

盐度对太平洋牡蛎面盘幼虫垂直分布的影响*

许振祖 王文雄

(厦门大学海洋学系 361005)

提要 于1986年夏、秋两季在福建省惠安、罗源采集太平洋牡蛎,以人工授精法获取受精卵,在空调室内研究盐度变化对太平洋牡蛎面盘幼虫趋性行为的影响。结果表明,盐度的提高能促使牡蛎D形面盘幼虫从正趋地性转变为负趋地性,同时幼虫的正趋光性也得到加强。在D形面盘幼虫期,能引起趋光性加强的盐度增加阈值为 2.9×10^{-12} ;在8日龄壳顶面盘幼虫,提高至 5.0×10^{-12} 以上。当D形面盘幼虫和壳顶面盘幼虫分别从 25×10^{-12} 移置于 30×10^{-12} 时,趋光水平能得到明显提高的时间阈值分别为4h和6h。据以上结果,作者认为该种幼虫在河口区有无阻留的主动性取决于该区环境的变化,同时也与幼虫不同发育时期有关。盐跃层的存在对牡蛎幼虫垂直分布的影响表明,只要盐跃层为 2.5×10^{-12} ,即能抑制幼虫的向上游泳;一旦盐跃层增加,其阻抑作用仍维持接近低盐跃层水平。这说明盐跃层的存在对牡蛎幼虫的垂直迁移具有重要作用。

关键词 盐度 太平洋牡蛎 面盘幼虫

盐度是海洋环境中一种随时空变化较大的参数。在牡蛎幼虫垂直分布调节中,盐度的作用迄今仍存有争议(Andrews, 1979; Crisp, 1984; Korringa, 1952; Stancky et al., 1986)。但以往的研究主要是以牡蛎幼虫的动性反应和现场调查为基础的。至于盐度的变化在幼虫趋性行为调节中的作用尚未见报道。本文报告了太平洋牡蛎幼虫趋性反应的盐度效应等,旨在了解盐度在幼虫垂直分布中的作用和幼虫的河口阻留机制。

1 材料与方法

1.1 实验材料 太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)亲贝于1986年夏、秋两季取自福建省惠安县、罗源县。以人工授精法获取受精卵,然后置于空调室内进行幼虫培养。培养水体为2000ml;水温为25℃;盐度为 25×10^{-12} ;光照4800lx,光照周期每天12h。幼虫的饵料为湛江叉鞭金藻(*Dicrateria zhanjiangensis*)和钙质角毛藻(*Chaetoceros calcitrans*)。培养海水以0.45μm膜滤过的海水。

1.2 实验项目与方法

1.2.1 盐度变化对幼虫趋性行为的影响 按 20×10^{-12} , 25×10^{-12} , 30×10^{-12} 浓度组成3个盐度组,其中 25×10^{-12} 为对照组。盐度值均是由液体比重计测定后经温度校正后换

* 本研究经费为自筹基金。

收稿日期:1988年1月26日;接受日期:1989年11月30日。

算的。包括两个幼虫发育期,每期重复两批,每批又重复 2—4 次。

趋地反应。测定装置为一 $15\text{cm} \times 1.5\text{cm} \times 1.5\text{cm}$ 的有机玻璃管(厚度为 2mm)。该管分为 5 段,每段长 3cm。测定前先分别向玻璃管内装入各盐度组海水,再引入正常条件培养的幼虫,然后垂直置于黑暗环境中,温度维持不变。2h 后,在 8W 日光灯下计算幼虫于各段的分布数,并以顶段幼虫的分布率作为负趋地水平指标,底段分布率作为正趋地水平,最后比较各盐度组之间幼虫趋地性的强弱和趋地性的信号。

趋光反应。光源装置为 1 铝箱,内装 1 个 150W 白炽灯,由光源发出的光经毛玻璃均匀化,再由滤光片调节成不同光强,光强由日产 HNAD-5 照度计测定。实验装置的有机玻璃管,其大小和段数均同趋地反应的。在测定时,该管水平放置于 1 黑木箱内,在箱的近光源端具有一 $2.0\text{cm} \times 2.0\text{cm}$ 的光线入射孔。玻璃管的放置方向与光线方向平行。一般以光到达玻璃管前端的照度作为光强指标。

