

浮游动物摄食在赤潮生消过程中的作用

孙 军¹, 刘东艳², 王宗灵³, 朱明远³

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境重点实验室, 青岛 266071; 2. 中国海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003;
3. 国家海洋局第一海洋研究所, 青岛, 266061)

摘要:浮游动物摄食在赤潮生消过程中起相当重要的作用。由于摄食过程的复杂性和生物物种与个体行为存在的多样性,使得赤潮过程中浮游动物的摄食研究具有相当难度。从浮游动物的摄食类型和习性、浮游动物摄食率测定、浮游动物选择性摄食对赤潮群落演替发展方向、浮游动物摄食在有毒微藻赤潮中的作用、浮游动物摄食在中国赤潮研究中的关键科学问题等几个方面探讨了浮游动物摄食对赤潮生物种群动力学的影响,为理解和治理赤潮提供科学依据。
关键词:浮游动物;浮游植物;赤潮;选择性摄食

The effects of zooplankton grazing on the development of red tides

SUN Jun¹, LIU Dong-Yan², WANG Zong-Ling³, ZHU Ming-Yuan³ (1. Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Science, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071, China; 2. Marine Life Science College, Ocean University of China, Qingdao, 266003, China; 3. First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao 266061, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1514~1522.

Abstract: Red tides have become a major environmental issue in China. A national fundamental and key project in China called “The ecological and oceanographical occurring mechanism of harmful algae blooms in the coastal seas of China (CEOHAB)” started in 2001. Zooplankton grazing is a key process during red tide events, and its study is a component of this project. This paper analyzes and reviews the zooplankton grazing strategies and food type, measurement methods for grazing rates and pressure, grazing effects on red tide community development and its pathway, selective grazing of zooplankton, the relationship between zooplankton grazing and harmful algae, and the key objectives in studying the effects of grazing on harmful algae blooms in China.

Red tide communities are a subset of phytoplankton community, so all the behavior of red tide should obey the rules of phytoplankton population dynamics. The most obvious role of grazing is the removal of cells from the phytoplankton community. Different phytoplankton cell types will, however, be grazed at different rates by zooplankton and these differences will impact on phytoplankton community development and its pathway. Three types of zooplankton grazing strategies are discussed in the paper: Type A, the grazing rate gets increasingly higher as phytoplankton concentration approaches zero; in this case, the zooplankton would tend to exploit the phytoplankton to extinction, and its grazing will have limited effects on controlling red tide occurrences. Type B, the grazing rate is at its maximum until the phytoplankton concentration is very high; in this case, the zooplankton would, at low phytoplankton concentrations, exert a constant mortality rate, which, if less than the growth rate of phytoplankton community would allow the phytoplankton population to grow despite being grazed. Such grazing will affect the red tides to some extent, and would contribute to preventing the occurrence of red tides. Type C, the

基金项目:国家基础研究与重点资助项目(2001CB409702);国家自然科学基金资助项目(40206020;40306025)

收稿日期:2003-07-14;修订日期:2004-05-15

作者简介:孙 军(1972~),男,回族,甘肃华亭人,博士,副研究员,主要从事海洋浮游植物分类学和浮游生物生态学研究。E-mail: sunjun@ms.gdio. ac. cn

Foundation item: National Fundamental and Key Project of China (No. 2001CB409702) and National Natural Science Foundation of China (No. 40206020 and 40306025)

Received date: 2003-07-14; **Accepted date:** 2004-05-15

Biography: JUN Sun (1972~), Ph. D, Associate professor, mainly engaged in marine phytoplankton taxonomy and ecology. E-mail: sunjun@ms. gdio. ac. cn

zooplankton reduce the grazing effort as phytoplankton become very scarce; the grazing rate will increase with phytoplankton concentration increasing until an optimum grazing rate is reached and then decrease with the increasing phytoplankton concentration. Such grazing will most efficiently control the red tides. These different grazing strategies of dominant zooplankton clearly can have distinctive effects on the occurrence dynamics of red tides in China Coastal Waters. The cell size of red tide organism will also affect the grazing behaviour during red tide events. The very small zooplankton, such as microzooplankton, are likely to be most efficient at utilizing very small cell-sized phytoplankton, whereas large zooplankton are likely to utilize large cell-sized phytoplankton. Several methods for measurement of zooplankton grazing are discussed in the paper, the most important grazing effect on red tide is considered to be change of phytoplankton species succession, so the direct counting method and dilution method are discussed in detail. Although interactions between toxic phytoplankton and their grazers are complex, variable and situation-specific, specific issues are discussed in this paper: the phytoplankton toxins as a grazing deterrent; the types of deleterious effects of toxic phytoplankton upon zooplankton; selective grazing of toxic phytoplankton; and the effect of zooplankton grazing on development and persistence of toxic phytoplankton blooms.

Zooplankton grazing studies in China are also reviewed in the paper, and several key objectives are proposed for studies of zooplankton grazing effects on development of red tides. (1)What type of grazing strategies of dominant zooplankton influence the occurrence frequency of red tides in China? (2) The population dynamics of dominant zooplankton and key species of red tide organism, and their relationships. (3) The pathways phytoplankton community development during red tides affected by zooplankton grazing. (4) Application of some new concepts and methods for studying of zooplankton grazing in red tide research. Focus on these key problems will enhance our ability to understand and mitigate red tides.

