

# 东海春季水华期浮游植物生长与 微型浮游动物摄食

孙 军\*, 宋书群

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**摘要:** 2005 年 4~6 月在东海有害水华频发区 14 个站位采样, 通过现场稀释法实验对春季东海水域浮游植物比生长率和微型浮游动物比摄食率进行了研究。结果表明东海有害水华频发区浮游植物群落以甲藻为优势。浮游植物比生长率在水华爆发前相对较低, 平均为  $1.18 \text{ d}^{-1}$ ; 进入水华期后比生长率明显升高, 但在水华站位随现存量增加而降低; 非水华区比生长率近岸高、远岸低。微型浮游动物主要以急游虫和桡足类幼体为主, 而种类上以砂壳纤毛虫居多。微型浮游动物比摄食率在水华爆发前波动较大, 介于  $0.53 \sim 1.73 \text{ d}^{-1}$ , 平均为  $0.90 \text{ d}^{-1}$ ; 在水华区比摄食率较为稳定, 浮游植物比生长率的降低导致群落净生长率持续下降; 在非水华区, 比摄食率整体较高, 近岸低而远岸高。微型浮游动物的摄食对浮游植物群落的生长有一定的控制作用, 但在水华爆发后这种控制作用将减弱。

**关键词:** 东海; 米氏凯伦藻水华; 浮游植物; 微型浮游动物; 比摄食率; 稀释法

文章编号: 1000-0933(2009)12-6429-10 中图分类号: Q958.885.3, Q948.1 文献标识码: A

## Phytoplankton growth and micro-zooplankton herbivory during the spring phytoplankton bloom period in the East China Sea

SUN Jun\*, SONG Shu-Qun

*Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China*

*Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(12): 6429 ~ 6438.

**Abstract:** From 27<sup>th</sup> April to 17<sup>th</sup> June 2005, phytoplankton growth and feeding by microzooplankton were studied in waters frequently subject to harmful algal blooms (HABs) in the East China Sea. Ship-board dilution incubation experiments were carried out at 14 stations to calculate the phytoplankton specific growth rate and the specific rates of grazing by microzooplankton on phytoplankton. Dinoflagellates dominated in the phytoplankton community at typical stations. In the microzooplankton, *Strombidium* and copepod nauplii were dominant, and tintinnids were important. Phytoplankton specific growth rates, with the average  $1.18 \text{ d}^{-1}$ , were comparatively low before HABs, but increased significantly during the period of frequent HAB occurrence. Phytoplankton specific growth rate showed positive correlation with the standing stock of phytoplankton. The microzooplankton grazing rate ranged from  $0.53 \text{ d}^{-1}$  to  $1.73 \text{ d}^{-1}$  before HABs, and converged to  $0.90 \text{ d}^{-1}$  at HAB stations despite the decreased specific growth rate of phytoplankton. During the HAB period, the microzooplankton grazing rate at non-HAB stations was lower in coastal areas, but higher in the open sea. The results indicate that grazing by microzooplankton is a key process controlling the growth of phytoplankton. The effect, however, appears to have been weaker in HAB zones.

**Key Words:** East China Sea; *Karenia mikimotoi* bloom; phytoplankton; micro-zooplankton; grazing rate; dilution method

**基金项目:** 中国科学院知识创新重点支持方向资助项目 (KZCX2-YW-213-2); 国家重点基础研究发展规划资助项目 (2006CB400605、2009CB421202 和 2001CB409702)

收稿日期: 2009-06-04; 修订日期: 2009-10-12

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: phytoplankton@163.com

浮游植物的生长和初级生产过程密切相关,海区浮游植物比生长率的测定是海洋生态学一个重要的研究内容<sup>[1~5]</sup>。浮游植物的生长过程主要受上行和下行效应所控制<sup>[6]</sup>,微型浮游动物作为主要的摄食者<sup>[7~9]</sup>,对浮游植物的生长动力过程具有重要的下行控制作用,因此研究微型浮游动物摄食对了解浮游植物生长和赤潮生消过程有重要意义<sup>[6, 10]</sup>。长江口及其邻近水域是近年来富营养化和有害水华研究的热点区域<sup>[11~14]</sup>,对此海区水华过程的研究正日趋丰富和深入<sup>[14, 15]</sup>。2002 年春季此区域的研究表明,微型浮游动物对浮游植物有很强的摄食压力,是控制水华爆发的主要下行控制因子<sup>[16]</sup>,但对于微型浮游动物在赤潮生消过程中的作用仍缺乏系统的了解<sup>[17~22]</sup>。本文根据 2005 年春季在长江口有害水华频发区进行的现场稀释法实验,研究了长江口水华前后浮游植物的生长以及微型浮游动物摄食,以期为解决此区域的有害水华频发问题和深入了解该海域生态系统功能提供科学依据。

1 研究站位与研究方法

1.1 研究站位

2005 年 4 月 27 日~6 月 17 日,在东海有害水华频发区(121°30'~123°30'E,27°~31°N)进行了春季有害水华过程的多学科综合外业调查。为了便于水华过程研究,根据实际海况,尽量选取水华发生前和发生期间的站位,及水华发生期非水华区域的周边站位。选取 14 个站位(表 1)进行了稀释法现场实验(图 1),估算了海区浮游植物比生长率和微型浮游动物对其比摄食率。

表 1 研究站位

Table 1 The study stations

| 站位<br>Stations | 时间<br>Time | 东经<br>Longitude | 北纬<br>Latitude |
|----------------|------------|-----------------|----------------|
| A              | 2005-04-27 | 122°40'3"       | 30°0'48"       |
| B              | 2005-05-3  | 121°31'57"      | 27°13'5"       |
| C              | 2005-05-3  | 121°47'25"      | 27°53'32"      |
| D              | 2005-05-12 | 122°53'30"      | 31°25'0"       |
| E              | 2005-05-15 | 122°53'30"      | 31°25'0"       |
| F              | 2005-05-29 | 122°42'39"      | 30°58'47"      |
| G              | 2005-06-9  | 122°56'23"      | 30°30'7"       |
| H              | 2005-06-11 | 122°35'52"      | 30°0'17"       |
| I              | 2005-06-11 | 122°37'6"       | 29°31'4"       |
| J              | 2005-06-15 | 122°26'52"      | 30°29'52"      |
| K              | 2005-06-15 | 122°44'41"      | 30°0'26"       |
| L              | 2005-06-16 | 122°28'21"      | 29°33'2"       |
| M              | 2005-06-17 | 122°4'20"       | 29°4'55"       |
| N              | 2005-06-17 | 122°19'32"      | 28°18'38"      |

