

中华哲水蚤生态学研究进展*

REVIEW ON THE ECOLOGY OF THE PLANKTONIC COPEPOD *Calanus sinicus*

张 芳 孙 松

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

浮游动物在海洋生态系统中起着至关重要的作用,而真正起控制作用的往往只是少数的优势种。中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)是我国近海及日本沿岸海的浮游动物优势种之一,它与北挪威沿岸海及巴伦支海大西洋区域的浮游动物优势种——飞马哲水蚤(*C. finmarchicus*)的角色相同,分布广、数量多、个体大,因此在探讨我国海洋浮游动物种群动力学中该种受到广泛的关注。在国际 GLOBEC 研究计划中,将飞马哲水蚤作为生态系统中浮游动物的关键种进行深入研究,我国近海海洋生态系统动力学也已将中华哲水蚤列为关键种之一。因此,有必要对中华哲水蚤的生态学研究进行总结和回顾,以便于今后更加深入地对这种进行探索。陈清潮 1964 年报道,中华哲水蚤是 БРОДСКИЙ 将亚洲沿岸的哲水蚤从太平洋哲水蚤(*C. pacificus* Brodsky)分出来的独立的新种,自此以后,国内外学者陆续从形态、生理、生长与代谢、行为、时空分布等方面对中华哲水蚤进行了研究与探索,大大推动了中华哲水蚤生态学研究的发展。

1 形态 结构与功能

从 50 年代开始,在研究浮游动物的过程中,我国学者就开始了

中华哲水蚤的研究。全国海洋普查时,陈清潮、章淑珍等对中华哲水蚤进行了种类形态的描述;80 年代,李松、方金钊等对中华哲水蚤幼体发育进行了形态的详细描述,这些都为以后种类的鉴定、种群年龄结构的分析奠定了基础。

S. Nishida 1989 年报道了桡足类哲水蚤的器官——CDH(Cephalic dorsal hump 的缩写)的结构与功能,发现中华哲水蚤的这种器官由两个皮肤腺(Dermal)和一个接受器(Receptor)组成,很可能是一种化学感应器,与第五胸足的功能相结合,对该种配偶的识别起了重要的作用,避免了不同种之间的混乱杂交。同样地,从结构与功能的角度,陈小英 1988 年比较了肉食性的汤氏长足水蚤和植食性的中华哲水蚤的消化道超微结构,并对两种哲水蚤的消化道的生理功能进行了探讨。他认为前、后肠具几丁质外表皮,很可能不参与营养物质的吸收。前肠可能有输送食物并对其进行机械消化的功能,但是否还进行食物的化学消化还有待进一步研究;后肠有着发达的环肌,可能仅起着通道、排泄废物的作用。中肠是甲壳动物消化道中占比例最大、生理功能最活跃、最重要的部分。陈小英认为,中华哲水蚤的中肠超微结构中的各类型细胞特征比较

倾向于植食性结构。杨纪明 1997 年,研究了渤海中华哲水蚤的摄食特征,表明该种营浮游植物食性,主要摄食硅藻类、辐射圆筛藻、偏心圆筛藻、星脐圆筛藻等^[1],这与陈小英的推测是一致的。

Euichi Hirose 等,1992 年对中华哲水蚤卵孵化时的胚胎受精包膜的形成进行了研究,发现多层受精包膜是受精的卵产出后由胚胎连续释放出的物质形成的。卵巢里成熟的卵母细胞没有任何的包膜,它的细胞质里包括圆形颗粒和蛋黄体,受精卵在产出后,逐步形成 5 层膜。第一层膜形成的水泡形状的膜可能与卵的漂浮和逃避被捕食有关。A. Bucklin 等 1995 年对 6 种哲水蚤类的线粒体内 rRNA 所相应的 DNA 碱基序列进行了测定,并对其同源性及差异性进行了分析,从分子水平建立了一种较简单的分类与鉴定种的方法,从而使生物学家更快速地回答形态相似种的分布和丰度问题。

