

植食性浮游桡足类摄食生态学研究进展

李超伦, 王克

(中国科学院海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071)

摘要: 由于浮游动物在调节海洋生物生产中的关键作用, 对其摄食生态学的研究一直是海洋生态学研究的重点。总结了近年来关于浮游动物主要类群——桡足类对浮游植物摄食的研究进展及其在海洋生态系统动力学研究中的重要意义。主要包括: 影响植食性桡足类摄食强度的主要因素, 饵料对于桡足类种群变动的影响; 现场测定桡足类摄食率的方法以及海洋生态系统动力学研究中需要关注的问题。

关键词: 桡足类; 浮游植物; 摄食; 研究进展

Feeding Ecology Progress of the Herbivorous Copepod

LI Chao-Lun, WANG Ke (Institute of Oceanology, The Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(4): 593~596.

Abstract: This paper reviews the research advances on the feeding of the copepod in the global ocean ecosystem dynamics. It focuses on the following fields: general factors influencing copepod feeding, the food effects on the population dynamics and the methods of estimating copepod ingestion rate. It suggests that some aspects require more study.

Key words: copepod; phytoplankton; feed; progress

文章编号: 1000-0933(2002)04-0593-04 中图分类号: Q958.885.3 文献标识码: A

浮游动物作为海洋生态系统物质循环和能量流动中的重要环节, 其动态变化控制着初级生产力的节律、规模和归宿, 并同时控制着鱼类资源的变动。浮游动物种群动态变化和生产力的高低, 对于整个海洋生态系统结构功能、生态容纳量以及生物资源补充量都有着十分重要的影响。

饵料和摄食是决定浮游动物种群动态变化的关键因素, 因而开展浮游动物的摄食生态学研究, 对于研究海洋生态系统动力学十分必要。摄食对于浮游动物种群动力学的影响主要表现在对于浮游动物生长、繁殖、发育和死亡的影响。浮游动物种群在大尺度范围内的动态变化, 又能与其种间竞争、捕食竞争和食物来源有关。但这些都是通过其摄食行为来调控的。另外, 浮游动物作为有机物由初级生产向更高营养阶层转移的关键环节, 其摄食率的大小将对整个生态系统的物质循环和能量流动产生影响, 是建立海洋生态系统动力学模型的关键参数。所以, 对于浮游动物的摄食研究一直是海洋生态学研究的活跃领域, 也是当今几个重大国际计划(GLOBEC, JGOFS, LOICS 等)的重点研究内容。

1 一般影响因素

在多年的研究的基础上, 人们对于桡足类的摄食及其影响因素已有了初步认识。影响桡足类摄食率的一般因素主要包括个体体重、所处发育期和生理状态、温度、光照、饵料浓度和颗粒大小等。桡足类体重与摄食的关系很早就有报道, 并且给出了二者之间的数学表达式^[1]。同样, 温度对于桡足类的摄食的影响也有许多报道, 并且温度已经被认为是影响桡足类生产力的一个极关键的因素^[2]。光照与摄食的关系一直还很难提出一个量化的关系式。桡足类夜间摄食强度通常提高, 特别是用肠道色素和酶分析进一步证实了这一现象^[3~5]。但至今对于导致日夜间摄食行为差别的机理还不清楚, 是由于桡足类自身节律还是由于光照

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目(49790010); 中国科学院 95 重大资助项目 A(KZ951-A1-205); 国家科技攻关资助项目(98-927-01-02)

收稿日期: 2000-09-08 万方数据 日期: 2001-10-08

作者简介: 李超伦(1969~), 男, 山东省青岛市人, 硕士, 助理研究员。主要从事海洋浮游生物生态学研究。

对摄食的影响,还需进一步探讨。关于饵料浓度、大小对于桡足类摄食的影响的工作也进行较多,证实桡足类倾向于摄食较大的颗粒物。桡足类的摄食率与饵料浓度呈线性关系^[6],但桡足类的摄食率并非随食物浓度的升高而无限变大,存在一个阈值。当食物的浓度达到一定浓度时,其清滤率将不再升高,甚至下降^[7]。Frost^[8]综合饵料浓度和颗粒大小对摄食的影响,提出了关于哲水蚤摄食与饵料浓度的线性关系式,认为在饵料浓度达到阈值后,哲水蚤摄食率将保持恒定;在低于阈值浓度时,清滤率是恒定的,只与饵料颗粒的大小有关。虽然以后的一些研究结论认为清滤率在饵料低于阈值浓度时并不是一成不变的^[9],但大多研究结果支持 Frost 的观点^[10,11]。