Key words:zooplankton; phytoplankton; red tide; selective grazing

文章编号:1000-0933(2004)07-1514-09 中图分类号:Q958.885.3; Q948.1 文献标识码:A

近年来有害赤潮在中国的发生规模和频度呈急剧上升趋势,对我国沿海造成了严重的生态、资源、环境问题和重大的经济损失^[1,2]。赤潮是浮游植物种群动力学的一个子集,其种群变动的规律要遵从于浮游植物种群的变动规律。而浮游植物在水团中的浓度由一些关键过程所控制,这些过程可以分为上行控制(bottom up control)和下行控制(top to down control)。光照、温度和水体中营养盐的浓度等环境因素对于浮游植物的生长有重要影响,它们是影响浮游植物种群的上行控制。摄食、浮游植物沉降和浮游植物由于病原生物造成的裂解等过程对于浮游植物的死亡有重要作用,它们是浮游植物种群的下行控制过程。浮游动物的摄食在某些情况下,如春季水华期和赤潮期,是控制浮游植物种群的重要因素^[3],研究其过程对于理解赤潮过程中赤潮原因生物(基本上是浮游植物)的消涨过程有重要意义。中国于2001年启动了一个名为“我国近海有害赤潮发生的生态学、海洋学机制及预测防治(CEOHAB)”国家基础研究与重点项目,重点研究中国赤潮的发生机制与预防措施,暨其子课题“我国典型赤潮高发区重要赤潮生物的生活史特征和生态竞争策略”,本文主要探讨了海洋浮游动物摄食对赤潮爆发的控制,浮游动物的选择性摄食对浮游植物群落演替方向和赤潮生消的影响,以及浮游动物摄食与有毒赤潮关系,国内浮游动物摄食在赤潮研究中的关键科学问题等几个方面。

1 海洋浮游动物对赤潮爆发的控制

浮游动物对浮游植物的摄食是引起浮游植物种群数量减少的主要原因之一。因此在自然海区中浮游动物的存在控制或延缓了浮游植物水华或赤潮的发生。下面分析一下浮游动物是如何控制浮游植物种群数量的。

浮游植物种群在水体中的数量主要由生长和死亡两类过程综合控制,其中很多的研究已经表明摄食是引起浮游植物死亡的主要原因,这样忽略其它引起浮游植物死亡的因素,某种浮游植物种群动态过程可以表示为:

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i(k_i - g_i)$$

(1)

式中, P_i 是浮游植物第 i 种群数量(如细胞丰度、碳含量、叶绿素等), k_i 是浮游植物第 i 种的内禀生长率, g_i 是浮游植物第 i 种被摄食率。

某种浮游植物经过一段时间后种群数量可以用上述方程的积分方程获得:

$$P_{i_t} = P_{i_0} e^{(k_i - g_i)t}$$

(2)

从(2)式可以看出某种浮游植物种群数量的变化主要由 $(k_i - g_i)$ 值决定。由以上两式可知浮游植物群落的现存量为:

万方数据

$$P_t = \sum_{i=1}^n P_{i_t} = \sum_{i=1}^n P_{i_0} e^{(k_i - g_i)t}$$

(3)

这样整个浮游植物群落的丰度和演替方向也是由 $(k_i - g_i)$ 值决定, 本文重点讨论浮游动物对赤潮生物的摄食率 g_i 。

1.1 浮游动物摄食类型

g_i 是一个复杂的参数, 它不仅决定于浮游动物和浮游植物的丰度和大小, 而且更重要地是它决定于浮游动物的类型和摄食习性。

多数的浮游动物是滤食性的, 所以在许多情况下, 研究者用滤水率 (F_i) 来表示摄食率。滤食性浮游动物的摄食速率直接同滤水率和种群数量线性相关, 这样浮游植物种群的摄食压力很大程度上决定于优势浮游动物的摄食策略, 在浮游植物种群数量低的情况下尤其是这样。许多研究表明滤水率与浮游植物种群的数量 (P_i) 的关系是双曲线型的, 根据两者的关系可以将滤食性浮游动物的摄食策略分为 3 种 (如图 1)^[4, 5]: (1) 在浮游植物种群数量低时具有最大滤水率, 而当在浮游植物种群数量增加时降低滤水率, 这样会将浮游植物种群灭绝; (2) 摄食者的滤水率会一直保持在最大值, 其值低于 k_i , 使浮游植物种群可以有及时地补充; (3) 在浮游植物种群数量低时, 减少滤水率, 甚至停止摄食, 当浮游植物种群数量增加时就适当增加滤水率。因此不同摄食类型的浮游动物对赤潮的调控就不同: ①类浮游动物在赤潮爆发前期对浮游植物的摄食压力很大, 可以有效地控制赤潮的爆发, 一旦赤潮爆发后, 其控制能力有限; ②类浮游动物是最常见的摄食类型, 在赤潮爆发前期和后期对赤潮生物的控制能力是有限的; ③类浮游动物在赤潮发生前的摄食压力不大, 而随着赤潮的发展和浮游植物浓度的升高, 摄食压力逐渐增大, 这种类型的浮游动物对赤潮的控制能力是最有效的。

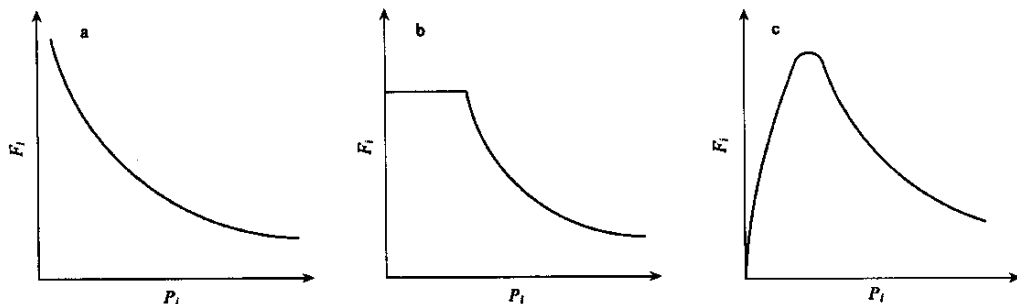


图 1 浮游动物滤水率的 3 种类型

Fig. 1 Grazing strategies of filter-feeding zooplankton

F_i 为滤水率 F_i is filtration rate; P_i 为浮游植物种群数量 P_i is phytoplankton concentration

1.2 食物粒径与浮游动物粒径

滤食性浮游动物的摄食行为是较为简单的一类摄食习性, 它是靠口器上的筛状结构来进行摄食, 其对食物的大小是有选择性的, 太小或太大的颗粒物是不被滤食的, 其滤水率与食物颗粒的粒径关系如下图 (图 2)^[4]。不同大小的滤食性浮游动物都具有特定的最适食物粒径。Parsons 和 LeBrasseur^[6]根据北太平洋的结果, 发现存在两种典型的食物链:

