

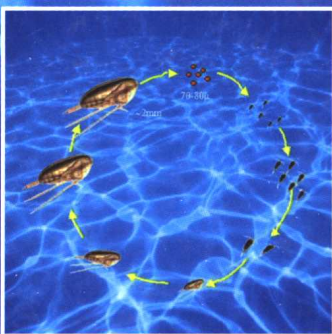
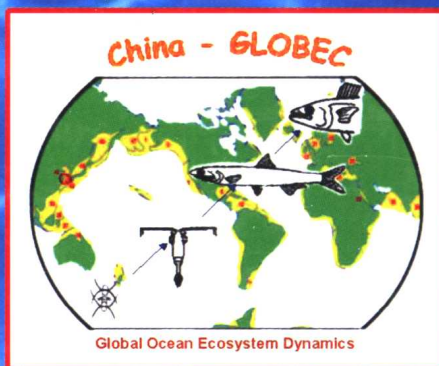
# 中国海洋生态系统 动力学研究

## II 渤海生态系统动力学过程

Study on Ecosystem Dynamics in Coastal Ocean

II Processes of the Bohai Sea Ecosystem Dynamics

苏纪兰 唐启升 等 著



科学出版社

国家自然科学基金重大项目经费资助  
国家重点基础研究专项经费资助

# 中国海洋生态系统动力学研究

## Ⅱ 渤海生态系统动力学过程

**Study on Ecosystem Dynamics in Coastal Ocean**

**Ⅱ Processes of the Bohai Sea Ecosystem Dynamics**

苏纪兰 唐启升 等 著

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书是继《中国海洋生态系统动力学研究 I——关键科学问题与研究发展战略》一书出版后,又一本关于中国近海海洋生态系统动力学研究的专著。它是国家自然科学基金重大项目——“渤海生态系统动力学与生物资源持续利用”的研究成果。全书以渤海海洋生态系统动力学过程研究中物理海洋学、化学海洋学、生物海洋学和资源生态学的综合交叉研究为重点,分别介绍了对虾早期发育阶段数量变动与栖息地关键过程的关系;浮游动物种群动力学及其对生态系统中的调控作用;渤海食物网营养动力学及资源优势种交替;渤海生态系统动力学模型。本书对于我国海洋科学和渔业科学研究,对于我国海洋产业的可持续发展都具有重要的理论和实践意义,可供从事海洋科学、渔业科学、生态科学以及全球变化领域研究的科技人员、管理人员、高校师生以及其他有关人员参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

中国海洋生态系统动力学研究. II. 渤海生态系统动力学  
过程/苏纪兰等著. —北京:科学出版社, 2002  
ISBN 7-03-010460-9

I. 中… II. 苏… III. ①海洋生态学:海洋动力学-研究-中国  
②渤海-海洋生态学:海洋动力学-研究 N. Q178.53

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 037814 号

责任编辑:姚平录 曲衍立 / 责任校对:陈丽珠  
责任印制:钱玉芬 / 封面设计:曲 渊

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号  
邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新 蕾 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2002年10月第一版 开本:787×1092 1/16

2002年10月第一次印刷 印张:28 1/2

印数:1—1 000 字数:687 000

定价:75.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

## 前 言

海洋生态系统是人类现在和未来赖以生存和发展的基础之一。但是,近年来全球近海海洋生态系统的基础生产力下降显著,赤潮频繁发生,生物多样性减少,优质渔业资源严重衰退。我国由于人口众多,这些变化更为突出,严重制约了我国沿海地区的国民经济持续发展。

海洋生态系统的退化和生态环境的恶化有自然的因素,也有捕捞及其他人类活动的影响,还有生态系统自身的内在波动等。为了对海洋生态系统的这些变化有足够的科学认识,多个国际海洋科学组织推动了海洋生态系统动力学这一跨学科前沿领域的发展。我国科学家也较早地意识到上述问题,在国家自然科学基金委员会的大力支持下,于1994年开展了我国海洋生态系统动力学发展战略研究,其结果得到了广泛的关注,并形成了国家自然科学基金优先资助领域。

作为国家自然科学基金重大项目,“渤海生态系统动力学与生物资源持续利用”是我国第一个大型海洋生态系统动力学研究计划,在其研究策略及研究管理上都有一定程度的探索内涵。在研究策略上我们选取了两个角度:其中一个是比较宏观的、围绕食物网营养动力学中的物流和能流研究渤海生态系统的结构和功能及其变化;另一个是比较微观的、围绕对虾早期发育阶段数量变动与其栖息地环境的关系,研究生物与物理环境的动力学过程。鉴于浮游动物在生态系统中有承上启下作用,以及物理-化学-生物耦合模型作为生态系统动力学研究中的重要手段,在研究安排上又将这两个方面作为独立研究内容设置,目的是促进学科交叉和依赖,使渤海生态系统动力学研究能够在整体、系统的水平上开展。

像其他的地球科学一样,长期的资料累积是海洋学研究的基本要求。但是海洋观测难度大、费用高昂,再加上我国对海洋的重视长期不足,因此我国海洋研究普遍存在缺少长期资料累积的问题。由于观测手段要求的因素,长期资料累积问题在化学、生物等方面更为突出。相比我国其他近海海区,渤海的各方面历史资料皆略为多些,这是我们选择渤海作为研究海区的一个重要原因。但是,在项目观测计划实施中最大的意外和失望是连续两年都未能采集到主要研究对象——中国对虾的卵子,对虾卵采集的失败在一定程度上也影响了对虾早期栖息地关键过程研究的内容。这也从另一侧面反映对虾资源严重衰退的事实。

