

藻类种类和浓度对中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 摄食和消化酶活性的影响

谢志浩^{1,*}, 唐学玺², 陆开宏¹

(1. 宁波大学“应用海洋生物技术”教育部重点实验室, 浙江 宁波 315211; 2. 中国海洋大学生态学研究室, 山东 青岛 266003)

摘要:通过饵料浓度差法在实验条件下研究了不同浓度的金藻、三角褐指藻和巴夫藻对中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 摄食和消化酶活性的影响, 结果表明: 不同藻类和浓度对中华哲水蚤的摄食有明显的影响。(1) 中华哲水蚤对 3 种饵料藻的摄食存在一饱和浓度, 低于饱和浓度, 摄食率随着食物浓度的增加而增加; 高于饱和浓度, 摄食率呈下降趋势。实验浓度下, 中华哲水蚤对金藻、三角褐指藻和巴夫藻的最大摄食率分别为 4664、6021 cells ml⁻¹ 和 4524 cells ml⁻¹。滤水率随着食物浓度的增加而呈单一性的下降。(2) 中华哲水蚤消化酶活性随藻类种类和浓度的变化而变化。不同藻类和浓度下, 昆布多糖酶活性都明显高于麦芽糖酶和纤维二糖酶的活性, 而麦芽糖酶活性又稍高于纤维二糖酶的活性。不同藻类喂养条件下, 中华哲水蚤 3 种消化酶的活性发生了不同程度的变化, 以巴夫藻喂养时酶活性稍高。

关键词:食物浓度; 中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*); 摄食; 消化酶活性

文章编号: 1000-0933(2009)02-0613-06 中图分类号: Q145, Q178, Q958.885.3 文献标识码: A

Effects of microalgal species and concentrations on the feeding and digestive enzyme activities of *Calanus sinicus*

XIE Zhi-Hao^{1,*}, TANG Xue-Xi², LU Kai-Hong¹

1 Key Laboratory of Applied Marine Biotechnology, Ministry of Education, Ningbo University, Ningbo 315211, China

2 Marine Ecology Laboratory, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2): 0613 ~ 0618.

Abstract: Effects of differentiation of microalgal species and concentrations on the feeding and digestive enzyme activities of marine planktonic copepod *Calanus sinicus*, the key species of Yellow Sea and East China Sea, were studied by the batch culture feeding experiment under controlled laboratory conditions, and three species of marine bait microalgae: *Isochrysis galbana*, *Phaeodactylum tricornutum*, and *Pavlova viridis* were used in this experiment. Results showed that different microalgal species and concentrations had significant effects on the feeding of *C. sinicus*. (1) The critical food concentration of the tested bait microalga was the key point in deciding the change of ingestion rates (*IR*) of *C. sinicus*. *IR* increased steadily with the microalgal concentration increasing when it was below the critical concentration, but decreased obviously when it was above the critical concentration. The maximum *IR* on *I. galbana*, *P. tricornutum*, and *P. viridis* were 4664, 6021 cells ml⁻¹, and 4524 cells ml⁻¹, respectively. Differently, clearance rates (*CR*) decrease monotonically with microalgal concentration increasing during the whole experiment. (2) The digestive enzyme activities of *C. sinicus* changed according to the microalgal species and concentration variation, and the change to what extent was decided by the microalgal concentration. The activity of laminarinase was higher than that of maltase and cellobiase, and cellobiase had the relatively lower activity compared to the other two in the present study. Result also showed that microalgal species played an

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30270258, 30771658); 国家新世纪优秀人才计划资助项目(NCET-05-0597); 浙江省自然科学基金重点资助项目(Z505319)

收稿日期: 2007-09-03; 修订日期: 2008-03-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiezhihao@nbu.edu.cn

important role in affecting the digestive enzyme activities. *C. sinicus* fed with *P. viridis* had relatively higher digestive enzyme activities compared with those fed with *I. Galbana* and *P. tricorutum*, although all the changes were not reached significance ($P > 0.05$), suggesting the complexity and variability of zooplankton feeding in response to different diets. Further study of a particular alga-herbivore system can provide the fundamental information to clarify the substance cycle and energy flow in marine ecosystems.

