

河口近海桡足类休眠卵生态学研究进展*

王 庆 栾磊磊 陈亮东 杨宇峰**

(暨南大学水生生物研究所/水体富营养化与赤潮防治广东省教育厅重点实验室, 广州 510632)

摘 要 桡足类是水域生态系统的关键类群,在物质循环、能量流动和信息传递中起着重要作用.休眠卵是桡足类的重要生存策略,在抵抗不利环境、维持种群延续等方面起着重要作用.本文综述了河口近海桡足类休眠卵种类组成及其分布、休眠卵存活时间、休眠卵萌发率和沉积物中休眠卵丰度以及对水体的潜在补充量及其影响因素等.对河口近海桡足类休眠卵生态学研究提出了展望,以期对相关研究提供新的思路.

关键词 河口近海;桡足类;休眠卵;滞育卵

文章编号 1001-9332(2015)07-2213-12 **中图分类号** Q959.2 **文献标识码** A

Advances in copepod resting egg ecology in estuarine and coastal waters. WANG Qing, LUAN Lei-lei, CHEN Liang-dong, YANG Yu-feng (*Institute of Hydrobiology, Jinan University/Key Laboratory of Eutrophication and Red Tide Control, Education Department of Guangdong Province, Guangzhou 510632, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2015, **26**(7): 2213–2224.

Abstract: Copepods are the key group in aquatic ecosystems, and play an important role in energy flow, the cycle of materials and information transfer. This paper summarized the distribution and composition of the copepods that spawn resting eggs in the estuarine and coastal marine areas. It also reviewed the survival time, hatching rates, abundance of resting eggs in the sediments, and the potential recruitment into the plankton population as correlated with environmental factors. The prospects of copepod resting egg ecology were also proposed in order to provide new ideas for future research.

Key words: estuarine and coastal area; copepod; resting egg; diapause egg.

休眠是海洋甲壳动物和其他水生无脊椎动物度过不良环境的重要生存策略^[1].休眠的桡足类主要有3类:哲水蚤、剑水蚤和猛水蚤.剑水蚤休眠仅发现在淡水种类,主要是在桡足幼体的第4和第5阶段;猛水蚤的休眠阶段只在少数几种淡水和海水种类中发现.哲水蚤的休眠种类主要有两种方式:只在海水中生活的巨哲水蚤总科(Megacalanoidae)种类以桡足幼体C4或C5的方式在深水中休眠越冬,由于其主要生活在真光层牧食浮游植物,因此其休眠伴随着垂直移动;胸刺水蚤总科(Centropagoidea)种类产休眠卵(resting egg),沉降到沉积物中,形成卵库(egg bank),环境适宜时,对浮游种群进行补充^[2].

水生生态系统中物种的种群密度和种类组成受环境因素的影响会有短期变化,但从长期时间序列来看,生态系统具有明显的稳定性,这很可能归功于沉积物中存在卵、孢子、孢囊形成的“储藏效应”(storage effect)^[3].从20世纪70年代开始,对桡足类休眠卵开展了许多研究,发现桡足类通过产休眠卵在沉积物中累积形成卵库,以度过不良环境,从而维持种群稳定^[1,3-4].沉积物中卵库的平衡受到卵的输入与输出影响,卵库中桡足类产生休眠卵、暴露萌发、退化、被捕食和死亡都会打破卵库平衡.沉积物中休眠卵的累积量为休眠卵的沉积量减去因萌发、退化、被捕食和死亡的净增量^[5].

1 休眠卵的类型

休眠卵是桡足类度过不良环境的重要进化策略^[1].早期发现有两类,涉及不同的休眠方式:静止卵(quiescence egg)和滞育卵(diapause egg)^[6-8].静

* 国家科技支撑计划项目(2012BAD18B01)、国家自然科学基金项目(U1301235, 41173079)、广东省自然科学基金项目(S2012040006824)和高等学校博士学科点专项科研基金项目(20124401120013)资助.

** 通讯作者. E-mail: tyf@jnu.edu.cn

2014-08-04 收稿,2015-04-14 接受.

止卵是即孵卵 (subitaneous egg) 在产出后受到外界不良环境的刺激而产生的发育停滞现象,是不能直接孵化的休眠卵,其外型与即孵卵无差别,一旦条件合适,就可进行孵化,存活能力为数星期、数月,其孵化一般仅对短期内桡足类浮游种群动力学产生影响.滞育卵是产出后不能直接孵化的休眠卵,即发育至一定阶段后发育停滞,滞育卵是雌体在可预见的不利条件下产生,包括一段不应期 (refractory phase),需要经过冷藏或加热刺激^[7],没有这种刺激,即使环境条件适宜也不进行萌发.通常认为是由母体决定着滞育的发生,许多滞育卵在外型上与即孵卵有所区别.滞育卵由于有较为特殊的结构,其存活时间较长,可达几十年,甚至上百年.随着研究的深入,又发现了第三类休眠卵——迟育卵 (delayed-hatching eggs),其孵化需经历不应期,但不应期比滞育卵短,比静止卵长,研究较多的是 *Labidocera scotti* 和 *Pontella meadi*,被认为是对亚热带四季不分明水环境的一种适应性反应^[7].汤式纺锤水蚤 (*Acartia tonsa*) 也有产迟育卵的报道,并且作为分散风险的生存策略,可以同时产生即孵卵和迟育卵^[9].迟育卵由于不应期较短,可以减少被埋入沉积物深层的风险,这也是深层沉积物休眠卵较少的原因之一^[9].

2 休眠卵的种类及分布区域

目前,已发现 51 种海洋和河口桡足类产休眠卵,大部分位于北半球存在季节变化的温带近海海域 (30°—60° N, 水深小于 80 m),由于近海环境波

动比大洋区剧烈,绝大部分为近海种类,亚热带海域的研究报道较少,没有源自热带水域的报道 (表 1、图 1).纺锤水蚤科种类作为近海的重要类群,已发现 19 种产休眠卵.

在我国,桡足类休眠卵的研究在厦门湾报道较多^[31-32].对厦门九龙江口海区的研究发现,该水域分布 3 种歪水蚤,即右突歪水蚤 (*Tortanus dextrilobatus*)、特氏歪水蚤 (*T. derjugini*) 和钳形歪水蚤 (*T. forcipatus*),后两种产生滞育卵^[29].胶州湾海域产休眠卵的桡足类主要为双刺纺锤水蚤 (*Acartia bifilosa*) 和太平洋纺锤水蚤 (*A. pacifica*)^[13].对粤东海域和珠江口的研究发现,产休眠卵的种类为刺尾纺锤水蚤 (*A. spinicauda*)、瘦尾胸刺水蚤 (*Centropages tenuiremis*) 和细巧华哲水蚤 (*Sinocalanus tenellus*)^[20-21].

3 休眠卵的形态结构与种类鉴定

休眠卵卵型可以分为两种,表面具刺或鞘等修饰物的滞育卵和表面光滑的静止卵^[33].纺锤水蚤科有些种类滞育卵形态与即孵卵不同,大多数带刺,其外观形态可用于区分即孵卵和滞育卵.*P. latisetosa* 所产光滑和带短刺的卵被认为是即孵卵,而带长刺的则是滞育卵^[34],*P. grani* 的休眠卵与此相似^[23,35].已报道的具刺纺锤水蚤科休眠卵种类还包括 *A. josephinae*、双刺纺锤水蚤和汤式纺锤水蚤^[11].特氏歪水蚤即孵卵与滞育卵的外鞘形态不同,前者较窄且褶皱均匀,后者多宽而褶皱不均匀,随其外鞘加宽,活力明显提高^[36].与即孵卵相比,滞育卵外壳

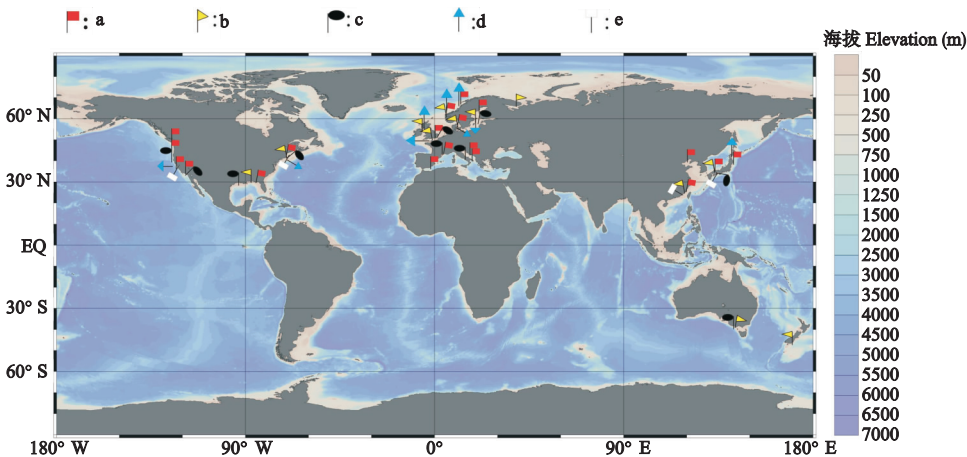


图 1 河口近海桡足类休眠卵的全球分布

Fig.1 Global distribution of copepod resting eggs in estuarine and coastal waters.

