

砗磲生长的影响因素及其人工培养研究进展

杨昊天^{1,2}, 刘成程^{2,3}, 赵楠钰², 李军⁴, 李旭祥¹, 晏宏^{2,1*}

1. 西安交通大学 人居环境与建筑工程学院, 西安 710049
2. 中国科学院地球环境研究所 黄土与第四纪地质国家重点实验室, 西安 710061
3. 西安地球环境创新研究院, 西安 710061
4. 中国科学院南海海洋研究所, 广州 510301

摘要: 砗磲是世界上最大的双壳贝类, 与虫黄藻共生, 生长过程中受到多种自然环境因素的影响。近年来, 由于人类的过度捕捞, 砗磲数量骤减, 对砗磲进行人工培养、繁育、放流, 成为砗磲保护的重要工作之一。此外, 砗磲碳酸盐壳体还是一种良好的高分辨率古气候研究载体, 但其壳体地球化学指标的环境指示意义还存在较大争议, 实验室培养也是探讨砗磲地球化学指标环境指示意义的有效途径之一。基于上述原因, 近年来有不少研究开展了砗磲的培养试验, 通过改变培养条件分析各种环境因子对砗磲生长及壳体地球化学特征的影响。本文就砗磲的培养方法、人工培养条件进行简要综述, 并从温度、光照、盐度、 $p\text{CO}_2$ 、营养盐、金属离子等多个方面对人工培养条件下, 砗磲生长的影响因素及其生理适应性机制进行总结分析, 为后续砗磲的培养保护和地球化学研究提供参考。

关键词: 砗磲; 虫黄藻; 砗磲实验室培养

Research progress of factors influencing the growth of *Tridacna* and its artificial cultures

YANG Haotian^{1,2}, LIU Chengcheng^{2,3}, ZHAO Nanyu², LI Jun⁴, LI Xuxiang¹, YAN Hong^{2,1*}

1. School of Human Settlements and Civil Engineering, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049, China
2. State Key Laboratory of Loess and Quaternary Geology, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an 710061, China
3. Xi'an Institute for Innovative Earth Environment Research, Xi'an 710061, China
4. South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

Abstract: Background, aim, and scope Giant clams (*Tridacna* spp.) are the largest marine bivalves of any ocean. They stay in one location and live in symbiotic relationship with zooxanthellae. Many environmental factors can affect their growth over their life time. In recent years, the number of *Tridacna* individuals have decreased dramatically, and some species have come close to extinction due to overfishing by humans. Artificial breeding and release of giant clams have become important elements in giant clams' conservation. In addition, the carbonate shells of giant clams can provide valuable high-resolution paleoclimate research archives, however, the full environmental implications of shell geochemical proxy values are still to be fully

收稿日期: 2022-05-13; 录用日期: 2022-07-05; 网络出版: 2022-07-28

Received Date: 2022-05-13; Accepted Date: 2022-07-05; Online first: 2022-07-28

基金项目: 国家杰出青年科学基金(42025304); 中国科学院战略性先导科技专项(XDB40010200)

Foundation Item: National Science Fund for Distinguished Young Scholars (42025304); Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDB40010200)

通信作者: 晏宏, E-mail: yanhong@ieecas.cn

Corresponding Author: YAN Hong, E-mail: yanhong@ieecas.cn

引用格式: 杨昊天, 刘成程, 赵楠钰, 等. 2024. 砗磲生长的影响因素及其人工培养研究进展 [J]. 地球环境学报, 15(1): 30-43.

Citation: Yang H T, Liu C C, Zhao N Y, et al. 2024. Research progress of factors influencing the growth of *Tridacna* and its artificial cultures [J]. *Journal of Earth Environment*, 15(1): 30-43.

understood. Laboratory controlled culture methods to reveal the environmental implication of geochemical proxy formation is an essential part of increasing our understanding. In recent years, some culture experiments have been conducted to investigate the effect of environmental factors on growth of the giant clams. Here, the influencing factors on *Tridacna* growth are reviewed, providing reference points for further culture, conservation, and geochemistry of giant clam shell carbonate properties. **Materials and methods** Here, the culture modes of *Tridacna* are illustrated and the environmental factors, such as temperature, light, salinity, $p\text{CO}_2$, selected metal ions are reviewed. **Results** Studies have shown that the *Tridacna* culture modes can be divided into primary environment culture: semi-natural culture, and laboratory culture. The *Tridacna* survival rate under the first two culture modes and the influence of various environmental factors on the third mode are analyzed. Prolonged temperatures above 30°C can cause damage to the *Tridacna* and its symbiotes. When the luminous flux exceeds $1061 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, the *Tridacna* shell will dissolve more than calcium. *Tridacna gigas* could adapt to lower water salinity by adjusting its respiration rate and zooxanthellae density and volume. **Discussion** Primary environment culture may be the most suitable mode to quantify *Tridacna* growth, but the survival rate is hardly guaranteed due to the presence of predators and unsuitable climatic conditions. Laboratory culture can solve this problem. However, it must be noted that the environmental factors still influence the growth of *Tridacna*. Studies have found that the *Tridacna* have the ability to adapt the changes of environment in the short term, and maintain physiological balance by changing respiratory rate, reducing metabolism, and adjusting zooxanthellae density. Some studies have also explored *Tridacna* genetics. It was found that *Tridacna* may control the up-regulation or down-regulation of differentially expressed genes, and adjust amino acid composition to adapt to the environment. **Conclusions** Although *Tridacna* can adapt to the changes of surrounding environment; if changes of environmental factors exceed certain thresholds, the adaptive capacity of *Tridacna* decreases. Eventually, when the growth of *Tridacna* is interrupted, the shell dissolves, the mantle is bleached and can be life-threatening. Different species or sizes of *Tridacna* have different tolerance ranges, and may have different responses to the same environmental conditions. **Recommendations and perspectives** In laboratory seawater tanks, it is necessary to introduce normally co-habiting animals to help the growth of *Tridacna*, including mint shrimp to remove algae, sea cucumbers to help turn sand, and trochids to resist *Oncomelania*. Thus, in addition, it is important for researchers to recognize that in nature other organisms are essential for healthy *Tridacna* populations. **Key words:** *Tridacna*; zooxanthellae; *Tridacna* laboratory culture

砗磲是世界上最大的双壳贝类, 从始新世以来便是热带太平洋—印度洋浅海珊瑚礁系统中的重要组成部分。砗磲普遍可以长至 35—40 cm, 其中体积最大的砗磲种属库氏砗磲, 最长可生长至 1 m 以上 (Rosewater, 1965)。该生物寿命一般为数十年, 最长可达 100 a 左右。与其他双壳贝类相比, 砗磲最大的特点是与虫黄藻互利共生, 在其发育为成体砗磲后不再需要进行滤食, 通过虫黄藻光合作用产生的营养能量自养, 其外套膜组织中有一个类似人体血管的系统——虫黄藻管状系统, 用于虫黄藻的安置, 一切营养物质的交换都在该系统中完成 (Yonge, 1936; Fisher et al., 1985; Norton et al., 1992)。砗磲是珊瑚礁生态

系统中重要的造礁护礁生物, 由于其体积较大, 可以为珊瑚礁系统中的鱼类以及小型生物提供庇护所; 也能在海水富营养化时通过其本身的滤水功能隔离部分营养物质; 大量的砗磲能够产生丰富的天然碳酸钙壳材料, 与珊瑚礁结合, 增加珊瑚礁的地形异质性 (Neo et al., 2015)。目前已知的砗磲主要有 11 种, 如表 1 所示。

砗磲的内收肌、性腺、闭壳肌以及裙边一直被视作可口的美食 (Lucas, 1994); 随着雕刻技术的发展, 砗磲壳体被广泛用于制作珠宝、摆件等工艺品, 且价格不菲, 一些制作精美的砗磲雕刻品售价甚至可达 70 万元 (人民币) (Larson, 2016); 此外, 砗磲也是水族市场中备受欢迎的双