Key Words: food concentration; *Calanus sinicus*; feeding; digestive enzyme activity

浮游桡足类是一类小型低等甲壳动物,是海洋次级生产力的重要组成部分。作为浮游植物和较高消费者的中间连接环节在海洋生态系统中扮演着重要的角色,一方面它们直接捕食藻类等浮游植物,影响着海洋初级生产力,同时又为较高营养级消费者提供食物,在海洋浮游生物食物链中占有重要地位。中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)是我国近海及日本沿岸海的浮游动物优势种之一^[1,2],是多种经济鱼类的主要摄食对象,目前已经被列为研究黄、东海生态系统动力学的关键浮游动物种类之一。中华哲水蚤的分布、昼夜节律、摄食、生殖和生长已有不少报道^[3-7],关于不同饵料和浓度对中华哲水蚤消化酶活性的影响研究,目前尚未见相关报道。本文以中华哲水蚤为实验对象,研究了海洋微藻金藻 8701 (*Isochrysis galbana* Parke 8701; 下称金藻)、三角褐指藻(*Phaeodactylum tricorutum*)和巴夫藻(*Pavlova viridis*)在不同浓度下对其摄食和消化酶活性的影响,以期揭示食物种类和浓度对浮游动物摄食的影响机制,为海洋生态系统的物质循环和能量流动的研究提供有价值的参考资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

中华哲水蚤采自青岛太平角,用浅水 I 型浮游生物网沿海面水平拖曳,放于 10L 塑料桶中,20min 内返回实验室,用大口吸管将动物挑出,放入盛有灭菌海水的玻璃缸中,置于培养箱中培养。捕捞时的温度为 12 ~ 14℃,暂养温度为 13℃,逐渐驯化适应至温度为 15℃。每天投喂饵料,为中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、三角褐指藻和金藻组成的混合饵料,各占 1/3,总浓度为 10 ~ 20 × 10⁴ cells ml⁻¹。实验所用中肋骨条藻、三角褐指藻和金藻均取自中国海洋大学微藻培养室。培养液采用 f/2 营养盐配方,培养温度(20 ± 1)℃,光照强度 3000lx,光暗周期 12L:12D。取指数生长期的微藻藻液用于实验。实验前将中华哲水蚤置于灭菌海水中饥饿 12 ~ 24h,使之排空肠道。实验时,挑取均匀活泼的个体作为实验对象。

1.2 实验方法

1.2.1 不同饵料和浓度对中华哲水蚤摄食的影响

将处于指数生长期金藻、三角褐指藻和巴夫藻分别稀释至设置浓度(见实验结果)。实验在 150ml 烧杯中进行,实验藻液体积为 50ml,温度为 15℃,每个烧杯加入 5 只实验动物,每实验组设 3 个平行样,另设不加动物的对照组。用黑布将实验烧杯罩住在黑暗条件下培养 24h。采用饵料浓度差法,24h 后计数,鲁哥氏液固定藻液,在显微镜下血球计数板计数并计算藻细胞密度。中华哲水蚤对于藻类滤水率($CR, \text{ml ind}^{-1} \text{h}^{-1}$)和摄食率($IR, \text{cells ind}^{-1} \text{h}^{-1}$)的计算按照 Frost^[8]的公式:

$$CR = (V/N) \times (\ln C_t - \ln C_f) / t$$

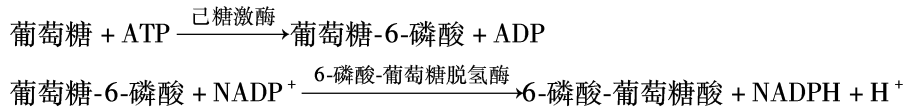
$$IR = CR \times (C_f - C_0) / (\ln C_f - \ln C_0)$$

式中, CR 为滤水率($\text{ml ind}^{-1} \text{h}^{-1}$),指一定水样中浮游动物个体在单位时间内滤过的含有一定数量浮游植物的水样量; IR 为摄食率($\text{cells ind}^{-1} \text{h}^{-1}$)即为每只浮游动物单位时间内过滤的饵料细胞数; V 为实验水样体积(ml); N 为每个实验瓶中浮游动物的个体数(ind); C_0 为起始饵料浓度($\times 10^4 \text{ cells ml}^{-1}$); C_t 为对照瓶中的最终饵料浓度($\times 10^4 \text{ cells ml}^{-1}$); C_f 为实验瓶中的最终饵料浓度($\times 10^4 \text{ cells ml}^{-1}$); t 为摄食时间(h)。

