

# 南极磷虾行为与生理生态学研究进展

刘子俊<sup>1,2</sup> 许柳雄<sup>1,3,4</sup> 朱国平<sup>1,2,3,4\*</sup>

(<sup>1</sup>上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306; <sup>2</sup>上海海洋大学极地研究中心, 上海 201306; <sup>3</sup>上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室极地海洋生态系统研究室, 上海 201306; <sup>4</sup>国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 210306)

**摘要** 行为生态学和生理生态学是生态学领域的两个重要研究范畴,开展相关研究可以更好地理解海洋生物的生活习性及其对环境的适应能力.南极磷虾是南大洋生态系统中的关键物种,探究其行为和生理生态学可以了解磷虾类等海洋生物应对极端环境的能力.本文从行为生态和生理生态两方面总结了南极磷虾的典型生态学特征.行为生态学包括其集群(规模、行为)及游泳(游泳角度、附肢摆动)等;生理生态学包括呼吸、排泄与代谢以及蜕皮与生长等.目前关于南极磷虾的生理生态学和行为生态学的研究仍较为有限,且多数研究结果基于陆基实验室的暂养.鉴于陆基实验室暂养与自然的南极磷虾栖息环境差异较大,开展南极磷虾的现场实验生态学研究迫在眉睫.

**关键词** 南极磷虾; 集群; 游泳; 行为生态学; 生理生态

**Behavioral and physiological ecology of Antarctic krill (*Euphausia superba*): A review.** LIU Zi-jun<sup>1,2</sup>, XU Liu-xiong<sup>1,3,4</sup>, ZHU Guo-ping<sup>1,2,3,4\*</sup> (<sup>1</sup>College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; <sup>2</sup>Center for Polar Research, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; <sup>3</sup>Polar Marine Ecosystem Group, Ministry of Education Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; <sup>4</sup>National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China).

**Abstract:** Behavioral and physiological ecology are two important research aspects of ecological field. Related studies help us better understand the marine animal's habit and adaptability to environment. Antarctic krill (*Euphausia superba*, thereafter krill) is a key-stone species in the Southern Ocean. Understanding its behavioral and physiological ecology can understand the ability of marine organisms such as krill to cope with extreme environment. We summarized the typical ecological characteristics of krill from both aspects of behavioral ecology and physiological ecology. Behavioral ecology included its swarming (size and behavior) and swimming (angle, beat of pleopod), while physiological ecology included respiration, excretion, metabolism, molting and growth. Generally, the studies on behavioral and physiological ecology of krill were very limited, and many studies were based on land-based krill aquarium. In view of the large difference between land-based aquarium and natural environment of krill, it's extremely urgent to develop the *in-situ* experimental ecology of krill in the sea.

**Key words:** *Euphausia superba*; swarming; swimming; behavioral ecology; physiological ecology.

南极磷虾通常指南极大磷虾(*Euphausia superba*,以下简称磷虾),属于甲壳类海洋动物,呈环南

极分布.其在南极生态系统的功能和结构中起着关键的作用,既是浮游植物的重要捕食者,同时也是海豹、海鸟以及鲸鱼和鱼类等的重要捕食对象<sup>[1]</sup>.随着全球各国对南极战略的不断重视,科研投入也日益增加,对磷虾的研究更是成为南极生物研究的焦点.近年来,随着磷虾渔业的不断发展,为了建立合适的养护与管理措施,磷虾资源分布及资源丰度评估也

本文由国家重点研发计划项目(2018YFC1406801)和国家自然科学基金项目(41776185)资助 The work was supported by the National Key R&D Program of China (2018YFC1406801) and the National Natural Science Foundation of China (41776185).

2019-03-28 Received, 2019-10-16 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

逐渐成为热点研究领域<sup>[2]</sup>. 据此, 探究磷虾基础生物学及其行为、生理生态学, 包括其行为受到外界和体内环境变化的影响显得尤为重要. 这些信息为阐明磷虾生活史过程及其对环境(含气候变化)的适应, 进一步明晰其资源分布与时空变动提供重要的基础数据.

行为生态学和生理生态学是生态学领域两个重要的研究范畴, 具有重要的实践价值. 深入了解磷虾行为有利于提高对其资源评估的精度, 而气候变化背景下的环境因素对磷虾生长和行为的影响更值得关注. 磷虾通常具有典型的斑块分布特性, 呈现复杂的社群行为, 在海面以下至 100 m 水深处经常呈现粉红色的集群<sup>[3-4]</sup>, 其生命周期中大部分时间均处于狷集状态. 针对磷虾集群尺度的研究与理解其行为生态学具有高度的相关性, 增加对群体特性与环境之间关系的理解, 对于预测在不同尺度上磷虾的分布也很重要. 这些信息可直接用于了解磷虾捕食者的行为和确定渔业捕捞的渔场分布. 考虑到磷虾狷集的属性由多种要素构成, 如相邻磷虾之间的个体行为、周围的环境、磷虾个体的成熟度等. 因此, 确定磷虾狷集的因果机制一直以来是磷虾生态学研究中的一个较为困难的挑战.

针对磷虾的行为与生理生态学, 国内外学者分别对其集群、摄食、生长、游泳、呼吸和排泄等一系列行为以及外界环境因子(如温度、盐度、光照、流速、二氧化碳分压等)对磷虾行为方式及生理影响进行了研究, 采用的主要手段包括水箱暂养、水下潜水观测、声学仪器探测等. 为更好地了解磷虾的行为与生理生态学, 本研究从总体上分析并归纳磷虾行为与生理生态的研究内容、方法以及过程等, 相关结果可为开展磷虾资源的开发、利用与养护, 环境与生态境况的变化对磷虾生存状况、丰度及其时空分布的影响等研究提供思路, 为后续开展磷虾的行为与生理生态研究提供基础资料.

