

厦门大学南强丛书

XIAMENDAXUE NANJIANG CONGSHU

【第五辑】

海洋磷虾类生物学

郑 重 李少菁 郭东晖 / 编著



厦门大学出版社
XIAMEN UNIVERSITY PRESS

国家一级出版社
全国百佳图书出版单位



厦门大学南强丛书

XIAMENDAXUE NANQIANG CONGSHU

【第五辑】

海洋磷虾类生物学

郑 重 李少菁 郭东晖 / 编著



厦门大学出版社
XIAMEN UNIVERSITY PRESS

国家一级出版社
全国百佳图书出版单位

图书在版编目(CIP)数据

海洋磷虾类生物学/[郑重], 李少菁, 郭东晖编著. —厦门: 厦门大学出版社,
2011.3

(南强丛书. 第5辑)

ISBN 978-7-5615-3849-4

I. ①海… II. ①郑…②李…③郭 III. ①磷虾目-海洋生物学 IV. ①Q959.223

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 031918 号

厦门大学出版社出版发行

(地址: 厦门市软件园二期望海路 39 号 邮编: 361008)

<http://www.xmupress.com>

xmup@public.xm.fj.cn

厦门集大印刷厂印刷

2011 年 3 月第 1 版 2011 年 3 月第 1 次印刷

开本: 787×1092 1/16 印张: 16 插页: 3

字数: 270 千字 印数: 1~2000 册

定价: 36.00 元

本书如有印装质量问题请直接寄承印厂调换

《南强丛书》(第五辑)编委会

主任委员:朱崇实

副主任委员:孙世刚 李建发 张 颖

委员:(以姓氏笔画为序)

万惠霖	庄宗明	朱崇实	朱福惠	孙世刚
李建发	李清彪	张 颖	陈支平	陈振明
陈辉煌	陈福郎	洪华生	胡培兆	翁君奕
韩家淮	蒋东明			

总 序

厦门大学由著名华侨领袖陈嘉庚先生于 1921 年创办,有着厚重的文化底蕴和光荣的传统,是中国近代教育史上第一所由华侨出资创办的高等学府。陈嘉庚先生所处的年代,是中国社会最贫穷、最落后、饱受外侮和欺凌的年代。陈嘉庚先生非常想改变这种状况,他明确提出:中国要变化,关键要提高国人素质。要提高国人素质,关键是要办好教育。基于教育救国的理念,陈嘉庚先生毅然个人倾资创办厦门大学,并明确提出要把厦大建成“南方之强”。陈嘉庚先生以此作为厦大的奋斗目标,蕴涵着他对厦门大学的殷切期望,代表着厦门大学师生的志向。

在厦门大学建校 70 周年之际,厦门大学出版社出版了首辑《南强丛书》,共 15 部学术专著,影响极佳,广受赞誉,为校庆 70 周年献上了一份厚礼。此后,逢五逢十校庆,《南强丛书》又相继出版数辑,使得《南强丛书》成为厦大的一个学术品牌。值此建校 90 周年之际,再遴选一批优秀之作出版,是全校师生员工的一个愿望。入选这批厦门大学《南强丛书》的著作多为本校优势学科、特色学科的前沿研究成果。作者中有资深教授,有全国重点学科的学术带头人,有新近在学界崭露头角的新秀,他们都在各自的学术领域中受到瞩目。这批学术著作的出版,为厦门大学 90 周年校庆增添了喜悦和光彩。

