

# 厦门港歪水蚤数量的季节 变化与滞育卵的研究\*

陈峰 李少菁

(厦门大学海洋系)

在近岸河口区浮游生物群落生态的物质转换与能量流动过程中, 同属多种并存的桡足类起着重要作用, 它们占据着异质的时空, 并导致了摄食生态灶的差异<sup>[1]</sup>. 新近研究还表明, 在北温带沿(近)岸水域, 浮游桡足类可以生产滞育卵, 以适应其生活周期中不利的环境条件. Marcus<sup>[2]</sup>还证实滞育卵的生产主要受温度和日光照期的变化所诱导, 而其休眠维持与终了则受温度的影响. 不过, 较低纬度区的浮游桡足类是否也能生产滞育卵, 报道尚不多<sup>[3]</sup>. 李少菁等<sup>[4,5]</sup>已对厦门港九龙江河口海区歪水蚤的卵型及孵化率作了初步研究. 本文报道这一海区的歪水蚤数量的季节变化, 滞育卵的生产与孵化及其对温度的反应.

## 一、材料与方法

用作数量变动分析的浮游生物样系于1979年8月—1980年8月和1982年2月—1983年1月, 在厦门港九龙江河口区5个站位(其设置见文献[6])采得. 前者以口径40cm、36GG的筛绢网, 每2周1次采集于A、B、C3站; 后者以口径50cm、36GG的筛绢网, 每月1次采集于D、G2站. 当歪水蚤数量较大时, 匀取1/2或更少分量的样本分析, 分量中含每种歪水蚤的数量不少于100个个体; 当歪水蚤数量稀少时, 计数其在样本中的全部. 因特氏歪水蚤和右突歪水蚤雄体在外观上甚难区辩<sup>[7]</sup>, 而以各自的雌体数量为分析的主要依据, 以其雄体总数量为参考. 共分析样本91份.

供作活体培养的的亲体系于1986年1月—1987年9月, 在厦门港每1—2周或每月(右突歪水蚤)1次采集的标本中, 挑选出健康活跃的个体培养于盛有200cm<sup>3</sup>海水的结晶皿(直径9cm、高5cm)内. 对右突、特氏与钳形歪水蚤, 培养海水的盐度分别调配在约15、20和25.1—2天之内孵化的卤虫(*Artemia* sp.)无节幼虫供作饵料(一般每立方米歪水蚤中含1300—1400尾卤虫无节幼虫). 动物培养期间避免阳光直接照射. 日光照期与自然的变化相同, 而温度控制在与亲体采集时的海区表层水温相近. 动物所产卵隔日分离于新鲜海水中孵育, 但用作“温度对夏卵孵化时间影响”实验的卵, 系雌体培养1—2h内所产, 其孵化数每2h记录1次. 孵育卵的海水之温、盐度以及日光照期等, 概与培养亲体的相同.

本文于1989年7月10日收到, 修改稿于1990年11月15日收到.

• 高等学校博士学科点专项科研基金资助.

## 二、结 果

### (一) 个体数量的季节分布

调查表明,厦门港九龙江河口区分布着3种主要的歪水蚤,即右突歪水蚤(*Tortanus dextrilobatus* Chen & Zhang, 1965)、特氏歪水蚤(*T. derjugini* Smir nov, 1935)和钳形歪水蚤(*T. forcipatus* Giesbrecht, 1892)。钳形歪水蚤与特氏歪水蚤恰相交替出现(图1a),分别属于夏秋与冬春分布类型;但钳形歪水蚤数量均甚稀少,一般不及1个/m<sup>3</sup>,而特氏歪水蚤数量较丰,是本海区冬春季常见的浮游动物,在3—4月有一数量高峰(>26个/m<sup>3</sup>)。右突歪水蚤终年出现(图1b),其数量远大于前述2种,是最占优势的歪水蚤,并于3—4月(~50个/m<sup>3</sup>)与6月下旬(92个/m<sup>3</sup>)出现两次明显的高峰。可见,三种歪水蚤个体数量的季节分布模式迥异。

