南黄海梭形纽鳃樽昼夜垂直移动的初步研究*

刘永芹^{1,2} 孙 松^{1,3} 张光涛^{1,3}

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室 青岛 266071; 2. 中国科学院大学 北京 100049;3. 中国科学院海洋研究所胶州湾海洋生态系统研究站 青岛 266071)

提要 本文对 2006 年 12 月、2007 年 5 月和 6 月在南黄海两个连续站 S1-4 和 S3-3 采集的梭形纽 鳃樽的昼夜垂直移动进行了研究。结果表明,在不同季节不同海域该种昼夜垂直移动行为略有差异。 在 S1-4 站位,12 月份梭形纽鳃樽复体从未到达底层(50—70m),在 0—50m 的水层中表现出不规则的 昼夜垂直移动。从中午(12:00)到傍晚(18:00)主要分布在表层,之后移动到较深的水层(10—30m),而 单体由于数量较少而未进行昼夜垂直移动分析;5、6 月份,该种单体和复体都出现了明显的反向昼 夜垂直移动,即白天迁移到表层,夜间向底层迁移,5 月份尤为明显。在 S3-3 站位,12 月份和 5 月份 梭形纽鳃樽的单体和复体几乎在整个水层都有分布。12 月份梭形纽鳃樽复体在夜间有向下移动的趋 势,在 06:00 时到达最底层,白天主要分布在 20m 以上的水层中。5 月份梭形纽鳃樽单体和复体昼夜 垂直移动不明显,但主要分布在 10—20m 的水层中。

关键词 南黄海; 梭形纽鳃樽; 垂直分布; 昼夜垂直移动 中图分类号 S965

梭形纽鳃樽(Salpa fusiformis Cuvier)属于海樽类, 由于该种具有较高的滤水率和摄食率,能够对浮游 植物产生较大的摄食压力,因此会对其他植食性浮 游动物(如桡足类)的种群发展造成影响(Ménard et al, 1994; Paffenhöfer et al, 1995; Kremer, 2002), 最终影 响整个浮游动物的群落结构,因此在海洋生态系统 中具有非常重要的作用。在我国长江口及济州岛邻近 水域、东海、台湾海峡西部、闽南沿岸至台湾浅滩水 域、南海、西沙、中沙、南沙及其邻近水域都有梭形 纽鳃樽的分布(黄宗国, 2008; 林茂, 1988; 王学锋等, 2010), 该种在东海具有较大的数量, 很多研究者对 其在该海域的生态分布特点也进行了详细的报道(徐 兆礼等, 2007a, 2007b, 2008), 但在黄海并不常见。 1965年9、10月份曾经在北黄海发现梭形纽鳃樽(陈 介康, 1978), 2007 年 5、6 月份该种在南黄海大量出 现。梭形纽鳃樽特殊的生活史是造成该种出现较大集 群的一个主要原因, 该种类生活史中存在两个世代,

单体和复体。单体通过无性繁殖至少 3 条链状复体, 每条复体链上单个复体的个体数为 50—100 个以上, 且每两天释放一次(Braconnot, 1963; Braconnot *et al*, 1988)。梭形纽鳃樽这种单体和复体交替进行的生活 史方式,使种群数量呈指数性增加,从而导致大规模 集群的出现。梭形纽鳃樽的两个世代对温度的耐受能 力也存在差异,调查发现在冬季温度较低时,该种主 要以复体的形式存在(Brattström, 1972)。

浮游动物的垂直分布存在时间(如昼夜、季节)和 空间差异,其分布规律不仅与本身的生态习性和生 理变化(如种类、发育期)有关,而且还受外界环境(如 饵料、光照、温度和水团)的变化影响(郑重等,1965)。 浮游动物的昼夜垂直移动对其生存、繁衍也具有重要 作用,因此研究浮游动物的昼夜垂直移动具有重要 意义。在其他海域,研究者对梭形纽鳃樽的昼夜垂直 移动进行了研究,但在南黄海海域未见报道。因此本 文依据 2006 年 12 月、2007 年 5 月和 6 月在南黄海