这本专著是“渤海生态系统动力学与生物资源持续利用”项目主要研究成果的综述,全书共分为四章,分别介绍了对虾早期发育阶段数量变动与栖息地关键过程的关系、浮游动物种群动力学及其对生态系统中的调控作用、渤海食物网营养动力学及资源优势种交替、渤海生态系统动力学模型,其中一些较为重要的新认识和成果有:

- 河流截流、人工改道黄河入海口等人类活动严重影响了对虾幼体到达栖息地的可能性;气候的长期变化也导致了渤海水文环境的显著变化,并对生态系统的生物生产产生影响。
- 在浮游植物群落中小型(net)、微型(nano)和微微型(pico)三个不同粒径中微型和微微型作用不容忽视,6月份这两个粒径占了总生物量的87.0%和总生产力的

87.4%，贡献大小次序为：微型>微微型>小型。小型桡足类在浮游动物中起主导作用，从分布、产量和粒度（个体大小）多方面看都比大型桡足类更重要。从种类组成看，水母类是渤海的浮游动物的重要类群，这也可能是造成某些经济种类卵子和仔幼鱼死亡率高的因素，对渔业资源的影响是负面的。

- 实验表明，高营养层种类间的生态转换效率存在明显差异，在胁迫条件下种类的生态转换效率会发生改变；年代间的调查表明，渤海渔业生物资源的群落结构向低质化发展，食物网营养级下降，食物链缩短；生态系统控制机制的各种传统理论难以单一地套用于渤海，随着外部影响条件的变化，生物生产显然受到多种不同机制的综合作用。这可能是浅海生态系统生物生产具有显著动态特性的重要原因。
- 水层-底栖多箱模型结果表明，在渤海生态系统年循环中，浮游植物光合作用吸收的碳量约有13%进入主食物链，呼吸排出的碳量约为44%，20%左右向底栖亚系统食物链转移；动力学模型结果表明，气候变化带来的海洋变化是引起渤海营养盐-浮游植物系统变化的重要原因。

这本专著也是《中国海洋生态系统动力学研究》系列之二，是我国海洋科学、渔业科学和生态科学领域中众多专家学者辛勤劳动的结果，他们各自参与了相关科学问题的调查和研究，为本书提供和撰写了相关章节，具体执笔者均在有关章节末指明，由于涉及人较多，这里不再一一列出，请予谅解。国家自然科学基金委员会地球科学部原常务副主任林海研究员和海洋学科主任王辉博士对于海洋生态系统动力学在我国的发展给予了热情的关怀和指导，林海还对本专著文稿进行了认真审阅，提出了很有价值的修改意见，在此，向他们一并表示衷心的感谢。

海洋生态系统动力学是一个正在发展中的交叉学科领域，殷切地期望大家予以关注，共同促进这个新学科领域的发展。

苏纪兰 唐启升

2001年11月30日

# 目 录

## 前言

第一章 对虾早期发育阶段数量变动与栖息地关键过程的关系 .....	1
第一节 中国对虾的种群动态特征 .....	1
一、早期生活史与栖息地的环境 .....	2
二、中国对虾的补充特征和种群动态 .....	4
第二节 影响对虾栖息地环境的关键物理过程 .....	11
一、潍河口水文特征调查和分析 .....	11
二、中国对虾幼体溯河数值模拟研究 .....	17
三、黄河三角洲岸线变迁对莱州湾流场和对虾早期栖息地的影响 .....	24
四、莱州湾夏季物理环境的变化及其对对虾繁衍带来的影响 .....	30
第三节 影响对虾栖息地环境的关键生物地球化学过程 .....	39
一、对虾栖息地生源要素的时空分布和来源 .....	40
二、氮磷在海水-沉积物界面的交换通量 .....	44
三、渤海中部海域营养盐浓度和结构的变化 .....	48
第四节 海气变异对渤海生态系统的影响 .....	51
一、海气变异与生态系统变化 .....	51
二、渤海气温和海水性质的长期变化 .....	52
三、渤海气温和海水性质长期变化机制 .....	62
四、海气变异对渤海生态系统的影响 .....	65
第二章 浮游动物种群动力学及其在生态系统中的调控作用 .....	71
第一节 浮游植物、初级生产力与新生产力 .....	72
一、叶绿素 a 浓度 .....	73
二、初级生产力及新生产力 .....	83
三、认识与结论 .....	89
第二节 浮游细菌与细菌生产力 .....	92
一、异养细菌生产力 .....	93
二、渤海海洋蓝细菌 ( <i>Synechococcus</i> ) 的生态分布特点 .....	101
第三节 浮游动物群落结构与种群动力学 .....	113
一、群落结构 .....	113
二、优势种的分布与种群数量变动 .....	128
第四节 浮游动物对浮游植物的摄食压力、生态转换效率与次级生产力 .....	142
一、浮游动物摄食率与对浮游植物的摄食压力 .....	142
二、稳定同位素营养级分析 .....	154
三、不同粒径浮游动物的能值分析 .....	158
第五节 底栖生物与底栖生物生产力 .....	165
一、研究海域和方法 .....	166

