科学学报, **12**(1): 91–96.
- 胥 晓, 杨 帆, 尹春英, 等. 2007. 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展. 应用生态学报, **18**(11): 2626–2631.
- 许友卿, 刘 阳, 覃志彪, 等. 2017. 酸化对水生动物代谢的影响及机理研究进展. 水产科学, **36**(6): 825–833.
- 杨 淞, 钟敬仁, 赵柳兰, 等. 2015. 盐度胁迫对入侵生物福寿螺的急性毒性效应. 华南农业大学学报, **36**(5): 31–35.
- 杨海芳, 杨姗萍, 王 沛, 等. 2018. 福寿螺在中国的潜在地理分布区预测. 江西农业学报, **30**(3): 70–73.
- 尹绍武, 颜亨梅, 王洪全, 等. 2000. 福寿螺的生物学研究. 湖南师范大学: 自然科学学报, **23**(2): 76–82.
- 张灿宇, 徐 猛, 房 苗, 等. 2017. 入侵物种福寿螺卵斑性状在纬度间的变异. 生态学杂志, **36**(6): 1628–1636.
- 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.

- 章家恩, 方 丽. 2008. 关于我国农田福寿螺生物入侵需要加以研究的生态学问题. 中国生态农业学报, **16**(6): 1585–1589.
- 赵本良, 章家恩, 代 魏, 等. 2011. 石灰氮对福寿螺的急性毒性效应. 生态学杂志, **30**(6): 1147–1152.
- 周 外, 刀学琼, 邓才明, 等. 2015. 福寿螺的繁殖与生长研究. 安徽农业科学, **43**(11): 134–135, 138.
- 朱丽霞, 黄瑶瑶, 张泽宏, 等. 2015. pH、食物和光周期对福寿螺生长发育和繁殖的影响. 生态学报, **35**(8): 2643–2651.
- 庄德辉. 1993. 酸雨对水生态系统中一些生物的影响. 湖泊科学, **5**(1): 85–91.
- Byers JE, McDowell WG, Dodd SR, *et al.* 2013. Climate and pH predict the potential range of the invasive apple snail (*Pomacea insularum*) in the Southeastern United States. *PLoS ONE*, **8**: e56812.
- Carlsson NOL, Brönmark C, Hansson L. 2004. Invading Herbivory: The golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology*, **85**: 1575–1580.
- Carlsson NOL, Lacoursière JO. 2005. Herbivory on aquatic vascular plants by the introduced golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) in Lao PDR. *Biological Invasions*, **7**: 233–241.
- Cowie RH. 2002. Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: Their biology, impacts and management// Barker GM. Molluscs as Crop Pests. Wallingford: CAB International: 145–192.
- Estebenet AL, Martín PR. 2002. *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): Life-history traits and their plasticity. *Biocell*, **26**: 83–89.
- Glass N, Darby P. 2009. The effect of calcium and pH on Florida apple snail, *Pomacea paludosa* (Gastropoda: Ampullariidae), shell growth and crush weight. *Aquatic Ecology*, **43**: 1085–1093.
- Hunter RD. 1989. Effects of low pH and low calcium concentration on the pulmonate snail *Planorbella trivolvis*: A laboratory study. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 1578–1583.
- Ito K. 2002. Environmental factors influencing overwintering success of the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in the northernmost population of Japan. *Applied Entomology and Zoology*, **37**: 655–661.
- Nienhuis S, Palmer AR, Harley CDG. 2010. Elevated CO₂ affects shell dissolution rate but not calcification rate in a marine snail. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**: 2553–2558.
- Rossini RA, Tibbetts HL, Fensham RJ, *et al.* 2017. Can environmental tolerances explain convergent patterns of distribution in endemic spring snails from opposite sides of the Australian arid zone. *Aquatic Ecology*, **51**: 605–624.
- Servos MR, Mackie GL. 1986. The effect of short-term acidification during spring snowmelt on selected Mollusca in south-central Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, **64**: 1690–1695.
- Spyra A. 2017. Acidic, neutral and alkaline forest ponds as a landscape element affecting the biodiversity of freshwater snails. *The Science of Nature*, **104**: 73.
- Thomas JD, Benjamin M, Lough A, *et al.* 1974. The effects of calcium in the external environment on the growth and natality rates of *Biomphalaria glabrata* (Say). *Journal of Animal Ecology*, **43**: 839–860.
- Wang SR, Yin KD, Cai WJ, *et al.* 2012. Advances in studies of ecological effects of ocean acidification. *Acta Ecologica Sinica*, **32**: 5859–5869.

作者简介 靳书瑞,女,1995年生,硕士研究生,研究方向为外来水生生物入侵机制与防控技术。E-mail: JINrayray@163.com
责任编辑 李凤芹
