

黄海中华哲水蚤 C5 发育期油脂积累初步研究*

孙 松^{1,3} 王世伟^{1,2} 李超伦¹

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境重点实验室 青岛 266071;

2. 中国科学院研究生院 北京 100049; 3. 胶州湾海洋生态系统国家野外研究站 青岛 266071)

提要 根据 9 个黄海调查航次的数据, 研究了黄海中华哲水蚤 C5 发育期油脂积累的区域、季节变化, 并探讨了中华哲水蚤油脂积累对其生理、生活史的可能作用。在黄海近岸海域, 中华哲水蚤 C5 期油囊体积常年较小; 而在陆架海域则表现出明显的季节差异。在陆架区, C5 期的油囊体积与度夏过程联系密切: 最大油囊体积(可占前体部体积的 30%以上)出现于度夏准备期(5、6 月), 随着度夏过程的进行, 油囊体积因代谢而不断消耗, 至 12 月时, 油囊体积降低到与近岸种群无异; 次年 4 月以后, 油脂积累可以随着食物条件好转而再次开始积累。通过对比北大西洋的飞马哲水蚤, 作者认为, 黄海陆架区中华哲水蚤所积累的油脂很可能是种群休眠时期的重要能量来源。另外, 油脂积累量可能是休眠的诱导因素。

关键词 中华哲水蚤, 黄海, 油脂, 度夏, 生活史

中图分类号 Q958

中华哲水蚤是黄、东海浮游动物优势种与关键种(陈清潮, 1964; 谢志浩等, 2009), 在食物网中处于承上启下的核心地位, 其种群动态最终可以影响到渔业资源的变动。研究表明, 桡足类的油脂积累对其繁殖、生长、滞育以及应对食物缺乏等均有重要作用(Lee *et al.*, 2006)。目前, 关于中华哲水蚤的研究主要集中于种群动态方面, 其油脂积累情况只有零星的描述性报道(Pu *et al.*, 2004; Nonomura *et al.*, 2008)。C5 期是中华哲水蚤度夏种群的主要组成部分, 其生理状态间接决定了中华哲水蚤的种群动态。本文中作者根据 9 个调查航次的数据, 以黄海中华哲水蚤 C5 期为研究对象, 定量研究了其油脂积累的季节、海区变化情况, 探讨了影响油脂积累的因素以及油脂在其生理活动、生活史中的可能作用, 以期理解中华哲水蚤度夏期间的能量利用策略、生活史的关键过程与油脂积累之间的相互关系提供科学数据。

1 材料与方法

1.1 样品采集

于 2006 年 4 月、9 月、10 月、12 月, 2007 年 3 月、4 月、5 月、6 月及 8 月在南黄海进行了 9 个航次调查。在各个航次, 浮游动物样品应用标准浮游动物大网(网口直径 0.8 m, 网孔直径 500 μm)采集, 于各个取样站位从距海底 4 m 处垂直拖网至水面。样品置于 5%福尔马林海水中保存。

1.2 样品测量与计算

回到实验室后, 每个站位随机挑取 40 个以上的中华哲水蚤 C5 期个体于解剖镜(ZEISS Stemi SV11 Apo)下进行拍照: 每组 5 个 C5 个体, 均侧面排布, 于 12 或 16 倍下拍照。之后对照片中 C5 期中华哲水蚤测量以下参数——a. 体长(PL): 前体部长度, 即前体部最顶端至后侧角之间的距离; b. 体宽(PW): 前体部侧面最宽处; c. 油囊长度(Lo): 中华哲水蚤的油囊

* 中国科学院新工程重要方向项目, KZCX2-YW-213-3 号; 国家自然科学基金重点项目, 40631008, 40830845 号; 国家基金委创新研究群体科学基金项目, 40821004 号; 国家重点基础研究项目, 2006CB40606 号; 中国科学院对外合作重点项目, GJHZ200808。孙 松, 博士, 研究员。Email: sunsong@qdio.ac.cn