二、渤海的沉积环境·····	167
三、渤海的大型底栖动物·····	169
四、渤海的小型底栖动物·····	186
五、渤海沉积物中叶绿素 a、脱镁叶绿酸 a、有机质和含水量的分布·····	203
六、沉积物-海水界面过程的实验研究·····	205
<b>第三章 渤海食物网营养动力学及资源优势种交替·····</b>	<b>212</b>
<b>第一节 食物关系与食物网结构·····</b>	<b>214</b>
一、渤海鱼类食物关系·····	217
二、莱州湾幼鱼的食性和食物竞争·····	230
三、渤海主要鱼类的营养级·····	233
四、渤海生态锥体及营养结构·····	234
五、小结与讨论·····	239
<b>第二节 高营养层次营养动力学过程·····</b>	<b>243</b>
一、能量收支及其影响因素·····	244
二、生态转换效率·····	263
三、其他相关生物能量学参数的研究·····	280
四、生态营养通道模型·····	289
五、讨论·····	296
<b>第三节 群落结构与生物生产力·····</b>	<b>312</b>
一、渤海渔业生物资源群落结构·····	313
二、渤海生物生产力·····	341
三、讨论·····	352
<b>第四节 人类活动对生物资源的影响·····</b>	<b>355</b>
一、捕捞对渤海渔业生物群落结构的影响·····	357
二、渤海营养盐变化及其对浮游硅藻种群结构的影响·····	365
三、中国对虾对 Pb、Cr、Zn 及其混合物的回避反应·····	372
四、讨论·····	376
<b>第四章 渤海生态系统动力学模型·····</b>	<b>382</b>
<b>第一节 三维初级生产模型·····</b>	<b>382</b>
一、初级生产动力学模型·····	382
二、渤海浮游植物生物量和初级生产的时空变化·····	387
三、渤海三维初级生产模型·····	392
四、渤海氮磷营养盐循环和收支的模型研究·····	400
五、渤海初级生产的三维模拟·····	406
<b>第二节 水层-底栖生态动力学的箱模型研究·····</b>	<b>418</b>
一、浅海单箱生态动力学模型研究·····	418
二、渤海水层-底栖耦合生态系统季节变化的模拟分析·····	430
三、渤海硅酸盐对生态系统季节变化影响的模拟分析·····	438

# CONTENTS

Chapter 1	Environmental processes of the habitat of <i>Penaeus chinensis</i> and their influence on its early life biomass	1
1.1	<b>Characteristics of the stock dynamics of <i>Penaeus chinensis</i></b>	1
1.1.1	Early life history of <i>Penaeus chinensis</i> and its habitat environment	2
1.1.2	Recruitment characteristics and stock dynamics of <i>Penaeus chinensis</i>	4
1.2	<b>Important physical processes of the <i>Penaeus chinensis</i> habitat</b>	11
1.2.1	Hydrography and currents in the Weihe River Estuary	11
1.2.2	Numeric simulation of the upstream movement of the larvae of <i>Penaeus chinensis</i>	17
1.2.3	Influence of the coastline change of the Yellow River Delta on the Laizhou Bay circulation and its impact on the early life habitat of <i>Penaeus chinensis</i>	24
1.2.4	Changes of the summer physical environment in the Laizhou Bay and its influence on the larvae success of <i>Penaeus chinensis</i>	30
1.3	<b>Important biogeochemical processes of the <i>Penaeus chinensis</i> habitat</b>	39
1.3.1	Distribution and sources of biogenic elements in the <i>Penaeus chinensis</i> habitat	40
1.3.2	Exchange fluxes of nitrogen and phosphorus at the water-sediment interface	44
1.3.3	Changes of nutrient composition and their concentrations in the central Bohai Sea	47
1.4	<b>Long-term variations of atmospheric parameters and hydrographic properties and their influence on the marine ecosystem</b>	51
1.4.1	Long-term atmospheric/oceanic variability and changes in marine ecosystem	51
1.4.2	Long-term variation of air temperature and hydrography in the Bohai Sea	52
1.4.3	Mechanism for the long-term change of air temperature and hydrography in the Bohai Sea	62
1.4.4	Impact of the long-term atmospheric/oceanic variability on the Bohai Sea ecosystem	65
Chapter 2	Population dynamics of zooplankton and its controlling effects in the marine ecosystems	71
2.1	<b>Phytoplankton, primary productivity and new productivity</b>	72
2.1.1	Chlorophyll <i>a</i> concentration	73
2.1.2	Primary production and new production	83
2.1.3	Discussion and conclusion	89
2.2	<b>Planktonic bacteria and its productivity</b>	92
2.2.1	Productivity of heterotrophic bacteria	93
2.2.2	Ecological distribution characteristics of cyanobacteria	101
2.3	<b>Community structure and population dynamics of zooplankton</b>	113
2.3.1	Community structure	113
2.3.2	Distribution and population dynamics of dominant species	128



