

皱纹盘鲍的个体能量收支^{*}

常亚青 王子臣 (大连水产学院养殖系, 大连 116023)

【摘要】对皱纹盘鲍的呼吸、摄食、生长及能量收支等实验研究表明, 鲍的耗氧率与壳长、体重、温度及昼夜变化有关, 耗氧率与壳长、体重均呈幂函数关系, 一天中 16~ 4 时(夜间)耗氧率高于 4~ 16 时(白天)且在 18~ 20 时达峰值。同温度下鲍日摄食率与体重呈幂指数关系, 日(相对)摄食率随温度升高而增加, 而日相对摄食率、日相对增长率均随壳长、体重增加呈下降趋势。鲍在 14~ 20℃内对海带的总转化效率为 53%。鲍软体部、海带及鲍粪便干品的比能值分别为 19.2、8.57 和 7.23 kJ·g⁻¹。14~ 20℃皱纹盘鲍摄入能量的 34.6~ 48.6% 为粪能, 22.0~ 38.2% 的能量用于自身代谢, 5.6~ 28.2% 用于贝体软体部的生长。

关键词 皱纹盘鲍 摄食 呼吸 生长 能量收支

An energy budget for individual pacific abalone (*Haliotis discus hannai* Ino). Chang Yaqing, Wang Zichen (*Dalian Fisheries University, Dalian 116023*). - *Chin. J. Appl. Ecol.*, 1998, 9(5): 511~ 516.

Experimental studies on the respiration, feeding, growth and energy budget of pacific abalone (*Haliotis discus hannai* Ino) indicate that its oxygen consumption rate was correlated with shell length, body weight, temperature and alternate change of day and night. The relationships of oxygen consumption rate with shell length and body weight were all power function. The oxygen consumption between 16 o'clock and 4 o'clock (night time) was higher than 4 o'clock to 16 o'clock (day time), with a peak at 18~ 20 o'clock. At same temperature, the daily feeding rate of abalone and its body weight showed a relationship of power function. The daily relative feeding rate was increased with temperature. The rates of daily relative feeding and growth were decreased with increasing shell length and body weight. The total converting efficiency of abalone on kelp (*Laminaria japonica*) was 53.0% at 14~ 20℃. The energy contents of abalone flesh, kelp and abalone's dry feces were 19.2, 8.57 and 7.23 kJ·g⁻¹, respectively. At 14~ 20℃, among the assimilation energy by abalone, the feces accounted for 34.6~ 48.6%, the metabolism by abalone self about 22.0~ 38.2%, and about 5.6~ 28.2% was used to accumulation for the flesh of body.

Key words *Haliotis discus hannai* Ino, Feeding, Respiration, Growth, Energy budget.

1 引言

绝大多数海洋贝类生活在沿岸浅水区和潮间带, 是此区域生态系的重要组成部分。贝类能量学的研究结果不仅可帮助人们了解贝类在浅海尤其是潮间带生态系中的地位和作用, 同时也可作为贝类自然资源的合理利用及其增养殖提供理论参考。目前为止, 已对贻贝(*Mytilus edulis*)^[12~ 14]、美洲牡蛎(*Carassostrea virginica*)^[9]、虾夷

扇贝(*Patinopecten yessoensis*)^[11, 15]、狮猴鲍(*Haliotis midae*)^[5]、魁蚶(*Scapharca broughtonii*)^[4]、海湾扇贝(*Argopecten irradian*)和栉孔扇贝(*Chlamys farreri*)^[1]等许多贝类的能量学方面进行了研究和报道。皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)经济价值较高, 是我国辽宁、山东沿海重要增养殖贝类之一, 目前已形成一定的产业规模,