(1) 微型浮游植物 → 微型浮游动物 → 大型浮游动物

(2) 网采浮游植物 → 大型浮游动物。

所以一般滤食性浮游动物的大小与其最适食物粒径成正比, 但也有个别的例外, 这决定于滤食性浮游动物的类群, 如枝脚类就可以摄食非常细小的食物颗粒。这样根据赤潮生物的粒径大小可以初步判断多大粒径范围的浮游动物可以对其进行有效控制, 如东海频发的具齿原甲藻 (*Prorocentrum dentatum*) 赤潮粒径在 $16\mu\text{m}$ 左右, 属于微型浮游植物, 那么粒径范围在 $20\sim 200\mu\text{m}$ 的微型浮游动物 (microzooplankton) 就有可能是它的主要摄食者; 团体较大棕囊藻的主要摄食者就可能是 $200\mu\text{m}$ 以上的中型浮游动物 (mesozooplankton), 甚至是更大个体的鳞虾类^[7]。

浮游动物的大小与滤水率是呈反比例的。研究结果表明, 一般情况下, 浮游动物的粒径越小, 滤水率越高^[8]。这样不同大小的浮游动物就可以较为相同有效地利用浮游植物。

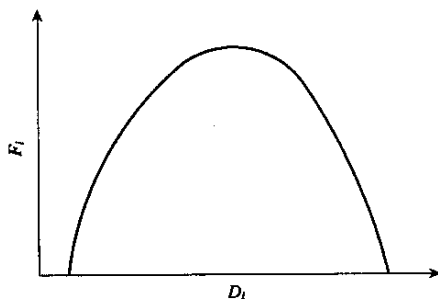


图 2 浮游动物滤水率与浮游植物粒径的关系

Fig. 2 The phytoplankton size spectrum retention curve for filter-feeding zooplankton

F_i 为滤水率 F_i is filtration rate; D_i 为浮游植物粒径 D_i is phytoplankton size

1.3 浮游动物摄食率的测定

海洋中存在大量种类的浮游动物,从很小的异养鞭毛虫到大型的后生动物,这些捕食者都是以浮游植物为生,会对浮游植物群落产生不同程度的影响,如果将它们每一种都研究透彻也是不可能的,这就为研究浮游动物对浮游植物群落演替的影响带来了困难。但所有这些研究的关键就是获取 g_i ,只有在获取了 g_i 的情况下,才有可能了解浮游动物对浮游植物群落的影响。

获取 g_i 的方法很多,可以归结为两大类。一类是根据浮游植物自然种群在一定时间的变化,在知道了浮游植物种群的生长率后,间接折算出浮游动物的摄食率^[9]。这种方法对探讨具有单一优势种的浮游植物与浮游动物自然种群的相互关系中有用,这种情况在赤潮生消过程中也是会遇到的。但这种方法有一定的缺陷,它对浮游植物群落演替的方向不可预测,另外在海洋环境中各种尺度的物理扰动过程和自然种群分析的误差往往会带来较大的偏差。另一类是进行现场实验,培养一定的浮游植物与浮游动物混合体系来获取 g_i ,这类方法操作简便,常常被应用到研究中。浮游动物现场摄食率实验往往存在两个相反的研究思路,一种就是直接测量摄食者体内在单位时间内摄取的浮游植物的量,这可以通过放射性标记物^[10]或肠道色素的测量^[11],来估算;另外一种就是间接测量单位时间内被摄食者去除的浮游植物的量来估算摄食率,如直接计量法^[12]和 Landry 的稀释法^[13]等。考虑到现场操作的方便性,研究者们常使用直接计量法来获取单种浮游动物对浮游植物群落或特定种群的摄食率和比摄食率(specific grazing rate),而应用稀释法来获取微型浮游动物对浮游植物群落的摄食率。这两种方法获得的摄食率,特别是比摄食率对研究赤潮浮游植物演替有重要意义。

2 海洋浮游动物对浮游植物群落演替方向和赤潮爆发类型的控制

由于浮游植物细胞种类、形态和大小的不同,所以浮游动物对其摄食的速率也是不同的。这样摄食过程不但控制了浮游植物的种群数量,而且会改变浮游植物群落的粒径组成和种类组成。所以浮游动物的摄食不但会在一定程度上控制赤潮的产生,而且更重要的是可以控制浮游植物群落的演替方向,从而控制赤潮的类型,进而影响整个赤潮的消涨过程。

下面分析一下浮游动物摄食率的差异是如何影响浮游植物群落演替的:

某种浮游动物对两种浮游植物(i 和 j)的摄食速率不同,经过 t 时刻后两种浮游植物在群落中的比例为:

$$\frac{P_{i_t}}{P_{j_t}} = \frac{P_{i_0} e^{(k_i - g_i)t}}{P_{j_0} e^{(k_j - g_j)t}} = \frac{P_{i_0}}{P_{j_0}} \cdot e^{[(k_i - k_j) - (g_i - g_j)]t} \quad (4)$$

假设两种浮游植物的原始浓度和生长率都相同,则上式改写为:

$$\frac{P_{i_t}}{P_{j_t}} = e^{[-(g_i - g_j)]t} \quad (5)$$

这样较小的 g_i 差异就可以引起浮游植物群落结构较大的改变。通常 g_i 还和摄食者的种群密度密切相关,如下式:

$$g_i = c_i \cdot G_i \quad (6)$$

其中, c_i 为 i 种浮游动物对 i 浮游植物的物种比摄食速率(单位时间单位个体的摄食 i 种浮游植物的数量), G_i 为 i 种浮游动物的种群数量。所以浮游动物的种群数量也会对浮游植物群落演替的速度产生较大的影响。