至此,本《丛书》已出版了五辑。可以说,每一辑都从一个侧面反映了厦大奋斗的足迹和努力的成果,丛书的每一部著作都是厦大发

展与进步的一个见证,都是厦大人探索未知、追求真理、为民谋利、为国争光精神的一种体现。我想这样的一种精神一定会一辑又一辑地往下传。

大学出版社对大学的教学科研可以起到推动作用,可以促进它所在大学的整个学术水平的提升。在 90 年前,厦门大学就把“研究高深学术,养成专门人才,阐扬世界文化”作为自己的三大任务。厦门大学出版社作为厦门大学的有机组成部分,它的目标与大学的发展目标是相一致的。学校一直把出版社作为教学科研的一个重要的支撑条件,在努力提高它的水平和影响力的过程中,真正使出版社成为厦门大学的一个窗口。厦门大学《南强丛书》的出版汇聚了著作者及厦门大学出版社所有同仁的心血与汗水,为厦门大学的建设与发展作出了一份特有的贡献,我要借此机会表示我由衷的感谢。我期望厦门大学《南强丛书》不仅在国内学术界产生反响,更希望其影响被及海外,在世界各地都能看到它的身影。这是我,也是全校师生的共同心愿。

厦 门 大 学 校 长 朱崇实
《南强丛书》编委会主任

2011 年 2 月 26 日

序

《海洋浮游动物生物学》小丛书在最近 5 年(1987—1992)内已连续出版了《海洋枝角类生物学》和《海洋桡足类生物学》2 册。本书《海洋磷虾类生物学》是这套小丛书的第三册。这 3 册的出版将为我国海洋浮游甲壳动物的生物学研究奠定基础,也将对我国浮游动物生态学的发展作出贡献。这本书的内容和前 2 册一样,包括形态、分类、生态、生理、生化 5 个部分,而以生态作为本书的重点。这正符合当前生物科学研究的主流,也正符合作者的专长。这个生态部分的内容广泛,包括自然生态(含时空分布)、个体生态(含生长、生殖、发育、生活史、行为、食性、发光、寄生等)和应用生态(含磷虾资源),其中以个体生态的内容较为丰富,占了较多篇幅,而实验生态(主要是生理、生化)的内容较为贫乏,这反映了这个部分生态研究的落后情况——由于培养困难,不易开展实验生态研究是落后的主因。上述研究情况也可从各国发表的磷虾文献^①中看出来:自然生态和个体生态跃居首位,论文数量远远超过了其他生态;应用生态(含捕捞、加工渔业及资源开发、利用)次之,而实验生态(含生理、生化)最少。这也正反映了当前我国磷虾的研究情况。作者认为,为了提高我国磷虾理论研究的水平,实验生态研究有加速步伐的必要。这首先需要解决磷虾的室内培养问题。据作者所知,目前磷虾培养的最长期限超过 6 年。这是 Ikeda & Thomas(1987)的观察、研究结果。这个问题的解决也将为磷虾养殖业的创建铺平道路。

海洋生态系(统)是当前世界各国海洋生物学研究的热门课题,研究的

^① 关于世界各国发表的磷虾论文数,可参阅 WeWhinnie *et al.* (1981)合编的《磷虾书目》(Euphausiacea Bibliography: A world literature survey)。在这本书中列举了约 2600 篇论文题目和少数摘要(1830—1979),值得参考。希望这个书目能自 1980 年起继续编下去。

内容包括4大部分,即食物链(网)、生产力、能量流动和物质循环,也有人称它为生态系的4大支柱(pillar);磷虾既是食物链[浮游植物→浮游动物(含磷虾)→鱼类]和生产力[初级生产力→次级生产力(含磷虾)→终级生产力(鱼类等)]中的一个中间环节,又是能量流动中的一个传递者,把日光能经浮游植物通过浮游动物(含磷虾)再传递给鱼类。所以没有磷虾和其他浮游甲壳动物(主要是桡足类)的参与,能量流动就不可能完成,也就谈不上物质循环。从这里,也可看出磷虾在理论(生态系)上的重要性。

