

海洋桡足类

Pseudocalanus newmani Frost

的繁殖、生长、代谢及其实验生态学研究

李洪武 金虹 伴修平 著

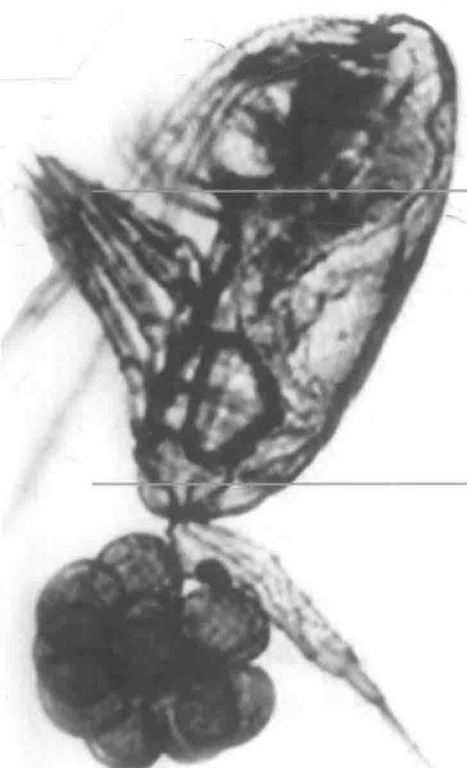
中国科学技术大学出版社

海洋桡足类

Pseudocalanus newmani Frost

的繁殖、生长、代谢及其实验生态学研究

李洪武 金虹 伴修平 著



中国科学技术大学出版社

内 容 简 介

本书对小型浮游动物代谢的研究开辟了新的实验方法。其中的一项成果是根据实验得出 *Pseudocalanus newmani* Frost 的净生长率 [$K_2 = G / (G + R) \times 100\%$] 在海水水温 3℃ 时最高, 这对阐述本种从亚寒带到寒带分布的生态特性提供了理论依据。本书也是一个通过实验数据验证生态现象的典型案例, 体现了实验生态学的重要性和本书的宗旨——倡导生态学界的研究者们今后能够更加重视实验室的实验与研究, 为诠释大自然的生态现象, 特别是一些令人费解的生态问题打下理论基础。

本书可作为科研人员和参与自然界生态现象的研究与相关教学的大学师生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

海洋桡足类 *Pseudocalanus newmani* Frost 的繁殖、生长、代谢及其实验生态学
研究/李洪武, 金虹, 伴修平著. —合肥: 中国科学技术大学出版社, 2015. 4

ISBN 978-7-312-03682-8

I. 海… II. ①李… ②金… ③伴… III. 桡足亚纲—海洋生物学—研究
IV. Q959.223

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 044310 号

出版 中国科学技术大学出版社

安徽省合肥市金寨路 96 号, 230026

<http://press.ustc.edu.cn>

印刷 合肥市宏基印刷有限公司

发行 中国科学技术大学出版社

经销 全国新华书店

开本 710 mm × 1000 mm 1/16

印张 8.75

字数 114 千

版次 2015 年 4 月第 1 版

印次 2015 年 4 月第 1 次印刷

定价 48.00 元

前 言

随着国家的发展,国民生活水平的不断提高,人类赖以生存的环境的负荷也在不断地增大。国家在“十三五”规划中已经把生态保护提上日程,今后对一座城市的评价,对领导功绩的衡量等不再是简单地依据GDP指标,而是提倡绿色环保,依据这座城市或领导对生态环境减负做出了多大的贡献。其实,“生态保护”一词由来已久,生态界的学者和专家很多,但是能真正解决生态中存在问题的人还很少。主要原因是大部分学者和专家只重视了生态调查,而轻视了通过实验室的实验来诠释生态现象。

本书通过实验室的实验,对 *Pseudocalanus newmani* 投喂不同的藻类,调查了 *P. newmani* 的产卵及卵的孵化率(第1章),这个结果揭示了在硅藻里存在着影响有丝分裂的物质。硅藻作为饵料使 *P. newmani* 卵的孵化率低,也许存在着尚不清楚但对胚胎发育有抑制作用的物质。另外,两种硅藻中含有的脂肪酸 18:3 ω 3、18:4 ω 3 和 22:6 ω 3(DHA)与非硅藻相比也少得多。笔者结合硅藻高峰期对日本北海道喷火湾和西南邻近海域生息的 *P. newmani* 的产卵数及卵孵化率开展了调查研究(第2章),这部分的结果提醒我们,在进行桡足类种群增长评价时,还应该调查卵的孵化状况,而不能把产卵数作为唯一的评价指标,因为硅

