(总8期)

论海产鱼虾幼体的优质饵料—海洋桡 足类的繁殖发育种群产量和培养[※]

魏 玉 昌

提 要

本文论述了海洋桡足类(Copepoda)的繁殖,发育、种辟产量、培养方法及其渔业作用等有关方面的研究成就。(1)海洋桡足类营养丰富,例如虎斑猛水蚤(Tigriopus)不论用什么饵料培养,都富有能使海洋鱼虾类保持健康促进生长所必需的20;5ω3和22;6ω3高度不饱和脂肪酸,是鱼虾类的优质饵料; (2)叙述了海洋桡足类的卵子发育外观上的分期、精子和精笑的形成、交配和产卵、净生殖率(R₀)和内禀增长率(r_{III})等; (3)归纳了桡足类幼体发育中不同种类相同龄期发育的共同性和同一种类不同龄期发育的特殊性,分析了形成各个龄期发育特点的可能因素; (4)介绍了桡足类的种群产量估算法和某些海区一些桡足类的P/B系数; (5)概述了海洋桡足类培养发展史,提出了培养桡足类存在的难点和可能解决的办法以及连续大量培养杂食性底栖猛水蚤类作为海产鱼虾幼体的活饵料的可能性。

关键词:海洋桡足类,繁殖,发育,种群产量,培养。

引言

海洋桡足类是小型低等甲壳动物,多数营浮游生活。它的种类多、数量大、分布广,是 海洋浮游动物中的主要组成部分,是海洋次级产量的最重要的贡献者。桡足类在洋海食物网 中是单细胞藻类和多种鱼类之间必不可少的中间"桥梁"。又是海洋渔业寻找渔场的良好标志。

七十年代末,人们对海洋浮游动物资源有了新的认识,并开始使用浮游动物渔业这个词汇。目前世界各海可直接作为经济捕捞对象的浮游动物约20多种,其中桡足类的产量已引起人们相当重视。如飞马哲水蚤(Calanus finmarchicus)是北大西洋的优势种,在挪威沿海已有20多年捕捞史,年渔获量20—50吨。有时一网可捕捞数百公斤,作为鲑鳟幼鱼的饵料。羽哲水蚤(Calanus plumolirus)是北太平洋北部的优势种,在加拿大的弗雷塞河口和日本的北海道沿岸也已渔捞多年。一种锚哲水蚤Rhincalanus gigas 在 南极海产量很高,为28.4克。米-2·年-1 (陈清潮1982)。然而,目前世界浮游动物渔业,由于缺乏有效捕捞的渔具渔法,加之资源量又不稳定,因此,渔捞事业并不景气。

C

[※]本文初稿承蒙何志辉教授提出修改意见。特此致谢、

本文于1987年7月21日收到。

3

桡足类动物个体小,成体一般1—4毫米,无节幼体不超过 0.5 毫米,是海产仔鱼和虾蟹幼体良好的开口饵料。桡足类营养丰富,干重占湿重 的 10.2—33.9%(平均约17%),其中有机物占干重的77.2~97.9%-(平均约91.1%)。哲 水蚤干物质中蛋白占80%,含20多种氨基酸,包括人类和动物的必需氨基酸。脂肪含量也较高,鼻锚哲水蚤(Rhincalanus nasutus)的总脂类占干重的76%,灰分仅占一小部分(Bougis, 1976)。

桡足类是作为海产经济动物饵料,尤其鱼虾苗种饵料,近年来引起人们进行大规模连续培养研究的。桡足类与海水养殖中应用较多的卤虫(Arbemia)相比,卤虫营养含量极不稳定,而且亚麻油组C20和C22ω3必需脂肪酸含量低。如果海产仔鱼只以卤虫无节幼体为食,常常引起大量死亡。桡足类例如虎斑猛水蚤和纺锤水蚤(Acartia),不论用什么饵料培养,都富有20:5ω3,和22:6ω3高度不饱和脂肪酸。当用卤虫无节幼体和海产桡足类一同投喂仔鱼时,死鱼现象不再发生(Watanable等,1983)。现已查明,ω3高度不饱和脂肪酸是鱼类例如虹鳟、鲷、鲽和虾类保持健康,促进迅速生长所必需的脂肪酸(Yu等,1979)。此外,对鲱鱼(Clupea harengus)仔鱼的摄食实验表明,桡足类很快通过肠道,被消化得比卤虫更完全(Pedersen,1984)。这就解释了用桡足类饲养鱼虾,而鱼虾喜食,且成活率高、生命力强的原因。由此可见,研究海洋桡足类的繁殖、发育、种群产量和培养方法是发展海水鱼虾养殖中的一项重要研究课题。

繁 殖

卵子发生 桡足类卵子的发生研究得很少,处于正在发育的卵的外观上的分期已有记载。例如伪哲水蚤(Pseudocalanus)卵的发育分为三期: (1)未成熟期(immature stage),卵巢内含有小的未成熟的正在发育的卵粒,第3—5期桡足幼体和第5期桡足幼体刚蜕皮的个体处于这一期; (2)半成熟期(Semi-ripe stage),卵巢内有一些大卵粒,这些大卵粒往往有少数被挤入输卵管和前端的盲管里; (3)成熟期(ripe stage),大卵粒充满输卵管及大的前端盲管。

精子和精築 精子来源于精巢里的精母细胞,当精子形成后进入贮精囊,并在精築囊内包上一层分泌物,形成精築。当精築成熟后,经短的射精管由腹部第一节的生殖孔排出。Mclaren(1978)记载,实验室内培养的一个雄性伪哲水蚤能使3个雌体受精。精子呈螺旋状排列于精築内,一个精築约有350个精子,它足够一个1.1毫米左右的雌体一生中所产的卵(约产10次,每次约产35个)受精之用。一个雄性个体,在它短暂的一生,究竟能产生多少精英,目前尚不清楚。

交配 一些作者认为,在实验室内培养桡足类,用较大的水体交配易于成功。但伪哲水 蚤不像其他桡足类,在实验室培养交配比较困难,例如,在125毫升容器里交配成功率低于 10%(Hart和Mclaren, 1978),培养容器超过100毫升之后,再增加容器大小,已不能影响交配 成功率。伪哲水蚤的交配有按大小配对的现象,即大的雄体选择大的雌体交配。当把雄性成 体放入有新成熟雌体的新鲜海水里时,雄体以快速的"锯齿形"游泳和缓慢的"8"字形、 "〇"字形游泳交替进行。雄体这种游泳是由于新成熟的雌体产生的物质引起的性行为。