1.2.2 不同饵料和浓度对中华哲水蚤消化酶活性的影响

摄食试验结束后,中华哲水蚤继续在各相同浓度饵料藻中适应 3d,每天将烧杯底部的排泄物吸出并补充

新鲜的藻液以维持藻液的浓度。适应 3d 后将中华哲水蚤挑出进行 3 种消化酶活性的分析,即昆布多糖酶(β -1,3-葡聚糖酶)、纤维二糖酶(β -葡萄糖苷酶)和麦芽糖酶(α -葡萄糖苷酶)。选取这 3 种酶是因为在不同种类的浮游动物样品中均发现其具有较高的活性^[9,10]。消化酶活性分析参照 Hassett and Landry^[11]的方法加以改良。即每组中华哲水蚤(3 个平行样)在 Tris 缓冲液(pH 8.1)中冰浴研磨,1500 × g 低温离心 10min。取上清液加入 3 种消化酶的作用底物,即 2 mg ml⁻¹昆布多糖,1 mg ml⁻¹纤维二糖和 5 mg ml⁻¹麦芽糖。至 20℃ 水浴温育 1h(昆布多糖酶)或 2h(纤维二糖酶和麦芽糖酶),然后至 95℃ 水浴 2 min 终止反应。酶活性用每个桡足类每小时释放的葡萄糖量($\mu\text{g copepod}^{-1} \text{h}^{-1}$)来表示。葡萄糖的检测采用己糖激酶-UV 法(HK-UV 法),HITACHI 4500 荧光分光光度计测量荧光,即通过检测下列酶促反应生成的还原型 NADPH 来计算葡萄糖量:



2 结果与分析

2.1 不同饵料和浓度对中华哲水蚤摄食的影响

从图 1 可以看出,不同饵料和浓度对中华哲水蚤的摄食均产生了一定的影响,最大摄食率以三角褐指藻最大,为 6021 cells ml⁻¹,金藻较小,巴夫藻最小,分别为 4664 cells ml⁻¹和 4524 cells ml⁻¹;在实验浓度范围内,3 种饵料单胞藻均存在一饱和浓度,低于饱和浓度,摄食率随藻浓度的增加而持续升高并达到最大,高于饱和浓度,摄食率呈下降趋势;滤水率随着食物浓度的增加而呈单一性的下降。

2.2 不同饵料和浓度对中华哲水蚤消化酶活性的影响

从图 2 可以看出,不同饵料和浓度下,昆布多糖酶活性都明显高于纤维二糖酶和麦芽糖酶的活性,而麦芽糖酶活性又稍高于纤维二糖酶的活性。不同藻浓度喂养条件下,中华哲水蚤 3 种消化酶的活性发生了不同程度的变化;不同饵料喂养条件下,中华哲水蚤 3 种消化酶的活性变化都不明显,以巴夫藻喂养时酶活性稍高。

金藻浓度从 $0.9 \times 10^4 \sim 4.13 \times 10^4$ cells ml⁻¹时,昆布多糖酶活性的变化较为平缓,当藻浓度升高至 11×10^4 cells ml⁻¹时,酶活性降到最低,为 25.12 $\mu\text{g copepod}^{-1} \text{h}^{-1}$,随后又出现回升趋势,在 20.5×10^4 cells ml⁻¹时酶活性达到最高值,为 29.40 $\mu\text{g copepod}^{-1} \text{h}^{-1}$,最终趋于平缓;纤维二糖酶活性总体上随藻浓度的升高而缓慢降低,最终趋于平缓;金藻浓度对麦芽糖酶活性的影响不大,酶活性的变化相对较为平缓(图 2a)。

三角褐指藻浓度为 1×10^4 cells ml⁻¹时,昆布多糖酶活性最高,为 30.59 $\mu\text{g copepod}^{-1} \text{h}^{-1}$,而在其他藻浓度条件下,酶活性基本维持在一定水平,变化不大;三角褐指藻浓度对纤维二糖酶和麦芽糖酶活性的影响不大,酶活性的变化相对较为平缓(图 2b)。