^{*} 农业部海洋水产增养殖生态学重点开放实验室基金资助项目。

1998- 02- 09 收稿, 1998- 06- 30 接受。

其能量学研究结果可为科学地进行皱纹盘鲍人工增殖和鲍优良品种的选育提供理论指导。

2 材料与方法

2.1 呼吸实验

实验贝系人工培育个体(0.8~3.4cm)。实验贝采回入池时水温为10℃,后将鲍分组并按最终温度11、14、17、20℃进行温度驯化,至各组所需的温度时恒温培养2~3周后供呼吸、摄食等各项实验用。暂养期间充气,每日全量换水1次,2~3d投喂一次新鲜海带(*Laminaria japonica*)并清除残饵。采用封闭式和流水式两种装置测定耗氧率及其昼夜变化。封闭式呼吸室采用320~2300ml(总容积)的锥形瓶制做,流水式采用560ml广口瓶制做。

利用封闭式呼吸室测定11、14、17、20℃下不同体重鲍的耗氧率,测定在9~11时进行。实验前在瓶内驯化1d,同时设空白实验1个。用流水式呼吸室测定鲍在日常条件下24h耗氧率的昼夜变化。每个温度组选用2个560ml广口瓶,并将该温度组封闭式(测定日常耗氧率)所用的鲍放入其中一个广口瓶,在同温度海水中流水驯化1d后开始实验,另一个做空白对照。海水盐度为32‰,使用前预先调配至所需温度,并暴气2~4h。溶氧测定采用Winkler法^[2],封闭式耗氧率依公式 $(C_0 - C_t) \cdot V/t$,流水式依 $(C_0 - C_t) \cdot G$ 计算耗氧率,其中 C_0 为空白实验溶氧含量($\text{mL} \cdot \text{L}^{-1}$), C_t 为 t h后实验组溶氧含量($\text{mL} \cdot \text{L}^{-1}$), G 为流量($\text{L} \cdot \text{h}^{-1}$)。消耗的氧气与能量转换关系为 $20.1 \text{ J} \cdot \text{mL}^{-1} \text{O}_2$ ^[8]。

实验后,用滤纸吸干鲍体表水,测量壳长、壳宽,称取活体重后放入65~75℃烘箱中烘干至恒重,称取总干重、干肉重与壳重。

鲍在不同温度条件下日常耗氧量由活体重与耗氧率回归公式和耗氧率昼夜变化值综合得到。

2.2 摄食生长实验

实验贝取材与温度驯化同前所述。共进行3个实验,温度分别为14、17、20℃。每个实验包括5个不同体重的鲍。培养容器采用2L烧杯,烧杯放

入恒温水浴中,每日全量换水一次,充气培养,实验贝放入培养容器3d后开始实验。实验前取30个不同规格的鲍,测量、统计得出:总干重(TDW , g)与壳长(L , cm),干肉重(DFW , g)与壳长的关系:

$$TDW = 3.96 \times 10^{-2} \cdot L^{3.2186}$$

$$(R^2 = 0.956 \quad n = 30),$$

$$DFW = 8.29 \times 10^{-3} \cdot L^{3.7399}$$

$$(R^2 = 0.946 \quad n = 30)$$

并计算得到各组实验鲍的干肉重和壳重。每日换水前用真空泵将各组实验鲍粪便分别抽滤至预烘干称重的定量滤纸上,用 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 甲酸铵洗去盐分,放入-20℃冰箱中保存,后烘干(65~75℃, 48h)称重并计算排粪量。抽滤后换入新鲜海水,定量(过量)投喂海带,2~3d清换一次,根据投饵量和残饵量计算摄食量。

实验前后分别测定实验鲍的壳长、活体重,实验后将实验贝烘至恒重,称取总干重、干肉重、壳重。

2.3 比能值测定

采用岛津CA3型自动弹式热量计测定各样品能值(均烘干至恒重)。鲍软体部干样品取自实验前后的100个鲍,海带样品来自每次投饵留取的样品,粪便样品为实验期间所收集。测定前分别将样品研碎混匀,并称取10份1g左右样品。

