

不同氮条件下安氏伪镖水蚤(*Pseudodiaptomus annandalei*)的生长和摄食*

何学佳 张君纲 石琛 吕柏东

(暨南大学赤潮与海洋生物学研究中心 广州 510632)

提要 分别以高氮(摩尔 C/N=8.5)、低氮(C/N=12.7)和氮添加(C/N=9.6)亚心形四片藻(*Tetraselmis subcordiformis*)喂食安氏伪镖水蚤(*Pseudodiaptomus annandalei*)的幼体和成体,研究了此水蚤在不同氮条件下的生长、发育和摄食。随着藻细胞 C/N 比值的升高,安氏伪镖水蚤的生长速率从(0.067±0.001)/d 减缓到(0.056±0.001)/d,同时,高氮条件下,幼体分别发育 5d 和 18d 后进入桡足幼体期和成体期,氮添加实验组与之相仿,低氮条件下则推迟到第 8 天进入桡足幼体期。随着藻细胞 C/N 比值的升高,安氏伪镖水蚤各个时期个体的氮含量显著降低,存活率也随之降低。处于高氮或氮添加条件下的无节幼体、桡足幼体和成体的氮摄食率 $[(0.53-0.95)\times 10^{-4}\text{mgN}/(\text{ind}\cdot\text{h})]$ 均比低氮条件 $[(0.32-0.6)\times 10^{-4}\text{mgN}/(\text{ind}\cdot\text{h})]$ 要高,但仅成体的碳摄食率在高氮条件下达 $(8.11\pm 1.21)\times 10^{-4}\text{mgC}/(\text{ind}\cdot\text{h})$,明显高于低碳条件下的 $(7.54\pm 0.35)\text{mgC}/(\text{ind}\cdot\text{h})$ 。结果表明:氮缺乏对安氏伪镖水蚤的生长发育和摄食等均有明显的抑制作用。氮添加条件下的饵料仅部分逆转这种抑制作用,暗示安氏伪镖水蚤的生长和摄食除受氮元素的直接限制外,还可能由于饵料在低氮时缺乏某些化合物而受限。

关键词 桡足类, 生长, 摄食, 氮

中图分类号 P76

浮游植物生长受氮元素限制的情况常出现在远洋海区,然而,由于近年来人类活动的日益频繁,海洋环境营养盐比例的失衡不断加剧,越来越多的研究显示,包括近岸海域在内的不同海域,氮元素正成为主要的限制因子或潜在的限制因子(杨东方等, 2000; 张平等, 2001; Miao *et al*, 2006; Elser *et al*, 2007)。氮磷营养盐比例的失衡使浮游植物种类组成和群落结构发生改变,同时它们作为饵料的营养价值也发生变化。随着水体高碳氮和低氮磷比值(氮限制)的出现,浮游植物细胞碳氮比值随之升高而氮磷比值降低,以至于偏离了 Redfield 比值,营养价值降低。海洋桡足类是浮游食物链中的主要功能群体,是将能量和物质从初级生产力向高营养级传递的重要中间环节。这个类群的生物的含氮量普遍较高(>5%干重),海区营养盐比例的失衡是否使桡足类的生长发育受

到氮元素的限制逐渐成为热点问题(Nieuwerburgh *et al*, 2004; Miller *et al*, 2008)。然而,迄今为止此类研究还较少。近年来,有研究表明海洋桡足类的碳氮磷构成确实随着饵料的元素组成变化而变化, Nieuwerburgh 等(2004)发现用处于氮限制的浮游植物作为饵料喂食桡足类,其碳氮比明显升高, Miller 等(2008)也报道了用具有不同特征碳氮比值的饵料喂食汤氏纺锤水蚤时,其碳氮比值呈现 20%—30%的波动。另一些学者则认为桡足类的生长可能不是受氮元素的直接限制,而氮限制导致的饵料中某些化合物(氨基酸或脂类等)的减少才是桡足类受限的主要原因(Anderson *et al*, 1995)。Jones 等(2002)的研究反驳了后一种说法,他们指出低氮的藻细胞喂食汤氏纺锤水蚤所产生的产卵率低和生长延滞并非由于缺乏必需脂肪酸(EFA)所致。显然,桡足类是否受到氮限制的问题存在争议。

