

海洋微型浮游动物的丰度和生物量

张武昌, 肖 天, 王 荣

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

摘要:综述了海洋微型浮游动物研究的历史沿革, 微型浮游动物在海洋生态系统中的作用、丰度和生物量, 微型浮游动物的研究方法以及我国研究海洋微型浮游动物的情况。

关键词:微型浮游动物; 丰度; 生物量; 综述

The abundance and biomass of microzooplankton in marine ecosystems

ZHANG Wu-Chang, XIAO Tian, WANG Rong (Institute of Oceanography, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(11): 1893~1908.

Abstract: The history of microzooplankton study, the importance, abundance, biomass and study method of microzooplankton in marine ecosystem were reviewed and analyzed. The study of microzooplankton is in urgent need.

Key words: microzooplankton; abundance; biomass; review

文章编号: 1000-0933(2001)11-1893-16 中图分类号: Q958.885.3 文献标识码: A

我国以往的研究中, 浮游动物的采样是通过浮游动物拖网完成的, 所以忽略了拖网采集不到的浮游动物——微型浮游动物。本文综述了微型浮游动物的研究历史, 在世界各海区的丰度和生物量及其研究方法, 以期引起我国海洋生态学界的重视, 对我国微型浮游动物生态学的研究有所促进。

1 微型浮游动物的概念

为了便于采集和研究, 浮游动物被划分为不同粒级的类群。微型浮游动物[Microzooplankton; 沈国英等^[1]和洪华生等^[2]译为小型浮游动物]这个词就是在这个过程中产生的。Schutt 在 1892 年最早使用了微型(micro)这个词, 他将浮游动物划分为 micro, meso 和 macro 等 3 个粒级^[3]。1911 年 Lohmann^[4]又增加了 nano 和 mega 两个粒级。现在广泛使用的 Dussart^[5]和 Sieburth 等^[6]粒级的划分, 也是建立在上述工作基础上的。

微型浮游动物(Microzooplankton)是一个人为规定的粒级范围, 不同的作者对这一粒级上限和下限的确定也有不同。上限的值有 500 μm , 100 μm , 现在常用的上限是 Dussart 提出的 200 μm 。对微型浮游动物下限的规定也不统一, Dussart 将下限定为 50~60 μm , 现在常用的下限则是 20 μm 。微型浮游生物按粒级分为 pico 浮游生物(picoplankton, 0.2~2.0 μm), nano 浮游生物(nanoplankton, 2~20 μm)和微型浮游生物(microplankton, 20~200 μm)^[4]。实际操作中, 有些作者将通过 200 μm 筛绢孔的浮游动物统称为微型浮游动物^[7,8]。在下面的论述中, 微型浮游动物是指小于 200 μm 的浮游动物。

沈国芬等^[9]将上述 3 个粒级翻译为超微型(pico), 微型(nano)和小型(micro); 而将上述 3 个粒级统称为微型生物。宁修仁^[10]将 pico 级翻译为微微型。

微型浮游动物包括原生动物和后生动物, 它的分类类群见表 1。

2 研究微型浮游动物的历史沿革

基金项目: 国家重点基础研究专项经费(G19990437)和国家自然科学基金(49790010)资助项目

收稿日期: 1999-10-05; 修订日期: 2000-02-20

作者简介: 张武昌(19~), 男, 济南市人, 博士。主要从事浮游动物生态学研究。

表 1 微型浮游动物的分类类群¹⁾
Table 1 Composition of microzooplankton

粒级 Size-fraction	微型浮游动物 Microzooplankton
Pico-级 (0.2~2.0 μ m)	异养鞭毛虫 ¹⁾
Nano-级 (2~20 μ m)	异养鞭毛虫, 无壳纤毛虫 ²⁾
Micro-级 (20~200 μ m)	无壳纤毛虫, 砂壳纤毛虫, ³⁾ 异养腰鞭毛虫 ⁴⁾ , 阿米巴 ⁵⁾ , 桡足类幼虫 ⁶⁾ , 轮虫 ⁷⁾ , 放射 虫 ⁸⁾ , 有孔虫 ⁹⁾ , 等

1) heterotrophic flagellates, 2) naked ciliates, 3) tintinnids,
4) heterotrophic dinoflagellates, 5) amoebae, 6) copepod
nauplii, 7) rotifer, 8) radiolarians, 9) foraminiferans

样瓶采水、水泵抽水并用塔夫绸浓缩。后两种方法使他发现了大量个体较小的生物, 其中包括一些新发现的纤毛虫。1908年, Lohmann 在 Kiel 湾(波罗的海)进行了长达 15 个月的浮游生物研究; 在这些研究中使用离心的方法收集体积小又容易破裂的浮游生物, 但是离心法也不能有效地收集微型浮游动物。Lohmann 在 1901 年至 1922 年发表了大量的论文, 被认为是对微型浮游动物研究贡献最大的人。

之所以在这一时期着重提出 Lohmann 和 Hensen, 是因为他们两人使用计数的方法来表达浮游生物的多少, 其他的表达单位有重量、化学组成、体积和相对丰富度。尽管直接计数微型浮游动物需要大量的体力和时间, 但是这种方法一直沿用至今。

由于 Lohmann 和 Hensen 都是在 Kiel 开展研究, Beers 称他们是 Kiel 浮游生物学派(Kiel planktonists)。

在 Kiel 浮游生物学派以外, 其他的科学家也作了大量贡献, 其中著名的有挪威的 H. H. Gran, Gran 的贡献可以归纳为两点: (1) 改进了离心法, 用蒸汽动力代替手动离心; (2) 使用化学固定剂来保存微型浮游动物样品, 从而不必在采样后立即检查样品。

第二个阶段从 1920 年至 1960 年, 对微型浮游动物的海上调查和研究非常少。在这一时期, 海洋的传统食物链(浮游植物-浮游动物-鱼类)被广泛接受, 因而在指导思想上将微型浮游动物忽略了。另外的两个原因是: (1) 改变以往使用较小网目采集浮游生物的方法, 使用较大网目(64 μ m 和 333 μ m)采集浮游动物(micro 和 macro 级), 采水样分析浮游植物; (2) 到 20 世纪 30 年代, 用浮游植物色素浓度来研究浮游植物的生物量。

这一时期的重要发展是 1958 年 Utermohl¹²⁾ 发明了 inverted microscope method 来研究微型浮游动物。这种方法让微型浮游动物自然沉淀, 从而达到浓缩的目的。

第三个阶段从 1960 年开始至今(Beers 发表这个观点是在 1982 年, 但本文作者认为现在还是处于这一阶段), 开展了大量微型浮游动物生态学的研究。在 20 世纪 60 年代, 人们重新意识到微型浮游动物的重要性, 在各个海区研究了微型浮游动物(或其主要组分纤毛虫)的群落结构和丰度。

“微型生物食物网”概念的提出是这一时期的重要成果。以往的认识认为“传统食物链”(traditional food web¹¹⁾)是海洋中的主要能流途径, 现在认为“微型生物食物网”具有与“传统食物链”相同的重要性。

在这一时期的一个重大事件是 1981 年 5 月的“海洋原生动物和微型浮游动物生态学研讨会”。这次会议是在 NATO(北大西洋公约组织)的资助下在法国的 Villefranche-sur mer 举办的, 有 30 多位专家参加了会议。会议回顾了微型浮游动物研究的历史, 对将来的发展方向作了讨论。“Annales de L'institut oceanographique”为会议的部分成果出了专刊。

这一时期在方法上的重大进步是(1)表面荧光显微镜计数方法的成熟和广泛应用, (2)稀释法成为研

根据 Beers¹²⁾ 的说法, 虽然没有可以考证的日期, Van Leeuwenhoek 可能是最早的研究微型浮游动物的人, 他在 1676 年即在荷兰海岸进行了这方面的观察。

Beers¹³⁾ 将微型浮游动物的研究历史分为 3 个阶段。第一个阶段从 1880 年到 1920 年。在 1880 年以前, 已经有一些微型浮游动物的分类工作。1889 年, Viktor Hensen 主持了著名的“National”号科学考察船的浮游生物调查。在这次调查中使用 50 μ m 网目的网进行垂直拖网, 因而也采集了一部分微型浮游动物。这个航次的不足之处是不能采集到小于 50 μ m 的微型浮游动物。

Lohmann 在 Hensen 的基础上继续进行研究。1903 年, Lohmann 比较了不同的采样方法: 网采、水

究微型浮游动物摄食压力的重要方法。

微型浮游动物的研究被列入一些重大海洋研究计划。1990年 SCOR(海洋研究科学委员会, Scientific Committee on Oceanic Research)为全球海洋通量联合研究(JGOFS)制定的监测方法中就包含了微型浮游动物的生物量和摄食压力的研究^[1]。著名的北海生态系统模型将微型浮游动物作为重要的组成部分^[2]。

3 微型浮游动物在生态系统中的作用

人们对微型浮游动物重要性的认识是一个渐进的过程。1920年, Lohmann^[12]第一个指出异养鞭毛虫在海洋生态系统中大量存在因而具有重要意义。1969年, Ryther清楚地表述了微型浮游动物在生态系统中的角色:微型浮游动物在 nano 浮游生物和 meso 浮游动物之间起着连接作用,它们在远洋生物量和丰度比近岸的大,是主要的摄食者。1974年, Pomeroy 开创性的工作(对海洋细菌的研究)引起了对微型生物食物环的大量研究^[17]。1983年, Azam 提出了著名的“微生物环(Microbial Loop)”的概念^[16]。