图例表示在咸水环境和海洋沉积物中发现休眠卵的地点,颜色代表不同的哲水蚤科 Flags showed sites where resting eggs were observed in the sediment in marine and brackish water environment, and colors represented different calanoid families. a) 纺锤水蚤科 Acartiidae; b) 胸刺水蚤科 Centropagidae; c) 角水蚤科 Pontellidae; d) 宽水蚤科 Temoridae; e) 歪水蚤科 Tortanidae.

表 1 已发现在沉积物中产休眠卵或在实验室内产休眠卵的河口海洋桡足类

Table 1 Marine calanoid copepod species for which resting eggs have been found in sediments or spawned in the laboratory

科 Family	种类 Species	地理区域 Geographic area	文献 Reference
纺锤水蚤科 Acartiidae	<i>Acartia adriatica</i>	意大利伊奥尼亚海波尔托切萨雷奥港 Porto Cesareo, Ionic Sea, Italy	[2]
	双刺纺锤水蚤 <i>Acartia bifilosa</i>	波罗的海 Baltic Sea	[10]
		英国南安普敦水域 Southampton water, UK	[11]
		芬兰波罗的海 Storfjärden Baltic Sea, Finland	[12]
		中国胶州湾 Jiaozhou Bay, China	[13]
		西班牙乌尔代百河口 Urdaibai Estuary, Spain	[14]
	<i>Acartia bilobata</i>	中国台湾咸水养殖池 Aquaculture pond, Taiwan, China	[15]
	加州纺锤水蚤	美国加州米慎湾 Mission Bay, California, USA	[6]
	<i>Acartia californiensis</i>	美国俄勒冈州亚奎纳湾 Yaquina Bay, Oregon, USA	[2]
	克氏纺锤水蚤 <i>Acartia clausi</i>	日本内海 Inland Sea, Japan	[16]
		日本女川湾 Onagawa Bay, Japan	[6]
		美国加州米慎湾 Mission Bay, California, USA	[2]
		美国华盛顿杰克尔泻湖 Jakle's Lagoon, Washington, USA	[6]
		美国马萨诸塞州巴泽兹湾 Buzzards Bay, Massachusetts, USA	[6]
		美国加州北部海域 Northern California, USA	[2]
		挪威西部水产养殖场 Aquaculture enclosures, W-Norway	[2]
		挪威北部水产养殖场 Aquaculture enclosures, N-Norway	[2]
	<i>Acartia discaudata</i>	法国南部托湖 Thau lagoon, south of France	[17]
	红纺锤水蚤 <i>Acartia erythraea</i>	日本内海 Inland Sea, Japan	[16]
	<i>Acartia hudsonica</i>	美国罗得岛州纳拉甘西特湾 Narragansett Bay, Rhode Island, USA	[2]
		美国河口 Pettaquamscutt Estuary, USA	[18]
	<i>Acartia italica</i>	意大利伊奥尼亚海波尔托切萨雷奥港 Porto Cesareo, Ionic Sea, Italy	[2]
	<i>Acartia josephinae</i>	意大利伊奥尼亚海波尔托切萨雷奥港 Porto Cesareo, Ionic Sea, Italy	[2]
		意大利亚得里亚海奥特朗托 Otranto, Adriatic Sea, Italy	[2]
	太平洋纺锤水蚤 <i>Acartia pacifica</i>	日本内海 Inland Sea, Japan	[2]
		中国胶州湾 Jiaozhou Bay, China	[13]
		中国厦门 Xiamen, China	[6]
	<i>Acartia pulmosa</i>	日本内海 Inland Sea, Japan	[2]
	刺尾纺锤水蚤 <i>Acartia spinicauda</i>	中国厦门 Xiamen, China	[2]
		中国珠江口桂山岛海域 Guishan Island area, Pearl River Estuary, China	[19]
		中国广东南澳岛海域 Nan'ao Island, Guangdong, China	[20]
		中国广东柘林湾海域 Zhelin Bay, Guangdong, China	[21]
	斯氏纺锤水蚤 <i>Acartia steueri</i>	日本女川湾 Onagawa Bay, Japan	[2]
	<i>Acartia teclae</i>	挪威西部水产养殖场 Aquaculture enclosures, W-Norway	[2]
	汤式纺锤水蚤 <i>Acartia tonsa</i>	美国东北部海域 Northeast United States	[6]
		美国加州拉霍亚海域 La Jolla, California, USA	[2]
		美国俄勒冈州亚奎纳湾 Yaquina Bay, Oregon, USA	[6]
		美国罗得岛州纳拉甘西特湾 Narragansett Bay, Rhode Island, USA	[2]
		美国墨西哥湾鳄鱼港 Alligator Harbor, Gulf of Mexico, USA	[2]
		美国加州北部海域 Northern California, USA	[2]
		美国墨西哥湾北部 Northern Gulf of Mexico, USA	[6]
		德国波罗的海施莱峡湾 Schlei Fjord, Baltic Sea, Germany	[22]
		美国墨西哥湾 Gulf of Mexico, LA, USA	[7]
		芬兰波罗的海 Storfjärden, Baltic Sea, Finland	[12]
		英国南安普敦水域 Southampton water, UK	[11]
		美国墨西哥湾坦帕湾 Tampa Bay, Gulf of Mexico, USA	[2]
	对马纺锤水蚤 <i>Acartia tsuensis</i>	日本内海 Inland Sea, Japan	[2]
		中国胶州湾 Jiaozhou Bay, China	[13]
		英国南安普敦水域 Southampton water, UK	[11]
	<i>Paracartia grani</i>	地中海西班牙南部马拉加港 Málaga Harbour, Mediterranean, South Spain	[23]
		法国南部托湖 Thau lagoon, south of France	[24]
	<i>Paracartia (Acartia) latisetosa</i>	意大利亚得里亚海近海水域 Adriatic Sea coast, Italy	[2]