收稿日期: 2010-02-10, 收修改稿日期: 2010-09-17

往往呈长柱状, 将两个尖端之间的距离作为长度; d. 油囊宽度(W_0): 油囊侧面最宽距离。样品拍照使用与解剖镜配套的相机“Axio Cam HRc”完成, 体长、油囊的测量、计算均使用“AxioVision4”软件完成。根据测量的参数, 按下面的公式(Svetlichny *et al.*, 2006)分别计算中华哲水蚤的前体部体积 $V_p(\text{mm}^3)$ 以及油囊体积 $OSV(\text{mm}^3)$:

$$V_p = 0.58 PL (PW^2)$$

$$OSV = (1/6) \pi L W^2$$

由于中华哲水蚤前体部的体长、体积随季节、海区变化, 且哲水蚤属(*Calanus*)桡足类的油囊体积往往受到其前体部体积的影响(Miller *et al.*, 2000), 为了便于比较, 根据油囊体积占前体部体积的比例, 定义平均油囊体积百分数($OSV\%$), 公式如下:

$$OSV\% = (OSV / V_p) \times 100\%.$$

1.3 统计分析

所有统计分析均使用 SPSS(13.0)统计软件完成。

(1) 对中华哲水蚤 C5 期的油囊体积 OSV 与水温、叶绿素 a 浓度以及平均体长等因素进行了 Pearson 相关性分析; (2) 应用单样本 K-S 检验(One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test)检验了各个月份冷水团区 $OSV\%$ 是否符合正态分布; (3) 应用 Mann-Whitney U 检验分析黄海中部陆架海区与近岸海区油脂积累的差别。

2 结果

2.1 $OSV\%$ 的季节、海区变化

如图 1 所示, 中华哲水蚤 C5 期个体的平均油囊体积百分数($OSV\%$)呈现出季节和海区变异。

(1) 黄海中部陆架海区: 从 2006 年 9 月直到次年 3 月, $OSV\%$ 呈下降趋势, 由 10% 左右降至 1% 左右; 从 2007 年 4 月开始, $OSV\%$ 开始增高, 至 5、6 月, 陆架区 $OSV\%$ 增长为全年最大值, 可达 30% 左右; 8 月, $OSV\%$ 降低至 20% 左右。作者选取了陆架海区的 3 个站位: S1-4(35.0°N, 123.0°E)、S1-5(34.5°N, 123.5°E)、S1-6(34.0°N, 124.0°E),

图 2 将这 3 站位的数据汇总, 可以更明显地观察到上述变化趋势。(2) 与陆架海区相比, 近岸海区的 $OSV\%$ 季节变动范围较小, 在 1%—10% 之间, 且变动趋势不明显。(3) 利用 Mann-Whitney U 检验对陆架海区与近岸海区的 $OSV\%$ 进行了比较, 结果表明: 2006 年 4 月, 两个区域的油脂积累量没有显著差别($P = 0.15$); 9、10 月陆架区的油囊体积显著高于近岸海区(均为 $P < 0.001$); 12 月, 两区域呈现出类似的油脂积累($P = 0.394$); 2007 年 3 月, 近岸区的油囊体积显著高于陆架区($P < 0.001$); 4 月, 陆架区的 $OSV\%$ 显著高于近岸区($P < 0.05$); 5、6、8 月, $OSV\%$ 保持了陆架区显著高于近岸区的趋势(均为 $P < 0.001$)。

2.2 黄海陆架海区 $OSV\%$ 频数分布变化

陆架海区 $OSV\%$ 频数分布的季节变化如图 3 所示: 2006 年 9 月至 2007 年 3 月, $OSV\%$ 逐渐偏向于低值分布, 含极小油囊或无油囊个体比例增大, 表明油囊的消耗过程; 2004 年 4 月, 这种趋势开始逆转, 表明此时 C5 开始积累油脂; 2007 年 5 月, 种群中多数个体含有较为明显的油囊, 少数个体的油囊几乎可以填

