

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20211118001

http://www.yykxjz.cn/

关丽莎, 单秀娟, 杨涛, 吴强, 金显仕. 渤海口虾蛄仔虾季节性分布及其早期补充模式. 渔业科学进展, 2022, 43(6): 168–178
GUAN L S, SHAN X J, YANG T, WU Q, JIN X S. Early recruitment pattern of *Oratosquilla oratoria* in relation to the seasonal pattern of juvenile occurrence in the Bohai Sea, China. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(6): 168–178

渤海口虾蛄仔虾季节性分布及其早期补充模式*

关丽莎^{1,2,3} 单秀娟^{1,2,3}① 杨涛^{1,2,3} 吴强^{1,2,3} 金显仕^{1,2,3}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室 山东省渔业资源与生态环境重点实验室 山东 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 山东 青岛 266071; 3. 山东长岛近海渔业资源国家野外观测研究站 山东 烟台 265800)

摘要 仔虾是口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)早期生活史的重要阶段, 其转为底栖生活所需的环境条件及我国近海口虾蛄早期补充模式, 仍缺乏了解。基于 2017 年春季(3—6 月)和夏秋季(8—11 月) 8 个航次的渤海渔业资源底拖网调查数据, 分析了各月份口虾蛄仔虾(<60 mm)的分布、出现概率和样本量等, 并利用广义加性模型筛选出影响仔虾出现概率的主要环境因子。通过文献综述, 回顾了我国近海口虾蛄产卵期、胚胎和幼体发育、仔虾生长特性等繁殖特征和早期生长发育历程, 结合仔虾季节性分布, 阐释渤海口虾蛄群体的早期补充模式。结果发现, 春季, 仔虾在 4—5 月出现频次较高, 其分布区随水温升高逐步向北扩散或偏移, 显著影响其出现概率的环境因子为底层温度、底质平均粒径和粒径偏度; 夏秋季, 仔虾在 9—10 月分布广泛, 11 月趋向斑块化分布、出现频次降低, 显著影响因子为底层温度、底层盐度和底质含沙百分比。渤海口虾蛄群体呈现多季节补充模式。其产卵期长达 5 个月, 5—7 月产出的受精卵预计在 7—9 月发育成 I 期仔虾, 在 9—11 月长成全长 50 mm 左右的仔虾; 8—9 月产出的受精卵, 预计在 10—11 月左右发育成 I 期仔虾, 12 月至次年 3 月受低温限制停止生长, 在 4—5 月水温回升时逐步长成 50 mm 左右的仔虾。

关键词 口虾蛄; 仔虾分布; 早期生活史; 多季节补充

中图分类号 S932 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2022)06-0168-11

口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)隶属甲壳纲(Crustacea)、口足目(Stomatopoda)、虾蛄科(Squillidae)、口虾蛄属(*Oratosquilla*), 是一种广泛分布于西北太平洋沿海的经济甲壳类资源。近年来, 随着传统经济渔业资源的衰退, 口虾蛄已成为我国沿海重要的渔业种类之一(潘国良等, 2013; 李显森等, 2016)。特别是在渤海, 由于小黄鱼(*Larimichthys*

polyactis)、带鱼(*Trichiurus lepturus*)和中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)等渔业资源的衰退, 口虾蛄作为甲壳类群落的绝对优势种(Wu *et al.*, 2019)已成为沿岸省市的支柱渔业之一。

口虾蛄不仅具有较高的经济价值, 也在近海生态系统中发挥着重要的生态作用。口虾蛄多栖居于浅海泥沙底的 U 型洞穴中。它们在挖掘洞穴的过程中,

* 国家自然科学基金青年基金项目(31902375)、国家重点研发计划项目(2018YFD0900906)、山东省泰山学者青年专家计划和 中国水产科学研究院基本科研业务费(2020TD01)共同资助 [This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31902375), the National Key Research and Development Program of China (2018YFD0900906), the Special Funds for Taishan Scholars Project of Shandong Province, and the Innovation Team of Fishery Resources and Ecology in the Yellow Sea and Bohai Sea (2020TD01)]. 关丽莎, E-mail: guanls@ysfri.ac.cn

① 通信作者: 单秀娟, 研究员, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2021-11-18, 收修改稿日期: 2022-01-04

通过生物扰动作用,直接影响着近海营养循环和能量流动(Laverock *et al.*, 2011)。同时,口虾蛄系小型凶猛捕食性肉食甲壳类,以多种甲壳类、贝类及鱼类等为食(DeVries *et al.*, 2016; Yang, 2001),对维持近海食物网复杂性和稳定性具有重要作用。

近年来,在人工培育条件下,我国学者系统研究了口虾蛄的配子发生(刘海映等, 2013; 薛梅等, 2016)、受精卵发育(刘海映等, 2011; 张年国等, 2018)和幼体生长发育(刘海映等, 2009; 张年国等, 2018)等繁殖生物学特征。基于不同区域的底拖网渔业资源调查,解析了可捕口虾蛄(多大于 60 mm)的时空分布及其与环境因子的关系(潘国良等, 2013; 吴强等, 2015; 李鹏程等, 2020; Li *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2020)。结合实验生态学分析和野外样品采集分析,了解口虾蛄生长、存活、食性和繁殖力等基础生物学特征(刘海映等, 2006; 盛福利等, 2009; 徐海龙等, 2010; 宁加佳等, 2016; 耿玉玲等, 2019; 张年国等, 2019)。然而,关于口虾蛄早期补充的报道多见于日本近海(Kodama *et al.*, 2004、2006),在我国未见报道;关于口虾蛄育幼场分布及其仔虾转为底栖生活所需的环境条件,国内外鲜有报道。在我国近海,仅谷德贤等(2018)采用大型浮游生物网水平拖网,调查了渤海湾口虾蛄假蚤状幼体的密度分布,并分析了影响其分布的主要环境因素;Zhang 等(2020)分析了黄海中部海州湾及邻近海域体长<80 mm 的当年生口虾蛄栖息适宜性。

本研究基于 2017 年渤海渔业资源底拖网调查数据,分析了口虾蛄仔虾(全长<60 mm)的季节分布及其与主要环境因子的关系,并结合该物种的繁殖和早期生长发育相关文献资料,探讨渤海口虾蛄群体的早期补充模式,旨在为口虾蛄资源的科学评估、养护和管理提供必需的生物学和生态学基础。

