第 21 卷第 5 期
2001 年 5 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol. 21, No. 5
May., 2001

渤海中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)和小拟哲水蚤(*Paracalanus Parvus*)种群垂直移动生态适应性模型研究

韩希福[1], 王 荣[1], 王军萍[2]

(1. 中国科学院海洋研究所, 青岛, 266071; 2. 河北大学生物系, 保定, 071002)

摘要: 用最优化适合度种群生态学模型模拟研究了中华哲水蚤和小拟哲水蚤种群在渤海生态系统中的垂直移动模式。生命周期、世代时间、繁殖力和产卵量是决定这两种桡足类垂直移动的主要因素。在中华哲水蚤生活史类型中, 无水平流动或水平流动速率很小时, 昼夜的垂直移动能使其获得最优的生态适合度。水流的增加或方向的改变会使其在底层的停留时间增加。在小拟哲水蚤生活史类型中, 随着水流的增加及其随之而来的损失率增高, 其垂直移动的倾向逐步提高。

关键词: 中华哲水蚤; 小拟哲水蚤; 垂直移动; 生态适应性

Studies on ecological adaptation model of *Calanus sinicus* and *Paracalanus parvus* population vertical migration in the Bohai Sea

HAN Xi-Fu[1], WANG Rong[1], WANG Jun-Ping[2] (1. *Institute of Oceanography, Chinese of Academy Science*, *Qingdao*, 266071, *China*; 2. *Department of Biology*, *Hebei University*, *Baoding*, 071002, *China*)

Abstract: Optimal population ecological adaptation model is used to demonstrate the vertical migration of *Calanus sinicus* and *Paracalanus parvus* population of Bohai Sea ecosystem. Life cycle, generation time, fecundity, and egg production quantity are the main factors to determine these two species' vertical migration. For a *Calanus sinicus*-type life history, fitness is maximized by diurnal vertical migrations. When advection risk in surface waters is low and by spending less time in the upper waters as the velocity increases. For a *Paracalanus parvus*-type life history, vertical migration is occurred when advection increases.

Key words: *Calanus sinicus*; *Paracalanus parvus*; vertical migration; ecological adaptation

文章编号: 1000-0933(2001)05-0820-07 **中图分类号**: Q178.532 **文献标识码**: A

Calow[1]指出, 动物对环境的适应取决于其本身的存活能力、产生后代的能力和繁殖产量。Houston 等[2]发现动物对摄食场所的选择, 倾向于找那些可望获得最大的摄食收益, 但有较大被捕食风险的地方。海洋浮游动物对生境的选择也应遵循这一原则[3]。海洋中有很多因子, 如潮汐、海浪、底质、水温、食物条件、种群密度等, 经常处于变化过程中。由于这些生态因子的不断变动, 使自然的桡足类(Copepods)种群受周围环境因子变化的影响, 很难达到生理上的最大摄食效率[4]。为了在有限的时间内获得最大的捕食收益, 浮游动物经常追逐饵料生物而做垂直移动[5]。浮游动物的生态适应性要尽量满足两个条件, 即既要获得最大的食物捕食量, 又要尽可能地减少被凶猛动物(Predator)捕捉的危险。浮游动物在表层水体中容易受到凶猛动物的攻击, 但此处又最容易获得食物[6,7]。海洋底部因光线较暗而使凶猛动物的视觉模糊, 捕捉桡足类的准确性会大大下降[8]。所以一般认为海洋深处比较安全, 然而却常有获能不足的缺陷[2,7,9]。滤食性浮游动物常采用两种策略应付上述情况, 一是滞留在饵料生物丰富的表层水中, 同时保持较高的繁殖