续表 1
Table 1 Continued

科 Family	种类 Species	地理区域 Geographic area	文献 Reference
胸刺水蚤科 Centropagidae	腹针胸刺水蚤	日本内海 Inland Sea, Japan	[16]
	<i>Centropages abdominalis</i>	中国厦门 Xiamen, China	[6]
	叉胸刺水蚤 <i>Centropages furcatus</i> (<i>velificatus</i>)	美国墨西哥湾北部鳄鱼港 Alligator Harbor, Northern Gulf of Mexico, USA	[2]
	钩胸刺水蚤 <i>Centropages hamatus</i>	俄罗斯白海 White Sea, Russia	[2]
		美国马萨诸塞州巴泽兹湾 Buzzards Bay, Massachusetts, USA	[6]
		英吉利海峡北海 North Sea, English Channel	[6]
		美国墨西哥湾北部鳄鱼港 Alligator Harbor, Northern Gulf of Mexico, USA	[2]
		北海南部 S-North Sea	[25]
		爱尔兰海德罗赫达水域 Drogheda, Irish Sea, Ireland	[25]
		英国英吉利海峡马盖特水域 Margate, English Channel, England	[25]
		北大西洋海域 George' s Bank, North Atlantic	[6]
		波罗的海德国基尔湾 Kiel Bay, Baltic Sea, Germany	[22]
		挪威西部水产养殖场 Aquaculture enclosures, W-Norway	[2]
		美国墨西哥湾 Gulf of Mexico, LA, USA	[7]
	<i>Centropages ponticus</i>	黑海 Black Sea	[2]
	瘦尾胸刺水蚤	日本内海 Inland Sea, Japan	[16]
	<i>Centropages tenuiremis</i> (<i>yamadai</i>)	中国厦门 Xiamen, China	[6]
		日本内海 Inland Sea, Japan	[2]
		中国珠江口桂山岛海域 Guishan Island area, Pearl River Estuary, China	[19]
	<i>Centropages typicus</i>	英吉利海峡北海南部 S-North Sea, English Channel	[25]
	<i>Centropages velificatus</i>	美国墨西哥湾 Gulf of Mexico, LA, USA	[7]
	<i>Gippslandia estuarina</i>	澳大利亚维多利亚霍普金斯河口 Hopkins River Estuary, Victoria, AUS	[2]
	<i>Gladioferens pectinatus</i>	新西兰南岛怀霍拉湖 Lake Waiholā, South Island, NZ	[2]
角水蚤科 Pontellidae	细巧华哲水蚤	日本福山水域 Fukuyama, Japan	[2]
	<i>Sinocalanus tenellus</i>	中国广州南沙虾塘 Shrimp pond, Nansha, Guangzhou, China	[21]
		中国珠海海域 Zhuhai, China	[21]
	<i>Anomalocera patersoni</i>	意大利地中海那不勒斯湾 Gulf of Naples, Mediterranean, Italy	[26]
	<i>Anomalocera ornata</i>	美国墨西哥湾 Gulf of Mexico, LA, USA	[7]
	<i>Calanopia americana</i>	美国墨西哥湾北部土耳其站 Turkey Point, Northern Gulf of Mexico, USA	[7]
	汤氏长足水蚤	日本内海 Inland Sea, Japan	[16]
	<i>Calanopia thompsoni</i>		
	<i>Epilabidocera longipedata</i>	美国俄勒冈州亚奎纳湾 Yaquina Bay, Oregon, USA	[2]
	(<i>amphitrites</i>)	美国加州北部海域 Northern California, USA	[2]
	双刺唇角水蚤	日本内海 Inland Sea, Japan	[2]
	<i>Labidocera bipinnata</i>		
	<i>Labidocera trispinosa</i>	美国加州拉霍亚 La Jolla, California, USA	[2]
	夏眠唇角水蚤 <i>Labidocera aestiva</i>	美国马萨诸塞州伍兹霍尔 Woods Hole, Massachusetts, USA	[2]
		美国墨西哥湾鳄鱼港 Alligator Harbor, Gulf of Mexico, USA	[2]
		美国墨西哥湾北部 Northern Gulf of Mexico, USA	[6]
		美国墨西哥湾 Gulf of Mexico, LA, USA	[7]
	<i>Labidocera wollastoni</i>	英吉利海峡北海 North Sea, English Channel	[6]
		北海南部 South of North Sea	[25]
		英国英吉利海峡马盖特 Margate, English Channel, England	[25]
	<i>Labidocera scotti</i>	美国墨西哥湾北部鳄鱼港 Alligator Harbor, Northern Gulf of Mexico, USA	[2]
		美国墨西哥湾 Gulf of Mexico, LA, USA	[7]
	<i>Pontella mediterranea</i>	黑海 Black Sea	[2]
		法国地中海费拉角 Cap Ferrat, Mediterranean Sea, France	[2]
		意大利地中海那不勒斯湾 Gulf of Naples, Mediterranean, Italy	[2]
	<i>Pontella meadi</i>	美国马萨诸塞州伍兹霍尔 Woods Hole, Massachusetts, USA	[2]
		美国墨西哥湾北部 Northern Gulf of Mexico, LA, USA	[7]
Sulcanidae	<i>Sulcanus conflictus</i>	澳大利亚维多利亚霍普金斯河口 Hopkins River Estuary, Victoria, AUS	[2]
宽水蚤科	近缘真宽水蚤 <i>Eurytemora affinis</i>	美国俄勒冈州亚奎纳湾 Yaquina Bay, Oregon, USA	[2]
Temoridae		日本北海道南部 Southern Hokkaido, Japan	[6]

续表 1
Table 1 Continued

科 Family	种类 Species	地理区域 Geographic area	文献 Reference
	<i>Eurytemora americana</i>	波罗的海 Baltic Sea	[10]
		美国罗得岛 Rhode Island, USA	[18]
		美国河口 Pettaquamscutt Estuary, USA	[18]
		德国波罗的海施莱峡湾 Schlei Fjord, Baltic Sea, Germany	[22]
		挪威西部水产养殖场 Aquaculture enclosures, W-Norway	[2]
		挪威北部水产养殖场 Aquaculture enclosures, N-Norway	[2]
		芬兰波罗的海海域 Storfjärden, Baltic Sea, Finland	[12]
		瑞典波罗的海海域 Norrbyn, Baltic Sea, Sweden	[2]
		美国马萨诸塞州巴泽兹湾 Buzzards Bay, Massachusetts, USA	[6]
		美国罗得岛 Rhode Island, USA	[18]
		美国河口 Pettaquamscutt Estuary, USA	[18]
		法国塞纳河口 Seine Estuary, France	[27–28]
	太平洋真宽水蚤 <i>Eurytemora pacifica</i>	日本女川湾 Onagawa Bay, Japan	[2]
	<i>Eurytemora velox</i>	法国东南部半咸水湖 Brackish water lake, SE-France	[2]
	<i>Temora longicornis</i>	北大西洋海域 George’ s Bank, North Atlantic	[6]
		挪威南部水产养殖场 Aquaculture enclosures, S-Norway	[2]
		英吉利海峡北海 North Sea, English Channel	[6]
		英国英吉利海峡马盖特水域 Margate, English Channel, England	[25]
		北海南部 South of North Sea	[25]
		波罗的海 Baltic Sea	[10]
		英国爱尔兰海梅奈桥 Menai Bridge, Irish Sea, UK	[2]
		法国塞纳河口 Seine Estuary, France	[27–28]
歪水蚤科	特氏歪水蚤 <i>Tortanus derjugini</i>	中国厦门 Xiamen, China	[29]
Tortanidae	右突歪水蚤 <i>Tortanus dextrilobatus</i>	中国厦门 Xiamen, China	[29]
	异尾歪水蚤 <i>Tortanus discaudatus</i>	美国罗得岛 Rhode Island, USA	[18]
		美国加州北部海域 Northern California, USA	[6]
		美国太平洋加州海域 Pacific Ocean, CA, USA	[2]
		日本内海 Inland Sea, Japan	[16]
		中国厦门 Xiamen, China	[29]
	钳形歪水蚤 <i>Tortanus forcipatus</i>	中国香港维多利亚港海域 Victoria Harbor, Hong Kong, China	[30]

一般较厚,且更为复杂,帮助其抵抗不利环境^[26].较厚的休眠卵外壁能抵抗消化,保护其安全通过捕食者肠道,有利于休眠卵的扩散与传播^[1].有学者研究意大利那不勒斯海域桡足类 *Anomalocera patersoni* 的卵发现,滞育卵的外壳有 4 层复杂的结构,即孵卵没有观察到类似结构^[26].20 世纪 80 年代有学者在光学显微镜下观察曾认为中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 的卵具卵鞘,随着技术进步,用环境扫描电子显微镜 (ESEM) 技术发现其卵无卵鞘,也不属于表面光滑的卵,卵表面的胞膜为褶皱而非刺,胞膜的厚度随着水温的升高有减小的趋势^[37].卵型分析与孵化实验均证实:厦门港中华哲水蚤不存在休眠卵^[37].根据外部形态结构鉴定休眠卵并没有统一的标准,对采自丹麦北部 Limfjord 海域的纺锤水蚤和钩胸刺水蚤 (*Centropages hamatus*) 的研究发现,3 种纹饰的卵 (光滑、短刺、长刺) 都为即孵卵,扫描电镜显示,雌体产生几种卵,即使是同一批卵,也具有不同的表

面形态^[38].
通过休眠卵外观形态鉴定种类较为困难,基因特征可用于区分休眠卵种类.通过 PCR 扩增线粒体细胞色素氧化酶 I 亚基基因 (*mt COI*),利用限制性片段长度多态性 (RFLP) 鉴定了法国托湖 (Thau lagoon) 柱状沉积物中的克氏纺锤水蚤 (*A. clause*)、*A. discaudata* 和 *P. grani* 的休眠卵^[17].通过测定 28S rRNA 的目标序列鉴定了厦门海域休眠卵种类,证实该方法可以有效区分沉积物卵库中的休眠卵种类^[39–40].