2.4 计算方法

摄食率(CR)、相对摄食率(RCR)、鲍摄食海带的总转化效率(K)、鲍壳长或体重生长的相对生长率(RGR)、同化率(a)、毛生长效率(k_1)、净生长效率(k_2)分别由下列公式得到:

$$CR = (FW_t - FW_0) / (t \cdot N)$$

$$RFR = (FW_t - FW_0) / (t \cdot N \cdot (W_0 + W_t) / 2)$$

$$K = (FW_t - FW_0) / (N \cdot (W_t - W_0))$$

$$RGR_L = (\ln L_t - \ln L_0) / t,$$

$$RGR_W = (\ln W_t - \ln W_0) / t$$

$$a = (C - E) / C, k_1 = P / C, k_2 = P / (P + R)$$

其中, FW_t 、 FW_0 分别为实验期各组投喂的海带和残饵总干重, t 为实验天数, N 为各组实验贝个数, W_0 、 W_t 、 L_0 、 L_t 分别为各实验组每个鲍初始及终止活体重和壳长, C 、 E 、 P 、 R 分别为摄食能、粪能、生长能和代谢能。

3 结果与分析

3.1 耗氧率的昼夜变化与日常代谢耗能

鲍一天中各时间点相对于上午 10 时(封闭式实验结果)的耗氧率相对值见图 1, 可见鲍自 16 时耗氧率开始升高, 18~ 20 时达最高, 在一个昼夜中 16~ 4 时(夜间)耗氧率高于 4~ 16 时(白天).

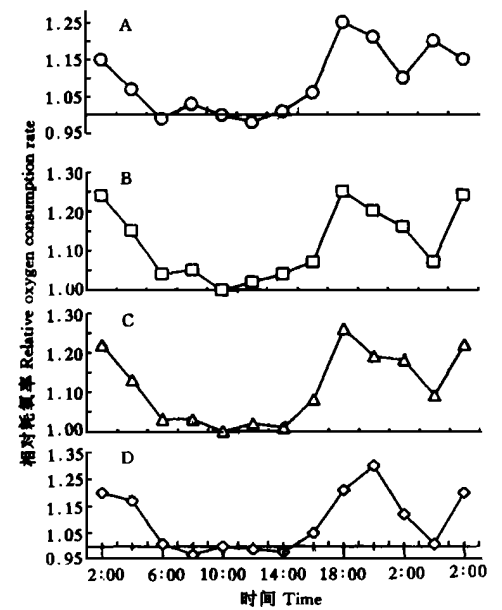


图 1 不同温度下皱纹盘鲍耗氧率的昼夜变化
Fig.1 Daily variation of oxygen consumption of abalone at different temperature.
A、B、C、D 分别为 11、14、17、20℃下的昼夜变化。A、B、C and D was daily variation of oxygen consumption at 11, 14, 17 and 20℃, respectively.

耗氧率与壳长、体重(活体重、总干重、干肉重)均呈幂函数关系(表 1); 11~ 20℃体重回归公式中 b 值平均为 0.755.
由回归关系式可看出, 每个温度梯度内, 鲍单位体重的日常耗氧率(即 a 值)均随温度的上升而增加. 11、14、17、20℃鲍日常代谢耗氧分别为 43.6、50.8、74.0、81.3 $J \cdot g^{-1}$ 活体重.
在贝类, 如贻贝^[14]、虾夷扇贝^[11]、狮猴鲍^[5]等多个种类代谢率与体重均呈 M

表 1 皱纹盘鲍壳长与耗氧率幂函数回归关系*
Table 1 Regression model of oxygen consumption and shell length and body weight