据各国在南极海域(含南大洋)的调查结果,磷虾(主要是南极磷虾或称超型磷虾 *Euphausia superba*^①)在该海域的资源十分富饶,成为须鲸类的主要摄食对象。由于含有丰富蛋白质和必需氨基酸及各种维生素,尤以维生素A的含量较高,磷虾可用作人类的营养佳品,故欧美各国和日本纷纷派船(包括捕捞、加工及调查船)前往南极海域捕鲸和磷虾。近年来,我国已开展南极和南大洋的科考,派人、派船前往考察海域环境,并捕捞磷虾;迄今已发表了有关南极磷虾的分布和生态方面的论文多篇。同时,我国海洋浮游甲壳动物专家也在国内近海海区(含黄渤海、东海、台湾海峡、南海等)研究磷虾(主要是假磷虾 *Pseudeuphausia*)的分类、发育和生态,业已发表了多篇论文。没有疑问,磷虾研究的论文将与日俱增。作者希望这类近岸性磷虾能大量捕捞,并加工、养殖,作为一种新兴渔业(磷虾渔业, euphausiid fishery),从而提高我国渔业产量,来满足我国人民对海产品日益增长的需要。

磷虾类的种类虽少(已发现86种),远不如浮游桡足类那么多(超过2000种);但数量之大,分布之广(遍及世界各海),不亚于桡足类,故在浮游动物群落中占着重要位置;而更重要的是,磷虾是经济鱼类(含鲱形鱼类)和须鲸类的主要摄食对象之一,又是人类的重要海产品(具有高度营养价值),为此,应把它列为重要研究对象;但事实并非如此,磷虾类的论文数不如桡足类那么多。这和它的难于培养,难于开展实验生态有关;同时也和它的采集量少^②(在浮游动物样中,一般成体很少,而幼体很多)有关。作者希望磷虾的人工培养能尽早成功,为实验生态和养殖业的顺利进行铺平道路。

厦门是我国海洋浮游生物学的发祥地。早在50年代,厦门大学就开始

① 关于南极磷虾在南极海域的产量和营养价值(含生化组成)可参阅本书末章“磷虾资源”。

② 磷虾类的采集量(成体)少是和网具结构及网孔大小有关。

以硅藻类和桡足类分别作为浮游植物学和浮游动物学的研究重点。在后者的研究领域中,长期以桡足类的自然生态(含时空分布)和个体生态(包括生长、生殖、发育、食性等)作为主要研究课题,曾先后发表了2本专著(《中国海洋浮游桡足类》上、中卷)、《海洋桡足类生物学》及近百篇论文;可是,磷虾类论文却寥若晨星。这和这类浮游甲壳动物的重要性相比,是很不相称的。为此,作者希望通过这本小丛书的问世,把磷虾类的生态研究(特别是实验生态)尽快抓紧搞起来,为我国磷虾类研究水平赶超世界水平作出贡献。

最后,作者对陈峰博士的协助(绘图和搜集资料)表示深切感谢。

郑 重

1993. 5. 1

《海洋浮游动物生物学》小丛书

主编 郑 重 副主编 李少菁

近 50 年来,通过海上调查和实验研究,我国年轻的海洋浮游生物学已从无到有,从小到大地成长起来了。各类浮游动物的研究已取得不同程度的成果。编者认为,把这些研究成果汇集成册,对教学、科研和调查都有一定帮助。为了争取该书早日问世,拟在最近五年内先把研究比较成熟的浮游甲壳动物编写出版(第一册枝角类、第二册桡足类、第三册磷虾类、第四册樱虾类)。目前,已出版了前 2 册,现出版的《海洋磷虾类生物学》是其第三册。希望在近年内陆续撰写其他浮游动物(端足类、糠虾类、水母类、毛颚类,以及浮游原生动物、软体动物、被囊动物和浮游幼虫等)。各册内容比较广泛,包括形态、生态(含个体生态的生长、生殖、发育、生活史等)、分类、生理、生化等方面。故本丛书称为《海洋浮游动物生物学》较为恰当。本丛书以介绍本国各类海洋浮游动物的研究成果为主,但也适当地增添一些国外较新资料,特别是一些国内还没有研究或基本空白的生理、生化等方面内容。使本丛书的内容较为全面、充实、新颖,使质量有所提高。希望读者对丛书的各个分册提出批评、指正。