幼虫先在 3 种盐度下分别适应 1 天,适应容器为 200ml 烧杯,幼虫密度不超过 5—10 只/ml,其它条件维持不变。在测定时,幼虫由一吸管引入玻璃管中部,40—80 只,尽量使其分布均匀。计算各段的幼虫分布数,以作为起始分布指标,然后开始光强刺激实验,光照 5 000lx 或 3 000lx,刺激时间为 30min。实验结束后,再计算各段幼虫数,同实验起始分布进行比较。以近光源段幼虫分布变化率作为正趋光水平指标,比较各变化盐度组中幼虫趋光水平的强弱变化程度。

1.2.2 引起幼虫趋光水平明显提高的盐度变化阈值和时间阈值 本项实验只完成一批 D 形面盘幼虫和 8 日龄壳顶面盘幼虫,没有重复实验。

盐度阈值。设置 25×10^{-12} , 26×10^{-12} , 27×10^{-12} , 28×10^{-12} , 29×10^{-12} , 30×10^{-12} 等 6 组,盐度由银量滴定法测定的氯度换算而成,其中包括 25×10^{-12} 对照组。幼虫置于各组中适应 1 天,适应容器为 200ml,然后测定它们对于 3 000 lx 和 5 000 lx 的趋光反应率,共重复 4 次。最后比较各组同对照组之间的趋光反应水平差异,求出能引起幼虫趋光率明显提高的盐度阈值。

时间阈值。盐度分成 25×10^{-12} (对照组)和 30×10^{-12} 两组。幼虫分别置于两组中适应,然后从投入时间算起,每 2h 同时测定它们对于 3 000lx 的趋光反应率。最后对两组反应率进行比较,确定能够明显提高反应率的时间阈值。

1.2.3 盐跃层的存在对于幼虫垂直分布的影响 实验装置为 $34\text{cm} \times 5\text{cm} \times 3\text{cm}$ 的柱形有机玻璃容器(厚度为 1.5mm)。首先装入一半水体的低盐海水,然后通过细长玻璃管往容器底部慢慢注入高盐度海水,该过程要很缓慢(10—15min),以避免两层水体之间发生混合。低盐水位于上层,高盐水则位于下层,其间明显形成一跃层。盐度的分组有: $(25.0-25.0) \times 10^{-12}$ (对照组), $(20.0-25.0) \times 10^{-12}$, $(22.5-25.0) \times 10^{-12}$, $(20.0-29.0) \times 10^{-12}$, $(25.0-29.0) \times 10^{-12}$ 等 5 组,盐度值均由比重换算。

幼虫由一细长吸管移入底部,80—170 只,然后静置于暗处 1h。实验结束后,在 8W 日光灯下分别计算浮游于两层水体中的个体数;最后过滤,计算总个体数,测量壳长。本实验仅完成 1 次。

此外,在附加实验中也观察了幼虫的游泳行为变化。

2 结果

2.1 盐度变化对幼虫趋性行为的影响 D形面盘幼虫和壳顶面盘幼虫趋地性的盐度效应见图 1a, b。可以看出, 在正常条件下 (25.0×10^{-12}), 两个幼虫期均表现为正趋地性, 亦即底段的个体分布百分率均超过顶段的分布率。但当盐度提高至 30×10^{-12} 时, 幼虫的负趋地水平都明显增加, 并且其正趋地水平也随之降低, 因而两期幼虫的正趋地信号都已转变为负趋地性, 其中在壳顶面盘幼虫期, 这种刺激作用更为明显。

当盐度从 25×10^{-12} 下降到 20×10^{-12} 后, 两个幼虫期的反应却是有所不同的, D形面盘幼虫期基本上与对照组类似, 而壳顶面盘幼虫的正、负趋地水平均有所降低, 它们具有朝向分布均匀的趋势, 其中以负趋地水平下降比较显著 (25×10^{-12} 的 35.4% 降至 25.8%)。

但是, 当幼虫在各盐度分别适应 1—2 天后, 所呈现的趋地性反应 30×10^{-12} 浓度组同上述的结果不一致, 其他两组基本一致 (图 1c, d)。例如, 经 1 天适应后的幼虫, 无论在 30×10^{-12} , 还是在 20×10^{-12} 组的, 其正趋地性均较 25×10^{-12} 组强 (包括正趋地水平提高和负趋地水平降低), 其中又以 20×10^{-12} 组的反应更为明显。这种反应也在经 2 天适应后的幼虫中记录到。