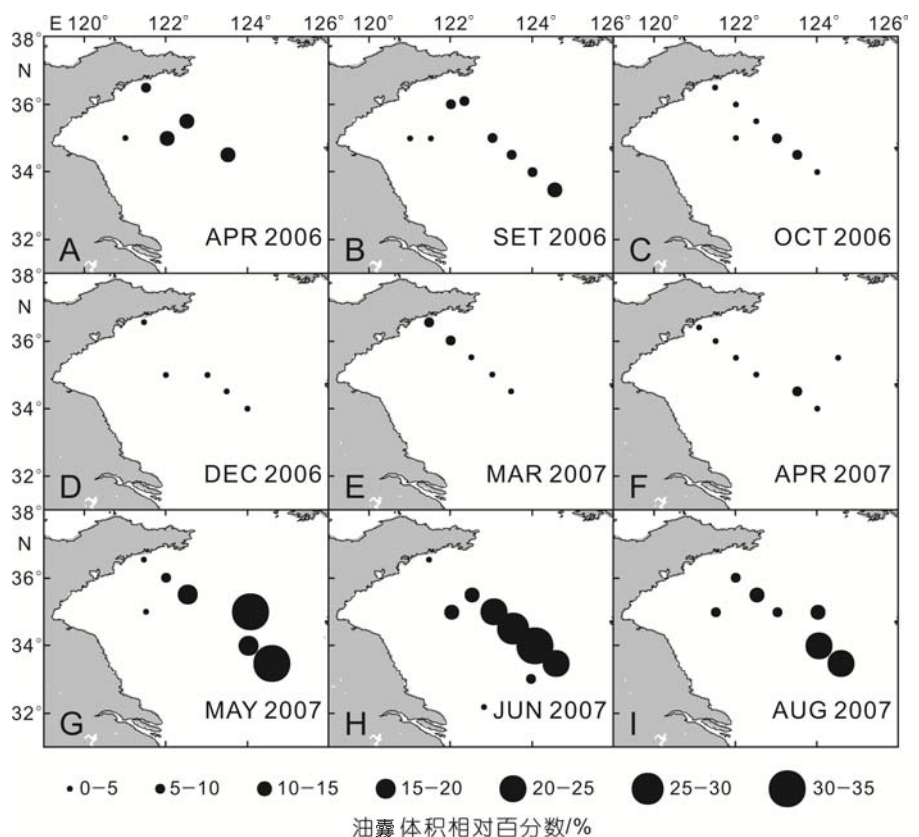


图 1 黄海中华哲水蚤 C5 期平均油囊体积相对百分数($OSV\%$)季节与海区变化。每站由超过 40 个测量数据计算。图中右下角标注了采样时间

Fig.1 The fraction of the oil sac volume to the prosome volume of the C5 *Calanus sinicus* in Yellow Sea. Sampling months were given

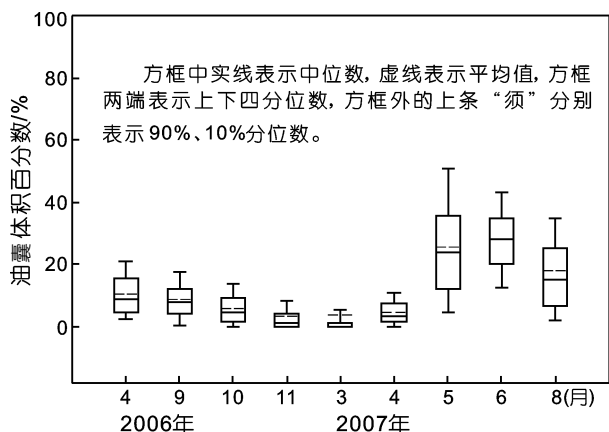


图2 黄海陆架区中华哲水蚤 C5 期油囊体积相对百分数 (OSV%)的季节变化(所用数据为黄海陆架区三站位数据汇总)

Fig.2 *Calanus sinicus*. Seasonal changes of the fraction of OSV to Vp of the C5 in the continental shelf area