微型浮游动物在海洋生态系统的结构、物流和能流中都扮演重要角色。微型浮游动物在海洋生态系统中的位置见图 1。

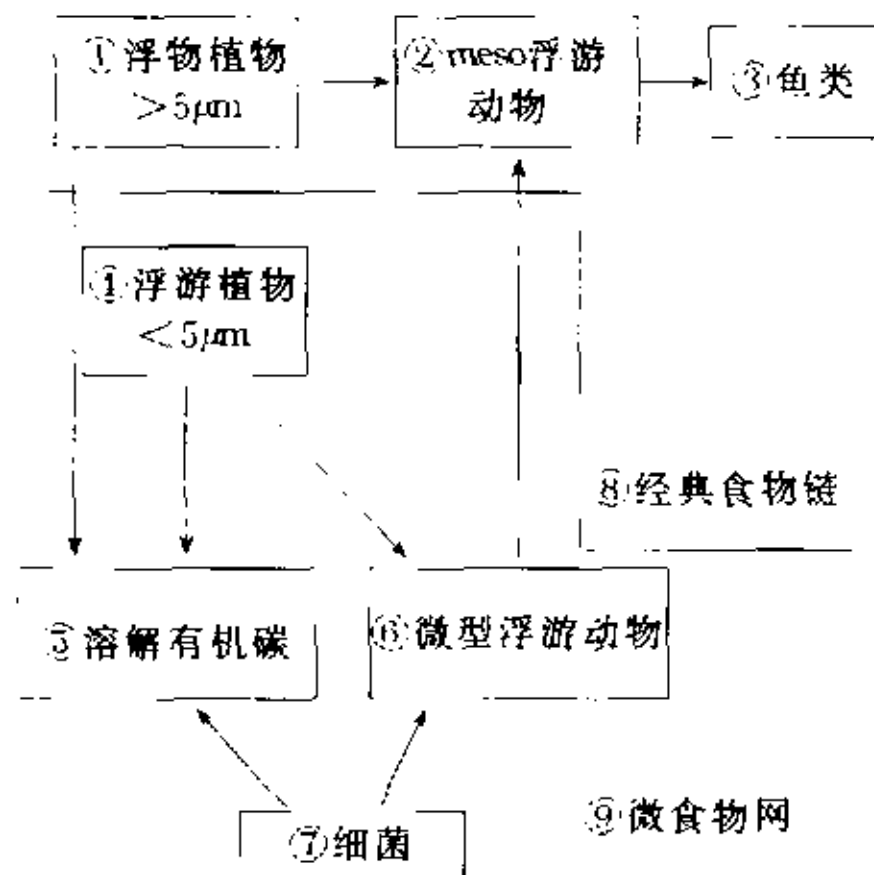


图 1 微型浮游动物在海洋生态系统中的位置

Fig. 1 The position of microzooplankton in marine ecosystem

① phytoplankton, ② mesozooplankton, ③ fishes, ④ phytoplankton, ⑤ dissolved organic carbon, ⑥ microzooplankton, ⑦ bacteria, ⑧ classical food chain, ⑨ microbial food web
是连接微食物环和较高营养级的中枢。

3.2.1 初级生产力的归宿(Fate)是海洋生态学研究关注的焦点。初级生产力有两种存在形式:颗粒有机物和溶解有机物。溶解有机物占初级生产力的比例的年平均值在波罗的海为 4.6%^[23],在 Stockholm archipelago 为 4%~5%^[24],在 Tvarminne area 为 13%~30%^[25],后者的估计可能偏高^[26]。在 Patos Lagoon 海湾,溶解态的初级生产力占总初级生产力(溶解态和颗粒态)的 22%^[27]。Sondergaard^[28]和 Zlotnik^[29]则估计有 5%~46%的初级生产力以溶解有机碳的形式存在。在台湾海峡北部海域,初级生产的 27%以溶解有机碳的形式释放到海水中^[30]。

表 2 西印度洋 15m 水深各个粒径(μm)的颗粒中碳的含量

Table 2 Mean carbon content of various particle size categories (μm) at 15m in the western Indian Ocean

粒径 Size classification	350~500	125~350	95~125	60~95	33~60	10~3	1~10	总计 Total
$\mu\text{g C/L}$	2.1	3.9	3.1	5.0	3.0	13.9	45.5	78.5
总碳 Total C(%)	3	5	4	6	6	18	58	100

3.1 微型浮游动物是海洋生态系统结构的重要组成部分;McAllister^[13]指出东北太平洋水中非生命颗粒有机碳、浮游植物、浮游动物和鱼的丰度比为 125:20:2:0.02。可见海洋中大颗粒所占比重很小,而小颗粒由于丰度大,其生物量却相对较大。Sheldon^[20]推测,从 1 到 $10^5\mu\text{m}$ (从细菌到鲸)各个粒级的生物量大体相等。随着粒级的增加,生物量有所减少,从浮游植物到鲸,生物量可能减少 2~4 倍,但肯定少于一个数量级。在 Lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago),各个粒级浮游动物的生物量为:nano 占 31%,micro 占 26%和 meso ($>200\mu\text{m}$)占 43%^[21]。Mullin^[22]发现在西印度洋 15m 水深各个粒级的颗粒中碳的含量有如下规律:颗粒越小,碳含量越大(表 2)。

3.2 微型浮游动物在海洋生态系统物流和能流中起重要作用,是微食物环的重要组成部分,也是

海洋中溶解有机物的来源除上述初级生产力的释放以外,还来自各类动物的排泄和分泌,死亡生物残骸及粪便的分解,动物摄食时植物细胞破裂释放等途径,溶解有机物占总有机质(溶解态和颗粒态)的90%以上^[31]。细菌迅速利用这些溶解有机物繁殖生长,但是由于体积小而不能被桡足类等 meso 浮游动物摄食。

细菌利用溶解有机物,微型浮游动物摄食细菌,自身又是 meso 浮游动物的饵料,从而使得这部分溶解态的初级生产力得以传递到食物网的高层。这就是微食物环的概念^[18]。因此微型浮游动物在微食物环中扮演重要角色。

微食物环的概念在文献中用的表述不很一致。英语的名称就有如下3个: microbial web(微生物网)^[11], microbial loop(微生物环)^[18] microbial food web(微型生物食物网)^[32, 33]。按照 Rassoulzadegan^[32]的说法,微生物环是指异养细菌-鞭毛虫-DOM 组成的完整的环;微型生物食物网在此基础上还包括 pico 和 nano 级的浮游生物。

3.2.2 对各个粒径叶绿素含量的研究证明,海洋中的初级生产者大部分小于 20 μm 。在南极普里兹湾及其临近的南大洋印度洋区,1990/1991 夏季 nano 和 pico 两个粒径的浮游植物占总生物量的 53%,总初级生产力的 69%^[34]。Takahashi 和 Hori 于 1984 年发现在亚热带和热带的叶绿素峰值水层,70%的叶绿素存在于 pico 级的浮游生物中^[35]。在胶州湾,net, nano 和 pico 浮游植物在浮游植物总量中所占的比例为 26%, 45%, 29%, 在初级生产力中占的比例为 31%, 35%, 34%^[36]。在台湾海峡南部海域,0.2~3 μm 的浮游植物对浮游植物生物量和初级生产力的贡献分别为 67%和 66%^[37]。在中、西部太平洋, >10 μm , 1~10 μm 和 0.2~1 μm 的叶绿素分别占总叶绿素的 1.0%~30.9%, 35.9%~3.7%和 28.1%~57.3%。在贫营养海区, pico 浮游植物占浮游植物生物量和初级生产力的 40%~80%^[37, 38, 39], 在沿岸, 约占 30%~50%^[40]。在法国的 Gironde 海湾, 在春季的浮游植物高峰期到来之前, 水体中 >70%的浮游植物的粒径小于 5 μm ^[42]。

另外,对初级生产力粒径结构的研究表明,小的个体有相对较高的生产能力^[41, 45]。在贫营养海区, pico 浮游生物中的叶绿素含量占叶绿素总量的 70%, 占初级生产力的 80%^[46]。 meso 浮游动物不能有效地摄食体积小的藻类,但是微型浮游动物可以有效地摄食这些藻类^[47, 48],自身又是 meso 浮游动物的饵料^[49]。所以微型浮游动物是联系 meso 浮游动物和 pico 浮游植物的中间环节。

3.3 微型浮游动物对初级生产的摄食压力比 meso 浮游动物要高,是初级生产力的重要摄食者, meso 浮游动物摄食初级生产力的 10%~20% (见表 3),微型浮游动物却可以摄食浮游植物现存量的 0~75%,摄食初级生产力的 0~270%^[50, 51]。微型浮游动物的摄食被认为是高营养盐、低叶绿素(HINLP: high nutrients low phytoplankton)现象形成的原因之

表 3 不同海区浮游动物对初级
生产力摄食压力的研究

Table 3 Zooplankton grazing pressure on primary
production in different sea areas

海区 Site	浮游动物 Zooplankton	对初级生产力的 摄食压力 Grazing pressure on primary production	参考文献 References
秘鲁上升流	桡足类群体	18.2%	[54]
Oresund, 丹麦	中型浮游动物	1%~5%	[55]
北海	桡足类群体	3%~14%	[56]
日本内海 Harima Nada	桡足类群体	赤潮时 1.8%	[57]
东北大西洋	桡足类群体	5%	[58]
英吉利海峡	桡足类群体	3%~7%	[59]
亚北极太平洋	桡足类群体	6%~15%	[60]
中国东海	浮游动物群体	<10%	[61]

—^[52, 53]。

微型浮游动物作为摄食者控制浮游植物的生长。Heinbokel 在 1978 年测得 5 种砂壳纤毛虫的生长率为 1~2d 加倍^[52]。1997 年, Perez 测得几种纤毛虫的生长率为 0.2~1d^[53]。Verity 测得砂壳纤毛虫的生长率为每天加倍数 0~3.3^[54]。Banse 在 1982 年通过实验证明小型的纤毛虫的生长率比同体积的藻类的生长率要快^[55]。在亚北极太平洋,浮游植物的生长率可以达到每天加倍两次(即 1d 之后变为原来的 4 倍),微型浮游动物的生长率却可以达到 1d 加倍 5 次^[56]。

3.4 微型浮游动物生长代谢快,不能产生沉降快的大颗粒,营养物质和碳在真光层中循环,不会使真光层中营养盐浓度降低^[57]。

4 制约微型浮游动物研究的因素

尽管微型浮游动物有如此的重要性,但是浮游动物研究的发展却较慢,分析其原因有如下几点:

4.1 技术的限制。微型浮游动物个体小,身体柔软,在固定时会收缩甚至解体,影响了计数的精度。固定剂的发展是一个重要因素。个体小的微型浮游动物,要使用表面荧光显微镜将它们与自养的生物区分开来。新的技术的发展使得人们重新考虑一些类群的重要性。这一点与发现一些新的微型浮游生物类群一样重要。

4.2 计数微型浮游动物是费力,费时又十分枯燥的工作。研究微型浮游动物需要在显微镜和表面荧光显微镜下观察,花费大量的时间,对眼睛损害很大,同时,固定用的药品和荧光试剂对人体有害。1890年,著名生物学家赫克尔(Haeckel)在谈到计数微型浮游动物时说:“1889年 national 号调查船的浮游生物调查,计数样品需要 17 000h,我不能想象这么大的工作量怎能不对可怜的计数者造成身体和心理的损害”。

4.3 从动物的体积到生物量的转换系数变化很大,使用不同的系数得出的结果也会影响人们对微型浮游动物重要性的估计。

文献中,这个系数的范围为 $0.08 \sim 0.36 \mu\text{gC} \mu\text{m}^{-3}$ 。出现这么大的变动范围是可以理解的,因为细胞的大小和碳含量会因地理位置、水深和一天的不同时间而不同。

5 微型浮游动物研究的现状

5.1 nano 级浮游动物

nano-浮游动物(HNAN; heterotrophic nanoplankton)是直径在 $2 \sim 20 \mu\text{m}$ 的浮游动物,主要是异养的鞭毛虫。它们在海洋中普遍存在,有时达到很大丰度。

5.1.1 nano-浮游动物(HNAN)的营养 起初,人们认为 nano-级浮游动物与细菌一样都是渗透营养(osmotrophic),即吸收水体中的溶解有机物质生活。但是,在自然水体中有机物分子的浓度很低,细菌很容易地将 nano-级浮游动物竞争下去。所以,现在认为细菌和 pico 级浮游植物是这一粒级浮游动物的主要食物。nano-浮游动物的清滤率为 $0.1 \sim 100 \text{ nl HNAN}^{-1} \text{ h}^{-1}$,摄食率为 $0 \sim >100$ 个细菌 $\text{HNAN}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 。

5.1.2 nano-浮游动物的分类类群 nano-浮游动物主要包括异养鞭毛虫和纤毛虫。异养鞭毛虫属于动鞭纲(Zoomastigophorea)和植鞭纲(Phytomastigophorea),常见的异养鞭毛虫有 monads, bodonids, kinetoplastids, nonpigmented englenids, choanoflagellates, cryptomonads, chryomonads, dinoflagellates 和 bio-cocoids。这些异养的种类和自养的种类往往在分类上很相近,结构上也有很多相似之处。最近发现有些小于 $20 \mu\text{m}$ 的纤毛虫类。这些种类可能是些新发现^[61]。

5.1.3 nano-浮游动物的丰度和生物量 如表 4 所示,在世界各海区, $2 \sim 20 \mu\text{m}$ 的微型浮游动物的丰度为 $10 \sim 10^4$ 个/ml,生物量为 $0 \sim 22 \mu\text{g C/L}$ 。Nano-浮游动物的主要组成部分是鞭毛虫,纤毛虫的丰度较小。nano 粒级的纤毛虫的丰度在 Georgia salt marsh 为 $16 \sim 61 \text{ cells ml}^{-1}$,在 Southeastern U. S. continental shelf 为 $0.4 \sim 5.7 \text{ cells ml}^{-1}$,在澳大利亚大堡礁为 $0.2 \text{ cells ml}^{-1}$ 。nano 粒级纤毛虫在上述 3 个海区的生物量分别为 $1.8 \sim 12.2, 0.1 \sim 0.7$ 和 0.03 mg Cm^{-2} ^[68]。

5.2 $20 \sim 200 \mu\text{m}$ 微型浮游动物

$20 \sim 200 \mu\text{m}$ 微型浮游动物包括原生动物和后生动物。后生动物有小型桡足类,桡足类的幼虫,轮虫,放射虫,有孔虫等。由于 $20 \sim 200 \mu\text{m}$ 微型浮游动物的个体较大,易于采集,计数和种类(类群)的鉴定,所以对这一类群的研究较多。

纤毛虫(Spirotrichors ciliates)是 $20 \sim 200 \mu\text{m}$ 微型浮游动物的优势类群,属于 oligotrichina 和 Tintinnina 两个亚纲。砂壳纤毛虫有硬质的壳(Loricac),易于固定和保存,容易研究,所以对砂壳纤毛虫的研究较多。常见的砂壳纤毛虫的属有: *Tintinnopsis*, *Eutintinnus*, *Favella*, *Amphorella*, *Amphorellopsis*, *Salpingella* 和 *Helicostomella*。砂壳纤毛虫主要以鞭毛虫类为饵料。所有的砂壳纤毛虫都是异养的,它们摄食小于砂壳口直径 45% 的颗粒^[58]。

表 4 不同海区 nano-浮游动物的丰度(个/ml)和生物量($\mu\text{g C/L}$)Table 4 Nano zooplankton abundance (ind./ml) and biomass ($\mu\text{g C/L}$) in different oceanic environments

海区 Site	月份 Month	丰度 Abundance	生物量 Biomass	参考文献 References
美国东南大陆架		270~820	0.5~5.5	[68]
澳大利亚大堡礁		190	0.7	[68]
	3~4	270~1080	2.0~8.1	[68]
离岸 9~15 km		$0.3\sim0.4\times 10^3$		[68]
	11~12	20~736		[68]
Georgia salt marsh		1050~3970	6.4~15.9	[68]
北冰洋,白令海-楚科奇海北部		100~2600	8~14	[69]
马尾藻海西部		200~600		[70]
加勒比海		300~800		[71]
马尾藻海,北大西洋	8	170~830	1.1~7.0	[8]
Lamfjord, 北海		360~850		[72]
南大西洋	1~2	553~2117	—	[73]
南大洋	11~3	10~1100	0~19	[74]
阿拉伯海北部	8~9	20~2200	0.17~4.8	[75]
印度洋	6~7	35~480		[76]
芬兰西海岸		90~10000		[77]
格陵兰西海岸		100~1100	1.6~4.8	[78]
Doboy 湾和离岸 6km		$1\sim4\times 10^3$	101~178*	[79]
北冰洋	7~9	160~1900	1.8~11.8	[80]
		100~3000	0.4~11	[81]
			0~22	[82]
—上升流区			0.3~40	[83]
日本海		500~9500	1.0~16	[84]
		$4\sim13\times 10^3$	16~720	[85]
北大西洋	6	$2\sim4.6\times 10^3$		[86]
赤道太平洋	3~4		0.6~12.4	[87]
	10		0.6~16.4	[87]

* 湿重 Moisture weight

常见的无壳纤毛虫的属有 *Lohmanneilla*, *Strombidium* 和 *Srobilidium*。相对于砂壳纤毛虫而言,对无壳纤毛虫的研究较少。按营养类型划分,无壳纤毛虫分为自养型,异养型和混合营养型。有一些纤毛虫如 *Mesodinium* 属(*Mesodinium rubrum* 是最常见的种)能进行光合作用,但是兼营异养生活方式。在远洋,包含叶绿体的纤毛虫占纤毛虫的 40%^[84]。这些含叶绿体的纤毛虫有时会形成赤潮。

纤毛虫的生物量和丰度见表 5。

20~200 μm 微型浮游动物另一个重要组成部分是不含色素的腰鞭毛虫。大约有一半的腰鞭毛虫不含叶绿体,营专性异养生活。对它们的分布和在海洋食物网中的作用了解很少。

其他的微型浮游动物有 amoebae (order amoebidae), acantharia, heliozoans, foraminiferans, radiolarians。它们在海洋中的丰度较少,但有时会大量发生。

5.2.1 砂壳纤毛虫 砂壳纤毛虫(Protozoa, Ciliata, Tintinnids)具有硬质的壳,容易保存和鉴定。砂壳纤毛虫的壳有的透明,有的粘结一些生物颗粒(coccoliths, diatom frustules)或非生物颗粒(沙砾、矿质碎片)。有的砂壳纤毛虫的壳全部被这些颗粒覆盖,有的种类只有壳的体部(bowl)被覆盖,而领部是透明的。

表 5 纤毛虫在世界各海区的分布

Table 5 Distribution of ciliates in different part of the world ocean

海区 Site	丰度(个/ml) Abundance	生物量($\mu\text{g C/L}$) Biomass	参考文献 References
北冰洋,白令海-楚科奇海北部	0.3~15		[89]
大洋	0.7~2		[90]
秘鲁海岸		0.7~4.8	[91]
沿岸	6~23.3	0.4~9.9	[92]
威德尔海,南极	5~50		[93]
Solent		0.5~6.1	[94]
Celtic Sea	2.5~12		[95]
沿岸	0.4~12.5		[96]
Chesapeake Bay	1.8~17.2		[97]
Chesapeake Bay	0.4~78**		[98]
Lazarev Sea	1.6~2		[99]
南大洋	0.06~1.31		[73]
南大洋	0.01~9	0~38	[74]
Halifax Harbour, Nova Scotia	2.8~12.8		[7]
白令海	0.075~2.753	0.07~5.06	[100]
Shelikof Strait	0.36~3.04	0.45~19.3	[100]
Lake Erie, 美国	1~77**		[101]
东京湾	10~100		[102]
华盛顿海岸	2.7~27		[103]
北太平洋	1.5~7.9		[104]
Signy Island, 南极	0.3~2.3	0.5~12.6	[105]
大洋		2.7~7.80	[106]
北海	0~0.003		[107]
格陵兰	无壳 1~22.5	20~25 [#]	[78]
北冰洋中部	0.1~17(>20 μm)		[80]
鄂霍次刻海	3~6	60~100 [#]	[108]
上升流区		2.0~64 [#]	[85]
近岸	17~30	34~65 [#]	[85]
大洋	0.04~9	0.6~15	[85]
近岸	40~145	67~144 [#]	[85]
大洋表层		1~20	[85]
白令海	3~10	64~107 [#]	[109]
North Pacific	0.4~4.5	19~58 [#]	[109]
Georges Banks	0.581~13.153		[110]
太平洋西部	0~2.25		[111]
圣劳伦斯湾西部		<100~400	[112]
Dokai Inlet, 日本	0.76~2.674*	2.9~22.4 [#]	[113]
挪威的海湾	4~9		[114]
北大西洋	1.1~4.3 [#]		[86]
赤道太平洋	0.06~0.09	0.08~0.16	[87]
厦门西海域	1997年10月 0.06~1.525 1998年5月 0.227(平均)	0.151~3.637 0.4~2.13	柯林, 硕士 毕业论文
台湾海峡南部夏季	0.065~0.360	0.075~0.635	柯林, 硕士
台湾海峡北部冬季	0.1~0.44	0.38~0.89	毕业论文