<b>2.4 Feeding pressure on phytoplankton, ecological conversion efficiency and secondary production</b>	142
2.4.1 Feeding rate of zooplankton and feeding pressure on phytoplankton	142
2.4.2 Analysis of trophic relationships by stable isotopes	154
2.4.3 Energy contents in different size groups of zooplankton	158
<b>2.5 Benthos and benthic productivity</b>	165
2.5.1 Research area and method	166
2.5.2 Sediment Environment of the Bohai Sea	167
2.5.3 Macro-Benthos of the Bohai Sea	169
2.5.4 Micro-Benthos of the Bohai Sea	186
2.5.5 Distribution of chlorophyll <i>a</i> , phaeophytin <i>a</i> , organic matter and water contents in sediments	203
2.5.6 Experimental study on the sea-bottom interface processes	205
<b>Chapter 3 Trophodynamics of Food Web and Dominant species shifts</b>	212
<b>3.1 Feeding relationship and food web structure</b>	214
3.1.1 Food relationship of fish in the Bohai Sea	217
3.1.2 Feeding and competition of juvenile fish in Laizhou Bay	230
3.1.3 Trophic level of important fish species in the Bohai Sea	233
3.1.4 Ecological pyramid and trophic structure in the Bohai Sea	234
3.1.5 Conclusion and discussion	239
<b>3.2 Processes of trophodynamics in higher trophic level species</b>	243
3.2.1 Energy budget and relative factors	244
3.2.2 Ecological conversion efficiency	263
3.2.3 Study on other of bioenergetics parameters	280
3.2.4 Ecopath modeling	289
3.2.5 Discussion	296
<b>3.3 Community structure and biological productivity</b>	312
3.3.1 Community structure of fishery resources in the Bohai Sea	313
3.3.2 Biological productivity in the Bohai Sea	341
3.3.3 Discussion	352
<b>3.4 Influence of human activities on living resources</b>	355
3.4.1 Influence of fishing on biocommunity structure in the Bohai Sea	357
3.4.2 Nutrient change and influence on population structure of planktonic diatom	365
3.4.3 Avoidance reaction of <i>Penaeus chinensis</i> to heavy metals, Pb, Cr, Zn and their mixtures	372
3.4.4 Discussion	376
<b>Chapter 4 Ecosystem Models of the Bohai Sea</b>	382
<b>4.1 3-D Primary productivity models</b>	382
4.1.1 Primary productivity dynamic model	382
4.1.2 Temporal and spatial variation of phytoplankton biomass and primary production in the Bohai Sea	387

---

4.1.3	3-D primary production model in the Bohai Sea .....	392
4.1.4	Simulation to the annual cycle nitrogen and phosphorus and their budgets in the Bohai Sea .....	400
4.1.5	3-D simulation of primary production in the Bohai Sea .....	406
<b>4.2</b>	<b>Box model of pelagic-benthic ecosystem dynamics .....</b>	<b>418</b>
4.2.1	Study on single box ecosystem model in shallow water .....	418
4.2.2	Simulation of the seasonal variation by pelagic-benthic coupling ecosystem model in the Bohai Sea .....	430
4.2.3	Influence of silicate to the seasonal variation of the Bohai Sea ecosystem .....	438

## 第一章 对虾早期发育阶段数量变动 与栖息地关键过程的关系

中国对虾 (*Penaeus chinensis*) 是渔业价值极高的一种一年生虾类。它是世界上分布纬度最高 (41° N)、惟一进行长距离生殖和越冬洄游的暖温性种类, 主要在渤海产卵及成长, 并在黄海越冬。中国对虾曾经是我国北方渔业生产的重要支柱, 20 世纪 80 年代初开始又是我国海水增养殖的主要种类, 但 90 年代以来中国对虾的捕捞和养殖皆迅速衰落。

认识对虾早期发育阶段数量变动与栖息地关键过程关系是了解对虾补充量波动的重要依据。研究的重点包括: 对虾早期生活史的动力学特征及其与环境的关系、对虾食物关系和补充规律、对虾栖息地关键物理过程的特征及其在生态系统中的作用、对虾栖息地生物地球化学过程的特征及其在生态系统中的作用、气候变异对对虾栖息地关键生物-物理过程的影响。

中国对虾集中在 5 月上、中旬产卵, 渤海湾和莱州湾是渤海的主要产卵场。从多方面考虑并结合实地考察, 我们选择了潍河口作为调查海区。不幸的是 1997 年和 1998 年的两次调查皆未能采集到虾卵或虾幼体, 对研究内容造成了一定程度的影响。下面就中国对虾的种群动态特征、影响对虾栖息地环境的关键物理过程、影响对虾栖息地环境的关键生物地球化学过程、海气变异对海洋生态系统的影响等四方面对本课题成果作介绍。

### 第一节 中国对虾的种群动态特征

对虾类 (Penaeid) 均为海产大型虾类, 中国对虾主要分布于黄、渤海水域, 东海和珠江口 (南海) 只有零星分布。黄、渤海的中国对虾分为两个地理群: 一为个体大、数量多的中国黄渤海沿岸群; 一为个体小、数量少的朝鲜半岛西海岸群。中国对虾是一种渔业价值极高的一年生虾类, 渤海秋汛对虾渔业年产量高达 4 万余 t (1979), 环渤海沿岸养殖对虾年产量曾一度高达近 10 万 t (1988)。