## 1 磷虾的行为生态

### 1.1 集群

磷虾的自然行为生态在很大程度上通过狷集形式予以表征. 它们的群体呈现不同的大小和形状, 进一步导致其群体功能和属性存在差异. 一些学者对磷虾的集群类型进行了划分, 以期更好地对集群进行研究<sup>[5-7]</sup>, 而目前进行集群研究的方式主要包括现场观察、实验室暂养、声学仪器超声波探测, 以及行为建模等.

**1.1.1 集群规模** 集群会为群体中的个体提供许多有益的条件, 诸如繁殖优势、保护其免受捕食者捕食等. 但集群也有其不利的一面, 如食物竞争、疾病的传播及发病率的增加、局部的氧气消耗等. 此外, 为了平衡不同集群中相互作用的复杂关系, 在大、小型集群之间转换的相对权衡显示, 磷虾群存在某种最佳的中间群体规模<sup>[8]</sup>.

通常, 规模较大的磷虾集群相对较少. Nemot<sup>[9]</sup>表明描述了处于海表的磷虾群体特征, 其水平范围一般在 30 m, Hamner 等<sup>[4]</sup>和 O'Brien<sup>[10]</sup>通过水下观测结果表明, 至少在此维度上与前者保持一致. Ritz<sup>[11]</sup>认为, 根据氧气、食物消耗或氮累积量, 若集群的绝对规模太大, 集群性生物就无法在密集的集合体中生存. 利用声学记录, Ross 等<sup>[12]</sup>发现, 虽然磷虾集群规模的变化方式十分复杂, 但其所观察的磷虾集群大多仍维持在平均长度为 100 m, 平均厚度为 15 m 的规模. Hamner<sup>[13]</sup>的研究认为, 除了存在种内食物竞争外, 集群规模庞大的明显缺陷还包括流行性传染病和疾病传播等风险的增加, 同时被寄生、损坏或患有疾病的磷虾会失去维持组织透明性的代谢能力, 这些磷虾往往在死亡前几天变得不透明或发白, 且通常会脱离集群或在集群边缘活动, 尤其是在遇到危险时, 这些磷虾无法保持集群整体的游泳速度而脱离集群. 但 Watkins 和 Murray<sup>[14]</sup>研究表明, 一些磷虾集群的超级规模相当惊人, 水平范围覆盖数千米, 垂直方向大于 100 m, 且这些集群的分布水层也存在一定的差异, 由海表至数千米的海底均有大小不一的磷虾集群存在. 目前, 尚无令人较为信服的理由解释海表和更深处的磷虾集群规模和形状上差异的原因. 因此, 关于磷虾集群规模, 尚需未来持续观察和研究.

**1.1.2 集群行为** 磷虾集群行为是磷虾与物理、化学和生物环境之间复杂相互作用的产物<sup>[15]</sup>. 磷虾对光照、饵料、捕食者的入侵等都会表现出不同的行为反应, 目前针对此方面的研究多基于水下观察及实验室水箱暂养两种方式. Hamner 等<sup>[4]</sup>曾利用潜水观测及在美国帕尔默海洋站进行水箱暂养观测, 描述了磷虾群摄食、集群移动以及应对外来物(如捕食者)的反应等行为, 发现磷虾通常不是被动地连续过滤进食, 而是密集在一起搜寻并适当提高其游泳速度, 以摄取高浓度的食物, 水下观察显示, 集群内磷虾个体的方向和位置往往保持一致. 集群中的磷虾蜕皮既由内部自相残杀所致, 也存在外部的因素刺激; 当潜水者接近磷虾群时, 可以观察到磷虾以尾

部卷起的方式向后游泳,速度可达  $100 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ,一些磷虾还会突然的同步性蜕皮,以达迷惑捕食者的作用.Hamner 等<sup>[16]</sup>曾通过实验室观察描述了磷虾对栉水母(*Callianira antarctica*)的捕食逃避行为,主要通过尾部不断翻转;持续、定向、强烈的游泳和利用其自身重量不断地下沉等3种方式逃脱其捕食。

Kawaguchi 等<sup>[17]</sup>曾通过实验室水箱暂养的方法,利用不同颜色(白色、蓝色、红色或黑色)的面板以及通过改变磷虾的密度和光强,并引入食物作为刺激,观察其行为的变化.结果表明,磷虾在较明亮的光线下形成更紧密的集群,且中午时段集群较为紧密,夜间未发现磷虾集群.密度方面,密度较低(每 1170 L 中含 300 个个体)时,未观察到集群行为,而当密度增加 1 倍时(每 1170 L 中含 600 个个体),磷虾出现松散的集群;高密度时(每 1860 L 中含 9000 个个体),磷虾个体会快速地朝同一方向游泳,且个体间距迅速变小,最终形成带状集群.将白色的物体置于水箱中时,未观察到磷虾做出响应;而当暗色物体进入水槽中时,磷虾表现出强烈的反应,反应程度随物体尺寸的增大而增强.在喂食藻类的过程中,当藻类食物块进入箱体时,大部分个体会利用尾部翻转动作瞬间逃逸,然后再次形成集群,朝向食物块游动,遇到食物后集群开始分解食物块并进行摄食。

总的来讲,磷虾集群行为对密度和生物量估计具有重要意义,但磷虾行为仍需要更多的现场和实验室水箱观察,以便了解磷虾行为生态方面的规律,从而提高磷虾丰度的声学估计精度。

## 1.2 游泳行为

水生动物的游泳行为对其生长和生存至关重要.绝大多数水生动物均缺乏有力的武器抵御捕食者的侵袭.因此,游泳行为便成为其躲避攻击的主要手段,同时也影响其觅食与繁殖.自 1893 年 Regnard<sup>[18]</sup>开始研究鱼类的游泳行为以来,目前关于鱼类游泳行为的研究日趋完善.但对于甲壳类,尤其是具有一定游泳能力的磷虾,目前的研究较为困难,进展较慢.磷虾游泳行为机制较为复杂,游泳形式多样,主要有悬停游泳、向前游泳、倒置游泳、尾部快速弹跳游泳.在垂直层面上,磷虾是一种活动能力较强的海洋动物,常出现超过几百米的昼夜垂直移动现象<sup>[19]</sup>.在水平尺度上,磷虾集群在数天内以平均每天 12 km 的速度移动<sup>[20]</sup>.此外,磷虾还会采用悬停的游泳方式以及在摄食冰藻过程中进行倒立游泳<sup>[21]</sup>。