1 材料与方法

1.1 数据

本研究数据来源于中国水产科学研究院黄海水产研究所于 2017 年春季(3—6 月)和夏秋季(8—11 月)在渤海开展的逐月渔业资源底拖网调查。调查区域和站位如图 1 所示。调查租用双拖渔船,使用专用调查网具,网口高 6 m、宽 22.6 m、周长为 1740 目,网目 63 mm,囊网网目 20 mm,拖速 3 节。每站预计拖网 1 h,但因天气、生产渔船作业、站位水深和底质限制等原因,各月份调查站位有所不同,个别站位拖网不足 1 h。在各站位,现场对捕获的所有口虾蛄样品进行计数和称重,挑选最大和最小个体分别测量和记

录其全长(L , mm)和体重(W , g)。随机抽取 50 尾个体(不足 50 尾则全部留样)进行全长、体重、性别等生物学特征测定。根据各站位记录的口虾蛄最小全长,若某站位最小全长 ≤ 60 mm,则认为该站位出现口虾蛄仔虾(图 1)。

选择 60 mm 全长作为口虾蛄仔虾的分界点,主要是因为:口虾蛄浮游幼体发育为 I 期仔虾后(全长 20 mm 左右)转为底栖生活(刘海映等, 2009; 张年国等, 2018),此后其对生境的自主选择需经过一段时间才能在其分布中体现;口虾蛄当年生个体体长多为 30~70 mm(王波等, 1998),其首次性成熟的最小体长在 80 mm 左右(徐善良等, 1996),研究口虾蛄仔虾分布及其影响因子所需的体长分界点需明显大于 30 mm、小于 70 mm;考虑调查中底拖网对口虾蛄个体大小的选择性以及后续生物学测定以全长为主,选择 60 mm 全长作为分界点能有效增加成功捕获仔虾的概率以及充足的样本量。

另外,在各个站点利用盐温深(CTD)测量系统同步测定底层温度、底层盐度和水深等环境数据,并利用高斯变异函数模型(Pebesma, 2004)通过空间插值估算整个调查区域内各月份的底层温度(图 1)。底质数据(包括沙、粉砂和粘土含量的百分比,粒径大小分布的平均粒径、偏度和峰度)提取自 Yuan 等(2020)。因该底质粒径分布图为等值线图,本研究所提取的底质数据为整数型,表示各底质因子的大小等级。例如,以含沙百分比为例,大小等级为 1~8,等级越大,含沙量越高;以平均粒径为例,大小等级为 1~6,等级越大,以 μm 计的粒径越小,详见 Yuan 等(2020)。

1.2 统计分析

首先,按季节定性描述渤海口虾蛄仔虾(<60 mm)各季节的空间分布特征,并按月份分析其出现概率、样本量及其全长和体重分布。其次,分别针对春季和夏秋季,应用广义加性模型(generalized additive model, GAM)(Wood *et al.*, 2002)分析口虾蛄仔虾出现概率与环境因子之间的关系。其表达式为:

$$y = \hat{y} + \varepsilon$$

$$f(\hat{y}) = \beta_0 + \sum_{i=1}^n s(x_i)$$

式中, y 为出现概率的观察值,对任一调查站位,若捕获到口虾蛄仔虾,则 y 取值为 1,反之则为 0; \hat{y} 为 y 的估计值; $f(\hat{y})$ 为连接函数,因 y 服从二项分布,本研究中 $f(\hat{y})$ 为 logit 变换函数; β_0 为截距; $s(x_i)$ 为第 i 个环境变量 x_i 的样条平滑函数; ε 为误差项。

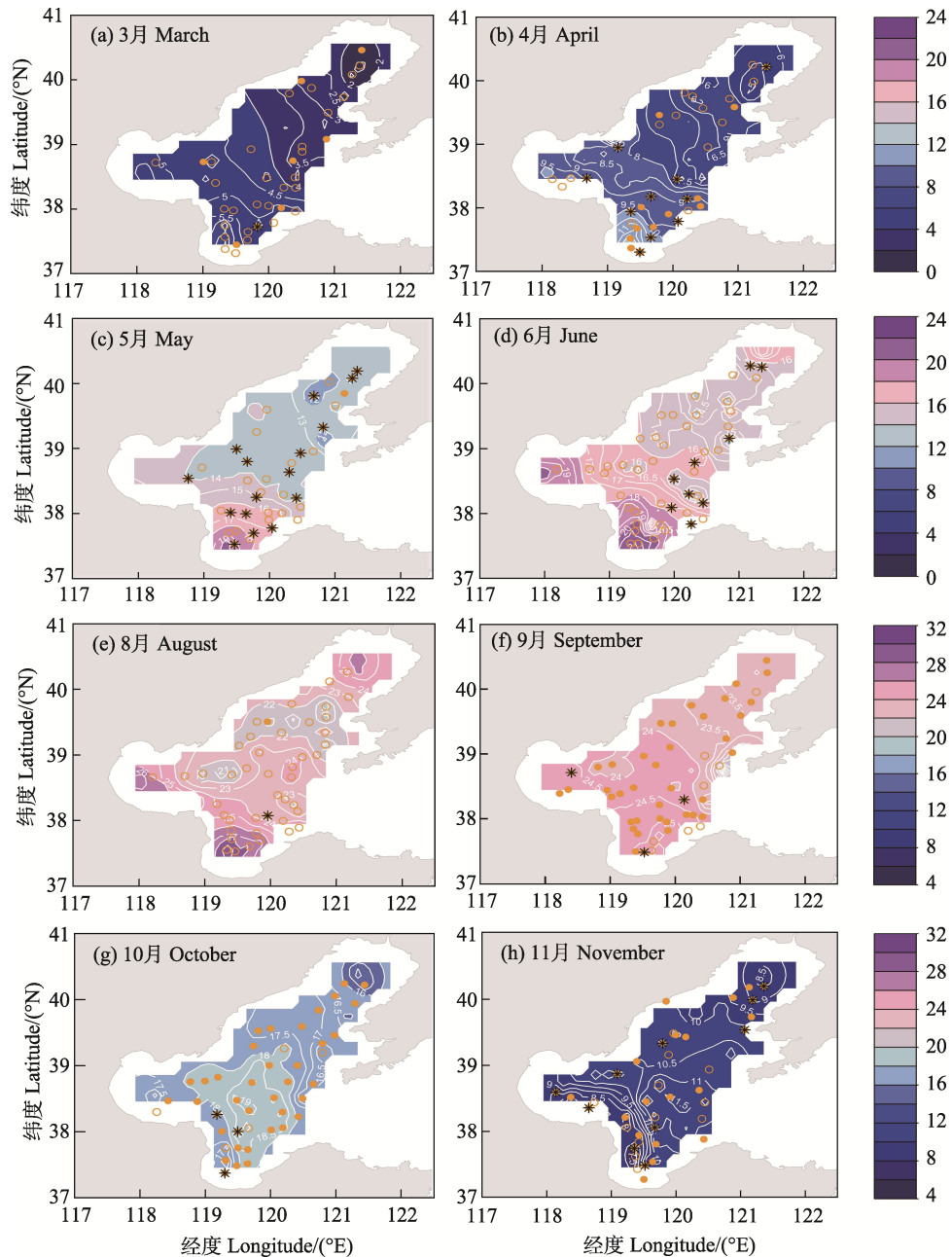


图1 2017年3—6月、8—11月渤海底层温度分布及逐月底拖网渔业资源调查站位分布

Fig.1 The monthly distributions of bottom temperature ($^{\circ}\text{C}$) in the Bohai from March to June and August to November in 2017, overlapped with the sampling stations in eight cruises of bottom trawl surveys for fisheries resources in corresponding months