40 余年来研究者对中国对虾的种群, 渔业生物学, 补充量动态, 渔获量预报, 渔业资源评估、增殖和管理进行了较全面、系统和深入的研究。20 世纪 90 年代末“渤海对虾早期生活史与栖息地关键过程的研究”被列为“渤海生态系统动力学及生物资源持续利用”的重要组成部分, 这有助于从多学科交叉的角度深入了解对虾补充量动态和补充机制。近年来, 由于渤海对虾亲体数量严重短缺, 补充量锐减, 对研究工作的进程和深入发展有一定的影响。这里只能根据过去和当前所能获取的一些试验数据和资料, 概述中国对虾的早期生活史和种群动态特征。

## 一、早期生活史与栖息地的环境

### (一) 早期生活史

中国对虾为广盐性虾类, 生命周期为一年。5 月上、中旬产卵, 怀卵量因个体大小而异, 高达 50~100 万粒。受精卵直接在海水中孵化, 历时 20 余 d, 经过变态渡过无节幼体、蚤状幼体和糠虾幼体期, 6 月初发育成仔虾。仔虾阶段历时 40 余 d 体长达 30mm 左右时, 约在 7 月中旬发育成幼虾。

对虾卵子在海水中受精, 卵径为 0.24~0.32mm。受精卵虽属沉性, 但在风浪、潮流的作用下悬浮于海水中, 在海水的表、底层其数量分布的比例为 35.6 : 64.4, 受精卵历经 50 余 h 孵化; 无节幼体阶段分为 6 期, 要经过六次蜕皮历时约 110h, 以卵黄为营养, 不摄食, 营浮游生活, 有明显的趋光性, 在海水的表、底层数量分布的比例为 54.6 : 45.4; 蚤状幼体阶段分三期, 经过三次蜕皮历时约 200h, 出现了较完整的口器和消化道, 开始摄食, 主要的开口饵料为多甲藻 (*Peridinium* spp.)、舟形藻 (*Navicula* spp.) 等微型藻类, 蚤状幼体的趋光性很强, 海水的表、底层数量分布的比例为 55.6 : 44.4; 糠虾幼体阶段分三期, 经过三次蜕皮历时 200h, 幼体在水中“头重尾轻”呈倒立状态, 趋光性明显减弱, 表、底层网获数量之比为 23.9 : 76.1; 仔虾阶段共分 14 期, 经过 14 次蜕皮历时 40 余 d 体长由 4mm 逐渐增至 30mm 左右, 完成变态, 仔虾早期仍营浮游生活, 第四期开始趋于底栖生活, 第十期开始转营底栖生活, 陆续游离产卵场而分布于河口附近的沿岸浅水域, 并可沿河川逆流而上至远离河口 50 余 km 的河道内生活。

对虾的受精卵经发育孵化、变态, 历经两个多月, 在河口邻近水域的产卵场和河口栖息地渡过早期生活阶段。变态后的幼虾耐低盐的能力逐渐减弱, 加之浅水水温迅速升高, 7 月下旬逐渐外移分布于河口外海深水区。

### (二) 栖息地的环境及其与仔虾移动分布的关系

对虾的中心产卵场位于河口附近水深不足 10m 的水域, 当产卵场的水温升至 13℃ 时开始产卵, 起始产卵时间因年份而异, 一般为 5 月 2~18 日, 与雌虾性腺发育状况, 特别是水温的年间变化有关。对虾产卵场位于渤海湾盐度相对较高的河口邻近水域(图 1.1.1), 仔虾阶段则广泛分布于受河流影响较大、盐度相对较低的河口或河道内水域。在产卵场发现仔虾的最高盐度值为 27.21; 在河道内发现仔虾的最低盐度值为 0.86。

为了查明栖息地仔虾移动分布的特点, 1999 年 6~7 月在潍河进行了仔虾放流跟踪试验, 时值潍河在距河口 20 km 处关闸截流期间, 放流时间为 6 月 11~14 日, 放流地点在河口沿岸水域 (37°07'18"N, 119°30'E), 放流数量为 3330 万尾, 放流仔虾的平均体长为 16.8mm, 放流水域(沿岸)的水温和盐度分别为: 19.2℃ 和 33.11, 略低于暂养水域。试捕分别在放流后 10d 和 30d 之后进行, 岸边浅水域使用手推网, 河道深水区使用密目扒拉网取样。6 月 22~23 日上游自拦河大坝 (37°01'18"N, 119°27'30"E) 至下游河口水深 0.5~2.0m 的水域均有仔、幼虾分布。拦河闸附近的浅水区仔虾的平均体长为 23.5mm; 中游幼虾密集分布的深水区 (2m) 幼虾的平均体长为 36.4mm; 河口附近浅水水域 (1m) 幼虾的