简介

本书是《海洋浮游动物生物学》小丛书的第三册,专述海洋磷虾类的生物学。磷虾是一类较大型的浮游甲壳动物,种类较少(迄今,全世界仅发现86种),但数量大,特别是南大洋磷虾资源丰富,估计最高资源量有数亿吨之巨。磷虾分布遍及世界各大洋,在海洋生态系统中占有重要位置(仅次于桡足类)。同时它们是很多经济鱼类(含鲱形鱼类)和须鲸类的重要饵料,而且其本身又是可直接捕捞的渔业对象。没有疑问,对磷虾的研究具有重要的理论和实践意义。

本书对磷虾类的形态、种类组成、种群、时空分布、行为生态、个体生物学(包括生长、生殖、发育、发光、寄生等)、生理生化以及资源开发利用与保护等方面作了扼要全面的论述。特别对于分布于中国东、南海的磷虾类的生态特征的论述,具有明显的中国特色;同时还介绍运用海洋生物现代技术对中国近海磷虾优势种的遗传多样性的研究初步结果,为我国海洋浮游动物种群遗传学提供了基础资料。本书可作大专院校生物学、海洋学以及水产专业学习浮游生物学的参考书籍之一,也可供科研人员参考。

目
录总 序
序

绪 言	1
主要参考文献	3
第一章 形 态	4
1 外部形态	4
1.1 身体分区、分节	4
1.2 附肢	5
1.3 鳃	7
2 内部形态	8
2.1 消化系统	8
2.2 排泄系统	9
2.3 呼吸系统	9
2.4 循环系统	9
2.5 神经系统和感觉器官	9
2.6 生殖系统	11
2.7 发光器	11
主要参考文献	12
第二章 种类组成	14
1 深海磷虾科(Bentheuphausiidae)	15
深海磷虾(<i>Bentheuphausia amblyops</i> Sars, 1885)	15
2 磷虾科(Euphausiidae)	15
2.1 樱磷虾属(<i>Thysanopoda</i> Milne-Edwards, 1830)	16
2.2 大磷虾属(<i>Meganyctiphanes</i> Holt & Tattersall, 1905)	18
2.3 夜明磷虾属(<i>Nyctiphanes</i> G. O. Sars, 1883)	19
2.4 假磷虾属(<i>Pseudeuphausia</i> Hansen, 1910)	19
2.5 磷虾属(<i>Euphausia</i> Dana, 1852)	21

2.6 长脚磷虾属(<i>Tessarabrachion</i> Hansen, 1911)	25
2.7 拟樱磷虾属(<i>Thysanoessa</i> Brandt, 1851)	26
2.8 线脚磷虾属(<i>Nematoscelis</i> Sars, 1883)	27
2.9 臂磷虾属(<i>Nematobrachion</i> Calman, 1905)	28
2.10 手磷虾属(<i>Stylocheiron</i> Sars, 1883)	30
主要参考文献	31
附录:磷虾种名录及体长(Baker <i>et al.</i> , 1990)	33

第三章 种群 38

1 种群动力学	38
1.1 死亡	38
1.2 补充量(recruitment)	41
2 种群遗传	44
2.1 等位酶	45
2.2 DNA	50
主要参考文献	53

第四章 时空分布 57

1 平面分布	57
1.1 太平洋	57
1.2 大西洋	61
1.3 印度洋	62
1.4 影响因素	64
2 垂直分布	66
2.1 上层(表层)种	67
2.2 中层种	68
2.3 下层(深层)种	69
2.4 影响因素	71
3 季节分布	72
3.1 南极半岛海域	72
3.2 东中国海	73
4 斑块分布	76

4.1 斑块类型	77
4.2 斑块特点	78
4.3 生物学意义	79
4.4 外界影响因素	80
主要参考文献	82

第五章 行为生态 86

1 摄食生态	86
1.1 摄食机制	87
1.2 饵料成分	89
1.3 食性和附肢形态关系	92
1.4 摄食率	93
1.5 摄食选择性	97
2 昼夜垂直移动	99
2.1 现象	99
2.2 影响因子	102
2.3 声散层	105
主要参考文献	107