巴夫藻浓度为 2×10^4 cells ml⁻¹时,昆布多糖酶活性最低,为 28.53 $\mu\text{g copepod}^{-1} \text{h}^{-1}$,藻浓度从 $5 \times 10^4 \sim 10 \times 10^4$ cells ml⁻¹时酶活性维持在一较高水平,为 32.86 ~ 35.11 $\mu\text{g copepod}^{-1} \text{h}^{-1}$,随后酶活性下降并维持在一定水平;巴夫藻浓度对纤维二糖酶活性的影响不大,酶活性的变化相对较为平缓;麦芽糖酶活性除在藻浓度为 20×10^4 cells ml⁻¹时有所升高外,其他藻浓度下,酶活性基本维持在一定水平,变化不大(图 2c)。

3 讨论

关于中华哲水蚤对于饵料藻的摄食研究,杨纪明^[3]通过对消化道内含物分析发现,中华哲水蚤营植食性,主要摄食硅藻类(占其食物组成的 94.6%),此外,也摄食少量的甲藻类、金藻类和纤毛虫类。张武昌等^[4]采用饵料浓度差法和排粪率法研究了中华哲水蚤对不同浓度青岛大扁藻(*Platymonas halgolankeca* var. *tsingtaoensis* Tseng et Chang)和新月菱形藻(*Nitzschia closterium* Ehrenb)的摄食,发现中华哲水蚤具有很强的摄食潜力,摄食率在实验饵料浓度范围内一直在增加,在较低的饵料浓度下停止摄食。实验条件下研究发现桡足类的摄食率和食物浓度之间呈现出这样的一种关系:在起始和临界食物浓度之间,桡足类的摄食率持续增长并达到最大^[8,12,13],这被称为饱和反应(saturation response)。在低于临界浓度时,存在一个食物浓度范围,在这个范围内,桡足类的摄食率随着食物浓度的增加而呈线性的增加,在高于临界浓度时,桡足类的摄食率呈现出饱和现象;滤水率随着食物浓度的增加而呈单一性的下降。本实验结果显示饵料浓度是影响中华哲水蚤

摄食的重要因子,在一定浓度范围内,中华哲水蚤的摄食率随着饵料浓度的增加而增大,饵料浓度继续增加,摄食率又呈下降趋势,出现了饱和摄食现象,这一结果支持了其他学者的实验结论^[14-16]。江天久等^[17]、赵文等^[18]在对刺尾纺锤水蚤(*Acartia spinicauda*)、小拟哲水蚤(*Paracalanus parvus*)和拟长腹剑水蚤(*Oithona similis*)的研究中也发现,在生活的适宜范围内,饵料浓度与摄食率呈正相关,超过上限浓度,摄食率下降。中华哲水蚤的滤水率随着饵料浓度的增加而始终下降,这可能是因为在较高食物浓度下,桡足类只需要较小的滤水率便可获得充足的食物。

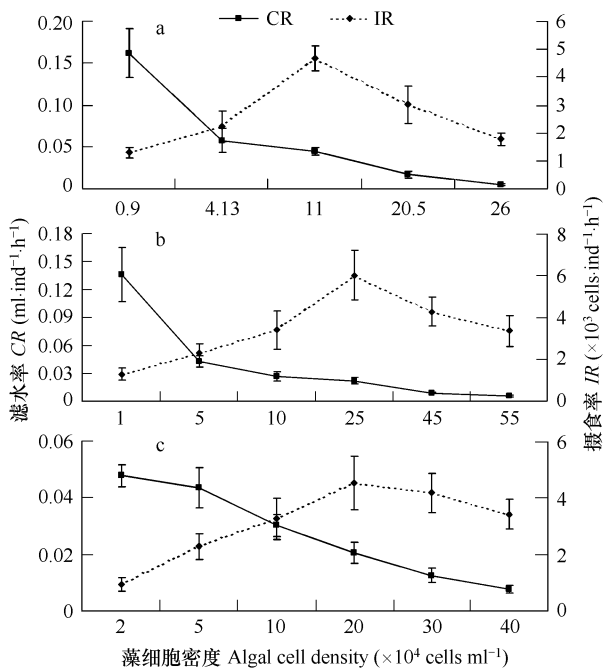


图1 不同藻类和浓度对中华哲水蚤摄食的影响

Fig. 1 Effects of different microalgal species and concentrations on the feeding of *C. sinicus*

a. 金藻 *Isochrysis galbana*; b. 三角褐指藻 *Phaeodactylum tricornutum*; c. 巴夫藻 *Paviova viridis*