行为与盐度取向的实验(庄志猛等, 1998)。结果表明: 体长为 12~16mm 人工培育的仔虾有明显的主动趋流习性。在有一定水流条件下, 无论是在高盐水体中还是经过低盐驯养的仔虾, 盐度对仔虾的趋流行为均取向高盐水域, 对盐度有较为明显的选择性, 盐度梯度越大, 偏好高盐的特性越明显。在盐度相同的条件下水流强度对受试仔虾的趋流行为没有明显的影响。一般来说, 多数对虾类的产卵场都分布于河口邻近水域, 其仔虾营底栖生活后偏好河口区或河道内的低盐环境(Dall, 1958; Gunter *et al.*, 1964; Hoese, 1960), 当仔虾变态为幼虾后逐步外移到深水高盐的河口邻近水域。Staples 等(1979, 1980)认为: 这类广盐性对虾类的仔虾选择栖息地的主要因素是栖息地本身而非低盐度。本试验观察表明: 将广盐性的中国对虾早期生活史的不同生活阶段在河口栖息地内迁和外移现象单纯地与盐度联系在一起, 显然依据不足。鉴于栖息地又是径流、潮流、温度、盐度、水深、地质以及饵料和敌害生物等生物海洋学现象最为复杂的水域, 故要查明仔虾在栖息地移动分布的影响因素和作用机制难度更大。

### (三) 栖息地环境对其早期成活的影响

1964~1981 年渤海湾对虾产卵场调查结果表明: 渤海湾对虾产卵场卵子幼体的数量(即进入渤海湾产卵场的亲体数量)与多甲藻和舟形藻的数量呈显著的正相关关系( $r=0.79$ ,  $p<0.001$ ), 而多甲藻和舟形藻的数量又与渤海湾 5 月份的盐度、4 月份的降水量和 5 月份黄河径流量显著相关( $r=-0.80$ ,  $p=0.001$ ;  $r=0.80$ ,  $p=0.001$ ;  $r=0.81$ ,  $p<0.001$ ), 淡水有利于喜好低盐的多甲藻和舟形藻的繁殖生长, 为蚤状幼体提供了充足的开口饵料。这有助于对虾幼体变态阶段渡过因缺乏适口饵料而大量死亡的短暂“危险期”, 提高蚤状和糠虾幼体的变态和成活率。但是, 回归分析结果也表明: 蚤状幼体开口饵料的数量却与 8 月初幼虾的相对数量(补充量)无关, 这也说明, 在蚤状幼体→糠虾幼体→仔虾→幼虾期间, 尚有其他重要的、难以估算的环境因素(如敌害生物的捕食等)在左右着 8 月初幼虾的相对数量(补充量)。

对虾在产卵场经历了“漫长”的近一个月孵化、变态的浮游生活阶段, 环境对其早期生活阶段特别是孵化和幼体变态期的存活有极大影响, 持续的大风可导致降温和对卵子幼体直接的机械损伤, 而饵料特别是敌害生物的数量变化又是决定其成活率的重要影响因素。对虾如此大的发生量正是对产卵场的这种多变的环境因素长期适应的结果。20 世纪 80 年代以来渤海沿岸对虾池塘养殖业兴起并迅速发展, 养殖池塘排水携带的残饵和排泄物对栖息地有机污染, 沿岸主要河流断流、截流、淤积以及多数河流沦为排污河成为栖息地的主要污染源, 导致栖息地的面积缩小, 生态环境严重恶化, 其对对虾早期生活阶段成活可能产生的影响“有目共睹”, 但因缺乏系统的、序列量化的指标而无法得到进一步的确认。

## 二、中国对虾的补充特性和种群动态

中国对虾是对虾类中少数几个暖温性种类之一。种群补充的主要特点是产卵时间集中在一个月內, 是典型的一次性补充, 这就为对虾的种群动态、资源评估、渔获量预报和渔业管理提供了极大的方便; 种群补充量的年间变化很大是其种群补充的另一个重要特性, 中国对虾早期生活阶段幼体和仔虾的浮游生活期长达 30 余 d, 产卵场、栖息地的生态环境对

种群早期生活阶段的成活率和补充量有重要影响。

根据近 40 年来渤海对虾补充量的动态变化,可以区分为四个不同的时期(图 1.1.2):对虾渔业开始兴起的时期(1962~1972),渤海秋汛对虾渔业的平均渔获量为 10 658t,占对虾世代产量的 59.5%,同期日本渔船在黄海越冬场冬春汛的平均产量为 5472t,占 30.5%,而我国春汛对虾的年平均产量为 1783t,占 10%;对虾渔业盛期(1973~1981),渤海秋汛对虾平均渔获量为 25 448t,占世代产量的 72.7%,日本渔船冬春汛的平均产量增至 7755t,所占比例降为 22.2%,我国春汛的平均产量为 1792t,所占比例则降为 5.1%;80 年代初至 90 年代初(1982~1990),渤海秋汛对虾的平均渔获量虽然基本上与 60 年代持平(10 543t),但其在世代产量中的比重则增至 90%以上,亲虾数量显著减少,降至仅为 60~70 年代的 1/3 多一点,日本渔船因“无利可图”基本停止黄海的捕虾作业;对虾渔业衰落期(1991~1998),渤海对虾的补充量大幅度下降,秋汛平均渔获量仅为 2022t,90 年代后期则不足千吨,渤海秋汛对虾渔业因补充量锐减而衰落。