* 国家重点基础研究发展计划(973)项目, 2011CB403603 号; 国家自然科学基金青年基金项目, 40906068 号; 广东省自然科学基金项目, 9451063201002243 号; 中央高校基本科研业务费专项资金, 21611427 号。何学佳, 副研究员, E-mail: hexuejia@hotmail.com

收稿日期: 2011-12-31, 收修改稿日期: 2012-02-28

有研究表明,我国东南沿海的某些区域,如深圳湾等,已从 2002 年以前的磷限制转变为现在的潜在性氮限制(孙金水等, 2010; 张静等, 2010), 氮条件的转变可能会影响海域的桡足类种群的动态及功能。据此,本研究选取了广布于我国东南沿岸及印度洋海域的广盐性海洋桡足类: 安氏伪镖水蚤(*Pseudodiaptomus annandalei*), 对其驯化后, 观察测定它们在不同氮条件下的生长、发育和摄食, 并进行短时的添加实验, 旨在研究安氏伪镖水蚤对不同氮条件的响应, 同时验证是否存在氮元素的直接限制。

1 材料与方法

1.1 实验动物的采集与处理

安氏伪镖水蚤(*Pseudodiaptomus annandalei*)采自深圳红树林近岸(北纬 22°31'24", 东经 113°59'44", 水温 20℃, 盐度 18)。于 2L 烧杯中驯化培养, 培养温度为(22±1)℃, 盐度 20, 照度 1000 lx, 光周期为 L:D = 12h:12h, 驯化时所投饵料为角毛藻(*Chaetoceros* sp.) 和骨条藻(*Skeletonema costatum*)。实验期间用的饵料为亚心形四片藻(*Tetraselmis subcordiformis*)。安氏伪镖水蚤的驯化长达 10 代以上, 动物完全适应了实验室的培养条件。实验前, 用广口滴管挑出健康、活泼、趋光性强的带卵雌体, 移至培养皿中单独培养, 取其子代进行实验。

1.2 饵料藻

将亚心形四片藻培养在 *f/2* 培养基(氮浓度为 32 μmol/L)和不加氮的 *f/2* 培养基(0μmol/L)中, 得到高氮含量(C/N=8.5)和低氮含量(C/N=12.7)的藻细胞(表 1)。培养温度为 22℃, 光照为 5000 lx, 光周期为 L:D = 12h:12h。10d 后, 离心收集藻细胞后悬浮于事先用 GF/F (Ø=47.0mm)玻璃纤维滤膜过滤的海水中。

1.3 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的生长发育

分离同一个烧杯培养的带卵雌体 24h 之内产生的幼体, 用宽口吸管挑选长度相同的个体(约 365μm)移至六孔板中培养。每孔 20 只幼体, 三个平行样, 分别用高氮和低氮亚心形四片藻喂食。另一个实验组为

氮添加组, 低氮藻细胞在喂食前短时(1—2min)按照(3.2×10⁻⁵μmol/cell)添加氮元素(NaNO₃)。初始的藻细胞密度均为 1mgC/L, 待无节幼体进入桡足幼体后, 转移到盛有 40ml 过滤海水的 50ml 烧杯中培养。每天照此浓度补充饵料, 每 3 天更换一次培养液。待安氏伪镖水蚤由桡足幼体进入成体后(约 18 天), 培养结束。

每天在显微镜下观察安氏伪镖水蚤的生长情况, 记录生长阶段以及死亡个数。每个平行样随机取 5 只水蚤, 测其体长。按照公式 $g = [\ln(l_t) - \ln(l_0)] / t$, 计算安氏伪镖水蚤在不同氮条件下的比生长速率。其中, l_t 表示培养当天的安氏伪镖水蚤体长, l_0 表示初始的水蚤体长, t 表示培养的天数。