温度 Tempe- rature (℃)	自变量 Variable	A	b	n	R^2
11	壳长 ¹⁾ (cm)	0.010	2.825	9	0.93
	活体重 ²⁾ (g)	0.083	0.911	9	0.91
	总干重 ³⁾ (g)	0.177	0.872	9	0.92
	干肉重 ⁴⁾ (g)	0.382	0.746	9	0.93
14	壳长(cm)	0.016	2.453	10	0.92
	活体重(g)	0.095	0.797	10	0.92
	总干重(g)	0.187	0.765	10	0.91
	干肉重(g)	0.414	0.677	10	0.92
17	壳长(cm)	0.024	2.364	13	0.94
	活体重(g)	0.139	0.779	13	0.93
	总干重(g)	0.266	0.752	13	0.93
	干肉重(g)	0.505	0.634	13	0.92
20	壳长(cm)	0.029	2.340	9	0.97
	活体重(g)	0.155	0.756	9	0.97
	总干重(g)	0.301	0.735	9	0.95
	干肉重(g)	0.583	0.636	9	0.96

* 幂函数关系为 $Y = aW^b$, n 为样本数, R^2 为回归指数.
1) Shell length, 2) Living weight, 3) Total dry weight, 4) Dry flesh weight.

$= aW^b$ 幂函数关系. 贝类代谢分为基础(或标准)代谢, 即空腹、静止状态的代谢率和贝类最大活动下的活跃代谢及处于两者之间的日常代谢^[10]. 本文测定的鲍耗氧率属日常代谢范围. 一般体重回归式中 a 值变化较大. 这除了贝类种的特异性和测定时的温度、盐度等环境条件以外还与所用方法(活体重、总干重、干肉重)不同有关. 本研究使用了体重的 3 个表示方法, 即活体重、总干重和干肉重, 建立了这些体重表达形式与耗氧率的回归公式, 便于与其它贝类的比较. 体重回归式中的 b 值, 多数研究结果之间相差较小. 如狮猴鲍的 b 值为 0.18~ 0.94^[5], Bayne 报道了 15 种贝类的 b 值介于 0.60~ 0.93 之间, 平均 0.72^[6], 本研究皱纹盘鲍平均为 0.755, 基本与其贝类相近.

贝类属变温动物, 温度是影响贝类呼吸率和代谢的主要因素之一^[7, 10]. 温度突变往往引起贝类呼吸率的急剧变化, 而温度缓慢变化则可使贝类有一个调节或驯化

的过程. 故在测定贝类不同温度的耗氧率之前, 必须经过一个暂养、驯化的过程^[16], 实验中应充分注意实验贝的驯化时间, 以保证皱纹盘鲍耗氧率的相对稳定, 且接近于自然状态下的情况. 一般在适温范围内,

表 2 皱纹盘鲍的摄食与生长

Table 2 Feeding and growth for *H. discus hannai*

温度 Temperature (℃)	组别 Group	贝个数 Number	初始平均值* Initial value				终止平均值 End value				
			壳长 Shell length (cm)	活体重* Living weight (g)	干肉重* Dry flesh weight (g)	壳重* Shell weight (g)	壳长 Shell length (cm)	活体重 Living weight (g)	干肉重 Dry flesh weight (g)	壳重 Shell weight (g)	100RCR
14	I	12	0.973	0.0981	0.0065	0.0295	1.225	0.1986	0.0149	0.0568	9.3
	II	9	1.394	0.2929	0.0249	0.0840	1.692	0.5404	0.0569	0.1541	6.6
	III	7	1.798	0.6387	0.0631	0.1738	2.044	0.9338	0.1040	0.2594	5.5
	IV	5	2.140	1.1935	0.1228	0.2922	2.403	1.5874	0.2142	0.4268	5.2
	V	3	2.620	2.0783	0.2610	0.5265	2.840	2.6031	0.2926	0.6314	5.0
17	I	10	1.049	0.1213	0.0086	0.0367	1.575	0.4156	0.0484	0.1129	10.7
	II	9	1.295	0.2331	0.0189	0.0678	1.811	0.6140	0.0706	0.1788	8.0
	III	7	1.797	0.6015	0.0614	0.1701	2.210	1.1900	0.1522	0.3391	5.6
	IV	5	2.257	1.2040	0.1497	0.3411	2.614	2.0021	0.2787	0.5530	5.7
	V	3	2.623	2.1029	0.2812	0.5581	2.998	3.2341	0.4792	0.8097	5.6
20	I	7	0.921	0.0811	0.0053	0.0251	1.449	0.3454	0.0458	0.1159	12.4
	II	8	1.382	0.2851	0.0241	0.0819	1.936	0.8029	0.1215	0.2665	8.3
	III	8	1.759	0.6022	0.0591	0.1652	2.180	1.1649	0.1855	0.3876	6.2
	IV	5	2.226	1.2493	0.1422	0.3277	2.610	2.1151	0.3627	0.6861	5.8
	V	3	2.553	1.9105	0.2370	0.4883	2.938	2.7380	0.5217	0.8875	5.6