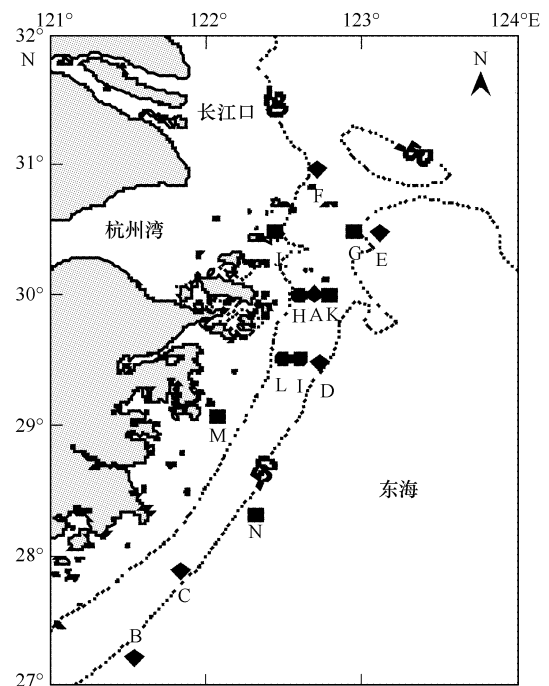


图 1 研究站位图

Fig. 1 Study stations in the East China Sea

◆为水华爆发前站位 Before the bloom, ●为水华区站位 Blooming stations, ■为非水华区站位 During the bloom no blooming stations

1.2 现场稀释法实验

于实验站位采集表层海水,经 200 μm 孔径筛绢过滤后避光保存。用装置 Whatman GF/F 滤膜的 Gelman 滤器过滤部分水样以获得无颗粒水(PFW, particle-free water),然后按比例将其与自然海水进行混合,稀释度(自然海水/培养体积)分别为 5%、10%、20%、40%、60%、80% 和 100%。每个处理组设 3 个重复样,培养体积 5L;培养瓶当船放置在用表层海水冷却的培养箱中,并覆盖一层或几层中性密度网以降低光强;培养时间为一昼夜。培养前、后的水样(0.5L)抽滤到 Whatman GF/F 滤膜上,用铝箔包裹后快速冻存于 -20 °C 冰

箱中。

### 1.3 样品分析

叶绿素 a 样品在实验室内采用萃取荧光法测定<sup>[23]</sup>。叶绿素样品置于 10mL 90% 丙酮,避光低温 (−20℃) 萃取 24h 后,用唐纳荧光计 (Turner Designs Fluorometer, Model 10) 测定。浮游植物和微型浮游动物样品使用倒置显微镜按照 Utermöhl 法分析<sup>[24]</sup>。取 25mL 或 100mL 亚样品在 Utermöhl 计数框中静止沉降 24h,于 ×200 放大倍率下进行浮游植物和微型浮游动物的物种鉴定和个体计数<sup>[25, 26]</sup>,每样品个体数量不低于 200 个,个体数量的统计和四级误差处理参照孙军等<sup>[27]</sup>。

### 1.4 浮游植物比生长率和微型浮游动物比摄食率的计算

根据稀释法原理<sup>[5]</sup>计算每个培养瓶中浮游植物的表观生长率 (AGR), 公式如下:

$$AGR(d^{-1}) = \frac{\ln(P_t/P_0)}{t} \quad (1)$$

式中,  $P_0$  是培养初始浮游植物的现存量,  $P_t$  是培养结束后浮游植物的现存量,  $t$  是培养时间 (d)。

计算每个培养处理的实际稀释因子 (ADF) 如下:

$$ADF = \frac{P_0(X_i)}{P_0(X_0)} \quad (2)$$

式中,  $P_0(X_i)$  是初始培养处理中  $X_i$  组分的浮游植物现存量,  $X_i = 1 - \text{无颗粒水占培养体积比例}$ ,  $P_0(X_0)$  是初始培养处理中未稀释组分的浮游植物现存量。

利用最小二乘法计算 AGR 和 ADF 的线形回归方程,其截距为浮游植物的比生长率 ( $\mu$ ,  $d^{-1}$ ),斜率为微型浮游动物对其比摄食率 ( $g$ ,  $d^{-1}$ ),二者之差即为浮游植物的群落净生长率 ( $NGR$ ,  $d^{-1}$ )。

## 2 结果与讨论

### 2.1 研究站位的叶绿素 a

调查期间,各研究站位表层叶绿素 a 浓度存在显著的差异 (图 2),变化范围为  $1.11 \sim 12.54 \mu\text{g L}^{-1}$ ,平均值为  $4.39 \mu\text{g L}^{-1}$ 。水华发生前,4 月末至 5 月中旬叶绿素 a 浓度普遍较低,A—E 站平均值仅为  $1.69 \mu\text{g L}^{-1}$ ,高值出现在调查区南部的 B、C 两站;随着气温升高,浮游植物生物量增大,长江口外的 F 站叶绿素 a 浓度增至  $6.86 \mu\text{g L}^{-1}$ ,但尚未爆发水华。6 月上旬,舟山群岛邻近水域的 H、I 和 L 站,水体颜色发生了明显的改变,叶绿素 a 浓度均超过  $10 \mu\text{g L}^{-1}$ ,表明了水华的爆发。水华期非水华区站位,叶绿素 a 浓度显著降低,平均值为  $2.28 \mu\text{g L}^{-1}$ ;叶绿素 a 的分布呈现近岸高、远岸低的趋势。