4 休眠卵的存活时间

从进化的观点来看,较长寿命的休眠体是度过不利环境的时间策略,沉积物中累积着不同年份的休眠卵,类似于植物的种子库,称之为卵库^[1,3–4].休眠卵寿命及其可能采取的分散策略 (bet-hedging strategies) 可能与环境变化程度有关,环境越复杂,

面临恶劣环境因素的机会越多,其存活时间和抵抗能力越强^[1].湖泊沉积物中的浮游动物休眠卵可以保持活性几年至几个世纪,相比于植物种子可达几千年寿命的报道,浮游动物休眠卵的寿命相对较短^[1].在自然环境中,即使新陈代谢速率很低,也不可能终止,所以极端情况下几百年的休眠卵很少.研究发现,3种海洋桡足类[汤式纺锤水蚤、钩胸刺水蚤、夏眠唇角水蚤(*Labidocera aestiva*)]的静止卵即使在缺氧的环境中也没有停止新陈代谢,32 d后大部分休眠卵死亡^[41].海洋和河口桡足类休眠卵没有上百年的报道,寿命最长的报道来自于美国 Pettaquamscutt 河口,休眠卵至少存活了 40 年,但其种类没有鉴定^[18].波罗的海沉积物中桡足类双刺纺锤水蚤和近缘真宽水蚤(*Eurytemora affinis*)的寿命可达 19 年^[12].波罗的海西南部 Kiel 湾表层 4~5 cm 的休眠卵年龄大约为 15 年^[22].²¹⁰Pb 分析显示,香港维多利亚港沉积物中的钳形歪水蚤休眠卵平均年龄为 4.9 年,卵死亡率为 $0.135 \cdot a^{-1}$ ^[30].厦门湾沉积物中太平洋纺锤水蚤休眠卵最长可存活 20.5 年,平均存活时间 4.3 年^[31].汕头南澳养殖海域桡足类休眠卵最长可存活 6 年,大部分为 3~6 年,相比其他海域

年龄较短,可能受到养殖环境的不利影响^[20].

5 休眠卵丰度及其影响因素

从表 2 可以看出,海洋沉积物中桡足类休眠卵丰度很高($10^4 \sim 10^7$ eggs $\cdot m^{-2}$),近岸海域休眠卵丰度一般高于开阔大洋^[25,27].沉积物中卵库对水体浮游种群补充有重要影响,但其潜在补充量受到地域、水域类型和季节等因素的影响,不同地域、不同类型水域的潜在补充量差异明显(表 2).

河口是陆地与海洋的过渡地带,水体理化环境变化剧烈,河口桡足类已形成适应河口环境的生理和行为策略,以维持其河口种群,例如以产生休眠卵的方式度过河口不良环境.对法国 Seine 河口表层 10 cm 沉积物桡足类休眠卵分布的研究表明,海洋种类 *Temora longicornis* 以及河口种近缘真宽水蚤是孵化的主要种类,沉积物中休眠卵平均密度(1.42×10^6 eggs $\cdot m^{-2}$),与其他地区休眠卵密度相当,剧烈变化的河口水动力环境可能是造成休眠卵不均匀分布的主要原因($0.14 \times 10^7 \sim 8.10 \times 10^7$ eggs $\cdot m^{-3}$)^[27],沉积物中桡足类休眠卵分别向水体中的纺锤水蚤、*T. longicornis* 和近缘真宽水蚤种群补充 11644、

表 2 世界各海域桡足类休眠卵丰度
Table 2 Summary of abundance of copepod resting eggs in various locations

地理区域 Geographic area	丰度范围 Abundance range (eggs $\cdot m^{-2}$)/(eggs $\cdot m^{-3}$)	平均丰度 Mean abundance (eggs $\cdot m^{-2}$)/ (eggs $\cdot m^{-3}$)	文献 Reference
波罗的海 Sällvik, Baltic Sea	1.03×10^6		[10]
波罗的海 Baltic Sea	3.7×10^6		[12]
波罗的海西南部基尔湾 Kiel Bay, southwestern Baltic Sea	$(1.8 \sim 7.4) \times 10^5$		[22]
第勒尼安海 Tyrrhenian Sea	$(0.0016 \sim 0.012) \times 10^6$		[42]
爱奥尼亚海 Ionian Sea	$(0.031 \sim 1.07) \times 10^6$		[42]
亚得里亚海 Adriatic Sea	$(0.15 \sim 1.19) \times 10^6$		[42]
西班牙马拉加港口 Málaga Harbor, Spain	$(0.19 \sim 6.6) \times 10^6$		[23]
西班牙比斯开湾孟达卡河口 Estuary of Mundaka, Bay of Biscay, Spain	$(0.019 \sim 0.16) \times 10^6$		[43]
西班牙比斯开湾毕尔巴鄂河口 Estuary of Bilbao, Bay of Biscay, Spain	$(0.008 \sim 0.009) \times 10^6$		[43]
西班牙乌尔代百河口 Urdaibai Estuary, Spain	$(0.5 \sim 11) \times 10^7$		[14]
英国近海 British coast	$(0 \sim 2.8) \times 10^6$		[25]
法国塞纳河口 Seine Estuary, France ¹	$(1.4 \sim 81) \times 10^6$	$(1.42 \pm 0.87) \times 10^6$	[27]
法国塞纳河口 Seine Estuary, France ²	$(0.06 \pm 0.05 \sim 2.33 \pm 1.40) \times 10^7$		[28]
美国墨西哥湾北部 Northern Gulf of Mexico, USA	$(461 \pm 632) \sim (44755 \pm 13548)$		[44]
美国河口 Pettaquamscutt Estuary, USA	$(0.0011 \sim 0.078) \times 10^6$		[18]
加州北部近海海域 Northern California coastal waters	$(0.12 \sim 0.19) \times 10^6$		[6]
阿根廷布兰卡河口 Bahía Blanca Estuary, Argentina	$(0.21 \sim 8.68) \times 10^6$	1.85×10^6	[45]
日本内海 Inland Sea, Japan	$(3 \sim 10) \times 10^6$		[16]
香港维多利亚港海域 Victoria Harbor, Hong Kong	$(2.43 \sim 5.89) \times 10^4$	3.68×10^4	[30]
厦门港 Xiamen Harbor	$5.3 \times 10^3 \sim 9.7 \times 10^4$	3.5×10^4	[31]
珠江口 Pearl River Estuary	$(0.91 \sim 4.3) \times 10^6$		[19]
汕头南澳 Nan'ao, Shantou	$(0.13 \sim 10.3) \times 10^6$		[20]

1) 2008 年夏季 Summer in 2008; 2) 2008 年夏季至 2009 年夏季 From summer 2008 to summer 2009.

710267 和 52397 nauplii $\cdot m^{-3} \cdot month^{-1}$, 在河口桡足类的种群动态中起着重要作用^[28]. 陈亮东等^[19]研究表明, 珠江口沉积物中桡足类潜在补充量为 $9.1 \times 10^5 \sim 4.3 \times 10^6$ eggs $\cdot m^{-3}$, 首次证实了我国亚热带河口——珠江口水域桡足类休眠卵的存在.