* 为回归公式计算值.

表 3 皱纹盘鲍的 RGR、a、k₁、k₂ 和对海带的总转化率
Table 3 Relative growth rates, absorption efficiency, gross and net efficiency and gross conversion efficiency on *L. japonica* of *H. discus hannai*

温度 Temperature (℃)	组别 Group	K	RGR		a (%)	k ₁ (%)	k ₂ (%)
			L (%)	W (%)			
14	I	0.25	0.79	2.4	52.8	13.1	24.7
	II	0.33	0.67	2.1	58.5	20.6	35.3
	III	0.26	0.40	1.3	60.5	15.8	26.2
	IV	0.28	0.32	1.1	65.4	22.8	34.9
	V	0.11	0.29	0.8	53.6	5.6	10.4
17	I	0.21	0.83	2.5	62.6	16.5	26.3
	II	0.25	0.68	2.0	60.1	15.8	26.5
	III	0.26	0.47	1.4	62.0	20.5	33.5
	IV	0.18	0.36	0.9	64.7	15.5	24.0
	V	0.15	0.23	0.8	59.2	15.4	25.9
20	I	0.26	1.1	3.5	60.0	18.1	30.0
	II	0.33	0.8	2.5	56.9	28.9	50.9
	III	0.25	0.51	1.6	58.5	27.0	46.2
	IV	0.31	0.38	1.3	61.9	26.7	43.2
	V	0.27	0.33	0.9	51.4	28.2	54.8

各温度组鲍活体重(W, g) 与摄食率
(CR, g 海带干重·个⁻¹·d⁻¹) 的关系为:

14℃: CR= 0.023 W^{0.791}

随温度升高耗氧率加大, 本文与其他研究结果基本吻合.

3.2 摄食、生长与体重的关系

14、17、20℃投喂海带 29、49、42d 的摄食-生长实验结果见表 2、表 3.

(R²= 0.98, n= 5)

17℃: CR= 0.026 W^{0.711}

(R²= 0.96, n= 5)

20℃: CR= 0.031 W^{0.649}

(R²= 0.96, n= 5)

可知, 随鲍壳长、体重增加, 日摄食率呈增大趋势. 各温度组鲍的日相对摄食率随体重的增加呈下降趋势. 方差分析结果表明, 在相近壳长范围内(0.921~ 2.673cm), 皱纹盘鲍对海带的 CR、日相对摄食率均随温度升高而显著加大(p< 0.05) .

同温度下, 随鲍个体大小的增加, 壳长与体重的 RGR 均呈下降趋势, 14、17、20℃温度组的 RGR_L 分别为 0.52%、0.50%和 0.62%, RGR_W 分别为 1.64%、1.50%和 1.95%, 其中 20℃组明显高于 14℃和 17℃组(p< 0.05), 但 17℃组与 14℃组相差不大(p> 0.05) .

研究表明, 大多数贝类的摄食率均随体重的增加而增大, 同时, 在适宜温度范围内还随温度的上升而增加^[3,5,6]. 其中有人认为, 贝类摄食率与体重呈指数关系, 本研究结果也说明, 在同一温度组内, 鲍摄食率随体重增加而加大, 而相对摄食率则反之. 对于近似体重的鲍, 随温度的升高, 摄食率、相对摄食率均随温度的升高加大.

