

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

张武昌:

浮游动物的昼夜垂直迁移*

A REVIEW ON THE DIEL VERTICAL MIGRATION OF ZOOPLANKTON

浮游动物的昼夜垂直迁移 (DVM—Diel Vertical Migration) 是指浮游动物以 24 h 为周期有规律地分布在不同水深的现象。它表现为不同的形式: (1) 大多数种类白天在水体深层, 晚上上升到表层 (Nocturnal migration); (2) 有的种类傍晚和拂晓在表层, 其他时间在深水, 叫做“晨昏迁移 (Twilight migration)”; (3) 少数种类白天在表层, 晚上在深水, 叫做“反向迁移 (Reverse

migration)”。这些表现形式不是绝对的, 而是一个连续分布的谱。

浮游动物垂直迁移的幅度也不一样。在水浅的地方, 垂直迁移的幅度可能不到 1 m。但是, 在大西洋, 飞马哲水蚤的迁移幅度可超过 100 m。垂直迁移的种类不只生活在海洋上层, 有些种类可以迁移到 800 m 水深。有些发光的生物白天位于 100~170 m 水深, 晚上则迁移到 500 m 以深。

1 浮游动物垂直迁移的控制机制

浮游动物垂直迁移的控制机制是指浮游动物根据哪些信号开始迁移, 向什么方向迁移, 迁移多大的距离。昼夜垂直迁移发生的原因

* 国家重点基础研究专项经费资助项目 G19990437 号。
收稿日期: 2000-02-15;
修回日期: 2000-04-20



和程度受许多因素影响,包括内因和外因。内因可能有性别、年龄、体长和内在节律。外因可能有光、摄食者和饵料的丰度、流、温度、盐度和氧的分布。

1.1 光

研究表明,光的变化是浮游动物判断是否开始迁移的信号。光强变化的速度影响浮游动物上升的快慢,光强也是决定浮游动物白天所处水层的重要因素。浮游动物对光的变化有不同的反应。1911年,Michael提出浮游动物在水体中的上下迁移是在寻找最适的光线强度。1926年,Russell提出,在光强变化时,浮游动物会倾向于与以前光强相同(或高于以前光强)的环境,这种假说可以解释上述晨昏迁移中浮游动物在午夜下沉的现象。午夜时,光强低于动物感光器官的探测极限,动物变得不活跃,因而下沉。也有的假说认为浮游动物的垂直迁移是为了(1)使光强变化的绝对值最小;(2)使光强的相对变化(光强变化的绝对值与初始值的比)最小^[1]。

起初研究的重点为日光,最近,月亮圆缺对浮游动物昼夜垂直迁移的影响也渐渐受到重视^[2]。

1.2 温度

夏季的北冰洋具有极昼现象,光线的昼夜变化不大,温度可能会成为浮游动物昼夜垂直迁移的控制因子。研究发现在冻原的水池中,溞属(*Daphnia*)动物*Daphnia middendorffiana*对低温没有反应,但是当温度高于10℃时,就会向下迁移。而对*D. magna*的研究结果则相反,这种动物在温度高时上升,温度低时下降。对*D. magna*的这种迁移的解释是:温度高时,动

物比较活跃,游动较快,因此上升;温度低时,动物活动减弱,因此下降。温度的这种作用在温带地区也可能存在,但是被光的影响掩盖了。

除了控制浮游动物垂直迁移的时间,温度还可能影响浮游动物垂直迁移的幅度。温跃层可能成为浮游动物垂直迁移的障碍,但是,有的浮游动物可以穿过温跃层。

1.3 饵料

Gauld在1953年提出浮游动物的饥饱也可能是垂直迁移的信号。野外的研究表明箭虫(*Chaetognaths*)、浮游生活的介形类(*Ostracods*)和有些桡足类符合这个假说。Enright和Honegger在1977年提出了“饥-饱循环”控制浮游动物迁移时间的机制,使上述假说更加完善。

