

黄海太平洋磷虾的幼体分布及发育途径*

陶振铖^{1,2} 李超伦¹ 孙松^{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. 中国科学院胶州湾海洋生态系统国家野外研究站 青岛 266071)

摘要 通过镜检分析网采样品和现场培养实验相结合的方法,研究了2006年4月份黄海太平洋磷虾的幼体分布、早期幼体发育和幼体发育途径。结果表明,4月份是南黄海太平洋磷虾繁殖发育的高峰期,幼体在种群组成结构中占绝对优势,占种群总数量的90.85%,其中原蚤状幼体和蚤状幼体占种群比例分别是51.9%和26.9%。相关性分析结果表明,太平洋磷虾不同幼体发育期丰度存在显著的正相关关系;卵丰度分布跟叶绿素 a 浓度有显著的正相关关系;原蚤状幼体和蚤状幼体丰度分布跟叶绿素 a 浓度、海水温度等环境因子没有显著相关关系。在南黄海,太平洋磷虾的幼体发育主要遵循以下途径:卵→无节幼体→后期无节幼体→原蚤状幼体→蚤状幼体 F1(0'7, 1'7)→蚤状幼体 F2(1'4"7, 3'1"7)→蚤状幼体 F3(5"7)→蚤状幼体 F4(5"5)→蚤状幼体 F5(5"3)→蚤状幼体 F6(5"1)。太平洋磷虾在15℃下的幼体发育速度明显快于4℃。15℃下幼体发育到C1期只需5.6天,而4℃下则需要16.1天。

关键词 太平洋磷虾;幼体;分布;发育;黄海

中图分类号 S932.5

太平洋磷虾(*Euphausia pacifica* Hansen)作为目前已开发利用的六种主要磷虾资源之一,广泛分布于北太平洋北部及其临近近岸海域(Boden *et al*, 1955; Brinton, 1962; Mauchline *et al*, 1969; Brinton, 1975; Sawamoto, 1992)。在它分布的海域,太平洋磷虾是海洋食物链(网)中连接初级生产和高级捕食者的中间环节。在黄海,太平洋磷虾是黄海海洋生态系统中大型浮游动物的优势种和功能群(Hong, 1969; 蔡秉及, 1986),是黄海冷水团的指示种和代表种(王荣等, 2003),也是黄海生态系统中鱼类等上层营养级生物的重要饵料(孟田湘, 2003; 薛莹等, 2004),其种群组成以及数量变化直接影响着黄海经济鱼类的资源动态,进而影响到整个黄海海洋生态系统的变化(Sun *et al*, 2010)。

随着对磷虾渔业重视度越来越高,人们对太平洋磷虾实验生物学方面的研究也越来越深入。Knight

(1984)提出太平洋磷虾在环境条件适合的情况下遵循一个短而直接的发育路径。太平洋磷虾在不同海区,其生活史有着不同的发育途径(Suh *et al*, 1993)。针对磷虾生活史方面的研究,国外进行了大量工作,特别是北美西海岸以及日本海域(Marr, 1962; Ross *et al*, 1982; Iguchi *et al*, 1993, 1994)。国内关于太平洋磷虾的研究主要集中在分类及生态分布方面的论述。刘会莲等(2002)在2001年对南黄海和东海北部太平洋磷虾的早期幼体发育进行了初步研究。然而,对黄海太平洋磷虾幼体分布及其发育途径方面的研究,目前尚未见报道。本文围绕太平洋磷虾种群补充的几个关键问题开展研究:主要繁殖季节的种群分布和结构、幼体发育途径和各幼体阶段的发育时间。通过镜检分析网采样品和现场培养实验相结合的方法,对黄海太平洋磷虾的幼体发育情况进行了探讨,以期对太平洋磷虾在黄海的种群补充研究提供基础资料,进

* 国家自然科学基金资助项目,40821004号;中国科学院知识创新工程重要方向项目群,KZCX2-YW-Q07-05号;中国科学院对外合作重点项目,GJHZ200808;国家科技支撑计划资助项目,2008BAC42B01号。陶振铖,男,博士研究生,研究方向:海洋浮游动物生态学, E-mail: taozc@qdio.ac.cn

通讯作者:孙松,男,研究员,研究方向:海洋生态学, E-mail: sunsong@qdio.ac.cn

收稿日期:2012-01-28,收修改稿日期:2012-06-15

而为我国海洋资源的可持续利用与开发提供科学依据和咨询。

1 材料与方法

1.1 调查时间、站位和环境因子

2006年4月10日到4月30日,利用“北斗号”调查船进行南黄海综合调查,调查站位38个,几乎涵盖125°E以西的整个南黄海海域(图1)。

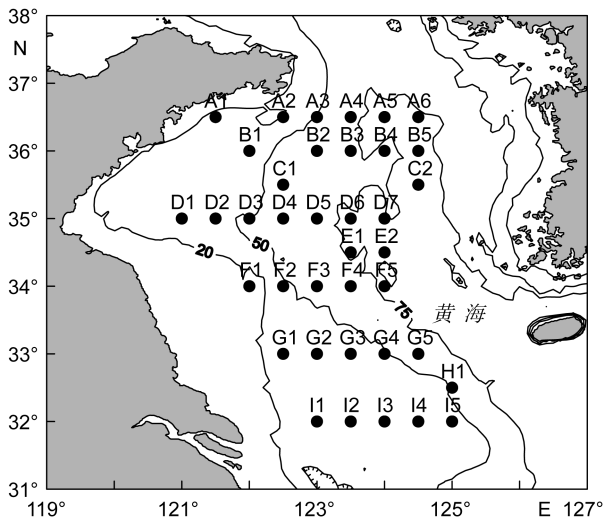


图1 调查站位图

Fig.1 Sampling stations in the Yellow Sea in April 2006
标出20、50和75m等深线

调查站位的温度和盐度由CTD(SeaBird Electronics, SBE25)现场测定。用于测定叶绿素 a (chlorophyll a)浓度的海水水样取自0、10、20、30、50m和近海底2m,可根据现场条件适当调整采水水层。水样采集后,将500mL水样过滤到Whatman GF/F玻璃纤维滤膜(0.70 μ m)上,然后立即保存在-20℃冰箱内。叶绿素的测定先经90%丙酮溶液在4℃条件下萃取24h,然后用Turner Designs荧光计测定叶绿素 a 的含量(Parsons *et al*, 1984)。根据Satapoomin *et al*(2004)的方法,将各水层的叶绿素 a 浓度进行梯形积分,得出每个站位的叶绿素 a 浓度。

