

海洋无脊椎动物幼体定居过程 影响因子的研究进展*

刘 恒

(中国科学院海洋研究所)

摘 要

约 80% 的海洋无脊椎动物在生活史中具浮游幼体阶段,其中甲壳动物的幼体最为多样化。十足类甲壳动物具典型的浮游幼体阶段,而后是由浮游到底栖这一生活习性转变的关键——定居过程 (settlement)。十足类幼体阶段持续的时间在不同的类群相差很大,影响其定居的因子也多种多样。

有关海洋无脊椎动物浮游幼体阶段存在机制的研究已进行了约半个世纪,这种普遍存在的浮游幼体被认为:(1)有利于种的分布与扩散;(2)由于浮游幼体采取多变的生活方式而避免了许多底栖捕食者;(3)增加种群间的基因交换,保持其遗传变异性和适应性;(4)浮游幼体以浮游生物为饵,减轻了卵子所需携带的卵黄量,从而增加了产卵量。浮游幼体也有其不利的一面,如幼体在漂移过程中的高死亡率等。然而浮游幼体阶段在海洋底栖无脊椎动物中的普遍存在,从进化角度讲,对种群发展利大于弊,是物种演化过程中一种选择性的折衷。

十足类幼体定居过程的研究多集中在龙虾和蟹类上。有关对虾类的研究很少见,仅有 Haghés (1966), Staples 等 (1985), Coles 等 (1987) 和 Loneragan 等 (1994) 报道过对虾仔虾和稚虾的分布与栖息地海草分布的相关性。

由于甲壳动物栖息地的多样性,其幼体定居过程的研究对了解甲壳动物种群和群落动态具有十分重要的意义。影响定居过程的因子通常被分为三类,即生物因子、物理因子和化学因子。鉴于三者之间的密切相关性,本文将对其进行综合分析,并讨论有关幼体定居过程的两种假说:栖息地选择 (habitat selection) 学说和被动沉降 (passive deposition) 学说。

1. 影响幼体定居的因子 海洋无脊椎动物的浮游幼体对环境的反应及其定居方式变化多样。本文主要讨论捕食和植被相关性 (predation and plant association)、聚群性 (gregariousness)、定居地浮游幼体的密度、光与昼夜周期、温盐度和水动力因子等对定居过程的影响。

(1) 捕食与植被的相关性

捕食被认为是海洋底栖无脊椎动物浮游幼体阶段主要的死亡因子之一,而幼体定居

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 2678 号。本文系用英文发表,中文为摘要
收稿日期: 1995 年 5 月 26 日。

的栖息地类型对减缓这种捕食至关重要。捕食既可减少定居前定居地水体中浮游幼体的数量,又可增高定居后的死亡率,从而影响种群的补充。在浮游幼体密度低和环境物理因子干扰大的情况下,捕食对定居过程的影响变得不再重要。

大量的研究发现,海洋无脊椎动物幼体在植被(海草)茂密的栖息地定居,其机制被认为是海草能分泌化学物质吸引幼体趋近;同时植被是幼体躲避捕食者的避护所,且植被茂密处食物往往也很丰富。

(2) 聚群行为

许多海洋无脊椎动物有与同种个体为邻的趋向,被称为聚群行为。聚群行为有利于种群繁殖,在生态学上具有重要意义。许多文章报道了腔肠动物、多毛类、软体动物和藤壶的幼体定居时多分布在有其成体的地方。但幼体定居时的聚群行为受到所获得空间的制约。聚群行为可能与成体和已定居幼体分泌的化学物质有关,该领域的研究多集中在非游动性动物,如藤壶、多毛类等,有关十足类甲壳动物的报道很少。

(3) 定居地浮游幼体的密度

海洋无脊椎动物浮游幼体定居率与定居前幼体在定居地水体中的密度呈正相关。到达定居地的幼密度主要决定于: a. 成体繁殖周期, b. 幼体死亡率, c. 幼体发育状态, d. 幼体在水体中的行为及分布, e. 水环境因子。