1.4 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的摄食率

挑取安氏伪镖水蚤无节幼体 II 期、桡足幼体 I 期和雌性成体各 27 只, 分别置于装有 200ml 海水的烧杯中饥饿 12h, 排空肠道。随机将 27 只个体平均分置于 9 个装有 24ml 海水的 50ml 烧杯中(3 只/杯)。设定三个实验组, 每组三个平行样, 分别喂食高氮、低氮及氮添加亚心形四片藻, 另设空白对照(无蚤体)。初始饵料浓度为 1mgC/L, 即细胞密度分别为 7.8×10³、1.2×10⁴ 和 1.3×10⁴ cells/ml。24h 后抽取 1ml 培养液测其藻细胞密度, 结合空白依照 Frost(1972)的公式进行安氏伪镖水蚤对单胞藻的滤水率和摄食率的计算:

$$F = \frac{V}{N} \times \frac{\ln C_1 - \ln C_2}{t}$$

$$G = F \times C = \frac{V}{N} \times \frac{\ln C_1 - \ln C_2}{t} \times \frac{C_0 - C_2}{\ln C_0 - \ln C_2}$$

$$I = GC_C \quad \text{or} \quad I = GC_N$$

式中, F 为滤水率, 即每只桡足类每小时过滤的含有一定数量浮游植物的海水量[ml/(ind·h)]; G 为滤食率, 即每只桡足类每小时过滤的饵料细胞数[cells/(ind·h)]; I 为摄食率, 即每只桡足类每小时摄食的生物量[mg/(ind·h)]; V 为实验容器体积(ml), N 为每个实验杯中桡足类个体数(ind), C_0 为起始饵料浓度(cells/ml), C_1 为对照瓶的藻液最终密度(cells/ml), C_2 为实验瓶的藻类终密度(cells/ml), t 为实验时间(h), C_C 和 C_N 分别

表 1 不同氮条件下亚心形四片藻的元素组成
Tab.1 Elemental compositions of *P. subcordiformis* under different N conditions

培养条件(μmol/L)	细胞 C 含量(×10 ⁻⁷ mg/cell)	细胞 N 含量(×10 ⁻⁷ mg/cell)	C/N(摩尔比)
<i>f/2</i> (32.0)	1.28±0.12	0.15±0.02	8.5±0.1
<i>f/2</i> -N 短时添加(32.0)	0.86±0.03	0.09±0.01	9.6±0.2
<i>f/2</i> -N (0.0)	0.76±0.02	0.06±0.02	12.7±0.1

为每个藻细胞的碳和氮含量(mg/cell)。

1.5 亚心形四片藻和安氏伪镖水蚤的元素组成分析

将亚心形四片藻离心(4000r/min)8min 浓缩, 然后过滤(低气压)在 GF/F 膜(预先经 480°C 煨烧 2h)上, 60°C 烘干后用于测定藻细胞的 C、N 含量。C、N 含量用 CNH 元素分析仪(Series II CHNS/O Analyzer, PerkinElmer Instruments)加以测定。每个氮条件三个平行样。

挑取健康的<12h 的初生安氏伪镖水蚤幼体 900 只, 用高氮、低氮、氮添加四片藻喂养, 初始的藻细胞密度均为 1mgC/L。待其进入无节幼体 VI、桡足幼体 I、成体后, 收集以测其身体氮含量。每个实验组 2 个平行样。每个样放入 100 只水蚤, 安氏伪镖水蚤个体收集之后, 在 60°C 下烘干。其余 300 只<12h 幼体直接进行氮含量的测定。C、N 含量用 CNH 元素分析仪(Series II CHNS/O Analyzer, PerkinElmer Instruments)测定。

1.6 数据统计分析

用 SPSS 软件包中的单因素方差分析(ONEWAY-ANOVA)比较不同氮条件下安氏伪镖水蚤的生长速率、发育时间和摄食率等。

2 结果

2.1 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的生长

如图 1 所示, 安氏伪镖水蚤在为期 18d 的生长实验中, 不同氮条件下的个体的体长变化存在差异。由体长可以推知比生长速率, 高氮和氮添加条件下(C/N=8.5 或 9.6)的安氏伪镖水蚤生长速率达到 $g = (0.067 \pm 0.001)/d$ 和 $g = (0.062 \pm 0.005)/d$, 但在低氮条件下(C/N=12.7)的生长速率为 $g = (0.056 \pm 0.001)/d$, 显著低于前两个实验组($P < 0.01$, One-way ANOVA)。