基金项目: 国家自然科学重大基金(49790010)和国家重点基础(973)研究(NO. 19990437)资助项目

收稿日期: 1999-12-29; **修订日期**: 1999-10-18

万方数据

作者简介: 韩希福(1963～), 男, 山东安邱市人, 博士, 副研究员。主要从事海洋浮游动物动力学(Globec)研究。

力;二是作昼夜的垂直移动,这样不仅可以获得表层丰富的饵料,而且可以同时获得降低被捕食风险的好处。Stich 等[10]、Lampert[6]和 Ohman[8]认为浮游动物的昼夜垂直移动主要是为了减少被捕食的风险。Hardy 等[11,12]、Frasetto 等[13]、Bosch 等[14]和 Wroblewsk[15]却认为这种迁移有可能是生物的斑状分布和取样的非随机性产生的。种群对某一地区的占领对自己后代的延续非常重要,浮游动物对环境适应的过程,象陆生动物一样,也应遵循最优化定律——动物种群能权衡几个相互矛盾的因素最终选定最优化的生态措施,取得最大的适合度(Fitness)。这种最优化措施会使种群的基因库得以维持,基因库是指种群中全部个体所有基因的总和[16],亦即一定空间内全部参加繁殖个体基因的总和。如果个体离开了该空间,便不再对该种群的基因库做出贡献。因此,虽然在某一空间停留会付出一定的繁殖代价,但其可以丰富或维持该种群基因库的内涵。因而在某一特定生境中停留的浮游动物种群,实际面临被捕食和被迁徙两种风险。浮游动物的昼夜垂直移动是一种既复杂又普遍的生态现象,这种生态习性不仅改变了周围的环境,而且也导致了摄食浮游动物的一些经济鱼类昼夜垂直移动[17]。渤海现有 35 种桡足类,可以划分为显著和不显著垂直移动两种类型。进入 90 年代以来,由于受全球气候变化的影响,国际上先后开展了 JGOFS、LOICZ、GLOBEC、WOCE 等海洋研究课题,旨在研究海洋生态系统对全球变化的应答动力学反应[18]。本研究是 GLOBEC 的一个分支课题,目的在于初步建立渤海桡足类的昼夜垂直移动生物海洋学的模型。

1　材料和方法

1.1　资料获得

所获资料均采自渤海生态系统动力学研究——东方红 2 号科学调查船,1998 年 9 月 23 日～10 月 8 日出海现场调查。采集了 25 个大面站(Grid station)6 个连续站(A_2、A_4、E_3、B_1、G_5,Anchor Station),如图 1 所示。

大面站用中网(300μ)和小网(200μ)各拖一网。用 4%的福尔马林固定。连续站用桶式采水器每隔 5m 取各层水 20L,50μ 筛绢过滤,样品保存同上。回船内实验室镜检并对中华哲水蚤和小拟哲水蚤计数。浮游动物的产卵实验:从浮游生物网中选取体健活泼的中华哲水蚤和小拟哲水蚤,在解剖镜下,小心地用自制的尖头微型胶头滴管分出雌性个体,放入 250ml 大培养皿中暂养。然后转入特制的产卵器中,再悬放于 5～8m 的海水中产卵(见图 2),每隔 4h 取出计数产卵量 1 次,连续计数 48h。将收集起的卵 100 只,放入 250ml 的烧杯中,在 25℃的恒温培养箱中孵化,喂以三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)观察中华哲水蚤和小拟哲水蚤的发育和存活寿命,并参照林元烧等[19]的结果作了验证。

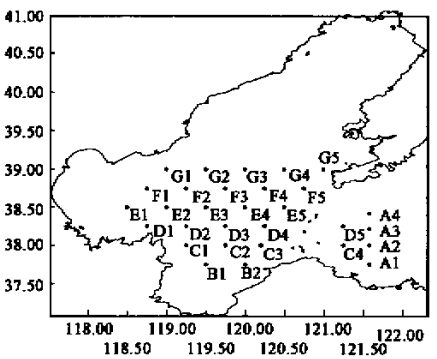

图 1　渤海湾生态系调查站位图

Fig. 1　Investigation stations of Bohai estuary ecosystem

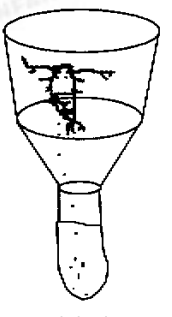

图 2　用于研究桡足类产卵量的装置——产卵器

Fig. 2　The device for copepods egg production research——egg production utensil

1.2　分析方法

据 Eiane 等[20]提出的桡足类生态适应性模型,内禀增长率(r_m)是指中华哲水蚤和小拟哲水蚤种群在外界理想条件下可能达到的最大增长率。根据优化选择原理,桡足类种群可以选择表层(h_1)和底层(h_2)两类