壳贝类，是世界上交易最为频繁的十大观赏无脊椎动物之一（Wabnitz et al., 2003）。砗磲身后巨大的经济效益驱使了人类的过度捕捞，导致现代珊瑚礁盘中砗磲种群数量急剧减少，部分品种已处于濒危境地。有调查发现，毛里求斯 7 个珊瑚礁上仅剩的两种砗磲的数量在 1999—2016 年显著减少，几乎灭绝（Ramah et al., 2019），位于埃及红海北部的珊瑚礁盘上仅剩长砗磲存活（Ullmann, 2013）。目前所有种属的砗磲均已被列入世界自然保护联盟的濒危物种红色名录（<https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2017-001-v.1-En.pdf>）以及《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录 II（<http://cites.org/citesgy/fl/201912/W020191212554434119153.pdf>）。

表 1 砗磲种类简介

Tab. 1 A brief introduction to *Tridacna* species

种类 Species	最大成体尺寸 Maximum adult size	发现者，时间 Discoverer, date
番红砗磲 <i>Tridacna crocea</i>	19 cm (Knop, 1996)	Lamarck, 1819
长砗磲 <i>Tridacna maxima</i>	40 cm (Kinch, 2002)	Röding, 1798
诺瓦砗磲 <i>Tridacna noae</i>	35 cm (Militz et al., 2015)	Röding, 1798
无鳞砗磲 <i>Tridacna derasa</i>	62 cm (Lewis et al., 1988)	Röding, 1798
鳞砗磲 <i>Tridacna squamosa</i>	41 cm (Rosewater, 1965)	Lamarck, 1819
库氏砗磲 <i>Tridacna gigas</i>	137 cm (Rosewater, 1965)	Linnaeus, 1758
魔鬼砗磲 <i>Tridacna mbalavua</i>	暂无研究 No research	Ladd, 1934
罗氏砗磲 <i>Tridacna rosewateri</i>	暂无研究 No research	Sirenko and Scarlato, 1991
暂无中文命名 <i>Tridacna squamosina</i>	暂无研究 No research	Shurany, 1899
砗蚝 <i>Hippopus hippopus</i>	暂无研究 No research	Linnaeus, 1758
瓷口砗蚝 <i>Hippopus porcellanus</i>	暂无研究 No research	Rosewater, 1982

种属详细信息见网站 <https://www.marinespecies.org/index.php>。
Detailed species information is available on the website <https://www.marinespecies.org/index.php>。

除生态意义外，砗磲壳体也是天然的高分辨率气候记录者。砗磲致密的文石壳体，通常具有清晰的年生长纹层甚至日生长纹层，年纹层宽度可达 1 cm，日纹层宽度约 5—60 μm ，是开展古气候

古天气研究的理想材料（Welsh et al., 2011; Yan et al., 2017; Ma et al., 2020）。近十余年来，已有不少学者对砗磲壳体月一天一小时分辨率生物地球化学指标进行分析，探讨其月一天一小时分辨率生物地球化学指标的环境、气候及天气指示意义，实现了对极端天气（如寒潮、台风）、季节性差异、ENSO 等的重建（Watanabe et al., 2004; Elliot et al., 2009; Sano et al., 2012; Yan et al., 2013; Yan et al., 2015; Yan et al., 2020）。但是，目前部分砗磲元素地球化学指标对环境气候变化的指示意义还存在争议，例如 Sr/Ca 是否能否用作海表温度代用指标（Elliot et al., 2009; Sano et al., 2012）。已有研究提出：实验室培养砗磲，进行一系列环境参数的控制实验，同时对砗磲壳体和培养水体进行高分辨率的地球化学分析是厘清砗磲地球化学指标环境指示意义的有效途径之一（Yan et al., 2013; Warter et al., 2018; Liu et al., 2021）。目前，用于开展砗磲地球化学研究的实验室培养还十分稀缺。但面对现代砗磲濒危的境地，多个国家为拯救砗磲，尽快恢复砗磲种群，开展了砗磲的人工培养培育，也都取得了不错的进展，为砗磲的实验室培养提供了非常有效的参考。本文将对砗磲生长过程中的一系列环境影响因素进行综述，汇总适宜砗磲的培养条件，以期对现在及未来砗磲的培养、保护和实验室培养提供帮助。

1 砗磲的培养模式

20 世纪 80 年代便已有学者进行砗磲培养，大多数研究都是在不进行人工干预的自然条件下进行原生态的砗磲培养（Alder and Braley, 1989; Pearson and Munro, 1991）；为避免大型鱼类、蟹类等捕食者对砗磲生存造成威胁，部分研究者对砗磲制作了“庇护笼”、“定居环”等（Foyle et al., 1997; Hart et al., 1998; Waters et al., 2013），将砗磲置于更安全的“亚自然”环境中培养。随后，越来越多的研究开始利用实验室人工培养池或生态海缸进行培养，能够更好地控制环境变量，以探讨不同环境因素对砗磲生长的影响（Elfving et al., 2001; Jantzen et al., 2008; Maboloc et al., 2015; Warter et al., 2018; Li et al., 2022）。

由于捕食者的存在与恶劣气候条件的影响，

在原生态自然培养条件下, 砗磲存活率的变幅较大, 这与砗磲体积大小及本身对环境的适应能力有关。例如: 将长砗磲置于无庇护笼保护的条件下进行培养, 18 d 后砗磲的存活率仅为 17.3% (Waters et al., 2013); 将 50 只长约 19 mm 的幼年鳞砗磲放养至原生自然环境中, 其存活率在 2 h 后跌至 0, 通过监控影像发现, 所有砗磲全部被海鲷鱼捕食 (Heslinga et al., 1984)。大型捕食者对砗磲的影响是致命的, 但部分砗磲对体积较小的捕食者有一定的自适应能力。将平均壳长为 84.13 mm 的 1000 只库氏砗磲与等量的红口嵌线螺 (*Cyrtium muricinum*) 放置于同一培养系统中, 约 3 个月后, 库氏砗磲的存活率为 83.7% (Perron et al., 1985)。将鳞砗磲幼体与约为自身壳长 1/10 的蟹类放置于同一培养系统中, 182 d 后, 鳞砗磲存活率为 82%, 其壳体强度比无天敌环境下培养的砗磲壳体强度更强, 且壳体鳞甲的厚度也显著增加 (Neo and Todd, 2011)。自然生态系统中的捕食者种类繁多, 砗磲在面对体积较大的鱼类捕食者时很难存活, 因此, 原生自然培养砗磲的风险较大。

表 2 展示了近年来部分砗磲自然培养和亚自然培养案例。人工制作的“庇护笼”、“定居环”等设施不仅能帮助砗磲更好地抵御捕食者, 还能帮助砗磲通过足丝更快更牢固地与珊瑚礁盘黏结, 避免水流强度变化致使其脱离监测区域, 因此, 亚自然培养条件下的砗磲存活率普遍高于自然培养条件。Foyle et al. (1997) 在所罗门群岛连续两年进行了每年为期 8 个月的鳞砗磲培养实验, 第一年使用定居环的时长较短, 为 1 周或 1 个月, 第二年将定居环的使用时长延长到 2 个月, 发现鳞砗磲的存活率从 32.4% 提高至 66.6%。Hart et al. (1998) 在所罗门群岛进行了 24 个月的无鳞砗磲培养实验, 但仅在实验的前两个月使用了定居环, 结果显示无鳞砗磲的存活率为 92.2%。

需要指出的是, “定居环”和“庇护笼”的使用并不能保证砗磲免受所有环境因素的影响。在 Foyle et al. (1997) 的实验中, 第一年实验期间出现了更频繁的大风大浪天气, 同时在部分监测点发现了小型捕食者法螺, 这两个因素也会影响鳞砗磲的存活率, 导致第一年的存活率低于第二年。在后续实验中, 还发现长砗磲与番红砗磲两种小型砗磲的存活率低于无鳞砗磲, 这与部分捕食者倾向于捕食体积较小的砗磲有关 (Hart et al., 1998)。

Elfving et al. (2003) 在菲律宾同一岛屿上的三个地区利用“庇护笼”进行了库氏砗磲培养实验, 但其中一个水域受到生活污水的污染, 导致该水域 25% 的库氏砗磲死亡。随着后续研究者在培养选址上的调整以及“庇护笼”制作方面的改进, 亚自然培养条件下的砗磲存活率已提高到了 90% 甚至更高 (Elfving et al., 2003; Leбата-Ramos et al., 2010; Mohammed et al., 2019)。