桡足类的雌体,一般在第5期桡足幼体蜕皮之后的短暂时间内与雄体交配。由于雄体比

43

雌体寿命短。因此, 自然界中的雄体是缺乏的。每个雌体在正常情况下交配一次终生起作用。 雌雄交配时,雄体把精築挂在雌体的生殖节上,精子由精築进入雌体的纳精囊内。卵从输卵 管排出时受精。早年 Giesbrecht(1882) 曾报 道一个雌体的腹部带有70个精築,这是非常罕 见的。

产卵 一些种类(哲水蚤目的多数种类)自由产卵于海水里。另一些种类(剑水蚤目和 猛水蚤目的种类以及哲水蚤目的少数种类)产卵时,输卵管后端的腺细胞分泌粘液,形成一 个明显的外膜,把排出的卵包围起来,形成卵囊(egg sac);卵相互粘着,无明显外膜包围的 为卵块(egg mass)。卵囊(或卵块)的形状、数目或附着位置常随种而异。一个卵囊(或卵 块) 里的卵称为窝(clutch)。例如尖额谐猛水蚤(Euterpina acutifrons)在食物 过量供给条件 下,每个雌体平均产12.5窝,约355.5个卵,受精率为0.828,孵出294.3个无节幼体。用异速 方程Log DW = 2.099Log LC - 0.004(Nassogne, 1972; DW 为干重, LC为头胸部长) 把雌 体的体长换算成干重为2.31微克。每个雌体的日产卵量为0.75微克(干重),约相当于雌体 生物量的32%(Zurlini, 1978)。

关于桡足类的产卵量与食物供给之间的关系已经有了不少研究。例如小拟哲水蚤的摄食 速度(I)和产卵量(B)是可利用食物密度(P)的直线函数。当 I 在临界摄食速度 (Ic) 以下 时, B与I成正比, 当I在Ic以上时,则B不再随I而改变。每个雌体每日的平均最大摄食 速度和产卵量分别是1.1微克氮和53个卵(Checkley, 1980)。胸刺水蚤(Centropages typicu)的 产卵量与食物密度的关系也附合上述规律(Smith, 1985)。

净生殖率(P。)和内禀增长率(r。) 关于海洋桡足类的净生殖率和内禀增长率研究得不多。 Zurlini (1978) 在对尖额谐猛水蚤的繁殖和生长的研究中用方程 $R_0 = \Sigma L_1 \cdot M_2$ (Birch, 1948) 计算了净生殖率($R_0 = 70.89$),用方程 $\Sigma_0 = 1$ 计算了内禀增长 率 ($r_m = 0.161$),用方程 $T=1_a$ $\frac{R_o}{r}$ 计算了平均世代时间(T=26.5天)。这种方法同样适用于其他桡足类的研究。

发 育

海洋桡足类的发育, 像其他无脊椎动物一样, 分为胚前发育、胚胎发育和胚后发育。卵 细胞的形成为胚前发育, 卵受精后至无节幼体孵化为胚胎发育, 无节幼体第1期至末期幼体 即第5期桡足幼体蜕皮为胚后发育。桡足类的胚前发育和胚胎发育研究得很少。早年Corkett 观察了伪哲水蚤的卵、二细胞期、分节体腔期(segmentation-cavity stage)、原肠期,并照 了相。随后的发育直到无节幼体没有观察详细的结构。桡足类的胚胎被两层膜包围着,伪哲 水蚤孵化时其外膜裂开,内膜向外膨胀,体积增加到胚胎体积的大约两倍,最后无节幼体破 膜而出。

桡足类自受精至无节幼体孵化时间的长短随种类的不同而变化,例如小拟哲水 蚤(Paracalanus parvus)、汤氏纺锤水蚤(Acartia tonsa)三角真刺唇角水蚤(Labidocera trispinosa)、 太平洋哲水蚤($Calanus\ pac$) f cas)在15 C时的胚胎发育时间分别是 16.1小时(0.7天)、28.9 小时(1.2天)、57.0小时(2.4天)、25.8小时 (1.1天) (Landry, 1983) 。 同一种类的胚 胎发育

持续的时间随水温的升高而缩短,例如飞马哲水蚤5 \mathbb{C} 、10 \mathbb{C} 和20 \mathbb{C} 时分别为2.5—2.7 天,1—1.3 天和0.8—0.9 天;一种胸刺水蚤在10 \mathbb{C} 约3 天、水温上升到15 \mathbb{C} 只需1—2 天 (\mathbb{S} mith 等,1985)。

海洋桡足类的幼体发育分为无节幼体期 (nauplius stage) 和桡足幼体期 (Copepodite stage)。无 节幼体呈卵圆形,具有 3 对附肢 1 个单眼。根据个体大小、附肢刚毛和尾刺数,无节幼体分为 6 期(第 1 期用N1表示,第 2 期用N2表示,余者类推)。桡足幼体的身体分前、后体部,基本具备了成体的外形,只是身体较小,体节和胸足数较少。根据其胸节、腹节和胸足的数目,桡足幼体分为 5 期 (第 1 期用C1表示,第 2 期用C2表示,余者类推)。 因此 桡足类的幼体共分 11 期,每蜕皮一次为一期。相邻两次蜕皮之间的时间为一个龄期 (instaduration)。

小拟哲水蚤(雌性成体头胸部平均长=0.7毫米,含碳量=3微克: Checkley, 1980)在我国从渤海至南海近岸水域均有分布,数量丰富,为我国沿海优势种。由受精卵至成体的发育时间,18%为18天(Bartram等,1976),15%为18.6天(Landry, 1983)。各龄期相比,N1、N2、较短,第一个摄食龄期N3最长,C5F也比较长,N4-C4各龄期长短没有一定的趋势(表 1)。卵(胚胎)、无节幼体和桡足幼体发育时间分别占整个发育时间的3.6%,42.9%和53.5%。

表*1. 在15℃ 培养的桡足类各龄期发育持续的时间以及由卵至各龄期发育累计的时间 N1—N6代表无节幼体第 1 期—无节幼体第 6 期, C1—C4 代 表桡足幼体第 1 期 — 桡足 幼体第 4 期, C5F代表雌性第 5 期桡足幼体,C5M代表雄性第 5 期桡足幼体。

