

厦门港中华哲水蚤碳氮收支的研究^{*}

李少菁, 郭东晖, 陈峰, 林元烧, 陈钢

(厦门大学海洋系、亚热带海洋研究所, 福建 厦门 361005)

摘要:本文在分析厦门港中华哲水蚤元素组成基础上, 研究其各项生理速率并估算碳氮收支. 结果表明: 摄食率与饵料含量呈线性相关, 未发现饱和摄食. 同化效率介于92%~96%之间, 与饵料含量及摄食率无关. 呼吸率与摄食率及同化率均呈线性相关, 其SDA系数介于摄入碳量的9.3% (m/m) 或同化碳量的9.9% (m/m). 总氮排泄率随摄食率与同化率的提高而呈线性增加. 随着摄食率的提高, 分配给卵生产的能量也增多, 二者呈线性相关. 饵料中N含量是厦门港中华哲水蚤生长的主要限制因子, 当其对N的摄食率低于 $10.5 \times 10^{-3} (m/m)/d$ 时, 动物“负”生长.

关键词: 海洋生物; 碳氮收支; 实验研究; 中华哲水蚤; 生理速率; 福建

中图分类号: Q178.53

文献标识码: A

文章编号: 1000-8160 (2003)04-0415-07

在海洋生态系统中, 浮游动物种类繁多、数量大、分布广, 成为物质循环和能量流动的重要环节. Winberg(1956)提出著名的能量收支平衡方程式: $A - (R + E) = G + P^{[1]}$, 式中 A 为同化率, R 为呼吸率, E 为排泄率, G 为生长率, P 为生殖率. 这一方程被广泛应用于海洋生物的能学研究中, 尤以鱼类和软体动物的研究报道居多^[2~4].

对海洋浮游动物虽然已较深入地开展了生物学的研究, 内容涉及摄食、同化、代谢、生长及产卵等生理学的各个过程, 但尚少有综合上述过程以研究其能量收支的报道. 本文选择厦门港中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 在分析其元素组成的基础上, 研究其各项生理速率, 并估算其能量收支.

1 材料与方法

1.1 样品采集、培养与处理

厦门港中华哲水蚤样品于1999年11月至2001年5月用浮游生物水平拖网采得. 在黑暗恒温下, 以充氧3~4h的海水(经 $0.45 \mu m$ 过滤)培养, 培养密度为 $10 \sim 20$ 个/ dm^3 . 饥饿实验在 $15^\circ C$ 条件下进行, 连续培养2周以上; 生理速率的测定在 $18^\circ C$ 的条件下进行, 每隔12~24h更新等量海水与饵料, 连续培养4d. 实验设5个饵料含量组, 2个对照组, 每个实验组设3个平行样. 生理速率测定结束后, 将中华哲水蚤样用蒸馏水快速漂洗, 置于铝碟上; 卵和粪块收集在玻璃纤维滤膜(Whatman, GF/C)上, 以3% (m/m) 甲酸铵淋洗, 于 $60 \pm 1^\circ C$ 烘干至恒重, 冷却后用Perklin-ElmerAD2B电子天平称重.

* 收稿日期: 2002-11-21

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043708); 国家自然科学基金资助项目(39800021)

作者简介: 李少菁(1931~), 男, 教授.

1.2 生理速率的测定

当动物自海区采获后,先禁食驯养 24h 后测定基础代谢率,之后供饵连续培养,测定各项生理速率.摄食率(I)测定依平衡法^[5],以实验动物每天每毫克干重摄入的 C、N 含量 $[10^{-3}(m/m)/d]$ 来表示;同时记录产卵数和排粪块数,并换算为产卵率(P)和排粪率(F);按水瓶法^[6]同步测定呼吸率和氨氮排泄率.呼吸率基于呼吸商(0.86)^[7],转换为实验动物体每毫克干重碳的损失量 $[10^{-3}(m/m)/d]$,即每消耗 1mm³ 氧,相当于损失体碳 0.428μg. 相应的氨氮排泄率单位表示为 $[10^{-3}(m/m)/d]$.