同样, 盐度的变化对太平洋牡蛎幼虫的趋光水平也有着显著的影响。从图 2 可看出, D形面盘幼虫在经 30×10^{-12} 适应 1 天后, 其正趋光率已明显提高, 它们与对照组之间的差

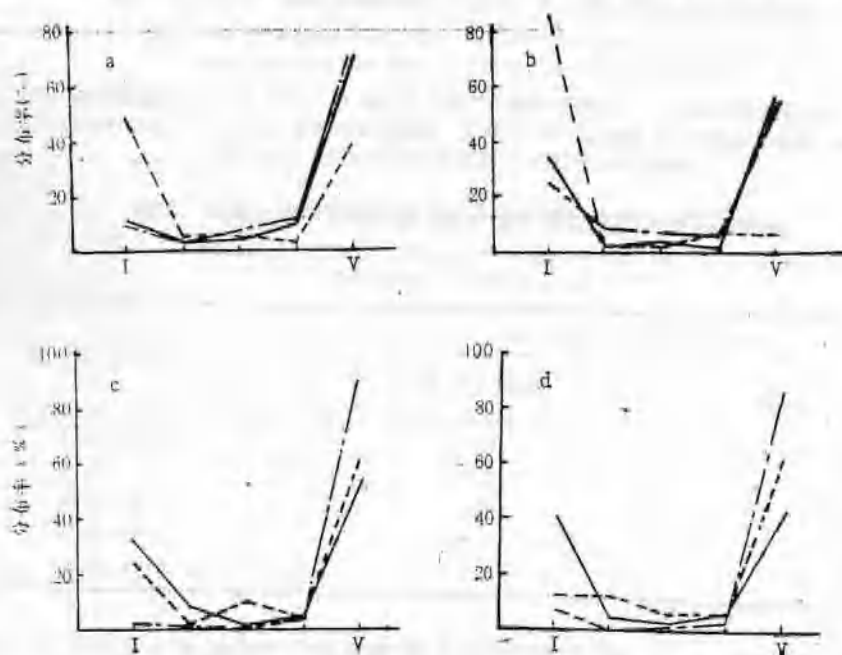


图 1 盐度变化对太平洋牡蛎面盘幼虫趋地性的影响以及该虫在不同盐度中的趋地性反应

Fig. 1 Effect of salinity on the geotaxic response of *Crassostrea gigas* larvae (I, top section, V, bottom section) (a, b) and its geotaxic response when adapting in different salinity (c, d)

1. 顶段; V. 底段。a. D形面盘幼虫; b. 壳顶面盘幼虫; c. 适应 1d; d. 适应 2d。
—— 25×10^{-12} ; ---- 30×10^{-12} ; - · - · - 20×10^{-12} ; 图 3 同。

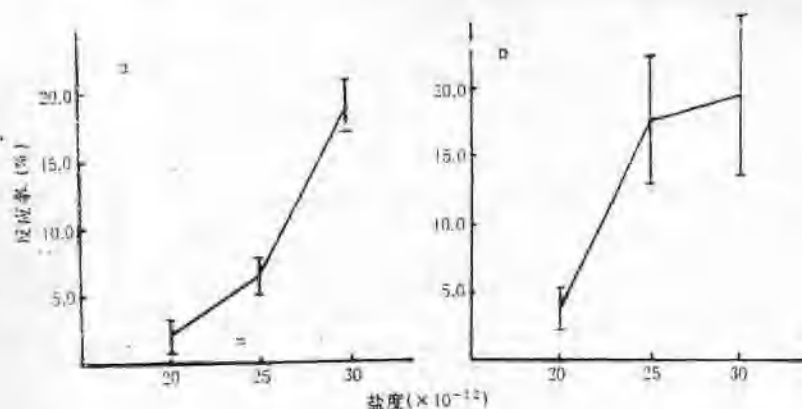


图2 盐度变化对太平洋牡蛎面盘幼虫趋光性的影响

Fig. 2 Effect of salinity on the phototactic response of *Crassostrea gigas* larvae (a. veliger, b. veliconcha)

a. D形面盘幼虫; b. 壳顶面盘幼虫。

异在 $P = 0.05$ 水平时是显著的,而当盐度降低至 20×10^{-12} 后,幼虫的反应率也显著地低于正常水平,但其正趋光性信号仍不发生转变。从8日龄壳顶面盘幼虫的反应看,也是具有与D形面盘幼虫类似的趋势。值得指出的是,该期幼虫在 30×10^{-12} 的反应率与对照组之间的差异在 $P = 0.05$ 水平时是不显著的。