桡足类休眠卵丰度在沉积物中呈不均匀分布. 对厦门港桡足类卵库研究发现, 休眠卵潜在补充量水平分布呈现中心区高于沿岸区, 内港区高于外港区的分布格局, 休眠卵平均密度为 3.5×10^4 eggs $\cdot m^{-2}$, 主要受底质类型为黏土质砂和污染两大因素的影响. 潜在补充量的分布差异同样表现在沉积物的垂直分布上: 表层 0~1 cm 层最高, 其次为 4~7 cm 层, 其余各层较低^[31]. 香港维多利亚港沉积物中的休眠卵主要为钳形歪水蚤, 表层 0~5 cm 潜在补充量较高, 随深度增加, 潜在补充量急剧降低, 25 cm 仍能发现萌发的休眠卵^[30]. 对柱状沉积物进行研究表明, 7~10 cm 及以下沉积物中的休眠卵仍然可以萌发^[20-21, 27, 31].

桡足类潜在补充量不仅在空间分布上存在差异, 在不同的季节也不同. 双刺纺锤水蚤和太平洋纺锤水蚤是胶州湾的优势种类, 双刺纺锤水蚤主要出现在冬春季, 太平洋纺锤水蚤主要出现在夏季, 研究发现, 双刺纺锤水蚤 5—6 月间在沉积物的休眠卵丰度为 $(4.3 \sim 12.5) \times 10^4$ eggs $\cdot m^{-2}$, 太平洋纺锤水蚤休眠卵丰度达 $(2.4 \sim 118) \times 10^4$ eggs $\cdot m^{-2}$ ^[13]. 对厦门湾太平洋纺锤水蚤休眠卵丰度进行周年调查发现, 其密度为夏季 > 春季 > 冬季 > 秋季, 分别为 9.2×10^4 、 5.6×10^4 、 3.3×10^4 和 2.7×10^4 eggs $\cdot m^{-2}$, 其水平分布一般表现为湾内区高于湾外区. 在垂直分布上, 柱状沉积物 0~10 cm 中都有分布, 但并不是每个站点的各层均有, 最高值出现在夏季 6~7 cm 处, 达到 7.0×10^4 eggs $\cdot m^{-2}$ ^[32].

沉积作用、沉积物再悬浮作用和沉积物转移作用是影响休眠卵在沉积物中积累的重要环境因素, 是决定桡足类休眠卵分布和含量的关键因素^[25]. 细颗粒沉积物和休眠卵的沉降速率及其他物理特性相似, 研究发现, 休眠卵的丰度和沉积物中细颗粒黏土含量呈现正相关, 在以泥为主的沉积物中桡足类休眠卵数量较多, 在以砂为主的沉积物中桡足类休眠卵数量较少^[25], 厦门湾桡足类休眠卵的研究也有类似结果^[32]. 休眠卵丰度在较高的沉积环境和较低的再悬浮环境中容易聚集. 如墨西哥湾海草床休眠卵丰度(主要为汤氏纺锤水蚤)显著高于周围海域, 且海草覆盖度越大, 这种差异越明显^[44]. 进一步研究

发现, 海草床对休眠卵的富集机理为: 1) 海草床具有更多的底栖动物, 它们的生物扰动导致休眠卵被沉积物覆盖, 阻止了休眠卵的再悬浮; 2) 海草的存在减轻了水流运动, 抑制了休眠卵的再悬浮; 3) 海草床的低氧状况抑制了新沉降休眠卵的萌发^[46]. 休眠卵的分布还与水深和潮流对底层的底应力 (bottom stress) 有关^[25]. 对桡足类休眠卵补充机制进行研究如仅关注桡足类雌体产卵量有一定的局限性, 必须同时研究卵的数量和卵的萌发率, 以科学评估休眠卵对水体浮游种群的潜在补充.

6 休眠卵的萌发率

休眠卵的萌发率在不同的海域变化较大. 法国 Seine 河口的桡足类休眠卵夏季平均萌发率为 2.4%, 未冷藏前萌发率 (0.72%) 低于在 4~5 °C 冷藏 11 月后的萌发率 (4.5%)^[27]. 沉积物中全年的休眠卵孵化率为 0~9.0%, 夏秋季采集的沉积物冷藏前的休眠卵萌发率低于冷藏后的萌发率, 表明休眠卵多为滞育卵, 需要越冬; 冬春季采集的沉积物冷藏前的休眠卵萌发率高于冷藏后的萌发率, 表明休眠卵多为静止卵或为越冬后已度过不应期的滞育卵, 遇到适宜的环境条件很快萌发^[28]. Seine 河口的桡足类休眠卵萌发率远低于西班牙 Urdabai 河口休眠卵萌发率 (36.5%~87.2%)^[14] 以及波罗的海西南部 Kiel 湾桡足类 (*Eurytemora*、*Acartia* 和 *Centropages*) 萌发率 (49%~94%)^[22]. 对 *P. grani* 的休眠卵进行冷藏处理后, 萌发率 (7.8%) 明显高于未冷藏处理的休眠卵萌发率 (0.7%), 较长的低温刺激或突然升温可能有助于提高 *P. grani* 休眠卵的萌发率^[35].

休眠卵的萌发率因环境污染而急剧下降. 在英国大不列颠岛南部的 3 个河口, 随着多环芳烃 (PAHs) 浓度的增加, 休眠卵萌发率从 92% 降低到 14%^[47]. 重金属 Cu、Pb、Cd 等会降低太平洋纺锤水蚤休眠卵的萌发率, 并存在剂量效应^[48].

7 休眠卵形成与萌发的环境条件

桡足类休眠卵形成和萌发的环境条件以及各发育阶段时空分布与水动力过程等控制着桡足类的浮游种群补充, 在很大程度上影响着海洋生态系统的结构和功能. 产卵是桡足类雌体对周围生活环境反应的结果, 因此, 研究理化和生物因素对产卵的贡献有助于了解和预测桡足类产卵行为^[14]. 桡足类休眠机制目前仍不清楚, 可能是受遗传基因控制或是受特定环境刺激如温度或光照的影响. 外部环境中, 水

温、光周期、食物状况和种群密度也可能诱发桡足类休眠卵的产生。

7.1 休眠卵形成的主要影响因素

7.1.1 非生物因素 当环境状况对某个种类不利时,休眠是生物度过不利环境的一个途径。例如,墨西哥湾钩胸刺水蚤产滞育卵是度夏的一种生存策略^[41]。对丹麦 Limfjord 半封闭河口水产养殖场的监测表明,纺锤水蚤和钩胸刺水蚤在冬季产卵,与光、温度和食物的可获得性没有明显相关,在海水接近 0℃ 的冬季,没有观测到滞育卵;此外,休眠卵的产量受光周期、水温、溶氧等的影响^[38]。

温度作为一种环境信号,它的变动对海洋浮游动物的生长和繁殖都会产生影响,浮游动物为了适应这一变动会改变生殖策略。温度过高或过低都可以诱导一些种类产休眠卵以度过不利的环境条件。研究表明,15℃ 是加州纺锤水蚤 (*A. californiensis*) 产休眠卵的临界温度,较长时间超过 22℃ 的水温会刺激克氏纺锤水蚤产生滞育卵,较短时间的刺激则产生静止卵;水温下降是刺激 *P. grani* 产生休眠卵的主要因素^[35,49]。厦门九龙江口特氏歪水蚤与钳形歪水蚤季节性出现和消失,是因为其种群可产滞育卵,温度较高(25~28℃)和较低(10~20℃)时特氏歪水蚤与钳形歪水蚤都可产滞育卵,其即孵卵萌发时间均随孵化温度的升高而缩短^[29]。吴荔生等^[33]对厦门海区瘦尾胸刺水蚤滞育卵进行了系统研究,5—6 月间瘦尾胸刺水蚤产滞育卵以度过对其生长繁殖不利的夏秋季(7—11 月),滞育卵受日照时间和温度影响较大,且不同季节产卵时间不一样,冬春季温度较低时趋于夜间产卵,夏季温度较高时趋于日间产卵,对即孵卵来说,为保证卵在沉至海底前或在沉至海底后未被底泥覆盖前的短时间内孵化,瘦尾胸刺水蚤在温度较低的夜间上浮至海水表层产卵,温度较高的日间下沉至下层海水产卵;对滞育卵来说,为避免卵在水中被摄食,瘦尾胸刺水蚤在日间下沉至下层海水产卵,使其快速沉至海底形成卵库,有利于种群的延续。光照周期主要影响桡足类生殖方式或卵的类型。短光照是海洋桡足类产滞育卵的关键因素,夏眠唇角水蚤在短光照下主要产滞育卵,长光照下主要产即孵卵^[6]。有学者则认为短日照、低温会诱导夏秋种产滞育卵,而长日照、高温则会诱导冬春种产滞育卵^[49]。