从以上研究可以看出,从个体生物学角度,国内外学者已经开始对中华哲水蚤的生理结构进行研

* 国家重点基础研究规划项目
G1999043708 号资助。
收稿日期:2000-11-14;
修回日期:2001-04-10



究,试图寻找该种的结构与功能的关系,为更好地说明浮游动物在自然界的生态习性提供了生物学基础。

2 某些特征参数与化学组成

陈清潮 1964 年最早报道了我国家近海中华哲水蚤的繁殖、性比率和个体大小情况。就繁殖而言,他认为在渤海、黄海和东海 3 个水域中,该种主要繁殖期为春、夏、秋 3 季(3~5 月、6~8 月、10~11 月),东海的繁殖盛期较北部水域早。但繁殖世代数基本相同,即 1 a 具有 3 个世代,他认为福建南部和南海近岸水域主要繁殖期是在初春,全年仅有一个世代。而李少菁认为福建沿海在 1~5 月中具有 3 次繁殖高峰,有 3 个世代的繁殖,但到底在短短的 5 个月内能否完成 3 个世代的发育有待进一步证实。就性比率而言,雌性多于雄性,但有空间和时间上的变化,以黄海、东海最为显著,其他海区次之。就个体大小而言,他认为水温是个体大小变化的主要因素,1 a 中,冬春的个体最大,夏秋最小。在渤海和北黄海,由于低温期较长,最大个体的出现持续期较长。南黄海和东海的低温期较短,以中等体长占优势。而南海的水温较高,其体长远比北部水域为小。

王雄进等 1988 年对厦门港中华哲水蚤体长、体重和碳、氮、氢含量的季节变化做了研究,表明中华哲水蚤的体长和体重有明显的相关性。就其化学组成而言,碳、氮、氢 3 种元素含量的逐月变化明显,并且变化趋势基本一致,雌、雄两性成体之间的变化趋势不尽相同,但两性之间的 3 种元素含量的变化范围和总平均值非常接近。与其他海区哲水蚤的化学成分相比,它

的化学组成与栖息温度接近的哲水蚤的化学组成接近,与低温度海域的哲水蚤相比,C 含量较低,N 含量较高。他认为哲水蚤的化学组成与海水水温有关,这与不同纬度海区浮游动物的化学组成变化趋势的研究结果相一致。他还认为当雌体不再增长时,体重则随着性腺发育和生殖排卵的发生而改变,因此他描述了丰满度(由体重和体长的关系得出)与繁殖期的关系。另一方面因为 C:N 和 H:N 可作为区别脂肪和蛋白质相对组分含量的指标,雌体在产卵前,体内脂肪随着性腺发育而积累的程度比蛋白质大,因此导致 C:N 和 H:N 随之增大,从而根据元素比率推测繁殖期,结果表明丰满度和元素比率与繁殖期关系的描述结果基本一致。

3 生长与代谢

S Uye 1988 年在实验室内培养研究了温度对中华哲水蚤某些基本生理参数的影响,较完整地得出实验室内以温度为变量的卵孵化时间曲线: $D_H = 55.3(T + 0.7)^{-1.44}$,在足够的食物条件下验证了桡足幼体的生长遵循等比例生长规律。从卵到成体的发育时间随温度的变化可以表示为 $D_{CV} = 1258(T + 0.7)^{-1.44}$ 。另外他还测定了各发育期的生长率,表明 C I - C III 生长率为最高,C II - C I 和 C III - C V 居中,C V - C VI 生长率为最低,并指出中华哲水蚤的生长率比与它同时出现的小型桡足类如小拟哲水蚤、纺锤水蚤等的生长率高。张武昌等 2000 年研究了温度对中华哲水蚤代谢率的影响,他指出该种的耗氧率和排氮率均随着温度的升高而升高,并根据 O:N 的比值推测该种的代谢基质是蛋白质^[2]。