摄食是一个复杂的过程,它包括相遇、收集、捕捉、咀嚼和消化等一系列过程,其中的任何一个环节如果存在选择性的话,就会有各种形式的选择性摄食的结果,其过程对浮游植物种群动态过程影响很大。浮游动物往往会有一定的选择性摄食机制。如有些海洋浮游动物会在捕食了浮游植物之后再将其吐出,另外,有些海洋浮游植物即使被浮游动物摄食通过消化道之后也不被伤害。比较各种摄食率就可以得到很多选择性摄食指数^[15],其中 W'_i 是一个很有用的指数,表示如下:

$$W'_i = \frac{g_i}{g_{pref}} \quad (7)$$

式中, g_{pref} 是浮游动物对某种浮游植物的最大摄食率。 W'_i 值介于 0~1,其越大表明对该种浮游植物的摄食“效率”越高。

各种浮游动物对浮游植物选择性摄食的研究多局限于实验室内的培养实验和模型分析,而自然水体中浮游动物的选择性摄食对浮游植物群落演替的研究较少,一般的研究主要侧重于优势类群的分析。当摄食率高时,可食性(edible)浮游植物的摄食死亡率是很高的,这样非可食性(inedible)浮游植物就会顺应地成为群落中的优势种。例如在 Schöhsee 五月和六月达到了浮游动物摄食的高峰,很多小型的可食性浮游植物种类如棘冠藻(*Stephanodiscus*)都被大量摄食了,所以较大的非可食性浮游植物种类如角藻(*Ceratium*)和脆杆藻(*Fragilaria*)等就成为了优势种类^[16]。

3 海洋浮游动物同有毒赤潮的关系

上面简要地介绍了浮游动物对浮游植物群落,特别是赤潮群落,发展与演替的影响。如果赤潮生物是有毒微藻,那么这两者之间的关系就略有所不同了。有毒微藻可以一方面抑制浮游动物对其的摄食,另一方面可以通过浮游动物的摄食将毒素向下一个营养级传递和扩散,进一步扩大对生态系统的危害^[17]。

尽管一些研究表明有毒微藻可以直接作用于浮游动物,并将其杀死^[18],但绝大多数的研究证实^[19]有毒微藻的毒素并不能

直接危害浮游动物的生存。

许多有毒微藻能通过胞外分泌物或经消化过的产物而抑制浮游动物的摄食^[20],而浮游动物则通过捕食后再吐出或使毒素生理代谢失活等方式来躲避这些微藻毒素的伤害^[21, 22]。每种浮游动物对不同有毒藻类毒素的反应是不同的,相同的有毒藻类对不同浮游动物的毒害作用也是不同的。例如,砂壳纤毛虫喜爱以甲藻为食,甚至一些有毒甲藻也比硅藻更容易成为它们的食物^[23]。艾氏网纹虫(*Fevella ehrenbergii*)在低浓度的塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)作为饵料时可以很好地生长,而在高浓度情况下就有伤害作用了^[24]。卡特异弯藻(*Heterosigma carterae*)可以是太平洋哲水蚤(*Calanus pacificus*)的食物,但对哈得逊纺锤水蚤(*Acartia hudsonica*)来说就是有毒的了。Rosetta 和 McManus^[25]研究了两种有毒微藻小定鞭藻(*Prymnesium parvum*)和微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)对 5 种纤毛虫摄食的影响,发现微小原甲藻在摄食过程中不会对纤毛虫造成伤害,而小定鞭藻则具有伤害作用。另外,Turner 等^[26]的研究表明有毒微藻有可能通过改变桡足类的繁育机制来抑制对其的摄食。所以浮游动物与有害赤潮的关系是很复杂,而且不太明确,这方面的研究还远远不够。

关于浮游动物对有毒微藻是否具有选择性摄食,现在的研究也较少,也没有定论,主要原因是有毒微藻在自然浮游植物种群中较少,而在实验室单种培养又较为困难。Engstrom 等^[27]研究了波罗的海两种哲水蚤近亲真宽水蚤(*Eurytemora affinis*)和双刺纺锤水蚤(*Acartia bifilosa*)对有毒和无毒的蓝藻节球藻(*Nodularia*)的摄食率,发现近亲真宽水蚤可有效地滤食无毒蓝藻,对有毒蓝藻品系仅具中等活力的摄食,而双刺纺锤水蚤总是躲避摄食有毒和无毒蓝藻,表明这两种桡足类具有选择性摄食习性。Turner 和 Anderson^[28]发现桡足类对有毒的塔玛亚历山大藻、无毒的三角异孢藻(*Heterocapsa triquetra*)和砂壳纤毛虫的摄食是没有选择性的,而 Turriff 等^[29]的研究表明飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)相对于有毒的脱壳亚历山大藻(*Alexandrium excavatum*)更愿意捕食无毒的威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)和塔玛亚历山大藻无毒株系。像这样相反的例子还有一些,应该说主要原因是摄食过程的复杂性和生物物种与个体行为存在的多样性所使然。

浮游动物摄食在有毒微藻赤潮生消过程中作用方式和结果是多样的。Turner 和 Anderson^[28]发现桡足类和多毛类幼体不能阻止科德湾(Cap Cod Embayment)早春塔玛亚历山大藻水华的爆发,这主要是由于捕食者丰度低,再加上低的个体摄食率。但在晚春摄食者却可以迅速而有效地控制水华,这依赖于捕食者的个体摄食率和种群数量的增大。相反,在日本沿岸桡足类可以有效控制有毒鞭毛藻古卡盾藻(*Chattonella antiqua*)水华的爆发,然而一旦其爆发后桡足类对其就无能为力了^[30]。微型浮游动物由于其个体摄食率高,种群丰度高对于有毒微型和微微型浮游植物水华起到了很好的控制作用。1985 年在纳拉甘塞特海湾金球藻(*Aureococcus anophagefferens*)“褐潮”的爆发就是,由于异养鞭毛藻被桡足类摄食大量减少,随之没有抑制住金球藻的种群数量,而触发的^[31, 32]。

4 中国赤潮研究中浮游动物摄食的关键科学问题

中国赤潮的研究历史不长,但研究的工作内容丰富^[1]。关于浮游动物摄食也有了一定的基础工作和综述^[33, 34],主要的工作积累在桡足类的摄食率研究上,但浮游动物摄食在赤潮中作用的研究还是较少^[35~39]。