### (二) 滞育卵的生产及其温度的诱导作用

#### 1. 滞育卵的生产

图2显示3种歪水蚤卵孵化率的季节变化。右突歪水蚤,尽管其孵化率在1—3月间大大降低,但仍超过50%,可以认为,它终年仅生产夏卵。特氏歪水蚤与钳形歪水蚤,其孵化率分别于3月下旬和10月下旬开始急剧下降,直至其种群自海区中消失(图1a)之时;这与卵中大量出现在邻近海区表层水温下不能很快孵化,但仍保持活力者直接相关。我们的实验(见下文)证实了这些卵应属滞育卵。可见,特氏歪水蚤与钳形歪水蚤在种群临近消失之际可以生产滞育卵。这是其种群季节性出现的主要原因之一。

#### 2. 温度对特氏歪水蚤滞育卵生产的诱导作用

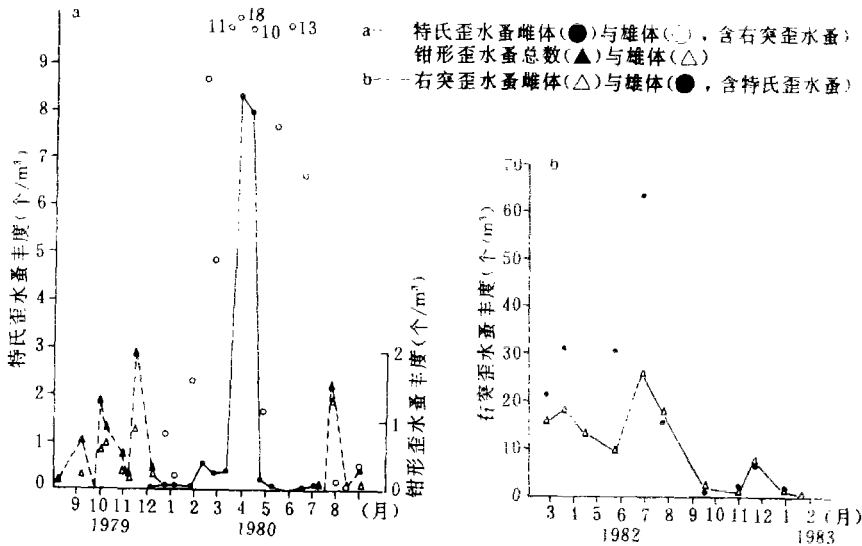


图1 九龙江口歪水蚤的季节分布

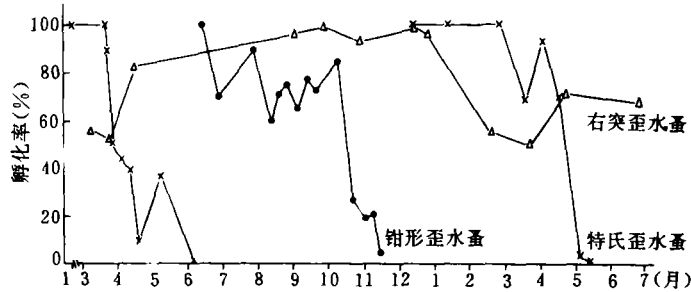


图 2 三种歪水蚤卵孵化率的季节变化

实验发现，特氏歪水蚤卵的孵化率与其卵鞘宽度有关，而宽度又受温度的影响。依卵鞘宽度 ( $w$ ) 可分卵为 I ( $w < 15 \mu\text{m}$ )、II ( $15 \mu\text{m} < w < 30 \mu\text{m}$ ) 和 III ( $w > 30 \mu\text{m}$ ) 型 (另文发表)。夏卵仅见于 I 型，卵鞘折皱均匀；而滞育卵见于三种型，以 II、III 型为主，卵鞘折皱皆不均匀。成熟雌体在不同温度下培养 12—17 天后，发现其生产的卵的形态不同，并随采样时间而异 (图 3)。温度升高 ( $> 20^\circ\text{C}$ )，有效地诱导了动物卵的生产由窄鞘型 (主要 I 型) 向宽鞘型 (II、III 型) 转变，也即有效地诱导了滞育卵的生产；且随采样日期递后，这种诱导效应愈加显著。如 4 月 16 日采集的雌体 (图 3 D) 在温度高于  $20^\circ\text{C}$  下驯养的第一天所产的卵中即出现大量的滞育卵，这可能与自然海区水温升高所致的加合效应有关。