1.3 元素含量分析

元素(C、H、N)含量组成分析用 Perkin-Elmer 240C 元素分析仪,以乙酰苯胺为标准,精度 0.0001. 溶解氧含量按改良的 Winkler 碘量滴定法^[7]测定. 氨氮含量采用靛酚蓝法^[8],亚硝酸氮、硝酸氮和总氮含量分别采用重氮-偶氮法、锌-镉还原法、过硫酸盐氧化法^[9]测定.

2 结果与讨论

2.1 元素含量组成

中华哲水蚤雌性成体(♀)C 含量高于桡足幼体(C_{IV}),而 H、N 含量则相反,其 C/N 值高于 H/N 值(表 1). 一般认为,元素比值可以显示主要有机物的组成,蛋白质和脂类 C/N 值分别为 2.9 和 113.2, H/N 值为 0.4 和 16.4^[7]. 中华哲水蚤元素组成及其比值表明其体内能贮以蛋白为主,反映了亚热带海洋浮游动物化学组成的一般特点,与 Bamstedt(1986)所总结的低纬度海域浮游桡足类的观测值相符^[10].

表 1 中华哲水蚤元素组成

Tab.1 Elemental composition of *C. sinicus*

实验生物	干重(mg/个)	C	H	N	H/N 值	C/N 值
C _{IV}	0.083	45.99	6.12	13.14	0.46	3.50
♀	0.187	46.81	3.74	11.60	0.32	4.04

注:C、H、N 含量单位为 $[(m/m), \text{干重}]$.

对中华哲水蚤粪块的分析表明其 N、C 含量分别为 12.83%、1.83% (m/m); C/N 值则为 7.01,反映了粪块中有机物含量比动物体低得多的特点. 实验中发现中华哲水蚤摄食后所排出粪块的结构比从自然海区采获的动物当天所排的粪块疏松,这反映了饵料组成上的差异对粪块 C、N 含量的可能影响^[11].

2.2 代谢率

中华哲水蚤雌体在 15℃ 下的呼吸率(以耗氧量表示)为 $0.432 \pm 0.073 \text{mm}^3 / (\text{个} \cdot \text{h})$, 氨氮的排泄率为 $0.063 \pm 0.004 \mu\text{g} / (\text{个} \cdot \text{h})$, O/N 值为 6.3 ± 1.1 . 氮的排泄以 NH₃-N 的为主(占 83.3% ± 0.1%), NO₃-N 次之(占 14.2% ± 6.5%), NO₂-N 在总氮的排泄量中微不足道(占 0.3% ± 0.1%), 有机氮占 3.4% (m/m). 这与海洋浮游桡足类是典型的排氮动物的报道一致^[12-14].

图 1 显示中华哲水蚤在饥饿中的代谢率及 O/N 值的变化. 呼吸率在一周内基本保持平稳,但此后急剧下降,并维持于一低值至 2 周后,氨氮排泄率随饥饿时间的变化与上述相似. 一周之后 O/N 值大大降低,意味着动物在更大程度上依赖蛋白质为其代谢底物. 类似的报道也

见于柱形宽水蚤 (*Temora stylifera*)^[15] 和澳洲纺锤水蚤 (*Acartia australis*)^[16], 但是在较高纬度海域, 浮游动物体内能贮主要是脂类, 饥饿时主要以脂类为代谢底物^[17,18].

2.3 碳氮收支

表 2 是 18℃ 下中华哲水蚤雌体以碳、氮含量表示的各项生理速率, 饵料中 C、N 含量 (Q_C 、 Q_N) 表示为每立方分米培养水体中含有碳或氮的微克数 ($\mu\text{g}/\text{dm}^3$). 从表 2 可见, 摄食率随着饵料含量增高而增大, 呈线性正相关 $I_C = 11.629 + 0.304 Q_C$ ($n = 6, r = 0.990$) 或者 $I_N = 2.048 + 0.305 Q_N$ ($n = 6, r = 0.990$). 在最高饵料含量下, 动物未达到饱和摄食, 反映其较高的摄食潜力, 这与一些海洋浮游桡足类的非饱和摄食十分相似^[19]. 排粪率也随着摄食率的提高而上升, 从而使同化效率 AE 随摄食率的变化不显著, 其介于 0.92~0.95(C) 或 0.93~0.96(N).