多数研究表明, 贝类相对生长率随体重的增加而减小^[3, 7, 10]. 本文研究表明, 其相对生长率随体重增加而下降. 贝类的生长均存在一个适宜温度范围, 高绪生等^[3]报道, 皱纹鲍适宜生长水温介于 15~ 22℃ 之间, 本项研究表明, RGR_L20℃ 组明显高于 17℃ 和 14℃ 组, 但 17℃ 组与 14℃ 组无显著差异, 主要是 17℃ 组鲍个体初始壳长 (1.049cm) 高于 14℃ 组 (0.973cm) 的原因.

3.3 各物质的比能值

皱纹盘鲍软体部干品、海带干品及鲍粪便干品的比能值分别为 19.2 (SD =

表 4 皱纹盘鲍日能量收支

Table 4 Energy budgets of *H. discus hannai*

温度 Temperature (℃)	组别 Group	C (J. ind. d ⁻¹)	E (J. ind. d ⁻¹)	E/C (%)	R (J. ind. d ⁻¹)	R/C (%)	P (J. ind. d ⁻¹)	P/C (%)	平衡 Balance (J. ind. d ⁻¹)
14	I	42.8	20.2	47.2	10.7	25.0	5.6	13.1	- 6.3
	II	102.8	42.7	41.5	24.8	24.1	21.2	20.6	- 14.1
	III	171.4	68.0	39.7	42.2	24.6	27.1	15.8	- 34.1
	IV	256.6	91.8	34.6	64.0	24.1	60.6	22.8	- 49.2
	V	377.0	175.0	46.4	100.7	26.7	21.0	5.6	- 80.3
17	I	94.3	35.4	37.5	41.8	44.1	15.6	16.5	- 19.0
	II	128.5	51.3	39.9	36.2	28.2	20.3	15.8	- 20.7
	III	171.4	65.1	38.0	65.4	38.2	35.6	20.8	- 5.3
	IV	325.6	115.0	35.4	105.0	32.3	50.6	15.6	- 55.0
	V	505.6	206.1	46.9	150.1	29.7	77.7	15.4	- 98.9
20	I	102.8	41.2	40.1	22.6	22.0	18.5	18.0	- 20.5
	II	154.2	66.5	43.1	49.7	32.2	44.6	28.9	+ 6.6
	III	214.2	88.9	41.5	74.3	34.7	57.9	27.0	+ 6.9
	IV	377.0	143.9	38.2	120.0	31.8	100.9	26.8	- 12.2
	V	462.7	224.9	48.6	161.5	34.9	130.3	28.2	+ 5.4

本研究能量收支方程误差(β) 约为2.9 ~ 17.6%, 其原因有: (1) 同其它贝类能量学研究一样, 忽略了鲍排泄所消耗的能量, 虽然此部分耗能在多数贝类中所中比例较

0.02)、8.57 (SD= 0.21) 和 7.23 (SD= 0.17) kJ·g⁻¹干重.

3.4 鲍对海带的同化率及毛、净生长率

同温度下 k_1 、 k_2 与体重关系不大 ($p>0.05$) (表 3). 14、17、20℃ 组 k_1 平均值分别为 15.6、16.8% 和 25.8%, k_2 分别为 26.3%、27.3% 和 45.0%.

14、17、20℃ 鲍摄食海带的转化效率平均值分别为 0.61、0.48 和 0.51, 总平均为 0.53, 其倒数为 1.9, 说明每摄食 1.9g 海带(干品), 鲍活体重增加 1g.

3.5 能量收支方程及误差的主要来源

根据鲍的呼吸代谢、摄食、生长和排粪及各物质能量含量, 统计 14、17、20℃ 下各组分所占比例, 建立了皱纹盘鲍的能量收支方程(表 4). 14~ 20℃ 内皱纹盘鲍摄入能量的 38.2~ 42.3% 仍通过粪便形式回到生态系统中, 约 24.9~ 31.1% 的能量用于自身代谢耗能, 此部分以产热形式耗散入系统中, 摄食能量中仅有 5.6~ 25.8% 的部分用于贝体自身软体部物质的积累.