2.2 引起面盘幼虫趋光性明显提高的时间阈值和盐度增加阈值 D形面盘幼虫和8日龄壳顶面盘幼虫的时间阈值和盐度增加阈值测定结果,分别见图3a, b和图3c, d。其中时间阈值仅列出两次重复测定的平均值和上、下限。

图3a, b表明,当D形面盘幼虫被置于 30×10^{-12} 后,在前2h内其仍维持着与正常幼虫类似的趋光反应水平,但自第4h开始,幼虫的趋光水平却已明显高于对照组,而且随着时间的延长,两组间的趋光反应水平差距也逐渐拉大,其中在第8h时这种差距达到最大,这时 30×10^{-12} 组幼虫正趋光率达到33.8%,而 25×10^{-12} 组仅为18.8%;随后, 30×10^{-12} 组的水平虽然已经降低,但仍明显超出对照组。因此,D形面盘幼虫在 30×10^{-12} 下趋光水平能得到明显提高的时间阈值是4h。从盐度增加系列的实验结果看,在 25.7×10^{-12} , 26.4×10^{-12} , 27.2×10^{-12} 3个盐度组,幼虫的趋光率与对照组比较接近;而当盐度进一步提高至 27.9×10^{-12} ($\Delta = 2.9 \times 10^{-12}$) 时,幼虫的趋光率急剧提高(36.3%),这时对照组仅为25.2%;对两组之间的显著性检验也证明其差异是显著的,从而表明该期幼虫反应的盐度变化阈值为 2.9×10^{-12} 。

随着幼虫的发育,对盐度变化的耐受适应能力也相应增强。从图3c, d可发现,8日龄壳顶面盘幼虫从 25×10^{-12} 移置于 30×10^{-12} 后,在前4h幼虫的趋光水平并没有明显的波动,但在第6h,趋光性却开始增强,并明显超过对照值。所以,该期幼虫的时间阈值是6h。从盐度增加系列组的测定结果也能发现幼虫在 26.7×10^{-12} , 27.4×10^{-12} , 28.1×10^{-12} , 29.0×10^{-12} 等4个组的趋光水平波动仍较接近于对照组水平(17.3%),只有在 30×10^{-12} 组时,趋光率才开始增加(22.8%),然而显著性检验证明两者差异在 $P = 0.05$ 水平是不

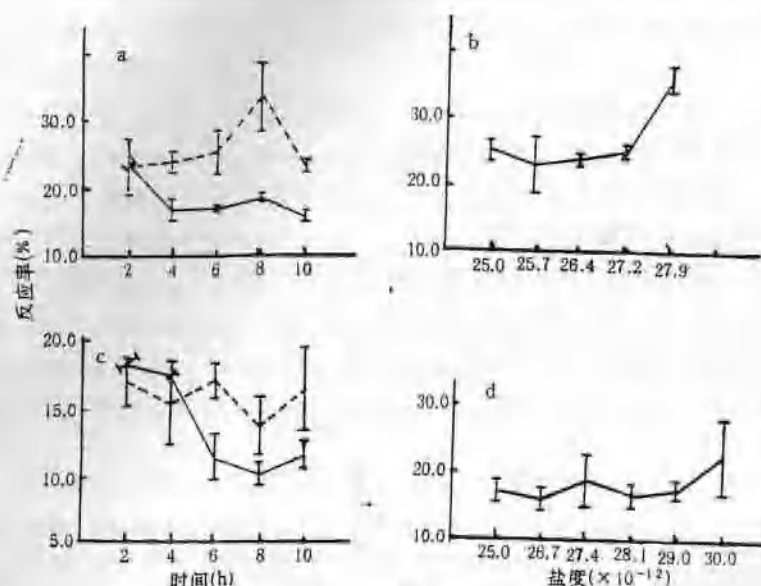


图3 太平洋牡蛎面盘幼虫趋光性提高的时间阈值和盐度增加阈值

Fig. 3 The time threshold (a,c) and salinity increase threshold (b,d) of the photoreponse increase of larvae of *Crassostrea gigas*

a,b. D形面盘幼虫: a.在 30×10^{-12} 盐浓度下趋光率随时间的变化; b.在不同盐度适应1d后趋光水平的变化; c,d. 8日龄壳顶面盘幼虫: c.在 30×10^{-12} 盐浓度下适应1d后趋光率随时间的变化; d.在不同盐度适应1d后趋光水平的变化。