呼吸率与摄食率及同化率呈线性相关 (表 3), 其回归系数 b 值即为比动力作用系数 (specific dynamic action coefficient, SDA 系数). 因此, 中华哲水蚤的比动力作用分别占摄入碳的 9.3% 或同化碳量的 9.9% (m/m_i). 有关比动力作用的研究在鱼类已有较多报道, 一般认为, 鱼类 SDA 系数是由于摄食后蛋白质周转过程——包括蛋白质的合成、分解以及氨基酸氧化的加速所引起的代谢耗能增长而出现的现象^[20]. 在海洋浮游甲壳类方面, Kiørboe 等 (1985) 通过考察汤氏纺锤水蚤 (*A. tonsa*) SDA 系数有关的过程并经生理与生化的推导, 表明其 SDA 值主要归属于生物合成^[21]; 随后, Thor (2000, 2002) 对桡足类 SDA 的系统研究也证实 SDA 值与蛋白质代谢紧密相关^[22~24]. 因此中华哲水蚤的 SDA 系数应与其生长 (主要是蛋白质合成) 直接相关.

总氮排泄率与摄食率及同化率均分别呈线性相关 (表 2、3), 中华哲水蚤以总氮 (或 $\text{NH}_3\text{-N}$) 形式排出的氮占摄入氮量的 47.5% 或同化氮量的 50.3% (m/m_i , 下同) 以上. 产卵率随摄食率和同化率升高而提高 (表 2、3), 动物分别将摄入与同化碳 (氮) 的 6.2%~7.5% (4.4%~5.7%) 和 6.5%~8.0% (4.6%~6.1%) 提供给了卵的生产.

中华哲水蚤在体内积累的碳与摄食率及同化率呈线性相关, 表明动物将大部分摄入的碳 (摄食碳量的 41.1%~68.7%, 同化碳量的 44.1%~72.8%) 累积于体内 (表 2、3). 比较中华哲水蚤的排泄率与生长率可以看出, 其排出氮的量大于体内累积的氮量, 这与 Hasegawa 等 (2001) 的研究结果相一致^[25]. 与碳收支相比, 中华哲水蚤在饵料含量较低, 对氮的摄食率仅

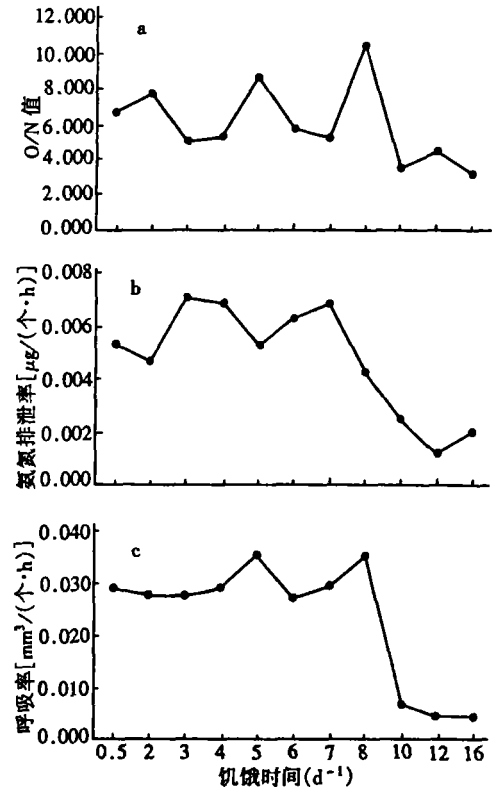


图 1 饥饿对中华哲水蚤呼吸率、氨氮排泄率及 O/N 值的影响

Fig. 1 Effect of starvation duration on respiration rate, ammonia excretion rate and atomic ratio of O/N in *C. sinicus*