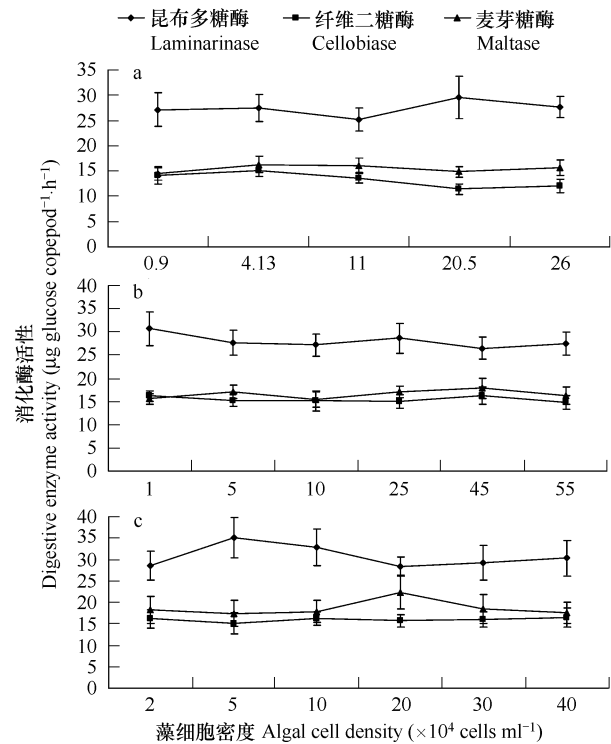


图2 不同藻类和浓度对中华哲水蚤消化酶活性的影响

Fig. 2 Effects of different microalgal species and concentrations on the digestive enzyme activities of *C. sinicus*

a. 金藻 *Isochrysis galbana*; b. 三角褐指藻 *Phaeodactylum tricornutum*; c. 巴夫藻 *Paviova viridis*

由于桡足类个体小,消化机制复杂,对环境因子影响较为敏感,消化酶活性受到许多因素的综合影响,目前的研究结果还没有统一的定论,国内尚未见此方面的研究报道^[19]。从饥饿至饱和和进行驯化的一系列食物浓度,桡足类消化酶活性有不同的反应。一般认为,实验条件下,饥饿的桡足类,其消化酶活性先维持恒定或提高,而后降低;或是持续下降^[20-22]。有人提出“桡足类在低食物浓度时维持高酶活性,是为了将来可能的摄食机会作准备”的假说^[23,24]。由于维持较高酶活性的耗能只是基础代谢的一部分,而突遇高浓度食物后的强化摄食耗能更大,因此,维持较高酶活性符合生活于食物斑块分布环境中桡足类的最适能量对策。但该假说尚未得到证实,而且也不能解释其他学者得到的消化酶活性随食物浓度降低而下降的现象。

目前在浮游动物的有关资料中大多阐述了这样的假说:由于浮游动物能够适应周围环境的食物浓度,因此,在高食物浓度条件下,可以达到较高的消化酶活性,从而对食物维持较高的消化率。Poulet^[25]发现当桡足类以周围环境浓度被投喂自然食物微粒时,摄食率与食物丰度呈线性相关。Huntley^[26]也观察到了类似的结果。另外,Mayzaud等^[9]发现混合种群中浮游动物消化酶活性的季节性变化与食物微粒丰度的变化呈正相关。这些发现形成桡足类摄食行为适应假说的基本原理:桡足类消化酶适应于可利用食物水平,因此对于食物的消化直接地和周围环境食物浓度相均衡。按照适应假说,当自然条件下适应于相对低食物浓度的桡足类

置于高食物浓度水平时超过了它们的消化能力,实验条件下观察到的饱和反应可能是短期实验的一种人为现象^[10,27]。适应假说意味着桡足类所处的食物环境将在消化酶活性上被反映出来,因此,采集的野生个体的酶活性分析可以在海洋环境中食物的数量和质量,摄食相互作用关系时间和空间上的衡量尺度等方面提供有益的资料^[28]。实验证实对于不同藻类和浓度,摄食率和消化酶活性均产生了变化。然而,消化酶活性实验中出现了与适应假说不相一致的结果,在低食物浓度下,消化酶的活性就维持在较高水平,与高食物浓度的酶活性相当甚至稍高一些;食物浓度的变化对酶活性的影响不大,酶活性的变化相对较为平缓。同基础代谢相比,酶产生、维持和储存的能量消耗与业已证实的垂直迁移时游泳的能量消耗一样^[29],是微不足道的,或者可以由其他的能量报酬得到补偿。由饥饿引起的摄食率的升高,对于浮游动物在日生活周期中,迁入、迁出高食物浓度区具有能量上的重要意义^[30,31]。本实验结果显示了中华哲水蚤高酶活性和高摄食率之间的一种潜在关系:在低食物浓度阶段高消化酶活性的维持可能是对将来摄食机会的一种预期。因此,如果增强摄食的潜力大于酶活性维持的能量消耗,本实验结果就与在斑块状食物环境生活的浮游动物的能量最优化策略相一致。