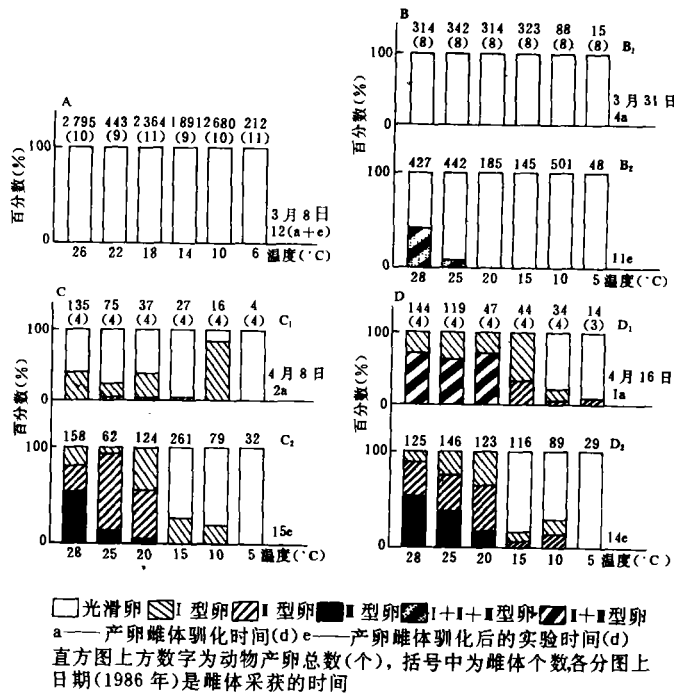


图 3 特氏歪水蚤成熟雌体驯养在不同温度下所产卵的形态变化

### (三) 卵的孵化率及其与温度的关系

#### 1. 夏卵

3种歪水蚤夏卵孵化时间随孵育温度的升高而缩短(表1),这一相关可拟合为Bělehrádek(1935)<sup>[8]</sup>的温度方程:

$$D = a \cdot (T - a)^{-b}$$

式中,  $D$ 为卵孵化时间(d),  $T$ 为孵育温度(°C), 常数  $a$ 、 $b$ 和  $a$ 的值列于表2, 业已证实<sup>[8]</sup>,  $b$ 值在近缘种类是相近的。因而, 参较加拿大哈利法克斯(Halifax)的异尾歪水蚤(*T. discaudatus*)和日本濑户内海的钳形歪水蚤<sup>[10]</sup>, 有关其卵的孵化时间对温度反应的诸常数后, 求得平均的  $b$ 值(-1.14), 并重新拟合上述方程(表2)。于是,  $a$ (生物学零, 表2)与动物栖息海域的平均水温( $T_{aver}$ , °C)呈正线性相关( $P < 0.001$ ):

$$a = 12.80 + 1.02 T_{aver}$$

这表明了动物对环境水温的适应。

#### 2. 滞育卵

图4显示特氏歪水蚤和钳形歪水蚤在邻近海区表层水温下不能很快孵化的卵, 于不同温度下恒温孵育时的累加孵化率的变化。对特氏歪水蚤(图4a), 当温度介于10—20°C时, 卵在2—5周内可超过半数孵化, 且累加孵化率高(—80%); 随温度降低(5—7°C), 卵半数孵化时间明显延迟(15—17周); 而温度升高至25、28°C时, 卵在长达7—8个月的孵育期内不及半数孵化。对钳形歪水蚤(图4b), 其卵孵化率对温度反应恰与特氏歪水蚤的