						桡		足	类	名	科							
鹷	Rhin	ncalar	ıu8	Ca	lanus		$-\overline{L}$	bidoc	era	pseud	ocalar	กแร	Aga	etic to	10000	$\overline{P}a$	racale	ากนร
期	n a s utus			pacificus -			trispinosa			pseudocalanus sp.					l			
名	各龄期	由卵3	至各	各龄期	由卵3 龄期易	各计	 各龄期	由卵	至各 累计	各於期	由卵至 龄期第	各計	各龄期	由卵子龄期累		各龄期	由卵3龄期	民子
称	持续 时间 (小时)	小时	天	持续 时间 (小时)	小时	天	持续 时间 (小时)	小时	· · · ·	持续 时间 (小 时)	小时	天	持时(时)	小时	天	持明(时)	小时	天
S D	43.9	43.9	1.8	25.8	25,8	1,1	57.0	57.0	2.4	28.9	28.9	1.2	28.9	28.9	1.2	16.1	16,1	0.7
N1	21,5	65.4	2.7	17,9	43.5	1,8	21.0	78,0	3.3	12.4	41,3	1,7	17,9	46,8	2,0	12.3	28,4	1,2
N2	32,9	98.3	4.1	19,3	62,8	2,6	22,9	10).9	4.2	20,7	62	2,6	67,2	114	4.8	20.7	49.1	2.0
N3	68,5	166,3	7,0	47,7	110,5	4,6	65,5	166.4	6.9	75.0	137	5,7	38,8	152,8	6,4	60,9	110	4,6
N4	18,7	185.3	7,7	20,1	1 3 0 6	5.4	51,5	217.9	9.1	44.7	181.7	7,6	28.4	181.2	7.6	51,4	161.4	6.7
N5	35.6	220.9	9.2	21.3	151.9	6.3	62.5	230,4	11.7	32.7	214,4	8.9	41,7	222.9	9.3	21,3	182,7	7.6
N6	39,5	260,4	10,9	30,6	182.5	7.6	40,8	321,2	13.4	34,4	248.8	10,4	41.2	264.1	11.0	25.3	208	8.7
C1	55.3	315,7	13.2	33 6	216.1	9,0	!			51.6	300.4	12.5	40.4	304.5	12.7	54. 4	262,6	10.9
C2	46.7	362.4	15.1	38 5	251,6	10.6	 - -	ı		54,0	354.4	14,8	39,0	343.5	14.3	50,8	313.2	13.1
C3	61,6	424	17.7	45.1	299.7	12.5			! 	42.7	397 1	16.5	41.5	385	16.0	35,0	348,2	14,5
C4	84.0	50 3	21.2	63.7	363.4	15 1	1	•		38,7	405,8	18.2	42.5	427,5	17,8	41.7	389,9	16.2
	102,2	610.2	25.4	112.2	475.6	19.8		1	34.0 💥	69.7	505.5	21,1	60.0	487,5	20.3	57.2	447.1	18.6
C5M	77.1	585.1	21.4	i 		: : :	 		1	(<u> </u>		36.0	463.5	19.3	40.6	430,5	179

[※] 由N1至成体的发育时间,取自Barnett(1974)的资料。

汤氏纺锤水蚤 (雌体头胸部长=1.0毫米,含碳量=4微克, Landry,1978) 和克氏纺锤水蚤 Aoartia olausii (雌体头胸部长=0.75毫米,含碳量=2微克, Lan-dry,1978)由受精卵

^{*} 本表内桡足类各龄期持续时间取自Landry(19.3)的资料。

C

¢

至成体的时间分别是20.3天和21天。加里福尼亚 纺 锤 水 蚤 (Acarbia california) 是 20.7 天 (Johnson, 1981)。Uye(1980) 报道日本Ongawa 湾的克氏纺锤水蚤和Acarbia steveri 在15℃ 的发育时间分别是23天和35天,Heinle (1969) 计算汤氏纺锤水蚤的发育时间大约每天一个 龄期,约12天。这两位作者的结果与 Landry和Johnson 的 结果相差较大。汤氏纺锤水蚤各 龄期相比,N2 (开始摄食) 为最长的一个龄期,是相邻龄期N1 的 3.8 倍,N3的1.7倍。克氏 纺锤水蚤的N2 (开始摄食) 也最长,是N1的2.2倍,N3的1.4倍(Landry, 1975)。汤 氏纺锤 水蚤C5F不像其他桡足类那样长,仅是太平洋哲水蚤C5F龄期的1/2 (见表 1),但 就 其自 身相比,仅次于N2、仍是第 2 个长的龄期。卵、无节幼体和桡足幼体的发育占整个发育期的 百分数,汤氏纺锤水蚤是5.9%,48.3%和45.8%,克氏纺锤水蚤是9.1%,43 1%和47.9%。

太平洋哲水蚤(雌体头胸部长=2.5毫米,含碳量=70 微克, Mullin和Brooks,1970)在15℃由受精卵至成体的发育时间,不同的研究者稍有不同。据 Landry (1983) 为 19.8 天; Mullin和Brooks(1970)N1至成体为23天, Paffenhofer(1970)N1至成体为18天。太平洋哲水蚤除N3(开始摄食)比上下相邻的N2和N4两个龄期都长外,其余各龄期是连续上 升的趋势。卵、无节幼体和桡足幼体的发育分别占整个发育时间的 5.4%, 30.0%和61.6%。C5F龄期特别长,占卵至成体发育期的23.6%。

鼻锚哲水蚤 (成体头胸部长 = 3.5毫米, 雌体含碳量为100~200微克: Mullin和Brooks, 1970) 的雌性个体由受精卵至成体需 25.4 天, 雄性需 21.4 天 (Landry, 1983)。由 N1 至 C5除N3 (开始摄食)外,龄期长短大体上是上升的趋势。但是N4和C2两个较短的龄期中断了其上升的趋势。卵、无节幼体和桡足幼体分别占整个发育时间的7.2%、35.5%和57.3%。

三角真刺唇角水蚤(雌体头胸部长 = 2.0毫米,含碳量 = 33微克: Barnett 1974) 属于捕食性桡足类。它的无节幼体发育期为13.4天。培养这种水蚤的桡足幼体需要其他 桡足炎的无节幼体为食物,由N1至成体在15℃大约需要34天 (Barnett, 1974)。N1和N2龄期较短,N3 (开始摄食) 龄期很长。这种桡足类的幼体发育和其他几种桡足类相比,幼体发育时间比较长。