实验室培养是完全依靠人工控制的培养手段, 早在 20 世纪 80 年代就取得显著成效, 砗磲存活率得到了极大保证。将无鳞砗磲与鳞砗磲放养至人工培养池中, 90 d 后二者的存活率仍为 100% (Heslinga et al., 1984)。在后期的实验室培养实验中, 研究关注点已从砗磲存活率转移到影响砗磲生长生存的生理指标上。

2 砗磲培养的主要环境因素

人工海缸培养砗磲可以避免砗磲受到培养地恶劣气候及捕食者等不利因素的影响, 主要影响因素转变为培养水体、光照、温度等人工可调节因素。适宜的温度、光照强度、盐度、pH 等, 是砗磲正常发育的关键。不利的培养条件会造成砗磲生长速率、壳体钙化速率下降甚至生长停滞, 同时可能引起共生物虫黄藻密度的下降, 导致砗磲白化甚至死亡。

2.1 温度

水温对砗磲生长的影响是巨大的, 是最重要的环境指标之一。由于砗磲主要生活在热带—亚热带海域, 能够适应的温度区间较小, 温度过高或过低均会对砗磲及其共生物虫黄藻造成影响。研究者通过实验室培养的方法, 探究了不同种类砗磲对温度变化的响应特点和生理性适应机制。Blidberg et al. (2000) 对三种砗磲进行 24 h 的高温刺激实验 (30℃, 高于当地环境温度 3℃), 发现在热刺激下, 库氏砗磲与无鳞砗磲的总光合产量 (P_g) 和呼吸速率 (R) 均减弱, P_g/R 增加; 但砗蚝的表现却相反。Elfving et al. (2001) 同样对鳞砗磲进行了 12 h 的高温刺激实验, 发现鳞砗磲总光和产量增加, 呼吸速率减弱, P_g/R 降低。上述实验结果说明: 短时间的高温刺激会因砗磲种属的不同而产生不同的生物生理反馈。此外, 在培养时长为 12 h 和 24 h 的两组实验中, 均未发现砗磲白化的现象 (Blidberg et al., 2000; Elfving et al., 2001)。

表 2 近年来部分砗磲自然培养和亚自然培养案例
Tab. 2 Recent *Tridacna* culture cases

培养方式 Culture mode	培养时间 Duration	地点 Site	种属 Species	初始数量 Initial number	存活率 Survival rate/%	参考文献 Reference
自然培养 Primary environment culture	2 h	帕劳马拉卡尔潟湖 Malakal lagoon, Palau	<i>T. squamosa</i>	50	0	Heslinga et al., 1984
自然培养 Primary environment culture	18 个月 18 months	蜥蜴岛沃森湾 Watson's Bay, Lizard Island 帕尔弗雷岛和南岛 Palfrey Island and South Island	<i>T. gigas</i> , <i>T. derasa</i>	162 96	42 49	Alder and Braley, 1989
自然培养 Primary environment culture	5 a 7 a	澳大利亚大堡礁中部米迦勒礁 Michaelmas Reef, central Great Barrier Reef, Australia	<i>T. gigas</i> <i>T. derasa</i>	1120 46	68.2 67.4	Pearson and Munro, 1991
亚自然培养 Semi-natural culture	8 个月 8 months	所罗门群岛 Solomon Islands	<i>T. squamosa</i>	14000 4500	32.4 66.6	Foyle et al., 1997
亚自然培养 Semi-natural culture	24 个月 19 个月 17 个月 24 months 19 months 17 months	所罗门群岛 Solomon Islands	<i>T. derasa</i> <i>T. maxima</i> <i>T. crocea</i>	8800 8800 8800	92.2 38.9 39	Hart et al., 1998
亚自然培养 Semi-natural culture	6 个月 6 months	菲律宾西拉基和卡基普坦海峡 Silaqui and Caquiputan Channel, Philippines 16°26.806'N, 119°55.352'E; 16°26.263'N, 119°54.751'E; 16°23.325'N, 119°54.851'E	<i>T. gigas</i>	90	94.4	Elfwing et al., 2003
亚自然培养 Semi-natural culture	7 个月 7 months	圣约翰岛、沙都姆岛、韩都岛、昔兰尼礁 Pulau Sakijang Bendera, Pulau Satumu, Pulau Hantu, Cyrene Reef	<i>T. squamosa</i>	144	80.6	Guest et al., 2008
亚自然培养 Semi-natural culture	382 d	卡宾礁东南侧 Southeastern side of Carbin Reef 10°58.74'N, 123°27.89'E	<i>T. gigas</i>	605	89.1	Lebata-Ramos et al., 2010
自然培养 Primary environment culture	2 a	拉克代夫群岛 Lakshadweep Archipelago	<i>T. maxima</i>	2044	91.5	Apte and Dutta, 2010
亚自然培养 Semi-natural culture				450	66.7	
自然培养 Primary environment culture	18 d	艾图塔基海洋研究中心 Aitutaki Marine Research Centre	<i>T. maxima</i>	150	17.3	Waters et al., 2013
亚自然培养 Semi-natural culture	18 个月 18 months	Abu-Sadaf 珊瑚礁 Abu-Sadaf reefs 27°17'37"N, 33°47'10"E	<i>T. maxima</i>	48	100	Mohammed et al., 2019

自然培养: 仅对砗磲进行标记; 亚自然培养: 人工为砗磲提供一定庇护, 但仍在原生环境中培养。

Primary environment culture: only *Tridacna* is labeled; semi-natural culture: provide some artificial shelter for *Tridacna*, but still cultivated in the primary environment.

Buck et al. (2002) 对库氏砗磲进行长期培养, 每天给予至少 4 h 的高温 (>30℃) 刺激, 8 周后虫黄藻数量仅剩 1%, 外套膜体积减少了近 30%, 且外套膜中的叶绿素 a、叶绿素 c 在 8 周的实验结束时几乎为零。但该实验并非单因素实验, 其实验期间的光照也比自然环境高 2—3 倍, 因此不能忽视光照对该实验的影响。Junchompoo et al. (2013) 调查了泰国罗勇省曼奈岛鳞砗磲与番红砗磲的高温耐受性, 发现在当地水温超过 32℃ 后, 部分砗磲开始发生白化, 90% 的砗磲在接近 33℃ 的高温刺激 1 个月后完全白化, 但当秋季到来, 温度下降至 30℃ 以下时, 有 40% 的砗磲重新着色, 其余 60% 的砗磲因高温而死亡, 说明持续长时间的高温对两种砗磲的正常生长极为不利, 但部分砗磲能够重新着色, 表明鳞砗磲、番红砗磲具有自我恢复、重新与虫黄藻建立共生关系的能力。

随后, 有学者对砗磲适应温度变化的生理机制进行了研究。Zhou et al. (2019) 对番红砗磲进行高温刺激培养实验, 在受到热刺激 24 h 后, 番红砗磲外套膜中超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性均低于常温实验组, 番红砗磲的抗氧化能力被抑制; 同时, 番红砗磲外套膜中与细胞凋亡相关的酶 caspase3 的活化程度升高, 外套膜细胞出现凋亡。此外, 该实验还发现, 在受到 32℃ 的高温刺激后, 共生体虫黄藻的密度降低。Dubousquet et al. (2016) 对长砗磲进行升温培养实验, 发现在受到升温刺激后的第三天, 温度为 29℃ 时, 砗磲外套膜内饱和与不饱和脂肪酸的相对比例发生了变化, 具体表现为饱和脂肪酸棕榈酸 (C16:0) 减少, 长碳链多不饱和脂肪酸增加, 胆固醇含量也有略微增加, 但在升温刺激培养的第 5 d, 温度为 31℃ 时, 这三种成分又恢复到了初始比例。在升温实验中, 不饱和脂肪酸的增加会对砗磲产生负面影响, 造成其细胞膜流动性的降低, 但胆固醇含量的增加能够缓解这种负面影响。除此之外, Dubousquet et al. (2016) 还发现, 逐步升温 3 d 后, 在参与脂质代谢与活性氧清除的 RNA 序列中 SOD 和 CAT 的差异表达基因明显上调, 在后续为期 5 d 的持续高温 (32℃) 刺激实验中, 这二者的变化幅度明显大于其他 RNA 序列, 而在热刺激结束后 24 h 内又恢复至原有水平, 由此推测这是砗磲本身生理适应高温