表1 厦门港三种歪水蚤夏卵在不同孵育温度下的孵化时间(±标准差)

种 类	孵育温度 (°C)					
	11	12	18	22	25	28
特氏歪水蚤	1.53 ± 0.96 <sup>a</sup>	2.05 ± 0.51 <sup>a</sup>	1.72 ± 0.07 <sup>a</sup>	3.01 ± 0.81 <sup>a</sup>	3.86 <sup>a</sup> ± 0.06 <sup>a</sup>	7.7
石突歪水蚤	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
钳形歪水蚤	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5
钳形歪水蚤	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5

· 括号中为重复实验数。

表2 歪水蚤卵孵化时间与孵育温度相关的Bělehrádek温度方程诸常数

种 类	栖 息 地	平均海水 温 度 (°C)	最小二乘法拟合			t, t <sub>95</sub>	
			a	b	r	t	t <sub>95</sub>
异尾歪水蚤	哈利法克斯 <sup>a</sup>	9.2	23.2	-1.14	0.81	1.8	1.8
特氏歪水蚤	厦门港海区	18.1	35.8	-1.14	0.22	26.2	0.98 <sup>a</sup>
石突歪水蚤	厦门港海区	21.1	11.1	-1.14	0.87 <sup>a</sup>	27.7	0.99 <sup>a</sup>
钳形歪水蚤	濑户内海 <sup>b</sup>	21.1	6.9	-1.14	0.71	21.1	-0.91 <sup>a</sup>
钳形歪水蚤	厦门港海区	21.7	7.1	-1.14	0.70 <sup>a</sup>	20.1	0.98 <sup>a</sup>

相反；但孵化率均低( $< 22\%$ )，这可能与其本身活力不高有关(见下文)。可见，上述特氏歪水蚤与钳形歪水蚤的卵，分别是较高温度(25—28℃)和更低温度(20—10℃)下维持休眠的滞育卵。这也正显示了它们分别属冬春与夏秋分布的生态特点。

对特氏歪水蚤(图 5 a)，在 5—7℃ 比在 25℃ 下预孵育的滞育卵，不论时间长短，当温度变为 15℃ 时，均提前 2—3 天被诱导孵化，这与卵在低温(5—7℃)下停留于反应期(competent period)直接相关，而这样的卵活力更低(图 5a-D)。这在预孵育期延长时特别明显，如在 230 天时，卵不再存活(图 5a-E)。在较高温(25℃)下维持休眠的滞育卵，其不应期(refractory period)不超过 3 周(图 5a-A)。对钳形歪水蚤(图 5 b)，其滞育卵仅在 15℃ 下预孵育达 95 天(图 5b-C)时，升温(25℃)才能于一较长的

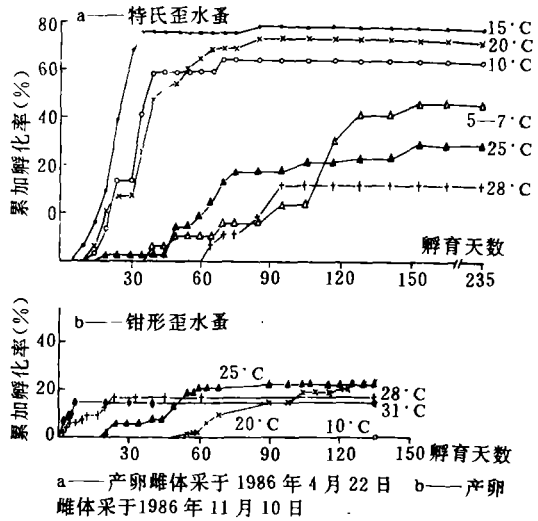


图 4 歪水蚤在不同孵育温度下的累加孵化率(特氏歪水蚤和钳形歪水蚤所产的卵分别在 21—22℃ 和 ~20℃ 下预孵育了 2 天和 7 天)