通讯作者: 孙松, E-mail: sunsong@ms.qdio.ac.cn

^{*} 中国科学院知识创新工程重点项目群, KZCX2-YW-Q07 号; 国家自然科学基金, 40821004 号; 中国科学院对外合作重点 项目资助, GJHZ200808 号; 国家 973 项目, 2011CB403601 号。刘永芹, E-mail: yongqinl@163.com

收稿日期: 2012-05-18, 收修改稿日期: 2013-03-23

的两个连续站 S1-4 和 S3-3 用分层网采集的梭形纽鳃 樽, 对其昼夜垂直移动进行了初步探讨。

1 材料与方法

1.1 采样方法及样品处理

2006年12月30日、2007年5月21日和6月 17日在南黄海连续站S1-4(123°E,35°N)、及2006年 12月31日和2007年5月25日在连续站S3-3(121.5°E, 35°N)用改进过的大型浮游动物网(网口面积 0.5m², 网 目孔径为330µm, 网长2.8m)进行垂直分层拖网(图 1)。 在S1-4站位(水深71m),拖网水层为 0—10m,10—20m, 20—30m,30—50m,50—70m。在S3-3站位(水深38 m), 拖网水层为:0—10m,10—20m,20—30m,30—37m。 24h内每隔3h进行一次样品采集,共采样9次。样品 置于 5%甲醛海水溶液中固定保存。在实验室中,根 据 Foxton(1961)的方法,鉴定出梭形纽鳃樽(Salpa fusiformis Cuvier)的单体和复体两个世代,并分别计 数。丰度以每立方米水体中的个体数(ind/m³)表示。



1.2 环境因子

在每个观测站位同步采取水样以测定叶绿素 *a* 的浓度。叶绿素 *a* 浓度的测定采取荧光法(海洋调查规范, GB/T 12763.6-2007),取 500mL 水样经 GF/F 滤 膜过滤。截留在滤膜上的浮游植物细胞用 90%丙酮萃取 24h,萃取液在 Turner Designs Fluoroeter, Model 7200-000 上测定。温度数据来自温-盐-深(CTD, Seabird 19 plus)观测,由国家海洋局二所提供。

2 结果

2.1 水文条件

在 S1-4 站位, 12 月份在 50m 以上整个水层中温 度几乎没有变化,约为 12℃,但存在一定的昼夜变化, 白天水温略高于夜间,但变幅很小,在 0.5℃以内, 而 50m 以下的水层温度随深度增加逐渐降低。每个 时间点叶绿素 a 浓度在各水层相差不大, 但存在昼夜 变化。白天(09:20—15:00)浓度低于 0.4mg/m³, 18:00 之后浓度逐渐升高(图 2a)。5月份温度随着深度的增 加基本呈现降低趋势,根据温度梯度>0.2℃/m 确定 温跃层位于水深 15—35m 处。温度昼夜变化不大, 白 天表层温度略高于夜间。0-20m 水层叶绿素 a 浓度 比较低, 昼夜变化不大。在 20m 以下水层, 昼夜变化 较复杂。09:00-12:00 时,在 50m 水层出现最高值 (0.8mg/m³), 而从 15:00 到 03:00, 叶绿素 a 浓度在 30m 水层出现最大值(约 0.5mg/m³)(图 2b)。6 月份温 度也随深度的增加而降低,温跃层位于水深11-31m 处。温度存在昼夜变化, 15:00-00:00 表层温度约为 22℃; 03:00—15:00 时温度略低, 约为 21℃。10m 以 下的水层基本无昼夜变化。整个水层叶绿素 a 浓度低 于 0.3mg/m³, 昼夜变化不明显。浓度随深度的增加而 升高,除09:00在50m水层达到最大值外,其他时间均 在 30m 水层出现(图 2c)。