1.2 采样和鉴定方法

样品采集和室内处理均按照国家“海洋调查规范:第6部分—海洋生物调查 GB/T 12763.6-1991”进行。调查中采集太平洋磷虾样品的网具均为标准浮游动物大网(网口直径80cm,筛绢规格CQ14,网目孔径0.50mm)。取样时由距海底3m垂直拖曳至表层。所有拖网速度均为0.7 \pm 0.1m/s。样品用5%的甲醛溶液

(最终浓度)固定保存。所有生物学丰度单位均为ind/m³。

回到实验室后,在解剖镜下镜检网采样品,计数卵、幼体和成体数量,并记录幼体发育期和发育型,分析太平洋磷虾的发育途径。太平洋磷虾的幼体发育包括12个幼体期,从卵(egg)开始发育,依次经过2个无节幼体期(nauplius: N1, N2),1个后期无节幼体期(metanauplius: MN),3个原溞状幼体期(calyptopis: C1, C2, C3),6个溞状幼体期(furcilia: F1, F2, F3, F4, F5, F6),然后发育到未成体(juvenile: J),最后发育为成体(adult: A)。太平洋磷虾幼体期的分析和鉴别根据Boden(1950), Ross(1981)和Suh *et al*(1993)的描述,各期溞状幼体不同发育型的描述见表1。例如:溞状幼体I期(F1),腹部无腹肢或有1—5对不具毛的腹肢,尾节具7根端刺。F1期幼体发育型为0'7—5'7。溞状幼体II期(F2)的发育型最为复杂,腹部有无毛腹肢和具毛腹肢,尾节具7根端刺。例如:F2期溞状幼体,腹肢有3个无刚毛腹肢和1个具有刚毛腹肢,发育型为3'1"7。F3期以后的溞状幼体期,5对具刚毛腹肢都已发育完全,发育型主要表现为尾节端刺数目的变化,最终发育到F6期溞状幼体尾节只有1个端刺,发育型为5"1。

1.3 太平洋磷虾的获取和幼体培养实验

培养实验所需的太平洋磷虾均由标准浮游动物大网从距海底3m处垂直拖曳至表层获取,将网底管中的捕获物导入装有现场海水的保温桶中,迅速转入实验室,用汤勺挑选出活跃的成熟度相对较高的雌体,放入5L塑料桶内,置于恒温培养箱中避光暂养,培养箱的温度设定与采集到磷虾的现场海水温度相同,并且暂养用的海水必须预先调节到培养温度。暂养过程不投饵,时间不能超过1h。

在2006年4月份的调查中,进行了两次太平洋磷虾幼体发育培养实验。第一次为2006年4月13日至4月19日在A4站进行,成熟雌体产的卵在4℃下进行孵化和发育;第二次为2006年4月15日至4月29日在B1站位进行,成熟雌体产的卵在15℃下孵化发育。用于孵化、发育培养实验的卵数量不少于300个。将卵每30个一组各放入装有60mL过滤海水(经70 μ m筛绢滤过)的100mL小烧杯中,然后至于恒温培养箱中避光孵化培养。每隔6—8h观察一次卵的孵化和幼体的发育情况,记录从卵到各幼体期的发育时间。

1.4 数据分析

所有温度、盐度和太平洋磷虾种群丰度等值线图

表 1 太平洋磷虾蚤状幼体期不同发育型描述
Tab.1 Description of *E. pacifica* furcilia larvae in different developmental forms

蚤状幼体期	发育型	腹肢数量(对)	无毛腹肢(对)	具毛腹肢(对)	尾节端刺数量(根)
F1	0'7	0	0	0	7
	1'7	1	1	0	7
	2'7	2	2	0	7
	3'7	3	3	0	7
	4'7	4	4	0	7
	5'7	5	5	0	7
F2	1''7	1	0	1	7
	1'1''7	2	1	1	7
	2'1''7	3	2	1	7
	3'1''7	4	3	1	7
	4'1''7	5	4	1	7
	2''7	2	0	2	7
	1'2''7	3	1	2	7
	2'2''7	4	2	2	7
	3'2''7	5	3	2	7
	1'3''7	4	1	3	7
	2'3''7	5	2	3	7
	4''7	4	0	4	7
1'4''7	5	1	4	7	
F3	5''7	5	0	5	7
	5''6	5	0	5	6
F4	5''5	5	0	5	5
	5''4	5	0	5	4
F5	5''3	5	0	5	3
	5''2	5	0	5	2
F6	5''1	5	0	5	1

均使用 Golden Software Surfer V8.0 处理绘制。太平洋磷虾种群结构和种群分布图由 ESRI ArcGIS Desktop V9.3 软件分析绘制。利用数理统计软件 SPSS V16.0, 对不同海域太平洋磷虾幼体丰度、蚤状幼体发育情况分别与环境因子(温度、盐度、叶绿素 *a* 浓度)进行 Pearson 相关性分析。

2 结果

2.1 水文环境因子(温度、盐度)和叶绿素 *a*

2006年4月份, 黄海表层和底层水体交换较为强烈, 表底海水温度差别不大。整个调查海域的表层、底层水温都表现为自北往南逐渐升高, 中部有一个往北突出的“水舌”。表层和底层最低温度分别是 6.9°C 和 6.3°C, 最高温度为 14.4°C 和 13.3°C。11 站因为靠近长江入海口盐度低于 31.0(仅为 28.1), 其他站位均高于 31.0。盐度的总体分布呈近岸较低, 深水较高的趋势。近岸水域的盐度在 32.0 以下, 黄海中部水域的表层、底层盐度均高于 33.0(图 2)。

如图 3 所示, 叶绿素 *a* 浓度的最大值出现在南黄海东北部, 为 5.65 μg/L, 在苏北浅滩 F1 站周围海域也存在一个叶绿素 *a* 浓度较高的区域(>2.0 μg/L), 而在东南部和西北部海域叶绿素 *a* 浓度均较低(<1.0 μg/L)。整个调查海域 38 个站位的叶绿素 *a* 浓度平均值为 1.78 μg/L。

2.2 黄海太平洋磷虾卵的丰度与分布

研究发现, 2006 年 4 月份, 水体中太平洋磷虾卵的丰度非常高, 主要分布在 122°E 以东, 34°N 以北海域, 北部海域卵的丰度明显高于南部海域。卵丰度的平均值为 57.61 ind/m³, 最大值出现在南黄海中东部海域的 D7 站(124°E 35°N, 夜间采集), 为 292.86 ind/m³(图 4)。