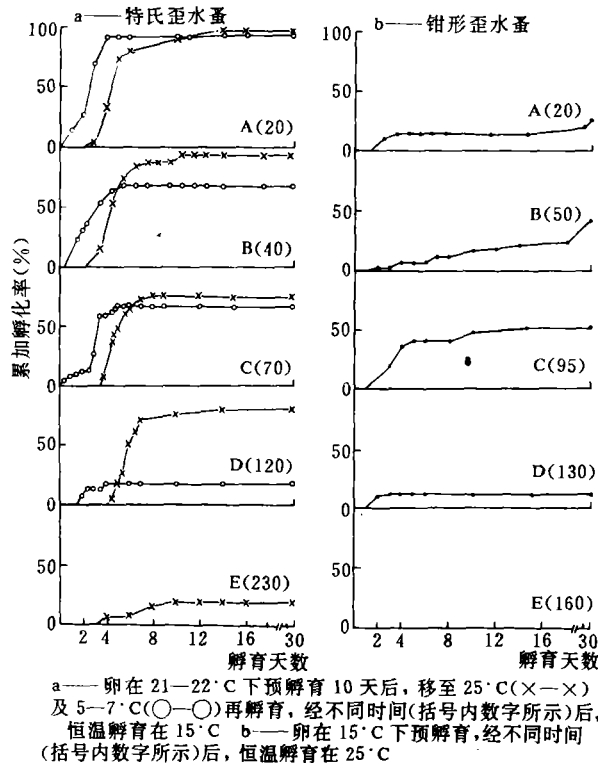


图 5 歪水蚤卵在恒温孵育下的累加孵化率(产卵雌体采获时间见图 4)

时间里诱导半数孵化,因此,其不应期超过3个月,但钳形歪水蚤卵活力明显比特氏歪水蚤的更低(图5b-D),在15°C下孵育160天后的卵,已无一存活(图5b-E),可见,这两种歪水蚤滞育卵的不应期及活力明显不同,这与其种群数量的差异是相一致的。

### 三、讨 论

对浮游歪水蚤卵孵化时间,其Bělehradek温度方程中的 $\alpha$ 很好地反应了动物对栖息域,以及季节性温度差异的适应(表2),这与哲水蚤属(*Calanus*)的卵<sup>[11]</sup>相一致,Corbett<sup>[11]</sup>还指出, $\alpha$ 与卵径亦呈正线性相关,即随卵的增大,其发育时间延长,但在歪水蚤,不存在这种相关( $P > 0.05$ ),在厦门港的三种歪水蚤,其卵径大小<sup>[3]</sup>并无显著差异( $F$ 检验, $P > 0.05$ ),而相同温度下卵发育时间的差异(表1),应主要是动物适应了不同的季节水温的结果,这种补偿反应(compensatory response)在海洋变温动物中是常见的<sup>[12]</sup>。例如,冬季比夏季采获的克氏纺锤水蚤(*Acartia clausi*)所产的卵,在夏季水温的条件下,发育率明显更快<sup>[13]</sup>。

温度对特氏歪水蚤滞育卵休眠的不应期与反应期之影响是不同的,其中,15°C最适于诱导卵的孵化(图4a),当温度高于此值时,滞育卵不应期逐渐缩短,但也更阻抑卵进入反应期(图5a);当孵育温度低于此值时,不仅卵的不应期逐渐延长,而且,也使卵进入反应期后的发育更加缓慢或停留于反应期(图4a-5, 7°C;图5a),对北温带近岸水域几种浮游桡足类的滞育卵,尚少观测恒温孵育时的累加孵化率<sup>[2, 11]</sup>;而温度与其他因子(如盐度、光照、溶解氧含量等)对获自海底泥中卵的孵化率的影响,却有较多的报道<sup>[10, 15]</sup>。可是,海底泥中的卵包括了尚处于、或已完成了不应期的滞育卵,以及缓育的夏卵,因此,上述便无法与在特氏歪水蚤滞育卵所获的结果加以比较,至于钳形歪水蚤,可资比较的是,栖息于日本濑户内海的这种歪水蚤之滞育卵,在5-10°C时的不应期介于1-3个月<sup>[10]</sup>;同时,活力也较低(80天后,卵不及半数存活)。