充整个前体部(OSV%最高可达 80%), 不过此时含小油囊个体仍占相当的比重; 2007 年 6 月, 油囊积累更加明显, 含小油囊的个体比例少于 5 月, OSV%的区间较为集中, OSV%的上限大致为 63%; 2007 年 8 月,

OSV%的上限仍与 6 月相似, 不过无油囊、小油囊的个体比例显著增高, 说明在此期间油囊有所消耗。单样本 K-S 检验的结果表明: 2006 年 10 月、12 月以及 2007 年 3 月、4 月、8 月共 5 个航次 OSV%的分布不符合正态性($P < 0.01$), 可能由于无油囊、小油囊个体较高的比例而导致了极不对称的分布所致(图 3); 其余 4 个航次的 OSV%符合正态分布。

2.3 油囊体积与其它参数的关系

为探讨油囊体积与哪些因素有关, 综合了 9 个航次的所有数据, 进行了 Pearson 相关分析。结果表明, C5 期的油囊体积(OSV)与水温、叶绿素 *a* 浓度以及平均体长的相关关系均不显著(表 1)。这说明油囊体积很难应用以上这几个参数进行解释。

3 讨论

作者发现, 黄海陆架海区的中华哲水蚤 C5 期油脂积累、消耗过程恰好对应于种群的度夏过程(Sun, 2005): 5—6 月份, 冷水团初见雏形, 中华哲水蚤 C5 期个体比例升高, 开始积累大量油脂、准备休眠(图