通过研究体重、温度、光照、饵料浓度及粒级等因素与桡足类摄食的关系,为人们认识桡足类的摄食问题提供了基本框架。但是,即使综合考虑上述因素的影响,对于准确测定桡足类的现场摄食率仍然有一定的限制,尤其是对于桡足类摄食率测定结果的大范围波动仍难以有一个合理明确的解释。由此,Huntley^[12]提出桡足类摄食受到其摄食背景(feeding history)的影响,认为桡足类的摄食是一个连续的过程,摄食率主要是由原摄食背景决定,当前条件通过改变原摄食背景而对其摄食产生影响。目前,摄食背景的观点日益引起人们的重视,尤其是在桡足类现场摄食率的研究中。

2 桡足类摄食与饵料质量

饵料质量是影响桡足类摄食的又一重要因子。大量研究表明,对于相同浓度,相同大小的饵料,桡足类更倾向于摄食藻类和有生命的高营养颗粒。而对于非生命低营养颗粒的摄食率较低^[12]。但是饵料质量不同于饵料浓度,目前人们还无法将其与桡足类摄食的关系进行量化研究。饵料质量对于桡足类种群变动的另一个重要效应是,虽然浮游植物是桡足类的主要饵料来源,但一些浮游植物不但不能成为桡足类的饵料,反而抑制桡足类的生长,甚至导致其死亡。例如甲藻被认为是一些桡足类的重要饵料,尤其是在桡足类的室内培养实验中,但某些甲藻可以产生化学物质抑制桡足类的摄食,甚至有致死效应^[13]。这些影响对于自然环境中桡足类的种群变动作用目前尚不清楚,需要进一步深入研究,特别是当浮游植物单一种群形成季节性水华甚至赤潮时。

3 饵料与桡足类幼体发育

对桡足类摄食的研究中,大量工作主要是集中在桡足类成体,而对于幼体开展较少。但是桡足类幼体的摄食研究对于研究桡足类种群动力学,尤其是建立动态模型意义重大^[14],例如对于桡足类幼体饵料浓度阈值的了解。另外,饵料因素对桡足类死亡率和生长率的影响在桡足类发育的早期阶段尤为重要。Paffenhofer^[9]指出,以老化的硅藻 *Lauderia borealis* 作为饵料的桡足类幼体的死亡率明显高于以指数增长期的同种藻类为饵料的个体。环境中饵料条件将会改变 *Calanus helgolandicus* 卵的大小,从而对孵化率和幼体的存活率产生影响^[15]。因此饵料与桡足类幼体发育的关系正日益引起人们的重视。

4 桡足类摄食与功能群转换的关系

桡足类作为海洋生态系统中的重要类群,对于不同的海洋环境具有不同的生态对策。大西洋 GLOBEC (TASC)研究表明,由于大型桡足类(飞马哲水蚤等)比小型桡足类(拟哲水蚤等)具有相对高的摄食和生长率,在饵料条件较好的环境中在整个桡足类类群中占有较大比例,可达总生物量的 40%~80%,从而提高对初级产品的利用效率。而当浮游植物水平下降时,大型桡足类则首先受到限制^[14]。按照国际标准划分生物功能群的方法(即按个体大小将桡足类划分为 3 个功能群:大型,大于 1000 μm ;中型,500~1000 μm ;小型,200~500 μm),作者在中国近海对不同功能群的桡足类在整个浮游动物群体摄食中的贡献进行了研究。研究结果证实,随着环境和饵料条件的变化,浮游动物存在着相应的功能群的转换。春季水华期浮游植物被摄食部分主要是被大型桡足类摄食,占浮游动物总摄食量的 58%~76%,夏季浮游植物水平下降,浮游动物在饵料受限条件下,小型桡足类群体在总摄食量中贡献最大,占总摄食量的 84.0%~87.9%^[5,16,17]。由此可见,通过功能群的划分,对浮游动物的摄食生态学机理有了进一步的认识。另外在测定自然海区浮游动物群体摄食率过程中,将桡足类按个体大小划分成不同的功能群,避免了桡足类种类鉴定、优势种转换等困难,为建立数学模型提供更为方便准确有效的参数。

5 桡足类现场摄食率的测定方法

自从开展桡足类摄食生态学研究以来,人们一直在寻求一种方便有效的测定方法。目前研究桡足类摄食率的方法主要包括饵料递减法、同位素示踪法和肠道色素法等。当前研究桡足类摄食的一个主要目的就是为了获得桡足类现场摄食率,从而推算自然水体中桡足类对海洋初级产品的摄食压力和海洋生态系统能量物质输送的途径与效率,为建立海洋生态系统营养模型提供参数。饵料递减法和同位素示踪法一般需要进行室内培养,如前所述,由于改变了桡足类的摄食环境,无法真实准确地反映桡足类在自然水体中的摄食状况。1976 年 Mackas and Bohrer 提出了肠道色素法^[18],通过测定两个指标即现场桡足类肠道色素含量和肠道排空率来推算摄食率。由于该方法避免了许多室内培养实验中人为因素的干扰,另外肠道色素含量能较好的反映桡足类的摄食背景,因而极受推崇,被广泛采用于自然水体中桡足类对浮游植物现场摄食率的研究中,并被 JGOFS 计划定为研究浮游动物现场摄食率的标准方法。