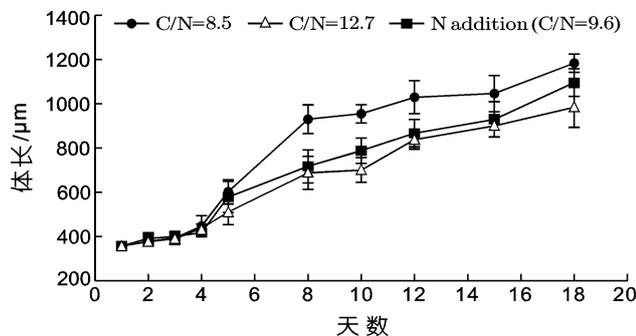


图 1 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的体长

Fig.1 Daily body length of *P. annandalei* in N-deficiency
注: $P < 0.01$, One-way ANOVA, 呈现由无节幼体到成体逐渐增加的趋势, Means \pm SD, $n=3$

2.2 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的体氮含量变化

通过测定, 初生安氏伪镖水蚤的氮含量为干重的(5.51 \pm 0.43)%, 在喂食高氮、低氮及氮添加的亚心形四片藻后, 体氮含量变化如表 2 所示, 无论是安氏伪镖水蚤的无节幼体 VI、桡足幼体 I 还是成体的个体, 平均身体氮含量均呈现出较为一致的趋势: 高氮条件下的水蚤氮含量最高, 氮添加四片藻喂养的水蚤氮含量其次, 而低氮条件下的个体氮含量最低。不同氮条件下的个体在三个发育期都显示出氮含量的差异性($P < 0.01$, One-way ANOVA)。此外, 不同生长阶段的个体的氮含量也彼此不同。

表 2 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的体氮含量(%干重)
Tab.2 Nitrogen body burdens (% DW) of *P. annandalei* under different N conditions

饵料类型 (C/N)	安氏伪镖水蚤体氮含量(%干重)		
	无节幼体 VI	桡足幼体 I	成体
高氮(8.5)	5.76 \pm 0.01 ^a	6.76 \pm 0.01 ^a	8.70 \pm 0.03 ^a
低氮(12.7)	3.13 \pm 0.02 ^b	4.78 \pm 0.02 ^b	6.54 \pm 0.01 ^b
氮添加(9.6)	5.04 \pm 0.18 ^c	5.88 \pm 0.01 ^c	7.50 \pm 0.02 ^c

注: 不同上标字母代表显著性差异($P < 0.05$)

2.3 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的发育

图 2 为安氏伪镖水蚤在喂食不同氮含量饵料时各个生长阶段(无节幼体, 桡足幼体和成体)的历时长短。平均来看, 高氮四片藻喂养的水蚤在第 5 天从无节幼体时期过渡到桡足幼体时期, 而进入成体所需的平均天数是第 18 天, 其中氮添加饵料喂养的个体与之相仿(One-Way ANOVA, $P > 0.05$)。然而, 低氮条件下的安氏伪镖水蚤从无节幼体进入桡足幼体 1 期平均需要 8 天, 在实验结束时(第 18 天), 个体还未完全进入成体, 个体发育明显比高氮和氮添加实验组迟缓($P < 0.05$, One-way ANOVA)。