第六章 生长、大小 112

1 蜕皮	112
1.1 形态学变化	113
1.2 生理生化	114
1.3 蜕皮间期	114
2 生长	118
2.1 生长模型	118
2.2 负生长	120
2.3 生长指标	120
2.4 影响因素	124
3 大小	126
3.1 形态学指标	126

3.2 体长	129
主要参考文献	130

第七章 生殖、性比 135

1 生殖	135
1.1 生殖系统	135
1.2 性腺发育	136
1.3 生殖细胞	139
1.4 性成熟及产卵期	139
1.5 产卵量	142
2 性比	146
2.1 性决定	146
2.2 性分化	148
2.3 性比	149
主要参考文献	152

第八章 发育、寿命 155

1 发育	155
1.1 发育期	155
1.2 发育率	158
2 寿命(longevity)	160
2.1 年龄鉴定	160
2.2 寿命	164
主要参考文献	165

第九章 发光、寄生 169

1 发光	169
1.1 发光器	170
1.2 磷虾发光的生态特点	171
1.3 发光机理	173
2 寄生	174
2.1 <i>Thalassomyces fagei</i> (Boschma)	178

2.2 纤毛虫	180
2.3 吸虫的囊蚴	182
2.4 线虫(<i>Anisakis</i> sp.)	182
主要参考文献	183
第十章 生理、生化	187
1 生理	187
1.1 呼吸生理	187
1.2 排泄生理	192
1.3 O/N、N/P、O/P 原子比	194
1.4 能学收支	196
2 生化	197
2.1 生化组成	198
2.2 有机物	200
2.3 无机物	204
主要参考文献	206
第十一章 磷虾资源	211
1 资源量	211
1.1 P/B 比值法	211
1.2 捕食量推算法	212
1.3 声学探测法	215
2 磷虾渔业	217
2.1 太平洋磷虾	217
2.2 南极磷虾	218
3 磷虾产品开发和利用	221
3.1 食品、调味品或食品添加剂	221
3.2 水产饲料或添加剂	223
3.3 其他	224
4 磷虾资源保护	224
4.1 意义	225
4.2 保护措施	228
主要参考文献	231

绪 言^①

和枝角类与桡足类比较起来,磷虾类是属于较大型浮游甲壳动物。这类动物完全栖息于海中,在海洋浮游生物群落中占有重要位置,仅次于桡足类,一因它的数量大(在寒带海域如南大洋尤为突出),二因它是鱼类和须鲸类的重要摄食对象,三因它是人类重要海产品(见“磷虾资源”章),这和它的高营养价值(含有丰富蛋白质和各种维生素)有关。鉴于它的重要性,磷虾理应作为研究的重要对象;但事实并非如此,磷虾类的论文数远不如桡足类那么多。这和它的种类少有关。这样就减少了它的分类论文数。同时,由于培养困难,也减少了它实验生态论文数。不过磷虾的个体生物学(含生长、生殖、发育、食性、发光等)论文数有逐年增长趋势。这和南大洋南极磷虾的丰富资源和各国纷纷派人、派船去该海域捕捞,从而掀起了研究磷虾、捕捞磷虾的高潮有关。当然,这个高潮的掀起也和各国浮游动物学家开始重视磷虾生物学研究有关。

在大量文献中,个体生物学论文显然占多数,但时空分布方面的自然生态论文也不少,而这些论文大多是各国前往各大海洋的综合调查结果,这些论文大多论述各种磷虾的平面分布,兼述垂直分布,而季节分布则篇数很少。这是值得注意的一个现象——在大洋中,定点定时的采集困难较大,而在港湾内采集较易,可按照季节定点定时进行采集。除季节变化外,还要观察种类组成和数量的昼夜变化、逐年变化以及年代际变化;而这些在时间上变化需要和海流变化结合起来加以研究。从这些资料中可以找出海流指示种(current indicator)和海流的关系,从而为水文工作者研究海流系统,提供

① 本书稿在郑重教授生前已基本定稿,此后又参考了大量关于磷虾类的研究成果,作了较多的修改、补充。