实验证明处于饥饿状态时,溞属动物的光反应会更加明显。所以如果溞属动物的饵料缺乏,它会处于较浅的水层。Johnsen和Jakobsen在1987年的试验证明了这一推论。他们在湖中设置围隔进行试验,当饵料浓度增加时,*Daphnia longispina*白天所处的水层加深,表现出较强的昼夜垂直迁移。饵料缺乏时,动物分布在较浅的水层,昼夜垂直迁移减弱。

2 浮游动物昼夜垂直迁移的意义

2.1 躲避光造成的损害

这是较早提出的观点之一。紫外线和可见光都可能对浮游动物造成伤害。在清澈的水域,紫外线可以穿透数米水深。为了在海洋上层生活,有些动物体内产生红色的类胡萝卜素保护自己,因此在清澈的海区,不含色素的浮游动物较

少。

1986年,Pennington和Emlet提出了浮游动物昼夜垂直迁移和躲避紫外线有关的证据。海星*Derdmaster excenticus*的长腕幼虫的昼夜垂直迁移受UVB light的直接调控:被UVB照射时,*D. excenticus*幼体停止游动,因此下降离开紫外线照射的水层。

这一论点面临一些问题:(1)并不是所有生活在水体上层进行反向迁移的动物都具有色素;(2)一些动物的幼体生活在水体上层,它们躲避光线损害的机制是什么。

2.2 躲避捕食者

因为浮游动物的捕食者用视觉发现猎物,所以浮游动物白天迁移到较深的水层,可以躲避捕食者。这一假说可以通过研究浮游动物及其捕食者在相同时刻的垂直分布来检验。

另一种证据来自引入捕食者试验。Giwicz 1986年研究波兰山区的几个湖中鱼类捕食对浮游动物的昼夜垂直迁移现象的长期影响。这些湖中原来没有鱼,后来在有些湖中养了鱼。在没有养鱼的湖中浮游动物没有昼夜垂直迁移现象。在养鱼的湖中,引入鱼种的时间越长,浮游动物的昼夜垂直迁移越明显。Lueche 1986年认为在美国华盛顿州的Lenore湖中*Chaoborus flavicans*在10a之间从没有昼夜垂直迁移现象到表现为昼夜垂直迁移,是受一种鲑鱼(*Cutthroat trout*)的影响。鲑鱼的摄食使得具有垂直迁移现象的表现型存活下来,而没有昼夜垂直迁移的表现型死亡。

这一假说的缺点是:(1)假定假定摄食者(鱼类)只在水体表层摄食,事实上摄食者在水体中也有



各种不同的昼夜迁移现象；(2) 假说只考虑到依靠视觉摄食的捕食者，但是水体中还有很多不依靠视觉摄食的浮游动物的捕食者，例如依靠触觉摄食的无脊椎动物（例如桡足类、Chaobonids、箭虫、栉水母和管水母）和鱼类（例如美洲鳕河鲱）。

2.3 浮游动物的昼夜垂直迁移有利于代谢

由于水体上层光照充足，浮游植物在这里最为繁盛。因此，浮游动物的最有利的摄食地点为水体上层。1963年，Mclaren 提出浮游动物处于水体上层时，由于温度较高，摄食行为活跃；处于水体深层时，由于温度较低，有利于消化吸收白天摄食的饵料。但是这一观点没有任何的证据。

1977年，Enright 认为由于浮游动物白天在水体深层处于饥饿状态，晚上在表层会有很高的摄食率，可以补偿饥饿。海洋哲水蚤类的饥饿反应以及枝角类在夜间的较高的摄食率都为这一假说提供了证据。

1985年 Dagg 提出，只有当饵料丰富时，浮游动物上升后能获得足够的饵料，才能补偿上升花费的能量。这一观点与 Hutchinson 在1967年的观察结果相反：昼夜垂直迁移通常发生在水深较大、生产力较低清澈的湖中。

值得一提的是，饵料对浮游动物昼夜垂直迁移的影响很难通过室内实验和野外调查来研究。1984年，Stich 和 Lampert 在 Constance 湖的研究表明，较高的饵料浓度促进了 *Daphnia galeata* 的昼夜垂直迁移。而 Deller 于1986年得出了相反的结果：溞属动物在饵料减少时才开始垂直迁移。