刺激的过程。然而, 上述 SOD 和 CAT 的调节形式与 Zhou et al. (2019) 的实验结果有所不同, 可能与高温刺激的时长以及砗磲种属有关。此外, 在 32℃ 的培养条件下连续培养 5 d 时, Dubousquet et al. (2016) 观测到长砗磲长碳链脂肪酸含量增加, 表明在面对高温刺激时, 长碳链脂肪酸在长砗磲的生理适应机制中也具有重要作用。同时, 在整个实验中, 不同种类的脂肪酸都出现了先变化后复原的过程, 说明长砗磲在逐步适应温度变化。随着温度的升高, 部分虫黄藻细胞出现体积增大, 呈聚集状, 或部分破裂的现象, 且这些现象在热刺激结束后依旧存在, 表明持续的高温可能对共生体造成永久性损伤。综上, 无论是砗磲的直接反馈还是生理性适应机制, 长期高温实验与短期高温实验的情况截然不同。短期刺激下, 砗磲具备适应温度变化的能力, 但当高温刺激超过一定时限, 砗磲及其共生体可能会受到永久性损伤。此外, 不同种类的砗磲均无法长期承受 32℃ 及以上的高温, 甚至部分砗磲在 29℃ 时就已经出现生理性损伤 (Dubousquet et al., 2016)。砗磲本身为热带生物, 生长于太平洋—印度洋海域, 该区域大部分海表温度高于 23℃ (Junchompoo et al., 2013; Yan et al., 2013), 但由于目前暂无对砗磲进行低温培养的实验, 只能根据其生活区域温度及高温培养实验结果推测最适宜砗磲生长的温度为 23—29℃。

2.2 光照

砗磲与虫黄藻共生, 主要靠虫黄藻光合作用产生有机质供自身生长, 因此光照对砗磲的生长至关重要。虫黄藻在进入砗磲内部后会顺着虫黄藻管状系统直达外套膜, 吸收光能进行光合作用, 为砗磲提供生长发育的能量 (Norton et al., 1992)。有学者对砗磲光合作用与滤食获得的能量占比进行分析, 发现虫黄藻光合作用所提供的能量, 基本上可以满足砗磲呼吸与发育的需求, 因此, 砗磲仅在生存环境的光照水平极低的情况下才会进行滤食 (Klumpp et al., 1992; Klumpp and Lucas 1994; Ambariyanto, 2006)。光照是砗磲生长发育的决定性因素, 在不同程度的光照条件下, 虫黄藻进行光合作用的能力不同, 提供给砗磲的能量也有所差异 (Lucas et al., 1989; Jantzen et al., 2008; Rossbach et al., 2019)。

2.2.1 光照强弱对于砗磲生长及壳体钙化的影响

为探究光通量对砗磲生长的影响,研究者使用格网遮挡光线或调整照明设备的光通量,观察不同光通量水平下砗磲的生长生存情况。Guest et al. (2008) 在不同光通量条件下对鳞砗磲进行为期 10 周的培养实验,结果显示:在 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光通量条件下,鳞砗磲壳体的长度和湿重均为 $180 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 条件下的 2 倍,且在 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以内,生长速率与光通量水平成正相关。Adams et al. (2013) 采用遮挡光线的方法对鳞砗磲进行培养实验,发现培养 4 个月后,不同光通量条件下鳞砗磲的生长速率与遮挡程度成负相关,与 Guest et al. (2008) 的研究结果一致。Lucas et al. (1989) 采用格网遮挡日光的方法对库氏砗磲进行 7 个月的培养实验,发现在日光无遮挡(光通量 $1684 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 与 50% 遮挡(光通量 $732 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 条件下,砗磲壳体的生长没有显示出明显差异,说明库氏砗磲的光合作用在过高的光通量条件下已达到光饱和;但在日光遮挡 90% 的条件下,库氏砗磲的生存无法保障,3 个月后有 20% 存活。

Warter et al. (2018) 通过使用不同光通量的卤素灯对番红砗磲进行了 16.5 d 的培养实验,发现壳体增长与光通量呈正相关;但壳体钙化程度在 100% 光通量 ($162\pm 7 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 与 42% 光通量 ($68\pm 6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 条件下无明显差异。需要注意的是,在该实验中,卤素灯所提供的光通量最高约为日月光通量的 1/10,而在 Lucas et al. (1989) 的实验中,在此光通量水平下培养的番红砗磲虽然有微弱生长,但无法生存 3 个月以上。Rossbach et al. (2019) 使用格网遮挡的手段模拟生存在不同水深的砗磲所接收到的光通量,当光通量为 530—561 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (水深 3—5 m) 时,长砗磲的总光和产量达到峰值(光饱和),其净钙化率也达到最高;在光通量低于 530 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,长砗磲的总光和产量与光通量成正相关;光通量高于 561 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,二者呈负相关。推测光通量高于 1061 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后,砗磲壳体的溶解程度将大于钙化程度。上述研究表明:光通量在 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右最适宜大部分种类砗磲生长,培养库氏砗磲等成体体积较大的砗磲可适当增加光通量至 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。对于所有种类的砗磲,在进行长期培养时,至少要保证光通量

大于 180 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Lucas et al., 1989; Guest et al., 2008; Rossbach et al., 2019)。

2.2.2 光照对不同体积砗磲的影响

不同种类或不同体积大小的砗磲对光照的需求与适应程度不同(Lucas et al., 1989; Adams et al., 2013; Rossbach et al., 2020)。Jantzen et al. (2008) 对壳长 11—12 cm 的鳞砗磲与长砗磲进行了短期控光培养实验,发现在低光通量条件下培养 10 d 后,鳞砗磲的总光和产量不足长砗磲的 1/2,此外,在光通量为 $(128\pm 59) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,鳞砗磲外套膜中的虫黄藻密度相较 $(468\pm 104) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 条件下更低,长砗磲的虫黄藻密度则与之相反。Yau and Fan (2012) 分析不同体积长砗磲在特定光照条件下的光量子产率,发现组织湿重 $> 50 \text{ g}$ 的长砗磲,其光量子产率几乎不受光通量变化的影响,相反,组织湿重 $< 50 \text{ g}$ 的长砗磲,在正午太阳辐射度最高时 ($700 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 光量子产率明显下降。这与 Jantzen et al. (2008) 的实验结果相似,组织湿重 $< 50 \text{ g}$ 的砗磲,在受到最高光辐射 ($1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 时,光量子产率也呈现明显的下降趋势。

早期研究发现:砗磲生长过程中,随着其体积增大,外套膜增厚,砗磲所能容纳的虫黄藻数量越来越多,但平均每克湿重所包含的虫黄藻数量随砗磲体积的增大而减少(Fisher et al., 1985; Griffiths and Klumpp, 1996)。对番红砗磲的研究表明,在三种不同光通量条件下,体积较大个体的虫黄藻密度皆低于体积较小个体的虫黄藻密度(Liu et al., 2020)。此外,也有学者提出随着砗磲的生长,外套膜的增厚,光线需要穿过更多的组织才能到达虫黄藻管状系统(Trench et al., 1981),据此推测,部分大体积的砗磲需要更多的光来进行光合作用,因此对强光的适应能力更强。

2.2.3 特殊光种对砗磲及虫黄藻的影响

在自然光培养条件下,除了可见光,一些特殊光种可能对砗磲生长产生影响,比如紫外线(Ishikura et al., 1997; Rossbach et al., 2020)。Ishikura et al. (1997) 发现番红砗磲在被 UV-B 紫外线(波长为 $(312\pm 6) \text{ nm}$) 刺激 20 min 后,其体内虫黄藻的光合作用完全受到抑制;被 UV-A 紫外线(波长为 $(356\pm 6) \text{ nm}$) 刺激 60 min 后,虫黄藻的光合作用被抑制了 50%。但对于共生于外套膜中的虫黄藻来说,约 87% 波长为 310 nm 和 90%