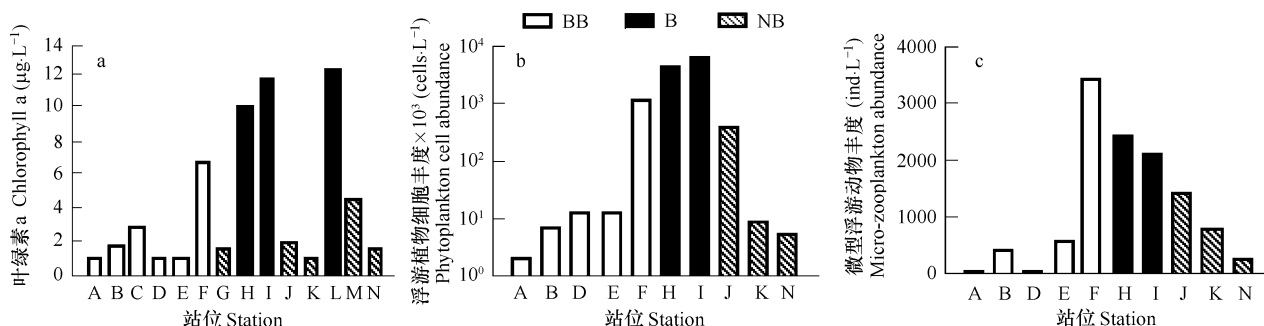


图 2 研究站位的叶绿素 a、浮游植物细胞丰度和微型浮游动物丰度 (BB 为水华爆发前站位, B 为水华区站位, NB 为非水华区站位)

Fig. 2 Chlorophyll a, phytoplankton cell abundance, and micro-zooplankton abundance at study stations (BB is station before bloom, B is blooming station, NB is non-blooming station during the bloom)

### 2.2 浮游植物和微型浮游动物的物种组成与丰度特征

研究站位共发现浮游植物 68 种,其中硅藻 38 种,甲藻 25 种,金藻 2 种 2 变种,未定类 1 种 (表 2),水华爆发前后浮游植物物种组成和细胞丰度有很大的变化 (图 2)。水华爆发前, B 站的硅藻无论在物种丰富度还是

在细胞丰度上都占有优势,优势种柔弱伪菱形藻 (*Pseudo-nitzschia delicatissima*) 细胞丰度为  $3.70 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>, 占总细胞丰度的 49.3%, 而优势甲藻叉状角藻 (*Ceratium furca*), 仅为  $0.30 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>。A、D、E 和 F 站位于舟山群岛邻近水域, 浮游植物群落以甲藻为主, 其中 E、F 两站均为米氏凯伦藻 (*Karenia mikimotoi*), A、D 两站分别为锥状施克里普藻 (*Scrippsiella trichoidea*) 和简单裸甲藻 (*Gymnodinium simplex*); 浮游植物细胞丰度在 A 站较低, 为  $2.04 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>, D、E 两站略有增加, 分别为  $13.19 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup> 和  $11.91 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>, F 站则高达  $1083.15 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>。水华站位 H 和 I, 优势种为具齿原甲藻 (*Prorocentrum dentatum*) (国内其他文献又称东海原甲藻 *Prorocentrum donghaiense*) 和米氏凯伦藻, 后者虽然在细胞丰度上不是最优势种, 但较大的细胞体积决定了其在浮游植物群落中占据重要地位; 两站浮游植物细胞丰度分别高达  $3989.66 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup> 和  $5707.53 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>。J、K 和 N 站位于非水华区, 浮游植物细胞丰度较低, 优势种分别为多尼骨条藻 (*Skeletonema dohrnii* Sarno et Kooistra)<sup>①</sup>、米氏凯伦藻和具齿原甲藻, 其中米氏凯伦藻在 J 站细胞丰度也达到了  $15.36 \times 10^3$  cells L<sup>-1</sup>。