游泳能力大小对磷虾的生长和存活至关重要,

也是磷虾行为生态研究的重要课题.目前,基于水箱(或水槽)试验,在人工条件下尽可能模拟自然环境下磷虾生活的水体,利用暂养水箱在水下拍摄并记录其游泳状态来表述其游泳特征,是研究磷虾游泳行为的主要方法.针对这些游泳行为的深入研究有助于了解其游泳能力,包括速度、躲避危险的能力等.许多内、外部因素,如饥饿程度、温度、盐度和溶解氧等均会影响磷虾的游泳能力。

Kils<sup>[22]</sup>是较早对磷虾游泳行为进行系统研究的学者,其主要利用水下摄像技术描述了磷虾的两种游泳方式——附肢游泳及尾部游泳.附肢游泳时,附肢的原肢几乎与身体平行,附肢的角度由第一附肢的  $62^\circ$  逐渐增加到第五附肢的  $132^\circ$ .此外,其还解决了附肢摆动所产生的流场动力学问题;Kils<sup>[22]</sup>发现,磷虾附肢摆动所产生的水流并非直接向后,而是斜向下  $40^\circ$  的方向,同时还定量描述了产生不同方向水流的流速.尾部游泳时,磷虾通过尾部翻转快速向后移动,瞬时速度可达  $100 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ,移动 1.5~2 倍体长后,尾部再次伸展,之后重复高频摆动,平均速度达到  $60 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ,摆动频率可达每秒 7 次.磷虾的附肢游泳速度可达每秒 8 倍体长,尾部游泳可达每秒 11 倍体长.尽管磷虾外型并非流线型,但其某些游泳性能甚至可与同等大小的鱼类相当<sup>[23]</sup>.磷虾加速的方式包括加快摆动频率和加大摆动幅度.当游泳速度在  $15 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  以下时,磷虾游泳加速主要依靠增加摆动角度,即增加摆幅;在游泳速度处于  $15 \sim 40 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  时,摆动频率与速度呈线性关系,且一般不会低于  $2.4 \text{ 次} \cdot \text{s}^{-1}$  的摆频.Kils<sup>[22]</sup>认为,磷虾附肢的摆动似乎毫无意识,只是通过不停地摆动附肢以控制身体不下沉,其悬停在水中的角度约为  $55^\circ$ .此外,磷虾的游泳速度与其游泳角度(游泳时身体与水平方向之间的夹角)也有一定的相关性。

近期,Murphy 等<sup>[24]</sup>对磷虾游泳姿态进行了深入的研究.其主要阐述了磷虾游泳过程中附肢的异时性(不同附肢在同一时刻的摆动顺序不同),探究了不同游泳模式下附肢如何相互协调.为了避免相邻游泳足的干扰,每个附肢与相邻的附肢之间摆动时会产生相位滞后,从而获得最大的游泳速度<sup>[25]</sup>.Murphy 等<sup>[24]</sup>将磷虾游泳分为了 3 种模式:1)悬停;2)快速向前游泳;3)倒置游泳,并基于此探究其游泳过程中不同附肢及尾肢所形成的角度及其摆频.磷虾腹肢的摆频随游泳姿态不同而差异显著,悬停时平均为 3 Hz,快速向前时平均为 5.7 Hz,倒立游泳时平均为 3.7 Hz.针对影响游泳过程的 4 个要素(附



肢形态、附肢划水的协调运动、水动力学要素以及附肢间距与附肢长度的关系), Murphy 等<sup>[24]</sup>认为,从形态上来讲,为了产生向前的推进力,动力冲程期间磷虾附肢的阻力须大于恢复冲程期间的阻力.而磷虾的身体结构也较好地满足了上述需要,即:1) 附肢通常具有关节结构,且向后弯曲,而不能向前弯曲<sup>[26-27]</sup>,因此在恢复摆动的过程中附肢可以弯曲,以减少阻力;2) 附肢的末端通常具分肢,在推进过程中横向伸展,在恢复过程中折叠,以便更好地增加和减少摆动产生的推力;3) 附肢具有刚毛结构,产生动力时,增加其表面积,恢复过程时被动折叠,刚毛型似“有孔的桨”,以减少粘性力的作用.此外,磷虾也采用附肢摆动过程中处于不同平面的方式游泳,利用左、右对称的方式以及改变摆频、摆幅、不同附肢摆动的时间差异等,以达到提高游泳效率及防止附肢间的相互干扰.该研究还利用相邻附肢的间距(B)与附肢长度(L)的比值作为一个整体指标来反映磷虾的游泳运动特性,并对比了不同甲壳类动物的 B/L 值,结果发现, B/L 多在 0.2~0.65,且大多比值较小;磷虾的附肢由前向后的摆幅逐渐增大,反映出其相邻附肢间距逐渐增大,附肢长度由后向前也是逐渐增大,较小的附肢长度有利于在恢复摆动过程中不受前肢的干扰,从而增大划水效果.

除了磷虾本身的游泳行为外,其游泳所产生的水动力也为一些学者所关注. Catton 等<sup>[28]</sup>就此做了较为详尽的描述,集群中的磷虾个体会感知相邻磷虾游泳过程中所产生的流体动力及其流场,而产生的流场又会反过来影响磷虾的游泳行为,如增加划水力度等.为了确定磷虾产生的流体力场大小和方向,他们利用红外照明进行质点图像速度测量(particle image velocimetry, PIV)技术分析自由游泳状态下的单个磷虾或小型群体(3~6 个个体)所产生的流场.磷虾所产生的流场干扰通常超过 4 倍的体长范围,但考虑到磷虾集群的最近间距通常小于两倍的体长范围,流场的干扰便成为磷虾个体间的一种信息交流模式.该项研究提供了一种以流体力学的视角探究磷虾的游泳过程,以及游泳过程所产生的流场对群体内磷虾个体相互间的影响机制.因此,磷虾游泳行为的研究不仅为单一个体,而且为集群规模与特征研究等提供了另一种研究思路,为野外状态下磷虾的集群机制研究提供重要的科学参考.