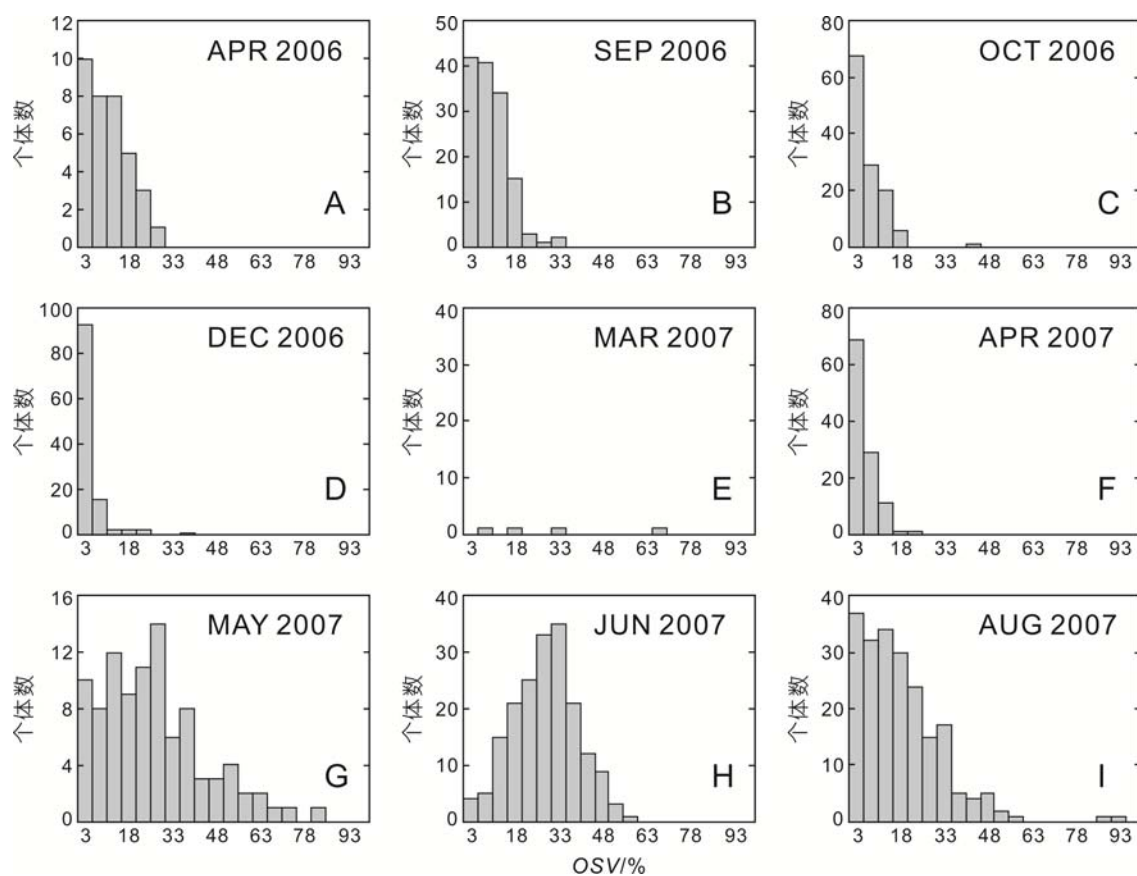


图3 黄海陆架区中华哲水蚤 C5 期油囊体积相对百分数(OSV%)频数分布的季节变化
纵坐标表示经测量位于 OSV%特定区间的 C5 期个体数

Fig.3 The seasonal distributions of the fraction of the oil sac volume of the C5 *Calanus sinicus* in the continental shelf areas

表 1 黄海中华哲水蚤 C5 期油囊体积、体长、温度以及叶绿素 *a* 之间的 Pearson 相关分析结果

Tab.1 *Calanus sinicus* C5. The results of the Pearson correlations between variables of oil sac volume (OSV)、prosoma length、temperature and Chlorophyll *a*

参 数	Pearson 相关系数	P 值	样本量(个)
体长	0.238	0.069	59
温度	0.063	0.638	58
叶绿素 <i>a</i>	-0.183	0.198	51

1); 在其后的整个度夏过程中(7—10 月), 种群以 C5 期为主(Pu *et al.*, 2004), 油脂含量持续降低, 直到 12 月冷水团完全消退。夏季, 冷水团内部的中华哲水蚤 C5 期个体呈现出休眠状态, 其代谢率、摄食率、蜕皮率极低, 且摄食率难以维持其代谢率(Li *et al.*, 2004; Pu *et al.*, 2004; Huo *et al.*, 2008)。在这种情况下, 陆架海区度夏种群的 C5 期个体的主要能量来源很可能是体内油囊所储存的脂类, 这恰好可以解释 5—6 月以后油脂体积的逐渐降低。

越冬期间的北大西洋的飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*) C5 期的最大油囊体积同样出现于准备、开始休眠时期(Miller *et al.*, 2000), 随后摄食停止, 开始休眠; 其越冬期间代谢所需能量依赖于所积累油脂(Hirche, 1996), 油脂含量随越冬过程而递减(Thorisson, 2006)。如此看来, 在度夏与越冬期间, 中华哲水蚤与飞马哲水蚤这两个物种不仅在种群动态、生活史方面较为类似(Sun, 2005), 在能量利用过程方面也很类似。在这种能量利用方式下, 休眠开始期的中华哲水蚤种群是否积累足够的油脂量以及油脂消耗的速率对整个度夏种群的存活率作用关键, 进而影响全年的种群动态。

桡足类休眠的启动与终止因素仍不清楚, 目前主要存在两类假说: 一是外源性假说, 认为休眠的启动与终止受到环境中的某种或某些因素所诱导, 如光周期、温度、食物缺乏(Miller *et al.*, 1991; Fiksen, 2000; Hind *et al.*, 2000; Niehoff *et al.*, 2005)等; 二是内源性假说, 认为休眠由内源性因素控制, 其中广受认同的是“油脂消耗假说”, 已经为许多实测数据所支持(Irigoien, 2004; Hassett, 2006; Johnson *et al.*, 2008; Tarrant *et al.*, 2008)。该假说认为, 体内储存油脂的量可以作为休眠启动与终止的诱导因素, 当油囊体积超过某一个阈值时, 桡足类开始休眠; 随着越冬过程的进行, 油脂逐渐被代谢消耗, 当其量达到某一个低阈值时, 休眠结束。整个过程可能与油脂所激发某种