* 最大值 Max value; * 微型浮游动物 Micro-zooplankton; ** 单个种类最大丰度 Max. abundance; [#]50%~100%的纤毛虫小于 10 μm Ciliates from 50% to 100% are <10 μm ; [#] 湿重 Wet weight

19世纪末期,在浮游动物研究的初期,就已经开始了砂壳纤毛虫的分类工作^{[11]~[16]}。目前,几乎在世界各海区都有砂壳纤毛虫的分类学文献。1932年,Hada在鄂霍次刻海的研究是有关砂壳纤毛虫丰度和种类组成的最早报道^[17]。但是,一直到20世纪60年代,对砂壳纤毛虫的分布和丰度的描述是以少、一般和丰

富(rare, common 和 abundant)来表达。1964年, Vitiello 报道了砂壳纤毛虫的丰度^[114]。此后,涌现了一批研究砂壳纤毛虫在近岸和远洋分布的文献(表6), Pierce 和 Turner 在此基础上研究了砂壳纤毛虫的全球生物地理学(Global biogeography)^[115]。

表6 世界各海区砂壳纤毛虫的最大丰度(个/L)

Table 6 Comparison between maximum quantities (ind./L) of tintinnids found in different parts of the world ocean

最大丰度(个/L)	研究地点	参考文献
Maximum abundance	Site	References
1	Adriatic Sea	[126]
91	Gullmar Fjord, 挪威	[127]
100	Larzarev Sea	[99]
219	Funka Bay, 日本	[128]
270	Bay of Mali Stron	[129]
300	阿拉伯海北部	[75]
402	Georges Bank, 西北大西洋	[110]
422	Adriatic Sea	[130]
504	南大洋	[73]
600	Bellingshausen Sea, 南极	[50]
780	西太平洋	[111]
1000	Solent estuary, 英格兰	[94]
>1000	Chesapeake Bay, 美国	[131]
1200	Gullmar Fjord, 瑞典西岸	[132]
1400	格陵兰	[78]
1440	Halifax Harbour, Nova Scotia	[7]
1500	爱尔兰海	[133]
2000	Dokai Inlet, 日本	[113]
2000	华盛顿沿岸	[103]
3636	挪威西岸	[134]
5000	美国南加利福尼亚	[135]
5700	the Seto Inland Sea, 日本	[136]
6700	渤海, 莱州湾	
7000	Damariscotta River estuary, 美国	[137]
9765	丹麦西岸	[134]
11000	Bahia Blanca Estuary, 阿根廷	[138]
12600	美国长岛	[96]
15000	丹麦北岸	[134]
23000	Seto Inland Seam, 日本	[139]
270000	Narragansett Bay, 美国	[125]
729000	Flodevigen Bay, 挪威	[140]

下,如果饵料生物大一些,腰鞭毛虫会改变自己的形状。第2种方式是使用伪足将饵料包裹。第3种方式是使用摄食管(Feeding tube, peduncle)吸食(Myzocytosis)。

异养腰鞭毛虫的饵料有细菌,鞭毛虫,硅藻,其它的腰鞭毛虫,纤毛虫和一些后生动物。有关异养腰鞭毛虫饵料的粒径谱、异养腰鞭毛虫的生长和清滤率研究很少。

如表7所示,异养腰鞭毛虫的丰度为0~400个/ml,生物量为0~20 μ g C/L。

6 研究微型浮游动物丰度和生物量的方法

量化描述微型浮游动物在海水的多少有很多方法。如前述,可以用单位体积海水中含有的微型浮游动物的重量、化学组成、体积、相对丰富度和个数来表达浮游生物的多少。尽管直接计数微型浮游动物需要大量的精力和时间,但这是最常用的方法。

20世纪70年代以后,通过实验室内和现场的工作,人们还研究了砂壳纤毛虫的生长、繁殖和摄食率^[2,120,121],食性^[122,123]和非生物因素的影响^[124]。砂壳纤毛虫能摄食初级生产力的30%左右,这个数值与桡足类的摄食压力相近^[94,96,125]。

5.2.2 异养腰鞭毛虫(Heterotrophic dinoflagellates)

腰鞭毛虫的营养方式有很多种,有光和营养型(Phototrophic form),吞噬营养型(Phagotrophic form),渗透营养型(Osmotrophic form),混合营养型(Mixotrophic form),寄生营养型(Parasitic form)。在早期的分类研究中,就发现没有叶绿体、却有食物泡的腰鞭毛虫,在远洋中度很大。

在许多浮游生物的研究中,不管其实际的营养类型,腰鞭毛虫一律被归为浮游植物。这样做的原因有:(1)在光学显微镜下很难鉴别样品中的叶绿体,许多腰鞭毛虫的分类学文献并没有指出是否含有叶绿体,所以根据文献鉴别营养类型不太可行;(2)与自养腰鞭毛虫相比,异养腰鞭毛虫的丰度和生物量在腰鞭毛虫中占的比例较小(一般认为平均小于10%);(3)长期以来,由于认为异养腰鞭毛虫在生态系统中的作用不大,在浮游动物研究中将这一类群忽略了。

1981年, Smetacek 最早阐明了异养腰鞭毛虫在波罗的海生态系统中的重要作用^[82]。对异养腰鞭毛虫单个种类异养类型的研究从此开展起来^[111,112]。但是目前仍有很多不清楚的问题,例如异养腰鞭毛虫对食物的选择性,每个种类的能量收支(摄食率,同化率和代谢率等),它们在生态系统能流中的作用等。

异养腰鞭毛虫的摄食机制有下列几种。第1种方式是用腰鞭毛虫后部的沟(sulcus)将饵料整个吞

表 7 各海区异养鞭毛虫的生物量和丰度

Table 7 Abundance and biomass of heterotrophic dinoflagellates in different part of the world ocean

海区 Site	丰度(个/ml) Abundance	生物量($\mu\text{g C/L}$) Biomass	参考文献 References
格陵兰西海岸	0.4~11	>20 μm 2.6 <20 μm 8.6	[78]
Southern part of Kattegat (56.25°N, 12°W)		>20 μm 38~163(mg Cm^{-2}) >20 μm 0.2~4.4	[142]
Gulf of Gdansk, 波罗的海南部 Kiel Bight (54.5°N, 10°E)	0~100	0~500 (mg Cm^{-2})	[143] [82]
Bering Sea and Shelikof strait, 阿拉斯加	0.075~2.8	50~800 (mg Cm^{-2}) 0.07~5.06	[100]
北大西洋	2~67 (1989 春) 13~414 (1990 春)	0.1~35 0.1~18.3	[86]
赤道太平洋	24 (2~4 月) 29(8~10 月)	1.3 1.8	[87]
格陵兰西岸	100~400 (<20 μm) 0.5~11 (> 20 μm)	6.3~9.5 1.3~6.9	[78]
Lazarev Sea	0.87~1.6		[99]
南大西洋	0.03~0.8		[73]
南大洋	0~380 >20 μm	0~20 4~6	[74] [93]
威德尔海,南大洋	<20 μm	50~130	
阿拉伯海北部	0.38~6	0.32~7.0	[75]

SCOR (Scientific Committee on Oceanic Research) 1990 年为“全球海洋通量联合研究(JGOFS: Joint Global Ocean Flux Study)”计划制定的研究方案中,建议按如下方法采样和处理微型浮游动物样品:

(1) pico-和 nano-鞭毛虫:用 2%戊二醛固定 50 ml 水样,过滤到 0.2 μm 的核孔滤膜上,用 DAPI 染色剂染色。用表面荧光显微镜检查计数。

(2) 纤毛虫和其他原生动物:用 1% Lugol's 溶液固定 1L 水样,然后用 1% EM quality, hexamine-buffered formaldehyde 加 2 mg/L strontium sulfate。浓缩至 100ml,用光学显微镜检查。

(3) 肉足类(sarcodines)、砂壳纤毛虫和后生动物:用 30 μm 孔径的筛绢过滤 20L 水样浓缩至 100ml。

6.1 计数 nano 浮游动物的方法

计数 nano 浮游动物有很大的困难,这也是限制这一领域研究的因素之一。这些困难是:①很难精确计数 nano 浮游动物的丰度;②很难区分自养的和异养的浮游生物。

间接估计 nano 浮游动物的方法如 MPN(Most Probable Number culture methods,培养估计法),比直接计数法低估了大洋 nano-浮游动物的丰度。原因可能是由于大洋中的一些吞噬细菌的原生动物不能培养。在近岸海水中,间接计数法和直接计数法得出的结果相仿,这一点也似乎说明了至少在近岸,以细菌为食物的异养浮游动物占有一定的比重。

直接计数 nano 浮游动物的方法有:(1)传统的 Utermohl 法^[13];(2)用显微镜计数活的样品;(3)扫描电子显微镜法和(4)表面荧光显微镜计数。