2.3 黄海太平洋磷虾的种群分布和种群结构

2006 年 4 月, 在 38 个调查站位中, 29 个站位采集到太平洋磷虾幼体, 幼体丰度很高, 平均为 3.65 ind/m³, 主要分布在南黄海中部海域。幼体丰度的最高值为 38.93 ind/m³, 出现在 D4 站。太平洋磷虾成体

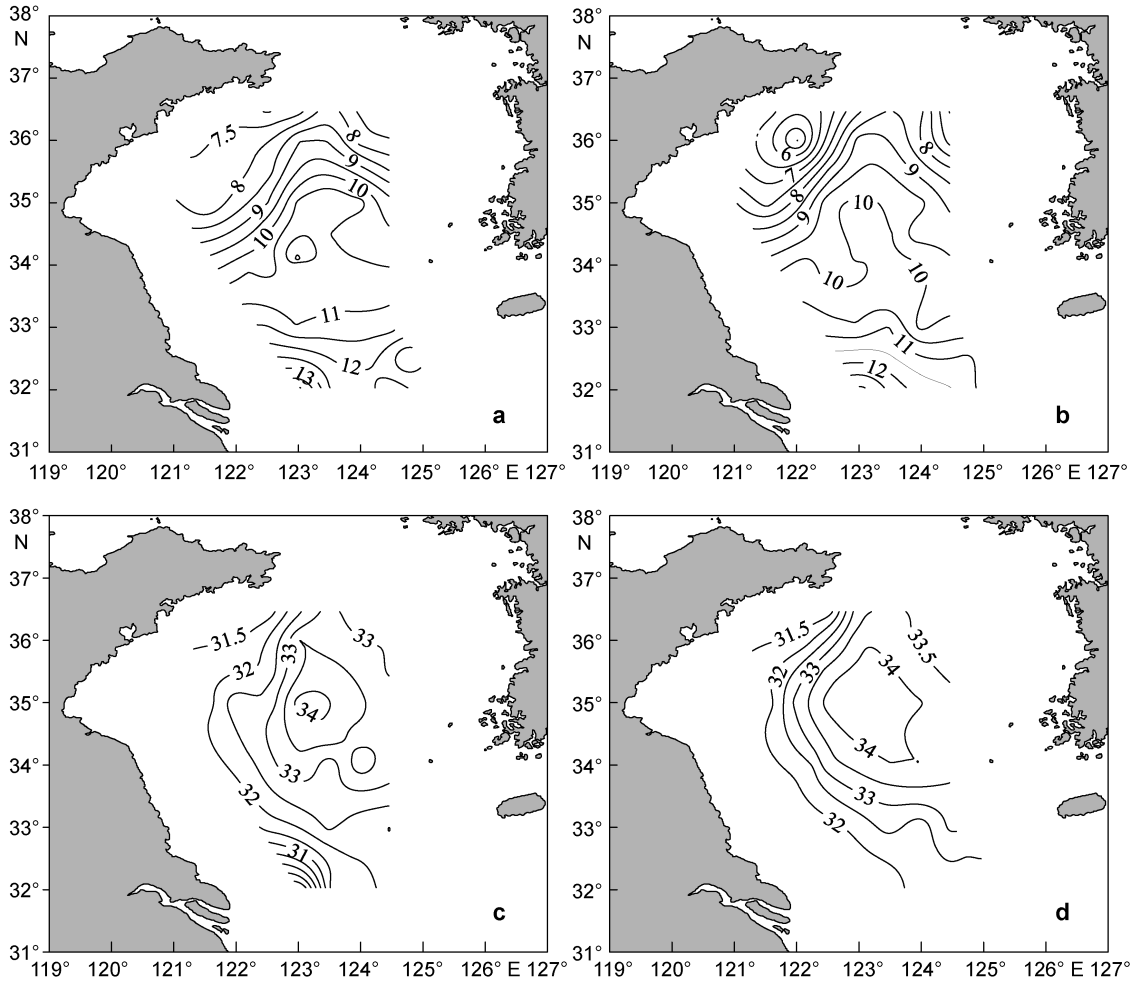


图2 2006年4月黄海温度(°C)和盐度分布

Fig.2 Temperature and salinity in the Yellow Sea in April 2006

a: 表层温度; b: 底层温度; c: 表层盐度; d: 底层盐度

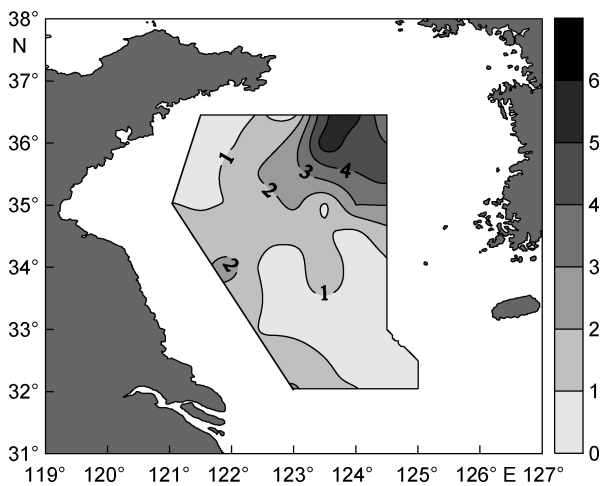


图3 2006年4月黄海叶绿素a浓度(µg/L)分布

Fig.3 Chlorophyll a concentration (µg/L) in the Yellow Sea in April 2006

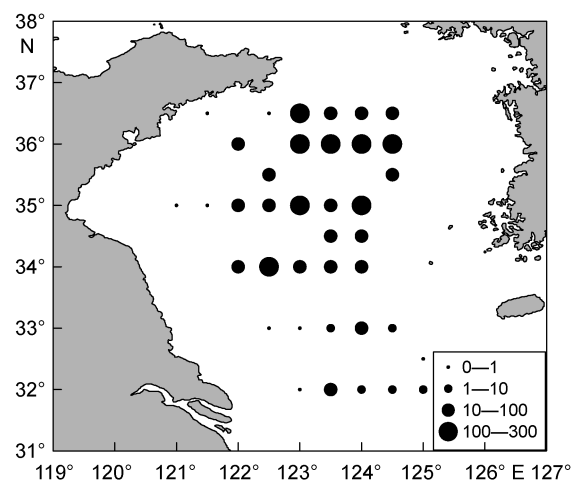


图4 2006年4月黄海太平洋磷虾卵丰度(ind/m³)分布

Fig.4 *Euphausia pacifica* eggs (ind/m³) in the Yellow Sea in April 2006

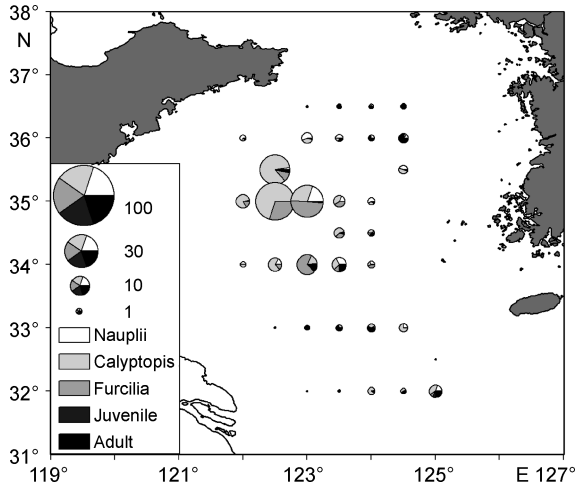


图 5 2006 年 4 月黄海太平洋磷虾(ind/m³)的种群分布和种群结构

Fig.5 Population structure and distribution of *Euphausia pacifica* (ind/m³) in the Yellow Sea in April 2006

分布较广(28 个站位采集到), 但丰度较低, 多数站位丰度低于 1.0ind/m³, 丰度高于 1.0ind/m³ 的站位仅有 4 个, 分别是黄东海交界海域的 I5 站、南黄海中西部海域的 F3、F4 站和南黄海东北部海域的 B5 站, 最大值出现在 B5 站, 为 1.79ind/m³。整个调查海域平均成体丰度为 0.35ind/m³。未成体在 4 月份出现的几率很少, 仅在六个站位(B1, D5, F3, G3, G4, I5)采集到, 分布在 32°—36°N 的广泛海域, 且都位于 50m 等深线附近。未成体丰度除位于黄东海交界海域的 I5 站为 0.36 ind/m³ 外, 其他 5 个站位的丰度均低于 0.1ind/m³。

在不考虑卵分布的情况下, 运用 ESRI ArcGIS Desktop 软件分析 2006 年 4 月份南黄海太平洋磷虾的种群分布和结构(图 4)。在 38 个调查站位中, 有 34 个站位采集到太平洋磷虾, 种群主要分布在 33°—36°N, 水深 50—75m 之间的海域。种群总丰度(不包括卵)为 152.90ind/m³, 平均种群丰度为 4.02ind/m³。其中 D4 站的种群丰度最高, 为 39.00ind/m³。种群组成以幼体为主, 占种群总数的 90.85%。幼体主要是 N1 期到 F3 期幼体, 原溞状幼体和溞状幼体占种群的比例分别是 51.93%和 26.88%, 占种群总数的 78.81%; 种群中未成体和成体的比例较少, 成体占种群总数的 8.72%。由此可以看出, 4 月份太平洋磷虾种群结构以幼体为主, 正是分析其幼体分布和发育情况的最佳时期。另外, 水体中卵的丰度很高, 说明种群正处于快速增长期。