野外调查和室内研究发现,温度的降低和光照的缩短是诱发法国托湖 *P. grani* 产休眠卵的主要因素^[24,35],是其越冬的生存策略。英国南安普敦水域双

刺纺锤水蚤也有类似的繁殖策略,在从水体消失的前两个月开始产滞育卵^[11]。

影响桡足类休眠卵形成除以上因子外,重金属、水体中溶解氧、pH 和每年有规律的重复自然条件如寒流、雷电、雨雪等都是促使浮游动物进入滞育状态的因子^[50]。

7.1.2 生物因素 非生物环境因子如温度和光照对休眠卵的影响研究较多,而生物因素较少。浮游动物通过自身调节种群密度以保持种群稳定。在条件适宜时,种群大量繁殖,导致种群密度过大,引起空间紧迫、食物缺乏、排泄物增加,自身代谢废物的累积而导致环境恶化,进而刺激浮游动物产休眠卵以度过不良环境。如近缘真宽水蚤密度达到 80 ind · L⁻¹,就会有一部分产生休眠卵,表明种群密度过高可诱导该种桡足类休眠卵的产生^[51]。不同种类会因有限的食物、空间等而存在竞争关系,为了避开不利环境条件,一些存在竞争关系的种群会产生休眠卵,以避开竞争,保持种群更好地生存。生活在同一海域的汤式纺锤水蚤和 *A. hudsonica* 因种间竞争产生滞育卵^[33],即通过滞育从时间和空间上避开竞争;克氏纺锤水蚤和夏眠唇角水蚤产滞育卵的诱导因子也是为了避免种间竞争^[6]。当食物浓度较低时,汤式纺锤水蚤产迟育卵的比例升高^[9]。热带地区的半咸水池塘中,水温和光周期的变化并不重要,在众多的环境因子中,可能食物状况和种群密度是诱发桡足类产休眠卵的主要因素^[15]。

7.2 休眠卵萌发的主要影响因素

7.2.1 非生物因素 温度、盐度、光照、储存时间、pH、沉积物环境状况等是影响桡足类休眠卵孵化的重要因素。海洋桡足类钳形歪水蚤休眠卵在 13~30℃ 均可孵化,但在 10℃ 时没有幼体孵化,25℃ 为其萌发的最适温度;且在 5℃ 下储存 14~15 个月孵化的幼体数量多于只储存 1~2 个月孵化的幼体数量^[16]。温度是纺锤水蚤科种类休眠卵萌发最重要的诱发因素。研究发现,温度剧增 5℃,只要增加后的温度超过 *P. grani* 滞育卵萌发的最低温度(10~15℃),则温度的剧增有利于提高休眠卵的萌发率^[35],室内实验结果在野外观察中得到了证实^[24]。在胶州湾,温度可能是影响纺锤水蚤休眠卵产生及孵化的主要因素^[13]。即使温度和光照条件适宜,*P. grani* 的滞育卵必须经过超过 1 个月的不应期才能孵化,光周期是 *P. grani* 休眠卵萌发的重要诱发因素,黑暗条件下不利于 *P. grani* 和克氏纺锤水蚤休眠卵的萌发^[35]。光照对双刺纺锤水蚤的休眠卵萌发

影响较小^[10]。光周期对克氏纺锤水蚤休眠卵孵化和幼体存活影响不明显, 克氏纺锤水蚤在孵化前经过低温刺激后产卵量高峰提前, 孵化温度在 15~30℃ 之间, 随着温度升高孵化时间缩短^[52]。

盐度是诱导海洋浮游桡足类休眠卵孵化的因素之一。研究表明, 汤式纺锤水蚤休眠卵在盐度为 0 时孵化率最低, 仅为 11.4%, 随着盐度增加, 孵化率提高, 最高孵化率出现在盐度为 25 时, 孵化率达 84.5%^[53]。克氏纺锤水蚤休眠卵在盐度为 30 时, 孵化率和幼体存活率最高; 低盐度 (<30) 能够缩短孵化时间, 但导致幼体存活率降低^[52]。

休眠卵的活性随污染效应的加重而降低, 水体的重金属和有机物污染有可能影响休眠卵的活性^[47]。Jiang 等^[54]研究 HCH 和 DDT 两种有机氯农药对沉积物中太平洋纺锤水蚤休眠卵孵化的影响, 结果表明, 即孵卵比滞育卵对农药的反应更敏感, 说明滞育卵对有机氯农药的耐受性更强, 但是不能长时间处于这种环境。太平洋纺锤水蚤休眠卵孵化出的幼体数量会随着 Cu、Pb、Cd 和 0#柴油浓度的增加而迅速减少, 0#柴油对太平洋纺锤水蚤休眠卵的毒性会随温度的增高而增加^[48,55]。

缺氧影响桡足类休眠卵的活性, 从而降低萌发率, 如近缘真宽水蚤^[41]。法国 Seine 河口桡足类休眠卵孵化率较低, 可能原因为缺氧、污染和强烈的水动力条件^[27-28]。在底泥覆盖下的缺氧环境中休眠卵不能孵化^[13]。长时间处于硫化物和缺氧环境会影响桡足类卵活性^[41]。沉积物扰动对休眠卵的摩擦也可能降低休眠卵的活性^[27]。

7.2.2 生物因素 近年来的研究发现, 滞育状态的终止受基因时钟 (genetic clock) 的控制, 环境刺激并不是必需的, 如 *P. latisetosa* 的滞育卵没有经过环境刺激在恒定的环境条件下同步进行了萌发^[34]。生物扰动造成的底层沉积物中休眠卵的再悬浮往往也是诱发休眠卵萌发的重要因子^[10,27,31]。

8 休眠卵的生态学意义

桡足类卵库的重要生态学意义是增强桡足类对环境条件波动的适应能力, 使桡足类能够度过生活周期中的恶劣环境阶段, 维持种群稳定。浮游动物由水体中的现生种群 (active population) 和沉积物中的休眠种群 (dormant population) 两部分组成^[56]。现生种群桡足类与生境关系紧密, 水体环境会影响桡足类的种类组成和数量分布, 从而影响休眠卵库。反过来, 沉积物中休眠卵卵库萌发补充影响现生种群。休

眠卵生态学意义主要表现在以下几个方面: 1) 帮助桡足类度过恶劣环境, 有利于种群的保存和延续, 在环境不利时短暂消失, 从长时间来看保持种群稳定, 维持生物多样性; 2) 调节水体中桡足类丰度, 改变水体中桡足类种群动态和群落结构; 3) 通过延长传代时间和产生世代重叠等过程, 延缓微进化进程; 4) 扩大桡足类的地理分布; 5) 了解种群过去的动态变化^[4]。

在北半球, 冬季水温较低时, 食物匮乏, 一些桡足类以冬眠或滞育的方式度过不利的环境。在北海南部水域, 一些桡足类在某些季节完全从水体中消失, 如钩胸刺水蚤, 在冬季只以休眠卵的方式沉积在水底越冬, 而 *T. longicornis* 既有休眠卵也有个体在水层存在^[2]。水体中桡足类在条件不适宜时, 开始产卵以度过不良环境, 保持种群稳定; 沉积物中卵库在海况变化 (大规模风浪、潮流等) 或底栖动物由于摄食、筑穴等生物活动对沉积物结构造成改变时, 从底层卵库中被动悬浮到水体中, 形成沉积物卵库对水体浮游种群的补充。卵库中休眠卵从沉积物中萌发进入到水体, 再由水体种群产卵沉降到沉积物中, Marcus 等^[56]把这种相互补充的现象用一个新的概念来解释, 即垂直补充生态学 (supply-vertical ecology)。