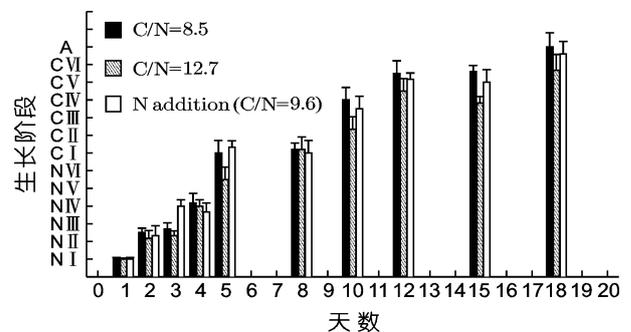


图 2 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的发育

Fig.2 Developmental stages of *P. annandalei* raised in N-deficiency

2.4 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的存活率

图 3 显示了不同氮条件下安氏伪镖水蚤的存活情况。培养的前 3 天, 不同氮条件下的水蚤的存活率相差不大, 都维持在 60% 以上。但是随着培养天数的增加, 安氏伪镖水蚤存活率差别增大, 随着饵料碳氮比例的升高, 个体的存活率明显降低, 当实验进行至第 18 天的时候, 高氮和氮添加条件下(C/N=8.5 和 9.6) 的喂食的安氏伪镖水蚤, 具有相近的存活率为(60±5)%和(58±3)% ($P=0.37$), 而在低氮条件下(C/N=12.7) 的安氏伪镖水蚤, 存活率仅为(40±3)%。单因子方差分析显示了低氮实验组与另两个实验组存在显著差异($P<0.05$), 表明低氮饵料喂食显著影响了安氏伪镖水蚤的存活力。

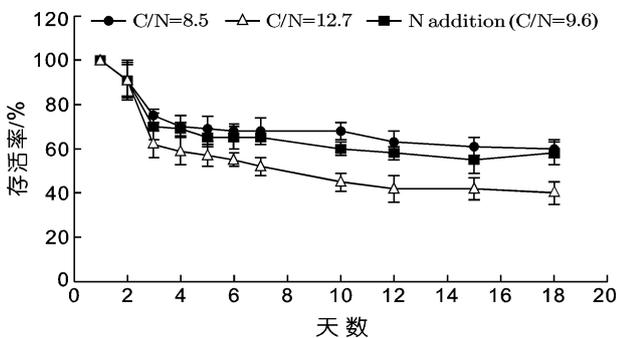


图 3 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的存活情况

Fig.3 Survival rates of *P. annandalei* under N-sufficiency and N-deficiency algal diets

2.5 在不同氮条件下安氏伪镖水蚤的摄食

从表 3 可以看出, 随着饵料 C/N 比例的升高, 无节幼体、桡足幼体和成体的摄食率和清滤率有明显减少的趋势, 其中成体下降幅度最大, 摄食率从(8.11±1.21)×10⁻⁴ mgC/(ind·h) 降低至(5.77±1.40)×10⁻⁴ mgC/(ind·h),

而清滤率从(1.95±0.29)ml/(ind·h)降低至(1.38±0.08) ml/(ind·h)。单因子方差分析显示成体阶段的安氏伪镖水蚤在高氮和低氮或氮添加条件下摄食率和清滤率均呈显著性差异($P<0.05$)。安氏伪镖水蚤对氮元素的摄食则呈现不同的趋势, 无节幼体在高氮和氮添加条件下对氮的摄食率高于低氮条件下的个体, 但桡足幼体和成体在低氮和氮添加条件下, 对氮的摄食率差别不大, 都显著低于高氮条件下的个体。由此表明氮缺乏可明显抑制安氏伪镖水蚤各个发育时期的个体对碳元素或氮元素的摄入。

3 讨论

3.1 亚心形四片藻和安氏伪镖水蚤的氮含量变化

在氮充足和缺氮条件下培养的亚心形四片藻的氮含量相差 1.5 倍, C/N 比值分别为 8.5 和 12.7。Augustin 等(2006)运用类似方法培养蓝隐藻 4d 之后, 得到的高氮和低氮摩尔 C/N 比值分别为 4.5 和 9.1。本研究所用的培养时间为 10d, 同时, 不同类群的藻细胞可能具有不同的元素组成(Miller *et al.*, 2008), 因此造成了研究结果的差异性。此外, 本研究还对低氮亚心形四片藻进行了瞬时氮元素的添加, 藻细胞的氮含量显著增加, C/N 比值因此减少, 较接近低氮条件下的藻细胞。在这个过程中, 由于时间很短, 氮含量提高的原因可能仅仅是无机氮盐的累积, 藻细胞含氮化合物的增加的可能性不大。

本研究首次对海洋桡足类在氮充足和氮缺乏条件下体氮含量的变化进行了测定。无论无节幼体、桡足幼体还是成体时期, 安氏伪镖水蚤的氮含量都随着饵料氮缺乏的加剧而减少, 减少的幅度达 13%—46%。近年来, 有研究表明海洋桡足类的碳氮磷构成