藻的生物量对带卵数和卵的生存状况的影响不一致。我们没有获得明确的证据证明在异常的无节幼体和胚胎里存在着硅藻的毒性物,这也许是摄食中的一些成分或独特物质相互影响的结果,也是该领域的一个难题。桡足类无节幼体的畸形在摄食硅藻以外的饵料时还没有观察到过,这还是有一定的说服力的。在实验室里,我们还在饵料充足的条件下进行了饲养温度对 *P. newmani* 发育、生长和繁殖的影响的调查与研究(第3章),结果说明,在充足的饵料条件下,温度通过影响生长和繁殖、控制性比等在 *P. newmani* 的生活周期中起到重要的作用。在实验室里,我们还开展了不同温度条件对 *P. newmani* 的代谢、体成分(C和N)、纯生长率影响的研究(第4章),其实验结果是饲养水温在 3°C 时雄体和雌体的 K_2 值(纯生长率)最高,并且随着温度的升高而减少。低温条件下出现高 K_2 值,说明了该桡足类(*P. newmani*)在低温下有较高的生长潜力。这一结论充分证实了该种群在早春(刚解冰时)大量繁殖的生态现象是符合其生理特征的。在位于北海道西南部太平洋岸的喷火湾,每年2~3月沿岸海域千岛寒流的流入,都会伴随有浮游植物的大量增殖,即所谓发生了春季旺盛生长,而 *P. newmani* 就是在这时候开始在浮游生物群落中处于最优势的种群地位。该海域此时正好是明太鱼(*Theragra chalcogramma*)的主要渔场,而 *P. newmani* 的无节幼体是春季生产的明太鱼幼鱼的主要生物饵料的事实已经明确了。

总结以上的这些研究结果后,我们认为 *P. newmani* 是该海域食物链中的关键物种。理解了北海道沿岸漂浮区浮游生态系统后,便会意识到本种的生态学或者生理学方面的研究的重要性。

本书通过野外调查结合大量的室内实验对 *P. newmani* 的生长、发育、繁殖和代谢等做了系统的研究,诠释了 *P. newmani* 的自然生态现象与生理特征的相关性,为理解、修复和管理该海域的生态系统打下了坚实的理论基础。

在本书的撰写过程中,笔者负责全书的整合,金虹主要负责数据整

理、表和图的制作,伴修平主要负责数据的数理统计等工作。参编人员还有吴强、罗欣下、朱潜和王章义等。

在本书出版之际得到了中国科学技术大学出版社的大力支持,在此致以衷心的感谢。由于我们的知识有限,加之本书的专业性强,所以书中难免会存在一些令人费解乃至错误之处,恳请读者予以理解和批评指正。诚望与广大生态学界的学者一同完善实验生态学的研究,为诠释生态科学、修复污损生态与科学地利用生态资源打下坚实的理论基础。

李修平

目 录

前言	(i)
绪论	(1)
Introduction	(4)
第 1 章 饵料质量对 <i>Pseudocalanus newmani</i> 产卵和孵化率 的影响	(8)
1.1 摘要	(8)
1.2 材料和方法	(10)
1.3 结果	(14)
1.4 讨论	(24)
第 2 章 喷火湾及其周边海域 <i>Pseudocalanus newmani</i> 的产 卵数和孵化率在时间空间上的变动	(29)
2.1 摘要	(29)
2.2 方法	(30)

2.3	结果	(33)
2.4	讨论	(46)
第 3 章	饲养水温对 <i>Pseudocalanus newmani</i> 的发育、产卵、 体长和身体化学组成的影响	(50)
3.1	摘要	(50)
3.2	材料和方法	(51)
3.3	结果	(55)
3.4	讨论	(74)
第 4 章	饲养水温对 <i>Pseudocalanus newmani</i> 代谢和净生长 率的影响	(83)
4.1	摘要	(83)
4.2	材料和方法	(84)
4.3	结果	(86)
4.4	讨论	(93)
第 5 章	综合考察	(96)
5.1	<i>Pseudocalanus newmani</i> 喜欢低温	(96)
5.2	专门以硅藻为食会使 <i>P. newmani</i> 的繁殖量减少	(99)
5.3	野外群体动态	(101)
5.4	概要	(104)
参考文献		(108)