## 2 磷虾的生理生态

生理生态是磷虾研究的一个薄弱环节,此方面

的资料较为匮乏.与其他甲壳类海洋动物的生理生态研究一样,呼吸、排泄的代谢生理以及与生长相关的生长率和蜕皮间期是此类研究的核心内容.磷虾代谢率的综合信息有助于理解南极浮游生物系统如何支撑巨大生物量的生态机制<sup>[29]</sup>.单位体重(鲜重或干重)磷虾的耗氧情况可反映其代谢活动,并可测算其他代谢过程,如氮、磷排泄,而由此获取的磷虾化学成分可用于评估磷虾在其栖息环境中的代谢功能及生态行为<sup>[30]</sup>.磷虾的生长是在每次蜕皮中以一种间断的方式进行的.然而,与大多数甲壳类动物不同,即使没有进一步生长,磷虾在成年期间仍然继续频繁定期蜕皮<sup>[31]</sup>.

### 2.1 呼吸、排泄及代谢

呼吸是磷虾生理行为研究较为关注的内容,一般以呼吸率表征.呼吸主要通过指状足鳃进行,但体表也可能起到一定作用.排泄是代谢生理的另一个重要方面,但排泄率在实验室较难测定,因此此类研究较少.呼吸和排泄能够反映生物的能量需求,同时还可用于建立能量收支方程,以评估磷虾在特殊的生态系统条件下的代谢过程.

呼吸大多以单位时间内磷虾干重(DW)或湿重(FW)的耗氧量( $\mu\text{L O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{FW}$  或  $\mu\text{L O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{h}^{-1}$ )或单位时间内每尾磷虾的耗氧量( $\mu\text{L O}_2 \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )表示.在磷虾的排泄方面,其主要排泄物为氨氮( $\text{NH}_3\text{-N}$ ),还包括一些磷酸盐( $\text{PO}_4^{3-}$ ).耗氧率和排氨率是反映动物新陈代谢的重要指标,可以了解磷虾日常代谢活动的规律和变化特点.此外,以耗氧率和排泄率表征的氧氮比(O:N)可以作为动物呼吸的重要参数,反映动物在特定状态下蛋白质、脂肪、糖类代谢之间的比例关系,也是磷虾代谢生理的重要研究内容.

关于磷虾的呼吸率已有较多的报道<sup>[32-34]</sup>,通过对呼吸速率同体长或重量(干重)建立关系,可以评估磷虾的能量需求.最近,一些学者还进行了冬、夏季磷虾呼吸速率的直接比较<sup>[32]</sup>,但磷虾如何在生理上应付南极漫长的冬季仍是未解之谜. Quetin 等<sup>[33]</sup>和 Torres 等<sup>[34]</sup>提供的数据表明,与夏季相比,冬季磷虾的代谢会有所下降,下降率分别为 33%和 45%.这种新陈代谢的减少是减少生理活动的一种普遍方式,以此适应冬季食物供应水平的下降.这种下降通常是指开阔水域以及冰下藻类的初级生产力降低,因为磷虾多以这些藻类为食<sup>[35]</sup>.除了摄食藻类以外,磷虾还可能摄食浮游动物类<sup>[36]</sup>,而这部分信息并不完整,因此上述推测也产生了许多争议<sup>[37]</sup>.

Opalinski<sup>[38]</sup>曾开展了一些关于呼吸率的试验,结果表明,呼吸依赖于个体大小(重量)和试验温度.其中个体大小和温度与呼吸之间的关系均符合指数曲线<sup>[34,39]</sup>.而不同呼吸室的设置也是影响呼吸数据的一个重要因素.因此,Saborowski 和 Buchholz<sup>[40]</sup>曾设计了一种易于操作且便于在实验室操作的一种测量游泳动物呼吸率的装置.模拟大洋浮游生物的适宜栖息条件比模拟海底生物更为复杂.对于比重大于水的物种,尤其是磷虾,通常其在标准的呼吸室内更趋于停止游泳,经常沉到瓶底,无法反映它们的自然行为.因此,为了研究呼吸率,需要让磷虾在特定的装置中自由地游泳并适时保持悬停状态.该装置为研究近自然条件下水生动物生理生态过程做出了一定的贡献,也为今后开展此项研究提供了参考.

Ikeda 和 Mitchell<sup>[41]</sup>构建了南极 14 种浮游动物的耗氧率、排泄率与体重之间的关系;针对磷虾,其共分了 5 组体重组(<50、50~100、100~200、200~300 和>300 mg 干重),分析其耗氧、排氮及排磷随体重的变化.结果表明,这些指标均随体重呈现较为显著的正相关关系.他们还发现,呼吸与排泄对应表征的氧氮比(O:N)、氮磷比(N:P)及氧磷比(O:P)可提供磷虾摄食及其机体利用和消耗方面的信息.不同的比率能在一定程度上表征机体代谢的主要基质.当以蛋白质作代谢时,其 O:N 位于 8 左

右;而当以脂质为主要基质时,这个比率会大幅上升;当等量蛋白质和脂类被分解时,O:N 为 24.因此,不同比值能够适当反映磷虾的代谢消耗情况.

利用呼吸等代谢数据探究磷虾能量消耗也是近来的研究热点(表 1).Clarke 和 Morris<sup>[48]</sup>发表了一种能量方程,Quetin 等<sup>[39]</sup>对此进行了扩展.为了探究该方程中因游泳运动所消耗的能量,Swadling 等<sup>[49]</sup>设计并利用水流循环系统,分析了不同流速下磷虾的耗氧速率及其附肢摆动频率的变化.该研究从能量的角度阐述了磷虾在不同流速下的代谢消耗,为后续开展代谢方面的研究提供了新的角度和方向.