虚心和实心圆点分别表示未捕获和捕获口虾蛄仔虾的站位，星号标注仔虾取样站位。

Circles and solid circles indicate stations without and with occurrence of juvenile *O. oratoria*, respectively; black stars represent stations where juvenile *O. oratoria* were sampled and measured individually.

本研究初步考虑了海水底层温度、底层盐度、水深及5个底质变量(包括底质中的含沙百分比等级、粉砂含量百分比等级, 底质粒径大小分布的平均粒径、偏度和峰度等级) (Yuan *et al.*, 2020) 8个环境因子对口虾蛄仔虾出现概率的影响。采用逐步回归法(Lu *et al.*, 2014), 根据AIC值和各因子对应变量影响的显著性,

筛选出显著影响口虾蛄仔虾出现概率的主要环境因子。

基于检索到的相关文献, 综述我国近海口虾蛄产卵期、胚胎和幼体发育历时、仔虾生长等繁殖和早期生长发育特征, 并结合渤海水温周年变化和上述仔虾季节性分布及其影响因子研究结果, 阐释渤海口虾蛄早期补充过程。

2 结果与分析

2.1 仔虾季节分布与影响因子

2017年春季4个航次共调查站位156个,其中,仅48个站位捕获到口虾蛄仔虾,3—6月捕获概率分别为17.1%、47.2%、43.6%和17.4%。春季各月捕获口虾蛄仔虾样品全长中值均在50 mm以上,仅4月和5月捕获到全长40 mm以下的口虾蛄仔虾;仔虾在所有口虾蛄样品中的占比在4月最高(11.0%),3月和5月次之(表1)。

2017年夏秋季4个航次共调查站位173个,其中,105个站位捕获到口虾蛄仔虾,捕获概率明显高于春季航次。夏秋季航次捕获概率以10月和9月最高(分别为88.4%和83.3%),11月次之(66.7%),8月最低(仅为2.3%)。8月仅捕获1尾口虾蛄仔虾(全长60 mm),9—11月捕获的口虾蛄仔虾全长中值逐月降低,且11月的仔虾样品半数以上全长在40 mm以下(表1)。仔虾在所有口虾蛄样品中的占比在11月高达72.9%,9月次之(14.5%),10月和8月极低(表1)。

渤海口虾蛄仔虾的分布呈现明显的季节差异。在春季,口虾蛄仔虾3月呈零星分布,4月主要分布于底层水温在8℃以上的莱州湾及其邻近水域,5月分布区明显向北扩散,6月主要分布于辽东湾和渤海海

峡以西等水温相对较低区域(图1)。春季,显著影响口虾蛄仔虾出现概率的环境因子为底层温度、底质平均粒径和底质粒径偏度,三者对仔虾出现概率的解释率为22.1%(表2)。当底层温度在11℃左右时,仔虾出现概率最高;当底层温度低于7℃或高于15℃时,仔虾出现概率明显降低(图2)。春季,口虾蛄仔虾在底质平均粒径等级和偏度等级皆在4以下的区域出现概率较高(图2)。

夏秋季,口虾蛄仔虾在9月和10月广泛分布在渤海研究区域内,在11月开始趋于斑块化分布(图1)。夏秋季显著影响口虾蛄仔虾出现概率的环境因子为底层温度、底层盐度和底质含沙百分比,三者对仔虾出现概率的解释率为14.8%(表3)。当底层温度在15℃左右时,仔虾出现概率相对较高;当底层温度低于10℃或高于25℃时,仔虾出现概率明显降低(图3a)。口虾蛄仔虾在盐度31以上区域出现概率较高,当盐度低于30时出现概率急剧降低(图3b)。另外,口虾蛄仔虾的出现概率,随着底质含沙百分比的增加而降低(图3c)。

2.2 繁殖和早期生长发育

国内相关文献对口虾蛄产卵期的报道较为一致。徐善良等(1996)根据卵巢成熟系数和摄食强度等的周

表1 2017年渤海逐月渔业资源底拖网调查口虾蛄仔虾生物学信息

Tab.1 Biological information of juvenile *Oratosquilla oratoria* sampled from the monthly bottom trawl surveys for fishery resources in the Bohai, 2017

月份 Month	站位数 Station No.	仔虾 Juvenile		全长 Length/mm		体重 Weight/g	
		样品量 Sample size	占比 Percentage /%	范围 Range	中值 Median	范围 Range	中值 Median
3	36	10	3.0	42~60	54.0	2.5~5.0	5.0
4	36	41	11.0	26~60	52.0	1.0~6.5	3.0
5	39	29	2.5	37~60	56.0	1.2~9.5	2.3
6	46	18	1.0	51~60	55.5	1.5~13.2	2.1
8	44	1	<0.1	—	60.0	—	6.8
9	48	29	14.5	43~60	55.0	0.5~3.0	2.1
10	39	5	2.2	47~60	47.0	1.6~5.7	3.0
11	50	353	72.9	24~60	38.0	0.4~5.0	1.6

表2 春季环境因子筛选和模型拟合结果

Tab.2 Selected environmental factors and model fitting parameters for spring

加入的因子 Added factor	累计偏差解释率 Cumulative deviance explained /%	AIC	卡方检验 P 值 P value of chi-square test
底层温度 Bottom temperature	8.9	184.9	<0.001
底质平均粒径等级 Sediment mean size level	18.8	171.2	<0.001
底质粒径偏度等级 Sediment skewness level	22.1	167.5	<0.001