虽然这一方法是当前最接近于真实反映桡足类的现场摄食率的方法,但是仍然存在一些不足之处。首先是桡足类摄食过程中的色素降解问题,即色素物质在通过桡足类肠道时是否存在色素损失,有多少色素降解为非荧光物质,以及因色素损失导致对桡足类摄食率的低估比例。以前研究认为色素在桡足类肠道中的降解产物全部为具荧光特性的脱镁叶绿酸,基本不存在色素损失。然而现在越来越多的研究结果表明^[14,19],色素损失是存在的,色素在肠道中可能会部分的降解成非荧光物质。最大可达到 90% 以上。桡足类肠道色素损失的多少主要由其摄食背景决定,与其摄食强度呈负相关关系。通过室内培养实验发现,桡足类肠道色素损失通常发生在摄食的开始阶段,认为可能是桡足类消化酶和浮游植物由于破碎产生的自溶酶共同作用的结果^[20,21]。因而桡足类摄食中的色素降解比例与饵料种类、桡足类的摄食行为和生活环境有关^[14]。但是目前尚无法用一个确定的模型来评价自然界桡足类肠道色素的损失比例。

虽然一些研究表明桡足类肠道色素损失比例相当高,但由于缺乏对于整个能量收支的综合考虑,例如,微型浮游动物摄食、色素沉降等因素,因而其结果是令人怀疑的。当前提出的色素收支的方法,同时测定大型和微型浮游动物的摄食以及沉降通量为人们提供了很好的参考^[22]。另外,在大多数自然条件下的饵料浓度范围内,浮游动物的色素降解是较低的,一般小于 20%^[14]。

另一个问题就是桡足类肠道排空率的测定方法。肠道排空率的测定通常是将肠道饱满的桡足类放入过滤海水中,然后测定其肠道色素含量随时间的递减,这个过程必然假设过滤海水中无饵料培养的桡足类的肠道排空过程与有饵料条件下的排空过程相同。但是研究证明,在排空率实验开始的一段时间内,桡足类受原摄食背景的影响,肠道排空时间变化不大,随后由于饵料因素的影响,排空时间逐渐延长。所以目前排空率实验通常向过滤海水中加入相当浓度的无荧光饵料(如碳粉)并尽量缩短实验时间。

6 国内进展

当前随着与全球变化有关的世界各大科研计划,特别是海洋生态系统动力学(GLOBEC)的启动实施,浮游动物在整个生态系统中的重要地位日益引起人们的关注,浮游动物的摄食研究也成为当今海洋生态研究的热点领域。我国进行桡足类对浮游植物摄食率的现场研究工作近几年已开始起步,并且取得了初步成果(见表 1)。

7 结语

开展桡足类对浮游植物的摄食研究,无论是室内实验还是现场测定,最终都是为建立生态系统动力学模型服务。模型为科学实验提供理论假设,而实验和现场测定则为模型提供真实灵敏的参数。因此,第 1,要求有一个测定桡足类现场摄食率的准确有效的方法。今后工作中将野外测定与室内实验相结合,解决色素损失问题,建立肠道排空率与其影响因子的量化关系式,使肠道色素法更为准确可靠。第 2,在建立模型时,需要的参数是浮游动物整个群体对浮游植物的摄食率,所以为数据大小划分浮游动物功能群。这样既与国际标准接轨,而且可以了解浮游动物群体不同功能群的贡献,同时避免种类鉴别和不同发育期对测定结果的影响,使所得参数更为准确。第 3,深入

表 1 国内现场测定桡足类对浮游植物摄食率的研究工作

Table 1 Studies about *in situ* measurements of grazing rates on phytoplankton by copepods in China

种类 Species	海区 Sites	季节 Season	文献 References
桡足类群体 ^①	东海	春季	[17]
优势种 ^②	台湾海峡	夏季,冬季	[23]
桡足类群体	渤海	春季,夏季,秋季	[5]
桡足类群体	莱州湾	夏季	[16]
优势种	淮河口	夏季	[24]
优势种	南大洋	夏季	[25]

① Assemblage of copepods ② Dominant species

研究饵料质量对浮游动物摄食以及整个种群动态变化的影响问题。第4,浮游动物的重要类群之一——微型浮游动物(大小为20~200 μm)在某些海域的物质循环与能量流动中起着十分关键的作用,其摄食压力有时可以达到到初级生产力的100%以上。因此开展微型浮游动物的摄食研究十分重要。