关于桡足类是否具有摄食选择性尚存争论,但从国内的很多实验室的研究结果看来,很多桡足类具有不同程度的选择食物的能力。孙雷等^[35]进行了桡足类刺尾纺锤水蚤(*Acartia spinicauda*)对海洋原甲藻(*Prorocentrum micans*)摄食的研究,结果表明刺尾纺锤水蚤摄食率随着饵料密度增高而增大。在混合饵料实验中,刺尾纺锤水蚤表现出较强的选择性摄食。江天久等^[36]继续进行了刺尾纺锤水蚤对链状亚历山大藻摄食的研究,实验结果与孙雷的基本相似,摄食率随饵料浓度的增大而增大,而当达到最大值后,饵料浓度继续增加,摄食率反而下降。最大摄食率亦随温度增高而增大,且温度高时在低饵料浓度下即可达到最大摄食率。同样刺尾纺锤水蚤也表现出较强的选择性摄食,在由链状亚历山大藻和亚心形扁藻组成的混合饵料中,腹刺纺锤水蚤偏食后者。赵文等^[40]利用常规显微镜直接计量法评估了海水养虾池浮游动物对浮游藻类的牧食力,测得虾池浮游动物对水柱浮游植物的总滤水率为 80.38 ml/(ind·h),每个浮游动物的滤水率平均为 11.13 μl/(ind·h),并发现直接计量法结果不但可以明显说明浮游动物的选择性摄食,而且可以反映总摄食率。杨纪明等^[41]研究了渤海真刺唇角水蚤的摄食食性,发现真刺唇角水蚤营小型浮游生物食性,主要摄食小型桡足类,它只摄食少量硅藻类(23%),其摄食强度由高到低依次为春季、秋季、夏季和冬季。杨纪明^[42]还研究了渤海中华哲水蚤的食性,发现中华哲水蚤营浮游植物食性,主要摄食硅藻类,其摄食强度由高到低依次为秋季、春季、冬季和夏季,这与环境中圆筛藻属生物量的季节变化趋势相一致;对环境中的饵料浮游植物有明显的选择性,集中摄食其中个体较大而且容易获得的优势种类——圆筛藻。高亚辉等^[43]研究了厦门港浮游桡足类优势种太平洋纺锤水蚤(*Acartia pacifica*)对 9 种藻类摄食率,发现太平洋纺锤水蚤对太大的藻类(中华盒形藻、豪猪棘冠藻)几乎不滤食,而对适口藻类则存在大小选择摄食作用,其摄食顺序依次为钝顶螺旋藻、骨条藻、亚心形扁藻、异胶藻、球等鞭金藻、三角褐指藻、小球藻、中华盒形藻和豪猪棘冠藻。王岩等^[37]研究了海水实验围隔中桡足类火腿许水蚤(*Schmackeria poplesia*)和长腹剑水蚤(*Oithona* sp.)对海洋原甲藻(*Prorocentrum micans*)的摄食强度,发现体长在 125 μm 以上的火腿许水蚤成体及其部分桡足幼体对海洋原甲藻的摄食率平均为 12140 cells/(ind·d),体长不到 125 μm 的部分火腿许水蚤桡足幼体和长腹剑水蚤成体及其桡足幼体的摄

食率仅为 1133 cells/(ind·d),当海洋原甲藻细胞处于生长期时,桡足类的摄食不足以抑制该藻种群的增长,因此围隔中桡足类不可能阻止海洋原甲藻水华发生或使水华发生后迅速消退。唐洪玉等^[44]研究了长刺蚤对小球藻和舟形藻两种单细胞藻类的摄食率发现:长刺蚤对小球藻的滤水率随细胞密度增加而增加,但达到小球藻最大摄食密度 5.2 mg/L 后,随细胞密度增加而降低;长刺蚤对舟形藻的滤水率随细胞密度增加而降低;在混合藻液中,长刺蚤选择性摄食舟形藻,选择指数 $S=0.086$ 。长刺蚤对舟形藻、小球藻等微型浮游植物具有较强的牧食力。林霞等^[45]研究了浮游桡足类墨氏胸刺水蚤(*Centropages mcmurrici*)对 4 种藻类摄食率,发现墨氏胸刺水蚤也具有选择性摄食习性,其摄食顺序依次为球等鞭金藻、角毛藻、异胶藻和小球藻。赵文等^[46]研究了盐碱池塘细巧华哲水蚤(*Sinocalanus tenellus*)对浮游藻类的摄食率,发现该水蚤可有选择地滤食诸如小色球藻、光甲藻、绿裸藻、单生卵囊藻和小环藻等。赵文等^[47]还研究了大连近海两种优势桡足类小拟哲水蚤(*Paracalanus parvus*)和拟长腹剑水蚤(*Oithona similis*)在不同温度、饵料密度、光照周期条件下摄食率的变化情况,发现:在适宜范围内,温度与摄食率呈正相关;浮游植物密度与摄食率也呈正相关,超过上限限度,摄食率下降,两种浮游动物都具有选择性摄食的习性。