2.4 太平洋磷虾在南黄海的幼体丰度、发育型和主要发育途径

在本次调查的 38 个站位中, 29 个站位采集到太

平洋磷虾幼体, 镜检结果表明, 南黄海太平洋磷虾的幼体发育包括 12 个幼体期, 依次是无节幼体 N1、N2 期, 后期无节幼体 MN 期, 原溞状幼体 C1、C2、C3 期, 溞状幼体 F1、F2、F3、F4、F5、F6 期。所有站位的网采样品中, 总共镜检到幼体 4172 个, 其中无节幼体 73 个, MN 期幼体 513 个, 原溞状幼体 2280 个, 溞状幼体 1306 个。

根据腹肢和尾节端刺的数量变化和发育情况, 各期溞状幼体具有一种或多种不同的发育型(developmental form)。在本研究中, 根据腹肢的发育情况和尾节末端端刺的数目, 将其中的 1306 个溞状幼体鉴定为 18 个不同的发育型(表 2)。所有幼体发育期中以 F1 和 F2 期幼体发育型的类型最多, F1 期幼体表现为 5 种不同的发育型, 分别是 0'7、1'7、2'7、3'7 和 4'7, 未采集到发育型为 4'7 的 F1 期幼体, 其中 0'7 和 1'7 出现频率分别为 28.8%和 44.9%, 占 F1 期幼体总数的 73.7%。F2 期幼体表现为 7 种发育型, 其中 1'4'7 和 3'1'7 为主要发育型, 出现频率为 29.1%和 38.4%, 占幼体总数的 67.5%。F3 和 F4 期幼体都只有两种发育型, 主要发育型为 5'7 和 5'5, 出现频率分

表 2 2006 年 4 月南黄海太平洋磷虾溞状幼体发育型、数量及出现频率

Tab.2 *Euphausia pacifica* furcilia in different developmental forms in the southern Yellow Sea in April 2006

溞状幼体期	发育型 ^a	数量	出现频率
F1	0'7	182	28.8%
	1'7	284	44.9%
	2'7	89	14.1%
	3'7	42	6.6%
	4'7	35	5.5%
F2	1'4'7	125	29.1%
	2'1'7	16	3.7%
	2'2'7	10	2.3%
	2'3'7	21	4.9%
	3'1'7	165	38.4%
	3'2'7	39	9.1%
	4'1'7	54	12.6%
F3	5'7	150	92.0%
	5'6	13	8.0%
F4	5'5	47	87.0%
	5'4	7	13.0%
F5	5'3	16	100%
F6	5'1	11	100%

注: 粗体表示此发育型为该幼体期的主要发育型

别为 92.0%和 87.0%。F5 和 F6 期幼体均只有一种发育型, F5 为 5"3, F6 为 5"1。因此, 根据各期幼体不同发育期和发育型出现频率可以推测, 太平洋磷虾在南黄海海域幼体发育的主要途径是: 卵发育到无节幼体期, 然后到后期无节幼体和原溞状幼体期, 最后经过六期溞状幼体发育到未成体。其中溞状幼体的主要发育型为: 溞状幼体 1 期 0'7 和 1'7, 溞状幼体 2 期 1'4"7 和 3'1"7, 溞状幼体 3、4、5、6 期分别为 5"7、5"5、5"3、5"1。