特氏歪水蚤与钳形歪水蚤滞育卵在厦门港海底泥中的丰度尚待调查,以期深入阐述其生活周期的变化,在北温带沿岸水域的海底泥中,浮游桡足类休眠卵的存在及其活力,已见诸报道<sup>[10, 15]</sup>,这些卵随时可能重新悬浮于海水中而孵化以补充群体<sup>[16]</sup>,于是,有理由认为,厦门港这3种歪水蚤季节分布模式的不同,主要取决于其卵孵化特性的差异,此外,我们还初步分析了前述5个站位的样品,并参较文献[6]的结果,表明本海区的这3种歪水蚤在空间(主要是平面)分布上也是相对分离的,从而,尽管它们占据相近的生态位(如具相似的营养需求),但直接的竞争排斥却趋于缓和,在北温带近岸河口区,一些同属(尤其是纺锤水蚤属)的种类的并存,也被认为是适应于不同温、盐度的异质时空分布的结果<sup>[17]</sup>。

### 参 考 文 献

- Oden, J. P., *Fundamentals of Ecology*, 3rd. edition, W. B. Saunders Co., Philadelphia, 1967.  
 Marcus, N. H., On the population biology and nature of diapause of *Limnocalanus macrurus* (Copepod, Calanoida), *Biol. Bull.*, 157 (19, 9), 297-30.  
 Oden, J. P., D. & N. H. Marcus, Diapause eggs of copepods, *Chiron. Mon. Rep. Inv. Res.*

- 19 (1981), 125—140.
- [4] 李少菁等, 九龙江口海区歪水蚤卵的形态比较及温度对产卵量和孵化率的影响, 甲壳动物论文集, 科学出版社, 1986, 240—241.
- [5] 李少菁、陈 峰、王桂忠, 厦门海区浮游桡足类卵形态与孵化率的研究, 厦门大学学报(自然科学版), 28 (1989), 538—543.
- [6] 黄加祺、郑 重, 盐度对九龙江口桡足类分布的影响, 海洋学报, 8 (1986), 1: 83—91.
- [7] 陈清潮、章淑珍, 黄海和东海的浮游桡足类, I. 哲水蚤目, 海洋科学集刊, 7 (1965), 20—131.
- [8] Bělehrádek, J., *Temperature and Living Matter*, Protoplasma Monograph, No. 8, Borntraeger, Berlin, 1935.
- [9] McLaren, J. A., Predicting development rate of copepod eggs, *Biol. Bull.*, 131 (1966), 457—469.
- [10] Kasahara, S. & S. Uye, Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds, V. Seasonal changes in hatching of subitaneous and diapause eggs of *Tortanus forcipatus*, *Mar. Biol.*, 55 (1979), 63—68.
- [11] Corkett, C. J., Development rate of copepod eggs of the genus *Calanus*, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 10 (1972), 171—175.
- [12] Bullock, T. H., Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms, *Biol. Rev.*, 30 (1955), 311—342.
- [13] Landry, M. R., Seasonal temperature effects and predicting development rates of marine copepod eggs, *Limnol. Oceanogr.*, 20 (1975), 434—440.
- [14] Johnson, J. K., Effects of temperature and salinity on production and hatching of dormant eggs of *Acartia californiensis*, *Fish. Bull.*, 77 (1979), 567—584.
- [15] Kasahara, S., et al., Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds, III. Effects of temperature, salinity and other factors on the hatching of resting eggs of *Tortanus forcipatus*, *Mar. Biol.*, 31 (1975), 31—35.
- [16] Marcus, N. H., Recruitment of copepod nauplii into the plankton: importance of diapause eggs and benthic processes, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15 (1984), 47—54.
- [17] Woodrige, T. & R. Melville-Smith, Copepod succession in two South African estuarine, *J. Plankton Res.*, 1 (1979), 329—334.