伪哲水蚤(Pseudocalanus sp.)由卵至成体的发育时间是21.1天。各龄期相比,N3 (开始 **镊食**) 龄期最长,C5是第 2 个长的龄期,N1龄期最短。伪哲水蚤各龄期长短 变 幅很大,最长 (N3) 是最短 (N1) 龄期的 6 倍。Vidal (1980) 计算了另一种伪哲水 蚤 Pseudocalanus minutus 在15.5 $^{\circ}$ C2的50%达到成体约需 8 天,这与Landry (1983) 研究的 Pseudocalanus sp.在15 $^{\circ}$ C2达到成体需8.5天很接近。Corkett和Mclaren (1978)计算在15 $^{\circ}$ Pseudocalanus sp. 的世代时间为21.1天,这与Landry(1983)计算的这种水蚤的世代时间为21.1天完全一致。

由上述几个例子不难看出,海洋桡足类的幼虫发育,不同种类的相同龄期具有共同性,同一种类的不同龄期各自具有自己的特殊性。

- 1. 开始摄食前的一个(如纺锤水蚤)或两个(如哲水蚤、伪哲水蚤、锚哲水蚤等)龄期都比较短。 这是由于刚从卵中孵化出的无节幼体具有丰富的卵黄作为其能量来源,因此幼体发育有足够的能量供给,这就相对地缩短了发育时间。
 - 2. 开始摄食的第一个龄期N3 (如哲水蚤等) 或 N2 (如纺锤水蚤等) 是整个 幼 体发育

1987年

阶段或至少是无节幼体阶段最长的一个龄期。 如汤氏纺锤水蚤这一龄期是相邻龄期 N1 的 3.8倍, 鼻锚哲水蚤这一龄 期 是相邻龄期 N4 的3.7倍。这一龄期之所以长主要有两个原因: (1)需要时间补偿非摄食期 身 体 重量的损失, (2)刚开始摄食,摄食器官简单笨倔,捕食效率低,消化道的消化吸收能力差,相对地延长了这一龄期。

- 3. 终末幼龄期C5是整个幼体发育阶段最长的或至少是桡足幼体阶段最长的一个龄期(维性个体有例外)。 这一龄期之所以长,主要是幼体从生理学方面往成体过度,需要时间,至少卵子的发生需要能量,这或许是C5龄期较长的原因。
- 4. 食性不同或生活环境条件不同的桡足类,其幼体发育持续的时间不同。 一般说来 (1)捕(肉)食性种类比滤(植)食性种类持续的时间长,如捕食性的三角真刺唇角水蚤 N1—C5是34天,而滤食性的太平洋哲水蚤 N1—C5是 18.7 天,前者是后者的1.8倍。这主要是前者主动捕食比后者滤食消耗更多的能量,因此相对地延长了发育时间。(2)同样是滤食性种类,外海种(例如鼻锚哲水蚤)比浅海近岸优势种(例如小拟哲水蚤)幼体发育持续的时间长、鼻锚哲水蚤是21.9天,小拟哲水蚤是18.3天,前者是后者的1.4 倍。这大概是由于外海的饵料生物密度比近岸小,外海种滤得同样数量的食物要比近岸种过滤更多的海水,消耗更多的能量,所以前者发育需要较多的时间。
- 5. 雌雄两性幼体发育所需的时间长短不同,一般雄性第 5 期桡足幼体(C5M)龄期比同种雌性第 5 期桡足幼体(C5F)龄期短,雄性趋向于早熟。 例如鼻锚哲水蚤雄体发育(24.4天)比雌体(25.4天)短一天,整个实验中第一个雄性成体比第一个雌性成体早出现两天(Landry,1983)。交配对于每一雌体来说,正常的是一次一生中起作厂(Russell,1978),虽然 某些种类的成体能够重复交配(Wilson和Parrish,1971)。 桡足类的最适交配时间 是 在 C5 蜕 皮 之后外壳尚未硬化的瞬间 (Smith等,1985) ,如果这是桡足类典型交配的 行为,那 么 雄性提前成熟等待雌性C5蜕皮之后的那一瞬间(最适交配时间)的到来,这是有利于 种 群 繁 衍的。

种群产量和P/B系数

一般,人们认为桡足类一旦达到成体就停止生长,从食物中吸收的能量,多于代谢消耗的那部分都用来生殖。 Petrovich等根据桡足类的这一发育特点,对Elster (1954) 提出的计算产量的卵数法加以修改,提出用作计算桡足类种群产量的下列方程:

$$\begin{split} P &= P_{i} + P_{q} + P_{n} + P_{k} \\ &= \left(\frac{q'}{D_{n}} \cdot N_{i} \cdot X \cdot F + \frac{n' - q'}{D_{n}} \cdot N_{q} + \frac{k' - n'}{D_{n}} \cdot N_{n} + \frac{i' - k'}{D_{k}} \cdot N_{k}\right) \cdot t \end{split}$$

其中P是种群产量; q',n',k', 和i'分别是卵、无节幼体、桡足幼体和成体的 平均 个 体重; N_a,N_a,N_k 和 N_i 分别是卵,无节幼体、桡足幼体和成体观察期开始时的数目; D_a,D_a 和 D_k 分别

是卵、无节幼体和桡足幼体发育持续的时间(天), D。是两次产卵的间隔(天), X是雕体占成熟个体总数之比, F是每次的产卵数。这种方法就是把桡足类不同发育阶段产量的和作为种群总产量。用这种方法计算种群产量,需要做大量的研究工作,弄清其发育速度和种群结构等情况。

生物量周转率即生产量(P)与生物量(B)的比值,通常称为 P/B 系数,它比种群产量值本身更具有普遍意义。 因为如果知道了各种不同生物的 P/B 系数,在调查清楚 某一 海 区种类组成和生物量的基础上,即可估算这一海区的总产量。某些海区桡足类的P/B系数见表2。

_	-
	7
_	■.