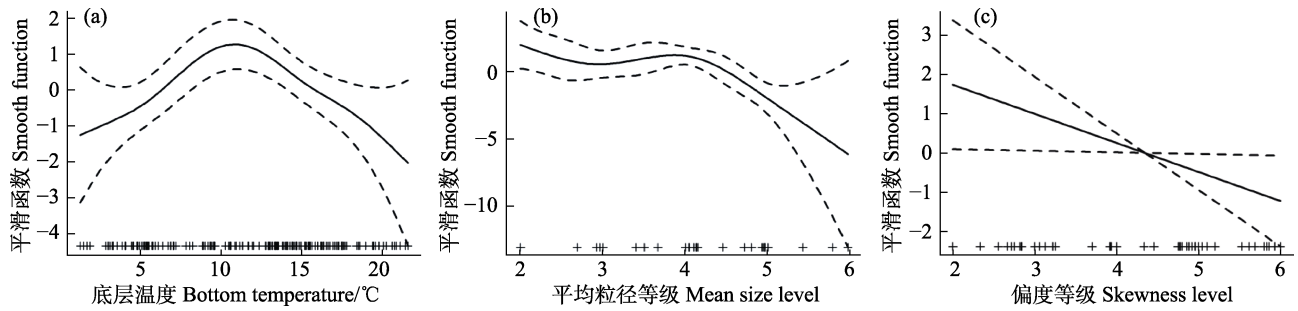


图 2 春季主要环境因子(底层温度、平均粒径等级和偏度等级)对口虾蚶仔虾出现概率的影响
Fig.2 The effects of selected environmental variables, bottom temperature, sediment mean size level, and sediment skewness level, on the presence of *O. oratoria* in spring

虚线表示区间上限(+se)和下限(-se)。图 3 同。

The dash lines indicate the upper (+se) and lower (-se) thresholds of the interval. The same as in Fig.3.

表 3 夏秋季环境因子筛选和模型拟合结果

Tab.3 Selected environmental factors and model fitting parameters for summer to fall

加入的因子 Factor added	累计偏差解释率 Cumulative deviance explained /%	AIC	卡方检验 P 值 P value of chi-square test
底层温度 Bottom temperature	8.1	289.1	<0.05
底层盐度 Bottom salinity	11.5	287.2	<0.05
含沙百分比等级 Sand content level	14.8	279.8	<0.001

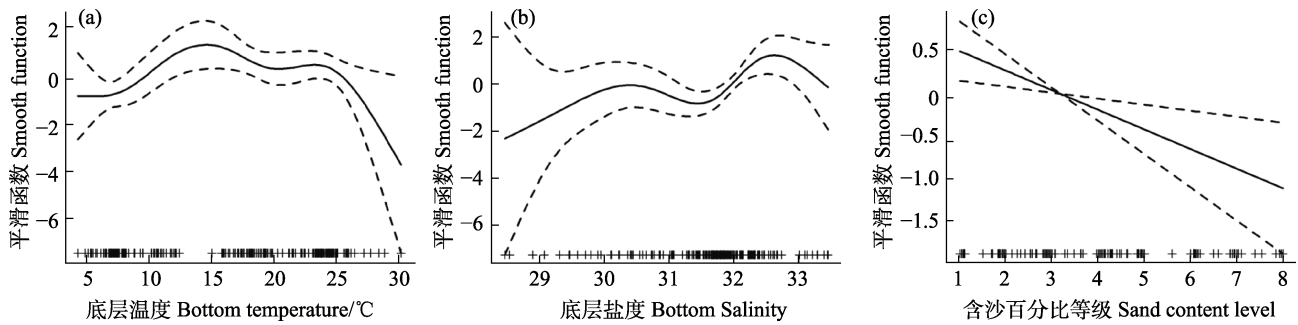


图 3 秋季主要环境因子(底层温度、底层盐度和含沙百分比等级)对口虾蚶仔虾出现概率的影响
Fig.3 The effects of selected environmental variables, bottom temperature, bottom salinity, and sand content level on *O. oratoria* occurrence in fall

年变化,认为浙江北部海域口虾蚶每年仅有 1 个产卵期(6—7 月)。王波等(1998)基于国内外文献和生产实践,提出口虾蚶繁殖期较长,为 4—9 月,繁殖盛期为 5—7 月,各地略有差异。薛梅等(2016)采用组织学和电镜技术研究了大连皮口海域平均体长为 12 cm 左右的口虾蚶性腺发育的周年变化,发现雌、雄口虾蚶性成熟高峰期均有 2 个,雌性性成熟高峰期为 5 月和 11 月,雄性性成熟高峰期在 4 月和 11 月;考虑采样水域的实际水温状况,认为口虾蚶繁殖盛期在 5—9 月是合理的。

整合 2000 年后口虾蚶人工孵化实验结果,在 20~24°C 水温条件下,其受精卵孵化需 16~19 d 左右;在 26~28°C 水温条件下,不同研究报道的孵化时间差距迥异(长为 20 d 左右,短则 8 d)(表 4)。在 21.4~

23.7°C 水温条件下,出膜后幼体历时 35~40 d 发育为 I 期仔虾;水温升高,有助于加快幼体发育、缩短幼

表 4 口虾蚶受精卵孵化时间及相应环境温度
Tab.4 Egg incubation times of *O. oratoria* and corresponding environmental temperatures

环境温度 Environmental temperature /°C	孵化时间 Incubation time	参考文献 Reference
18, 20, 22, 24	可产卵	孙丕喜等(2000)
26~28	20 d 左右	
23~24	16 d	阎斌伦等(2004)
26~28	8 d	
21±1	18 d	刘海映等(2011)
21.4~23.7	19 d 左右	张年国等(2018)

表 5 口虾蛄幼体发育所需时间及相应环境温度、盐度和育成率

Tab.5 Time in day for larval stage of *O. oratoria* and corresponding environmental temperatures, environmental salinities and survival rates

环境温度 Environmental temperature / $^{\circ}\text{C}$	环境盐度 Environmental salinity	所需时间 Larval stage /d	育成率 Survival rate /%	参考文献 Reference
21.4~23.7	30.0~32.0	35~40	—	张年国等(2018)
24~25		31	5.3	
26~28	28.6~29.0	22	16.0	阎斌伦等(2004)
27~29		18	36.8	
28~30		16	6.1	

体期、提高苗种育成率,但水温过高($>29^{\circ}\text{C}$)时,苗种育成率急剧降低(表 5)。概括而言,在 $20\sim 24^{\circ}\text{C}$ 以下的自然水温环境下,口虾蛄受精卵孵化出膜及出膜后幼体发育为 I 期仔虾历时 41~59 d。