万方数据

空间，对渤海 25 个大面站测量表明，平均水深 8m 以上为有光层，8m 以下为无光层。因此以 8m 为表层和底层的分界线，即≤8m 为表层，>8m 为底层。每个空间可提供不同的生殖力(ξ)、存活率(l)、世代时间(T)和迁移速率(V)。用 λ 表示桡足类的行为选择适应性，λ 的取值范围为 $0\leqslant\lambda\leqslant1$。$\lambda=1$ 时表示桡足类种群全部的生活时间都滞留在表层(h_1)水中，$\lambda=0$ 时表示桡足类个体全部的生活时间都生活在底层水体中。生殖力(ξ)、世代时间(T)、迁移速率(V)和适应策略(ρ)将取决于桡足类个体在两个生境间的生活时间分配参数，即 λ 值，则有：

$$\int_{T(\lambda)}^{\infty} lx(\lambda)\xi_x(\lambda)\ e^{-\rho(\lambda)x}dx = 1$$

式中，x 为任一时间内桡足类的存活可能性；h_1 表示表层生境；h_2 表示底层生境；$e^{-\rho(\lambda)}$为期望存活时间，$l_x(\lambda)$为水平空间生境的总损失率(ind. /s)。ξ 为生殖力(ind. /ind.)，$T(\lambda)$为世代时间(s)；λ 为表层分布时间(s)；$\lambda-1$ 为底层分布时间(s)；$\rho(\lambda)$为每个个体生产率的平流丢失率校正系数(ind. /s)。文中规定 ρ 值最大时桡足类的行为出现最优化值 $\lambda_{\max}$。为便于分析，规定 $\xi x(\lambda)$和 $T(\lambda)$为不随时间变化的参变量。

1.3 平流(Advection)与捕食

把浮游动物种群也可看作是海洋空间(H)中的一个特殊的空间。个体一旦离开了该空间就不再对其原基因库作出贡献。h_1 和 h_2 是 H 的两个亚单位。H 中的 h_1 和 h_2 两生境中的平流速率不同，分别记作 V_{h1} 和 V_{h2}(m/s)。L 指空间长度(m)。平流速率是 λ 的函数，则有：

$$a(\lambda) = v(\lambda)/L \tag{1}$$

表层的平流速率(V_{h1})比底层平流速率(V_{h2})大，因而有(V_{h1})>(V_{h2})，但方向相反。$d(\lambda)$为被捕食率(ind/s)；用 $\Phi_{h1}d$、$\Phi_{h1}n$ 分别表示表层白天和夜间的被捕食风险。底层的被捕食风险表示为 Φ_{h2}。被捕食的风险白天大于夜间，但夜间的被捕食风险仍高于底层，因而有 $\Phi_{h1}d>\Phi_{h1}n>\Phi_{h2}$的数值大小顺序。实验期间的昼夜比为 $12d:12n$，整日都呆在表层的危险性可以表示为 $d(\lambda=1)=0.5(\Phi_{h1}d+\Phi_{h1}n)$。在两个空间中作垂直移动的种类，白天呆在底层会使全天的危险性变的最小[3]。如果 λ 小于 0.5，那么夜间也不全部呆在表层，因而表达式可写为：

$$d(\lambda) = (\lambda - 0.5)\Phi_{h1}d + 0.5 + (1 - 0.5)\Phi_{h2}(\lambda > 0.5) \tag{2}$$

$$d(\lambda) = \lambda\Phi_{h1}n + (1 - \lambda)\Phi_{h2} \qquad (\lambda \leqslant 0.5) \tag{3}$$