表 3 不同氮条件下的安氏伪镖水蚤摄食率和清滤率

Tab.3 Ingestion rates and clearance rates of *P. annandalei* under different N conditions

氮条件(C/N)	摄食率[×10 ⁻⁴ mg/(ind·h)]					
	无节幼体		桡足幼体		成体	
	C	N	C	N	C	N
高氮(8.5)	4.49±1.10 ^a	0.53±0.13 ^a	6.71±0.12 ^a	0.79±0.01 ^a	8.11±1.21 ^a	0.95±0.14 ^a
低氮(12.7)	3.76±0.12 ^a	0.32±0.02 ^b	5.74±0.80 ^a	0.48±0.07 ^b	5.77±1.40 ^b	0.60±0.15 ^b
氮添加(9.6)	4.10±0.25 ^a	0.39±0.01 ^a	6.02±0.85 ^a	0.60±0.08 ^b	7.54±0.35 ^a	0.60±0.03 ^b
清滤率[ml/(ind·h)]						
高氮(8.5)	1.08±0.26 ^a		1.61±0.03 ^a		1.95±0.29 ^a	
低氮(12.7)	0.90±0.03 ^a		1.38±0.19 ^a		1.38±0.34 ^b	
氮添加(9.6)	0.98±0.06 ^a		1.44±0.20 ^a		1.81±0.08 ^b	

注: 不同上标字母代表显著性差异($P<0.05$)

确实随着饵料的元素组成变化而变化, Nieuwerburgh 等(2004)发现氮限制的浮游植物喂食的桡足类的碳氮比会有所提高, Miller 等(2008)也报道了用具有不同特征碳氮比值的饵料喂食汤氏纺锤水蚤饵料时, 水蚤的碳氮比值呈现 20%—30%的波动。其中无节幼体降低的幅度最大, 显示这个时期的个体可能易受氮缺乏的影响。在氮添加实验组, 个体的氮含量介于高氮和低氮个体之间, 表明氮的瞬时补充能部分逆转氮限制的影响。

3.2 氮缺乏时安氏伪镖水蚤的生长和发育

本研究的整个培养期间, 安氏伪镖水蚤从无节幼体发育至成体, 个体的体长随着氮条件的不同呈现明显分化, 氮缺乏条件下的个体体长始终比氮充足条件下的个体短得多, 在桡足幼体时期尤为明显。从氮充足($C/N=8.5$ 或 9.6)到氮缺乏($C/N=12.7$), 安氏伪镖水蚤的生长速率减缓了 16%, 同时, 从无节幼体到桡足幼体的发育所需的时间延长了 3d, 从桡足幼体 IV 进入成体期也有所滞后, 显示了氮缺乏对安氏伪镖水蚤个体生长和发育有明显的延缓作用。不仅如此, 氮缺乏还使安氏伪镖水蚤的存活率大幅降低, 说明氮的缺乏不仅延缓水蚤的发育进程, 而且还可能直接影响其生存力, 因此氮的缺乏可直接影响整个种群的数量。Jones 等(2002)对汤氏纺锤水蚤和克氏纺锤水蚤的研究也证实了在喂食 C/N 比为 10—20 的饵料时, 两种水蚤的生长较 C/N 为 5—6 时迟缓。

3.3 不同氮条件下安氏伪镖水蚤的摄食率

氮缺乏对安氏伪镖水蚤各个时期的个体的氮摄入有明显的影 响, 当用摄入的颗粒数来表示摄食率时, 不同氮条件下的摄食率差别并不大, 因此, 其主要的原因是饵料颗粒的氮元素含量的差异造成了对 C 或 N 的摄入量的差异。Jones 等(2002)研究不同氮条件下汤氏纺锤水蚤群体对威氏海链藻、海洋球石藻和 *Gymnodium pigmentosum* 组成的混合饵料的摄食发现, 此水蚤对氮限制的威氏海链藻和海洋球石藻的累积摄食 C 量明显低于摄食氮充足藻细胞, 对后一种藻的摄食则是相反。Augustin 等(2006)对高氮和低氮条件下汤氏纺锤水蚤和克氏纺锤水蚤的研究得到了截然不同的结果。较低食物浓度下, 摄食率在 $1—3\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ 变化, 不随氮条件和水蚤种类的不同而改变, 当食物浓度增加一倍, 克氏纺锤水蚤摄食氮充足蓝隐藻的摄食率为 $6.0\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$, 明显高于摄食氮缺乏饵料的摄食率 [$2.0\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$], 汤氏纺锤水蚤的摄食率也增长了一倍。本研究中安氏伪镖水蚤的日