2.5 相关性分析

通过对太平洋磷虾不同发育期幼体丰度分布的相关性分析结果表明, 无节幼体与卵丰度存在极显著的正相关关系($P<0.01$); 溞状幼体丰度跟无节幼体和原溞状幼体丰度都有着极显著的正相关关系($P<0.01$)。黄海不同区域环境因子和各期幼体丰度的相关性分析结果表明, 卵丰度与叶绿素 *a* 浓度、表层盐度(SSS)、底层盐度(BSS)都存在显著正相关关系($P<0.05$), 而与表层温度(SST)、底层温度(BST)呈极显著的负相关关系($P<0.01$)。无节幼体丰度与盐度呈显著的正相关关系($P<0.05$); 当无节幼体发育到溞状幼体以后, 幼体丰度则只跟 BSS 有显著的正相关关系($P<0.05$); 而未成体和成体同叶绿素 *a* 浓度、温度和盐度等环境因子均未发现显著的相关关系(表 3)。另外, 不同海域的环境因子和各期溞状幼体的发育型频率的相关性分析结果表明, 各期溞状幼体的发育型频率跟叶绿素 *a* 浓度、海水温度和盐度都没有显著的相关关系。

表 3 2006 年 4 月南黄海太平洋磷虾丰度与各环境因子的相关性($n=34$)

Tab.3 The Pearson correlations among *Euphausia pacifica* larva, juvenile, adult abundances and environmental factors in the southern Yellow Sea in April 2006

发育期	Chl <i>a</i>	SST	BST	SSS	BSS
卵(Egg)	+	--	--	+	+
无节幼体(N1, N2, MN)				+	+
原溞状幼体(C1—C3)					
溞状幼体(F1—F6)					+
未成体(Juvenile)					
成体(Adult)					

+: 显著正相关关系($P<0.05$); -: 显著负相关关系($P<0.05$); --: 极显著负相关关系($P<0.01$); 空白表示不存在显著相关性

2.6 不同温度条件下太平洋磷虾的幼体发育

研究发现, 两次幼体发育实验中卵的孵化率都较高, 4℃下卵的孵化率为 75.8%, 15℃下的孵化率为 87.5%, 高温下孵化率略高于低温。4℃下从卵孵化到 N1 期的时间为 3.5d, 发育到 N2 期需要 6.2d, 发育到 MN 期需要 9.2d, 发育到 C1 期更需经历 16.1d。然而 15℃下卵孵化到 N1 期仅需 0.3d, 发育到 N2、MN 和 C1 期的时间分别为 1.1d、2.1d 和 5.6d(表 4), 幼体的发育速度明显高于在 4℃下。幼体从 N1 期发育到 N2 期, 存活率都达到了 100%, 由此可以推断幼体发育过程中, 从 N1 发育到 N2 期相对容易。N2 期以后, 幼体死亡率急剧升高, 尤其是 4℃下的 N2 到 MN 期, 15℃下的 MN 到 C1 期, 死亡率分别达到了 87.9%和 77.9%。幼体发育到 C1 期后, 幼体全部死亡, 因而也就没有幼体能发育到 C2 期, 这可能与幼体从 C1 期开始具有摄食行为有关。

表 4 2006 年 4 月黄海太平洋磷虾不同温度下早期幼体的发育时间

Tab.4 The Development Periods (DP) for early stages of *Euphausia pacifica* in the southern Yellow Sea in April 2006, measured at different temperatures

阶段	4℃		12℃*		15℃	
	DP (d)	<i>n</i>	DP (d)	<i>n</i>	DP (d)	<i>n</i>
Egg	—	120	—	/	—	120
N1	3.5	91	1.09	/	0.25	105
N2	6.2	91	1.7	/	1.1	105
MN	9.2	11	3.1	/	2.1	68
C1	16.1	6	5.3	/	5.6	15

* 12℃数据引自刘会莲博士论文¹⁾

3 讨论

3.1 黄海太平洋磷虾繁殖的适宜温度和盐度

太平洋磷虾在北太平洋海域有广泛分布, 鉴于不同海域饵料和环境温度情况不尽相同, 太平洋磷虾其种群生长繁殖的适宜温度也有所差异。由于卵本身不具有运动能力, 与成体产卵繁殖时的分布情况有直接关系, 因而卵的丰度分布能够直接反映出成体繁殖所需要的最佳温度。Small *et al* (1967)在俄勒冈(Oregon)沿岸研究太平洋磷虾垂直迁移的过程中证实, 俄勒冈沿岸太平洋磷虾的适应温度是 5—10℃。Iguchi 等(1995)研究认为东日本海的太平洋磷虾的最适生活温度是 11.4℃, 并且它们在超过 20℃的条件下不可能存活超过一天。在加利福尼亚环流系统中,

1) 刘会莲, 2002. 中国近海及南大洋磷虾关键种群生态学研究. 青岛: 中国科学院海洋研究所博士学位论文

春季和冬季海水温度最适合太平洋磷虾生长和繁殖 (Brinton, 1976; Ross, 1981)。徐兆礼(2007)运用东海磷虾物种四季丰度和同步温盐度资料, 构建了磷虾生态适应数学模型, 计算出在东海分布的各种磷虾的最适温度和盐度, 并参考地理和季节分布特征, 对东海磷虾生态类型进行了定量分析, 最终确定了东海分布的太平洋磷虾最适水温是 13.37°C , 属于温带外海种。Taki(2010)调查研究了 1999—2002 年日本东北部海域太平洋磷虾的种群分布、结构和生物量情况, 研究发现五月份种群主要是幼体和体长较大的成体, 经过春季的种群补充后, 丰度和生物量在十月份达到最高; 一、二月份和十月份, 总生物量的主要贡献者是体长较小的 8—15mm 成体。王荣等(2003)研究发现南黄海在春季由于强烈的垂直混合, 水温上下均匀一致, 为 $7\text{—}8^{\circ}\text{C}$, 磷虾分布与盐度的关系远不如温度密切, 并且证实太平洋磷虾在黄东海的分布与海水温度密切相关, 且高丰度区域都伴随较低的水温。左涛等(2003)通过多元分析方法对 2001 年 5 月南黄海浮游动物组成和群落结构进行了分析, 结果表明, 聚类分析将调查海域的 25 个站位聚合为 A—E 五组, 其中 B、E 组位于相对低温高盐的黄海中部海域(水深大于 50m, 盐度大于 32), 代表物种为太平洋磷虾。本研究中的相关性分析结果表明, 卵丰度与温度和盐度分别呈极显著的负相关和正相关关系, 无节幼体期和溞状幼体丰度分布都跟盐度存在显著正相关关系, 证明太平洋磷虾的生长繁殖具有偏低温高盐特征。与日本海和北太平洋其他沿岸海域的太平洋磷虾比较, 生存在黄海的太平洋磷虾种群适宜的生长繁殖环境同样是偏向于较低温度海域。2006 年 4 月份, 黄海表层和底层海水对流混合增强, 表底层温度混合较为均匀, 温度在 $6.3\text{—}14.4^{\circ}\text{C}$ 之间。此时太平洋磷虾正处于生长繁殖的高峰期, 卵丰度较高(大于 $30\text{egg}/\text{m}^3$)的 20 个站位的温度范围为 $7.0\text{—}10.9^{\circ}\text{C}$, 盐度为 $32.1\text{—}34.3$ 。