海洋桡足类的日和季节P/B系数

种	名	海	X	深度	时	间	日系	P/	B 数	季节 P/B 系数	作	者
Calanus finma	erchicus	巴伦支海		0—海底		年	0.019			6.9	Kamsh: lov, 195	8.
Calanus finma	rchicus	挪威海		0—500米	;	年	0,002	0.	023	0.6-8.8	Timohina, 1968	
Calanus helgo	and icus	太平洋加里	福尼亚岸	0一海底	4	8月	0.11	 0.	16	İ	Mullin和Brooks	1970
Calanus plumo	hrus	太平洋乔治	亚海峡	0—海底	2-	5月	0.035	 0.	14	6.9	Parsons, 等,196	9.
Calanus helgo	landicus	黑海深海区		0—100米	6-	8月	0,15				petipa, 1967.	
Acartia tonsa		大西洋切萨	皮克湾	0—100米			0.50				Heinle, 1966, M	lann, 1969
Acartia clausi	i	黑海近岸区	:	0-40米	1	年	0.087			31.8	Greze等, 1968.	
Acartia Claus	ii	亚速海		0-海底			0.063	_		23.0	Malovitskaya, 1	973
Paracalanus I	arrus	黑海近岸区		0-40米	1	年	0.067	1		24,5	Greze 等,1968.	
Pseudocal anus	elongatus	挪威海		0500米	1	年	0.003	0	013	1.0-4.7	Timohina 1968.	,
Pseudocalanzs	lonzatus	黑海近岸区		0-40米	1	年	0.159	i		58.1	Greze 等,1968.	
Euchaela mare	ina	大西洋几内	亚夸	0-100米	8-	10月	0.02-	-0,0) 5	1	Malovitskaya, 1	971.
Oithona minut	a	黑海近岸区	[0-40米	1	年	0.084	}		30.7	Greze 等, 1968	
Oithona atlan	tica	挪威海		0500米	1	年	0.004	0	.023	1.5-8.6	Timohina, 1968	1
Osthona simili	s	挪威海		0-500米	1	年	0,003	0	,023	1.0-8.6	Timohina, 1968	3
Temora stylif	era	地中海		055米	夏季	一秋季	0.05				Razoulis, 1972	
Centropages ty	picus	地中海		0-55米	1	年	0.05-	-0,0	98	ł	Razoulis, 1972	

培养

海洋桡足类的培养研究始于1910年Allen和Nelsen对飞马哲水蚤的室内培养,然而直到1960年的半个世纪之内,能培养一个世代以上的种类却很少,六十年代才陆续出现培养成功的,七十年代成功的甚多,个别种类连续培养数年之久,多达30个世代以上。桡足类的培养研究有了很大的进展。七十年代末八十年代初,活饵料的供给已成为海产鱼类仔、稚鱼培育的一个障碍,一些学者从解决仔、稚鱼的饵料出发,研究连续大量培养桡足类,利用其无节幼体作为仔鱼苗的开口饵料,这方面的研究已初见成效。

表 3 由孵化培养至成体或已连续培养一个世代以上的海洋桡足类

顺号	种 名	连续培 养世代	作者	备 注				
1	Oithona nana		Murphy, 1923	Haq (1963)孵化培养至成体。				
2	Tigriopus fulvus	-	Fraser, 1936	Kinne(1977)已用作仔鱼的饵料				
3	Tishe furcata	3	Johnson & Olson, 1948	Kinne(1977)已用作 <i>Engraulis nordax</i> 仔鱼的饵料。				
4	Pseudodiaptomus coronatus	-	Jacobs, 1961					
5	Calanus helgolandicus	孵化至成体	Conover, 1962	Paffenhöfer(1970)培养2代				
6	Euterpina aculifrons	孵化至成体	Bernard, 1963	Nassogne(1970),Haq(1972) 巳能培养多代				
7	Acartia tonsa	12	Zilloux & wilson, 1966	Stottrup等(1986)已连续70代,并已进行生产性培养,无节幼体用作仔鱼的饵料。				
8	Acartia clausii	3	Corkett, 1966	Klein(1980)将其与异养双鞭毛虫,宽水蚤、胸刺水蚤一起进行多世代、大量培养桡足类。				
9	Pseudacalanus minutus	孵化至成体	Corkett, 1967	Corkett和Mclaren(1970)研究了幼体发育与食物供给的关系。				
10	Tigriopus brivicornis	3	Gilat 1967,	Harris & Paffenhöfer(1976) 巳连续培养70				
11	Temora longicornis	1	Corkett, 1967					
12	Rhincalanus nasutus	7	Mullin & Brooks, 1967	代。 用多种单胞藻和卤虫无节幼体培养,容器19 升,第5代开始死亡率死卵增加,第7代未				
13	Tishe reluctans	3	Volkmann-Rocco & Fava, 1967	产后代,估计是近亲交配引起的。				
14	Pseudocalanus elongatus	4	Katona & Moodie, 1969	paffenhöfer等(1976)在4000毫升内缓慢搅 拌培养许多代。				
15	Eurytemora herdmani	多代	Katona, 1970					
	Eurytemora affinis	2	Corkett, 1970					
17	1	1	Nassogne, 1970					
18		2	Nassogne, 1970					
19		2	Nassogne, 1970	Person Le Ruyet(1975)培养许多代。				
	Tigriopus japonicus	12	Takano, 1971	Rothbard (1976) 已进行大量培养、种群密度到达53000个·升 ⁻¹ 。				
21	Tisbe pori	2-3	Bet touhim-El & kahan, 1972	提出最初的死亡是由于无节幼体遭受水体。				
22	Paracalanus crassirostris	解化至成体	Lawson & Grice, 1973	面膜围困的缘故,改为从下边照明,减少 死亡。				
23	Labidocera trispinosa	2	Barnett, 1974	双鞭毛藻是无节幼体适合的饵料, C3 期子 始动物性饵料是日食量中必不少的部分。				
24	Centropages hamatus	多代	Person Le Ruyet, 1975	Klein(1980):将其与克氏纺锤水蚤、宽水型和异养双鞭毛虫—起进行多世代大量培养量足类。				
25	Tishe holothuriae	多代	Kahan etal., 1981	上天。 用浮游动物培养筐大量培养用作鱼饵				
26	Schizoperaelatensis	-	kahan etal., 1981	用浮游动物培养筐大量培养用作鱼饵				
27	1	_	Kahan, 1979	用蔬菜汁为食进行培养。				
28	l	· 孵化至成体	Mullin & Brooks, 1970	川州木(/3 女ない)月がら				
29		孵化至成体	Batram etal. 1976 Landry, 1983	Checkley(1980) 详细研究其产卵量 与食物 供给之间的关系。				
30	Notocra sp	-	Kahan, 1979	EMCINATON.				
31	-	6	Vilela 1972					
-	Labidocera aestiva	孵化至成体	Gibson etal., 1977	无节幼体和早期桡足幼体喂Gymnodium. Isochrysis和Gonyaulas,太平洋哲水蚤的				
33	Pontella meadi	孵化至成体	Gibson etal., 1977	节幼虫为动物性饵料。				