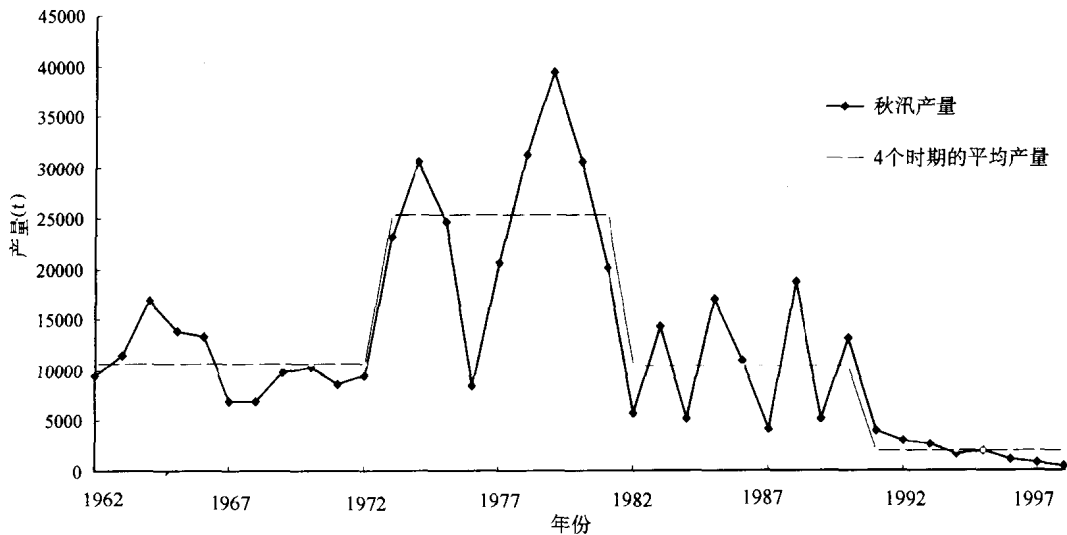


图 1.1.2 渤海秋汛对虾产量及其年间变化

### (一) 亲体与补充量的关系

叶昌臣等(1980)首先用 Beverton-Holt 和 Richer 繁殖模式描绘了 1961~1976 年中国对虾亲体(春汛产量)与补充量(秋汛产量)的关系,两者同样表明渤海对虾的亲体数量与补充量在  $p=0.05$  的水平上显著相关。根据上述两种模式求得的各项参数进一步的计算结果分别为:

渤海对虾的最大补充量( $R_{max}$ )为 5.8 和 2.9 万 t;最大持续产量(MSY)为 3.6 万 t 和 2.6 万 t;最大持续产量所需的补充量( $R_s$ ,与渤海秋汛的最大产量相当)为 4.6 万 t 和 2.9 万 t;最大补充量所需的亲体数量( $S_{max}$ )为 5000t。当时渤海亲虾的年平均数量( $S$ )为 2000 余 t,补充量最大的 1979 年亲虾数量为 1300 余 t。可见当时渤海对虾亲体的数量能够满足保持相当数量补充量的需要。

邓景耀等(1996)使用1983~1994年每年4月在烟威外海对虾游入渤海的过路渔场进行试捕获取的亲虾资源量指数[尾/(网·h),其与渤海春汛产量显著相关, $r=0.80$ , $p<0.005$ ]资料,并用Beverton-Holt和Ricker两种繁殖模式研究了渤海对虾亲体数量-补充量的动态特征,结果表明:在80年代期间,渤海中国对虾的亲体数量平均值只有60和70年代的34.4%和44.2%,下降幅度甚大,除亲体数量和已知的环境因素(包括渤海沿岸5~6月的大风持续时间、日照时数和盐度等)仍然是补充量的主要影响因素外,渤海沿岸养殖对虾的单位面积产量成为起主导作用的重要不利因素。

## (二) 发生量与补充量的关系

渤海湾是对虾的主要产卵场,仔、幼虾栖息地的面积达6000km<sup>2</sup>,约为整个渤海栖息地总面积的一半。从60年代初开始,邓景耀等(1999)选定渤海湾沿岸水域进行了对虾发生量及其早期生活阶段不同时期的相对资源量及有关生态环境因素调查,以探索对虾早期发育阶段的成活率、补充量及其与栖息地面积和环境因素变化之间的关系。

回归分析结果表明:发生量即卵子幼体数量(个/m<sup>3</sup>)与河北省、天津市春汛对虾产量之间呈显著的相关关系( $r=0.734$ , $p=0.003$ );而幼虾资源量指数[尾/(网·h)]与秋汛对虾产量之间则具有更为显著的相关性,完全可以使用Ricker繁殖模式: $R_t = a \cdot S_t \cdot e^{-bs}$ ,模拟发生量以及栖息地的环境因素与幼虾资源量指数的动态关系。据分析,对虾的发生量与补充量的相关指数 $R^2=0.47$ ,发生量对补充量的控制程度接近50%,对虾的发生量对其补充量有决定性影响。另据计算,1964~1981年间保持渤海湾最大补充量所需的发生量指数为14.5个/m<sup>3</sup>,略高于这期间产卵场调查中取得的发生量指数的平均值(13.6个/m<sup>3</sup>)。可见这期间的发生量或亲体数量基本上能满足保持最大补充量的需要。