表 2 研究站位的浮游植物物种组成

Table 2 The phytoplankton species of study stations

| 种类 Taxa                                                | 站位 Stations |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
|--------------------------------------------------------|-------------|---|---|---|---|---|---|---|----|----|
|                                                        | A           | B | D | E | F | H | I | J | K  | N  |
| 硅藻纲 (Bacillariophyceae)                                |             |   |   |   |   |   |   |   |    |    |
| 八辐辐环藻 <sup>①</sup> <i>Actinocyclus octonarius</i>      |             |   |   |   | + | + | + | + |    |    |
| 线形茧形藻 <i>Amphora lineolata</i>                         | +           |   |   |   |   | + | + | + |    |    |
| 冰河拟星杆藻 <sup>1</sup> <i>Asterionellopsis glacialis</i>  |             |   |   |   |   |   |   |   | +  |    |
| 平滑盒形藻 <i>Biddulphia laevis</i>                         |             | + |   |   |   |   |   |   |    |    |
| 窄隙角毛藻 <i>Chaetoceros affinis</i>                       |             |   |   |   | + |   |   |   |    | ++ |
| 旋链角毛藻 <i>Chaetoceros curvisetus</i>                    | ++          | + |   |   | + |   |   | + |    |    |
| 密联角毛藻 <i>Chaetoceros densus</i>                        |             | + |   |   |   |   |   |   |    |    |
| 双突角毛藻 <i>Chaetoceros didymus</i>                       |             |   |   |   |   | + | + | + | ++ | +  |
| 蛇目圆筛藻 <i>Coscinodiscus argus</i>                       |             |   |   |   | + | + |   |   | +  |    |
| 中心圆筛藻 <i>Coscinodiscus centralis</i>                   |             |   |   |   |   | + | + |   |    |    |
| 小眼圆筛藻 <i>Coscinodiscus oculus</i>                      | +           |   |   |   |   |   |   | + |    |    |
| 虹彩圆筛藻 <i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>               |             |   |   |   |   | + | + |   | +  |    |
| 细弱圆筛藻 <i>Coscinodiscus subtilis</i>                    |             |   |   | + |   |   |   | + |    |    |
| 小环藻 <i>Cyclotella</i> sp.                              |             |   |   |   | + |   |   | + | +  |    |
| 新月柱鞘藻 <i>Cylindrotheca closterium</i>                  |             | + |   |   |   |   |   | + |    | ++ |
| 布氏双尾藻 <i>Ditylum brightwellii</i>                      |             |   |   |   | + |   | + | + |    |    |
| 太阳双尾藻 <i>Ditylum sol</i>                               |             |   |   |   |   |   |   | + |    |    |
| 浮动弯角藻 <i>Eucampia zodiacus</i>                         |             | + |   |   | + | + | + |   |    |    |
| 斯氏几内亚藻 <i>Guinardia striata</i>                        |             |   |   |   |   |   | + |   |    | +  |
| 丹麦细柱藻 <i>Leptocylindrus danicus</i>                    |             | + |   |   | + |   |   |   |    |    |
| 细筒藻 <i>Leptocylindrus minimus</i>                      |             | + |   |   | + | + | + | + |    | ++ |
| 直链藻 <i>Melosira</i> sp.                                |             |   |   |   |   |   |   |   | +  |    |
| 弯端长菱形藻 <i>Nitzschia longissima</i> var. <i>reversa</i> |             |   |   |   |   |   |   |   |    | +  |
| 活动齿状藻 <sup>①</sup> <i>Odontella mobiliensis</i>        |             |   |   |   |   |   |   | + |    |    |
| 具翼漂流藻 <sup>①</sup> <i>Planktoniella blanda</i>         |             |   |   |   |   |   |   | + |    |    |
| 近缘斜纹藻 <i>Pleurosigma affinis</i>                       |             |   |   |   | + |   | + |   |    |    |
| 斜纹藻 <i>Pleurosigma</i> spp.                            |             |   |   | + |   |   |   |   |    | +  |

① 近期对骨条藻 (*Skeletonema*) 国际上有很多新的研究进展, 原先长江口附近一直被鉴定为中肋骨条藻的物种有可能是多尼骨条藻 (*Skeletonema dohrnii* Sarno et Kooistra) 或与其他骨条藻的混合种。

续表

| 种类 Taxa                                                              | 站位 Stations |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|----------------------------------------------------------------------|-------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|                                                                      | A           | B | D | E | F | H | I | J | K | N |
| 柔弱伪菱形藻 <sup>①</sup> <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>            | +           | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 尖刺伪菱形藻 <sup>①</sup> <i>Pseudo-nitzschia pungens</i>                  |             | + |   |   | + | + |   | + |   | + |
| 伪菱形藻 <sup>①</sup> <i>Pseudo-nitzschia</i> sp.                        |             | + |   |   |   | + | + | + |   |   |
| 刚毛根管藻 <i>Rhizosolenia setigera</i>                                   |             | + |   |   | + |   | + |   | + | + |
| 笔尖形根管藻 <i>Rhizosolenia styliformis</i>                               |             | + |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 多尼骨条藻* <i>Skeletonema dohrnii</i>                                    |             | + |   |   | + |   | + | + | + |   |
| 伏氏海线藻 <sup>①</sup> <i>Thalassionema frauenfeldii</i>                 |             | + |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 菱形海线藻 <i>Thalassionema nitzschioides</i>                             |             | + | + |   |   |   | + |   | + | + |
| 诺氏海链藻 <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>                            |             |   |   |   | + |   |   | + |   |   |
| 圆海链藻 <i>Thalassiosira rotula</i>                                     |             |   |   |   | + | + | + | + |   |   |
| 三角藻 <i>Triceratium</i> sp.                                           |             |   |   | + |   |   |   |   |   |   |
| 甲藻纲( Dinophyceae)                                                    |             |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 血红阿卡藻 <sup>①</sup> <i>Akashiwo sanguinea</i>                         |             |   |   |   |   | + | + |   |   |   |
| 塔玛亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i>                                 | +           | + | + |   | + |   |   |   |   |   |
| 叉状角藻 <i>Ceratium furca</i>                                           |             | + |   |   | + | + | + | + | + | + |
| 梭状角藻 <i>Ceratium fusus</i>                                           |             |   |   |   |   | + |   | + | + | + |
| 线形角藻 <i>Ceratium lineatum</i>                                        |             |   |   |   |   | + |   |   |   |   |
| 大角角藻 <i>Ceratium macroceros</i>                                      |             |   |   |   |   |   |   |   |   | + |
| 三角角藻 <i>Ceratium tripos</i>                                          |             | + |   |   |   | + | + | + | + | + |
| 渐尖鳍藻 <i>Dinophysis acuminata</i>                                     |             |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| 具尾鳍藻 <i>Dinophysis caudata</i>                                       |             | + |   |   |   | + | + | + |   | + |
| 简单裸甲藻 <i>Gymnodinium simplex</i>                                     |             |   |   | + | + |   |   |   | + |   |
| 裸甲藻 <i>Gymnodinium</i> sp.                                           |             |   |   | + |   |   |   |   |   |   |
| 米氏凯伦藻 <sup>①</sup> <i>Karenia mikimotoi</i>                          |             | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 具齿原甲藻 <i>Prorocentrum dentatum</i>                                   | +           | + | + |   | + | + | + | + | + | + |
| 纤细原甲藻 <i>Prorocentrum gracile</i>                                    | +           |   | + |   | + | + | + | + | + |   |
| 闪光原甲藻 <i>Prorocentrum micans</i>                                     |             |   |   | + |   |   |   |   | + | + |
| 双刺原多甲藻 <i>Protoperidinium bipes</i>                                  |             |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| 角原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium cerasus</i>                    |             |   | + |   | + | + | + | + |   |   |
| 扁压原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium compressum</i>                |             |   |   |   |   | + |   |   |   | + |
| 锥形原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium conicum</i>                   |             |   |   |   |   |   | + |   |   |   |
| 扁平原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium depressum</i>                 |             |   | + |   |   |   |   |   |   |   |
| 椭圆原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium oblongum</i>                  |             |   |   |   |   | + | + |   |   |   |
| 卵状原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium ovum</i>                      |             |   |   | + |   |   |   |   |   |   |
| 具点原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium punctatum</i>                 | +           |   | + |   |   | + |   |   |   |   |
| 原多甲藻 <sup>①</sup> <i>Protoperidinium</i> sp.                         | +           | + |   | + |   | + | + |   | + | + |
| 锥状施克里普藻 <i>Scrippsiella trichodea</i>                                | +           | + | + |   | + | + | + | + | + | + |
| 金藻纲( Chrysophyceae)                                                  |             |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 小等刺硅鞭藻 <i>Dictyocha fibula</i>                                       |             | + |   |   |   | + | + |   | + |   |
| 六异刺硅鞭藻 <sup>①</sup> <i>Distephanus speculum</i>                      |             | + |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 六异刺硅鞭藻                                                               |             |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 八幅变种 <sup>①</sup> <i>Distephanus speculum</i> var. <i>octonarius</i> |             |   |   |   | + | + |   | + | + |   |
| 六异刺硅鞭藻                                                               |             |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 十幅变种 <sup>①</sup> <i>Distephanus speculum</i> var. <i>polyactis</i>  |             |   |   |   | + | + |   | + | + |   |
| 未定类( Incertae Sedis)                                                 |             |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| 三裂醉藻 <i>Ebria tripartite</i>                                         |             |   |   |   |   |   | + | + |   |   |