那么任一时刻作为 X 函数的总损失率 $l_x(\lambda)$(被捕食或被迁徙)可表示为：

$$lx(\lambda) = e^{-(d(e^{-\rho(\lambda)})+v(\lambda)e^{-\rho(\lambda)})/L)x} \tag{4}$$

如果个体将全部的时间都花在表层(h_1)，则把其世代时间记为 T_{h1}。$v(\lambda)$为迁徙出生境的速率(m/s)，若大部分时间都在底层，那么世代时间就可表示为：

$$T(\lambda) = T_{h1}/\lambda \tag{5}$$

如果 $\lambda=0.5$，表示桡足类在表层和底层滞留的时间相等，那么世代时间就会加倍。λ 无限接近于 0 时，表示全部时间都呆在底层，世代时间就会无穷大，可以认为是由于桡足类不能接受阳光照射而无法完成蜕皮过程而使发育停滞(Diapause)。生殖力与世代时间无关，因而有：

$$\xi(\lambda) = \xi(h_1) = \xi(h_2) \tag{6}$$

1.4 平流风险的内涵

由上述各公式可以推导出任意桡足类的期望适合度为：

$$1 = \xi \cdot \int^{\infty} T_{(\lambda)}\ e^{-(d(\lambda)+v(\lambda)/L)x}e^{-\rho(\lambda)x}\mathrm{d}x \tag{7}$$

并可转化为：

$$1 = \xi \cdot e^{-(\rho(\lambda)+d(\lambda)+v(\lambda)/L)\cdot T(\lambda)} \tag{8}$$

根据 1998 年 7 月 23 日至 10 月 8 日在渤海测定的中华哲水蚤和小拟哲水蚤的世代存活时间、日产卵量等生物学参数可知，中华哲水蚤在 25℃的世代存活时间为 25.2d，合 90720s，日均产卵量为 11.5

万方数据

eggs/ind.，小拟哲水蚤此时的存活时间为 8.6d，合 30960s，日均产卵量为 9.2 eggs/ind.。应当说明参数 T_{h1} 表示的是一个理论时间。由方程(5) $T(\lambda)=T_{h1}/\lambda$，如果中华哲水蚤花 10%或 50%的时间在表层生活，即 $\lambda=0.1$ 或 $\lambda=0.5$，那么中华哲水蚤的理论世代时间便变为 252d 或 50.4d。根据渤海捕食桡足类凶猛动物的数量和时空分布特点和模拟测得的实验数据，将表层(h_1)、底层(h_2)生境在不同时间的被捕食危险性定为 $\Phi_{h1}d=0.3$ind/d，$\Phi_{h2}n=0.1$ind/d，$\Phi_{h2}=0.01$ind/d。

2　实验结果

2.1　无平流时的适合度

当平流处于稳态，即水平水流为 0 时，方程(8)中的 $v(\lambda)/L$ 项等于 0。此时，适合度可不考虑平流产生的影响。由方程(8)作出的行为值 λ 对适合度的关系如图 3 所示。

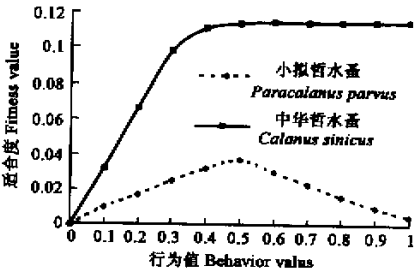

图 3　中华哲水蚤和小拟哲水蚤在无平流时行为值(λ)与适合度(ρ)的关系

Fig. 3　Fitness ρ as related to behavior for *Calanus sinicus* and the *Paracalanus parva* cases modeled without advection