综上所述, 太平洋磷虾作为一个大洋种类, 从北太平洋的中高纬度到中低纬度海域均有分布, 并且随着纬度的降低逐渐适应生活海域的环境, 最适温度也从 5°C 到 13.37°C 逐渐升高。

3.2 黄海太平洋磷虾幼体分布与叶绿素等环境因子的关系

2006 年 4 月份, 太平洋磷虾种群分布在南黄海的几乎所有调查海域, 然而太平洋磷虾卵、幼体、未成

体和成体的主要分布中心并不相同。卵分布较广, 主要分布在 34°N 以北的海域, 幼体则主要分布在北纬 $34\text{—}36^{\circ}\text{N}$ 之间水深 $50\text{—}75\text{m}$ 的海域; 成体丰度相对较低, 分布较广, 主要有两个分布中心: 一个是调查海域的东北区域, 叶绿素 *a* 的高值区; 另一个是 $123\text{—}123.5^{\circ}\text{E}$, 34°N 海域。从整体上讲, 种群不同发育阶段个体呈现分布海域相互交叉、降低重叠的现象, 这种分布格局合理的分配了食物获得性, 更利于种群生长、繁殖和补充。

卵的丰度分布与海水中叶绿素 *a* 浓度存在极显著的正相关关系($P < 0.01$), 从整体上分析, 卵丰度较高的海域也是叶绿素 *a* 浓度相对较高的海域, 卵丰度高于 $10\text{ ind}/\text{m}^3$ 站位的叶绿素 *a* 浓度平均值也较高 ($>2.0\text{ mg}/\text{L}$)。黄海太平洋磷虾偏向于在叶绿素 *a* 浓度和盐度较高, 温度较低的海域产卵, 这也从另一方面证明了太平洋磷虾在黄海海域的生存和繁殖环境倾向于低温高盐海域。但是, 太平洋磷虾的种群丰度分布中心与叶绿素 *a* 浓度高值区分布并不一致, 主要原因是种群中原溞状幼体和溞状幼体丰度占种群比例较高, 然而这两种发育期的幼体与叶绿素 *a* 浓度没有显著相关关系。另外, 不同发育期幼体的分布也可能与黄海环流等物理因素有关。Yoon *et al*(2000)研究发现, 在南黄海的夏季(1997 年 8 月)和冬季(1998 年 2 月)高丰度的太平洋磷虾原溞状幼体和溞状幼体总是出现在叶绿素 *a* 比较丰富的海域。本研究也发现, 即使幼体丰度分布与叶绿素 *a* 浓度没有显著的正相关关系, 太平洋磷虾的原溞状幼体和溞状幼体也往往总是分布在叶绿素 *a* 的高值区。无节幼体丰度跟表层和底层盐度呈显著的正相关关系, 然而当无节幼体发育到原溞状幼体和溞状幼体以后, 原溞状幼体与盐度不存在显著的相关关系, 溞状幼体则只跟海水底层盐度有显著的正相关关系。分析其主要原因是太平洋磷虾各幼体期具有不同的分布水层和昼夜垂直迁移节律, 原溞状幼体昼夜垂直迁移行为较弱, 主要分布在中层及以上水域, 而溞状幼体活动力较强, 具有明显的昼夜垂直迁移行为, 多分布在较深的中下层水域, 溞状幼体更能适应不同水层间盐度的变化 (Iguchi, 1995; 陶振铨, 2008¹⁾)。

3.3 黄海太平洋磷虾种群幼体组成与种群结构

以往针对太平洋磷虾分布的研究都只针对成体的丰度和分布进行了调查、研究和报道, 而对太平洋

1) 陶振铨, 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学位论文

磷虾整个种群,尤其是幼体的分布和种群结构情况尚未见报道。本研究首次对春季南黄海太平洋磷虾种群各不同发育期的分布情况进行了分析研究,对太平洋磷虾在春季的生存条件、种群丰度、分布和种群结构都有了一个较为细致的了解。2006年4月份,黄海太平洋磷虾种群组成以幼体为主,幼体占种群总丰度(不包括卵)的90.85%。成体丰度较低,但卵的丰度非常高,C1期—F3期的原溞状幼体和溞状幼体占到了种群的接近80%,这也说明种群处于快速增长阶段,从而很好的保证了整个种群的维持和补充。不同发育期幼体丰度分布的相关性分析结果表明,无节幼体与卵,溞状幼体与无节幼体、原溞状幼体均存在极显著的正相关关系,中间缺少的正是从无节幼体到原溞状幼体的正相关关系,这也证实了太平洋磷虾的整个幼体发育过程中,从无节幼体发育到原溞状幼体是个非常重要的环节,容易造成较高的死亡率。造成这种较高死亡率的原因很可能与幼体从原溞状幼体C1期开始具有摄食行为有关。

3.4 太平洋磷虾在黄海的早期发育情况和幼体发育途径

Boden(1950)首次对太平洋磷虾的后期幼体发育进行了描述,在对南加利福尼亚海域的太平洋磷虾样品进行鉴别后,他将无节幼体之后的发育阶段分为10个期,其中包括3个原溞状幼体期和7个溞状幼体期。后来,Suh等(1993)研究了南黄海东部海域太平洋磷虾幼体发育途径,认为Boden(1950)所提出的太平洋磷虾溞状幼体F4期和F5期实际上应该归为一个期,即F4期,从而将太平洋磷虾的溞状幼体分为六期,即F1、F2、F3、F4、F5、F6。

在磷虾个体发育期间,无节幼体和原溞状幼体的形态和发育较简单,相对变化较小。而溞状幼体因受环境和生理等因素的影响,发育路径较复杂,个体大小也存在一定的差异。根据腹肢和尾节端刺的数量变化和发育情况,各期溞状幼体具有一种或多种不同的发育型,六期溞状幼体总共可以产生26种不同的发育型,从而形成了多种不同的幼体发育路径。在