表1 不同盐度浓度的跃层对太平洋牡蛎面盘幼虫分布的影响

Tab. 1 Effect of different salinities discontinuity on distribution of *Crassostrea gigas* larvae

盐度组 ($\times 10^{-12}$)	浮游于水层中的个体百分比	
	上层 (0—17cm)	下层 (17—34cm)
20.0—25.0	11.5	88.5
22.5—25.0	9.0	91.0
25.0—25.0	22.1	77.9
20.0—29.0	7.2	92.8
25.0—29.0	7.9	92.1

显著的。作者尚没有继续测定更高盐度值下幼虫的反应率,不过从该图的反应曲线也可以预测到,该发育期的盐度阈值可能比 30×10^{-12} 更高一些。

2.3 盐跃层的存在对太平洋牡蛎幼虫游泳的影响 幼虫的壳长为 $150.8 \mu\text{m}$,测定结果见表1。很明显,盐跃层的存在对于幼虫的向上迁移具有抑制作用。在本实验所设置的4个盐跃层中,面盘幼虫在1h后能够分布于上层的个体数已大为减少,即使在 $(25.0-29.0) \times 10^{-12}$ 和 $(20.0-29.0) \times 10^{-12}$ 中,虽然底部盐度的提高有增强幼虫负趋地性的作用,但面盘幼虫仍难以穿越跃层而上升到水体上层。值得指出的是,从两个水层之间的跃层大小分析, $(22.5-25.0) \times 10^{-12}$ 和 $(20.0-25.0) \times 10^{-12}$ 组之间,以及 $(25.0-$

$29.0) \times 10^{-12}$ 和 $(20.0-29.0) \times 10^{-12}$ 组之间的上层浮游百分数比较接近。说明一旦盐跃层超过一定值后, 其对幼虫运动的阻抑作用仍维持着相当水平。

对幼虫游泳行为的观察也证明它们能够感知到盐跃层的存在。一般它们在上升到跃层附近时, 能够突然下沉, 随后的重新上升速率有所缓慢。这种下沉行为能重复数次, 最终使得一些个体穿越跃层, 而其它个体则只能在下层游弋。此外, 持螺旋式游泳的个体在跃层附近的试探性行为也包括水平螺旋数圈, 继而或者上升, 或者下降。

幼虫从上层下降到跃层时所呈现的行为有: 迅速下降并穿越跃层; 缓慢下降而在跃层处立即下沉; 不能通过跃层, 重新缓慢上升。

3 讨论与结论

3.1 盐度变化对牡蛎面盘幼虫趋性行为的影响具有反馈调节关系 本世纪 60 年代中期, 一些作者调查了盐度的降低对某些海洋底栖无脊椎动物幼虫的影响, 一般是由正趋光性转变为负趋光性的 (Thorson, 1964)。但研究表明, 盐度的降低只能引起太平洋牡蛎面盘幼虫正趋光水平降低, 但仍维持着正趋光信号; 另一方面, 盐度的升高能使牡蛎幼虫在不同程度上增强正趋光性和减弱正趋地性, 其中对趋地反应的影响更加明显, 即能转化为负趋地反应。通过这两种趋性行为在幼虫深度调节中的作用, 说明盐度变化对牡蛎面盘幼虫趋性行为的影响具有正反馈调节关系。从幼虫趋性行为的变化趋势, 可预测到在自然海区中, 牡蛎面盘幼虫的垂直分布将明显受到盐度的影响。例如, 当幼虫从低盐的上层下降到高盐的下层, 由于正趋光性的加强以及负趋地信号的出现, 又促使它们重新上升而避开底部; 反之, 当它们到达低盐的表层又因趋性行为的改变而下降。很明显, 这种由盐度调节的动力反馈过程有利于该种幼虫在水层中的浮游生活。不过, 在牡蛎壳顶面盘幼虫后期, 由盐度调节的行为过程也逐渐趋于不明显。