对于不同食物条件下消化酶活性的差异可能与生活史不同的桡足类(迁移和非迁移),或者与食物丰度不同的栖息环境有关。Dadd^[32]发现捕食性水生甲虫 *Dytiscus marginalis* 的蛋白酶在饥饿期间积聚在中肠细胞,在摄食后 1h 内被释放。相反地,另一种甲虫 *Tenebrio molitor* 能够明显地连续合成和分泌蛋白酶,在摄食时分泌加快,但是在饥饿时并没有积聚现象。对于不同食物条件,桡足类消化酶活性的差异也可能由于其在低食物浓度下储存酶,高食物浓度下降低酶产量,或者二者兼有。目前还不知道消化酶的储存是否发生在桡足类。研究发现在高浓度适应条件下,纤维二糖酶和麦芽糖酶活性下降,昆布多糖酶与自然颗粒物中的底物浓度相关性最低^[10]。对于不同消化酶反应的差异,其原因目前还不清楚。与适应高浓度食物一样,随摄食率的增加,酶产量可能减少,其机制可能与桡足类相对简单的消化系统有关。酶产生(B-细胞)和消化产物吸收(R-细胞)均发生在桡足类肠内层上皮细胞里。高食物浓度条件,也就是 R-细胞的饱和容量,酶产量的减少可能会升高净同化作用;在低食物浓度条件下,只需要更少的 R-细胞,而 B-细胞更多地生成,使食物被更完全地消化,或者酶被储存作为对将来食物增加的预期。

References:

- [1] Huang C, Uye S, Onbé T. Geographic distribution, seasonal life cycle, biomass and production of a planktonic copepod *Calanus sinicus* in the inland Sea of Japan and its neighboring Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research*, 1993, 15(11): 1229 – 1246.
- [2] Liu S, Wang W X. Feeding and reproductive responses of marine copepods in South China Sea to toxic and nontoxic phytoplankton. *Marine Biology*, 2002, 140: 595 – 603.
- [3] Yang J M. Primary study on the feeding of the Bohai Sea *Calanus sinicus*. *Oceanologia Limnologia Sinica*, 1997, 28(4): 376 – 382.
- [4] Zhang W C, Wang R. Effect of concentration of food particles on the feeding behavior of marine planktonic copepod *Calanus sinicus*. *Acta Oceanologica Sinica*, 2000, 22(6): 88 – 94.
- [5] Zhang F, Song S. Review on the ecology of the planktonic copepod *Calanus sinicus*. *Marine Science*, 2001, 25(11): 16 – 19.
- [6] Zhang F, Song S, Zhang G T. Preliminary study on egg-laying and hatching of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Oceanologia Limnologia Sinica*, 2002, 10 – 18.
- [7] Zhang F, Song S, Wang X G. Preliminary study on the effect of temperature and food on growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Oceanologia Limnologia Sinica*, 2002, 19 – 25.
- [8] Frost B W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus Pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 1972, 17: 805 – 815.
- [9] Mayzaud P, Conover R J. Influence of potential food supply on the activity of digestive enzymes of neritic zooplankton. *Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp.*, 1976, 2: 415 – 427.
- [10] Mayzaud P, Poulet S A. The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. *Limnology and Oceanography*, 1978, 23: 1144 – 1154.
- [11] Hassett R P, Landry M R. Digestive carbohydrates in marine particulate matter. *Marine Biology*, 1982, 2: 228 – 235.
- [12] Mullin M M. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnology and Oceanography*, 1963, 8: 239 – 250.
- [13] Frost B W. Feeding behavior of *Calanus Pacificus* in mixtures of food particles. *Limnology and Oceanography*, 1977, 22: 472 – 491.
- [14] Shen G Y, Zheng Z, Xiao J L. Effects of several environmental factors on the clearance and ingestion rates of *Calanus pacificus*. *Journal of Xiamen*