波长为 320 nm 的紫外光在穿过番红砗磲外套膜 0.2 mm 深度之前就被吸收, 并未对共生于外套膜中的虫黄藻产生影响。据此推测吸收紫外线的成分是存在于最外层外套膜的一类菌胞素氨基酸, 但该成分也被检测出存在于砗磲的肾以及其他无虫黄藻共生动物的外套膜中, 说明此氨基酸并非砗磲最外层外套膜中特有的氨基酸, 因此在砗磲受到紫外线刺激时, 该氨基酸所发挥的具体作用还有待研究 (Ishikura et al., 1997)。Rossbach et al. (2020) 接着探讨了光照及紫外线对于长砗磲一系列生理指标的影响, 发现在适合长砗磲生长的光照条件下额外添加一定程度的紫外线照射 2 周, 会导致长砗磲壳体瓣膜张开的幅度变小、持续时间变短。在同时接受光照与紫外线刺激后, 实验组与空白对照组长砗磲的呼吸速率、钙化速率、虫黄藻密度和外套膜脂质过氧化程度均未发生明显变化, 总光和产量在紫外线刺激下有明显降低, 但在停止刺激后又重新恢复原水平, 说明短期的紫外线照射并未对砗磲造成永久性损伤。砗磲本身具有抵抗紫外线的能力, 能够很好地保护虫黄藻免受损伤, 但强紫外线长时间的刺激会导致砗磲产生瓣膜闭合、光合产量降低等现象, 从而影响砗磲生长。除外套膜中的类菌胞素氨基酸外, 虹膜细胞也有选择光种的能力, 可以将不利于砗磲生长的紫外线抵挡在外或转化为适合砗磲生长的蓝光 (Fatherree, 2019)。

2.3 盐度

由于砗磲主要分布于印度洋、太平洋海域, 且多位于水体表层 5 m 以内, 生存环境极易受到降水的影响, 特别是短时间的强降水事件, 会导致局地水体盐度降低, 从而影响砗磲的正常生长发育 (Morton, 2002; Nakano et al., 2009)。将幼年库氏砗磲置于不同盐度的水体中进行培养, 发现在盐度为 18‰ 的水体中培养 4 d 后, 死亡率达到 100%; 盐度为 25‰ 时, 部分库氏砗磲存活但其呼吸速率显著提高, 鳃有明显的增生拉长现象, 这可能是生理适应低盐度的过程 (Maboloc and Villanueva, 2017)。在 25‰ 的低盐度条件下培养 14 d 后, 库氏砗磲共生体虫黄藻密度降低, 且部分虫黄藻有一定程度的退化, 但库氏砗磲的净光合速率、外套膜中类胡萝卜素、叶绿素 a、叶绿素 c 含量均未发生明显变化 (Maboloc et al., 2015)。此外, 其他双壳贝类在受到低盐度刺激

时, 会在滤食过程中通过降低对水体颗粒物的清除率、提高吸收率的方式来维持生理平衡, 但库氏砗磲则更多地通过调整光合作用与呼吸作用来适应盐度的变化 (Maboloc et al., 2014)。通常海水盐度为 35‰, 但上述实验结果表明: 水体盐度短时间内降低至 25‰, 不会对库氏砗磲造成太大影响, 库氏砗磲能通过调整呼吸速率、虫黄藻密度和体积的方式适应环境。

2.4 二氧化碳分压 ($p\text{CO}_2$)

随着全球变暖, 化石燃料燃烧导致大气中 CO_2 浓度增加, 海洋酸化问题日益严重, 预计到 2100 年底和 2300 年, 海洋表层海水的 pH 值将分别下降 0.3—0.4 和 0.7—0.8 (Li et al., 2022), 海洋酸化也会对珊瑚礁系统中的砗磲造成影响 (Watson, 2015; Brahmi et al., 2021)。Watson et al. (2012) 研究不同 $p\text{CO}_2$ 条件下鳞砗磲的生理特征变化, 发现在 $p\text{CO}_2$ 为 103.25 Pa 的条件下培养 60 d 后鳞砗磲的存活率仅为 19%, 其壳体出现溶解现象, 但需要注意的是该培养实验所提供的光通量仅有 $65.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 远低于自然光照水平, 因此砗磲的高死亡率或许不能完全归咎于高 $p\text{CO}_2$ 。随后 Watson (2015) 将光通量提高至 $304 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 发现壳体溶解的现象被抑制, 说明充足的光照可以减弱壳体在高 $p\text{CO}_2$ 浓度下的溶解程度。Kurihara and Shikota (2018) 在自然光照下对番红砗磲进行人工培养, 同样发现 $p\text{CO}_2$ 大于 101.33 Pa 时番红砗磲壳体出现溶解, 但由于光照充足, 溶解程度较低, 砗磲的存活率并未受到影响。Syazili et al. (2020)、Brahmi et al. (2021) 与 Li et al. (2022) 的研究也进一步证明高 $p\text{CO}_2$ 对砗磲壳体发育的抑制作用。在不同 $p\text{CO}_2$ 条件下培养鳞砗磲 6 周, 显示在 pH=7.6 水体中培养的鳞砗磲, 其净钙化率、光合速率和虫黄藻密度均低于正常水体下培养的鳞砗磲 (Syazili et al., 2020; Brahmi et al., 2021; Li et al., 2022)。Li et al. (2022) 首次在酸化培养条件下提取鳞砗磲的 RNA 并对转录组进行测序, 从转录组中共鉴定出 1624 个差异表达基因, 其中 1199 个基因下调, 且差异表达的基因主要以代谢途径为主, 包括淀粉和蔗糖、谷胱甘肽、甘油酯等物质代谢的途径, 表明鳞砗磲采用抑制代谢、延缓生长的办法应对酸化。Kurihara and Shikota (2018) 的培养实验发现: 随着水体 $p\text{CO}_2$ 的增加, 番红砗磲中虫黄藻密度也随之增加, 但番

红砗磲的净光合速率变化幅度不大。由此推测在高 $p\text{CO}_2$ 海水中, 虫黄藻的单株生产力会降低, 为适应低的 pH, 番红砗磲会主动与额外的虫黄藻建立共生关系以弥补光合产量, 这与鳞砗磲适应低 pH 的方式有所不同。综上所述, 若给定的光通量密度超过 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 且温度处于 $26-29^\circ\text{C}$, 则 $60.80-70.93 \text{ Pa}$ 的 $p\text{CO}_2$ 最适合壳体发育; 若不能提供足够的光照, 则 $30.40-40.53 \text{ Pa}$ 的 $p\text{CO}_2$ 较为合适。

2.5 营养盐

20 世纪, 研究人员开始在砗磲培养水体中添加硝酸盐、铵盐、磷酸盐等成分, 探究砗磲及其共生物的生长发育是否会受到营养盐的影响 (Hastie et al., 1992; Ambariyanto and Hoegh-Guldberg, 1997; Grice and Bell, 1999)。Hastie et al. (1992) 将无鳞砗磲分别置于添加了 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 硝酸盐和 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 铵盐的培养水体中, 发现无鳞砗磲的壳体生长量在 60 d 后比空白组分别高 61% 和 68%, 有营养盐刺激的无鳞砗磲外套膜颜色更鲜艳, 壳体张开得更大; 停止添加营养盐后的 90 d 内, 对比空白组, 曾被营养盐刺激的无鳞砗磲生长速率更快。Fitt et al. (1993) 也进行了类似的实验, 发现无鳞砗磲在添加了铵盐与硝酸盐的水体中生长更快, 生长速率为空白组的 175%, 同时虫黄藻的有丝分裂指数及密度也有相应的提升。Ambariyanto and Hoegh-Guldberg (1997) 的实验结果与 Hastie et al. (1992) 和 Fitt et al. (1993) 类似: 在添加了营养盐的水体中, 长砗磲和无鳞砗磲的共生虫黄藻密度都有所提高, 且叶绿素含量也有所增加。Grice and Bell (1999) 针对不同壳长的长砗磲进行研究, 发现幼年长砗磲壳长较短时 (5 mm), 铵盐会抑制其生长发育, 据此提出营养盐的添加应视其年龄、壳长而定。但这与 Fitt et al. (1993) 的研究结果相反, 其实验使用的幼年无鳞砗磲壳长介于 2—8 mm, 生长并未受到铵盐抑制。推测这可能是砗磲的种间差异导致, 相较于长砗磲, 成体体积较大的库氏砗磲和无鳞砗磲在幼年时对营养盐的耐受性较高。综上所述, 是否添加营养盐, 添加多少营养盐应按照砗磲的种类和年龄来划分。