由图 3 中可以看出，中华哲水蚤的行为值 λ 等于 0.5 时，适合度 ρ 值最大，此时应做等分的昼夜垂直移动。即在饵料丰富的表层呆 12h(一般在夜间)，而白天阳光照射时则进驻底层。在取样过程中可以发现，中华哲水蚤的游泳较活跃，傍晚上升至水面，夜间 11:30 又沉降至水深处，2:30 又复上至表层。日出前(8:00)又潜回底层。由此发现，中华哲水蚤在表层和底层停留的时间基本相等，这如模型所表示的最优值相同。小拟哲水蚤和中华哲水蚤却不同。由模型图中看到，在 $0.5\leqslant\lambda<1.0$ 时，其适合度明显大于 0.5 以下的行为值。说明小拟哲水蚤的最优行为应该呆在表层而不要做昼夜的垂直移动。在取样观察中发现，小拟哲水蚤大多集中在表层 10m 之上，只在夜间偶而在 15m 以下捕捉到，其行为是和理论模型吻合的。

2.2　有平流时小拟哲水蚤的适应性

渤海湾是内海，平流速度较小。在 9 月 23 日～10 月 8 日的出海调查过程中，多数时间的平流速度都小于 1.0。只有 10 月 2 日凌晨 1:00 开始受外海台风涌流的巨大影响，水流速度曾一度达到 5.86m/s，其他时间多数为 0.1～0.35m/s。根据大面站流速仪测定的表层和底层流速的结果，结合东方红船上模拟该流速时，中华哲水蚤和小拟哲水蚤的逃逸实验结果，方程(8)中的 $v(\lambda)/L$ 分别计算值为 0.01、0.1 和 0.3 m/d，小拟哲水蚤的行为值与适合度的关系如图 4 所示。结果表明在低平流速率时，即 $v(\lambda)/L=0.01$ m/d 时，小拟哲水蚤的行为值 λ 与适合度 ρ 的关系未能因平流的影响而产生变化(如图 4，A 所示)。小拟哲水蚤在此平流速率下仍然在 $\lambda\geqslant0.5$ 时有最大的适合度。此时小拟哲水蚤以呆在表层为最适合。当平流速率增大至 0.1m/d 时，适合度值 ρ 在 λ 等于 0.5 时，出现了一个适合度高峰，此时小拟哲水蚤的最优行为学特征应做垂直移动。当平流速率增大至 0.3m/d 时，超过 0.5 以下的 λ 值时，适合度值均为负值。说明小拟哲水蚤在此水流速率下呆在表层已难形成稳定的种群。从大于 0 以上的适合

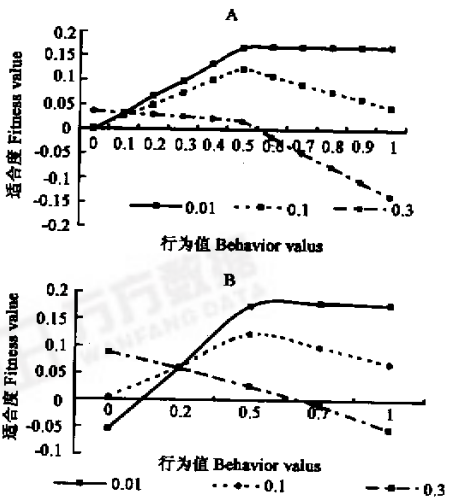

图 4　小拟哲水蚤在 3 个等级的平流时行为值(λ)与适合度(ρ)的关系。

Fig. 4　Fitness (ρ) in relation to behavior for different advective regimes for the paracalanus parvus case

A. v_{h1} 与 v_{h2} 同向而不同流速 v_{h1} differs from v_{h2} in speed only；B. v_{h1} 与 v_{h2} 异向亦不同流速 v_{h1} differs from v_{h2} both in speed and orientation

万方数据

度下 λ 值可以看到，越接近于 0 其 ρ 值越大，表明小拟哲水蚤此时的最优化行为就是尽可能花更长的时间听留在底层(h_2)。当表层 h_1 的水流速率与底层 h_2 不仅有量的差异，而且方向相反时，结果如图 4(B)所示。可以看到在低水平平流条件下，小拟哲水蚤的最优行为仍在 $\lambda \geqslant 0.5$ 的条件下出现，此时小拟哲水蚤仍以在表层生活最为有利。当在高水平水流($v(\lambda)/L=0.3$ m/d)时，$\lambda=0.2$ 为最优行为，此时小拟哲水蚤花 80%的时间在底层，20%的时间在表层获得最优适合度。当 $v(\lambda)/L=0.1$m/d，即在中等水平的平流条件下，$\lambda=0.5$ 时获得最大的适合度，此时小拟哲水蚤做昼夜的垂直移动获得最大的生态学收益。