对于浮游动物对现场浮游植物群落摄食的研究,国内的研究较少。王荣等^[48]研究了东海桡足类自然群体对浮游植物的摄食率,发现 4 月桡足类自然群体对初级生产力的利用率很低。李超伦等^[49]研究了大、小潮期间在莱州湾不同大小桡足类对浮游植物的摄食率,发现大型桡足类存在着一定的昼夜摄食节律,摄食高峰出现在夜间,小型桡足类摄食节律不明显。大型桡足类对浮游植物的生长有一定的限制作用,但小型桡足类是浮游动物摄食浮游植物的主要类群。张武昌等^[50]研究了渤海微型浮游动物对浮游植物的摄食压力。洪华生等^[51]研究了厦门西海域纤毛虫常见种——具沟急游虫,采用改进的荧光标记法在实验室条件下进行纤毛虫的摄食速率研究,发现在常温下(22℃)具沟急游虫对微藻的摄食速率为 5 pgC/(ind·d)。沈锦兰等^[52]研究了杏林虾池中微型浮游动物对浮游植物的摄食压力,发现微型浮游动物摄食率夏季要高于冬季。孙军等^[38]对于夏季香港东西部水域两典型站位龙鼓水道和牛尾海进行了微型浮游动物摄食压力的研究,发现在牛尾海水域微型浮游动物主要类群是异养鞭毛藻,龙鼓水道主要是砂壳纤毛虫类,牛尾海水域浮游植物浮游动物摄食率较小更易形成赤潮。孙军等^[39]春季在东海长江口赤潮频发区 5 个典型进行现场微型浮游动物摄食率的测定,发现微型浮游动物的摄食行为在东海赤潮过程起到关键作用。其中微型浮游动物主要以急游虫、红色中缢虫和夜光藻为主,在种类上砂壳纤毛虫是主要的类群。微型浮游动物的摄食压力较高,摄食率范围在 0.28~1.13 d⁻¹,靠近岸边的站位摄食率相对较高。同时研究的初步结果表明急游虫是控制东海主要赤潮原因生物具沟原甲藻(*Prorocentrum dentatum*)生长的关键种类。

关于海洋浮游植物对浮游动物繁育机制产生影响的研究,中国的研究还只是刚刚开始。宁修仁等^[53]研究了从杭州西湖筛选分离的两种淡水硅藻,即尖针杆藻(*Synedra acus*)和谷皮菱形藻(*Nitzschia palea*)对西湖两种淡水浮游桡足类近亲拟剑水蚤(*Paracyclops affinis*)和大尾真剑水蚤(*Eucyclops mucroides*)卵孵化率的影响,发现实验硅藻对其摄食者——桡足类的母体和卵的孵化率产生一定的毒害作用。

以上的研究应该还是比较基础和重要的,但由于浮游动物对赤潮生物摄食过程的复杂性和多样性,所以要想较为清晰地理解浮游动物摄食对赤潮的作用,今后还需要加强以下几个方面的研究:

(1) 赤潮多发区浮游动物优势种类对此区关键赤潮种类的摄食机制研究。不同的环境因子情况下,研究浮游动物的摄食率与赤潮浮游植物种群数量的关系,为模拟自然赤潮过程中浮游动物摄食的作用提供基础参数。研究的重点应该放在浮游动物的滤水率和摄食率与浮游植物种群大小之间的关系上,这样可以了解浮游动物对赤潮生消的控制机制。尤其是微型浮游动物的摄食行为研究还远远不够。

(2) 赤潮多发区浮游动物优势种类和浮游植物群落的种群动力学研究。实验室的研究结果往往在现场中很难重现,这是由于海洋生态系统复杂性所造成的,所以加强现场浮游动物的摄食研究,配合环境参数,才能更好地理解赤潮的生消过程,为控制赤潮提供有力的科学依据。

(3) 浮游动物对浮游植物群落演替方向控制的研究。这实际上是浮游动物的选择性摄食对赤潮浮游植物群落演替方向的研究。尽管中国在此方面已经有了较多的研究,但现场的自然种群选择性摄食的研究还未见报道,同时赤潮多发区浮游动物食性的研究也可以是对这个问题研究的一个很好的补充。

(4) 浮游动物摄食新方法新概念在赤潮中的应用。为了更深入地了解浮游动物摄食对赤潮过程的作用,可以在摄食的生态系统动力学模型^[54、55]、现场传感器快速获取浮游生物群落结构资料^[56]、浮游动物摄食与营养盐再生^[57]、浮游动物选择性摄食的功能生态学^[58]等方面进行有益尝试。

References:

- [1] Zhou 万方数据 and Zhang J. State of harmful algal blooms and related research activities in China. *Chinese Bulletin of Life Science*, 2001, 13(2):54~59.

- [2] Yan T, Zhou M J, Zou J Z, *et al.* Preliminary studies on red tide formation mechanism in Hong Kong and Pearl River Estuary. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(10):1634~1641.
- [3] Frost B W. Grazing. In: Morris I. ed. *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Los Angeles: University of California Press, 1980. 465~491.
- [4] Frost B W. Feeding processes at lower trophic levels in pelagic communities. In: Miller C. B. ed. *The Biology of the Oceanic Pacific*. Corvallis: Oregon State University Press, 1974. 59~77.
- [5] Mullin M M, Stewart E F and Fuglister F J. Ingestion by planktonic grazer as a function of concentration of food. *Limnology and Oceanography*, 1975, **20**:259~262.
- [6] Parsons T R and LeBrasseur R J. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. In: Steele J. H. ed. *Marine food chains*. Berkeley: University of California Press, 1970, 325~343.
- [7] Haberman K L, Ross R M and Quetin L B. Diet of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) II. Selective grazing in mixed phytoplankton assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, **283**:97~113.
- [8] Lampert W. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 1977, **48**(suppl):310~335.
- [9] Cushing D H. Grazing in Lake Erken. *Limnology and Oceanography*, 1976, **21**:349~356.
- [10] Haney J F. An *in situ* examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 1973, **72**:87~132.
- [11] Mackas D and Bohrer R. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1976, **25**:77~85.
- [12] Frost B W. Effect of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 1972, **17**:805~825.
- [13] Landry M R and Hassett R P. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. *Marine Biology*, 1982, **67**: 283~288.
- [14] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, *et al.* Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47°N, 18°W. *Deep-Sea Research*, 1993, **40**:1793~1814.
- [15] Vanderploeg H A, Scavia D and Liebig J R. Feeding rate of *Diaptomus sicilis* and its relation to selectivity and effective food concentration in algal mixtures and in Lake Michigan. *Journal of Plankton Research*, 1984, **6**:919~941.
- [16] Lampert W, Fleckner W, Rai H, *et al.* Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear water phase. *Limnology and Oceanography*, 1986, **31**:478~490.
- [17] White A W. Marine zooplankton can accumulate and retain dinoflagellate toxins and cause fish kills. *Limnology and Oceanography*, 1981, **26**:103~109.
- [18] Guo C Z and Tester P A. Toxic effect of the bloom-forming *Trichodesmium* sp. (Cyanophyta) to the copepod *Acartia tonsa*. *Natural Toxins*, 1994, **2**:222~227.
- [19] Turner J T and Tester P A. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs. *Limnology and Oceanography, special issue on The Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms*, 1997, **42**(5, part 2):1203~1214.
- [20] Huntley M, Sykes P, Rohan S, *et al.* Chemically-mediated rejection of prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanism, occurrence and significance. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, **28**:105~120.
- [21] Ives J D. The relationship between *Gonyaulax tamarensis* cell toxin levels and copepod ingestion rates. In: Anderson D. M., White A. W. and Baden D. G. eds. *Toxic Dinoflagellates*. New York: Elsevier, 1985. 413~418.
- [22] Ives J D. Possible mechanisms underlying copepod grazing responses to levels of toxicity in red tide dinoflagellates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1987, **112**:131~145.
- [23] Stoecker D, Guillard R R L and Kavee R M. Selective predation by *Favella ehrenbergii* (Tintinnia) on and among dinoflagellates. *Biology Bulletin of Marine Biology Laboratory of Woods Hole*, 1981, **160**:136~145.
- [24] Hansen P J. The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarensis*; effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, **53**:105~116.
- [25] Rosetta C H and McManus G B. Feeding by ciliates on two harmful algal bloom species, *Prymnesium parvum* and *Prorocentrum minimum*. *Harmful Algae*, 2003, **2**:109~126.
- [26] Turner J T, Tester P and Hansen P J. Interactions between toxic marine phytoplankton and metazoan and protistan grazers. In: Anderson D. M., Hallegraeff G. M. and Hallegraeff G. M. eds. *Physiology of harmful algal blooms*. Berlin: Springer-Verlag, 1998. 453~474.
- [27] Engstrom J, Koski M, Viitasalo M, *et al.* Feeding interactions of the copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa* with the