除了在水体中添加营养盐外, 还有实验向培养水体中添加可供砗磲滤食的藻类, 探讨对砗磲的生长是否有所增益。Toonen et al. (2012) 在四

种砗磲的培养水体中添加角刺藻, 培养 1 a 后, 长砗磲、番红砗磲和鳞砗磲的存活率均高于无藻类添加的对照组, 且湿重和壳长也高于对照组; 无鳞砗磲的存活率相对较低, 但其生长速率较快, 湿重为对照组的 3 倍。

2.6 金属离子

金属离子作为典型的海洋污染物, 会对海洋生物产生较大影响 (Aydın-Önen and Öztürk, 2017; Lozano-Bilbao et al., 2018)。重金属等有毒物质在海水中很难被分解, 极易通过生物富集的方式对海洋生物造成毒害, 在原生环境及亚自然培养环境中, 水体易被人类排放的生活污水和工业废水污染, 从而影响砗磲的生长生存。早期, 部分实验向培养水体中添加金属离子或沉积物等杂质, 以此模拟污染水体, 探究污染物对砗磲生长生存的影响 (Duquesne and Coll, 1995; Elfving et al., 2002)。Duquesne and Coll (1995) 向培养水体中添加不同浓度的 Cu^{2+} 和 Cd^{2+} , 当 Cu^{2+} 浓度为 $0.2 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 所有番红砗磲在 3 d 内死亡; 番红砗磲在水体 Cu^{2+} 浓度为 $0.06 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的条件下培养 18 d 后, 虫黄藻的密度下降至原来的 20%; 在添加了 $0.2 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 后, 番红砗磲细胞质中 Cd^{2+} 浓度在 20 d 后升高了近 20%。Elfving et al. (2001) 向鳞砗磲的培养水体中添加 $50 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Cu^{2+} , 12 h 后, 发现鳞砗磲总光合速率下降, 呼吸速率提高, 说明短时间内金属离子已经对鳞砗磲的正常生长造成了影响。在库氏砗磲及砗蚝的培养水体中同样添加 Cu^{2+} , 但将浓度降低至 $5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, 发现两种砗磲的 P_g/R 仍有明显下降, 进一步证明 Cu^{2+} 会影响砗磲的正常生长 (Elfving et al., 2002)。金属离子污染对砗磲是致命的, 在后续的砗磲培养或放流中, 应尽可能地远离人类生活区和工业区。

3 总结

结合已经实施过的培养实验与部分水族馆管理者的经验 (Watson, 2015; Maboloc and Villanueva, 2017; Fatherree, 2019; Liu et al., 2020), 将砗磲亚自然、实验室培养的适宜条件进行总结, 如表 3 所示。

总体来说, 砗磲适宜的培养条件还需根据其种属与体积大小做一定区分, 结合实际培养条件考虑, 因地制宜的同时培养一些鱼类、植物等, 帮助砗磲建立完整的生态系统。在实验室海缸培

养中, 更是需要引入功能性动物帮助砗磲生长, 包括去除藻类的薄荷虾、帮助翻沙的海参、抵御

砗磲天敌钉螺的马蹄螺等。部分海水生物与砗磲共存关系如表 4 所示。

表 3 砗磲培养的适宜条件 (面向亚自然、实验室培养)
Tab. 3 Suitable conditions for *Tridacna* culture (semi-natural culture, laboratory culture)

指标 Index	合理范围 Reasonable range	备注 Remarks
盐度 Salinity	34‰—36‰	密度比重计: 1.025—1.027 (25℃) Density hydrometer: 1.025—1.027 (25℃)
温度 Temperature	23—29℃	—
钙含量 Calcium content	400—450 mg·L ⁻¹	海水中 Ca 含量一般为 420 mg·L ⁻¹ , 加入适量 Ca 可以促进壳体长。 The content of Ca in seawater is generally 420 mg·L ⁻¹ , adding proper amount of Ca can promote shell length.
pH	8.0—8.4	在能够提供足够光照的条件下无需调节 pCO ₂ 。 Without regulating pCO ₂ under conditions that provide enough light.
光照条件 Light condition	180—800 μmol·m ⁻² ·s ⁻¹	光通量的上限应根据培养砗磲的种属及体积大小酌情考虑, 一般不超过 1000 μmol·m ⁻² ·s ⁻¹ 。 The upper limit of the luminous flux should be considered in light of the species and size of <i>Tridacna</i> , generally not exceeding 1000 μmol·m ⁻² ·s ⁻¹ .
磷 Phosphorus	<0.03 mg·L ⁻¹	—
硝酸盐 Nitrate	<1 mg·L ⁻¹ (最佳) <1 mg·L ⁻¹ (optimum)	至少保证 <10 mg·L ⁻¹ 。 Ensure that at least <10 mg·L ⁻¹ .
铵盐 Ammonium salt	10—50 mg·L ⁻¹	无鳞砗磲与库氏砗磲培养中, 铵盐添加相对较高。 Ammonium addition is relatively high in culture of <i>T. derasa</i> and <i>T. gigas</i> .
昼夜比 Light/dark	12 h : 12 h / 14 h : 10 h	如果培养海缸中藻类较多, 可适当减少白光照射, 仅用蓝光。 If there are many algae in the sea tank, the white light exposure can be appropriately reduced and only blue light can be used.

表 4 部分生物与砗磲的共存关系 (根据 Fatherree (2019))
Tab. 4 Relationship of some organisms with *Tridacna* (according to Fatherree (2019))

相互关系 Relation	种类 Species
不可共存 Cannot coexist	蝴蝶鱼、箱鲀、海牛、鲀鱼、鹦嘴鱼、刺鲀、引金鱼、蟹、螳螂虾、龙虾、食肉虾、章鱼、食肉海星、海龟。 Butterfly fishes, boxfishes, cowfishes, filefishes, parrotfishes, porcupinefishes, triggerfishes, crabs, mantis shrimps, lobsters, carnivorous shrimps, octopuses, carnivorous sea stars, sea turtles.
可能共存 Possible coexistence	侏儒神仙鱼、鲃鱼、薄荷虾、臭鼬清洁虾。 Pygmy angelfishes, blennies, peppermint shrimp, skunk cleaner shrimps.
互不影响 Non interacting	花鲳、天竺鲷、小丑鱼、彗星鱼、雀鲷。 Anthias, cardinalfishes, clown fishes, comets, damselfishes.

砗磲在短期内对环境因素的变化都有一定的适应能力, 通过改变呼吸速率、降低代谢、调整虫黄藻密度等方式来维持生理平衡, 通过差异表达基因的上调与下调、氨基酸成分的变化等实现对环境的适应。但当环境变化达到一定程度时, 砗磲的适应能力逐渐减弱, 最终表现出生长停滞、壳体溶解、外套膜白化等现象, 最终危及生命。需要指出的是, 不同种属、不同体积大小的砗磲

在面对同一环境变化可能有不同的反馈表现; 不同种属、不同体积大小的砗磲的耐受性也有一定差异。

参考文献

- Adams A L, Needham E W, Knauer J. 2013. The effect of shade on water quality parameters and survival and growth of juvenile fluted giant clams, *Tridacna squamosa*, cultured