4 摄食

S Uye 等 1995 年用肠道色素法研究了日本内海的中华哲水蚤的现场摄食情况,推测可能是个体肠道内容物一天内变化大的缘故,发现中华哲水蚤的肠道色素和周围的叶绿素浓度没有相关性。实验证明该种的肠道色素黑夜比白天高得多,说明中华哲水蚤有明显的昼夜摄食节律。另外他还报道,该种的肠道排空率随着温度的增加而增加。杨纪明等 1997 年在渤海中华哲水蚤的摄食生态学研究中指出,虽然该种摄食的主要大类群季节变化不大,但具体的摄食种类有明显的季节变化;它的摄食强度秋季最高,春季次之,冬季居第 3 位,夏季最低。这与环境中的饵料生物量的季节变化一致。它对环境中的浮游植物饵料有明显的选择性,虽然它主要摄食硅藻类,但却集中摄食其中个体较大而且容易获得的优势种类——圆筛藻,圆筛藻是其栖息水域环境中的优势饵料生物群之一^[1]。这里应该指出的是该研究利用的是肠道镜检法,因为硅藻具有厚的外套壳,不易消化,容易检出,因此有关中华哲水蚤对其他种类的摄食与否问题还有待研究。以上中华哲水蚤的摄食生态研究都是有关野外该种的实际摄食情况,张武昌 2000 年在实验室采用了浓度差减法 and 排粪率法研究了饵料浓度对中华哲水蚤摄食的影响,发现该种具有很强的摄食能力,在一定饵料浓度范围内摄食能力和饵料浓度是正相关的,在低浓度下停止摄食^[3]。

5 产卵量

影响浮游动物种群补充的因素多种多样,产卵量是其中的一个重



要因素。林元烧等 1986 年,对中华哲水蚤的产卵规律作了初步探讨。他指出该种的产卵行为是,一般连续产卵 6 d, 间歇 4~5 d 再继续产卵。就饵料密度对产卵量的影响,他得出:在一定饵料浓度范围之内,哲水蚤的产卵量随着饵料密度的增加而增加。另外他还研究了饥饿、环境水温对产卵量的影响。结果表明该种在饥饿 3 d 后不产卵,但如果重新投喂食物,又会继续产卵。就水温而言,他认为不同世代雌体产卵的最适水温略有不同,冬季世代最适水温为 12~16℃,春季世代的为 16~20℃,它产卵的适宜水温随海区水温的升高而升高。总之,环境因子会影响卵子形成的各个阶段,因此低浓度的饵料环境或低温环境减慢了中华哲水蚤的代谢率,从而使产卵间隔时间较长,产卵量较低。

王崇江 1998 年对渤海中华哲水蚤产卵节律进行了野外观察得出,该种在晚上 21:00 到早上 9:00 产卵。Suye 曾报道,该种在半夜和破晓之间产卵,有明显的产卵节律,可以说他们的研究结果基本一致。除了室内培养饵料浓度和产卵量的关系、温度和孵化率的关系和李松所得结果一致外,王崇江还研究了盐度对产卵量和孵化率的影响,在一定的盐度范围内,表明产卵量和孵化率随着盐度的增加而减小^①。孙松等调查了渤海、黄海、东海中华哲水蚤的季节产卵率和孵化率,为计算中华哲水蚤的种群补充量、次级生产力提供了数据(未发表数据)。