## (三) 栖息地环境因素对亲体-补充量的影响

辽东湾是渤海的一个湾口向南的内湾,吴敬南等(1982)根据1966~1981年的资料认定辽东湾春汛对虾产量(亲体数量)与5月10日~6月30日吹向沿岸的8级以上南向大风持续时间对该湾对虾的补充量(8月初幼虾相对资源量指数)有重要影响。 $F$ 检验表明:两个因素对补充量影响的大小相当;亲体数量是正相关,南向大风强度为负相关,相关都是显著的。刘海映等(1993)根据1966~1987年的资料通过逐步回归分析认定:辽东湾对虾亲体数量(春汛产量),双台子河、辽河、大小凌河等主要河流5~7月的径流量和5月10日~6月30日风速超过10m/s的南向大风持续时间对补充量(8月初幼虾相对资源量指数)有显著影响( $R^2=0.748$ , $p<0.05$ )。

Tang等(1989)首次把与对虾补充量有关的多变的环境因素作为一个变量导入亲体与补充量关系的Ricker模型中,对各种环境因素对补充量的综合影响作了定量的描述。根据1962~1983年对虾春汛产量和世代产量使用Ricker模式求得与栖息地环境因素有关的参数 $a'_i$ ,然后再用栖息地各种环境资料通过逐步回归分析筛选出与补充量有关的环境因子为:黄河径流量,渤海沿岸4~6月的降雨量、日照时数和盐度等。据此可以求得在栖息地不同环境条件下对虾亲体与补充量关系的一组曲线。结果表明:对虾亲体数量仍是种群补充量波动的重要因素,获得最大补充量所需的亲体数量约为2000~2900t,而1962~1983年春汛对虾的平均产量约为1700t,补充量最大的1979年春汛对虾产量为1300t;栖息地多变



的环境条件的变化对补充量也有十分显著的综合影响(图 1.1.3)。80 年代中期以来,渤海栖息地的环境发生了很大的变化,主要是河流引起的陆源污染加剧,黄河径流呈下降趋势,断流天数明显增加;随着沿岸对虾池塘养殖面积和产量的迅速增加,池塘排水造成的污染也随之加剧。而上述这些新的影响因素多数缺少序列的量化资料,因而无法导入亲体-补充量模型中去。

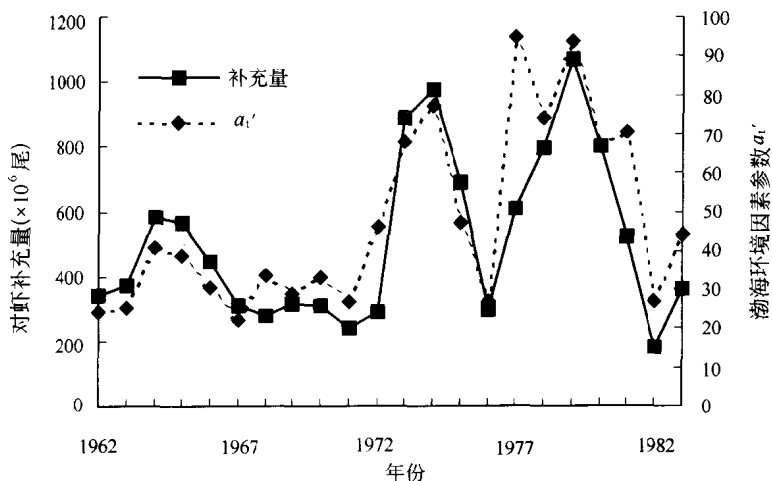


图 1.1.3 渤海环境因素参数 ( $a'_t$ ) 与对虾补充量的关系

#### (四) 栖息地环境因素对发生量-补充量的影响

邓景耀等(1999)用 Ricker 模式描述了渤海湾栖息地的环境因素与幼虾资源量指数的动态关系,模式中的  $a$  是一个对栖息地卵子孵化及幼体和仔虾成活有重要综合性影响的年间变化较大的环境参数。通过逐步回归的方法筛选出栖息地沿岸的降雨量、大风、日照和黄河径流量等有关的环境因子,将其导入发生量-补充量模式中,发生量和环境参数对补充量的控制程度高达 99% ( $R^2=0.989, p<0.0001$ )。这就大大提高了回归拟合的显著性(图 1.1.4)。模式有如此高的拟合程度也使之有可能用于预报秋汛渤海湾对虾的补充量。

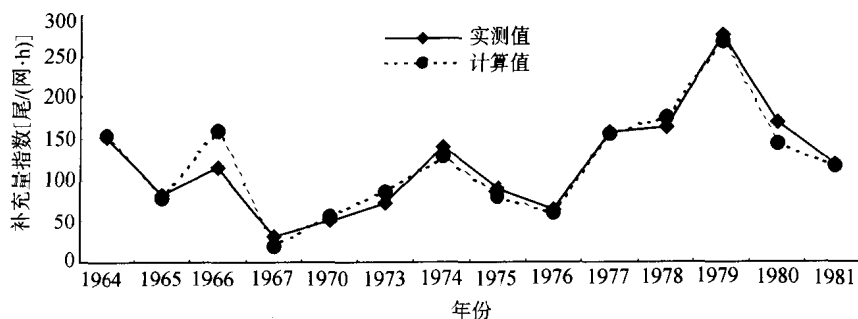


图 1.1.4 渤海湾对虾补充量指数实测值与计算值的对比

图 1.1.5 中的一组曲线表明:在 1964~1981 年的 14 年中,随着环境条件的年间变化,发生量-补充量之间的关系呈现出多条曲线的特征。发生量特别多的有 1964、1965、1974 年,