- cyanobacteria *Nodularia* sp. *Journal of Plankton Research*, 2000, **22**(7):1403~1409.
- [28] Turner J T and Anderson D M. Zooplankton grazing during dinoflagellate blooms in a Cape Cod embayment, with observations of predation upon tintinnids by copepods. *Marine Ecology*, 1983, **4**:359~374.
- [29] Turriff N, Runge J A and Cembella A. Toxin accumulation and feeding behaviour of the planktonic copepod, *Calanus finmarchicus* exposed to the toxic dinoflagellate, *Alexandrium excavatum*. *Marine Biology*, 1995, **123**: 55~64.
- [30] Uye S. Impact of copepod grazing on the red-tide flagellate *Chattonella antiqua*. *Marine Biology*, 1986, **92**:35~43
- [31] Smayda T J and Villareal T. The 1985 "brown-tide" and the open phytoplankton niche in Narragansett Bay during summer. In: Cosper E. M., Carpenter E. J. and Bricelj V. M. eds. *Novel Phytoplankton Blooms: Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms*. Berlin: Springer-Verlag, 1989. 159~187.
- [32] Caron D A, Lim E L, Kunze H, *et al.* Trophic interactions between nano- and microzooplankton and the "Brown Tide". In: Cosper E. M., Carpenter E. J. and Bricelj V. M. eds. *Novel Phytoplankton Blooms: Causes and Impacts of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms*. Berlin: Springer-Verlag, 1989. 265~294.
- [33] Li C L and Wang K. Feeding Ecology Progress of the Herbivorous Copepod. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4):593~596.
- [34] Zhang W C and Wang R. Grazing pressure of microzooplankton on phytoplankton and primary production in marine ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(8):1360~1368.
- [35] Sun L and Qi S. The feeding rate of copepod *Acartia spinicauda* on *Prorocentrum micans*. *Journal of Jinan University*, 1993, **14**(3):74~79.
- [36] Jiang T J and Qi S. The grazing of *Acartia spinicauda* Giesbrecht on *Alexandrium catenella* Taylor in Dapen bay, Guangdong. *Journal of Ji'nan University*, 1994, **15**(3):99~105.
- [37] Wang Y and Zhang H Y. Ingestion of copepods on *Prorocentrum micans* in sea water experimental enclosures. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, **10**(4):489~491.
- [38] Sun J, Song X X, Yin K D, *et al.* Preliminary study of microzooplankton herbivory in Hong Kong in summer, *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(4):712~724.
- [39] Sun J, Liu D Y, Wang Z L, *et al.* Microzooplankton herbivory during red tide-frequent-occurrence period in Spring in the East China Sea. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003.
- [40] Zhao W and Liu G C. *In situ* grazing capacity of zooplankton grazing on phytoplankton in marine shrimp ponds. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(2):218~222.
- [41] Yang J M and Li H-L. A preliminary study on the feeding of Bohai Sea *Labidocera euchaeta*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1997, **8**(3):299~203.
- [42] Yang J M. Primary study on the feeding of the Bohai Sea *Calanus sinicus*. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1997, **28**(4):376~382.
- [43] Gao Y H and Lin B. Effects of some factors on feeding rates of *Acartia pacifica*. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 1999, **38**(5):751~757.
- [44] Tang H Y, Zhou X H and Yao W Z. Study on the grazing ability of *Daphia longispina* on *Chlorella* and *Navicula*. *Journal of Southwest Agricultural University*, 2001, **23**(4):329~332.
- [45] Lin X, Zhu Y F and Zhao Y. Effects of some environmental factors on the feeding behavior of *Centropages memurricchi*. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2002, (4):38~45.
- [46] Zhao W and Dong S L. Feeding ecology of *Sinocalanus tenellus* (copepoda: calanoida) grazing on phytoplankton in saline-alkaline ponds. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(5):682~687.
- [47] Zhao W, Song Q C and Gao F. A preliminary study of feeding ecology of two species copepods in the inshore of Dalian. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2002, **17**(1):8~14.
- [48] Wang R and Fan C L. Copepods feeding activities and its contribution to downwards vertical flux of carbon in the East China Sea. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1997, **28**(6):579-587.
- [49] Li C L and Wang R. Copepods feeding activities in the Laizhouwan Bay, Bohai Sea, in summer. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2000, **31**(1):15~22.
- [50] Zhang W C and Wang R. Microzoopankton and their grazing pressure on phytoplankton in Bohai Sea. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2000, **31**(3):252~258.
- [51] Hong H S, Ke L, Huang B Q, *et al.* The grazing rate of *Strombidium sucaltum* using a modified fluorescence labeled technique. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2001, **32**(3):260~266.
- [52] Shen J L, Lin Y S, Yang S Y, *et al.* Studies on grazing pressure of microzooplankton on phytoplankton in Xinglin shrimp pond in summer

and winter. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2002, **21**(1):31~36.