6 垂直移动

C. Huang 等 1990~1993 年研究了日本 Kii Channel 某站 1988 年 8~9 月、11 月、1989 年 3 月和 6 月

中华哲水蚤各发育期的昼夜垂直移动规律。总结 4 个时期的研究结果,他认为由于产卵行为发生在夜间,破晓时卵子的数量达到最大值,但产卵深度和雌体的产卵能力随着季节的变化而变化,摄食前期 N I 和 N II 的垂直分布与卵的分布相似,开始摄食期 N III 总向上层移动,后期无节幼体和早期桡足幼体总是栖息在饵料丰富的上层,表明 N III 的向上移动是由于食物因子驱动的。随着幼体的发育,它们的垂直分布范围随之扩大,C V 和雌成体通常进行昼夜垂直移动。但是移动的模式和程度随着季节的变化而变化,随着天敌鱼生物量的增加,它们白天停留的深度也随之增加,表明逃避捕食是它们白天向下移动的驱动因子。另外,与下层相比上层高叶绿素浓度加剧了它们的昼夜垂直移动。因此中华哲水蚤的昼夜垂直移动是一种显形行为。同时 1992 年,我国刘小单对北黄海的中华哲水蚤从幼体到成体做了昼夜垂直移动的预研究,他所得结果和 C. Huang 在日本的研究结果不尽相同,中华哲水蚤的无节幼体通常积聚在表层和中层,而后期桡足幼体白天通常停留在底层,他认为因为浮游动物早期幼体对光具有趋光性,但当它们长大到桡足幼体时有避光性,因此光可能是中华哲水蚤垂直移动的驱动因子。另外,结合温、盐变化他认为温度对该种的垂直移动也起了一定作用。笔者认为刘小单并没有结合当时的叶绿素或者浮游植物资料,有关食物因子对此行为的影响并没有讨论,因此缺乏说服力。Yasuhiko Morioka 1991 年研究了黄海与温跃层相关的中华哲水蚤的垂直移动,发现 C II 和 C IV 昼夜停留在温跃层,没有明显的垂直分布变

化,恰恰叶绿素的高值也分布在此跃层附近,表明 C III 和 C IV 可能在整个昼夜都摄食。C V 是最明显的移动期,白天在温跃层以下,晚上上升到浅层,表明 C V 在夜间有较高的摄食行为。不同于 Suye 研究的有关该种垂直分布情况的是雄成体。Yasuhiko Morioka 认为雄成体与 C V 的情况相似,夜间上升,而 Suye 的调查结果是雄成体可能因为它几乎不摄食,所以不进行垂直移动。然而从它的没有退化的下颚骨可看出,它仍然属于活跃的摄食者。从以上看出 Yasuhiko Morioka 是从摄食节律方面估计中华哲水蚤垂直移动的重要影响因子的。同时,与 Suye 的见解相同,他认为逃避捕食也是垂直分布变化一个驱动因子。总之,中华哲水蚤的垂直移动是一种非常复杂而又广泛的生态学现象,是各种因子共同作用的结果。不仅受环境因子的影响,还受该种类本身的生态习性的影响,因此还需要我们更深入的研究。

7 丰度、生物量、生产力、自然生活史等

全国海洋综合调查报告中国近海浮游生物的研究部分,对中华哲水蚤在我国近海的平面和季节数量分布做了详细的描述。总起来讲,中华哲水蚤在 4 个海区(渤海、北黄海、南黄海、东海)的季节丰度分布,除北黄海外基本相似——6 月最多,形成全年最高峰(北黄海 7 月比 6 月稍多)。7 月下降,10 月又上升;11 月,在渤海、南黄海、东海均出现一个小高峰,而这个高峰在北黄海系在 12 月出现,且数量上还超过 7 月的高峰。杨波等 1988 年研究了黄海主要桡足类的生物量,

^① 王崇江,硕士论文。1998。



就全区平均生物量来说,中华哲水蚤的生物量是黄海 11 种桡足类合计生物量的 8.4%,仅次于小拟哲水蚤和拟长腹剑水蚤。白雪娥等 1991 年报道了渤海浮游动物生物量及其主要种类数量变动情况,文中提到,6 月以中华哲水蚤为优势种的浮游动物生物量高达 1 000 mg/m³ 多。推测是由于外海高盐水体进入渤海与沿岸水体相互交汇的结果,这与普查时该种的丰度分布情况相一致。C. Huang 等 1993 年研究了日本内陆海及其相邻的太平洋水域中中华哲水蚤的地理分布、季节生活史、生产力。他估计了该种潜在的生产率,以便评估它在营养动力学中的所起的作用。它的生物量的计算是通过测量个体体长组成和记数个体数量得到的,再通过体长和碳重的关系算出生物量。而该种的桡足幼体和成体日平均生产量可根据公式通过累加生长的方法得到:

$$P = \sum_{i=1}^n N_i \frac{W_{i+1} - W_i}{T_i} + N_F F_C$$

N_i , N_F 分别表示桡足幼体第 i 期和雌成体的丰度 (m^{-3});