2.3 有平流时中华哲水蚤的适应性

中华哲水蚤有发达眼点，感觉系统很敏感，游泳能力很强。实验中看到它是典型的显著昼夜垂直移动桡足类。在渤海湾可清楚地看到它白天下降，夜晚上升。在午夜主要分布在 0～15m 的水层，午夜后下降。中午下降到 25m 以下水层，傍晚又开始上升，至 21:00 上至表层。在有平流时中华哲水蚤最优行为与适合度的关系如图 5 所示。

由图 5A 可以看到，在低平流水平上，即 $v(\lambda)/L=0.01$m/d 时，行为值 λ 仍在 0.5 时，适合度最大，此时中华哲水蚤做昼夜的垂直移动仍能获得最大的生态学收益。当平流速率进一步增大达到中等水平时，即 $v(\lambda)/L=0.01$m/d，行为值 λ 亦在 0.5 时适合度最大，即做垂直移动对中华哲水蚤最有利。值得强调的是，一旦 λ 值超过 0.5，种群在表层就不能维持，所以在此情况下，中华哲水蚤在行为适应上必须做昼夜的垂直移动。当水流再次提高，即达到 $v(\lambda)/L=0.3$m/d 时，中华哲水蚤的适合度值 ρ 全在横坐标之下，此时中华哲水蚤必须在底层才能维持种群的存在。所以中华哲水蚤在该水流条件下一般只停留在底层，不会到表层水中活动。10 月 2 日受外海台风影响，水流曾一度达到 7.5m/s，此时取水样观察已在表层很难找到。而在同组的底泥采样中却在间隙水中看到了相当多的中华哲水蚤个体。这也证明了模型的实用性。当表层水和底层水的平流方向相反时(如图 5B 所示)，可以看到在低平流水平上中华哲水蚤的最优化适合度值仍在 λ 为 0.5 时出现，这亦同无平流和同向平流一样。这时中华哲水蚤做常规的昼夜垂直移动。在中等平流水平上，即 $v(\lambda)/L=0.1$m/d 时，在 $0.2<\lambda<0.5$ 之间，适合度的值较大。此时中华哲水蚤花 20%～50%的时间待在表层水中最为有利。当平流速率进一步增大，即 $v(\lambda)/L=0.3$m/d 时，中华哲水蚤的适应性仅在 λ 值为 0.2 时有一个很窄的区间，说明中华哲水蚤在表层停留 20%的时间，80%停留在底层可以有效降低损失率，达到最优的生态适合度。

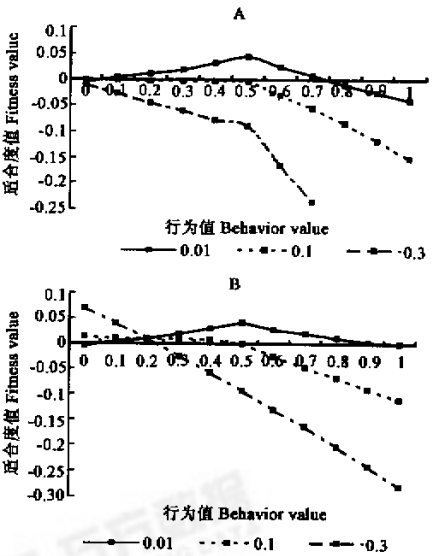

图 5 中华哲水蚤在 3 个等级的平流时行为值 μ 与适合度 ρ 的关系。

Fig. 5 Fitness(ρ) in relation to behavior for different advective regimes for the *Calanus sinicus* case