绪 论

Pseudocalanus 属桡足类在全世界的海洋中已经被报道的有 7 种,从北半球的温带到寒带都有广泛分布。在日本近海,已经知道了 *Pseudocalanus newmani* Frost 和 *P. minutus* (Krøyer) 这两种桡足类出现的事实 (Frost, 1989)。其中镖水蚤 (*P. newmani* Frost) 从加拿大北部的大西洋海岸到太平洋沿岸区域都有连续的分布,日本近海是其分布的最南区域,欧洲的大西洋沿岸海域则没有分布。在其分布的最南区域,靠近北海道西南部的太平洋海岸,本种在浮游动物种群中常常占有优势地位 (平川, 1984; 山口, 等, 1997), 它在同一区域内分布的个体数与 *P. minutus* 相比常常要多八九倍 (山口, 等, 1997)。这两个种的生活史在桡足类中一般是相同的,从卵孵化出的无节幼体要经过 6 次蜕皮变态成为桡足幼体,再经过 5 次蜕皮成为成体。*P. minutus* 表现出更适应外海大洋的生活史,一年一个世代交替,桡足幼体 5 期在 500 米的深层越冬之后,第二年成为成体并产卵。与之相比,*P. newmani* 更适应在沿岸海域生活,不做以越

冬为目的的垂直移动,一年内在表层反复繁殖,有数个世代交替(山口,等,1997)。据报道,在加拿大大西洋沿岸的 Nova Scotia 海,本种在 5~11 月期间至少出现 3 次世代交替(McLaren et al,1989)。

在位于北海道西南部太平洋岸的喷火湾,每年 2~3 月沿岸海域千岛寒流的流入(大谷,1971)都会伴随有浮游植物的大量增殖,即所谓的发生春季旺盛生长(Odate,1992)。而且此时 *P. newmani* 是浮游生物群落中处于最优势地位的种群,该海域也正好是明太鱼(*Theragra chalcogramma*)的主要渔场。本种的无节幼体是春季生产的明太鱼幼鱼的主要生物饵料的事实已经被证实(Kamba,1977; Nakatani,1988)。总结以上的这些研究结果,得出本种是该海域食物链中的关键物种(山口,等,1997)。理解了北海道沿岸漂浮区浮游生态系统,便会意识到本种的生态学或者生理学方面的研究的重要性。但是,至今为止所进行的日本近海的 *P. newmani* 的相关研究只有个体群动态、生活史和垂直分布,与生长和繁殖的有关实验研究还没有开展。

根据山口和志贺的研究报道,北海道西南部太平洋沿岸近海的表层水温,在有津轻暖流水流入与滞留的 8 月份,水温可以上升到 20℃,而在有千岛寒流水置换的 3 月份水温低于 2℃,显示出了随着水团交换的显著的季节变化。该海域生活的 *P. newmani* 也会受到这个剧烈水温变化的影响,而且会避开夏季水温达 15℃ 以上的表层水(水深 50 米)生存和分布(山口,等,1997)。一般而言,随着水温的升高,桡足类后胚的发生时间会缩短(Corkett et al,1970; Munro,1974; Vidal,1980a, b; Vijverberg,1980; Elmore,1982; Woodward et al,1983; Klein Breteler et al,1986; Jamieson,1986),体长缩小,带卵数减少(Mclaren,1965; Corkett et al,1969; Elmore,

1982; Williamson et al, 1987), 产卵速度增加 (Checkley, 1980a, b), 生长速度增加 (Klein Breteler et al, 1982; Jamieson et al, 1988; Uye, 1988)。利用野外调查数据, 分析种群变动是很有效的, 但是分析水温对该种的生活史的各种特性的影响是极其困难的, 所以通常需要在实验室做具体实验进行调查——完成实验生态学的研究。

本研究以上述水温变化剧烈的海域生存的 *P. newmani* 的种群动态和产卵量的持续观测资料为基础, 以室内饲养实验为主体, 开展了一系列连续性的研究。首先, 近年来, 因以硅藻为食而导致桡足类的产卵数和孵化率下降的报道很多 (Poulet et al, 1994, 1995; Ianora et al, 1995; Miralto et al, 1995; Chaudron et al, 1996; Uye, 1996; Ban et al, 1997), 所以用四种不同的藻类作为饵料饲养 *P. newmani*, 调查其产卵数和孵化率, 讨论饵料差异对产卵和卵孵化的影响, 以选定之后实验用的饵料藻类 (第 1 章)。接下来, 为调查水温等环境重要因素对其野外种群的产卵数的影响, 尤其是硅藻的生物量的影响, 在硅藻大量繁殖的 3~7 月份期间, 进行了对 *P. newmani* 的产卵数和所产卵的孵化率的野外调查 (第 2 章); 并且对北海道近海的 *P. newmani* 可生存的水温范围、在 3~20 °C 内的胚后发育时间、产卵速度、各发育阶段的体长、体重和新生个体的体长进行了调查, 阐明了这些与水温的关系 (第 3 章)。然后, 进一步测定了 *P. newmani* 在不同水温饲养时的呼吸速率, 结合体重变化推算出纯生长效率, 研究并确定了本种在代谢上的最适水温 (第 4 章)。最后, 综合上述结果讨论 *P. newmani* 的生物学特性——实验生态学 (第 5 章)。