摄食率为 $9—19\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$, 高于以上纺锤水蚤的摄食率。这可能是由于不同桡足类种类之间的差异性。因此也表明, 安氏伪镖水蚤可能无法对摄食率进行调节来对抗氮缺乏。纺锤水蚤在氮缺乏时提高摄食率, 可能是对低氮环境的一种适应, 藉此来对抗低氮带来的影响。而在本研究中, 安氏伪镖水蚤可能不具备调节摄食率来调节营养摄入量的能力, 或许具有其它特有的适应策略, 这需要作者下一步的深入研究。

Miller 等(2008)、Nieuwerburgh 等(2004)以及本研究所得的结果表明饵料氮元素的缺乏直接影响桡足类的体氮含量和 C/N 比值, 据此推断: 桡足类直接受氮元素限制的可能性极大。但亦有学者持相反意见。Anderson 等(1995)认为氮限制导致的饵料中某些化合物的减少才是桡足类受限的主要原因, 这其中可能包括生长所必需但自身无法合成的氨基酸等。Breteler 等(2005)分别用氮限制和磷限制条件下培养的饵料喂食长角宽水蚤和 *Pseudocalanus elongates*, 桡足类的生长延滞, 同时营养限制的藻细胞的不饱和脂肪酸和甾醇的组分含量显著降低。然而, 藻细胞的氮含量与化合物的含量变化一致, 因此很难区分是低氮还是化合物减少最终导致产卵量减少。Jones 等(2002)的研究却从另一方面证明了氮限制的存在, 他们在研究中选择了在低氮条件下脂肪酸组份可互补的浮游植物种类, 将藻细胞混合之后喂食水蚤, 然而低氮的藻细胞喂食汤氏纺锤水蚤仍然产生了产卵率低和生长延滞的情形, 显示了氮限制的直接作用。

浮游桡足类氮的直接限制与化合物限制的并存或是另一种可能, 本研究为这种可能性提供了初步和间接的证据。在本研究中, 经氮添加的藻细胞的 C/N 比值(9.6), 接近高氮藻细胞(8.7), 因此短时添加的藻细胞仅仅积累了氮盐, 无法以此来合成氨基酸, 而脂肪酸等的合成不足也无法在短时期内得到改善, 因此, 这样的处理仅能部分地逆转氮缺乏对藻细胞营养价值的影响。氮添加藻细胞喂养的安氏伪镖水蚤显示出的氮含量介乎于高氮和低氮环境下的个体, 而体长特征更接近于低氮个体, 但从生长速率、发育、死亡率和氮摄食率更接近于高氮环境下的个体。这些数据似乎显示了安氏伪镖水蚤在低氮饵料喂食时, 处于氮限制状态, 氮元素的补足, 使生长发育等得到恢复, 但仅仅是部分的恢复, 因此, 氮限制以外, 某些化合物的缺失亦有可能是原因之一。但本研究并未就氨基酸、脂肪酸等进行测定, 因此, 这一结果仅仅提供了间接证据。

4 结语

海洋生态环境中营养盐的不平衡可能改变浮游桡足类的生理状态,影响海洋浮游食物链中的能量传递和物质循环。本研究对海洋桡足类安氏伪镖水蚤在低氮条件下的生长发育及摄食进行了测定,结果表明海洋桡足类在低氮状态下,个体氮含量减少,同时出现了生长发育减缓,死亡率提高,清滤率和摄食率降低等现象,证实了海洋桡足类亦受到氮元素的直接限制。同时,作者认为,氮缺乏导致的某些化合物的缺乏亦有可能是造成生长缓慢等的机制之一,但要获得这方面的直接佐证有赖于作者今后的深入研究。