上述前 3 种方法有严重的缺点。Utermohl 法低估了 10 倍,可能是由于细胞太小,沉降太慢。计数活体时放大倍数不能太大,所以这种方法低估了小个体的数目。另外这种方法要求立即检查样品,而且动物的浓度要很大才能计数,这些弱点使得这种方法很不实用。扫描电镜计数 nano 浮游动物很成功,但是费时而且价格昂贵,也不适于在船上使用。这 3 种方法共同的缺点是不能将含色素的和不含色素的细胞分开。许

多浮游植物的属既有自养的浮游植物,又有异养的动物,所以不能利用细胞形态区分含色素和不含色素的细胞。

用荧光显微镜区分含叶绿体的和异养的生物最先是在1955年由Wood^[144]开始的。从此后,表面荧光显微镜技术被用来区分自养和异养 nano 浮游生物^[79, 145]。表面荧光显微镜可以辨别一个细胞是否含有光合色素。辨别的原理是使用荧光染色剂使虫体可见,同时根据叶绿素的红色荧光的有无辨别自养和异养。染色剂有原黄素(二氨基丫啶, proflavine), 异硫氰酸荧光素(FITC), 丫啶橙(AO, Acridine Orange), 樱草灵(primulin)等。

最理想的情况是在一张过滤的膜上辨别染色剂的荧光和叶绿素的荧光。但是荧光的干扰和重叠使得在计数时产生误差。这种情况在AO做染色剂时最为明显,因为AO和叶绿素的荧光发射光谱重叠得最为严重。所以AO染色要准备两个滤膜,一个染色计数所有 nano 浮游生物的数量,一个不染色计数浮游植物的数量,两者之差即为浮游动物的数量。FITC和proflavine可以在一张膜上计数,虽然FITC荧光(绿色)和proflavine荧光(黄色)与叶绿素的红色荧光有明显不同,但是要用肉眼辨别叶绿素和荧光染色剂的荧光,所以会有很多叶绿素荧光被染色剂荧光覆盖。对于小的细胞更是如此。样品存放的时间越长,叶绿素的荧光就越弱,这就使得叶绿素的荧光更容易被染色剂覆盖。primulin激发光和荧光的光谱峰都比叶绿素的要低很多,因此可以使用不同的滤光片组合,分别观察primulin和叶绿素的荧光,使得叶绿素荧光不被覆盖,减少计数的误差^[72]。

目前,荧光显微镜计数法是迅速准确估计这一类群的最好方法,也是研究 nano 浮游生物营养关系的重要手段。但是,这种方法只能将 nano-浮游动物分为几个大的类群,只有少数能分到较小的分类单位。

以上的方法使用的放大倍数是1000倍,计数的 nano-浮游动物主要是吞噬营养的鞭毛虫类。纤毛虫类的粒级处于20~200 μm 之间,处于 nano-级的纤毛虫丰度相对较少,所以往往计数不到。

6.2 20~200 μm 微型浮游动物研究

由于微型浮游动物身体比较脆弱,在采集和固定的过程中可能解体丢失。1981年,Sorokin认为用网具过滤或固定后沉淀的方法可能导致95%的纤毛虫丢失^[63]。1982年,Dale和Burkill比较了活体计数和固定后计数的区别,发现计数活体时,无壳的纤毛虫数目较多^[146]。Lugol's溶液可以溶解coccoliths和硅^[147]。1987年,Dale和Dahl发现保存9个月以后,砂壳纤毛虫壳上附着的物质和壳本身被溶解^[148]。Burkill认为纤毛虫虫体的脆弱程度不一,随样品中种类组成的不同,活体计数和固定后计数的差异大小也会有所不同^[64]。

固定剂的浓度和种类也影响计数的精度。1994年Stoecker等比较了5%、10%和20%(固定剂占固定后总体积的比例,下同)酸性Lugol's溶液,2%福尔马林和5%Bouin's溶液的固定效果。比较计数的结果,10%Lugol's溶液固定的平行样品比2%福尔马林固定的同一平行样高56%;10%或20%Lugol's溶液固定的平行样品比5%Lugol's溶液固定的平行样高23%~49%。但是,细胞的收缩非常剧烈,往往使细胞扭曲。Bouin's溶液的效果与10%Lugol's溶液相似,但是细胞的收缩比较轻微^[146]。

6.3 计算浮游动物生物量和生产量

很少有研究直接称重微型浮游动物生物量。微型浮游动物的生物量往往通过体积乘以一个转换系数来估计。这就需要测量微型浮游动物的体积和转换系数。

在固定过程中,微型浮游动物的体积常常发生变化。大多数研究表明,微型浮游动物在固定过程中收缩,体积减小。1989年,Choi和Stoecker研究了固定对海洋异养鞭毛虫和纤毛虫体积的影响。虫体体积的减少随动物的种类和固定剂的不同而不同。一般而言,固定的细胞比活体细胞小20%~55%。对微型异养鞭毛虫,按照细胞体积减少的程度,固定剂按以下顺序排列:戊二醛、甲醛、酸性Lugol's溶液、modified van der Veer solution。对于寡毛类纤毛虫和砂壳纤毛虫,甲醛引起的收缩比戊二醛和Lugol's溶液的小^[149]。

砂壳纤毛虫身体占壳的体积的比例也是影响对其生物量估计的因素。1969年,Beers和Stewart认为砂壳纤毛虫身体的体积是壳的体积的一半^[150]。1989年,Gilron和Lynn研究17种砂壳纤毛虫,发现如果按照身体的体积是壳的体积的一半来计算,热带砂壳纤毛虫的生物量被高估317%,温带的则被高估

178%^[151]。

研究微型浮游动物生物量的另一个重要参数是体碳和细胞体积的比。一直到 70 年代,这个比值都是估计出来的:假设 $1\mu\text{m}^3$ 的密度为 $1\mu\text{g}$,干重是湿重的 15%~20%,碳含量是干重的 40%,即 $0.06\sim 0.08\mu\text{g C}/\mu\text{m}^3$ ^[152]。1984 年,Verity 和 Langdon 第一个测量了砂壳纤毛虫体积与碳含量的关系^[153]。1989 年,Putt 和 Stoecker 首先测量了无壳纤毛虫体碳与碳含量的关系^[154]。

体积与体碳的换算系数随生物类群、固定剂而不同,不同的作者得出的数据也不同。不同微型浮游动物类群体碳和体积的换算关系见表 8。

可以通过生物量($B, \text{mg Cm}^{-3}$)和各个类群的生长率(g, d^{-1})来估计生产率(P ; production rate, 单位 $\text{mg Cm}^{-3}\text{d}^{-1}$)。1996 年,Uye 将桡足类幼虫的生长率表示成温度(T)的函数^[150]: $g = 0.057e^{0.0657T}$ 。1993 年,Muller 和 Geller 将纤毛虫的生长率表示成温度和细胞体积(CV , 单位 μm^3)的函数: $\ln g = 1.52 \ln T - 0.27 \ln CV - 1.44$ 。对于砂壳纤毛虫,可以先换算成无壳纤毛虫的体积^[151]。

表 8 不同微型浮游动物类群体碳和体积的换算关系

Table 8 Carbon: Volume of different groups of microzooplankton

生物类群 Plankton group	生物量/体积 ($\mu\text{g C}/\mu\text{m}^3$) Biomass/volume	参考文献 References
nano-异养鞭毛虫	0.22	[155]
原生动物	0.16	
nano-异养鞭毛虫	0.08~0.22	[156]
纤毛虫	0.088	[52]
原生浮游生物 ^a	0.11	[157]
nano 鞭毛虫 ^a	0.12	
后生动物	0.05	[158]
砂壳纤毛虫	0.053 (或 $C = 414.5 + 0.053 LV^*$)	[153]
纤毛虫	0.14 甲醛	[154]
异养鞭毛虫	0.14 鲁格氏液	[159]

^a 包括自养型; *C: 碳含量; LV: 壳的体积

可随黄海暖流分布至南黄海南部。

放射虫:绝大多数是典型的热带大洋种,它在渤海、黄海、东海的分布几乎全部局限于东海,仅有个别种的少量扩散至东海和黄海交界水域。东海的放射虫经鉴定约有 130 种,属于等辐骨虫目(Acantharia)30 种、泡沫虫目(Spumellaria)56 种、罩笼虫目(Nassellaria)37 种、稀孔虫目(Phaeodaria)16 种、棒矛虫目(Sticholonchea)1 种。其中以棒矛虫目的丰度最多(占总数量的 80%),等辐骨虫目次之(9.6%),再次为罩笼虫目(7.1%),泡沫虫目和稀孔虫目数量最少(分别占 2.2%,1%)。夏季和秋初出现的种数和数量最多,8 月出现数量高峰,而 10 月出现的种类却最为复杂。秋后,随着水温降低,种类和数量即迅速减少,严冬季节,数量稀少、几近绝迹,初春亦有零星出现。

1984~1987 年的“山东省海岸带和海涂资源综合调查”和 1986~1990 年的黑潮调查没有调查微型浮游动物。

1990 年 5 月到 1991 年 2 月,“山东省海岛资源综合调查”的资料《青岛市海岛资源综合调查研究报告》中,原生动物仅提及夜光虫和有孔虫,夜光虫丰度较大,而有孔虫仅提及名称^[159]。

进入 20 世纪 90 年代,我国的海洋生态学工作者逐渐认识到微型浮游动物生态学研究的重要性,并做了初步的工作^[160-31, 2, 17, 117, 121]。

我国海区微型浮游动物丰度和生物量的资料很少。1995 年,日本的 Ota 在他的硕士论文中研究了东中

7 中国研究微型浮游动物的情况

我国对微型浮游动物的研究始于 20 世纪 30~40 年代,倪达书、王家楫等对中国海区及淡水的砂壳纤毛虫和无壳纤毛虫进行了分类^[152-155]。20 世纪 50 年代,尹光德研究了胶州湾的砂壳纤毛虫^[156-162],共鉴定种类 34 种。