### 2.2 蜕皮及其生长

与其他甲壳类动物一样,磷虾身体外部有较为坚硬的几丁质外壳,基本依靠蜕皮维持增长.大部分甲壳类动物在达到成体之前,增长速度较快,蜕皮也最频繁;成年后,生长缓慢,或停止蜕皮或蜕皮周期延长.与其他甲壳类动物不同,磷虾一生中不断地进行规律性蜕皮,即使达到成熟后也是如此<sup>[50]</sup>.

**2.2.1 蜕皮** Buchholz<sup>[51-52]</sup>对磷虾的蜕皮过程进行了详细的研究,将磷虾蜕皮过程分为蜕皮前期、蜕皮期和蜕皮后期,每个期又细分为若干阶段,并根据磷虾体壁形成和尾肢刚毛形成的过程建立了磷虾蜕皮过程的形态学分期特征<sup>[53]</sup>.

目前,针对磷虾蜕皮的研究主要集中在对蜕皮

表 1 磷虾呼吸及排泄研究一览表  
Table 1 Summary on study of respiration and excretion of krill

海区 Study area	生活史阶段 Life stage	季节 Season	主要内容 Topic	呼吸与排泄率 Respiration and excretion rate	来源 Source
别林斯高晋海 Bellingshausen Sea	未成体	秋季	饥饿状态下呼吸和排泄率	0.7~1.3a 0.02~0.04b	[42]
拉扎罗夫海 Lazarev Sea	成体	晚春、仲秋、冬季	利用呼吸和排泄率探究不同季节代谢差异	0.13~1.13a 0.1~5.4b	[43]
拉扎罗夫海 Lazarev Sea	未成体	秋季、冬季	秋冬季冰下和开放水域的幼体磷虾代谢	秋季:(0.95±0.28)a (0.03±0.01)b 冬季:(0.54±0.19)a (0.06±0.02)b	[44]
普利兹湾 Prydz Bay	成体、抱卵雌体	初夏	不同体重分组呼吸和排泄率	26.4~178c 0.59~2.44d	[45]
威尔克斯地附近海域 Off Wilkes sea area	成体	夏季	呼吸和排泄率随体重的变化	(13.11±5.74)~(123.57±16.53)c (1.22±0.65)~(10.28±3.02)d	[29]
东翁古尔岛、吕措霍母湾 East Ongul Island, LutzowHolm Bay	幼体、成体	秋季、冬季、春季	不同季节的耗氧率情况	(0.272±0.061)~(1.058±0.340)a	[32]
实验室暂养(样本来自东南极)	成体、亚成体	春季、秋季	水流速度对呼吸率的影响	1.8~8e	[43]
凯尔盖朗海台 Kerguelen Plateau	未成体、成体	夏季	温度及不同成熟阶段的呼吸率	未成体:(1.36±0.074)a 成体:(0.69±0.019)a	[46]
东南极(66°15' S, 74°45' E) East Antarctic (66°15' S, 74°45' E)	成体	夏季	光照周期对呼吸率的影响	LL:(22.9±8.8)~(53.7±12.9)c LD:(26.6±7.3)~(44.7±11.1)c DD:(22.0±3.1)~(30.0±8.4)c	[47]

DW: 干重 Dry weight (mg); a)  $\mu\text{L O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{ DW} \cdot \text{h}^{-1}$ ; b)  $\mu\text{g NH}_4 \cdot \text{mg}^{-1} \text{ DW} \cdot \text{h}^{-1}$ ; c)  $\mu\text{L O}_2 \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ; d)  $\mu\text{g N} \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ; e)  $\text{mg O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{ DW} \cdot \text{h}^{-1}$ . LL: 24 h 光照 24 h Light; LD: 12 h 光照: 12 h 黑暗 12 h light; 12 h dark; DD: 完全黑暗 Totally dark.

间期 (intermoult period, IMP) 的研究. 蜕皮间期是指两次蜕皮的时间间隔, 一般通过以下 3 种方法进行估算: 1) 直接测量法: 通过较长时间的室内连续培养, 直接观测两次蜕皮的时间间隔; 2) 蜕皮频率法: 通过对大量磷虾的短期单独培养, 连续观测蜕皮个体的累计百分比, 然后反推得到蜕皮间期; 3) 现场估算法: 假定磷虾蜕皮过程中蜕皮前期的最后阶段 ( $D_3$ ) 与蜕皮期之比, 以及蜕皮后期开始阶段的持续时间不变, 估算蜕皮间期. 考虑到第 3 种方法需对磷虾的蜕皮分期有详细的研究, 并能准确地判断其当前所处的蜕皮阶段, 因此, 操作起来较为困难. 在实验室内或调查船上, 由于直接测量法所需时间较长, 通常采用蜕皮频率法估算蜕皮间期. Arnold 等<sup>[54]</sup> 及 Meyer 等<sup>[44]</sup> 均探讨了磷虾蜕皮间期的估算方法, 也有学者对此持有异议<sup>[55]</sup>. 后者表示磷虾蜕皮间期一般随个体体长/体重的增加而延长, 但对于仔虾和性未成熟雌性个体, 蜕皮间期基本保持不变. 磷虾的蜕皮间期会与温度、体长和性成熟度等相关, 但食物来源对其蜕皮间期的影响尚不明确<sup>[55-56]</sup>.

**2.2.2 生长** 磷虾的生长与蜕皮密切相关; 换言之, 生长是蜕皮的衍生结果. 与其他甲壳类动物一样, 磷虾的生长由蜕皮间期和蜕皮生长共同决定. 这两个生长组分与其性别、生理、遗传特性有关, 也受到饵料质量和数量、温度等环境因子的影响<sup>[57]</sup>.