①: 种名更改参考孙军和刘东艳<sup>[28]</sup> Latin name changes refer to Sun & Liu<sup>[28]</sup>; + + + 表示最优势种类; + + 表示次优势种类; + 表示出现 + + + means predominant species; + + means sub-dominant species; + means presented species

微型浮游动物的种类主要由纤毛虫类和桡足类幼体组成(表3)。纤毛虫类的急游虫在研究站位出现的频率很高,并在其中8个站位占据优势(图2),其丰度最大值1957 ind. L<sup>-1</sup>出现在F站;桡足类幼虫出现的频率也较高,且在E站成为优势类群,丰度达213 ind. L<sup>-1</sup>,而其最大丰度255 ind. L<sup>-1</sup>出现在J站;此外,出现频率较高的还有百乐拟铃虫(*Tintinnopsis beroidea*)和红色中缢虫(*Mesodinium rubrum*);杯状条纹虫(*Rhabdonella poculum*)在H站的丰度也达到了894 ind. L<sup>-1</sup>。研究站位微型浮游动物的丰度有很大的差异,最大值3404 ind. L<sup>-1</sup>出现在F站,最小值43 ind. L<sup>-1</sup>出现在A站;值得注意的是在水华站位微型浮游动物仍具有较高的丰度。

表3 研究站位的微型浮游动物种类组成

Table 3 The micro-zooplankton species found at the study stations

| 种类 Taxa                               | 站位 Stations |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|---------------------------------------|-------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                       | A           | B   | D   | E   | F   | H   | I   | J   | K   | N   |
| 桡足类幼虫 <i>Copepod nauplii</i>          |             | ++  |     | +++ |     | +   | ++  | ++  | ++  | ++  |
| 动基片纲 <i>Kinetof ragminophorea</i>     |             |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| 红色中缢虫 <i>Mesodinium rubrum</i>        |             |     |     | ++  | +   |     |     | +   | ++  |     |
| 多膜纲 <i>Polyhemenuphora</i>            |             |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| 类瓮虫 <i>Amphorellopsis</i> sp.         |             |     |     |     |     |     | +   |     | ++  |     |
| 佛氏真丁丁虫 <i>Eutintinnus frankoii</i>    |             |     |     |     |     | ++  | ++  | ++  |     |     |
| 瓶状薄铃虫 <i>Leprotintinnus bottnicus</i> |             |     |     | ++  |     |     |     |     |     |     |
| 钝条纹虫 <i>Rhabdonella obtusa</i>        |             |     |     |     |     | +   |     |     |     |     |
| 杯状条纹虫 <i>Rhabdonella poculum</i>      |             |     |     |     |     | ++  | ++  |     |     | +++ |
| 急游虫 <i>Strombidium</i> spp.           | +++         | +++ | +++ | ++  | +++ | +++ | +++ | +++ | +++ | ++  |
| 百乐拟铃虫 <i>Tintinnopsis beroidea</i>    |             |     | +++ | ++  | ++  |     |     |     |     | ++  |
| 圆锥拟铃虫 <i>Tintinnopsis rapa</i>        |             |     |     | ++  |     |     |     |     |     |     |

+++ 表示最优势种类; ++ 表示次优势种类; + 表示出现 +++ means predominant species; ++ means sub-dominant species; + means presented species

2.3 浮游植物群落的生长

研究站位浮游植物群落的比生长率列于表4,其变化范围为0.72~2.29 d<sup>-1</sup>,平均为1.31 d<sup>-1</sup>,高于该海域往年同期水平<sup>[16]</sup>。水华爆发前的4、5月份,比生长率平均为1.18 d<sup>-1</sup>,高值出现在生物量较高的C、F站,其中浮游植物以米氏凯伦藻为优势种的F站的比生长率高达2.02 d<sup>-1</sup>。在水华爆发的H、I和L站比生长率差异较大,表现出随生物量增加而降低的趋势,表明水华发展过程中浮游植物的生长逐渐受到限制。非水华区站位,比生长率有很大的波动,范围0.72~2.29 d<sup>-1</sup>,与生物量分布类似,呈现近岸较高、远岸较低的特征。