幼体密度与定居率关系的研究大多以藤壶为对象。有关十足类甲壳动物的研究相对较少,仅多见于对蓝蟹(*Callinectes Sapidus*)的报道。

(4) 光与昼夜周期

80% 以上的海洋无脊椎动物幼体和约 90% 的十足类甲壳动物幼体具有趋光性。当浮游幼体准备定居时,往往变成厌光性的,但光强度在一定程度上会改变幼体对光的反应。另外,光对幼体行为的作用也会受到其它物理因子的影响,如重力。

光对甲壳动物行为的影响还表现在其昼夜垂直移动上,如许多十足类的仔虾和稚虾夜间在水层上部的密度高于白天,已定居的龙虾亦有昼伏夜出的现象等。

(5) 温度和盐度

温度是影响海洋无脊椎动物浮游幼体阶段长短的重要因子。它对幼体定居过程的影响主要表现在对其发育的影响,低温会延迟幼体发育,从而也阻碍了幼体由浮游到底栖生活方式的转变。另外,也有报道表明,短尾类的大眼幼体和对虾的仔虾及稚虾在定居地选择上受到温度的制约。

与温度相比,盐度对幼体发育的影响相对较小。一般来说,十足类的仔虾阶段对盐度的适应能力大于其幼体和成体。也有报道认为,对虾类仔虾对河口低盐度的感应是其找到育幼地定居的机制所在。

(6) 水动力的因子

水流因子在幼体定居过程中起重要作用。幼体定居前移动的距离取决于幼体期长短,幼体游泳方式和水动力因子。水流对幼体的运输影响着定居地幼体的密度和分布。

只有少数较大的十足类幼体靠自身的力量做水平移动。对大多数海洋无脊椎动物幼体来说,其水平移动的距离和速度主要由水流决定,而其垂直迁移则由自身力量所为。

另外,潮汐也是影响幼体定居过程的因子。

2. 幼体定居过程的假说 解释海洋底栖无脊椎动物定居过程的假说主要有二: 主动的栖息地选择学说和被动沉降学说。前者由 Thorson (1946) 提出, 他认为准备定居的幼体对栖息地有偏爱和主动的选择性, 由此决定了其底栖生活最初的分布。这一假说的前提是浮游幼体具有感知栖息地环境因子的能力和体力上达到可获得的最佳栖息地的能力。被动沉降说最早由 Baggerman (1953) 提出, 他认为浮游幼体象与其等大的无机颗粒一样, 被动地由水流等外界因子带到栖息地, 并由此而随机地分布。

两派学说在历史上争议很多, 归结起来栖息地选择学说多用来解释游泳能力较强的海洋无脊椎动物的定居过程, 如十足类的虾蟹和龙虾类; 推崇被动沉降学说的学者的研究对象多无游泳能力或游泳能力很弱, 如软体动物和多毛类等。近年来的研究趋向于不过份强调哪一派学说, 而是将两者有机地结合起来, 认为其合理性依研究对象的不同和时空的变化而变化。

3. 结论 生态学研究的最终目的是了解决定生物分布和繁盛的机制。对具浮游幼体阶段的海洋底栖无脊椎动物而言, 定居过程和定居后的迁移无疑是影响种群动态和群落结构的最重要因子之一。而幼体定居过程与其影响因子的研究却所知甚少。这一研究领域具多学科性, 只有在未来的工作中将生物学、化学和物理学结合起来, 我们才会对海洋无脊椎幼体定居过程及其机制和影响因子有深入透彻的了解。

A REVIEW ON FACTORS AFFECTING THE SETTLEMENT OF PLANKTONIC LARVAE, PARTICULARLY DECAPOD CRUSTACEANS*

Liu Heng

(Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences)

I. Introduction

About 80% of marine invertebrates have a planktonic larval stage during their life histories (Thorson, 1964). The most diverse types of larvae in marine invertebrates are found within the Crustacea. The most basic type of larval development of crustaceans involves several stages: nauplius, zoea, postlarva (Sastri, 1983), followed by the juvenile and adult stage. Decapod crustaceans typically possess a planktonic larval stage in the life cycle. The duration of this stage may vary greatly among species. For example, the larval stage of penaeid shrimps and brachyuran crabs lasts for several weeks (Dall *et al.*, 1990), but it can last for as long as 6—11 months in panulirid and scyllarid lobsters (Johnson, 1971).

* Contribution No. 2678 from the Institute of Oceanology, Chinese Academy of sciences.