关于口虾蛄仔虾生长发育研究,国内外报道较少。根据王波等(1998)对我国近海口虾蛄个体形态和生长的描述,7 月观测到的 I 期仔虾发育成头胸甲长 11.5 mm、全长 52 mm 的个体,需要 2 个月左右。温度是口虾蛄生长发育的关键影响因子。据张年国等(2019)报道,在 $5\sim 8^{\circ}\text{C}$ 水温条件下,口虾蛄摄食明显减弱,仅有少量摄食行为;当水温降至 5°C 以下时,口虾蛄基本停止摄食。在日本西海岸博多湾,平均底层水温在 11 月约为 15°C ,在次年 2 月降至全年最低(8°C 以下),随后在 4 月升至 10°C 以上,在此期间,口虾蛄生长缓慢(Hamano *et al.*, 1987)。

2.3 早期补充模式

在渤海调查区域内, 20°C 以上底层水温在 5 月出现于莱州湾湾底,6 月向北蔓延至莱州湾大部分区域和渤海湾湾底,8 月和 9 月广布整个调查区域;即使在最炎热的 8 月,鲜有水温超过 28°C 的区域(图 1)。这意味着,在 6—8 月产出的口虾蛄受精卵基本可在 $20\sim 28^{\circ}\text{C}$ 的适温范围内,经过 41~59 d (甚至更短时间)生长发育,在 7 月下旬至 9 月发育为 I 期仔虾。另外,已有实验表明, $10\sim 13^{\circ}\text{C}$ 自然水温满足口虾蛄性腺发育积累的需求(张年国等, 2019),且口虾蛄可在 18°C 自然水温条件下产卵(孙丕喜等, 2000),因此,渤海部分区域 4—5 月水温条件可满足口虾蛄 5 月产卵需求。5 月渤海底层水温多低于 20°C (图 1c),若受精卵此时产出,其孵化时间可能超过 20 d,在 6 月上旬后孵化出膜;出膜后幼体在 6—7 月水温条件下,预计历时 35~40 d 在 7 月发育为 I 期仔虾。按照 7 月观察到的 I 期仔虾历时 2 个月左右长至 52 mm 全长计(王波等, 1998),在 7—11 月底层水温条件下,7—9 月长成的 I 期仔虾可在当年 9—11 月长成全长为 50 mm

左右仔虾。这一早期补充过程的推断与本研究结果中 9—11 月仔虾的广泛分布互为验证。

12 月,渤海底层水温基本降至 8°C 以下;1—2 月,渤海水温通常为全年最低;3 月,渤海水温通常难以达到 8°C (图 4)。考虑低温对口虾蛄摄食和生长的限制,渤海口虾蛄在 12 月至次年 3 月应摄食很少、基本停止生长。这意味着,渤海春季(尤其是 4—5 月)出现的口虾蛄仔虾,可能由前一年 11 月左右新生的 I 期仔虾或虾蛄幼体在越冬期(12—3 月)停止生长后、再经过 1—2 个月的生长而成。基于我国近海口虾蛄产卵期为 5—9 月,考虑渤海水温周年变化,推断渤海春季出现的口虾蛄仔虾应是前一年 8—9 月左右产出的“秋后生”群体。

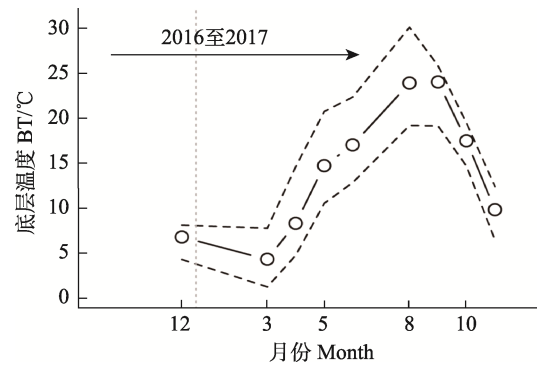


图 4 2016 年 12 月—2017 年 11 月渤海底层水温变动趋势

Fig.4 Monthly trend in the bottom temperature of the Bohai Sea from December, 2016 to November, 2017

基于在此期间底拖网渔业资源调查 CTD 测量的底层水温数据。圆圈为底层水温均值,虚线为底层水温上、下限。

Based on CTD data from the bottom trawl surveys for fisheries resources. The circles indicate mean bottom temperatures by month, and the dash lines represent upper and lower limits of bottom temperatures by month.

3 讨论

3.1 仔虾季节分布及其影响因子

本研究关于口虾蛄仔虾四季皆有出现的发现并

非特例。吴强等(2015)对渤海莱州湾口虾蛄生物学研究展示了类似的结果:3—6月和8—11月,每月在莱州湾底拖网渔业资源调查均有捕获全长30~60 mm的口虾蛄仔虾,其样本量在4月最高,其次是3月、11月和10月。在山东近海,体长不足50 mm的口虾蛄仔虾在2016年10月和2017年1月、5月、8月的科学调查与渔业生产中皆有发现(耿玉玲等,2019)。另外,在黄海中部海州湾及邻近海域,体长<80 mm的口虾蛄仔虾在春季(5月)和秋季(10—11月)皆有出现(Zhang *et al.*, 2020)。

在黄海中部海州湾及邻近海域,对当年生口虾蛄(体长<80 mm)丰度分布影响最大的环境因子是水深,其贡献率在春季和秋季分别为43.70%和73.95%;影响次之的环境因子,在春季依次是温度和底质(贡献率分别约为42.6%和12.5%),在秋季依次为底质和温度(贡献率分别约为12%和10%)(Zhang *et al.*, 2020)。本研究中,在春季和夏秋季,水深均不是影响渤海口虾蛄仔虾分布的显著因子。这可能是因为渤海多数水域在25 m以浅,在口虾蛄仔虾适宜水深范围内;且其内水深梯度走向较黄海中部更为复杂,水深与其他生境因子(如离岸距离、透明度、溶解氧和可利用食物等)关联性有限,因此,独立的水深因子未能显著影响口虾蛄仔虾分布。底质的平均粒径和粒径偏度关乎底质的质地,直接影响着穴居生物营造洞穴的难易程度(Chen *et al.*, 2017);同时,这2个因子在一定程度上决定了底质中液体和空气的含量,间接影响着底质的保暖性能(Chen *et al.*, 2019)。这在一定程度上解释了春季底质因子对口虾蛄仔虾分布的显著影响。