表 2 18℃ 下中华哲水蚤雌体碳氮收支

Tab.2 Carbon and nitrogen budgets for *C. sinicus* adult female at 18℃

碳 收 支 结 果									
Q_C ($\mu\text{g}/\text{dm}^3$)	摄食率	排粪率	同化率	呼吸率	产卵率	生长率	同化效率 AE	净生长效率 K_2	毛生长效率 K_1
152	57.6	3.9	53.7	25.7	4.3	23.7	0.93	0.52	0.49
310	113.9	9.3	104.6	32.5	7.3	64.8	0.92	0.69	0.63
450	165.6	11.2	154.4	40.7	10.4	103.3	0.93	0.74	0.69
603	197.0	9.4	187.6	40.1	12.2	135.3	0.95	0.79	0.75
748	224.1	15.5	208.6	42.9	13.8	151.9	0.93	0.79	0.74
氮 收 支 结 果									
Q_N ($\mu\text{g}/\text{dm}^3$)	摄食率	排粪率	同化率	排泄率	产卵率	生长率	同化效率 AE	净生长效率 K_2	毛生长效率 K_1
28	10.5	0.6	9.9	12.0	0.6	-2.7	0.94	-0.21	-0.20
57	20.8	1.4	19.4	17.2	1.0	1.3	0.93	0.12	0.11
82	30.2	1.6	28.6	18.9	1.4	8.3	0.95	0.34	0.32
110	35.9	1.3	34.6	17.6	1.6	15.3	0.96	0.49	0.47
136	40.8	2.2	38.6	19.4	1.8	17.4	0.95	0.50	0.47

注:摄食率、排粪率、同化率、呼吸率、产卵率、生长率、排泄率的单位均为 $[10^{-3}(m/m)/d]$ 。

表 3 18℃ 下中华哲水蚤雌体摄食率、同化率与呼吸率、排泄率、生长率、产卵率之间的相关方程系数

Tab.3 Parameters fitted to correlation equations between the ingestion (*I*) or assimilation (*A*) rates and metabolic rates (*R*, respiration or *E*, excretion or *G*, growth or *P*, reproduction) of *C. sinicus* at 18℃

元 素	生理速率	$R(\text{or } E, P, G) = a + bI$			$R(\text{or } E, P, G) = a' + b'A$		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>
碳	呼吸率	22.507	0.093	0.998	22.576	0.099	0.976
	产卵率	0.908	0.057	1.000	1.001	0.061	1.000
	生长率	-22.768	0.782	0.999	-21.642	0.828	0.999
氮	排泄率	10.368	0.237	0.943	10.443	0.247	0.939
	产卵率	0.183	0.040	1.000	0.196	0.041	0.999
	生长率	-10.550	0.673	0.990	-10.429	0.707	0.992

$10.5 \times 10^{-3}(m/m)/d$ 时, 出现“负生长”, 即其消耗体内的氮贮存; 当摄入的氮量达 $20.8 \times 10^{-3}(m/m)/d$ 以上后, 动物才开始在体内积累 N, 但其 K_2 值也仅 0.12. 当摄入的氮含量超过 $30.2 \times 10^{-3}(m/m)/d$, K_2 值显著提高, 但变化不显著, 介于 0.49~0.50 之间. 因此, 饵料中的氮含量是其生长的限制因子. K_1 的变化与之类似.