除此之外,有关微型浮游动物的研究极少。1958 年 9 月到 1959 年 12 月的全国海洋综合调查^[163](《全国海洋综合调查报告——第八册》)中,没有调查桡足类幼虫,仅研究了下列原生动物:

有孔虫:典型的大洋原生动物。计有 11 属 25 种,其中以伊格抱球虫(*Globigerina eggeri*)、泡抱球虫(*G. hulloides*)和红拟抱球虫(*Globigerinoides rubra*)在丰度上最占优势,其次为袋拟抱球虫(*Globigerinoides sacculifera*)和斜室普林虫(*Pullenattina obliquiloculata*),其余的 20 种丰度都较少。它们主要分布于受暖流影响显著的东海外海,仅前 3 种有时

国海的微型浮游动物(重点是自由生纤毛虫类)的生物量和生产量。

参考文献

- [1] 沈国英, 施井章. 海洋生态学. 厦门: 厦门大学出版社, 1996. 151.
- [2] 洪华生, 阮五崎, 黄邦钦, 等. 台湾海峡初级生产力及其调控机制研究. 见: 洪华生主编. 中国海洋学文集 7. 北京: 海洋出版社, 1997. 1~5.
- [3] Schutt F. Analytische plankton-studien; Ziele, Methoden und Anfangs-Resultate der quantitative analytischen Planktonforschung. *Lapsus & Tischer*. Kiel. S. 1892; 1~117.
- [4] Lohmann H. Uber das nannoplankton und die zentrifugierung kleinster wasserproben zur gewinnung desselben in lebendem zustand. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.*, 1911, **4**: 1~38.
- [5] Dussart B H. Les differentes categories de plancton. *Hydrobiologia*, 1965, **26**: 72~74.
- [6] Sieburth J M, Smetacek V and Lenz J. Pelagic ecosystem structure; heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 1978, **23**: 1256~1263.
- [7] Gifford D J. Impact of grazing by microzooplankton in the Northwest Arm of Halifax Harbour Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1988, **47**: 249~258.
- [8] Caron D A, Dam H G, Kremer P, et al. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep-Sea Res. I*, 1995, **42**: 943~972.
- [9] 沈福芬, 章宗涉, 龚循矩, 等. 微型生物监测新技术. 北京: 中国建筑工业出版社, 1990, 1~6.
- [10] 宁修仁. 海洋微型和超微型浮游生物. 东海海洋, 1997, **15**(3): 60~64.
- [11] Porter K G and Sherr E B. Protozoa in planktonic food web. *Journal of Protozoology*, 1985, **32**(3): 409~415.
- [12] Beers J R. An introduction and Historical overview. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris, 1982, **58**: 5~11.
- [13] Utermohl H. Zur Vervollkommnung der Quantitaven Phytoplanktonmethodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung fur Limnologie*, 1958, **9**: 1~38.
- [14] Cushing D H. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plankton Res.*, 1989, **11**: 1~13.
- [15] Burkill P H, Head E, Fransz G, et al. Grazing by microzooplankton. In: SCOR/JGOFS Report No. 6; Core measurement protozoa. Reports of the Core Measurement Working Groups. 1990, 31~37.
- [16] Baretta-Bekker J G, Baretta J W and Koch Rasmussen E. The microbial food web in the European Regional Seas Ecosystem Model. *Neth. J. Sea. Res.*, 1995, **33**: 363~379.
- [17] Lohmann H. Die Bevolkerung des ozeans mit plankton. *Arch. Biontol.*, 1920, **4**: 617.
- [18] Azam F, Fenchel T, Field J G, et al. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1983, **10**: 257~263.
- [19] McAllister CD, Parsons T R and Strickland J D H. Primary productivity at station "P" in the north-east Pacific Ocean. *J. Consell, Consell Perm. Intern. Exploration Mer.*, 1960, **25**: 240~259.
- [20] Sheldon R W, Prakash A and Sutcliffe Jr. H. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 1972, **17**: 327~340.
- [21] Blanchot J, Charpy L and Borgne R L. Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehat atoll (Tuamotu archipelago) *Mar. Biol.*, 1989, **102**: 329~339.
- [22] Mullin M M. Size fractionation of particulate organic carbon in the surface waters of the Indian Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 1965, **1**: 459~462.
- [23] Lignell and Risto. Excretion of organic carbon by phytoplankton; its relation to algal biomass, primary productivity and bacterial secondary productivity in Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1990, **68**: 85~99.
- [24] Larsson U and Hagstrom A. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.*, 1982, **67**: 57~70.
- [25] Kuparinen J. Annual and seasonal fluctuation of primary productivity and overall respiration in a pelagic plankton community off Tvarminne, SW coast of Finland. *Ophelia* (Suppl.), 1984, **3**: 111~112.
- [26] Lignell R and Kuosa H. Source of error in algal exudation measurements. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 1988, **31**: 97~104.
- [27] Ahreu P C, Odebrecht C and Gonzalez A. Particulate and dissolved phytoplankton production of the Patos Lagoon estuary, southern Brazil; comparison of methods and influencing factors. *J. Plankton Res.*, 1994, **16**: 737~753.
- [28] Sondergaard M, Rieman B and Forgensen N O G. Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. *OIKOS*, 1985, **45**: 323~332.
- [29] Zlotnik I and Dubinsky Z. The effect of light and temperature on DOC excretion by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 1989, **34**: 831~839.
- [30] 黄邦钦, 洪华生, 王海黎, 等. 台湾海峡初级生产过程研究 III. 浮游植物生物量、生产力的粒级结构和光和产品结构. 见: 洪华生主编. 中国海洋学文集 7. 北京: 海洋出版社, 1997. 31~37.
- [31] 宁修仁. 微型生物食物环. 东海海洋, 1997, **15**(1): 66~68.
- [32] Rassoulzadegan F. Protozoan patterns in the Azam-Ammernan's bacteria-phytoplankton mutualism. In: uerrero R and Perdos-Alio C ed. *Trends in microbial ecology*. Barcelona; Spanish Society for Microbiology. 1993.
- [33] Legendre L and Rassoulzadegan F. Plankton and Nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 1995, **41**: 153~172.
- [34] Ning X, Liu Z, Shi J, et al. Size-fractionated biomass and productivity of phytoplankton in Prydz Bay and the adjacent Indian Sector of the Southern Ocean during the austral summer 1990/1991. *Korean J. Polar Res.*, 1993, **4**: 17~28.
- [35] Takahashi M and Horii T. Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters. *Mar. Biol.*, 1984, **79**: 177~186.

- [36] Jiao N and Wang R. Size structures of microplankton biomass and production in Jiaozhou Bay, China. *J. Plankton Res.*, 1994, **16**: 1609~1625.
- [37] Grandinger R, Weisse T and Pillen T. Significance of pico-cyanobacteria in the Red Sea and the Gulf of Aden. *Bot. Mar.*, 1993, **35**: 245~250.
- [38] Gomes H D R, Goes J I and Parulekar A H. Size-fractionated biomass, photosynthesis and dark carbon dioxide fixation in a trophic oceanic environment. *J. Plankton Res.*, 1993, **14**: 1307~1329.
- [39] Odate T and Fukuchi M. Surface distribution of picoplankton along the first leg of the JARE-33 cruise, from Tokyo to Freemantle. *Australia Bull. Plankton Soc. Japan*, 1994, **41**: 93~104.
- [40] Takahashi M and Bienfang P K. Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.*, 1983, **76**: 203~211.
- [41] Tata K, Matsumoto K, Tata M, *et al.* Size distribution of phytoplankton community in Hiroshima Bay. *Kagawa Daigaku Nogakubu Gakujutsu Hokoku*, 1994, **46**: 27~35.
- [42] Sautour B, Arrigas F, Heland A, *et al.* Zooplankton grazing impact in the plume of dilution of the Gironde estuary (France) prior to the spring bloom. *J. Plankton Res.*, 1996, **18**: 835~853.
- [43] Larsson U and Hagstrom A. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.*, 1982, **67**: 57~70.
- [44] Paasche E. Pelagic primary production in nearshore waters. In: Blackburn, T. H. and Sorenson, J. ed. *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*. John Wiley & Sons, 1988.
- [45] Hall J A and Vincet W F. Picoplankton of coastal upwelling system. *Mar. Biol.*, 1990, **106**: 465~471.
- [46] Krupatkina D K. Estimates of primary production in oligotrophic waters and metabolism of picoplankton: a review. *Mar. Microb. Food Webs*, 1990, **4**: 87~102.
- [47] Stoecker D K and Capuzzo J M. Predation on Protozoa; its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.*, 1990, **12**: 891~908.
- [48] Moloney C L, Field J G. The sized based dynamics of plankton food webs. *J. Plankton Res.*, 1991, **13**: 1003~1038.
- [49] Gifford D J. Protozoa in the diets of *Neocalanus* spp. in the oceanic subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, 1993, **32**: 223~237.
- [50] Burkill P H, Edwards E S and Sleigh M A. Microzooplankton and their role in controlling phytoplankton growth in the marginal ice zone of the Bellingshausen Sea. *Deep Sea Res. II*, 1995, **42**: 1277~1290.
- [51] Cotano U, Uriarte I and Villate F. Herbivory of nanozooplankton in polyhaline and euhaline zones of a small temperate estuarine system (Estuary of Mundaka); seasonal variations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1998, **227**: 265~279.
- [52] Legendre L and Rassoulzadegan F. Plankton and Nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 1995, **41**: 153~172.
- [53] Pitchford J W and Brindley J. Iron limitation, grazing pressure and oceanic high nutrient-low chlorophyll (HNLC) regions. *J. Plankton Res.*, 1999, **21**: 525~547.
- [54] Dagg M, Cowles T, Whitley T, *et al.* Grazing and excretion by zooplankton in the Peru upwelling system during April 1977. *Deep-Sea Res.*, 1980, **27**: 43~59.
- [55] Nicolajsen H, Mohlenberg F and Kiorboe T. Algal grazing by the planktonic copepods *Centropages Hamatus* and *Pseudocalanus* sp.; diurnal and seasonal variation during the spring phytoplankton bloom in the Oresund. *Ophelia*, 1983, **22**: 15~31.
- [56] Baars M A and Fransz H G. Grazing pressure of copepods in the phytoplankton stock of the central North Sea. *Neth. J. Sea. Res.*, 1984, **18**: 120~142.
- [57] Uye S. Impact of copepod grazing on the red-tide flagellate *Chattonella antiqua*. *Mar. Biol.*, 1986, **92**: 35~43.
- [58] Morales C E, Bedo A, Harris R P, *et al.* Grazing of copepod assemblages in the north-east Atlantic; the importance of the small size fraction. *J. Plankton Res.*, 1991, **13**: 455~472.
- [59] Bautista B, Harris R P, Tranter P, *et al.* In situ copepod feeding and grazing rates during a spring bloom dominated by *Phaeocystis* sp. in the English channel. *J. Plankton Res.*, 1992, **14**: 691~703.
- [60] Dagg M J. Grazing by the copepod community does not control phytoplankton production in the subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, 1993, **32**: 163~183.
- [61] Wang R and Fan C. Gut pigment and evacuation rates of copepod assemblages in the East China Sea. In: Japan National Committee for the IGBP, ed. *Global Fluxes of Carbon and Its Related Substances in the Coastal Sea-Ocean-Atmosphere System. Proceedings of the 1994 Sapporo IGBP Symposium*. Hokkaido University, 1995, 95~106.
- [62] Heinbokel J F. Studies on functional role of tintinnids in the southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. *Mar. Biol.*, 1978, **47**: 177~189.
- [63] Perez M T, Dolan J R and Fukai E. Planktonic oligotrich ciliates in the NW Mediterranean; growth rates and consumption by copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, **155**: 89~101.
- [64] Verity P G. Growth rates of natural tintinnid populations in Narragansett Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1986, **29**: 117~126.
- [65] Banse K. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagic. *Limnol. Oceanogr.*, 1982, **27**: 1059~1071.
- [66] Miller C B. Pelagic production processes in the Subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 1995, **32**: 1~15.
- [67] Laurion I, Demers S, Vezeau A F. The microbial food web associated with the ice algal assemblage; biomass and bacterivory of nanoflagellate protozoans in Resolute Passage (High Canadian Arctic). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, **120**: 77~87.
- [68] Sherr E B, Sherr B F, Fallon R D, *et al.* Small, alonicate ciliates as a major component of the marine heterotroph