A. v_{h1} 与 v_{h2} 同向而不同流速 v_{h1} differs from v_{h2} in speed only B. v_{h1} 与 v_{h2} 异向亦不同流速 v_{h1} differs from v_{h2} both in speed and orientation

3 讨论

海洋甲壳类的垂直移动是一个海洋生态学的普遍现象。关于该问题的研究，国内外的很多学者有很多的论述。桡足类的昼夜垂直移动和追逐食物有关，同时还可能与逃避敌害有关。从本文的实验和模型研究的结果可以看到，中华哲水蚤和小拟哲水蚤的垂直移动主要与寿命、繁殖率、产卵量和海洋水流有关。主要是为维持其种群的存在而做出的生存抉择，并且受到环境条件特别是水流大小的强烈影响。实验中发现，水平流动的海流会使桡足类被迁移离开原来的生境这一因素会明显地决定着中华哲水蚤和小拟哲水蚤的行为模式。是否在表层停留或迁移到底层的定位策略可能是环境对桡足类长期自然选择形成的，亦是桡足

万方数据

类对环境条件长期适应的结果。并随着环境条件的变化进行精确的调整,以达到获得最大的收益而付出最小的代价之目的。即所谓行为最优化,达到最大的种群适合度。渤海是一个半封闭的海湾,湾内的平流和涌流大大小于与之相通的外海。该海域是研究桡足类生态活动的有利场所。同时渤海湾的表层水流比底层水流速度大,对研究中华哲水蚤和小拟哲水蚤的垂直移动的生物海洋学机制十分有利。该海域也有一些特殊的物理海洋现象,如在 1999 年 5 月底 6 月初的后续调查中,就成功发现了海洋内波的存在。渤海湾平均水深只有 18m[20],只在中心敞水区水深达到 41.7m,因此桡足类在表层和底层都能得到食物,但只是底层食物的丰盛度要大大低于表层。所以对付表层敌害的捕食行为可能对中华哲水蚤和小拟哲水蚤更是进行垂直移动很重要的选择因素。这和 Eiane 等[3]对挪威狭湾中对飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)和小拟哲水蚤研究的地点是有区别的。挪威狭湾中表层食物丰富,而底层根本无食物可供采食。因而他们发现食物因素对飞马哲水蚤和小拟哲水蚤的昼夜迁移影响非常大。同时在繁殖季节,表层水温明显高于底层。为了获得食物、躲避敌害、减少被水流卷走风险,飞马哲水蚤和小拟哲水蚤为维持种群基因库和对后代基因库有所贡献,能很好地选择各自的垂直移动生态模式。在挪威海(Norwegian sea)和亚极涡流区(Subpolar gyre)对桡足类的研究中,Aksnes 等[7]发现,出生率和死亡率对垂直移动策略的影响要高于水流带来的影响。作者在渤海湾中的研究结果也表明繁殖力、产卵量和寿命对中华哲水蚤和小拟哲水蚤的垂直移动模式是主要的决定因素,而水流等非生物率因素只起一定的影响作用。同时看到,渤海湾中由于水文条件较之挪威狭湾的更为稳定,两种桡足类的产卵速率都比挪威狭湾的要小。中华哲水蚤在静水或低水平平流条件下做垂直移动,主要原因是寿命较长而产卵速率较小型桡足类小,为了在种群基因库中有所贡献,采取这种最优化适合度战略。而小拟哲水蚤生命周期短,产卵速度快,属生态上的 r-选择类型,在表层多繁殖快发育,尽量减少垂直移动,所以选择在表层生活的适合度战略。因此中华哲水蚤的适应策略更倾向于 k-选择类型。但这种策略并非是一成不变的,如图 4 和图 5 所示,当水流逐步提高时,中华哲水蚤和小拟哲水蚤都有下潜的倾向,说明该两类桡足类为了保存其对种群基因库的贡献,尽量减少水流强迫迁移带来的负面影响。本研究不支持 Hardy[11,12]的观点,认为桡足类的垂直移动是由分布的斑状分布(Patchy distribution)和取样误差造成的。而支持了 CALOW 关于动物的行为适应性有动物的取食特点、繁殖力、外界环境条件决定的论点。该结果与韩博平[21]提出的微可感捕食压力变化能使浮游动物的垂直移动方式产生较大变化也是一致的,尤其与 Aksnes 等[7]研究结果相一致,认为生物率对生物适应性的行为选择是第一位的。本研究只是在渤海湾一个特定出海航次的一个生态模拟研究,其是否能适合其它海域或其他桡足类种类还有待于进一步确定。