如图3所示,浮游植物的比生长率在水华爆发前较低,但随着气温升高有害水华频发区比生长率显著增大(F站);进入水华爆发期研究站位群落生长率明显升高,但在水华区内外均呈现两极分化的态势,这与浮游植物群落所处的状态有关。浮游植物的比生长率与其现存量(叶绿素a)表现出一定的相关性(图4),比生长率在一定的叶绿素a阈值之下,随其浓度升高而增大,超过此阈值,则随其浓度升高而减小。

表4 基于叶绿素a浓度估算的浮游植物比生长率和微型浮游动物比摄食率

Table 4 Estimates of phytoplankton specific growth rate and micro-zooplankton specific grazing rate based on chlorophyll a

| 站位 Stations | $\mu$ (d <sup>-1</sup> ) | $g$ (d <sup>-1</sup> ) | NGR (d <sup>-1</sup> ) | $R^2$ |
|-------------|--------------------------|------------------------|------------------------|-------|
| A           | 0.93                     | 0.58                   | 0.35                   | 0.89  |
| B           | 0.81                     | 1.25                   | -0.44                  | 0.89  |
| C           | 1.32                     | 0.62                   | 0.70                   | 0.67  |
| D           | 1.07                     | 0.97                   | 0.10                   | 0.93  |
| E           | 0.91                     | 0.53                   | 0.38                   | 0.94  |
| F           | 2.02                     | 1.73                   | 0.29                   | 0.90  |
| G           | 1.47                     | 1.23                   | 0.24                   | 0.99  |
| H           | 1.75                     | 1.06                   | 0.69                   | 0.88  |
| I           | 1.27                     | 0.53                   | 0.74                   | 0.82  |
| J           | 2.29                     | 0.85                   | 1.44                   | 0.93  |
| K           | 1.29                     | 1.23                   | 0.06                   | 0.82  |
| L           | 0.85                     | 0.96                   | -0.10                  | 0.91  |
| M           | 1.62                     | 1.17                   | 0.45                   | 0.92  |
| N           | 0.72                     | 1.54                   | -0.82                  | 0.92  |

\* $\mu$  为浮游植物比生长率; $g$  为微型浮游动物比摄食率;NGR 为浮游植物群落净生长率 \* $\mu$  specific growth rate of phytoplankton;  $g$  specific grazing rate of micro-zooplankton; NGR net growth rate of phytoplankton

而浮游植物比生长率和微型浮游动物的比摄食率之间则没有太明显的关系,总体上是随着生长率的增加比摄食率也增加,这和其他海区的研究结果相似<sup>[29]</sup>。

#### 2.4 微型浮游动物摄食与水华过程

研究站位微型浮游动物对浮游植物的比摄食率也有较大的波动,变化范围为  $0.53 \sim 1.73 \text{ d}^{-1}$ , 平均为  $1.02 \text{ d}^{-1}$  (表 4)。水华爆发前,微型浮游动物比摄食率在 A—E 站比较接近,平均为  $0.79 \text{ d}^{-1}$ ; F 站比摄食率大幅升高,达  $1.73 \text{ d}^{-1}$ , 这与该站的高微型浮游动物丰度有关。在水华区站位,微型浮游动物对浮游植物的比摄食率与其高丰度并不相称,表明浮游植物的大量增殖对微型浮游动物的摄食产生了一定的抑制。在非水华区,微型浮游动物的比摄食率处于较高的水平,平均为  $1.20 \text{ d}^{-1}$ ; 其分布为近岸低于远岸,这与浮游植物现存量和比生长率的情况恰好相反,表明在这些站位微型浮游动物的摄食能够在一定程度上控制浮游植物的现存量。整体而言,微型浮游动物对浮游植物的比摄食率在水华区站位较低,而在非水华区站位较高;微型浮游动物的比摄食率在水华爆发前波动最大(图 3)。

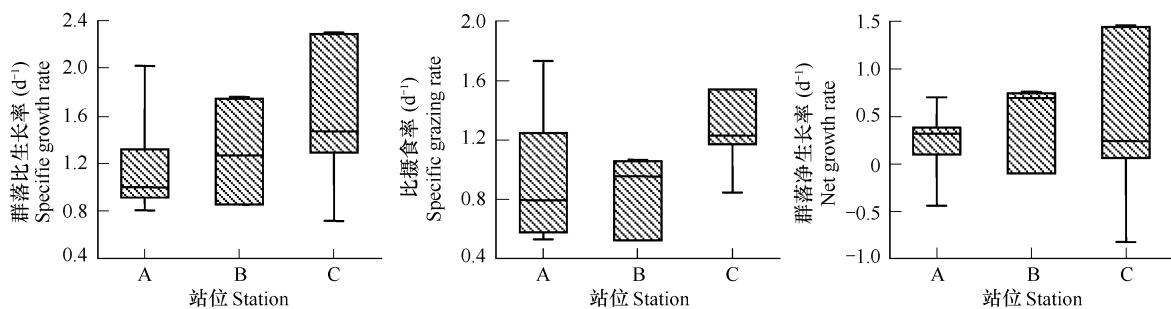


图 3 水华爆发前(A)、水华区内(B)和水华区外(C)的浮游植物比生长率、净生长率和微型浮游动物比摄食率

Fig. 3 Specific growth rate and net growth rate of phytoplankton and specific grazing rate of micro-zooplankton before the HAB (A), in the HAB zone (B), and out of the HAB zone (C)