3.2 幼虫在河口区阻留的主动性取决于环境的变化 太平洋牡蛎也生活于某些河口区 (Walting, 1982), 因而盐度在时间尺度上是随着潮汐的运动而不断变化的, 这就可能影响到面盘幼虫的垂直分布。研究表明, 能明显提高 D 形面盘幼虫趋光水平的盐度增加阈值为 2.9×10^{-12} (培养盐度为 25×10^{-12}), 时间阈值为 4h (从 25×10^{-12} 置于 30×10^{-12})。可见, 幼虫的垂直分布较易随潮汐而发生变化, 即在涨潮时将朝向水体上层移动, 落潮时又朝向底部移动。这一行为过程, 对于牡蛎幼虫维持于河口区具有重要的生态意义。但当幼虫发育至壳顶面盘幼虫期, 随着盐度阈值的增加和时间阈值的提高, 潮汐的这种调节作用已不如 D 形面盘幼虫期那样明显。鉴于该期幼虫趋地性的盐度效应仍较强烈, 也可以认为在水体交换比较强烈的河口区, 幼虫仍会因潮汐的影响而主动阻留在河口区内。

几十年来, 双壳类幼虫 (主要是美国牡蛎) 的河口阻留机制一直是人们争论的议题 (Crisp, 1984; Stancky et al., 1986), 其中争论的焦点即是牡蛎幼虫的垂直分布能否因潮汐变化而改变。这些争论大多是基于现场的调查结果或幼虫的动性行为变化 (如游泳速度), 而对垂直分布的一个重要问题, 即趋性行为的盐度效应却没有进行探讨。本文结果阐明了盐度在太平洋牡蛎趋性行为变化中的重要性, 而且这种影响也只有在一一定的阈值时 (如盐度、时间等) 才能得到充分的体现。因此, 在河口区只有考虑到这些变化关系后, 才能进一步阐明幼虫在河口阻留的机制。作者认为, 在水体交换比较强烈的河口, 幼

虫可通过其行为调节而达到主动阻留在河口内的目的;在水体交换并不强烈的河口,幼虫阻留的主动性可能趋于不明显,这时可能出现 Korringa (1952), Andrews (1979) 等人所描述的潮流被动携带的现象。

3.3 盐跃层的存在能抑制幼虫的垂直迁移 Harder 曾报道 (1968), 17.24×10^{-12} 的盐跃层能使船蛆 (*Teredo diegensis*) 幼虫避开低盐的上层。这种现象也在短尾类如蓝蟹 (*Callinectes sapidus*) 蚤状幼体中存在,但只有 10×10^{-12} 盐跃层,大小才对蚤 I 幼体的阻抑作用比较明显 (Sulkin et al., 1982)。太平洋牡蛎面盘幼虫对盐跃层的敏感性远较上述两种幼体明显,它们甚至可感受到只有 2.5×10^{-12} 的盐跃层,并且明显减少了其上升活动。此外,跃层继续增大,牡蛎幼虫的反应程度仍基本维持不变的水平,这与蓝蟹蚤状幼体也存在着差异。可以认为,海区盐跃层的存在与否是影响牡蛎幼虫垂直迁移的重要因子之一。这在日本广岛的春、夏季也已观察到这种现象 (Ventilla, 1984)。

参 考 文 献

- Andrews, J. D., 1979, Pelecypoda: Ostracidae, In Reproduction of Marine Invertebrates, ed. by Giese, A. C. & Peares, J. S., Academic Press (New York and London), pp. 293—341.
- Crisp, D. J., 1984, Overview of research on marine invertebrate larvae, In Marine Biodeterioration: An Interdisciplinary Study, ed. by Costlow, J. D. & Tipper, R. C., Naval Institute Press (Annapolis, Maryland), pp. 103—126.
- Harder, W., 1968, Reactions of plankton organisms to water stratification layering, *Limnol. Oceanogr.*, 13(1): 156—168.
- Korringa, P., 1952, Recent advances in oyster biology, *Quart. Rev. Biol.*, 27: 266—308, 339—363.
- Stancky, S. E. & Feller, R. J., 1986, Transport of non-decapod invertebrate larvae in estuaries: an overview, *Bull. Mar. Sci.*, 39: 257—268.
- Sulkin, S. D. & van Heukeleian, W., 1982, Larval recruitment in the crab *Callinectes sapidus*: an amendment to the concept of larval retention in estuaries, In Estuarine Comparison, ed. by Kennedy, Academic Press (New York and London), pp. 459—475.
- Thorson, G., 1964, Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates, *Ophelia*, 1: 167—208.
- Ventilla, R. F., 1984, Recent development in the Japanese oyster culture industry, *Adv. Mar. Biol.*, 21: 1—57.
- Waltling, H. R., 1982, Comparative study of the effects of zinc, cadmium and copper on the larval growth of three oyster species, *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 28: 195—201.