在 S3-3 站位, 12 月份整个水层中的温度变化不 大,温度约为 12℃,昼夜变化也不明显。整个水层叶 绿素 *a* 浓度基本相同,昼夜变化不明显,在 0.8— 1mg/m³之间(图 3a)。5 月份 0—15m 水层温度随深度 的增加下降明显,温跃层位于水深 14—21m 处。该水 层夜间(21:00—03:00)温度略低与白天(09:00—18:00), 但相差不大,约 0.5℃。在 15m 以下的水层温度变化 不大,昼夜变化也不明显,约为 11℃。水层中叶绿素 *a* 浓度相对较高,在 0.3—2.0mg/m³之间。在 20m 以 上的水层,浓度随深度的增加而升高,但昼夜变化不 大。但在 20m 以下的水层,21:00—12:00 叶绿素 *a* 浓 度基本没有变化,约为 1mg/m³。15:00 到 18:00,叶绿 素 *a* 浓度随深度增加逐渐降低(图 3b)。

2.2 垂直分布和昼夜垂直移动

对连续站分层网的样品进行分析发现,在 S1-4 站位,12月份梭形纽鳃樽复体存在不规则的昼夜垂直 移动行为,白天(上午 09:20 到傍晚 18:00)主要分布于 0—30m 的水层, 21:00 时达到最深层(30—50m),之 后略向上层迁移。但从 03:00 到 09:00 表层中几乎没





有复体的存在,90%以上的个体占据10—30m的水层, 而在底层所有时间均未发现梭形纽鳃樽复体(图 4a)。 该站位梭形纽鳃樽单体数量较少,未进行昼夜垂直 移动分析。5月份梭形纽鳃樽单体和复体都表现出明 显的反向昼夜垂直移动行为。早上06:00时梭形纽鳃 樽主要集中在底层,之后逐渐向上迁移,18:00时到达 表层。从中午到傍晚,超过 80%的单体和复体在 20m 以上的水层。在 18:00 之后,该种逐渐向下迁移,早 上 06:00 时主要分布在 30m 以下的水层,比例超过 85%(图 4b)。6月份梭形纽鳃樽的单体和复体也表现 出反向昼夜垂直移动,但没有5月份明显。18:00时, 复体几乎全部分布于表层。超过 90%的单体从 00:00 到 03:00 到达底层,在其他时间内主要集中在 10—30 m 的水层中。与单体相比,复体从 00:00 到 03:00 到达 最深的水层,但各层中个体的数量差异并不大(图 4c)。 在 S3-3 站位, 12 月份梭形纽鳃樽复体也表现出 较为明显的反向昼夜垂直移动。在 21:00 时几乎整个 水层中均有复体出现。从 00:00 到 06:00 复体逐渐向 下迁移,在 06:00 时到达最低层(30—36m),超过 90% 的复体位于 30—36m 的水层中。从 09:00 到 18:00 复 体主要分布在 0—20m 的水层中,特别是在 09:00 和 18:00,90%的个体分布在表层(0—10m)。在 21:00 时 梭形纽鳃樽复体几乎在整个水层中均有分布,且丰 度上各层之间没有明显差异(图 5a)。该站位梭形纽鳃 樽单体数量较少,未进行昼夜垂直移动分析。5 月份 梭形纽鳃樽单体和复体昼夜垂直移动分析。5 月份 梭形纽鳃樽单体和复体昼夜垂直移动分析。5 月份 肉和复体主要分布在 10—20m 的水层中。在 12:00 时 90% 的复体分布的水 层最深,而在 18:00时 70% 单体主要分布在底层(图 5b)。



Fig.3 Diel vertical distribution in ($^{\circ}$ C) and chl *a* concentration (mg/m³) at S3-3 a: 2006 年 12 月; b: 2007 年 5 月

3 讨论

研究发现, 梭形纽鳃樽属于暖温种(徐兆礼等, 2008), 但在自然环境中该种出现的水域温度范围较 广, 能够在 7—26℃的水域中生存(Kott, 2005; 徐兆 礼等, 2008)。本研究中该种出现水域温度在 12—22℃ 之间, 在上述范围之内。从图 4a 可以看出, 12 月份 在 S1-4 站位梭形纽鳃樽从未到达温度小于 12℃的底 层,该站位 50m 以下温度急剧降低,这可能阻碍了梭 形纽鳃樽向底层的迁移。而在 S3-3 站位水深较小,整 个水层混合较好, 水温在 12℃左右,该站位梭形纽鳃 樽复体在整个水层中都有分布(图 5a)。