F_C 表示雌成体日平均生产率 ($\mu g C \text{ indiv.}^{-1} d^{-1}$);

W 表示第 i 期幼体的碳重 (μg);

T_i 表示第 i 期生长时间 (d);

P 表示日平均生产量 ($\mu g C m^{-3}$)。

另外,他由生物量指标得出中华哲水蚤是仅次于 *Pamcalanus* sp. 的第二优势种。他还回归了日平均

生产率与生物量的比值与水温之间的关系,得出在 Kii Channel 区域的 P/B 和温度成明显的正相关关系,这样可以根据生物量和现场温度来粗略地估计日平均生产量。就该种的生活史来说,有一些明显的特点:在太平洋近岸和远岸,大多数种群栖息在大于 50 m 的水层,因为这里的温度较低。在日本内陆海的 Hari maru nado 和 Kii Channel,其深度小于 50 m,所以种群数量急剧减少。他还从温度和水流的循环两方面推测了中华哲水蚤种群的水平迁移情况,是有关中华哲水蚤在野外生活史的初探。He Dehua 1988 年对浙江沿岸的上升流系统的浮游动物生态作了研究,表明中华哲水蚤的垂直分布指示了冷水团的上升。这和上述的 C. Huang 所得结论中华哲水蚤更适应于低温环境是一致的。毕洪生等 2001 年总结了渤海浮游动物群落生态特点,在分析桡足类数量分布及变动时指出,中华哲水蚤全年大部分时间在渤海数量较低,4 月到 7 月数量有一个高峰,他推测渤海中华哲水蚤可能存在两个群体,一部分是在渤海形成的越冬群体,另一部分是从黄海补充进来的群体,也可能通过休眠卵进行补充,但在样品的分析中看出该种桡足类幼体全年都有出现,这个现象和 Huang 等的研究结果基本相同^[4]。

8 结语

从以上几方面,笔者对中华哲水蚤生态学的研究现状做了一个

简单的回顾,很显然国内外学者已经定性或定量地做了很多工作,为以后浮游动物中华哲水蚤种群动力学研究的开展打下了良好的基础。但生态学科前沿需要更准确更全面地描述浮游动物种类的种群动态,为将来模型的假设和验证提供参数。(1) 需要探索中华哲水蚤种群动力学模型所需的详细生物参数,以便在其生长、代谢、补充、死亡等方面做全面定量的研究,能够使生物参数更加规范化、合理化,从而真正为生态系统动力学模式提供资料。(2) 在实验室条件下,尽管已经将温度作为中华哲水蚤的生长代谢的影响因子之一做了相当的研究,但食物成分、食物浓度、光因子对它生长的影响研究还很不充分,因此在实验室内还需补充这方面的工作。(3) 中华哲水蚤种群在自然状态下的死亡率一直是一个难以解决的问题,试图寻找一种较简单可信的方法描述这一重要参数是很重要的。(4) 结合环境条件弄清野外中华哲水蚤种群分布、迁移、世代繁殖规律,即野外生活史也是我们今后努力研究的方向。

参考文献

- 1 杨纪明. 海洋与湖沼, 1997, 28(4): 376 ~ 381
- 2 张武昌等. 海洋科学, 2000, 2: 42 ~ 44
- 3 张武昌等. 海洋学报, 2000, 22(6): 88 ~ 94
- 4 毕洪生等. 生态学报, 2001, 21(2): 177 ~ 185

(本文编辑:张培新)