另外,温度对口虾蛄仔虾分布的影响着重体现在春季。3月口虾蛄仔虾呈零星分布,可能是因为在8℃以下水温条件下,其摄食行为很少(张年国等,2019),长时间潜藏于海底洞穴,难以被底拖网捕获。4月,温度对仔虾分布的影响最为明显,具体表现为仔虾主要出现在底层水温为8℃以上的莱州湾及其邻近水域(图1b)。这可能是因为,当水体温度大于8℃时,口虾蛄摄食正常(张年国等,2019),需离开洞穴捕食,增加了其被底拖网捕获的概率,这也解释了5月仔虾的广泛分布。6月仔虾出现频次较低,分布区域局限于底层水温相对较低的辽东湾和渤海海峡以西水域。考虑口虾蛄定居习性,这可能是因为其他高温水域的“秋后生”仔虾生长较快,全长已在60 mm以上,体现了温度对口虾蛄生长的影响及其生长速度的空间差异。

3.2 早期补充过程

日本学者 Kodama 等(2004)调查了东京湾口虾蛄

繁殖习性和幼体丰度的季节变化,研究表明,口虾蛄生殖细胞同步发育,一次性完成排卵;体长小于10 cm的雌性口虾蛄多在8月产卵;体长大于10 cm的雌性口虾蛄多在5月产卵,少数可持续到9月完成排卵;大个体口虾蛄资源量的减少导致幼体丰度在7月降低、8—9月达到峰值。渤海口虾蛄与东京湾口虾蛄为同一物种的不同地理群体,其繁殖习性应差异较小,都存在高龄大个体比低龄小个体产卵早且持续时间长的繁殖特性。这一现象属于母本效应(maternal effects)的具体表现之一,在硬骨鱼类中也较为常见(Hixon *et al.*, 2014)。基于口虾蛄这一繁殖特性,性成熟提前和产卵群体小型化将直接导致其种群繁殖格局的变化(如产卵期推迟或延长、产卵高峰滞后等),进而改变整个种群的早期补充过程(Kodama *et al.*, 2006)。日本学者 Nakajima 等(2010)报告了东京湾口虾蛄性成熟提前和产卵群体小型化导致的产卵季节变化(由春季单峰产卵变为春、夏双峰产卵),并阐释了这一变化对当地口虾蛄渔业补充的影响。

根据渤海春季和夏秋季口虾蛄仔虾的分布和出现频次,结合该物种的繁殖和早期生长发育特征,本研究认为渤海口虾蛄群体表现出明显的多季节补充(multi-seasonal recruitment)模式。其产卵期长达5个月,5—7月产出的受精卵在7—9月发育成I期仔虾,在9—11月长成全长为50 mm左右的仔虾;8—9月产出的受精卵,在当年10—11月左右发育成I期仔虾,12月至次年3月受低温限制停止生长,春季水温回升后经过1~2个月生长,在4—5月长成全长为50 mm左右的仔虾。这一早期补充模式尚未经过充分验证。因雌性口虾蛄在洞穴中产卵且在抱卵孵化期间停止摄食,野生口虾蛄产卵季节通常根据性腺发育的周年变化推断得到。通过浮游生物调查厘清口虾蛄浮游幼体丰度和分布的周年变化,同时,结合实验生态学手段阐明水温和光周期变化对口虾蛄早期生活史的影响,能有效验证和加深对口虾蛄早期补充的认知,进而为口虾蛄资源的合理养护和精准管理提供翔实的科学依据。

致谢:感谢黄海水产研究所渔业资源与生态系统研究室各位同仁协助完成本研究中调查数据收集和样本采集。

参 考 文 献

CHEN T Y, HWANG G W, MAYFIELD A B, *et al.* The development of habitat suitability models for fiddler crabs residing in subtropical tidal flats. *Ocean and Coastal*

- Management. 2019, 182: 104931
- CHEN T Y, HWANG G W, MAYFIELD A B, *et al.* The relationship between intertidal soil composition and fiddler crab burrow depth. *Ecological Engineering*, 2017, 100: 256–260
- DEVRIES M S, STOCK B C, CHRISTY J H, *et al.* Specialized morphology corresponds to a generalist diet: Linking form and function in smashing mantis shrimp crustaceans. *Oecologia*, 2016, 182(2): 429–442
- GENG Y L, ZHANG C L, HAN D Y, *et al.* Estimation of growth parameters of *Oratosquilla oratoria* based on fishery-independent and -dependent data collected from the coast of Shandong Province. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(4): 756–764 [耿玉玲, 张崇良, 韩东燕, 等. 基于科学调查与渔业生产数据的山东近海口虾蛄生长参数估算. *中国水产科学*, 2019, 26(4): 756–764]
- GU D X, WANG T, WANG N, *et al.* Distribution and affecting factors of pseudozoea density of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in the Bohai Bay. *Journal of Dalian Ocean University*, 2018, 33(1): 65–71 [谷德贤, 王婷, 王娜, 等. 渤海湾口虾蛄假蚤状幼体的密度分布及影响因素研究. *大连水产学院学报*, 2018, 33(1): 65–71]
- HAMANO T, MORRISSY N M, MATSUURA S. Ecological information on *Oratosquilla oratoria* (Stomatopoda, Crustacea) with an attempt to estimate the annual settlement date from growth parameters. *Journal of Shimonoseki University of Fisheries*, 1987, 36(1): 9–27
- HIXON M A, JOHNSON D W, SOGARD S M. BOFFFFs: On the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *ICES Journal of Marine Science*, 2014, 71(8): 2171–2185
- KODAMA K, SHIMIZU T, YAMAKAWA T, *et al.* Reproductive biology of the female Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Stomatopoda) in relation to changes in the seasonal pattern of larval occurrence in Tokyo Bay, Japan. *Fisheries Science*, 2004, 70(5): 734–745
- KODAMA K, SHIMIZU T, YAMAKAW T, *et al.* Changes in reproductive patterns in relation to decline in stock abundance of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay. *Fisheries Science*, 2006, 72(3): 568–577
- LAVEROCK B, GILBERT J A, TAIT K, *et al.* Bioturbation: Impact on the marine nitrogen cycle. *Biochemical Society Transactions*, 2011, 39(1): 315–320
- LI M K, ZHANG C L, XU B D, *et al.* A comparison of GAM and GWR in modelling spatial distribution of Japanese mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*) in coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, 244: 106928
- LI P C, ZHANG C L, REN Y P, *et al.* Relationship between *Oratosquilla oratoria* spatial distribution and environmental factors in coastal Shangdong. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, 27(12): 1515–1523 [李鹏程, 张崇良, 任一平, 等. 山东近海口虾蛄空间分布特征及其与环境因子的关系. *中国水产科学*, 2020, 27(12): 1515–1523]
- LI X S, WU Y F, YOU Z B, *et al.* Analysis on the catch composition by trammel net and its fishing performance for *Oratosquilla oratoria* in the Bohai Sea. *Marine Fisheries*, 2016, 38(5): 516–524 [李显森, 吴亚飞, 尤宗博, 等. 渤海口虾蛄三重刺网渔获组成及其捕捞性能分析. *海洋渔业*, 2016, 38(5): 516–524]
- LIU H Y, XU H L, LIN Y J. The effect of salinity on survival and growth of mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*) in Dalian coast. *Journal of Dalian Ocean University*, 2006, 21(2): 180–183 [刘海映, 徐海龙, 林月娇. 盐度对口虾蛄存活和生长的影响. *大连水产学院学报*, 2006, 21(2): 180–183]
- LIU H Y, GU D X, LI J F, *et al.* Laval development of the mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*. *Journal of Dalian Ocean University*, 2009, 24(2): 100–103 [刘海映, 谷德贤, 李君丰, 等. 口虾蛄幼体的早期形态发育特征. *大连水产学院学报*, 2009, 24(2): 100–103]
- LIU H Y, QIN Y X, JIANG Y S, *et al.* Embryonic development of the mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*. *Journal of Dalian Ocean University*, 2011, 26(5): 437–441 [刘海映, 秦玉雪, 姜玉声, 等. 口虾蛄胚胎发育的研究. *大连水产学院学报*, 2011, 26(5): 437–441]
- LIU H Y, GU D X, JIANG Y S, *et al.* Annual reproductive cycle and germ cell development in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*. *Journal of Dalian Ocean University*, 2013, 28(3): 269–272 [刘海映, 谷德贤, 姜玉声, 等. 口虾蛄繁殖周期及生殖细胞发育的研究. *大连海洋大学学报*, 2013, 28(3): 269–272]
- LU B B, CHARLTON M, HARRIS P, *et al.* Geographically weighted regression with a non-Euclidean distance metric: A case study using hedonic house price data. *International Journal of Geographical Information Science*, 2014, 28(4): 660–681
- NAKAJIMA M, KODAMA K, HORIGUCHI T, *et al.* Impacts of shifts in spawning seasonality and size at maturation on the population growth of mantis shrimp in Tokyo Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 418: 179–188
- NING J J, DU F Y, WANG X H, *et al.* Feeding habits of mantis shrimp based on stable isotope analysis. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(6): 903–910 [宁加佳, 杜飞雁, 王雪辉, 等. 基于稳定同位素的口虾蛄食性分析. *水产学报*, 2016, 40(6): 903–910]
- PAN G L, ZHANG L, ZHU Z J, *et al.* Spatial-temporal distribution of the biomass of *Oratosquilla oratoria* in the coastal waters of south Zhejiang during spring. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2013, 44(2): 366–370 [潘国良, 张龙, 朱增军, 等. 浙江南部近岸海域春季口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)生物量的时空分布. *海洋与湖沼*, 2013, 44(2): 366–370]
- PEBESMA E J. Multivariable geostatistics in S: The gstat