目前能培养一个世代以上的浮游的或半浮游的桡足类有30多种(表 3)。汤氏纺锤水蚤已连续培养70代(Stottrup等,1986)。首先培养成功的是广生态型底栖猛水蚤类,例如虎斑猛水蚤(Tigriopus) 和Tisbe。其次是近岸河口的哲水蚤类如纺锤水蚤等。1974年以后一些学者先后对20多种泥栖猛水蚤类进行了培养研究(Chandler,1986)。大洋型的浮游桡足类是很难培养成功的。

海洋桡足类的培养研究,在最初的半个世纪进展很慢,是由于培养存在许多困难:(1)多数桡足类,尤其浮游桡足类是属于狭生态型的,对环境条件和饵料要求严格;(2)生活史具有明显的多次变态,不同发育阶段的同种个体,在形态、行为和生态学上有很大的差异;(3)必须提供足够的合适的能均匀分布水中的饵料;甚至不同发育阶段需要不同的饵料生物;(4)蜕皮期间和蜕皮前后易于死亡等。针对这些困难对培养桡足类的基本条件开展了一些研究。

海水 海水是培养桡足类的先决条件,必须到远离海岸未污染的海区采水,用砂芯漏斗 NO3(李松等,1983) 或用小于 1 微米的微孔滤膜(Checkley,1980)过滤。培养中为避免代谢物质和细菌增加,采用频繁地换水或转移动物至新鲜海水,或用循环水系统(Zillioux,1969,Anraku,1973等) 除掉藻类碎片、代谢产物及其他溶解有机物,防止污染。也有人 主 张 用 纤毛虫摄食清除培养器皿中的碎屑物质。少数培养应用 了 抗 菌 素 (Mullin等,1967等) 和 EDTA 整合剂。为了提供相同的培养条件,也有用人工海水的(Gorkett等,1975等)。

培养用水的体积 在实验室培养所用水体的大小(大面积培养除外),是受研究内容指令的。实际上,水体大小始终不变地培养一种动物由孵化到成体是不合适的。例如鼻锚哲水蚤无节幼体和早期桡足幼体,在1—2升容器内即能顺利地生长发育;到C4、C5期,为了有利于动物交配而转移到19升容器内。然后,再把受精的雌体返回到小容器里,这是为了易于收集卵(Mullin等,1967)。培养哲水蚤,交配时一般需转移到较大水体内。研究产卵量和发育,一般用小水体,便于收集卵以及单个动物的生长发育和转移(Corkett等,1975)。小水体的不利是(1)水体相对表面积大,早期无节幼体往往因水体表面膜的围困而死亡。Corkett培养研究仍哲水蚤时提出用增加培养水的体积对表面积的比率减少这种死亡的发生。Lawson和Grice(1973)培养研究拟哲水蚤时提出用从培养容器下边照明的办法,减少表面膜的围困。(2)为了满足动物的营养需要,尤其桡足幼体后期和成体,小水体内饵料生物密度太高,如用等鞭金藻(Isochrysis.)时密度高达3×10⁴-6×10⁵细胞•毫升⁻¹。如此之高的食物密度,动物的摄食行为很不同于自然条件下的摄食行为(Corkett等,1970)。最近发明了一种用筛绢做成的面包形浮游动物培养筐,可漂浮在仔鱼培养缸(或池)里,培养猛水蚤Tisbei,holothuriae,种群密度达到92个•毫升⁻¹(Kahan,1982)。用这种方法或循环水系统培养桡足类,免除了考虑培养水体大小和防除污染的烦恼。

饵料生物 桡足类的食性分为滤 (植)食性、捕 (肉)食性和杂 (混)食性三大类。已培养的哲水蚤目的种类多数是滤食性的,它们的饵料单胞藻种类甚多,硅藻主要有旋链角毛藻 (Chaetoceros ourvisetus)丹麦角毛藻(Chaet. danious)威氏圆筛藻(Coscinodisous wailesii)、小环藻(cyclotella nana)、布氏双尾藻(Ditylum brightwelli)、北方娄氏藻(Lauderia borealis)、菱形藻、(Nitzschia sp.)、三角褐指藻(Phyaeodactylum tricounutum)、中肋骨条藻(Skeletonema costatum)、圆海链藻、(Thalassiosira rotula)等,双鞭毛藻主要有裸甲藻Gymnodiniwm sp.

多边膝沟藻(Gonyaulax polyedra); 绿藻主要有盐 藻 Dunaliella sp. 扁藻 Platymonas sp. 衣藥Chlamydomonas reinhardti、等,金藥主要有球等鞭金藻(Isochrysis galbana)、单鞭金 藻(Monochrysis lutheri)等。这些藻类的营养价值依赖于它们的可得性、可消化性和 化 学 组 成等。实验证明,培养桡足类用多种藻比用一种藻为食,生殖力高得多,用不同种类的藻分 别培养同一种桡足类,有显著不同的生殖力(Cahoon,1981等)。在天然饵料 中,形成长链易 浮的细胞例如中肋骨条藻、北方娄氏藻、旋链角毛藻、海链藻(Paffenhöfer, 1970,1976)等。 已成功地应用于许多哲水蚤的培养中。饵料取自指数生长期的细胞最好,用培养12—21天的 娄氏藻培养哲水蚤的无节幼体, 2-3 天 被 杀 死 (Paffenhofer, 1971) 。 裸 甲 藻 (Gymno• splendens) 是一种特别好的食物,用100微克碳·升一的密度培养海岛哲水蚤由孵化至成体, 死亡率(2.3%)很低。用 这 种裸甲藻培养的雌 体比用中肋骨条藻培养的更活泼, 更难于捕捉 (Paffenhofer,1970)。用多边膝沟藻培养的海岛哲水蚤直到成体没有死亡(Paffenhöfer,1976)。 日本真刺水蚤(Euchaeta japonica)的无节幼体用球等鞭金藻、三角褐指藻和盐藻以1:2:1的 比例、密度为2000细胞•毫升~1投喂,以富营养溶液(用多种 溶 解营养物配制而成)为介质 比以过滤海水为介质成活率高得多。这种水蚤由Cl龄期至成体是肉食性的(Lewis, 1967)。椎 形宽水蚤(Temora turbinata)的无节幼体用异胶藻 (Heterogloea sp.)、湛江叉鞭金藻、三角褐 指藥等混合投喂正常发育(李松等,1983)。虽然,有时一种饵料生物也能使某种桡足类由 孵化发育到成体,但在不同的幼龄期应供给不同大小的细胞或供给混合的细胞,允许各龄期 选择。