参考文献

[1] Calow P. *Invertebrate Biology-Functional Approach*. New York Halsted Press. , 1981. 12～15.

[2] Houston A I, *et al*. General results concerning the trade-off between gaining and avoiding predation. *Philosophical Transaction of the Royal Society*. London ,1993,**341**: 375～397.

[3] Eiane K, *et al*. Advection and zooplankton fitness. *Sarsia*, 1998, **83**:87～93.

[4] 李超伦,王　荣. 莱州湾夏季浮游桡足类的摄食研究. 海洋与湖沼,1998,**23**(4):23～28.

[5] 郑　重,李少菁. 海洋浮游生物斑块分布的研究. 海洋科学,1988,(2):58～62.

[6] Lampert W. The adaptive significance of diurnal vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology*,1989, **3**:21～27.

[7] Aksnes D L, *et al*. Circulation patterns in the North Atlantic possible impact on population dynamics of *Calanus finmarchicus*. *Ophelia*, 1996,**44**: 7～28.

[8] Ohman M D. The demographic benefits of vertical migration by zooplankton. *Ecological Monographs*, 1990, **60**: 257～281.

[9] McLaren I A. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *Journal of Fisheries Research Board Canada*,1963, **20**: 685～727.

[10] Stich H B, *et al*. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*,1981,

万方数据

293：396～398.

[11] Hardy A C. Plankton ecology and the hypothesis of animal excursion.-Proceeding of the Limnological Society. *Session*，1936，**62**：64～70.

[12] Hardy A C. Change and choice：A study in the pelagic ecology. in：*evolution*：*Essays on aspects of evolutionary biology*. Clarendon press. London，1938.

[13] Fracetto R，*et al*. Sound-scattering layers and their relation to thermal structure in the strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research*，1962，**9**：69～72.

[14] Bosch H F，*et al*. Diurnal vertical migrations of an estury cladoceran. Podon polyphemoides. In the Chesapeak Bay. *Marine Biology*，1973，**19**：172～181.

[15] Wroblewski J S. Interactions of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone- a simulation. *Deep-Sea Research*，1982，**29**：665～686.

[16] 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京：北京师范大学出版社，1992.

[17] 厦门水产学院主编. 海洋浮游生物学. 北京：农业出版社，1981. 209.

[18] 王 辉. 海洋生态系统模型研究的几个基本问题. 海洋与湖沼，1998，**29**(4)：341～346.

[19] 林元烧，李 松，等. 厦门港中华哲水蚤产卵量的初步研究. 厦门大学学报(自然科学版)，1986，**26**(1)：107～112.

[20] 王真良. 大连湾水域浮游桡足类的分布. 黄渤海海洋，1995，**13**(1)：47～54.

[21] Han B P，*et al*. Modeling pattern of zooplankton diel Kertical migration. *Journal plankton Research*，1998，**20**：1463～1487.

《Marx′s 生态学——唯物论和自然》评介

(Marx′s Ecology —— Materialism and Nature)

作者：John Bellamy Forster

出版：Monthly Review Press

索书号：58. 151/F755821/2000

藏书地点：武汉大学外教中心室

主要目次：

(1)自然唯物论概念；(2)真正的全球化问题；(3)牧师自然主义论；(4)历史唯物论概念；(5)自然和社会的新陈代谢；(6)我们对自然历史的观点的基础；

本书适于生态学、哲学、社会学、历史学等相关学科的研究人员和教师参考。

武汉大学 刘丽华

万方数据