- ic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 1986, **31**: 177~183.
- [69] Andersen P. The quantitative importance of the "Microbial loop" in the marine pelagic; a case study from the North Bering/Chukchi seas. *Archiv Für Hydrobiologie Beihefte.*, 1988, **31**: 243~251.
- [70] Burney C M, Davis P G, Johnson K M, et al. Dependence of dissolved carbohydrate concentrations upon small scale nanoplankton and bacterioplankton distributions in the Western Sargasso Sea. *Mar. Biol.*, 1981, **65**: 289~296.
- [71] Burney C M, Davis P G, Johnson K M, et al. 1982 Diel relationships of microbial trophic groups and *in situ* dissolved carbohydrate dynamics in the Caribbean Sea. *Mar. Biol.*, **67**: 311~332.
- [72] Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1982, **9**: 35~42.
- [73] Froneman P W. and Perissinotto R. Microzooplankton grazing and protozooplankton community structure in the Southern Atlantic and in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep-Sea Res. I.* 1996, **43**: 703~721.
- [74] Garrison D L and Gowing M M. Protozooplankton. In: Friedmann E I. ed. *Antarctic Microbiology*. New York: Wiley-Liss. 1993, 123~165.
- [75] Garrison D L, Gowing M M and Hughes M P. Nano- and Microplankton in the northern Arabian Sea during the Southwest Monsoon, August-September 1995 A US-JGOFS study. *Deep-Sea Res. II.* 1998, **45**: 2269~2299.
- [76] Goosen N K, Rijswijk P V, Bie M D, et al. Bacterioplankton abundance and production and nanozooplankton abundance in Kenyan coastal waters (Western Indian Ocean). *Deep-Sea Res. II.* 1997, **44**: 1235~1250.
- [77] Kuuppo P. Annual variation in the abundance and size of heterotrophic nanoflagellates on the SW coast of Finland, the Baltic Sea. *J. Plankton. Res.*, 1994, **16**: 1525~1542.
- [78] Nielsen T G and Hansen B. Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during and after the sedimentation of a diatom bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, **125**: 230~257.
- [79] Sherr B and Sherr E. Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1983, **16**: 1~7.
- [80] Sherr E B, Sherr B F and Fessenden L. Heterotrophic protists in the Central Arctic Ocean. *Deep Sea Res. II.* 1997, **44**: 1665~1682.
- [81] Sherr B F and Sherr E B. Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems. In: Klug, M J and Reddy C A. ed. *Currents Perspectives in Microbial Ecology*. Washington, D. C: American Society for Microbiology. 1985, 412~423.
- [82] Smetacek V. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.*, 1981, **63**: 1~11.
- [83] Sorokin Y I and Kogelschatz J E. Analysis of heterotrophic microzooplankton in an upwelling area. *Hydrobiologia*, 1979, **66**: 195~208.
- [84] Sorokin Y I. The heterotrophic phase of plankton succession in the Japan Sea. *Mar. Biol.*, 1977, **41**: 107~117.
- [85] Sorokin Y I. Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. In: Longhurst A R. ed. *Analysis of marine ecosystems*. London: Academic Press. Inc. (London) Ltd., 1981, 293~312.
- [86] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, et al. Abundance, biomass and distribution of heterotrophic dinoflagellates during the North Atlantic spring bloom. *Deep-Sea Res. II.* 1993, **40**: 227~244.
- [87] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, et al. Microzooplankton grazing of primary production at 1400W in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Research II.* 1996, **43**: 1227~1255.
- [88] Spittler P. Feeding experiments with tintinnids. *Oikos.*, 1973, **15**(Suppl.): 128~132.
- [89] Stoecker D K, Michaels A E and Davis L H. Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature*, 1987, **326**: 790~792.
- [90] Beers J R and Stewart G L. Microzooplankton in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Res.*, 1971, **18**: 861~883.
- [91] Beers J R, Stevenson M R, Eppley R W, et al. Plankton populations and upwelling off the coast of Peru, June 1969. *Fish. Bull. U.S.* 1971, **69**: 859~876.
- [92] Beers J R, Reid F M H and Stewart G L. Microplankton population structure in Southern California nearshore waters in late spring. *Mar. Biol.*, 1980, **60**: 209~226.
- [93] Bjornsen P K and Kuparinen J. Growth and herbivory by heterotrophic dinoflagellates in the Southern Ocean, studied by mesocosm experiments. *Mar. Biol.*, 1991, **109**: 397~405.
- [94] Burkill P H. Ciliates and other microplankton components of a nearshore food-webs; standing stocks and production processes. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris N. S.*, 1982, **58**(suppl.): 335~350.
- [95] Burkill P H, Mantoura F C, Llewellyn C A, et al. Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters. *Mar. Biol.*, 1987, **93**: 581~590.
- [96] Capriulo G M and Carpenter E J. Abundance, species, composition and feeding impact of tintinnid microzooplankton in central Long Island Sound. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1983, **10**: 277~288.
- [97] Dolan J R and Coats D W. Seasonal abundances of planktonic ciliates and microflagellates in mesohaline Chesapeake Bay water. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*, 1990, **31**: 157~175.
- [98] Dolan J R. Guilds of ciliate microzooplankton in the Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*, 1991, **33**: 137~152.
- [99] Froneman P W., Perissinotto R and McQuaid C D. Dynamics of microplankton communities at the ice-edge zone of the Lazarev Sea during a summer drogue study. *J. Plankton Res.*, 1996, **18**: 1455~1470.
- [100] Howell Kubler A N, Lessard E J and Napp J M. Springtime microprotozoan abundance and biomass in the southeastern Bering Sea and Shelikof Strait, Alaska. *J. Plankton. Res.*, 1996, **18**: 731~745.
- [101] Hwang S and Health R T. The distribution of protozoa across a trophic gradient, factors controlling their abundance and importance in the plankton food web. *J. Plankton Res.*, 1997, **19**: 191~518.
- [102] Kume T. Distribution of the marine micro-ciliates in Tokyo Bay. *La mer (Bull Soc franco-jap Oceanogr.*