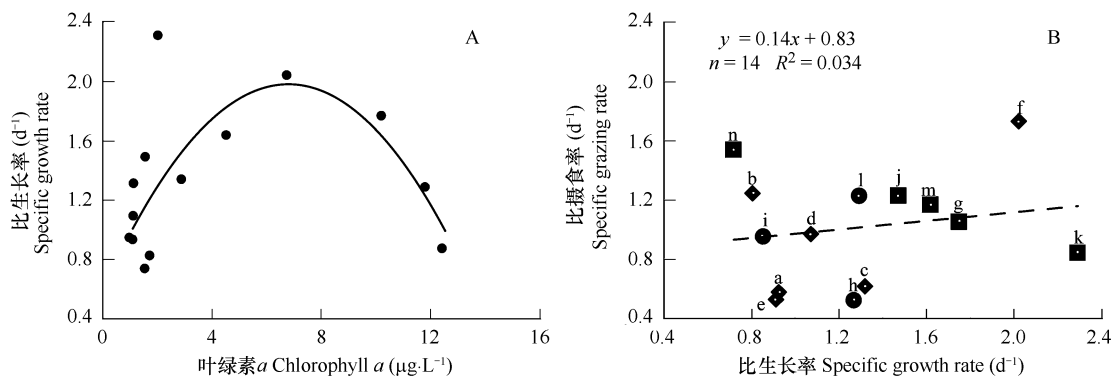


图 4 浮游植物现存量与比生长率和比生长率与比摄食率的关系

Fig. 4 Relationship between phytoplankton standing stock vs specific growth rate, and specific growth rate vs specific grazing rate

水华爆发前,浮游植物群落净生长率波动很大,变化范围为  $-0.44 \sim 0.70 \text{ d}^{-1}$ ; F 站比生长率远高于 C 站,但由于很高的微型浮游动物比摄食率,使得其群落净生长率远低于后者,表明微型浮游动物摄食能够显著的控制浮游植物生长。在水华区,由 H 站到 I 站,浮游植物比生长率大幅下降的同时微型浮游动物的比摄食率也明显降低,所以浮游植物群落得以保持很高的净生长率;在水华区 L 站群落净生长率却转为负值,与 H、I 站相比微型浮游动物比摄食率并未大幅升高,群落净生长率的这一转变主要是由比生长率的持续下降造成的,这表明水华爆发后微型浮游动物摄食并不能有效控制水华过程。水华区外,浮游植物群落净生长率也呈两极分化的趋势(图 3): J 站群落净生长率为  $1.44 \text{ d}^{-1}$ , 其群落以多尼骨条藻为优势物种,可能在甲藻水华过

后继发硅藻水华;M 站也具有较高的群落净生长率,爆发水华的几率较大;在 K、N 站微型浮游动物的比摄食率较高,特别是 N 站,由于比生长率较低,其群落净生长率低至  $-0.82 \text{ d}^{-1}$ ,二站爆发水华的几率非常小。

Calbet 和 Landry<sup>[30]</sup>对全世界的微型浮游动物稀释法实验结果进行了综合比较,参照其综述结果,本研究浮游植物的比生长率和微型浮游动物的比摄食率都处于较高水平,同国内其他海区(渤海<sup>[31]</sup>、东海<sup>[32, 33]</sup>、黄海<sup>[34]</sup>)的资料相比也处于较高水平。这是由于本研究海域处于浮游植物生长迅速的河口区的缘故,同时我国此方面的研究还存在方法学的问题,根据 Calbet 和 Landry<sup>[30]</sup>的统计,所有 5 个问题数据其中 4 个出自东海的研究<sup>[32]</sup>。这也从一个侧面反映了在东海有害水华频发区研究微型浮游动物摄食的必要性,由于东海有害水华频发区水文和营养盐状况复杂,得到不理想的结果,不应仅仅归咎于方法学的原因,稀释法的原理本身也存在一些该海域不太可能完全符合的假设。

关于微型浮游动物在水华过程中摄食实验的相关报道还不是很多<sup>[35-38]</sup>,根据以往的综述和推测有如下认识:微型浮游动物是控制浮游植物水华(赤潮)发生的重要下行效应因素<sup>[29]</sup>,通常情况下微型浮游动物的摄食和浮游植物的生长是平衡的,但是一旦环境发生一定变化,会有一些“漏网之鱼”的物种逃出微型浮游动物的摄食控制,迅速生长而发生水华,即水华的 Loop-Hole 理论<sup>[39]</sup>。另外一些更进一步的研究也表明微型浮游动物的摄食尽管对浮游植物控制有很重要的作用,也占摄食控制的绝大部分,但是微型浮游动物的摄食控制是被动或者资源分配的,他们往往会“快速摄食低生物量快速生长”的物种<sup>[21]</sup>。

由于没有现场其他环境资料,对于该次水华的微型浮游动物摄食对浮游植物生长控制是否受其他环境因子的影响,不得而知。尽管如此,仍然得到如下结论:浮游植物在水华爆发前的 4、5 月份比生长率较低;至 5 月底,比生长率明显升高,在水华区内仍能维持较高的水平。以急游虫为优势类群的微型浮游动物对浮游植物的摄食,可以在很大程度上影响浮游植物群落的生长:在微型浮游动物摄食活跃的站位,浮游植物的生长能受到良好的控制;在摄食较弱的站位,浮游植物即使比生长率较低,但净生长率较高,仍有爆发水华的可能;而一旦水华爆发,微型浮游动物的摄食行为对浮游植物群落的控制作用则大幅减弱。

### 3 结论

对东海有害水华频发区 14 个站位浮游植物生长和微型浮游动物摄食的初步研究表明:微型浮游动物对浮游植物的选择性摄食,在一定程度上可以影响浮游植物群落的结构,决定其演替方向,今后需要加强此方面的研究,以便深入认识微型浮游动物摄食在水华生消过程中的作用。此外,植食性中型浮游动物(如中华哲水蚤)的选择性摄食及其与浮游植物、微型浮游动物三者之间的级联摄食关系对浮游植物群落的演替也有一定的影响<sup>[15, 16]</sup>。

### References:

- [1] Sun J, Ning X R. Marine phytoplankton specific instantaneous growth rate. *Advances in Earth Science*, 2005, 20 (9): 939—945.
- [2] Swift E, Stuart M, Meunier V. The in situ growth rates of some deep-living oceanic dinoflagellates: *Pyrocystis fusiformis* and *Pyrocystis noctiluca*. *Limnology and Oceanography*, 1976, 21:418—426.
- [3] Redalje D G, Laws E A. A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. *Marine Biology*, 1981, 62:73—79.
- [4] Eppley R W. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, 1972, 70:1063—1085.
- [5] Landry M R, Hassett R P. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. *Marine Biology*, 1982, 67:283—288.
- [6] Sun J, Liu D Y, Wang Z L, Zhu M Y. The effects of zooplankton grazing on the development of red tides. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1514—1522.
- [7] Froneman P W, Pakhomov E A, Perissinotto R, Laubscher R K, McQuaid C D. Dynamics of the plankton communities of the Lazarev Sea (Southern Ocean) during ice melt. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 149: 201—214.
- [8] Landry M R, Constantinou J, Kirshtein J. Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992. *Deep-Sea Research II*, 1995, 42: 657—671.
- [9] Landry M R, Peterson W K, Lorenzen C J. Zooplankton grazing, phytoplankton growth, and export flux: inferences from chlorophyll tracer methods. *ICES Journal of Marine Science*, 1995, 52: 337—345.