磷虾的蜕皮生长可以通过其蜕皮前、后的形态学参数变化直接得到. 蜕皮生长通常利用蜕皮生长百分数 (growth increment, GI), 即蜕皮前、后尾肢长度的百分比差予以描述. 其与磷虾的蜕皮间期相关联, 由此便可以确定日生长率 (daily growth rate, DGR), 蜕皮间期的测量通常依照蜕皮频率法, 即  $1/\text{MR}$  (molt rate) 法进行. Tarling 等<sup>[55]</sup> 认为, 此种通过蜕皮生长量确定磷虾日生长率的方法有 3 种前提假设: 1) 每天蜕皮的数量相对恒定; 2) GI 在磷虾被捕后几天内不受培养条件的影响; 3) IMP 不受培养条件影响. 这种方法会因实际情况而导致一定的误差. 已有研究表明, 由于蜕皮同步,  $1/\text{MR}$  方法测定的蜕皮间期通常有一定的变化, 在磷虾的暂养期间, 蜕皮同步性会导致极少数或几乎所有的磷虾蜕皮<sup>[58]</sup>. Quetin 等<sup>[56]</sup> 将不同试验组的蜕皮间期进行平均化处理, Ross 等<sup>[59]</sup> 则利用蜕皮生长百分数替代日生长率, 而 Tarling 等<sup>[55]</sup> 则利用温度、体长和性成熟度因子建立二元逻辑斯帝回归模型以估计单个磷虾的蜕皮间期, 从而校正蜕皮生长百分数. 这些方法均是为了降低蜕皮同步性的影响, 从而更加准确地预估磷

虾的日生长率.

Quetin 和 Ross<sup>[33]</sup> 曾提出瞬时生长率 (instantaneous growth rate, IGR) 测量方法, 可为大样本量磷虾个体的生长率提供有效的信息<sup>[60]</sup>. 但磷虾生长的确定通常受到诸如个体和环境因素的多重影响. 据此, Brown 等<sup>[61]</sup> 曾在人工控制环境中模拟完整的季节性循环过程, 探究磷虾在不同的温度 ( $-1$ 、 $1$  和  $3$   $^{\circ}\text{C}$ ) 下的生长情况, 利用线性混合模型 (linear mixed model, LMM) 对蜕皮生长百分数、瞬时生长率、日生长率、蜕皮间期和性成熟度进行研究, 结果表明, 3 种不同温度处理的生长和成熟均有明显的季节性特点, 1 月底雌性和雄性磷虾均出现了负生长, 且性成熟阶段也出现了回退, 蜕皮间期随着温度的升高而显著下降. Tarling 等<sup>[62]</sup> 采用瞬时生长率的方法, 利用食物来源、温度、体长、性别和性成熟度等因子建立模型, 以预估磷虾的生长情况, 结果表明, 随着体长和温度的增长, 蜕皮生长百分数和日生长率均会下降, 食物质量也是影响生长率的重要因素. 针对性别和性成熟度对日生长率的影响, 近年有学者还提出了不同性别磷虾的瞬时生长率 (sex-dependent IGR, SIGR) 估算方法<sup>[63]</sup>. 该方法认为传统的 IGR 方法仅基于磷虾尾肢的长度而未考虑到身体比例的性别差异. 考虑到抱卵雌体通常在发育过程中具有头胸甲增大的趋势, 增加了对头胸甲和全长的测量, 以考虑生长和繁殖之间的相互作用, 提高了磷虾生长模型预测的可靠性.

为了更深层次地了解磷虾生长率模型, 对淡水甲壳类动物研究显示, 元素组成 (最显著的是磷) 与生长速率之间存在相关性<sup>[64-65]</sup>, 氮 (N) 和磷 (P) 化学计量和生长速率之间的关系被称为生长速率假说<sup>[66]</sup>. 据此, Arnold 等<sup>[54]</sup> 通过比较相同磷虾个体的元素化学计量和由瞬时生长率计算得到的生长率, 探究这个假设是否可以作为估算磷虾生长率的技术基础. 其认为, 尽管生长率的短期变化 (夏季一个月的磷虾生长率) 可能与元素组成无关, 但若增加夏、冬季磷虾 N 和 P 含量比较则具有一定的意义, 因为在季节性尺度上, 生长率的大尺度变化可能会在化学计量中反映出来, 未来还需加大时间尺度范围, 以验证该生长率假设是否可靠.

### 3 总结与展望

磷虾是南大洋生态系统中一种非常成功的物种, 具有较大的生物量和可捕量, 在食物网动态中发挥着重要的作用, 是大多数捕食者的主要食物来源,



也是渔业捕捞的目标物种.目前开展的研究主要包括野外实地研究和过去 30 年来逐步发展起来的实验室研究.野外研究主要集中在利用直接采样获得的样本进行种群动力学分析,通过潜水拍摄对磷虾集群及其个体行为进行直接观测;野外研究则通过声学手段对磷虾聚集密度和范围进行调查研究等.这些方式大部分基于群体开展,且潜水观测操作和实施上也较为复杂,难以广泛地实施.近年开展的实验室研究在磷虾行为、集群、生理代谢和增长等领域均取得了显著的成果,提供了许多关于磷虾的信息,扩大了人们对磷虾整个生命周期过程的认识,也提高了对磷虾寿命、繁殖力、补充量、死亡率、性成熟等方面更深层次的了解,实验室研究和实地观测的结合可用于验证和检验一些假设,但总体而言,实验室研究仍然难以模拟自然条件以及自然环境中确切的食物数量和质量.为此,开展南极自然环境的实验生态学研究(现场试验生态学)将有效地解决其中的一些关键问题,此类试验获取的数据也将更为真实地反映磷虾的行为与生理生态特性.

随着全球气候的变化,温度升高、海冰融化和海洋酸化等对磷虾栖息地的影响得到了越来越多的关注,许多学者通过改变环境条件,诸如温度、光照等模拟未来气候情景对磷虾的生长、生理代谢及其适应机制的影响,发现这些环境条件的变化均对磷虾的成熟、繁殖及群体补充等产生一定的胁迫.若要更加全面地了解磷虾整个生命周期的生理及行为响应,尤其是在现有信息极为匮乏的冬季,增强对磷虾越冬机制的了解显得迫切与重要.最后,应根据未来的气候变化,进一步了解磷虾适应环境的迫切性和南大洋栖息地变化对磷虾生活习性和生活史过程的影响.这也将成为磷虾行为和生理生态学研究领域的重点.