参考文献

- [1] Mullin M M and Brooks E R . Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol Oceanogr.* , 1976, **21**: 784~796.
- [2] Huntley M E and Lopez M G D. Temperature dependent production of marine copepods: a global synthesis. *Amer. Nat.* , 1992, **140**: 202~242.
- [3] Head E H, Wang R and Conover R J. Comparison of diurnal feeding rhythms in *Temora longicornis* and *Centropages hamatus* with digestive enzyme activity. *J. Plankton. Res.* , 1984, **6**(4): 543~551.
- [4] Morales C E, Harris R P, Head R N, *et al.* Copepod grazing in the oceanic north-east Atlantic during a six week drifting station: the contribution of size classes and vertical migrants. *J. Plankton. Res.* , 1993, **15**: 185~211.
- [5] Wang R, Li C, Wang K, *et al.* Feeding activities of zooplankton in the Bohai Sea. *Fisheries Oceanography*, 1998, **7**: 265~271.
- [6] Huntley M. Nonselective, nonsaturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea. *Limnol. Oceanogr.* , 1981, **26**: 831~842.
- [7] Harris R P. Zooplankton grazing on the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* and its role in inorganic carbon flux. *Mar. Biol.* , 1994, **119**: 431~439.
- [8] Frost B W. Effects of the size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* , 1972, **17**: 805~815.
- [9] Paffenhofer G-A. Some characteristics of abundant subtropical copepods in estuarine, Shelf and ocean waters. *Proceedings of the Fourth International conference on Copepoda: Bull. Plankton. Soc. Jap. Spec.* , 1991. 201~216.
- [10] Runge J A. Effects of hunger and season on the feeding behaviour of *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* , 1980, **25**: 134~145.
- [11] Marin V, Huntley M and Frost B. Measuring feeding rates of pelagic herbivores: Analysis of experimental design and methods. *Mar. Biol.* , 1986, **93**: 49~58.
- [12] Huntley M. Feeding biology of *Calanus*: a new perspective. *Hydrobiologia*, 1988, **167/168**: 83~99.
- [13] Sykes P F and Huntley M E. Acute physiological reactions of *Calanus Pacificus* to selected dinoflagellates: Direct observations. *Mar. Biol.* , 1987, **94**: 19~24.
- [14] Harris R P. Feeding Ecology of *Calanus. Ophella*, 1996, **44**: 85~109.
- [15] Guisande C and Harris R P. Effect of total organic content of the egg on hatching success and naupliar survival in the copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.* , 1995, **40**: 476~482.
- [16] Li C L(李超伦), Wang R(王荣). Copepods feeding activities in the Laizhou Bay, Bohai Sea, in summer. *Oceanologia et Limnologia Sinica*(in Chinese)(海洋与湖沼), 2000, **31**(1): 15~22.
- [17] Wang R(王荣), Fan C L(范春雷). Copepods feeding activities and its contribution to downwards vertical flux of carbon in the East China Sea. *Oceanologia et Limnologia Sinica*(in Chinese)(海洋与湖沼), 1997, **28**(6): 579~587.
- [18] Mackas D and Bohrer R. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* , 1976, **25**: 77~85.
- [19] Wang R and Conover R J. Dynamics of gut pigment in the copepod *Temora longicornis*(Muller) and the determination of in situ grazing rates. *Limnol. Oceanogr.* , 1986, **31**: 867~877.
- [20] Head E and Harris L R. Chlorophyll and carotenoid transformation and destruction by *Calanus* spp. Grazing on diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 1992, **86**: 229~238.
- [21] Head E and Harris L R. Chlorophyll destruction by *Calanus* spp. Grazing on phytoplankton: kinetics, effects of ingestion rate and feeding history, and a mechanistic interpretation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 1996, **135**: 223~235.
- [22] Landry M R, Peterson W K and Lorenzen C J. Zooplankton grazing, phytoplankton growth and export flux: inferences from chlorophyll tracer methods. *ICES J. Mar. Sci.* , 1995, **52**: 337~345.
- [23] Chen G(陈钢), Li S J(李少菁), Huang J Q(黄加祺). Feeding ecology of two dominant copepods, *Eucalanus subcrassus* and *Calanus sinicus*, in Taiwan Strait. *Oceanography in China*(in Chinese)(中国海洋地理), 1997, **7**: 196~204.
- [24] Li C L(李超伦), Wang K(王克), Wang R(王荣). The gut pigment contents of the dominant zooplankton species and their grazing pressure on the phytoplankton in the Weihe estuary. *Marine Fisheries Research Sinica* (in Chinese)(海洋水产研究), **21**(2): 27~33.
- [25] Li C, Sun S, Zhang G, *et al.* Grazing of *Salpa thompsoni* on phytoplankton in summer in the Prydz Bay region, Antarctica. *Chinese Journal of Polar Science*, 2001, **12**(1): 63~68.