- Tokyo), 1979, **17**: 189~196.
- [103] Landry M R and Hassett H P. Estimating the grazing impact of Marine Micro zooplankton. *Mar. Biol.*, 1982, **67**: 283~288.
- [104] Landry M R, Monger B C and Selph K E. Time-dependency of microzooplankton grazing and phytoplankton growth in the Subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 1993, **32**: 205~222.
- [105] Leakey R J G, Feuton N and Clarke A. The annual cycle of planktonic ciliates in nearshore waters at Signy Island, Antarctica. *J. Plankton Res.*, 1994, **16**: 811~856.
- [106] Linley E A S, Newell R C and Lucas M I. Quantitative relationship between phytoplankton, bacteria, and heterotrophic microflagellates in shelf waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1983, **12**: 77~89.
- [107] Nielsen T G and Richardson K. Food chain structure of the North Sea plankton communities; seasonal variations of the role of the microbial loop. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, 1989, **56**: 75~87.
- [108] Sorokin Y I and Sorokin P Y. Production in the Sea of Okhotsk. *J. Plankton Res.*, 1999, **21**: 201~230.
- [109] Sorokin Y I, Sorokin P Y and Mamaeva T I. Density and distribution of bacterioplankton and planktonic ciliates in the Bering Sea and North Pacific. *J. Plankton Res.*, 1996, **18**: 1~16.
- [110] Stoecker D K, Taniguchi A and Michaels A E. Abundance of autotrophic, mixotrophic and heterotrophic planktonic ciliates in shelf and slope waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1989, **50**: 241~254.
- [111] Suzuki T and Taniguchi A. Standing crops and vertical distribution of four groups of marine planktonic ciliates in relation to phytoplankton chlorophyll a. *Mar. Biol.*, 1998, **132**: 375~382.
- [112] Tamigneaux E, Mingelbier M, Klein B, et al. Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, **146**: 231~247.
- [113] Uye S, Nagano N and Shimazu T. Biomass, production and trophic roles of micro- and net-zooplankton in Dokai Inlet, a heavily eutrophic inlet, in summer. *Plankton Biol. Ecol.*, 1998, **45**: 171~182.
- [114] Verity P G and Vernet M. Microzooplankton grazing, pigments, and composition of plankton communities during late spring in two Norwegian Fjords. *Sarsia*, 1992, **77**: 263~274.
- [115] Haeckel E. Über einige neue pelagische Infusorien. *Jenaisch. Zeitschr. F. Naturw.*, 1873, **7**: 561~568.
- [116] Daday E. von Monographie der Familie der Tintinnodeen. *Mitt. Zool. Stn. Neapel*, 1887, **7**: 473~591.
- [117] Hada Y. Tintinninea from the Sea of Okhotsk and its neighborhood. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. A Zool.*, 1932, **2**(1).
- [118] Vitello P. Contribution a l'etude des Tintinnides de la baie d'Alger. *Pelagos*, 1964, **2**: 5~42.
- [119] Pierce R W and Turner J T. Global biogeography of marine tintinnids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1993, **94**: 11~26.
- [120] Heinbokel J F. Studies on functional role of tintinnids in the southern California Bight. II. Grazing and growth rates of field populations. *Mar. Biol.*, 1978, **4**: 191~197.
- [121] Capriulo G M. Feeding of field collected tintinnid micro-zooplankton on natural food. *Mar. Biol.*, 1982, **71**: 75~86.
- [122] Buskey E J and Stoecker D K. Behavioral responses of the marine tintinnid *Favella* sp to phytoplankton: influence of chemical, mechanical and photic stimuli. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1989, **132**: 1~16.
- [123] Taniguchi A and Takeda Y. Feeding rate and behavior of the tintinnid ciliate *Favella tarakaensis* observed with a high speed VTR system. *Mar. Microb. Food Webs*, 1988, **3**: 21~34.
- [124] Stoecker D and Guillard R R L. Effects of temperature and light on the feeding rate of *Favella* sp. (ciliate Protoczoa, suborder Tintinnian). *Ann. Inst. Oceanogr. Paris N. S.*, 1982, **58**(Suppl.): 309~318.
- [125] Verity P G. Abundance, community composition, size distribution, and production rates of tintinnids in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 1987, **24**: 671~690.
- [126] Krsinic F. On vertical distribution of tintinnines (Ciliata, Oligotrichida, Tintinnina) in the open waters of the South Adriatic. *Mar. Biol.*, 1982, **68**: 83~90.
- [127] Hedin H. On the ecology of tintinnids on the Sweden west coast. *Zoon*, 1975, **3**: 125~140.
- [128] Dohi K. Seasonal change of tintinnid community in Funaka Bay. *Bull. Plankton Soc. Jpn.*, 1982, **29**: 77~87.
- [129] Krsinic F. On the ecology of tintinnines in the Bay of Mali Ston (Eastern Adriatic). *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*, 1987, **24**: 401~418.
- [130] Krsinic F. Tintinnines (Ciliophora, Oligotrichida, Tintinnina) in Eastern Adriatic Bays. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*, 1987, **24**: 527~538.
- [131] Coats D W and Heisler J J. Spatial and temporal occurrence of the parasitic dinoflagellate *Duboscquella cachoni* and its tintinnine host *Eutintinnus pectinis* in Chesapeake Bay. *Mar. Biol.*, 1989, **101**: 401~409.
- [132] Hernroth L. Marine pelagic rotifers and tintinnids-important trophic links in the spring plankton community of the Gullmar Fjord, Sweden. *J. Plankton Res.*, **5**: 835~846.
- [133] Graziano C. On the ecology of tintinnids (Ciliophora, Oligotrichida) in the North Irish Sea. *Estuarine coastal Shelf Sci.*, 1989, **29**: 233~245.
- [134] Cordeiro T A, Brandim F P and Martens P. Spatial distribution of the Tintinnina (Ciliophora, Protista) in the North Sea, spring of 1986. *J. Plankton Res.*, 1997, **19**: 1371~1383.
- [135] Beers J R and Stewart G L. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967. Pt. IV. Numerical abundance and estimated biomass of microzooplankton. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 1970, **17**: 67~87.
- [136] Kamiyama T and Tsujino M. Seasonal variation in the species composition of tintinnid ciliates in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan. *J. Plankton Res.*, 1996, **18**: 2313~2327.
- [137] Sanders R W. Tintinnids and other microzooplankton - seasonal distribution and relationship to resources and by drography in a Maine estuary. *J. Plankton Res.*, 1981, **9**: 65~77.

- [138] Barria de Cao M S. Abundance and species composition of Tintinnina (Ciliophora) in Bahia Blanca Estuary, Argentina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1992, **34**: 295~303.
- [139] Kamuyama T. The impact of grazing by microzooplankton in northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Biol.*, 1994, **119**: 77~88.
- [140] Dale T and Dahl E. Mass occurrence of planktonic oligotrichous ciliates in a bay in southern Norway. *J. Plankton Res.*, 1987, **9**: 871~879.
- [141] Lessard E J and Swift E. Species-specific grazing rates of heterotrophic and dinoflagellates in ocean waters measured with a dual label radioisotope technique. *Mar. Biol.*, 1985, **87**: 289~296.
- [142] Hansen P J. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1991, **73**: 253~261.
- [143] Bralewska J M and Witek. Heterotrophic dinoflagellates in the ecosystem of the Gulf of Gdansk. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, **117**: 241~248.
- [144] Wood E J F. Fluorescent microscopy in marine microbiology. *J. Conseil. Cons. Int. Explor. Mer.*, 1955, **21**: 6~7.
- [145] Caron D A. Technique for Enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using Epifluorescence microscope, and comparison with other procedures. *Applied and Environmental Microbiology*, 1983, **46**: 491~498.
- [146] Dale T and Burkill P H. Live counting—A quick and simple technique for enumerating pelagic ciliates. *Ann. Inst. Oceanogr.*, 1982, **82**: 267~276.
- [147] Thronsen J. Preservation and storage. In: Souzina A ed. *Phytoplankton Manual. UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology*, 1978, **6**: 69~74.
- [148] Stoecker D K, Gifford D J and Putt M. Preservation of marine planktonic ciliates; losses and cell shrinkage during fixation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1994, **110**: 239~299.
- [149] Choi J W and Stoecker D K. Effects of fixation on cell volume of marine planktonic protozoa. *Applied Environmental Microbiology*, 1989, **55**: 1761~1765.
- [150] Beers J R and Stewart G L. Microzooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. *Mar. Biol.*, 1969, **4**: 182~189.
- [151] Gilron G L and Lynn D H. Assuming a 50% cell occupancy of the lorica overestimates tintinnine ciliate biomass. *Marine Biology*. (Berlin, Heidelberg), 1989, **103**(3): 413~416.
- [152] Fenchel T and Finlay B J. Respiration rates in heterotrophic free-living protozoa. *Microb. Ecol.*, 1983, **9**: 99~122.
- [153] Verity P G and Langdon C. Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *J. Plankton Res.*, 1984, **6**: 859~868.
- [154] Putt M and Stoecker D K. An experimentally determined carbon; volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, 1989, **34**: 1097~1103.
- [155] Borsheim K Y and Bratbak G. Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from sea water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1987, **36**: 171~175.
- [156] Roman M R, Caron D A, Kremer P, et al. Spatial and temporal changes in the partitioning of organic carbon in the plankton community of the Sargasso Sea off Bermuda. *Deep Sea Res. I*, 1995, **42**: 973~992.
- [157] Edler L. Recommendation on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and Chlorophyll. *Baltic Marine Biologists Publ.*, 1979, **5**: 1~38.
- [158] Mullin M M. Production of zooplankton in the ocean; the present status and problems. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1969, **7**: 293~310.
- [159] Lessard E J. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments. *Marine Microbial Food Webs*, 1991, **5**: 49~58.
- [160] Uye S, Nagano N and Tamaki H. Geographical and seasonal variation in abundance, biomass and estimated production rates of microzooplankton in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.*, 1996, **52**: 689~703.
- [161] Muller H and Geller W. Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa; the dependence on body size and temperature reconsidered. *Arch. Hydrobiol.*, 1993, **126**: 315~327.
- [162] Nie D. Notes on Tintinninea from the Bay of Amoy. *Ann. Rep. Mar. Biol. Assoc. China*, 1934, **3**: 71~80.
- [163] Nie D S and Cheng P S. Tintinninea of the Hainan Region. *Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China (Zool. Ser.)*, 1947, **16**: 41~66.
- [164] Wang C C. Notes on Tintinninea from the Gulf of Pe-Hai. *Sinensia*, 1936, **7**: 353~370.
- [165] Wang C C and Nie D S. A survey of the marine protozoa of Amoy (other than Dinoflagellata). *Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China. (Zool. Ser.)*, 1932, **8**: 311~385.
- [166] 尹光德. 胶州湾砂壳纤毛虫初步调查. *山东大学学报*, 1952, **1**: 36~56.
- [167] 尹光德. 胶州湾砂壳纤毛虫的三个新种. *山东大学学报*, 1953, **2**: 64~69.
- [168] 中华人民共和国科学技术委员会海洋组海洋综合调查办公室. 全国海洋综合调查报告, 第八册. 1977, 58~59.
- [169] 青岛市科学技术委员会. 青岛市海岛资源综合调查研究报告. 北京: 海洋出版社, 1996. 143.
- [170] 柯林, 洪华生. 海洋生态系统中原生动物摄食速率的研究方法简述. *海洋科学*, 1999, (1): 40~43.
- [171] 张武昌. 浮游动物现场摄食压力的研究方法. *海洋科学*, 1998, (5): 17~19.