[53] Ning X R, Run J H, Shi J X, *et al.* The effects of diatom on the reproduction of copepods in the West Lake. *Dong Hai Marine Science*, 1998, **16**(1):25~30.

[54] Gecek S and Legovic T. Nutrients and grazing in modeling the deep chlorophyll maximum. *Ecological Modelling*, 2001, **138**(1~3): 143~152.

[55] Blackford J C and Burkill P H. Planktonic community structure and carbon cycling in the Arabian Sea as a result of monsoonal forcing: the application of a generic model. *Journal of Marine Systems*, 2002, **36**(3~4):239~267.

[56] Sutton T, Hopkins T, Remsen A, *et al.* Multisensor sampling of pelagic ecosystem variables in a coastal environment to estimate zooplankton grazing impact. *Continental Shelf Research*, 2001, **21**(1): 69~87.

[57] Ota T and Taniguchi A. Standing crop of planktonic ciliates in the East China Sea and their potential grazing impact and contribution to nutrient regeneration. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2003, **50**(2):423~442.

[58] Teegarden G J and Cembella A D. Grazing of toxic dinoflagellates, *Alexandrium* spp. , by adult copepods of coastal Maine: Implications for the fate of paralytic shellfish toxins in marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1996, **196**(1~2): 145~176.

参考文献:

[1] 周名江, 朱明远, 张经. 中国赤潮的发生趋势和研究进展. 生命科学, 2001, **13**(2):54~59.

[2] 颜天, 周名江, 邹景忠, 等. 香港及珠江口海域有害赤潮发生机制初步探讨. 生态学报, 2001, **21**(10):1634~1641.

[33] 李超伦, 王克. 植食性浮游桡足类摄食生态学研究进展. 生态学报, 2002, **22**(4):593~596.

[34] 张武昌, 王荣. 海洋微型浮游动物对浮游植物和初级生产力的摄食压力. 生态学报, 2001, **21**(8): 1360~1368.

[35] 孙雷, 杞桑. 桡足类刺尾纺锤水蚤(*Acartia spinicauda*)对赤潮生物海洋原甲藻(*Prorocentrum micans*)摄食的研究. 暨南大学学报, 1993, **14**(3):74~79.

[36] 江天久, 杞桑. 广东深圳大鹏湾的桡足类腹刺纺锤水蚤对链状亚历山大藻摄食的研究. 暨南大学学报, 1994, **15**(3):99~105.

[37] 王岩, 张鸿雁. 海水实验围隔中桡足类对海洋原甲藻摄食的研究. 应用生态学报, 1999, **10**(4):489~491.

[38] 孙军, 宋秀贤, 殷克东, 等. 香港水域夏季微型浮游动物摄食研究. 生态学报, 2003, **23**(4):712~724.

[39] 孙军, 刘东艳, 王宗灵, 等. 春季赤潮频发期东海微型浮游动物摄食研究. 应用生态学报, 2003.

[40] 赵文, 刘国才. 海水养虾池浮游动物对浮游植物牧食力的研究. 生态学报, 1999, **19**(2):218~222.

[41] 杨纪明, 李红玲. 渤海真刺唇角水蚤摄食的初步研究. 应用生态学报, 1997, **8**(3):299~303.

[42] 杨纪明. 渤海中华哲水蚤摄食的初步研究. 海洋与湖沼, 1997, **28**(4):376~82.

[43] 高亚辉, 林波. 几种因素对太平洋纺锤水蚤摄食率的影响. 厦门大学学报, 1999, **38**(5):751~757.

[44] 唐洪玉, 周小河, 姚维志. 长刺蚤对两种单细胞藻类牧食力研究. 西南农业大学学报, 2001, **23**(4):329~332.

[45] 林霞, 朱艺峰, 赵崖. 几种环境因子对墨氏胸刺水蚤摄食的影响. 海洋湖沼通报, 2002, (4):38~45.

[46] 赵文, 董双林. 盐碱池塘细巧华哲水蚤对浮游植物的摄食生态研究. 生态学报, 2002, **22**(5):682~687.

[47] 赵文, 宋青春, 高放. 大连近海两种桡足类摄食生态的初步研究. 大连水产学院学报, 2002, **17**(1):8~14.

[48] 王荣, 范春雷. 东海浮游桡足类的摄食活动及其对垂直碳通量的贡献. 海洋与湖沼, 1997, **28**(6):579~587.

[49] 李超伦, 王荣. 莱州湾夏季浮游桡足类的摄食研究. 海洋与湖沼, 2000, **31**(1):15~22.

[50] 张武昌, 王荣. 渤海微型浮游动物及其对浮游植物的摄食压力. 海洋与湖沼, 2000, **31**(3):252~258.

[51] 洪华生, 柯林, 黄邦钦, 等. 用改进的荧光标记技术测定具沟急游虫的摄食速率. 海洋与湖沼, 2001, **32**(3):260~266.

[52] 沈锦兰, 林元烧, 杨圣云, 等. 厦门杏林虾池夏冬季微型浮游动物对浮游植物的摄食压力. 台湾海峡, 2002, **21**(1):31~36.

[53] 宁修仁, 阮积惠, 史君贤, 等. 西湖硅藻对桡足类浮游动物繁殖的影响. 东海海洋, 1998, **16**(1):25~30.