- package. *Computers and Geosciences*, 2004, 30(7): 683–691
- SHENG F L, ZENG X Q, XUE Y. Study on propagation and feeding habits of *Oratosquilla oratoria* in the inshore waters of Qingdao. *Periodical of Ocean University of China (Natural Science)*, 2009, 39(S): 326–332 [盛福利, 曾晓起, 薛莹. 青岛近海口虾蛄的繁殖及摄食习性研究. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2009, 39(S): 326–332]
- SUN P X, ZHANG X L, TANG T Y, *et al.* A technical study of artificial breeding of *Oratosquilla oratoria*. *Journal of Oceanography of Huanghai and Bohai Seas*, 2000, 18(2): 41–46 [孙丕喜, 张锡烈, 汤庭耀, 等. 口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)人工育苗技术研究. *黄渤海海洋*, 2000, 18(2): 41–46]
- WANG B, ZHANG X L, SUN P X. On biological characters and artificial seedling-rearing techniques of mantis shrimp (*Oratosquilla oratoria*). *Journal of Oceanography of Huanghai and Bohai Seas*, 1998, 16(2): 64–73 [王波, 张锡烈, 孙丕喜. 口虾蛄的生物学特征及其人工苗种生产技术. *黄渤海海洋*, 1998, 16(2): 64–73]
- WOOD S N, AUGUSTIN N H. GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling*, 2002, 157(2): 157–177
- WU Q, CHEN R S, HUANG J X, *et al.* Fishery biology characteristics, temporal and spatial distribution of *Oratosquilla oratoria* in Laizhou Bay, Bohai Sea. *Journal of Fisheries of China*, 2015, 39(8): 1166–1177 [吴强, 陈瑞盛, 黄经献, 等. 莱州湾口虾蛄的生物学特征与时空分布. *水产学报*, 2015, 39(8): 1166–1177]
- WU Q, GUAN L S, SHAN X J, *et al.* Decadal variations in the community status of economically important invertebrates in the Bohai Sea. *Acta Oceanologica Sinica*, 2019, 38(10): 1–7
- XU H L, ZHANG G F, QIAO X T, *et al.* Relationship between body length and body weight in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Northern Yellow Sea. *Fisheries Science*, 2010, 29(8): 451–454 [徐海龙, 张桂芬, 乔秀亭, 等. 黄海北部口虾蛄体长及体质量关系研究. *水产科学*, 2010, 29(8): 451–454]
- XU S L, WANG C L, MEI W X, *et al.* Preliminary studies on propagation and feeding habits of *Oratosquilla oratoria* in Northern Zhejiang sea areas. *Journal of Zhejiang College of Fisheries*, 1996, 15(1): 30–36 [徐善良, 王春琳, 梅文骧, 等. 浙江北部海区口虾蛄繁殖和摄食习性的初步研究. *浙江水产学院学报*, 1996, 15(1): 30–36]
- XUE M, YAN H W, LIU H Y, *et al.* Reproductive biology of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Pikou Bay in coastal Dalian. *Journal of Dalian Ocean University*, 2016, 31(3): 237–245 [薛梅, 闫红伟, 刘海映, 等. 大连市皮口海域口虾蛄群体繁殖生物学特征初步研究. *大连海洋大学学报*, 2016, 31(3): 237–245]
- YAN B L, XU G C, LI S H, *et al.* The factory breeding techniques of *Oratosquilla oratoria*. *Journal of Huaihai Institute of Technology (Natural Science)*, 2004, 13(1): 50–52 [阎斌伦, 徐国成, 李士虎, 等. 虾蛄工厂化育苗生产技术研究. *淮海工学院学报(自然科学版)*, 2004, 13(1): 50–52]
- YANG J. A study on food and trophic levels of Bohai Sea invertebrates. *Modern Fisheries Information*, 2001, 16(9): 8–16 [杨纪明. 渤海无脊椎动物的食性和营养级研究. *现代渔业信息*, 2001, 16(9): 8–16]
- YUAN P, WANG H, WU X, *et al.* Grain-size distribution of surface sediments in the Bohai Sea and the Northern Yellow Sea: Sediment supply and hydrodynamics. *Journal of Ocean University of China*, 2020, 19(3): 589–600
- ZHANG N G, PAN G P, ZHOU W Y, *et al.* Reproductive characteristics and early development of *Oratosquilla oratoria*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(36): 133–139 [张年国, 潘桂平, 周文玉, 等. 口虾蛄的繁殖特性及早期发育研究. *中国农学通报*, 2018, 34(36): 133–139]
- ZHANG N G, PAN G P, ZHOU W Y, *et al.* Effects of different diets and water temperatures on survival, growth, fattening performance of *Oratosquilla oratoria*. *Chinese Journal of Zoology*, 2019, 54(3): 425–435 [张年国, 潘桂平, 周文玉, 等. 不同饵料和水温对口虾蛄成活、生长及育肥性能的影响. *动物学杂志*, 2019, 54(3): 425–435]
- ZHANG Y L, YU H M, YU H Q, *et al.* Optimization of environmental variables in habitat suitability modeling for mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in the Haizhou Bay and adjacent waters. *Acta Oceanologica Sinica*, 2020, 39(6): 36–47