温度对梭形纽鳃樽整个种群的分布产生了影响, 使其限制在水温高于 12℃的水域中,但这并不是该 种出现昼夜分布差异的原因。冬季梭形纽鳃樽的昼夜 垂直移动行为并不明显,白天倾向于分布在表层,而 夜间主要分布在次表层或底层(图 4a)。2007 年 5 月份 该种表现出明显的反向昼夜垂直移动行为,即白天 向表层迁移而夜间向底层迁移,而且其昼夜垂直移 动较强,甚至能够穿过温跃层(图 2b,4b)。12 月份在 S1-4 站位 50m 以上的水层及 S3-3 站位,温度几乎没 有变化,但梭形纽鳃樽复体表现出一定的昼夜垂直 移动行为; 5、6 月份该种的昼夜垂直移动规律与水层 中温度的变化趋势并没有明显关系。Harbison 等(1979) 的室内实验结果也发现在一定温度范围内, 梭形纽 鳃樽对温度的变化并不敏感, 据此他认为该种的昼 夜垂直移动与温度无关, 本研究结果支持这一观点。

研究者发现在许多海域, 梭形纽鳃樽表现出与 其他浮游动物相同的昼夜垂直迁移行为, 即白天向 底层迁移, 而夜间向表层迁移(Franqueville, 1971; Harbison *et al*, 1979)。在黄海的其他暖温种中, 如太 平洋磷虾的部分幼体(N2、MN 和 C1 期幼体)、强壮 箭虫等也发现了昼夜垂直移动的季节变化(王真良等, 1989;陶振钺, 2008¹⁾)。另外, 刘晓丹等(1991)发现 11 月份北黄海海域中华哲水蚤的桡足幼体午夜至日出, 密集区在 15—25m, 中午密集区上移到表层, 傍晚又 下降到 15—25m 层, 其昼夜垂直移动行为与本研究 中 12 月份梭形纽鳃樽的行为相似。事实上梭形纽鳃 樽的垂直移动行为非常复杂, 在不同的情况也各不 相同。日本学者发现春季日本暖涡处, 梭形纽鳃樽的 昼夜垂直移动比较弱, 且仅单体存在昼夜垂直移动 行为(Tsuda *et al*, 1992)。

已有研究发现浮游动物的昼夜垂直移动与光、温

1) 陶振铖, 2008. 黄海太平洋磷虾种群生态学研究. 青岛: 中国科学院海洋研究所博士论文



图 4 2006 年 12 月(a)、2007 年 5 月(b)和 6 月(c)S1-4 站位梭形纽鳃樽的昼夜垂直移动 Fig.4 Diel vertical distribution of *S. fusiformis* at S1-4 in December 2006 (a), May (b) and June (c) 2007 白: 单体; 灰: 复体

度、饵料及捕食者的捕食等因素有关(王真良等, 1989; 刘顺会等, 2008)。Bathmann(1988)发现不同调查海域 梭形纽鳃樽分布的水层不同,该种倾向于避开浮游 植物浓度较高的水层。但从图 2 和图 3 可以看出, 12 月份叶绿素 *a* 浓度在整个水层中几乎没有变化, 5、6 月份在叶绿素 *a* 浓度较高的水层也有梭形纽鳃樽单





体和复体出现。Bathmann(1988)的研究中水层最高叶 绿素 *a* 浓度超过 3mg/m³,这可能超过了梭形纽鳃樽 能够容忍的浓度上限。而本研究中梭形纽鳃樽出现水 层的最高叶绿素 *a* 浓度为 2.0mg/m³,推测可能只有环 境中浮游植物浓度超过临界浓度时,才会表现出这 种避开高浓度浮游植物的特点,而相对较低的浮游 植物浓度环境并不会对梭形纽鳃樽的昼夜垂直移动 造成影响。