浮游-底栖耦合是物质和能量在水生态系统通过传递而将浮游系统和底栖系统融为一个整体的过程。在 20 世纪 90 年以前, 对浮游-底栖耦合的认识局限在浅水区域沉积物中的再悬浮作用, 沉积物释放营养盐到水体中, 导致水体浮游植物初级生产力提高, 进而浮游动物的生物量增加。除此之外, 浮游动物种群动力学被认为和浮游-底栖耦合无关^[6]。随着对浮游动物研究的深入, 发现水底沉积物和部分浮游动物水体种群动态变化密切相关, 沉积物中的生物体在水体浮游生物群落结构和功能中扮演着重要角色。

9 休眠卵研究展望

桡足类休眠卵卵库种类的准确鉴定是休眠卵生态学研究的基础。由于桡足类休眠卵形态差异细微, 鉴定上容易出现错误, 传统的将卵萌发培养到成体鉴定耗时费力, 且大部分种类在室内条件不易培养。分子生物学手段, 包括分子标记技术和 DNA 条形码 (DNA barcodes) 有明显的优势。尤其是 DNA 条形码技术开始运用于海洋浮游动物生态学研究, 在浮游动物物种鉴定、物种发现、营养关系、生物入侵种监

测、种群遗传学以及生物地理学中得到很好的应用^[57].因此利用分子标记技术和 DNA 条形码技术可以解读休眠卵的遗传信息.对厦门湾水体和沉积物两种类型休眠卵的 28S rRNA 序列分析,可以确定常见种类的成体、即孵卵和休眠卵^[40].基于 DNA 条形码涵盖全球海域的国际海洋生物条形码计划 (MarBOL) 已经正式启动实施,使得浮游动物多样性监测和浮游动物现场实时定性、定量分析有望实现.桡足类休眠卵能够在沉积物中保存很长的时间,利用分子生物学等技术,对不同年代沉积物中休眠卵开展研究,对揭示桡足类群落的历史变迁反演、进化和生物入侵具有重要的科学意义,也是今后一段时期桡足类休眠卵生态学研究的重要方向.

桡足类因其体内富含某些必需脂肪酸,特别是 EPA 和 DHA,在水产育苗上有很多应用,常常被用来作为一些经济鱼类的开口饵料.随着研究的深入和科学技术的发展,通过桡足类休眠卵获得大量无节幼体逐渐被人们重视和利用,休眠卵的规模培养将在现代海水养殖中发挥重要作用,具有广阔的应用前景^[58].目前,将休眠卵应用于水产养殖业还有很多困难,比如,对休眠卵的保存、孵化等方面的研究还不够,无法按照规模生产的需求对其进行控制,而育苗池中过早从休眠卵萌发的桡足类易捕食经济动物幼体等^[59].因此,深入研究桡足类休眠卵生态学对于海水养殖业具有重要意义.

沉积物中休眠卵的活性随污染效应的加重而降低,因此可将休眠卵的活性作为评价沉积物污染程度的综合措施之一^[30],结合水体浮游动物群落结构对河口近海环境进行综合生态学评价,可望得到更为真实的评价结果.

我国对海洋桡足类休眠卵的野外调查较少,仅有的研究集中在胶州湾、厦门海域和珠江口等少数水域.我国海岸线长,沉积物类型多样;近海水域海水养殖面积大、类型多,经济动物养殖导致沉积环境恶化,大型海藻的规模栽培改善了养殖区环境;天然海藻场和海草场的急剧退化等近海环境的变化都对休眠卵的存活、沉积和再悬浮等产生重要影响,从而影响休眠卵对水体浮游种群的潜在补充.为了更好地了解与研究海洋生态系统的结构与功能,应加强对我国海域休眠卵调查,并运用现代生物技术开展深入研究.

参考文献

[1] Radzikowski J. Resistance of dormant stages of plankto-

- nic invertebrates to adverse environmental conditions. *Journal of Plankton Research*, 2013, **35**: 707–723
- [2] Engel M. Calanoid copepod resting eggs: A safeguard against adverse environmental conditions in the German Bight and the Kara Sea? *Ber Polarforsch Meeresforsch*, 2005, **508**: 1618–3193
- [3] De Stasio BT. The seed bank of a freshwater crustacean: Copepodology for the plant ecologist. *Ecology*, 1989, **70**: 1377–1389
- [4] Jr Hairston NG. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, 1996, **41**: 1087–1092
- [5] Sichelau MH, Hansen JLS, Andersen TJ, *et al.* Distribution and mortality of diapause eggs from calanoid copepods in relation to sedimentation regimes. *Marine Biology*, 2011, **158**: 665–676
- [6] Marcus NH. Ecological and evolutionary significance of resting eggs in marine copepods: Past, present, and future studies. *Hydrobiologia*, 1996, **320**: 141–152
- [7] Chen F, Marcus NH. Subitaneous, diapause, and delayed-hatching eggs of planktonic copepods from the northern Gulf of Mexico: Morphology and hatching success. *Marine Biology*, 1997, **127**: 587–597
- [8] Grice GD, Marcus NH. Dormant eggs of marine copepods. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 1981, **19**: 125–140
- [9] Drillet G, Hansen BW, Kiørboe T. Resting egg production induced by food limitation in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Limnology and Oceanography*, 2011, **56**: 2064–2070
- [10] Viitasalo M. Calanoid resting eggs in the Baltic Sea: Implications for the population dynamics of *Acartia biflosa* (Copepoda). *Marine Biology*, 1992, **114**: 397–405
- [11] Castro-Longoria E, Williams JA. The production of subitaneous and diapauses eggs: A reproductive strategy for *Acartia biflosa* (Copepoda: Calanoida) in Southampton Water, UK. *Journal of Plankton Research*, 1999, **21**: 65–84
- [12] Katajisto T. Copepod eggs survive a decade in the sediments of the Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 1996, **320**: 153–159
- [13] Zhong X-F (仲学锋), Xiao Y-C (肖贻昌). Resting eggs of *Acartia biflosa* Giesbrecht and *A. pacifica* Steuer in Jiaozhou Bay. *Marine Sciences* (海洋科学), 1992 (5): 55–59 (in Chinese)
- [14] Uriarte I, Villate F. First evidences of *Acartia biflosa* resting eggs in sediments of the Urdaibai estuary (Bay of Biscay): Abundance and hatching success. *Scientia Marina*, 2006, **70**: 565–572
- [15] Beyrend D, Dur G, Souissi S, *et al.* Dormant eggs of a calanoid copepod from tropical brackish aquaculture ponds. *Crustaceana*, 2014, **87**: 284–290
- [16] Kasahara S, Uye S, Onbe T. Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. II. Seasonal cycles of abundance in the populations of several species of copepods and their eggs in the Inland Sea of Japan. *Marine Biology*, 1975, **31**: 25–29