- in a land-based growth trial [J]. *Aquaculture International*, 21(6): 1311–1324.
- Alder J, Braley R. 1989. Serious mortality in populations of giant clams on reefs surrounding Lizard Island, Great Barrier Reef [J]. *Marine and Freshwater Research*, 40(2): 205–213.
- Ambariyanto, Hoegh-Guldberg O. 1997. Effect of nutrient enrichment in the field on the biomass, growth and calcification of the giant clam *Tridacna maxima* [J]. *Marine Biology*, 129(4): 635–642.
- Ambariyanto. 2006. Estimating contribution of zooxanthellae to animal respiration (CZAR) and to animal growth (CZAG) of giant clam *Tridacna maxima* [J]. *Journal of Coastal Development*, 9(3): 155–162.
- Apte D, Dutta S. 2010. Ecological determinants and stochastic fluctuations of *Tridacna maxima* survival rate in Lakshadweep Archipelago [J]. *Systematics and Biodiversity*, 8(4): 461–469.
- Aydın-Önen S, Öztürk M. 2017. Investigation of heavy metal pollution in eastern Aegean Sea coastal waters by using *Cystoseira barbata*, *Patella caerulea*, and *Liza aurata* as biological indicators [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 24(8): 7310–7334.
- Blidberg E, Elfving T, Plantman P, et al. 2000. Water temperature influences on physiological behaviour in three species of giant clams (Tridacnidae) [C]// Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium. Bali, Indonesia: Ministry of Environment, Indonesian Institute of Sciences, International Society for Reef Studies, vol. 1: 561–565.
- Brahmi C, Chapron L, Le Moullac G, et al. 2021. Effects of elevated temperature and $p\text{CO}_2$ on the respiration, biomineralization and photophysiology of the giant clam *Tridacna maxima* [J]. *Conservation Physiology*, 9(1): coab041. DOI: 10.1093/conphys/coab041.
- Buck B H, Rosenthal H, Saint-Paul U. 2002. Effect of increased irradiance and thermal stress on the symbiosis of *Symbiodinium microadriaticum* and *Tridacna gigas* [J]. *Aquatic Living Resources*, 15(2): 107–117.
- Dubousquet V, Gros E, Berteaux-Lecellier V, et al. 2016. Changes in fatty acid composition in the giant clam *Tridacna maxima* in response to thermal stress [J]. *Biology Open*, 5(10): 1400–1407.
- Duquesne S J, Coll J C. 1995. Metal accumulation in the clam *Tridacna crocea* under natural and experimental conditions [J]. *Aquatic Toxicology*, 32(2/3): 239–253.
- Elfving T, Blidberg E, Sison M, et al. 2003. A comparison between sites of growth, physiological performance and stress responses in transplanted *Tridacna gigas* [J]. *Aquaculture*, 219(1/2/3/4): 815–828.
- Elfving T, Blidberg E, Tedengren M. 2002. Physiological responses to copper in giant clams: a comparison of two methods in revealing effects on photosynthesis in zooxanthellae [J]. *Marine Environmental Research*, 54(2): 147–155.
- Elfving T, Plantman P, Tedengren M, et al. 2001. Responses to temperature, heavy metal and sediment stress by the giant clam *Tridacna squamosa* [J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 34(4): 239–248.
- Elliot M, Welsh K, Chilcott C, et al. 2009. Profiles of trace elements and stable isotopes derived from giant long-lived *Tridacna gigas* bivalves: potential applications in paleoclimate studies [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280(1/2): 132–142.
- Fatherree J W. 2019. Giant clams in the reef aquarium: biology, identification, and care [M]. Tampa, Florida: Liquid Medium Publications: 1–145.
- Fisher C R, Fitt W K, Trench R K. 1985. Photosynthesis and respiration in *Tridacna gigas* as a function of irradiance and size [J]. *The Biological Bulletin*, 169(1): 230–245.
- Fitt W K, Heslinga G A, Watson T C. 1993. Utilization of dissolved inorganic nutrients in growth and mariculture of the tridacnid clam *Tridacna derasa* [J]. *Aquaculture*, 109(1): 27–38.
- Foyle T P, Bell J D, Gervis M, et al. 1997. Survival and growth of juvenile fluted giant clams, *Tridacna squamosa*, in large-scale grow-out trials in the Solomon Islands [J]. *Aquaculture*, 148(2/3): 85–104.
- Grice A M, Bell J D. 1999. Application of ammonium to enhance the growth of giant clams (*Tridacna maxima*) in the land-based nursery: effects of size class, stocking density and nutrient concentration [J]. *Aquaculture*, 170(1): 17–28.
- Griffiths C L, Klumpp D W. 1996. Relationships between size, mantle area and zooxanthellae numbers in five species of giant clam (Tridacnidae) [J]. *Marine Ecology Progress*

- Series*, 137: 139–147.
- Guest J R, Todd P A, Goh E, et al. 2008. Can giant clam (*Tridacna squamosa*) populations be restored on Singapore's heavily impacted coral reefs? [J]. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(5): 570–579.
- Hart A M, Bell J D, Foyle T P. 1998. Growth and survival of the giant clams, *Tridacna derasa*, *T. maxima* and *T. crocea*, at village farms in the Solomon Islands [J]. *Aquaculture*, 165(3/4): 203–220.
- Hastie L C, Watson T C, Isamu T, et al. 1992. Effect of nutrient enrichment on *Tridacna derasa* seed: dissolved inorganic nitrogen increases growth rate [J]. *Aquaculture*, 106(1): 41–49.
- Heslinga G A, Perron F E, Orak O. 1984. Mass culture of giant clams (F. Tridacnidae) in Palau [J]. *Aquaculture*, 39(1/2/3/4): 197–215.
- Ishikura M, Kato C, Maruyama T. 1997. UV-absorbing substances in zooxanthellate and azooxanthellate clams [J]. *Marine Biology*, 128(4): 649–655.
- Jantzen C, Wild C, El-Zibdah M, et al. 2008. Photosynthetic performance of giant clams, *T. maxima* and *T. squamosa*, Red Sea [J]. *Marine Biology*, 155(2): 211–221.
- Junchompoo C, Sinrapasan N, Penpain C, et al. 2013. Changing seawater temperature effects on giant clams bleaching, Mannai Island, Rayong Province, Thailand [C]// Arai N. Proceedings of the Design Symposium on Conservation of Ecosystem. Kyoto: Kyoto University Design School: 71–76.
- Kinch J. 2002. Giant clams: their status and trade in Milne Bay Province, Papua New Guinea [J]. *Traffic Bulletin*, 19(2): 1–13.
- Klumpp D W, Bayne B L, Hawkins A J S. 1992. Nutrition of the giant clam *Tridacna gigas* (L.) I. Contribution of filter feeding and photosynthates to respiration and growth [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 155(1): 105–122.
- Klumpp D W, Lucas J S. 1994. Nutritional ecology of the giant clams *Tridacna tevoroa* and *T. derasa* from Tonga: influence of light on filter-feeding and photosynthesis [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 107: 147–156.
- Knop D. 1996. Giant clams: a comprehensive guide to the identification and care of tridacnid clams [M]. Ettlingen: Dähne Verlag: 1–255.
- Kurihara H, Shikota T. 2018. Impact of increased seawater $p\text{CO}_2$ on the host and symbiotic algae of juvenile giant clam *Tridacna crocea* [J]. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies*, 20(1): 19–28.
- Larson C. 2016. Shell trade pushes giant clams to the brink [J]. *Science*, 351(6271): 323–324.
- Lebata-Ramos M J H L, Okuzawa K, Maliao R J, et al. 2010. Growth and survival of hatchery-bred giant clams (*Tridacna gigas*) in an ocean nursery in Sagay Marine Reserve, Philippines [J]. *Aquaculture International*, 18(1): 19–33.
- Lewis A D, Adams T J H, Ledua E. 1988. Fiji's giant clam stocks— a review of their distribution, abundance, exploitation and management [J]. *ACIAR Monograph Series*, 98: 66–72.
- Li J, Zhou Y Y, Qin Y P, et al. 2022. Assessment of the juvenile vulnerability of symbiont-bearing giant clams to ocean acidification [J]. *Science of the Total Environment*, 812: 152265. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.152265.
- Liu C C, Yan H, Wang G Z, et al. 2021. Species specific Sr/Ca- $\delta^{18}\text{O}$ relationships for three Tridacnidae species from the northern South China Sea [J]. *Chemical Geology*, 584: 120519. DOI: 10.1016/j.chemgeo.2021.120519.
- Liu C S, Li X B, Wu C L, et al. 2020. Effects of three light intensities on the survival, growth performance and biochemical composition of two size giant clams *Tridacna crocea* in the Southern China Sea [J]. *Aquaculture*, 528: 735548. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2020.735548.
- Lozano-Bilbao E, Lozano G, Gutiérrez Á J, et al. 2018. Mercury, cadmium, and lead content in demersal sharks from the Macaronesian Islands [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(21): 21251–21256.
- Lucas J S, Nash W J, Crawford C M, et al. 1989. Environmental influences on growth and survival during the ocean-nursery rearing of giant clams, *Tridacna gigas* (L.) [J]. *Aquaculture*, 80(1/2): 45–61.
- Lucas J S. 1994. The biology, exploitation, and mariculture of giant clams (Tridacnidae) [J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2(3): 181–223.
- Ma X L, Yan H, Fei H B, et al. 2020. A high-resolution $\delta^{18}\text{O}$ record of modern *Tridacna gigas* bivalve and its paleoenvironmental implications [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 554: 109800. DOI: 10.1016/j.palaeo.2020.109800.