小, 约占摄食能的 3~ 8%, 常忽略不计^[7,10], 但也是误差的重要来源之一. (2) 由于鲍粪便排于水中, 实验中不可能马上收集出来, 以致造成粪便中部分有机物溶

于水中,造成一定误差。(3)实验对鲍贝壳增长所消耗能量未做测定,此部分应列入生长能量部分(P),但多数研究中,生长能量部分仅从贝软体的能量增加考虑而忽略此部分能量增长。(4)皱纹盘鲍是一种爬行活动较活跃的贝类,分泌较多的粘液用于润滑足部,故粘液的分泌耗能也是一项误差源之一。

4 结 论

皱纹盘鲍的耗氧率在 16~4 时(夜间)耗氧率高于 4~16 时(白天),18~20 时达峰值,耗氧率与壳长、体重均呈幂函数关系。同温度下鲍日摄食率与体重呈幂指数关系。14~20℃内鲍对海带的总转化效率为 53%,皱纹盘鲍摄食能量中只有少部分能量(5.6~28.2%)用于生长,而大部分用于呼吸(22.0~38.2%)和排粪(34.6~48.6%),皱纹盘鲍是一种活动性较强的腹足类,用于代谢部分的能量消耗较高,用于生长的部分较少,这与其长期进化结果以及在生态系统中的地位与作用相对应。

参考文献

- 1 毛兴华等. 1997. 海湾扇贝和栉孔扇贝的碳代谢及能量代谢. 海洋学报, 19(4): 132~137.
- 2 陈觉民等. 1986. 海水化学. 北京: 农业出版社, 1~355.
- 3 高绪生等. 1990. 温度对皱纹盘鲍稚鲍摄食与生长

的研究. 海洋与湖沼, 21(1): 20~26.

- 4 常亚青、王子臣. 1995. 魁蚶个体能量收支的研究. 辽宁省第二届青年学术年会论文集, 大连: 大连理工大学出版社, 193~195.
- 5 Barkai, K. & Griffiths, C. L. 1988. An energy budget for the south African abalone *Haliotis midae* Lirnaeus. *J. Moll. Stud.*, **54**: 43~51.
- 6 Bayne, B. L. 1976. Marine mussels, their Ecology and Physiology. Cambridge Univ. Press, London and New York.
- 7 Carefoot, T. H. 1987. Gastropoda. In: Animal Energetics. Vol. 2. edited by Pandian T. J. & Vernberg, F. J. Academic Press, New York.
- 8 Crisp, D. J. 1971. Energy flow measurements. In: Methods for the Study of Marine Benthos I. B. P. handbook edited by Holme N. A. and McIntyre, A. D. 197~279.
- 9 Dame, R. F. 1972. The ecological energetics of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol (Berlin)*, **17**: 243~250.
- 10 Griffiths, C. L. & Griffiths, R. 1987. Bivalvia. In: Animal Energetics. Vol. 2. edited by Pandian, T. J. & Vernberg, F. J. Academic Press, New York.
- 11 MacDonald, B. A. 1988. Physiological energetics of Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* larvae. *J. Mar. Exp. Biol. Ecol.*, **120**: 155~170.
- 12 Sprung, M. 1984a. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*) I. Shell growth and biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**: 283~293.
- 13 Sprung, M. 1984b. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*) II. Food uptake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**: 295~303.
- 14 Sprung, M. 1984c. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*) III. Respiration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **18**: 171~178.
- 15 Whyte, J. N. C. et al. 1987. Assessment of biochemical composition and energy reserves in larvae of the scallop *Patinopecten yessoensis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **113**: 113~124.
- 16 Widdow, T. & Bayne, B. L. 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **51**: 827~843.