## 参考文献

- [1] Quetin LB, Ross RM, Frazer TK, *et al.* Factors affecting distribution and abundance of zooplankton, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphausia superba*// Ross RM, Hofmann EE, Quetin LB, eds. Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula. Washington DC: American Geophysical Union, 1996, **70**: 357–371
- [2] Siegel V. Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: Summary of recent findings. *Polar Biology*, 2005, **29**: 1–22
- [3] Marr JWS. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). *Discovery Reports*, 1962, **32**: 33–464
- [4] Hamner WM, Hamner PP, Strand SW, *et al.* Behavior of Antarctic krill, *Euphausia superba*: Chemoreception, feeding, schooling, and molting. *Science*, 1983, **220**: 433–435
- [5] Murphy EJ, Morris DJ, Watkins JL, *et al.* Scales of interaction between Antarctic krill and the environment// Sahrhage D, ed. Antarctic Ocean and Resources Variability. Berlin: Springer-Verlag, 1988: 120–130
- [6] Mauchline J. The biology of mysids and euphausiids. *Advance in Marine Biology*, 1980, **18**: 1–681
- [7] Watkins JL, Morris DJ, Ricketts C, *et al.* Differences between swarms of Antarctic krill and some implications for sampling krill populations. *Marine Biology*, 1986, **93**: 137–146
- [8] Parrish JK, Edelstein-Keshet L. Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 1999, **284**: 99–101
- [9] Nemoto T. Net sampling and abundance assessment of euphausiids. *Biological Oceanography*, 1983, **2**: 211–226
- [10] O'Brien DP. Description of escape responses of Krill (Crustacea: Euphausiacea), with particular reference to swarming behavior and the size and proximity of the predator. *Journal of Crustacean Biology*, 1987, **7**(3): 449–457
- [11] Ritz DA. Social aggregation in pelagic invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 1994, **30**(6): 155–216
- [12] Ross RM, Hofmann EE, Lascara CM. Distribution of Antarctic Krill and dominant Zooplankton west of the Antarctic Peninsula. In: Ross RM, Hofmann EE, Quetin LB, Eds. Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula. Washington DC: American Geophysical Union, 1996, **70**: 199–217
- [13] Hamner WM. Aspects of schooling in *Euphausia superba*. *Journal of Crustacean Biology*, 1984, **4**: 67–74
- [14] Watkins JL, Murray AWA. Layers of Antarctic krill, *Euphausia superba*: Are they just long krill swarms? *Marine Biology*, 1998, **131**: 237–247
- [15] Nicol S. Krill and currents-physical and biological interactions influencing the distribution of *Euphausia superba*. *Ocean and Polar Research*, 2003, **25**: 633–644
- [16] Hamner WM, Hamner PP. Behavior of Antarctic krill (*Euphausia superba*): Schooling, foraging. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 2011, **57**: 192–202
- [17] Kawaguchi S, King R, Meijers R, *et al.* An experimental aquarium for observing the schooling behaviour of Antarctic krill (*Euphausia superba*). *Deep-Sea Research Part II*, 2010, **57**: 683–692
- [18] Regnard P. A device for measuring the conversion speed of fish moving in water. *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie et de Ses*, 1893, **9**: 81–84
- [19] Nicol S, Endo Y. Krill fisheries of the world. *FAO Fisheries Technical Paper*, 1997: 367
- [20] Kanda K, Takagi K, Seki Y. Movement of the larger swarms of Antarctic krill *Euphausia superba* population off Ender by Land during 1976–1977 season. *Journal of*