对于少数捕食性种类例如唇角水蚤和角水蚤,实验证明积甲藻、膝沟藻和等鞭金藻是它们无节幼体期合适的饵料,从C3龄期动物性饵料是日食量中必不可少的部分。它们的 动物性饵料一般用卤虫 (Gibson等,1977)、纺锤水蚤、太平洋哲水蚤和双齿许水蚤(李松等,1983)等的无节幼虫。

近年来对杂食性底栖猛水蚤类的培养引起许多学者的关注。尤其作为海产鱼类苗种培育的开口饵料,进行了一些培养试验。如Tisbe holothuriae生长很快,在适宜条件下一个雌体20天能产10个卵囊,20℃一个世代(由卵到卵)最长不超过两周。许多学者用细菌、酵母、石芸、褐藻和紫贻贝外套粉末(Uhlig,1981)做了培养试验,紫贻贝外套粉末效果最好,在大量培养中没有不被利用的食物颗粒积累。此外,用各种蔬菜如生菜、胡萝卜、甜菜、菠菜、土豆和西红柿等培养猛水蚤Tisbe bolothuriae和Amphiascella subdebilis等效果也很好,种群密度很高,分别达到38个•毫升⁻¹和136个•毫升⁻¹。为大量培养猛水蚤作为海产鱼类苗种培育的开口饵料展示了美好的前景。

生态条件的模拟 海洋桡足类生活在不停运动着的水团里,当转入室内小体积静水里人工培养时,环境条件发生了很大的变化,例如饵料生物分布不均匀(静水里硅藻下沉)、代谢产物增加、饵料残渣和粪便积累等接踵而来。这都危及桡足类的生存。首先,小水体的相对表面积增加,桡足类的早期无节幼体极易被表面膜围困而死亡(前已叙述),其次,容器底部由残饵、"粪便等形成的碎屑层常常危害卵的孵化或使动物陷入困境而死亡,第三,静水中的浮游动物常常因硅藻下沉而不能满足摄食之需要,或相反在藻类细胞聚集处幼体附肢常被藻或碎屑堵塞,第四,代谢产物、饵料碎屑和粪便等会迅速导致培养水体的污染等。解决的办法是往培养水体里充气(Barnett,1974等)、用搅拌器搅拌培养水体(Mullin等,1967、1970,

Smith, 1985等)、把培养瓶固定在浮游生物旋转轮上,慢慢地转动(Gore, 1980; Smith, 等1985)等,使培养水体产生一定程度的运动。用搅拌器,转速1—2转·分⁻¹,用旋转轮,转速1—3转·分⁻¹。然而,无论用什么方法使水体运动,绝对不能对桡足类产生机械损伤。充气或搅拌,能使饵料生物分布均匀,避免容器底部碎屑层出现,以免危害卵的孵化和围困动物。另外,水的运动至少对浮游哲水蚤在蜕皮期间的个体生存有利。Checkley(1980)认为培养液里不能有气泡出现,因为桡足类动物很容易被陷入气——水界面上。这种意见或许是对用充气使水运动的一种否定。浮游生物旋转轮不但能使倾斜的培养瓶内水体运动,保持饵料生物悬浮均匀,而且能使粪便集中于容器底部中央,便于清除,以保证摄食的动物少遇到或不遇到粪球。

上述生态条件的简单模拟,一般是服务于实验室内的小型培养的。随着实验动物、环境保护和水产养殖学科的发展,要求提供室内培养大量种群作为实验动物或作为培养海产鱼类苗种的饵料生物, 桡足类生态条件的模拟研究和循环水系统在培养桡足类中的应用将会有进一步的发展。

主要参考文献

- (1) 李松等, 1983。锥形宽水蚤幼体发育的研究。厦门大学学报, 1, 96-101。
- (2) 李松等, 1983。真刺唇角水蚤幼体形态发育。 厦门大学学报, 3,375-381。
- (3) 陈清潮, 1982,1978-1981年国外海洋浮游动物研究概况、海洋生物研究动态文集, 54-62,
- (4) **Anraku, M., 1973. Continuous culture systems of zooplankton. Bull. Plankton Soc. Japan 20, 12-18.
- (5) **Barnett, A. M., 1974 The feeding ecology of an omnivorous neritic copeped, Labidocera trispinosa Esterly, Ph.D. thesis, Univ. Calif. San Diego. 215p.
- (6) *Bartram, W. C. et al., 1976. Further use of a deep tank in the study of the planktonic food chain.
 157-166.
- (7) Bouqis, P. Marine plankton Ecolooy, 273-297
- (8) Chandler, G. T., 1986. High-density culture of meiobenthic Harpacticoid Copepods within a muddy sediment substrate. Can, J. Fish. Aquat. Sci., vol. 43, 53-59.
- (9) Checkley, D. M., 1980. The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: laboratory studies. Limnol. Oceanogr. 25, 430-446.
- (10) Cahoon, L. B., 1981. Reproductive response of Acartia tonsa to variation in food ration and quality.