- 10.1016/j.palaeo.2020.109800.
- Maboloc E A, Mingo-Licuanan S S, Villanueva R D. 2014. Effects of reduced salinity on the heterotrophic feeding of the juvenile giant clam *Tridacna gigas* [J]. *Journal of Shellfish Research*, 33(2): 373–379.
- Maboloc E A, Puzon J J M, Villanueva R D. 2015. Stress responses of zooxanthellae in juvenile *Tridacna gigas* (Bivalvia, Cardiidae) exposed to reduced salinity [J]. *Hydrobiologia*, 762(1): 103–112.
- Maboloc E A, Villanueva R D. 2017. Effects of salinity variations on the rates of photosynthesis and respiration of the juvenile giant clam (*Tridacna gigas*, Bivalvia, Cardiidae) [J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 50(4): 273–284.
- Militz T A, Kinch J, Southgate P C. 2015. Population demographics of *Tridacna noae* (Röding, 1798) in New Ireland, Papua New Guinea [J]. *Journal of Shellfish Research*, 34(2): 329–335.
- Mohammed T A A, Mohamed M H, Zamzamy R M, et al. 2019. Growth rates of the giant clam *Tridacna maxima* (Röding, 1798) reared in cages in the Egyptian Red Sea [J]. *The Egyptian Journal of Aquatic Research*, 45(1): 67–73.
- Morton B. 2002. Effects of extreme rainfall, typhoons and declaration of marine reserve status on corals beached at Cape d'Aguilar (1998 and 1999) [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82(5): 729–743.
- Nakano Y, Tsuchiya M, Rungsupha S, et al. 2009. Influence of severe freshwater flooding during the rainy season on the coral community around Khang Khao Island in the inner Gulf of Thailand [J]. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies*, 11(2): 131–138.
- Neo M L, Eckman W, Vicentuan K, et al. 2015. The ecological significance of giant clams in coral reef ecosystems [J]. *Biological Conservation*, 181: 111–123.
- Neo M L, Todd P A. 2011. Predator-induced changes in fluted giant clam (*Tridacna squamosa*) shell morphology [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 397(1): 21–26.
- Norton J H, Shepherd M A, Long H M, et al. 1992. The zooxanthellal tubular system in the giant clam [J]. *The Biological Bulletin*, 183(3): 503–506.
- Pearson R G, Munro J L. 1991. Growth, mortality and recruitment rates of giant clams, *Tridacna gigas* and *T. derasa*, at Michaelmas Reef, central Great Barrier Reef, Australia [J]. *Marine and Freshwater Research*, 42(3): 241–262.
- Perron F E, Heslinga G A, Fagolimul J O. 1985. The gastropod *Cymatium muricinum*, a predator on juvenile tridacnid clams [J]. *Aquaculture*, 48(3/4): 211–221.
- Ramah S, Taleb-Hossenkhan N, Todd P A, et al. 2019. Drastic decline in giant clams (Bivalvia: Tridacninae) around Mauritius Island, Western Indian Ocean: implications for conservation and management [J]. *Marine Biodiversity*, 49(2): 815–823.
- Rosewater J. 1965. The family Tridacnidae in the Indo-Pacific [J]. *Indo-Pacific Mollusca*, 1: 347–396.
- Rosbach S, Overmans S, Kaidarova A, et al. 2020. Giant clams in shallow reefs: UV-resistance mechanisms of Tridacninae in the Red Sea [J]. *Coral Reefs*, 39(5): 1345–1360.
- Rosbach S, Saderne V, Anton A, et al. 2019. Light-dependent calcification in Red Sea giant clam *Tridacna maxima* [J]. *Biogeosciences*, 16(13): 2635–2650.
- Sano Y, Kobayashi S, Shirai K, et al. 2012. Past daily light cycle recorded in the strontium/calcium ratios of giant clam shells [J]. *Nature Communications*, 3: 761. DOI: 10.1038/ncomms1763.
- Syazili A, Syafiuddin, Niartiningih A, et al. 2020. Effect of ocean acidification and temperature on growth, survival, and shell performance of fluted giant clams (*Tridacna squamosa*) [J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 473(1): 012141. DOI: 10.1088/1755-1315/473/1/012141.
- Toonen R J, Nakayama T, Ogawa T, et al. 2012. Growth of cultured giant clams (*Tridacna* spp.) in low pH, high-nutrient seawater: species-specific effects of substrate and supplemental feeding under acidification [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(4): 731–740.
- Trench R K, Wetthey D S, Porter J W. 1981. Observations on the symbiosis with zooxanthellae among the (Mollusca, Bivalvia) [J]. *The Biological Bulletin*, 161(1): 180–198.
- Ullmann J. 2013. Population status of giant clams (Mollusca: Tridacnidae) in the northern Red Sea, Egypt [J]. *Zoology in the Middle East*, 59(3): 253–260.
- Wabnitz C, Taylor M, Green E, et al. 2003. From ocean to

- aquarium: the global trade in marine ornamental species [M]. Cambridge: UNEP-WCMC: 1–65.
- Warter V, Erez J, Müller W. 2018. Environmental and physiological controls on daily trace element incorporation in *Tridacna crocea* from combined laboratory culturing and ultra-high resolution LA-ICP-MS analysis [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496: 32–47.
- Watanabe T, Suzuki A, Kawahata H, et al. 2004. A 60-year isotopic record from a mid-Holocene fossil giant clam (*Tridacna gigas*) in the Ryukyu Islands: physiological and paleoclimatic implications [J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 212(3/4): 343–354.
- Waters C G, Story R, Costello M J. 2013. A methodology for recruiting a giant clam, *Tridacna maxima*, directly to natural substrata: a first step in reversing functional extinctions? [J]. *Biological Conservation*, 160: 19–24.
- Watson S A, Southgate P C, Miller G M, et al. 2012. Ocean acidification and warming reduce juvenile survival of the fluted giant clam, *Tridacna squamosa* [J]. *Molluscan Research*, 32(3): 177–180.
- Watson S A. 2015. Giant clams and rising CO₂: light may ameliorate effects of ocean acidification on a solar-powered animal [J]. *PLoS One*, 10(6): e0128405. DOI: 10.1371/journal.pone.0128405.
- Welsh K, Elliot M, Tudhope A, et al. 2011. Giant bivalves (*Tridacna gigas*) as recorders of ENSO variability [J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 307(3/4): 266–270.
- Yan H, Liu C C, An Z S, et al. 2020. Extreme weather events recorded by daily to hourly resolution biogeochemical proxies of marine giant clam shells [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(13): 7038–7043.
- Yan H, Liu C C, Zhang W C, et al. 2017. ENSO variability around 2000 years ago recorded by *Tridacna gigas* $\delta^{18}\text{O}$ from the South China Sea [J]. *Quaternary International*, 452: 148–154.
- Yan H, Shao D, Wang Y H, et al. 2013. Sr/Ca profile of long-lived *Tridacna gigas* bivalves from South China Sea: a new high-resolution SST proxy [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 112: 52–65.
- Yan H, Soon W, Wang Y H. 2015. A composite sea surface temperature record of the northern South China Sea for the past 2500 years: a unique look into seasonality and seasonal climate changes during warm and cold periods [J]. *Earth-Science Reviews*, 141: 122–135.
- Yau A J Y, Fan T Y. 2012. Size-dependent photosynthetic performance in the giant clam *Tridacna maxima*, a mixotrophic marine bivalve [J]. *Marine Biology*, 159(1): 65–75.
- Yonge C M. 1936. Mode of life, feeding, digestion and symbiosis with zooxanthellae in the Tridacnidae [J]. *Scientific Reports / Great Barrier Reef Expedition 1928—1929*, 1(11): 283–321.
- Zhou Z, Liu Z Q, Wang L G, et al. 2019. Oxidative stress, apoptosis activation and symbiosis disruption in giant clam *Tridacna crocea* under high temperature [J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 84: 451–457.