比较中华哲水蚤所同化的 C、N 在不同生理过程中的配给可以发现, 生殖生长所占比例最小, 更多的能量用于体质生长, 但代谢(尤其是分泌氮)所消耗的能量也不容忽视. 当对氮的同化率达到 $19.4 \times 10^{-3}(m/m)/d$ 时, 中华哲水蚤开始出现正生长, 但动物体将较少量的同化氮分配给卵的生产, 应是对氮源出现不足的一种适应机制. 有关颗粒氮对海洋浮游动物生长、繁殖的限制作用, 尚少见到报道. 不过, 已有研究表明藻类 N/C 值影响海洋浮游桡足类的现场产卵率; 饵料中氮不足, 桡足类生长缓慢, 产卵量少, 卵与无节幼体存活率低^[26-30]. 因此, 受颗粒氮源限制生长的浮游动物, 应有充足的氮供给才能保证其正常生长与生殖.

参考文献:

- [1] Winberg G G. Rate of Metabolism and Food Requirements of Fishes[M]. Minsk: Belorussian State University, 1956.
- [2] Newell R C, Branch G M. The influence of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates[J]. *Adv Mar Biol*, 1980, 17: 329~396.
- [3] Brodie P F. Cetacean energetics and overview of intraspecific size variation[J]. *Ecology*, 1975, 56: 152~161.
- [4] 彼得·泰特勒, 彼得·凯洛. 鱼类能量学——新观点[M]. 天津: 天津科技翻译出版公司, 1992.
- [5] Ikeda T. Feeding rates of planktonic copepods from a tropical sea[J]. *J Exp Mar Biol Eco*, 1977, 29: 263~277.
- [6] Marshall S M, Nicolls A G, Orr A P. Study on the biology of *Calanus finmarchicus* VI. oxygen consumption in relation to environment conditions[J]. *JMBA*, 1935, 20: 1~28.
- [7] Omori M, Ikeda T. *Methods in Marine Zooplankton Ecology*[M]. New York: John Wiley & Sons, 1984.
- [8] 蒋岳文. 靛酚蓝分光光度法测定海水中的氨氮[J]. *海洋环境科学*, 1990, 9(1): 193~196.
- [9] 韩舞鹰. 海水化学要素调查手册[M]. 北京: 海洋出版社, 1986.
- [10] Bamstedt U. Chemical composition and energy content[A]. Corner E D S, O'Hara S C M. *The Biological Chemistry of Marine Copepods*[M]. Oxford: Clarendon Press, 1986. 1~56.
- [11] Mayzaud P, Martin J L M. Some aspects of biochemical and mineral composition of marine plankton [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1975, 17: 297~310.
- [12] Corner E D S, Cowey C B, Marshall S M. On the nutrition and metabolism of zooplankton III. nitrogen excretion by *Calanus*[J]. *JMBA*, 1965, 45: 429~442.
- [13] Corner E D S, Head R N, Kilvington C C. On the nutrition and metabolism of zooplankton VIII. the grazing of *Biddulphia* cells by *Calanus helgolandicus*[J]. *JMBA*, 1972, 52: 847~861.
- [14] Corner E D S, Head R N, Kilvington C C, *et al.* On the nutrition and metabolism of zooplankton X. quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivores[J]. *JMBA*, 1976, 56: 345~358.
- [15] Conover R J. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding[J]. *Limnol Oceanogr*, 1966, 11: 346~354.
- [16] Ikeda T, Skjoldal H R. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton VI. changes in physiological activities and biochemical components of *Acetes sibogae* and *Acartia australis* after capture[J]. *Mar Biol*, 1980, 58: 285~293.
- [17] Ikeda T. Nutritional ecology of marine zooplankton[J]. *Mem Fac Fish Hokkaido Univ*, 1974, 22(1): 1~97.
- [18] Mayzaud P. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton IV. the influences of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species[J]. *Mar Biol*, 1976, 37: 47~58.
- [19] Huntley M. Feeding biology of *Calanus*: a new perspective[J]. *Hydrobiologia*, 1988, 167/168: 83~99.
- [20] Jobling M. The influence of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review[J]. *J Fish Biol*, 1981, 18: 385~400.
- [21] Kiørboe T, Møhlenberg F, Håmburger K. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*:

- relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1985,26:85~97.
- [22] Thor P. *Specific Dynamic Action in Calanoid Copepods*[D]. Dammark: Roskilde Univ,2000.
- [23] Thor P. Relationship between specific dynamic action and protein deposition in calanoid copepods [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*,2000,245:171~182.
- [24] Thor P. Specific dynamic action and carbon incorporation in *Calanus finmarchicus* copepodites and females[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*,2002,272:159~169.
- [25] Hasegawa T, Koike I, Mukai H. Fate of food nitrogen in marine copepods[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001,210:167~174.
- [26] Ambler J W. Effect of food quantity and food quality on egg production of *Acartia tonsa* Dana from East Lagoon, Galveston, Texas[J]. *Estu Coast Shelf Sci*,1986,23:183~196.
- [27] Stoettrup J G, Jensen J. Influence of algal diet on feeding and egg production of the calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1990,141:87~105.
- [28] Koski M. Carbon:nitrogen ratios of Baltic Sea copepods-indication of mineral limitation? [J]. *J Plankton Res*,1999,21(8):1 565~1 573.
- [29] Touratier F, Legendre L, Vezina A. Model of copepod growth influenced by the food carbon:nitrogen ratio and concentration, under the hypothesis of strict homeostasis[J]. *J Plankton Res*,1999,21(6):1 111~1 132.
- [30] Jones R H, Flynn K J, Anderson T R. Effect of food quality on carbon and nitrogen growth efficiency in the copepod *Acartia tonsa*[J]. *Mar Ecol Prog Ser*,2002,235:147~156.

Studies on carbon and nitrogen budgets of *Calanus sinicus* from Xiamen Harbour

LI Shao-jing, GUO Dong-hui, CHEN Feng, LIN Yuan-shao, CHEN Gang
(Department of Oceanography/Institute of Subtropical Oceanography,
Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract: The carbon and nitrogen budget of *Calanus sinicus* was studied on the base of elemental composition, including the carbon and its nitrogen contents, metabolic rates (the respiration rate and nitrogen excretion rate) and response to starvation, as well as the carbon and nitrogen budgets. The result revealed that the ingestion rate was linearly related to the food concentration, suggesting high feeding potential. Assimilation efficiency ranged from 92% to 96%, not relating to the food concentration or the ingestion rate. Respiration rate was also linearly related to ingestion and assimilation rate, respectively, SDA coefficient was 9.3% (ingested C) or 9.9% (ingested N). There existed a linear correlation equation between nitrogen excretion rate and ingestion rate or assimilation rate. The energy for reproductive growth only accounted for a minor part. The nitrogen content in the food particles was a key factor limiting the growth of

C. sinicus. The critical ingestion rate was $10.5 \times 10^{-3} (m/m)/d$.

Key words: marine biology; carbon and nitrogen budget; experimental study; *Calanus sinicus*; physiological ratio; Fujian

《台湾海峡》期刊 2004 年征订启事

《台湾海峡》期刊(季刊,国内统一刊号:CN35-1091/P,国际标准刊号:ISSN 1000-8160,1982 年创办)是由国家海洋局第三海洋研究所、福建省海洋学会主办,国家海洋局主管,国内外公开发行的全国性海洋科学学术期刊。《台湾海峡》是中国科技期刊方阵双效期刊、国家海洋局和福建省优秀科技期刊;是国内外众多科技期刊数据库的收录期刊。其主要刊载台湾海峡及其邻区海域物理海洋学、海洋化学与环境保护、海洋生物与水产学、海洋地质与地震学、海洋开发与管理等方面的学术论文和研究报告等。《台湾海峡》读者对象主要是国内外海洋、水产、气象、水文、港工、地质、地震、生物、化学、环保等单位 and 部门的科技人员、管理人员和高等院校相应专业的师生等。

《台湾海峡》期刊 2004 年全年每份定价 36 元(含邮寄费)。请订户将款邮寄至:厦门市 0570 信箱《台湾海峡》编辑部(邮编:361005),并请告知订户名称、地址、邮编。

《台湾海峡》编辑部

2003 年 11 月