(编辑 冯小花)

Early Recruitment Pattern of *Oratosquilla oratoria* in Relation to the Seasonal Pattern of Juvenile Occurrence in the Bohai Sea, China

GUAN Lisha^{1,2,3}, SHAN Xiujuan^{1,2,3}①, YANG Tao^{1,2,3}, WU Qiang^{1,2,3}, JIN Xianshi^{1,2,3}

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Shandong Provincial Key Laboratory of Fishery Resources and Ecological Environment, Qingdao, Shandong 266071, China; 2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao, Shandong 266071, China; 3. National Field Observation and Research Center for Changdao Marine Ecosystem, Yantai, Shandong 265800, China)

Abstract *Oratosquilla oratoria* is a typical commercially exploited stomatopod species that is widely distributed in the coastal waters of the Northwest Pacific. It also plays an important role in structuring the benthic communities and can significantly affect marine nutrient cycling and energy flow through sediment bioturbation. Few studies have been published on the early life stages and recruitment of *O. oratoria* in natural waters, particularly in Chinese coastal waters. Moreover, despite ample research on the egg and larval development, growth, feeding, reproductivity, and spatial distribution of this species, little is known regarding the habitats required for juvenile *O. oratoria* when they settle down to the bottom after the planktonic larval stage. In this context, one objective of the present study was to investigate the seasonal distribution of juvenile *O. oratoria* and its influencing factors. The other objective was to identify the early recruitment pattern of *O. oratoria* in the Bohai Sea based on the seasonal pattern of its juvenile occurrence and published literature on the spawning, embryonic and larval development, and growth of this species.

Data used to achieve these objectives were mainly collected from eight monthly cruises of bottom trawl surveys for fisheries resources in spring (*i.e.*, March to June) and summer to fall (*i.e.*, August to November) of 2017. The same pair of bottom trawlers was used in all surveys, following consistent sampling protocols. *O. oratoria* catches were counted and weighed in number and biomass on the spot at each station, along with the depth, geographic coordinates, date, and time at the beginning and end of each tow. In addition, 50 *O. oratoria* individuals were randomly sampled to measure their biological characteristics (*e.g.*, total length, weight, sex, feeding status, and fecundity) at each station; at certain stations, all individuals were measured when fewer than 50 *O. oratoria* were caught. The smallest and largest individuals were selected at each station to record their total length and weight when any *O. oratoria* was caught at a station. Moreover, surface-to-bottom temperature and salinity profiles were obtained with a SEABIRD CTD within a few minutes of the bottom trawlers moving away from the end of trawling at each station.

The occurrence of juvenile *O. oratoria* (<60 mm total length) was determined based on the total length of the smallest individuals at each station. Subsequently, their occurrence over space, occurrence probability, and sample size were analyzed by season and month. Generalized additive models (GAMs) were used to identify significant environmental factors affecting the occurrence of juveniles separately in spring and summer to fall. Environmental factors considered in the model included depth, bottom temperature (BT), bottom salinity (BS), and five sediment-related variables. Depth, BT, and BS were measured simultaneously with the bottom trawl surveys. The five sediment

① Corresponding author: SHAN Xiujuan, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

variables were classified into two groups: two content variables separately representing the percentages of sand and silt and the other three representing statistical parameters of grain size distribution (*i.e.*, mean grain size, skewness, and kurtosis) in the surface substrates (0–3 cm). The spatial distribution of these sediment factors was derived from recent literature on the grain-size distribution of surface sediments in the Bohai Sea (Yuan *et al.*, 2020). A pseudo-stepwise procedure was used to identify significant environmental factors for optimal GAMs separately for spring and summer to fall based on the Akaike Information Criterion (AIC). Furthermore, the early recruitment pattern of *O. oratoria* in the Bohai Sea was elucidated in terms of the timing of early life stages and recruitment through combined analysis of historical literature on the seasonal patterns of juvenile occurrence and published literature on the spawning, embryonic and larval development, and growth of this species.

Spring occurrences were severely limited by bottom temperature and sediment mean grain size and skewness; most of the juveniles occurred in Laizhou Bay and its adjacent waters, with a few others observed in the Liaodong Bay and coastal waters northwest of Dalian City. Juvenile occurrence frequency was the highest in April, followed by May, during spring. Additionally, juvenile *O. oratoria* occurred throughout the survey area within the Bohai Sea in September and October, with the highest juvenile sample size recorded in November, following the same sampling protocol. The occurrence distribution in fall was shaped by bottom temperature, bottom salinity, and sediment sand content, although these three factors only explained 15.5% variance in fall occurrence. Therefore, temperature and sediment elements have greater effects on juvenile *O. oratoria* occurrence in spring than in summer. Furthermore, the recruitments of *O. oratoria* tended to be multi-seasonal in the Bohai Sea. The spawning season may last from May to September. Fertilized eggs released from May to July would develop into juveniles from July to September and then grow to 50 mm in total length from September to November. Eggs released in August and September would develop into juveniles from October to November, stop growing in December to March when the temperature drops below 8°C, and then grow to large juveniles in April and May. The validation of such timings requires further studies of the monthly or seasonal trends of *O. oratoria* larval abundance and distribution in the Bohai Sea.

Key words *Oratosquilla oratoria*; Juvenile distribution; Early life stages; Multi-seasonal recruitment