 Deepsea Research. 28, 1215-1221.
- (11) **Corkett, C. J. et al., 1970. Relationship between development rate of eggs and older stages of cope-pods. Journal of the Marine Bilogical Association of the U.K., 50, 161-168.
- (12) **Corkett, C. J. et al., 1975. Sudies on the effect of temperature on the egg layina of three species of calanoid copepods in the laboratory. (Acartia tonsa, Temora longgicorns and Pseudocalanus elongatus). Bull. Plankton Soc. Japan. 21, 13-85.
- (13) Gore, M.A., 1980 Feeding experiment on *Penilina avirostris* Dana (Cladocera: Crustacea). J. exp.mar. Ecol., 44, 253-260.
- (14) Hardy, B. L. S., 1978. A method for rearing sanddwelling Hapacticoid Copepods in experimental coditions. J. exp. mar. Biol., Vol. 34, 143-149.
- (15) **Harris, R. P. et al., 1976. Feeding growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temola longicornis* Muller. Journal of the Marine Biological Association of the U. K., 56, 675-690.
- (16) Haq, S.M., 1972. Breeding of Euterpina acutifrons, a harpacticoid copepod, with special reference to dimorphic males. Mar. Biol. 15, 221-235.
- (17) *Johnson, J.K., 1981. population dynamics and cohort pensistence of Acartia californiensis (Copepoda: Calanoida) in Yaquina Bay, Oregon. ph. D. thesis Oregon State Univ. 305p.
- (18) Kahan, D. et al., 1982. A Simple method for cultivating Harpacticoid copepods and offering them to fish larvae. Aquaculture, 26, 203-310.
- (19) Kahan, ID., 1979. Vegetable as food for marine Harpacticoid copepods. Aquaculture, 16, 345-350.
- (20) Kinne, O., 1977. Marine Ecology, Vol. 4, Dynamics, 89-111.
- (21) Kinne, O., 1977. Marine Ecoloay. Vol. 3, Cultivation, part 2, 761-787.
- (22) Landr, M. R., 1975. The relationship between temperature and the development of life stages of the marine copepod Acartia clausii Giesbr. Limno. Oceanogr. 20., 854-857.
- (23) Landry, M. R., 1983. The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. Limnol. Oceanogr., 28, 614-624.
- (24) **Lawson, T. Jet al., 1973. The develoment stages of Paracalanus crassirostris Dahl, 1894(Copepoda, calanoida). Crustaceana, 24, 43-56.
- (25) Lewis, A. G., 1967. An enrichment solution for cuituring the early developmental stages of the planktonic marine copepod *Euchaeta japonica* Marukawa, Limnol. Coeangr. 12, 147-148
- (26) Mullin, M. M. et al., 1967. Laboratory culture, growth rate, and feeding behavior of a planktonic marine copepod. Limnol. Oceanogr., 12, 657-666.
- (27) *Mullin, M. M. et al.,1970. Growth and metabolism of two planktonic marine copepods as influenced by temperature and type of food, 74-95. In Marine food chains.

- (28) **Paffenhofer, G. A., 1970. Cultivation of Calamus helgolandicus under controlled conditions. Helgol-Wiss. Meeresunters. 20, 346-359.
- (29) Paffenhofer, G. A., 1971. Grazin gand ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktone copepod *Calanas helgolandicus*, Mar. Bio!., 11, 286-298.
- (30) **Paffenhofer, G. A. et al., 1976. Feedina, growth and reproduction of the marine olanktonic copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. Journal of the Marine Biolgical Association of U.K., 56, 327-344.
- (31) Parris, K.K., 1978. Fecundity studies Acartia tonsa (Copepoda: Calanoida) in standardized culture. Marine Biology. 46, 65-81.
- (32) **Pederson, B. H., 1984. The intestinal evacuation rate of larval herring(Clupen harengus L.) predating on witd plankton. Dana, 3, 21-30.
- (33) Russell, F. S., 1978. Advances in Marine Bilogv. Vol. 15, 3-115.
- (34) Russell, F. S., 1979. Advances in Marine Biology, Vol. 16, 232-251.
- (35) Stottrup, J. G. et al., 1986. The cultivation of Acartia tonsa Dana for use as a live food source for marine fish larvae. Aquacolture, 52, 87-96.
- (36) Smith, S. L. et al., 1985. Laboratory studies of the marine copepod Centrofages typicus: egg production and development rates. Mar. Biol., 85, 153-162.
- (37) Uhlig, G. 1981. Microfaunal food organisms for mariculture. Europen mariculture Society Special Publication. 6, 93-115.
- (38) Watanabe, T. et al., 1983. Nutrition values of live organisms used in Japen for mass propagation of fish: a review. Aquaculture, 34, 115-143.
- (39) *Wilson, D. F. et al., 1971. Remating in a planktonic marine calanoid copepod. Mar. Biol., 9,902-904.
- (40) Yu, T. C. et al., 1979. Effect of dietary ω3 and ω6 fatty acids on growth and feed conversion efficiency of Coho salmon (Oncorhynchus Lisutah). Aquaculture, 16, 31-38.
- (41) Zillioux, E. J., 1969. A continous recirculating culture system for planktonic copepods. Mar. Biol, 4, 215-218.
- (42) Zurlini, G. et al., 1978. Reproduction and growth of Euterfina acutifrens (copepoda; Harpacticoida) under experimental conditions. Marine Biology, 46, 59-64.
 - ※ 为间接文献。

REPRODUCTION, DEVELOPMENT, PRODUCTION IN POPULATIONS AND LABORATORY CULTURE OF MARINE COPEPODS USED AS A HIGH-QUALITY DIET FOR MARINE FISH LARVAE: A REVIEW

Wei Yuchang

(Department of Aquaculture, Dalian Fishery college)

Abstract

This paper is a review on problems concerning reproduction, development of life stages, production and P/B-coefficients in animal populations, laboratory culture methods of marine copepods and its role in fishery.

- 1. The copepods, for example Tigriopus was found to contain relatively high amount of 20,503 and 22:603 high unsaturated fatty acids (HUFAs), irrespective of culture media and food. The w3HUFAs are essential for the maintenance of good health and promotion of rapid growth in fish and prawns.
- 2. The superficial appearence of developing eggs distinguished several stages, sperm and spermatophore production, mating and egg laying, net reproduction rate (R_o) and intrinsic increasing rate (r_m) of marine copepod have been discribed.
- 3. The general characteristics of same instars in different spcies and the different characteristics of different instars in same species have been discussed. The possible fectors effecting these characteristics of vourious instars have been analysed.
- 4. A method estimating production in animal populations, daily and season P/B-coefficients in animal populations of marine copepods have been discribed.
- 5. The history of study of culture methods for marine dopepods has been outlined. It was pointed out the problems in the culture of marine copepods and possible methods of solving these problems and the possibility in mass culture of benthonic omnivorous harpacticoid copepods used as food organisms for marine fish and prawn larvae.

Key Words, Marine copepod, reproduction, development, production in populations, cultivation.