激素(如蜕皮激素)分泌有关(Rey-Rassat *et al.*, 2002; Irigoien, 2004)。

本文的结果支持“油脂消耗假说”。依据此假说, Saumweber 等(2006)建立了飞马哲水蚤最长潜在休眠时间(Maximum Potential Diapause Duration)与体长、温度的关系模型。在本文调查期间, 冷水团内中华哲水蚤的栖息环境的温度通常为 10°C 以下, C5 期体长在 2.0 mm 左右, 代入 Saumweber 等(2006)的模型, 则最长休眠时间为 3 个月或更久。该模型计算结果基本上可以得到观测数据支持: 中华哲水蚤从 7 月进入休眠, 可以持续 3 个多月至 10 月末甚至更晚结束休眠。另外, 注意到近岸海区的中华哲水蚤 C5 期一直保持相对较低的油囊体积, 种群活跃, 不存在休眠现象; 而陆架海区种群于度夏期间积累大量脂类, 进行休眠(Pu *et al.*, 2004)。这种油脂含量与种群状态的对应现象说明很可能存在启动休眠的“油脂含量低阈值”, 当油脂积累低于这一阈值时, 种群不进入休眠, 而保持活跃状态; 反之, 种群进入休眠状态。

作者没有发现中华哲水蚤 C5 期油囊体积与环境及其自身因素之间存在显著关联, 根据现有数据较难解释影响油脂积累的因素。油脂积累过程与基因表达(Tarrant *et al.*, 2008)、激素分泌(Rey-Rassat *et al.*, 2002)等复杂的生理过程有关, 因而很难期待油囊体积与单一环境参数存在显著相关。目前尚无中华哲水蚤休眠期间基因表达方面的研究, 黄海陆架海区中华哲水蚤的油脂积累、休眠是否存在基因基础仍需进一步研究。

综上所述, 黄海中华哲水蚤油脂积累表现出显著的季节、海区差异, 陆架海区的油脂积累与中华哲水蚤种群的度夏过程紧密相关, 油脂积累量可能是休眠启动与结束的诱导因子。中华哲水蚤所积累的油脂在其休眠、度夏以及种群动态中具有重要作用。

致谢 “北斗号”与“科学三号”科学考察船的全体船员以及陶振铎与霍元子在采样时给予大力协助, 谨致谢忱。

参 考 文 献

- 陈清潮, 1964. 中华哲水蚤的繁殖、性比率和个体大小的研究. 海洋与湖沼, 6(3): 272—288
- 谢志浩, 王 悠, 唐学玺, 2009. 东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)对中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)摄食和消化酶活性的影响. 海洋与湖沼, 40(4): 494—499
- Fiksen Ø, 2000. The adaptive timing of diapause—a search for evolutionarily robust strategies in *Calanus finmarchicus*.