本研究中,总共观察到18种溞状幼体的发育型。Suh等(1993)在南黄海东部的研究中观察到23种溞状幼体的发育型,其中1'1"7、2"7、1'2"7、1'3"7和4"7发育型的F2期溞状幼体以及5"2发育型的F5期溞状幼体在本研究都未发现。Fraser(1936)指出磷虾溞状幼体的各种发育形式并不是幼体发育所必须经历的,各种发育形式出现的次数和几率具有明显区别,每一种磷虾的溞状幼体在发育过程中总有它的几种占优势的发育路径。他认为这些占优势的发育路径才是真正的发育期,而那些很少出现的发育路径只不过是幼体发育过程中的偶然结果,不应算做是真正的发育期。

磷虾幼体的发育路径在不同海域或不同季节都有所差异(Mauchline *et al*, 1969)。Boden(1950)、Endo等(1979)分别研究分析了南加利福尼亚水域和日本海域太平洋磷虾幼体的发育情况。Suh等(1993)对124°E以东的南黄海海域中的太平洋磷虾幼体发育路径进行了研究。我们将本研究中的幼体发育途径与以上研究水域的情况进行了比较,如表5所示。

比较发现,本文的研究结果同Suh等(1993)的研究结果相一致。因此可以得出结论:在南黄海,太平洋磷虾的幼体发育主要遵循这样一条发育途径:卵→无节幼体→后期无节幼体→原溞状幼体→溞状幼体F1(0'7, 1'7)→溞状幼体F2(1'4"7, 3'1"7)→溞状幼体F3(5"7)→溞状幼体F4(5"5)→溞状幼体F5(5"3)→溞状幼体F6(5"1)。通过与其他海域的比较,也证实了太平洋磷虾的幼体发育途径是种群适应其所在生存环境的特定属性,黄海太平洋磷虾已经成为一个完整的能够完成种群生长、繁殖和补充的种群。

影响幼体发育路径的主要原因可能是环境条件,尤其是水温和食物的可获得性及质量(Mauchline *et al*, 1969; Hirota *et al*, 1984; Knight, 1984)。Suh等(1993)的研究结果中,F1期幼体0'7发育型的磷虾和较小的C3期幼体体长数据显示,与日本东部海域和南加利福尼亚水域相比,后二者的环境条件更适合于磷虾幼体的发育和生长。Iguchi等(1994)在5—20℃范围

表5 不同海域太平洋磷虾的幼体发育途径
Tab.5 Developmental paths of *Euphausia pacifica* in different sea area

海域	发育途径	文献
124°E 以东的南黄海	C3→0'7, 1'7→3'1"7, 1'4"7→5"7→5"5→5"3→5"1	Suh <i>et al</i> , 1993
日本海	C3→0'7, 1'7→3'1"7, 1'4"7→5"7→5"5→5"3→5"1	Endo <i>et al</i> , 1979
日本东部海域	C3→1'7→3'1"7, 4'1"7, 1'4"7→5"7→5"5→5"3→5"1	Endo <i>et al</i> , 1979
南加利福尼亚海域	C3→2'7, 3'7→3'2"7, 2'3"7→5"7→5"5→5"3→5"1	Boden, 1950

内成功的将太平洋磷虾从卵培养到 C1 期。而 Pinchuk 等(2006)则在 5、8、10 和 12℃ 下将太平洋磷虾培养到了 F1 期。本研究结果表明, 4 月下旬现场产卵培养、孵化后的幼体都能发育到 C1 期。但是, 4℃ 和 15℃ 下幼体发育时间相差较大, 15℃ 下不仅卵的孵化率要高于 4℃, 而且幼体发育速度也明显快于 4℃, 15℃ 下幼体发育到 C1 期只需 5.6d, 而 4℃ 下则需要 16.1d。Ross(1981)在 12℃ 下由卵发育到 C1 期的时间为 4.5d, 而 N1 期到 C1 期的幼体死亡率也超过了 50%。刘会莲等(2002)在南黄海 12℃ 下的培养结果为 5.3d。Pinchuk 等(2006)在 5、10 和 12℃ 下将卵培养到 C1 期幼体的时间分别是 11.5d、5.0d 和 4.2d。这些结果与本研究的的结果都比较相近。Ross(1981)在 8℃ 和 12℃ 下培养 N1 期幼体到 C1 期的死亡率超过了 50%, 而最终发育到未成体期的幼体只有 2.4%(8℃)和 15.8%(12℃)。Iguchi 等(1994)研究发现 10℃ 下幼体由 N1 期发育到 C1 期的死亡率为 34.4%。Feinberg 等(2006)发现美国西部俄勒冈(Oregon)海岸的太平洋磷虾在 10.5℃ 下, 只有 6%—15.2% 的 N1 期幼体能发育到未成体。在本研究的培养实验中, 幼体发育到 C1 期后总体死亡率达到 100%, 故幼体培养实验无法继续进行下去。分析其主要原因是: N1—MN 幼体尚不具有摄食行为, 磷虾幼体从 C1 期开始进行自主摄食(Ikeda, 1984; Ross *et al*, 1982), 培养水体中饵料无法满足幼体生存生长需要。