- [17] Lindeque PK, Boyer S, Bonnet D. A molecular method for the identification of resting eggs of Acartiid copepods in the Thau lagoon, France. *Marine Biology*, 2013, **160**: 737-742
- [18] Marcus NH, Lutz R, Burnett W, *et al.* Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: Evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography*, 1994, **39**: 154-158
- [19] Chen L-D (陈亮东), Luan L-L (栾磊磊), Wang Q (王庆), *et al.* The recruitment potential and the impact on copepod eggs into plankton in the Guishan Island region in the Pearl River Estuary, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2015, **35**(10): 3373-3381 (in Chinese)
- [20] Luan L-L (栾磊磊). Distributions and Hatching Characteristics of Zooplankton Resting Eggs in Baisha Bay, Shantou City and Guishan Island, Zhuhai City. Master Thesis. Guangzhou: Ji'nan University, 2013 (in Chinese)
- [21] Chen L-D (陈亮东). Study on Ecology of Zooplankton Resting Eggs in Typical Waters of Pearl River Estuary and The Eastern Guangdong Coast. Master Thesis. Guangzhou: Ji'nan University, 2014 (in Chinese)
- [22] Madhupratap M, Nehring S, Lenz J. Resting eggs of zooplankton (Copepoda and Cladocera) from the Kiel Bay and adjacent waters (southwestern Baltic). *Marine Biology*, 1996, **125**: 77-87
- [23] Guerrero F, Rodríguez V. Existence and significance of *Acartia grani* resting eggs (Copepoda: Calanoida) in sediments of a coastal station in the Alboran Sea (SE Spain). *Journal of Plankton Research*, 1998, **20**: 305-314
- [24] Boyer S, Bouvy M, Bonnet D. What triggers *Acartia* species egg production in a Mediterranean lagoon? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2013, **117**: 125-135
- [25] Lindley JA. Distribution of overwintering calanoid copepod eggs in sea-bed sediments around southern Britain. *Marine Biology*, 1990, **104**: 209-217
- [26] Ianora A, Santella L. Diapause embryos in the neustonic copepod *Anomalocera patersoni*. *Marine Biology*, 1991, **108**: 387-394
- [27] Glippa O, Souissi S, Denis L, *et al.* Calanoid copepod resting egg abundance and hatching success in the sediment of the Seine estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2011, **92**: 255-262
- [28] Glippa O, Denis L, Lesourd S, *et al.* Seasonal fluctuations of the copepod resting egg bank in the middle Seine estuary, France: Impact on the nauplii recruitment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2014, **142**: 60-67
- [29] Chen F (陈峰), Li S-J (李少菁). On seasonal distribution and diapause eggs in *Tortanus* from Xiamen waters. *Acta Oceanologica Sinica* (海洋学报), 1991, **13**(5): 721-727 (in Chinese)
- [30] Dahms HU, Li XD, Zhang G, *et al.* Resting stages of *Tortanus forcipatus* (Crustacea, Calanoida) in sediments of Victoria Harbor, Hong Kong. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2006, **67**: 562-568
- [31] Jiang XD, Wang GZ, Li SJ. Age, distribution and abundance of viable resting eggs of *Acartia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in Xiamen Bay, China. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2004, **312**: 89-100
- [32] Wang GZ, Jiang XD, Li SJ, *et al.* A potential source of recruitment of *Acartia pacifica* nauplii: Viable benthic resting eggs. *Acta Oceanologica Sinica*, 2005, **24**: 151-158
- [33] Wu L-S (吴荔生). Studies on Physiology and Ecology of the Diapause in Egg of *Centropages tenuiremis* in Xiamen Waters. PhD Thesis. Xiamen University, 2003 (in Chinese)
- [34] Belmonte G, Pati AC. Hatching rate and diapause duration in eggs of *Paracartia latisetosa* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research*, 2007, **29**: 39-47
- [35] Boyer S, Bonnet D. Triggers for hatching of *Paracartia grani* (Copepoda: Calanoida) resting eggs: An experimental approach. *Journal of Plankton Research*, 2013, **35**: 668-676
- [36] Chen F (陈峰), Li S-J (李少菁). Seasonal variation of two physiological types of *Tortanus* eggs from Xiamen waters and their temperature effect. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1992, **3**(1): 62-68 (in Chinese)
- [37] Yang Q (杨青), Cao W-Q (曹文清), Lin Y-S (林元烧), *et al.* The egg types of *Calanus sinicus* in Xiamen Harbor of China. *Acta Oceanologica Sinica* (海洋学报), 2007, **29**(5): 117-122 (in Chinese)
- [38] Hansen BW, Drillet G, Kristensen RM, *et al.* Production, hatching success and surface ornamentation of eggs of calanoid copepods during a winter at 57° N. *Marine Biology*, 2010, **157**: 59-68
- [39] Xu ZH, Wang GZ, Mu Q, *et al.* An approach to the study of copepod egg banks based on efficient DNA extraction from individual copepod eggs. *Marine Biology Research*, 2011, **7**: 592-598
- [40] Mu Q (穆茜), Xu Z-H (徐智焕), Wu L-S (吴荔生), *et al.* Preliminary study on the molecular identification of copepod eggs in Xiamen Bay. *Journal of Xiamen University* (Natural Science) (厦门大学学报:自然科学版), 2011, **56**(6): 1099-1102 (in Chinese)
- [41] Marcus NH, Lutz RV, Chanton JP. Impact of anoxia and sulfide on the viability of eggs of three planktonic copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, **146**: 291-295
- [42] Belmonte G, Castello P, Piccinni MR, *et al.* Resting stages in marine sediments off the Italian coast// Ansell AD, Smith CJ, eds. *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters*. Denmark: Olsen & Olsen, 1995: 53-58
- [43] Masero R, Villate F. Composition, vertical distribution and age of zooplankton benthic eggs in the sediments of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. *Hydrobiologia*, 2004, **518**: 201-212
- [44] Scheef LP, Marcus NH. Occurrence and significance of

- copepod resting egg accumulation in seagrass sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, **407**: 125–134
- [45] Berasategui AA, Dutto MS, Chazarreta J, *et al.* Seasonal occurrence and hatching success of benthic eggs of calanoid copepods in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Marine Biology Research*, 2013, **9**: 1018–1028
- [46] Scheef LP, Marcus NH. Mechanisms for copepod resting egg accumulation in seagrass sediments. *Limnology and Oceanography*, 2011, **56**: 363–370
- [47] Lindley JA, George CL, Evans SV, *et al.* Viability of calanoid copepod eggs from intertidal sediments: A comparison of three estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, **162**: 183–190
- [48] Jiang XD, Wang GZ, Li SJ, *et al.* Heavy metal exposure reduces hatching success of *Acartia pacifica* resting eggs in the sediment. *Journal of Environmental Sciences*, 2007, **19**: 733–737
- [49] Uye S. Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bulletin of Marine Science*, 1985, **37**: 440–449
- [50] Wang G-Z (王桂忠), Wu L-S (吴荔生), Li S-J (李少菁). Advance in the diapause and its physiology and ecology studies on marine planktonic copepod. *Journal of Xiamen University (Natural Science)* (厦门大学学报: 自然科学版), 2006, **45**(Suppl.2): 46–53 (in Chinese)
- [51] Ban S, Minoda T. Induction of diapause egg production in *Eurytemora affinis* by their own metabolites. *Hydrobiologia*, 1994, **293**: 185–189
- [52] Liu X-Y (刘相义). Effects of Copepoda and Its Resting Eggs on The Transmisson of White Spot Syndrome Virus (WSSV). Master Thesis. Qingdao: Ocean University of China, 2005 (in Chinese)
- [53] Holste L, Peck MA. The effects of temperature and salinity on egg production and hatching success of Baltic *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida): A laboratory investigation. *Marine Biology*, 2006, **148**: 1061–1070
- [54] Jiang XD, Wang GZ, Li SJ. Reduction of recruitment of *Acartia pacifica* nauplii from benthic resting eggs due to organochlorine pesticides. *Journal of Environmental Sciences*, 2006, **18**: 552–556
- [55] Jiang XD, Wang GZ, Lin QW. Reduction of hydrocarbon contamination on viability of *Acartia pacifica* benthic resting eggs. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2008, **26**: 91–96
- [56] Marcus NH, Boero F. Minireview: The importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems. *Limnology and Oceanography*, 1998, **43**: 763–769
- [57] Li C-L (李超伦), Wang M-X (王敏晓), Cheng F-P (程方平), *et al.* DNA barcoding and its application to marine zooplankton ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2011, **19**(6): 805–814 (in Chinese)
- [58] Liu G-X (刘光兴), Chen K (陈珂). Application and prospect of marine copepod diapause eggs in mariculture. *Journal of Ocean University of Qingdao* (青岛海洋大学学报), 2003, **33**(6): 901–906 (in Chinese)
- [59] Zhang Q-J (张清靖), Li X-D (李晓东), Zhu H (朱华), *et al.* Relationships between copepods and *Eriocheir sinensis* larvae in ecological breeding ponds. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(1): 174–178 (in Chinese)

作者简介 王庆,男,1981年,博士,助理研究员.主要从事浮游动物生态学研究. E-mail: wq2010@jnu.edu.cn

责任编辑 肖红