Introduction

Genus *Pseudocalanus* is widely distributed in temperate to boreal oceans in northern hemisphere, and seven species have been described from all over the world. It has been shown that just two species of *Pseudocalanus newmani* (Frost) and *P. minutus* (Krøyer) occurs around the Japanese archipelago. *P. newmani* is continuously distributed in the offshore area along both Atlantic and Pacific coasts in Canada (Frost, 1989). It is distributed around Japan, which seems to be a southern edge of this copepod distribution, but never collected from the Atlantic coast in Europe. In the Pacific coast of southwestern Hokkaido, the most northern island of the Japanese archipelago, this copepod often dominates in zooplankton community (Hirakawa, 1984; Yamaguchi and Shiga, 1997). The abundance is 8-9 fold greater than that of co-existing *P. minutus* (Yamaguchi and Shiga, 1997). Life cycles of the two copepod species are similar to those in

other calanoid copepods previously known; naupliar larvae hatched from the eggs shed at 6 times, then metamorphose to copepodid larvae, and finally shed at 5 times up to adult. *P. minutus* adapts to pelagic environment, having a single generation in a year and spawning in spring after dormancy at 5th copepodites below 500 m during winter, while *P. newmani* adapts to neritic environment, having several generations in a year and continuously spawning in upper layer without ontogenetic vertical migration (Yamaguchi and Shiga, 1997). In offshore area of Nova Scotia along the Atlantic coast in Canada, *P. newmani* has been reported to have at least three generations during the period from May to November (McLaren et al. 1989).

In Funka Bay, located in the Pacific coast of southwestern Hokkaido, Oyashio current flows into the bay from February to March every year (Ohtani, 1971), and spring phytoplankton bloom occurs with this inflow event (Odate, 1992). At that time, *P. newmani* mostly dominates in zooplankton community in the bay (Ban et al, 1998), and walleye pollack (*Theragra chalcogramma*) fishery is in season. The naupliar larvae of this copepod have been shown to be a good food item for the walleye pollack larvae (Kamba, 1977; Nakatani, 1988). These evidences from the previous studies suggest that *P. newmani* is a key species in the food web of the bay (Yamaguchi and Shiga, 1997). To understand the pelagic ecosystem in coastal area around Hokkaido, therefore, ecological and physiological studies in this copepod should be needed. The studies on population dynamics, life cycle, and vertical distribution have been previously published

(Yamaguchi and Shiga, 1997), but experimental studies on growth and reproduction in the laboratory have never done before.

Yamaguchi and Shiga (1997) showed that sea surface temperatures in the coastal area of the southwestern Hokkaido increased up to 20 °C with inflowing Tsugaru warm water in August, while declined below 2 °C with inflowing Oyashio water in March. *P. newmani* therefore exposes this large temperature fluctuation with exchanging the water masses. Additionally, the copepod has been shown to avoid warm surface layer ($>15\text{ }^{\circ}\text{C}$) above 50 m. In general, post embryonic development time decreases with increasing temperature (Corkett and McLaren, 1970; Munro, 1974; Vidal, 1980a, b; Vijverberg, 1980; Elmore, 1982; Woodward and White, 1983; Klein Breteler and Gonzalez, 1986; Jamieson, 1986), both body size and clutch size decrease, egg production rate increases (Checkley, 1980a, b), and consequently population growth increases (Klein Breteler et al, 1982; Jamieson and Burns, 1988; Uye, 1988). The effects of temperature on these kinds of life history traits are usually evaluated with laboratory experiments, because of the difficulty to obtain the evidences from the field investigations, except for cohort analysis.