2.4 垂直迁移使得浮游动物可以进行长距离的水平迁移

例如在有潮汐的地方，如果浮游动物没有垂直迁移，它在水平方向的位移接近零。如果浮游动物在涨潮时位于水体的表层，退潮时位于水体的底层（水流较小），那么浮游动物水平运动的方向就是涨潮的方向。Hill 1991年的研究表明，周期为24h的昼夜垂直迁移可能与周期为12h的半日潮相互作用，使得浮游动物可以做远距离迁移。如果表层最大潮流流速为1m/s，水平运动的距离可以达到4km/d。那些浮游动物不易存留和易于存留的地方，也可能与垂直迁移和流场的相互作用有关。

3 采样和分析中存在的问题

3.1 野外研究

大多数野外研究中，浮游动物的迁移是通过种群的垂直分布来估计的。如果浮游动物并不是作为一个有机整体进行垂直迁移，这种方法就不确切甚至会产生误导。当采样的数量较少，采样时间间隔较长时，这个问题就更加严重。研究浮游动物的垂直迁移需要采样的时间和空间间隔较小，因此需要在较短的时间内采集很多样品，费用较高，使许多研究者望而却步。我国的做法是在选定的站位停泊24h，每隔3或4h做一组分层拖网。每组拖网大约1.5h，因此工作强度较大。由于经费问题，每个航次24h连续站的数目不能太多，一般为2~3个，因此浮游动物垂直分布的资料较少。由于水流的原因，在连续站采样的水体有可能不是一个水体，这对结果的解释造成了困

难。

从以上分析可以看出，浮游动物采集工具是重要的限制因子。目前已有浮游动物连续采集器（CPR: Continuous Plankton Recorder）、多重开闭网具、电子计数器和光学计数器等能较快分析浮游动物垂直分布的工具。

3.2 研究浮游动物昼夜垂直迁移的实验方法

围隔实验曾被用来研究浮游动物的垂直迁移。这一方法的优点是可以控制实验条件，因而可以重复。但是同样面临上述野外调查采样的问题。

Machic 等人于1981年在室内建造了一个水塔，塔内水体中培养浮游动物，从塔侧的窗口可以观察浮游动物的分布。因为是用肉眼观察，所以用来研究的浮游动物要足够大。如果用来研究较小的浮游动物，就同样存在上述取样问题。

在实验室中观察浮游动物与昼夜垂直迁移有关的行为是很有帮助的，但是这种方法过于简单化，结果不太可靠。早期的研究者就是用这种方法研究浮游动物对光的反应，但是要将光反应与昼夜垂直迁移联系起来，就要使模拟的光的环境与自然光环境相似。

Stearns 和 Forward 在1984年做了这方面的尝试，但是后来的研究很少。

有的研究者尝试用声纳探测浮游动物的垂直分布。这种方法能连续观测，但是由于许多浮游动物具有相似的反射特性，因此分辨信号代表的浮游动物就很成问题。必须用传统的方法对结果进行校正。因为水塔或围隔实验可以挑选实验动物的种类，如果将声纳探测

与上述水塔或围隔实验结合起来可能会更有效。

用高速摄像机或摄影机技术记录浮游动物的游泳状况,可以研究浮游动物的迁移。这些器械可以安装在潜水艇上,也可以由潜水员来操作。用这种方法研究的动物个体较大如南极磷虾、水母和糠虾等。与种群水平的研究相比,这种方法的优点是可以看到一个种群

中不同个体之间的差异。

4 结语

由以上论述可以看出,研究浮游动物的昼夜垂直迁移存在着许多困难。在海洋中的调查和试验都不如淡水湖泊的研究深入,所以许多假说的证据来自淡水浮游动物的研究。我国在海洋浮游动物昼夜垂直迁移方面的研究就更落后,至

今还没有在实验室内研究海洋浮游动物垂直迁移的报道。

参考文献

- 1 Richards S.A. *et al.* . *J. Plankton Res.* , 1996, 18:2199~2222
- 2 Tarding G.A. *et al.* . *J. Plankton Res.* , 1999, 21:1475~1488

(本文编辑:张培新)