- ICES J Mar Sci, 57: 1825—1833
- Hassett R P, 2006. Physiological characteristics of lipid-rich “fat” and lipid-poor “thin” morphotypes of individual *Calanus finmarchicus* C5 copepodites in nearshore Gulf of Maine. *Limnol Oceanogr*, 51(2): 997—1003
- Hind A, Gurney W S C, Heath M *et al*, 2000. Overwintering strategies in *Calanus finmarchicus*. *Mar Ecol Prog Ser*, 193: 95—107
- Hirche H J, 1996. Diapause in the marine copepod, *Calanus finmarchicus*-a review. *Ophelia*, 44: 129—143
- Huo Y, Wang S, Sun S *et al*, 2008. Feeding and egg production of the planktonic copepod *Calanus sinicus* in spring and autumn in the Yellow Sea, China. *J Plankton Res*, 30: 723—734
- Irigoin X, 2004. Some ideas about the role of lipids in the life cycle of *Calanus finmarchicus*. *J Plankton Res*, 26(3): 259—263
- Johnson C L, Leising A W, Runge J A *et al*, 2008. Characteristics of *Calanus finmarchicus* dormancy patterns in the Northwest Atlantic. *ICES J Mar Sci*, 65(3): 339—350
- Lee R F, Hagen W, Kattner G, 2006. Lipid storage in marine zooplankton. *Mar Ecol Prog Ser*, 307: 273—306
- Li C, Sun S, Wang R *et al*, 2004. Feeding and respiration rates of a planktonic copepod (*Calanus sinicus*) overwintering in Yellow Sea Cold Bottom Waters. *Mar Biol*, 145: 149—157
- Miller C B, Cowles T J, Wiebe P H *et al*, 1991. Phenology in *Calanus finmarchicus*: hypotheses about control mechanisms. *Mar Ecol Prog Ser*, 72: 79—91
- Miller C B, Crain J A, Morgan C A, 2000. Oil storage variability in *Calanus finmarchicus*. *ICES J Mar Sci*, 57: 1786—1799
- Niehoff B, Hirche H J, 2005. Reproduction of *Calanus glacialis* in the Lurefjord (western Norway): indication for temperature-induced female dormancy. *Mar Ecol Prog Ser*, 285: 107—115
- Nonomura T, Machida R J, Nishida S, 2008. Stage-V copepodites of *Calanus sinicus* and *Calanus jashnovi* (Copepoda: Calanoida) in mesopelagic zone of Sagami Bay as identified with genetic markers, with special reference to their vertical distribution. *Prog Oceanogr*, 77(1): 45—55
- Pu X, Sun S, Yang B *et al*, 2004. Life history strategies of *Calanus sinicus* in the southern Yellow Sea in summer. *J Plankton Res*, 26: 1059—1068
- Rey-Rassat C, Irigoien X, Harris R *et al*, 2002. Energetic cost of gonad development in *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Mar Ecol Prog Ser*, 238: 301—306
- Saumweber W J, Durbin E G, 2006. Estimating potential diapause duration in *Calanus finmarchicus*. *Deep Sea Res II*, 53 (23—24): 2597—2617
- Sun S, 2005. Over-summering strategy of *Calanus sinicus*. *GLOBEC Int Newsl*, 11: 34
- Svetlichny L S, Kideys A E, Hubareva E S *et al*, 2006. Development and lipid storage in *Calanus euxinus* from the Black and Marmara seas: Variabilities due to habitat conditions. *J Mar Syst*, 59: 52—62
- Tarrant A M, Baumgartner M F, Verslycke T *et al*, 2008. Differential gene expression in diapausing and active *Calanus finmarchicus* (Copepoda). *Mar Ecol Prog Ser*, 355: 193—207
- Thorisson K, 2006. How are the vertical migrations of copepods controlled? *J Exp Mar Biol Ecol*, 329: 86—100

PRELIMINARY STUDY ON THE OIL STORAGE OF *CLANUS SINICUS* FIFTH COPEPODITES (C5) IN THE YELLOW SEA

SUN Song^{1,3}, WANG Shi-Wei^{1,2}, LI Chao-Lun¹

(1. Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071; 2. Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049; 3. Jiaozhou Bay Marine Ecosystem Research Station, Chinese Ecosystem Research Network, Qingdao, 266071)

Abstract We studied the regional and seasonal changes of the oil storage in the C5 stage of *Calanus sinicus* in Yellow Sea based on the data collected from 9 cruises. The oil sac of C5s in the nearshore areas was found small all year long. However, C5s from the continental shelf areas were found with great variation in the oil sac volume (OSV). As the dominant stage in the over-summering population, C5 showed maximum OSV between May-June when the population prepared to overwinter. The oil sac volume gradually decreases, and both the nearshore and shelf population showed no significant difference in the OSV by December. The decrease of the oil storage was probably caused by the metabolic consumption. After comparison to the data on *Calanus finmarchicus* in North Atlantic, we concluded that the oil storage of *Calanus sinicus* might be the main energy resource during dominant stage. These finding might have significance in understanding its life history in the Yellow Sea.

Key words *Calanus sinicus*, Yellow Sea, Oil Storage, Over-summering, Life History