In this study, we made a series of experiments for determining basic parameters of life history traits to estimate population dynamics and production of *P. newmani* colonizing in the offshore area of the Pacific coast of southwestern Hokkaido with largely fluctuating temperature. Since a lot of studies recently demonstrated deleterious effects of diatoms on egg production and hatching success of many

marine and freshwater copepods (Poulet et al, 1994, 1995; Ianora et al, 1995; Miralto et al, 1995; Chaudron et al, 1996; Uye, 1996; Ban et al, 1997), we firstly investigated egg production and hatchability in *P. newmani* when fed on four different algal species, including diatoms, as food and discussed about the effects of food quality on spawning and egg development, providing information for selecting the algal species used in the following experiments (Chapter 1). Secondly, we determined egg production rate and hatching success in the wild population during pre- to post-blooming period from March to July, in order to evaluate the effects of temperature and some other environmental factors, including diatom biomass, on egg production in the wild population (Chapter 2). Then, egg development time, post embryonic development time, egg production rate, body size and weight in each developmental stage and size of the newborn were examined at 3-20 °C, which was experienced by the copepod in the field, to clarify a relationship between those parameters and temperature (Chapter 3). Besides, respiration rates were also examined at each temperature, consequently net growth efficiency was calculated, and optimal temperature on metabolism in this copepod was discussed (Chapter 4). Finally, we discussed about ecological characteristics of *P. newmani* in boreal oceans (Chapter 5).

第 1 章 饵料质量对 *Pseudocalanus newmani* 产卵和孵化率的影响

1.1 摘 要

最近 7 年来,关于硅藻类的饵料价值对桡足类繁殖影响的研究结果表明,对于桡足类来说,硅藻类并不一定是良好的饵料,这启发了研究者重新研究关于硅藻和桡足类的关系(Poulet et al, 1994, 1995; Ianora et al, 1995; Miralto et al, 1995; Chaudron et al, 1996; Uye, 1996; Ban et al, 1997)。Ban 等人(1997)利用 16 种不同的桡足类和 17 种硅藻的组合来研究桡足类的产卵数和孵化率,显现出以硅藻为饵料会对桡足类的产卵产生负面效果的普遍现象。Kleppel 等人(1991)和 Kleppel(1993)进一步依据对桡足类消化管内色素量的详细分析再次研究讨论了桡足类的食性,报告称桡足类消化管内涡鞭毛藻和微小浮游动物的数量比硅藻更占优势,而且桡足类

的产卵速度在时间和空间上的变动依存于涡鞭毛藻和微小浮游动物的生物量,硅藻类的生物量则与此毫无关系。这样的研究结论在过去超过 60 年的时间里,在海洋漂游区的生态学方面被逐渐接受,启发了研究者必须尽早尽快地重新思考被称为古典生物连锁的概念,即硅藻类的旺盛生长通过桡足类支持了鱼类的生产。

分析以硅藻为食造成桡足类产卵或者孵化率低下的原因后,列出了以下两条。即:① 硅藻内含有阻碍桡足类产卵的物质(Poulet et al, 1994; Ianora et al, 1995, 1996; Uye, 1996; Ban et al, 1997);② 硅藻会导致桡足类产卵所必需的营养元素发生不足。Ambler(1986)研究发现 *Acartia tonsa* 的产卵速度与饵料藻类所含的碳氮比呈正相关。Jónasdóttir 和 Kørboe(1996)证实 *A. tonsa* 卵的孵化率依存于饵料藻类所含有的脂肪酸的组成和含量,高度不饱和脂肪酸的含量越高,孵化率也越高。很多的海产鱼类、甲壳类、贝类对被称为必需脂肪酸的 $\omega 3$ 高度不饱和脂肪酸(HUFA)有要求,包括二十二碳六烯酸(DHA, 22:6 $\omega 3$)和二十碳五烯酸(EPA, 20:5 $\omega 3$)这两种脂肪酸(竹内, 1991)。在鱼类养殖领域内,已经明确了 $\omega 3$ HUFA 的各种生理效果,特别是 DHA 和 EPA,是和稚鱼的发育和生存率相关的重要物质(Kanazawa, 1993, 1995; Estevez et al, 1996)。

本章调查了用 2 种硅藻和 2 种鞭毛藻分别作为 *P. newmani* 的饵料投喂后其产卵情况和孵化率。到现在为止,在实验室内进行的关于桡足类繁殖的研究只投喂一种饵料,考虑到野外的桡足类常常以多种饵料生物为食,本研究也调查了关于硅藻和鞭毛藻混合的情况。还进一步调查了藻类抽出液加上海水的情况下卵的孵化率,测定了饵料藻类的脂肪酸组成和含量。