参 考 文 献

- 王荣, 陈亚瞿, 左涛等, 2003. 黄、东海春、秋季磷虾的数量分布及其与水文环境的关系. 水产学报, 27(增刊): 31—38
- 左涛, 王克, 王荣等, 2003. 春季南黄海浮游动物群落的多元统计分析. 水产学报, 27(增刊): 108—114
- 刘会莲, 孙松, 2002. 南黄海及东海北部太平洋磷虾产卵、孵化及早期幼体发育的初步研究. 海洋与湖沼, 浮游动物研究专集: 51—60
- 孟田湘, 2003. 黄海中南部鳀鱼各发育阶段对浮游动物的摄食. 海洋水产研究, 24(3): 1—9
- 徐兆礼, 2007. 东海浮游磷虾类的生态类型. 生态学报, 27(9): 3678—3686
- 蔡秉及, 1986. 黄海和东海磷虾类的分布. 甲壳动物学会论文集: 140—146
- 薛莹, 金显仕, 张波等, 2004. 黄海中部小黄鱼的食物组成和摄食习性的季节变化. 中国水产科学, 11(3): 42—425
- Boden B P, 1950. The post-naupliar stages of the crustacean *Euphausia pacifica*. Trans Amer Microsc Soc, 69: 373—386
- Boden B P, Johnson M W, Brinton E, 1955. The Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific. Bull Scripps Inst Oceanogr, 6: 287—400
- Brinton E, 1962. The distribution of Pacific euphausiids. Bull Scripps Inst Oceanogr, 8: 51—269
- Brinton E, 1975. Euphausiids of southeast Asia waters. NAGA Report, 4: 1—286
- Brinton E, 1976. Population biology of *Euphausia pacifica* off southern California. Fish Bull, 74: 733—762
- Endo Y, Komaki Y, 1979. Larval stages of euphausiids with descriptions of those of *Thysanoessa longipes* Brandt. Bull Japan Sea reg Fish Res Lab, 30: 97—110
- Feinberg L R, Shaw C T, Peterson W T, 2006. Larval development of *Euphausia pacifica* in the laboratory: variability in developmental pathways. Mar Ecol Prog Ser, 316: 127—137
- Fraser F C, 1936. On the development and distribution of the young stages of krill. Discovery Reports, 14: 1—192
- Hirota Y, Nemoto T, Marumo R, 1984. Larval development of *Euphausia nana* (Crustacea: Euphausiacea). Mar Biol, 81: 311—322
- Hong S Y, 1969. The euphausiid crustaceans of Korea waters. In: Marr J C ed. The Kuroshio. Univ of Hawaii Press, Honolulu: 291—300
- Iguchi N, 1995. Spring diel migration of a euphausiid *Euphausia pacifica* in Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull Japan Sea Natl Fish Res Inst, 45: 59—68
- Iguchi N, Ikeda T, 1994. Experimental study on brood size, egg hatchability and early development of a euphausiid *Euphausia pacifica* from Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull Japan Sea Natl Fish Res Inst, 44: 49—57
- Iguchi N, Ikeda T, 1995. Growth, metabolism and growth efficiency of a euphausiid crustacean *Euphausia pacifica* in the southern Japan Sea, as influenced by temperature. J Plankton Res, 17: 1757—1769
- Iguchi N, Ikeda T, Imamura A, 1993. Growth and life cycle of a euphausiid crustacean (*Euphausia pacifica* Hansen) in Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull Japan Sea Natl Fish Res Inst, 43: 69—81
- Ikeda T, 1984. Development of the larvae of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) observed in the laboratory. J Exp Mar Biol Ecol, 75: 107—117
- Knight M D, 1984. Variation in larval morphogenesis within the southern California Bight population of *Euphausia pacifica* from winter through summer, 1977—1978. Calif Coop Ocean Fish Investig Rep, 25: 87—99
- Marr J W S, 1962. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba*). Discovery Rept, 32: 33—464
- Mauchline J, Fisher L R, 1969. The biology of euphausiids. Advances in Marine Biology, 7: 1—454
- Parsons T R, Maita Y, Lalli G M, 1984. A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press, Oxford: 101—122

- Pinchuk A I, Hopcroft R R, 2006. Egg production and early development of *Thysanoessa inermis* and *Euphausia pacifica* (Crustacea: Euphausiacea) in the northern Gulf of Alaska. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 332: 206—215
- Ross R M, 1981. Laboratory culture and development of *Euphausia pacifica*. *Limnol Oceanogr*, 26: 235—246
- Ross R M, Daly K L, English T S, 1982. Reproductive cycle and fecundity of *Euphausia pacifica* in Puget Sound Washington. *Limnol Oceanogr*, 27: 304—314
- Satapoomin S S, Nielsen T G, Hansen P J, 2004. Andaman Sea copepods: spatio-temporal variations in biomass and production, and role in the pelagic food web. *Mar Ecol Prog Ser*, 274: 99—122
- Sawamoto S, 1992. Species composition of euphausiids in Suruga Bay, central Japan. *Bull Inst Oceanic Res Dev Tokai Univ*, 13: 85—96
- Small L F, Hebard J F, 1967. Respiration of a vertically migrating marine crustacean *Euphausia pacifica* Hansen. *Limnol Oceanogr*, 12: 272—280
- Suh H L, Soh H Y, Hong S Y, 1993. Larval development of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the Yellow Sea. *Mar Biol*, 115: 625—633
- Sun S, Huo Y Z, Yang B, 2010. Zooplankton functional groups on the continental shelf of the yellow sea. *Deep-Sea Res Part II*, 57: 1006—1016
- Taki K, 2010. Population structure of *Euphausia pacifica* in the Kuroshio-Oyashio transitional waters off northeastern Japan. *J Plankton Res*, 32(6): 761—771
- Yoon W D, Cho S H, Lim D *et al*, 2000. Spatial distribution of *Euphausia pacifica* (Euphausiacea: Crustacea) in the Yellow Sea. *J Plankton Res*, 22(5): 939—949

SPATIAL DISTRIBUTION OF LARVAE AND LARVAL DEVELOPMENT OF *EUPHAUSIA PACIFICA* IN THE YELLOW SEA

TAO Zhen-Cheng^{1,2}, LI Chao-Lun¹, SUN Song^{1,3}

(1. Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071, China; 2. Graduate University, 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 As one of six important Euphausiids species being commercially harvested, *Euphausia pacifica* Hansen is widely distributed in the North Pacific Ocean and its adjacent coastal waters. *E. pacifica* is the dominant zooplankton species and functional group in the Yellow Sea and is regarded as one of the most important zooplankton species and functional group in the Yellow Sea ecosystem in China-GLOBEC (China-Global Ocean Ecosystem Dynamics) program by virtue of its great abundance, large body size, and the significant role it plays in the marine food chains. We believe that the changes in distribution and abundance of *E. pacifica* could directly influence the whole Yellow Sea ecosystem. Study on spatial distribution of *E. pacifica* larvae and its larval development in the Yellow Sea shows that, *E. pacifica* population recruited vigorously in April, of which the larvae dominated (90.85% of the population). Egg abundances were positively correlated with chl *a* concentration. Frequencies of furcilia developmental forms did not related to environmental factors (seawater temperature and chl *a* concentration). Adults preferentially spawned and reproduced in the sea areas of high chl *a* concentration. The larvae developmental pathway was ascertained from net samples collected in the southern Yellow Sea in the sequence of egg→nauplius→metanauplius→calyptopis→furcilia F1 (0'7, 1'7)→furcilia F2 (1'4"7, 3'1"7)→furcilia F3 (5"7)→furcilia F4 (5"5)→furcilia F5 (5"3)→furcilia F6 (5"1). Early larval development of *E. pacifica* was observed under controlled condition in laboratory. The development of *E. pacifica* larvae took obviously a longer time in 4°C than in 15°C. Eggs can be successfully developed into stage C1 within 5.6 days in 15°C, but 16.1 days in 4°C.

Key words *Euphausia pacifica*; larvae; incubation; growth; the Yellow Sea