- University (natural science), 1965, 12(2): 99—100.
- [15] Vidal J. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. Marine Biology, 1980, 56: 111—134.
- [16] Harris R P. Zooplankton grazing on the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* and its role in inorganic carbon flux. Marine Biology, 1994, 119: 431—439.
- [17] Jiang T J, Qi S. The grazing of *Acartia spinicauda* Giesbrecht on *Alexandrium catenella* Taylor in Dapen Bay, Guangdong. Journal of Jinan University (natural science), 1994, 15(3): 99—105.
- [18] Zhao W, Song Q C, 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.
- [19] Tang H, Li S Q. Factors influencing the digestive enzyme activity of copepods. Chinese Journal of Ecology, 1994, 13(1): 45—50.
- [20] Cox J L, Willason S W. Laminarinase induction in *Calanus pacificus*. Marine Biology Letter, 1981, 2: 307—311.
- [21] Mayzaud P, Mayzaud O. The influence of food limitation on nutritional adaptation of marine zooplankton. Archiv für hydrobiologie: Beihefte: Ergebnisse der Limnologie, 1985, 21: 223—233.
- [22] Harris R P. Effect of algal diet on digestive enzyme activity in *Calanus helgolandicus*. Marine Ecology-Progress Series, 1986, 11(3): 281—290.
- [23] Hasset R P, Landry M R. Effects of food-level acclimation on digestive enzyme activities and feeding behavior of *Calanus pacificus*. Marine Biology, 1983, 75: 47—55.
- [24] Hasset R P, Landry M R. Effect of diet and starvation on digestive enzyme activity and feeding behavior of marine copepod *Calanus pacificus*. Journal of Plankton Research, 1990, 12(5): 991—1010.
- [25] Poulet S A. Seasonal grazing of *Pseudocalanus minutus* on particles. Marine Biology, 1974, 25: 109—123.
- [26] Huntley M E. Nonselective, nonsaturated feeding by three calanid copepod species in the Labrador Sea. Limnology, 1981, 26: 831—842.
- [27] Conover R J. Feeding interactions in the pelagic zone. Rapp. P.-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 1978, 173: 66—76.
- [28] Cox J L. Laminarinase induction in marine zooplankton and its variability in zooplankton samples. Journal of Plankton Research, 1981, 3: 345—356.
- [29] Vlymen W J. Energy expenditure of swimming copepods. Limnology and Oceanography, 1970, 15: 348—356.
- [30] McAllister C D. Zooplankton rations, phytoplankton mortality, and the estimation of marine production. In: By Steele J H, ed. Marine food chains. Berkeley: University of California Press, 1970. 419—457.
- [31] Enright J T. Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part I. Selective advantage: a metabolic model. Limnology and Oceanography, 1977, 22: 856—872.
- [32] Dadd R H. Proteolytic activity of the midgut in relation to feeding in the beetles *Tenebrio molitor* L. and *Dytiscus marginalis* L. Journal of Experimental Biology, 1956, 33: 311—324.

参考文献:

- [3] 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): 376~382.
- [4] 张武昌, 王荣. 饵料浓度对中华哲水蚤摄食的影响. 海洋学报, 2000, 22(6): 88~94.
- [5] 张芳, 孙松. 中华哲水蚤生态学研究进展. 海洋科学, 2001, 25(11): 16~19.
- [6] 张芳, 孙松, 张光涛. 中华哲水蚤室内产卵和孵化的初步研究. 海洋与湖沼(浮游动物研究专辑), 2002, 10~18.
- [7] 张芳, 孙松, 王新刚. 温度和饵料对中华哲水蚤生长影响的初步研究. 海洋与湖沼(浮游动物研究专辑), 2002, 19~25.
- [14] 沈国英, 郑重, 萧景霖. 几种环境因子对太平洋哲水蚤清除率和摄食率的影响. 厦门大学学报(自然科学版), 1965, 12(2): 99~100.
- [17] 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(自然科学版), 1994, 15(3): 99~105.
- [18] 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.
- [19] 汤鸿, 李少菁. 桡足类消化酶活力的影响因子. 生态学杂志, 1994, 13(1): 45~50.