- the Tokyo University of Fisheries, 1982, **68**: 25–42
- [21] Stretch JJ, Hamner PP, Hamner WM, *et al.* Foraging behavior of Antarctic krill *Euphausia superba* on sea ice microalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, **44**: 131–139
- [22] Kils U. Swimming behaviour, swimming performance and energy balance of Antarctic krill *Euphausia superba*. *Biomass Scientific Series*, 1981, **3**: 1–121
- [23] Aleyev YG. Nekton. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1977
- [24] Murphy DW, Webster DR, Kawaguchi S, *et al.* Metachronal swimming in Antarctic krill: Gait kinematics and system design. *Marine Biology*, 2011, **158**: 2541–2554
- [25] Alben S, Spears K, Garth S, *et al.* Coordination of multiple appendages in drag-based swimming. *Journal of the Royal Society Interface*, 2010, **7**: 1545–1557
- [26] Hessler RR. Swimming in Crustacea. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 1985, **76**: 115–122
- [27] Johnson M, Tarling G. Influence of individual state on swimming capacity and behaviour of Antarctic krill *Euphausia superba*. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, **366**: 99–110
- [28] Catton KB, Webster DR, Kawaguchi S, *et al.* The hydrodynamic disturbances of two species of krill: Implications for aggregation structure. *Journal of Experimental Biology*, 2011, **214**: 1845–1856
- [29] Ikeda T, Mitchell AW. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. *Marine Biology*, 1982, **71**: 283–298
- [30] Ikeda T. Nutritional ecology of marine zooplankton. *Memoirs of the Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University*, 1974, **22**: 1–97
- [31] Mauchline J, Fisher LR. Advance in Marine Biology. 18. The Biology of Euphausiids. London: Academic Press, 1969
- [32] Kawaguchi K, Ishikawa S, Matsuda O. The overwintering strategy of Antarctic krill *Euphausia superba* under the coastal fast ice off the Ongul islands in Lützow-Holm Bay, Antarctica. *Memoirs of National Institute of Polar Research*, 1986, **44**: 67–85
- [33] Quetin LB, Ross RM. Behavioral and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *American Zoologist*, 1991, **31**: 49–63
- [34] Torres JJ, Aarset AV, Donnelly J, *et al.* Metabolism of Antarctic micronektonic crustacea as a function of depth of occurrence and season. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, **113**: 207–219
- [35] Marshall HP. The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea. *Polar Biology*, 1988, **9**: 129–135
- [36] Atkinson A, Snýder R. Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica I. Omnivory by *Euphausia superba*. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, **160**: 63–76
- [37] Huntley ME, Nordhausen W, Lopez MDG. Elemental composition, metabolic activity and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* during winter. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, **107**: 23–40
- [38] Opalinski KW. Respiratory metabolism and metabolic adaptations of Antarctic krill *Euphausia superba*. *Polish Archiwum Hydrobiologii*, 1991, **38**: 183–263
- [39] Quetin LB, Ross RM, Clarke A. Krill energetics: Seasonal and environmental aspects of the physiology of *Euphausia superba*// El-Sayed SZ, ed. Southern Ocean Ecology: The Biomass Perspective. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994: 165–184
- [40] Saborowski R, Buchholz F. Internal current generation in respiration chambers. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 1998, **52**: 103–109
- [41] Ikeda T, Mitchell AW. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. *Marine Biology*, 1982, **71**: 283–298
- [42] Meyer B, Oettl B. Effects of short-term starvation on composition and metabolism of larval Antarctic krill *Euphausia superba*. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, **292**: 263–270
- [43] Meyer B, Auerswald L, Siegel V, *et al.* Seasonal variation in body composition, metabolic activity, feeding, and growth of adult krill *Euphausia superba* in the Lazarev Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, **398**: 47–51
- [44] Meyer B, Fuentes V, Guerra C, *et al.* Physiology, growth, and development of larval krill *Euphausia superba* in autumn and winter in the Lazarev Sea, Antarctica. *Limnology & Oceanography*, 2009, **54**: 1595–1614
- [45] Ikeda T, Bruce B. Metabolic activity and elemental composition of krill and other zooplankton from Prydz Bay, Antarctica, during early summer. *Marine Biology*, 1986, **92**: 545–555
- [46] Mitchell DE. Short-term Temperature Influences on Respiration Rate and Citrate Synthase Activity of Antarctic krill (*Euphausia superba*). Master thesis. Hobart, Australia: University of Tasmania, 2016: 26
- [47] Teschke M, Kawguchi S, Meyer B. Simulated light regimes affect feeding and metabolism of Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Limnology & Oceanography*, 2007, **52**: 1046–1054
- [48] Clarke A, Morris DJ. Towards an energy budget for krill: The physiology and biochemistry of *Euphausia superba*, Dana. *Polar Biology*, 1983, **2**: 69–86
- [49] Swadling KM, Ritz DA, Nicol S, *et al.* Respiration rate and cost of swimming for Antarctic krill, *Euphausia superba*, in large groups in the laboratory. *Marine Biology*, 2005, **146**: 1169–1175
- [50] Nicol S. The age-old problem of krill longevity. *Bioscience*, 1990, **40**: 833–836
- [51] Buchholz F. Drach's molt staging system adapted for euphausiids. *Marine Biology*, 1982, **66**: 301–305
- [52] Buchholz F. Moulting cycle and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, **69**: 217–229



- [53] Nicol S, Stolp M. A refinement of the moult-staging technique for Antarctic krill (*Euphasia superba*). *Marine Biology*, 1990, **104**: 169–173
- [54] Arnold KH, Shreeve RS, Atkinson A, *et al.* Growth rates of Antarctic krill, *Euphausia superba*: Comparison of the instantaneous growth rate method with nitrogen and phosphorus stoichiometry. *Limnology & Oceanography*, 2004, **49**: 2152–2161
- [55] Tarling GA, Shreeve RS, Hirst AG, *et al.* Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): I. Improving methodology and predicting intermolt period. *Limnology & Oceanography*, 2006, **51**: 959–972
- [56] Quetin LB, Ross RM, Frazer TK, *et al.* Growth of larval krill, *Euphausia superba*, in fall and winter west of the Antarctic Peninsula. *Marine Biology*, 2003, **143**: 833–843
- [57] Ikeda T, Thomas PG. Longevity of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) based on a laboratory experiment. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, 1987, **1**: 56–62
- [58] Nicol S. Understanding krill growth and aging: The contribution of experimental studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, **57**: 168–177
- [59] Ross RM, Quetin LB, Baker KS, *et al.* Growth limitation in young *Euphausia superba* under field conditions. *Limnology & Oceanography*, 2000, **45**: 31–43
- [60] Zhu G-P (朱国平). Population biology of Antarctic krill (*Euphausia superba*) I. age, growth and mortality. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 2011, **35** (5): 862–868 (in Chinese)
- [61] Brown M, Kawaguchi S, Candy S, *et al.* Temperature effects on the growth and maturation of Antarctic krill (*Euphausia superba*). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **57**: 672–682
- [62] Tarling GA, Shreeve RS, Hirst AG, *et al.* Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): II. Predictive models based on food, temperature, body length, sex, and maturity stage. *Limnology & Oceanography*, 2006, **51**: 959–972
- [63] Melvin JE, Kawaguchi S, King R, *et al.* The carapace matters: Refinement of the instantaneous growth rate method for Antarctic krill *Euphausia superba* Dana, 1850 (Euphausiacea). *Journal of Crustacean Biology*, 2018, **38**: 689–696
- [64] Elser JJ, O'Brien WJ, Dobberfuhl DR, *et al.* The evolution of ecosystem processes: Growth rate and elemental stoichiometry of a key herbivore in temperate and arctic habitats. *Journal of Evolutionary Biology*, 2000, **13**: 845–853
- [65] Main TM, Dobberfuhl DR, Elser JJ. N:P stoichiometry and ontogeny of crustacean zooplankton: A test of the growth rate hypothesis. *Limnology & Oceanography*, 1997, **42**: 1474–1478
- [66] Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, *et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, **3**: 540–550

---

作者简介 刘子俊, 男, 1990 年生, 博士研究生. 主要从事海洋生物学研究. E-mail: zijunliu1990@foxmail.com

责任编辑 肖 红

---