参 考 文 献

- 孙金水, WAI Onyx Wing-Hong, 王伟等, 2010. 深圳湾海域氮磷营养盐变化及富营养化特征. 北京大学学报(自然科学版), 46(6): 960—964
- 杨东方, 李宏, 张越美等, 2000. 浅析浮游植物生长的营养盐限制及其判断方法. 海洋科学, 24(12): 47—50
- 张平, 沈志良, 2001. 营养盐限制的水域性特征. 海洋科学, 25(6): 16—19
- 张静, 张瑜斌, 周凯等, 2010. 深圳湾海域营养盐的时空分布及潜在性富营养化程度评价. 生态环境学报, 19(2): 253—261
- Anderson T R, Hessen D O, 1995. Carbon or nitrogen limitation in marine copepods? Journal of Plankton Research, 17: 317—331
- Augustin C, Boersma Maarten, 2006. Effects of nitrogen stressed algae on different *Acartia* species. Journal of Plankton Research, 28: 429—436
- Breteler K W C M, Schogt N, Rampen S, 2005. Effect of diatom nutrient limitation on copepod development: role of essential lipids. Marine Ecology Progress Series, 291: 125—133
- Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E *et al*, 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 10: 1135—1142
- Frost B W, 1972. Effects of size and concentration on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnology and Oceanography, 17: 805—815
- Jones R H, Flynn K J, Anderson T R, 2002. Effect of food quality on carbon and nitrogen growth efficiency in the copepod, *Acartia tonsa*. Marine Ecology Progress Series, 235: 147—156
- Miao A J, Hutchins D A, Yin K D *et al*, 2006. Macronutrient and iron limitation of phytoplankton growth in Hong Kong coastal waters. Marine Ecology Progress Series, 318: 141—152
- Miller C A, Roman M R, 2008. Effects of food nitrogen and concentration on the forms of nitrogen excreted by the calanoid copepod, *Acartia tonsa*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 359: 11—17
- Nieuwerburgh L V, Wänstrand I, Snoeijs P, 2004. Growth and C : N : P ratios in copepods grazing on N- or Si-limited phytoplankton blooms. Hydrobiologia, 514: 57—72

GROWTH AND INGESTION OF *PSEUDODIAPTOMUS ANNANDALEI* UNDER DIFFERENT NITROGEN CONDITIONS

HE Xue-Jia, ZHANG Jun-Gang, SHI Chen, LÜ Bo-Dong

(Research Center for Harmful Algae and Marine Biology, Jinan University, Guangzhou, 510632)

Abstract Fed on cells of *Tetraselmis subcordiformis* with high nitrogen content (HN, molar C/N=8.5), low nitrogen content (LN, C/N=12.7) and with short-term addition of nitrogen after culture in f/2 medium without N (AN, C/N=9.6), the Growth, development and ingestion of *Pseudodiaptomus annandalei* were investigated. With the increase of C/N of algal cells, growth rate of *P. annandalei* decreased from (0.067 ± 0.001) to $(0.056 \pm 0.001) \text{ d}^{-1}$. Nauplii entered into copepods or maturation on Day 5 or 18 after birth under HN condition. Under LN condition, they developed into copepods on Day 8. N contents of nauplii, copepods and adults of *P. annandalei* decreased with the increase of C/N of algal cells. So did the survivorship. *P. annandalei* of all three life stages under HN or AN conditions had higher ingestion rates in terms of N $[(0.53—0.95) \times 10^{-4} \text{ mgN}/(\text{ind} \cdot \text{h})]$ than those under LN condition $[(0.32—0.6) \times 10^{-4} \text{ mgN}/(\text{ind} \cdot \text{h})]$. However, only adults under HN had higher C ingestion rate than their counterparts under LN condition $[(8.11 \pm 1.21) \times 10^{-4} \text{ vs. } (7.54 \pm 0.35) \text{ mgC}/(\text{ind} \cdot \text{h})]$. N deficiency significantly suppressed the growth, development and ingestion rate in *P. annandalei*. The short-term addition of N partly reversed the suppression by LN.

Key words Copepod, Growth, Ingestion rate, Nitrogen