Ohman 等(1983)在 *Pseudocalanus* sp.中也发现了 反向的昼夜垂直移动行为,他们认为与躲避捕食者 的捕食有关。研究发现在其他海域中,梭形纽鳃樽的 捕食者有新西兰拟鲈(*Parapercis colias*)(Thompson, 1948),棘银斧鱼(*Argyropelecus aculeatus*)(Hopkins *et al*, 1985)和幼日本鲐(*Scomber japonicus*)(Nishimura, 1958)等。另外研究发现,纽鳃樽大量出现的海域鳀鱼 也会摄食纽鳃樽(Mianzan *et al*, 2001)。在南黄海海域 鳀鱼是黄海主要经济鱼类,在4,5月份进入黄海产 卵。马绍赛(1989)的研究表明,鳀鱼在冬季无温盐跃 层时,具有明显的昼夜垂直移动,白天在中下层或底 层,而夜间几乎在整个水层都有分布;而温盐跃层存 在时,主要分布于跃层之上。鲐鱼在黄海也有分布, 在春夏季进入黄海产卵(王为祥等,1984),该种具有 趋光性,而背景光(模拟月光)会造成其趋光率降低 (俞文钊等,1981)。据此推测,鳀鱼和鲐鱼的垂直移动 行为与本研究中三个月份梭形纽鳃樽的昼夜垂直移 动行为类似,因此推测该种类的昼夜垂直移动可能 不是由于躲避捕食者造成的。罗会明认为(1983),浮 游动物的昼夜垂直移动还可能与光有关。本研究发现, 在水深较大的水域中梭形纽鳃樽在冬季和春季表现 出一定的趋光性,这支持罗会明(1983)的观点;而夏 季(6 月份)这种趋光性相对较弱,在白天梭形纽鳃樽 仅到达次表层区域,这可能是由于夏季白天表层较 大的光强超出了梭形纽鳃樽的耐受范围导致。

致谢 本研究温度数据由国家海洋局第二海洋研究所黄大吉研究员提供,叶绿素浓度数据由课题组提供,谨致谢忱。

参考文献

马绍赛, 1989. 黄、东海越冬鳀鱼的分布与水文条件的关系. 水产学报, 13(3): 201—206

- 王为祥,朱德山,1984. 黄海鲐鱼渔业生物学研究 ... 黄、渤海 鲐鱼行动分布与环境关系的研究..海洋水产研究,6: 59—77
- 王学锋, 李纯厚, 贾晓平等, 2010. 北部湾海樽类的种类组成 及分布. 渔业现代化, 37(2): 59—63
- 王真良,刘晓丹,1989. 北黄海浮游动物昼夜垂直移动的初步 研究. 黄渤海海洋,7(4):50—54
- 刘顺会,孙松,韩博平,2008. 浮游动物昼夜垂直迁移机理的 主要假说及其研究进展. 生态科学,27(6):515—521
- 刘晓丹,王真良,1991. 北黄海中华哲水蚤各期幼体昼夜垂直 移动的初步研究. 海洋学报,13(2):247—253
- 陈介康, 1978. 在黄海北部发现的两种纽鳃樽. 动物学杂志, 2: 13—16
- 林茂, 1988. 台湾海峡西部海域海樽类(Thaliacea)的初步分析. 海洋通报, 7(4):66—71
- 罗会明, 1983. 光对中华哲水蚤昼夜垂直移动的影响. 厦门大 学学报自然科学版, 22(1): 82—87
- 郑重,郑执中,王荣等.1965.烟、威鲐鱼渔场及邻近水域浮游 动物生态的初步研究.海洋与湖沼,7(4):329—354
- 俞文钊,何大仁,郑玉水,1981. 蓝圆鲹和鲐鱼趋光行为的研 究. 海洋学报(中文版),1:149—156
- 徐兆礼,孙军,林茂,2008. 东海海樽类生态类群统计分析. 生态学报,28(11): 5698—5705
- 徐兆礼,林茂,2007a.东海海樽类种类组成和多样性.海洋水 产研究,28(1):26—32
- 徐兆礼,林茂,张金标,2007b. 东海海樽类数量分布及与环境 的关系.海洋与湖沼,38(6):549—554
- 黄宗国, 2008. 中国海洋生物种类与分布. 北京: 海洋出版社, 726
- Bathmann U V, 1988. Mass occurrence of Salpa fusiformis in the spring of 1984 off Ireland: Implications of sedimentation processes. Marine Biology, 97: 127—135
- Braconnot J C, 1963. Etude du cycle annuel des salpes et dolioles en rade de Villefranche-sur-Mer. Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, 28: 21–36
- Braconnot J C, Choe S M, Nival P, 1988. La croissance et le développement de Salpa fusiformis Cuvier (Tunicata, Thaliacea). Annales de l'Institut Océanographique, Paris, 64: 101— 114
- Brattström H, 1972. On *Salpa fusiformis* Cuvier (Thaliacea) in Norwegian coastal and offshore waters. Sarsia, 48: 71–90

- Foxton P, 1961. *Salpa fusiformis* Cuvier and related species. Discovery Reports, 32: 3–32
- Franqueville C, 1971. Macroplancton profond (invertebres) de la Mediterranee nord-occidentale. Tethys, 3: 11–56
- Harbison G R, Campenot R B, 1979. Effects of temperature on the swimming of salps (Tunicata, Thaliacea): Implications of vertical migration. Limnology and Oceanography, 24(6): 1081—1091
- Hopkins T L, Baird R C, 1985. Feeding ecology of four hatchetfishes (Sternoptchidae) in the eastern Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science, 36(2): 260—277
- Kott P, 2005. Catalogue of tunicate in Australian waters. Australian Biological Resources Study. Department of the Environment and Heritage, Canberra, Australia: 301
- Kremer P, 2002. Towards an understanding of salp swarm dynamics. ICES Publication CM2002, N: 12
- Ménard F, Dallot S, Thomas G et al, 1994. Temporal fluctuations of two Mediterranean salp populations from 1967—1990. Analysis of the influence of environmental variables using a Markov chain model. Marine Ecology Progress Series, 104: 139—152
- Mianzan H, Pájaro M, Alvarez Colombo G et al, 2001. Feeding on survival-food, gelatinous plankton as a source of food for anchovies. Hydrobiologia, 451: 45–53
- Nishimura S, 1958. Quelques remarques sur l'ingestion du salpe, Salpa fusiformis Cuvier, chez les maquereaux pêchés dans la mer du Japan orentale. Annual Reports of the Japan Sea Regional Fisheries Laboratory, 4: 105–112
- Ohman M D, Frost B W, Cohen E B, 1983. Reverse diel vertical migration: an escape form invertebrate predators. Science, 220: 1404—1407
- Paffenhöfer G A, Atkinson L P, Lee T N *et al*, 1995. Distribution and abundance of thaliaceans and copepods off the southeastern USA during winter. Continental Shelf Research, 15: 255–280
- Thompson H, 1948. Pelagic Tunicates of Australia. Commonwealth Council for Scientific and Industrial Research, Melbourne, Australia: 196
- Tsuda A, Nemoto T, 1992. Distribution and growth of salps in a Kuroshio warm-core ring during summer 1987. Deep-sea Research, 39(suppl. 1): S219—S229

DIEL VERTICAL MIGRATION OF SALPA FUSIFORMIS CUVIER IN THE SOUTHERN YELLOW SEA

LIU Yong-Qin^{1, 2}, SUN Song^{1, 3}, ZHANG Guang-Tao^{1, 3}

(1. Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Science, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Jiaozhou Bay Marine Ecosystem Research Station, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract Diel vertical migration (DVM) of *Salpa fusiformis* was studied at stations S1-4 (71m deep) and S3-3 (38m deep) in the southern Yellow Sea. Samples were collected in December 2006, May and June 2007. Results shows that the DVM varied in season and region. At station S1-4, in December, the aggregate form exhibited irregular DVM in the upper 50m. They concentrated in the surface layer from noon to sunset, and then migrated to deeper layer (10—30m), but never reached deep layer (50—70m). The solitary form in this month was too scarce to analyze. In May and June, both aggregate and solitary forms showed significant reversed DVM. They migrated upward to the surface water during daytime and downward to the bottom at night. At station S3-3, the aggregate form in December migrated downward at night and reached the bottom at 06:00. They dominated in the upper 20m during daytime. In May, the DVM was not significant for both forms and mainly distributed in shallow layer of 10—20m.

Key words the southern Yellow Sea; Salpa fusiformis; vertical distribution; diel vertical migration