- [10] Zhang W C, Wang R. Grazing pressure of microzooplankton on phytoplankton and primary production in marine ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(8): 1360—1368.
- [11] Qi Y Z. Red Tide Along Chinese Sea. Beijing: Science Press, 2003. 1—3.
- [12] Zhao D Z, Zhao L, Zhang F S. Type of formation, distribution and temporal trend of red tides occurred in the China Sea. *Marine Environmental Science*, 2003, 22(3): 7—11.
- [13] Jiang T J, Tong M M, Qi Y Z. Colors for early warning of harmful algal blooms and hazard classification and grading. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 2035—2040.
- [14] Quan W M, Han J D, Ping X Y, Qian P L, Shen A L, Li C J, Shi L Y, Chen Y Q. Distribution and Accumulation of Nutrients and Heavy Metals in the Sediment of Changjiang Estuary Wetlands. *Marine Science*, 2008, 32(6): 89—93.
- [15] Li R X, Zhu M Y, Wang Z L, Shi X Y, Chen B Z. Mesocosm experiment on competition between two HAB species in East China Sea. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(7): 1049—1054.
- [16] Sun J, Liu D Y, Wang Z L, Shi X Y, Li R X, Zhu M Y. Micro-zooplankton herbivory during red tide-frequent-occurrence period in Spring in East China Sea. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(7): 1073—1080.
- [17] Sun J, Song X X, Yin K D, Liu D Y. Preliminary study of microzooplankton herbivory in Hong Kong in summer. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 91—105.
- [18] Sun J, Dawson J, Liu D Y. Microzooplankton grazing on phytoplankton in summer in the Jiaozhou Bay, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(7): 1245—1252.
- [19] Sun J, Wang X D, Song S Q. Selective feeding of *Calanus sinicus* on harmful algal blooms species in East China Sea in spring. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(1): 151—157.
- [20] Sun J, Song S Q, Wang D, Xu Z L. Estimating *Calanus sinicus* grazing on phytoplankton and microzooplankton. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3302—3315.
- [21] Sun J, Feng Y Y, Zhang Y H, Hutchins D A. Fast microzooplankton grazing on fast-growing, low-biomass phytoplankton — A case study in spring in the Chesapeake Bay, Delaware Inland Bays and the Delaware Bay. *Hydrobiology*, 2007, 589(1): 127—139.
- [22] Zhang L Y, Sun J, Liu D Y, Yu Z S. Studies on growth rate and grazing mortality rate by microzooplankton of size-fractionated phytoplankton in spring and summer in the Jiaozhou Bay, China. *Acta Oceanologica Sinica*, 2005, 24(2): 85—101.
- [23] Strickland J D H, Parsons T R. A practical handbook of seawater analysis. Ottawa: Fisheries Research Board of Canada, 1972, 1—310.
- [24] Utermöhl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 1958, 9: 1—38.
- [25] Tomas C R. Identifying Marine Phytoplankton. San Diego: Academic Press, 1997. 1—858.
- [26] Yamaji I. Illustrations of the Marine Plankton of Japan. Osaka: Hoikusha Publishing Co. Ltd, 1984. 1—538.
- [27] Sun J, Liu D Y, Qian S B. A quantitative research and analysis method for marine phytoplankton: An introduction to Utermöhl method and its modification. *Journal of Oceanography of Huanghai & Bohai Seas*, 2002, 20(2): 105—112.
- [28] Sun J, Liu D Y. The preliminary notion on nomenclature of common phytoplankton in China Sea waters. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2002, 33(3): 271—286.
- [29] Strom S. Novel interactions between phytoplankton and microzooplankton: their influence on the coupling between growth and grazing rates in the sea. *Hydrobiologia*, 2002, 480: 41—54.
- [30] Calbet A, Landry M R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(1): 51—57.
- [31] Zhang W C, Wang R. Summertime ciliate and copepod nauplii distributions and micro-zooplankton herbivorous activity in the Laizhou Bay, Bohai Sea, China. *Estuary, Coastal and Shelf Science*, 2000, 51: 103—114.
- [32] Zhang W C, Xiao T, Wang R. Abundance and biomass of copepod nauplii and ciliates and herbivorous activity of microzooplankton in the East China Sea. *Plankton Biology and Ecology*, 2001, 48: 28—34.
- [33] Liu Y, Huang B Q, Cao Z R, Hong H S. Grazing pressure of microzooplankton on phytoplankton in Xiamen Waters. *Marine Environmental Science*, 2005, 24(1): 9—12.
- [34] Zhang W C, Xu K D, Wan R J, Zhang G T, Meng T X, Xiao T, Wang R, Song S, Choi J K. Spatial distribution of ciliates, copepod nauplii and eggs, *Engraulis japonicus* post-larvae and microzooplankton herbivorous activity in the Yellow Sea, China. *Aquatic Microbial Ecology*, 2002, 27: 249—259.
- [35] Turner J T, Granéli E. Zooplankton feeding ecology: grazing during enclosure studies of phytoplankton blooms from the west coast of Sweden. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1992, 157: 19—31.

- [36] Suzuki K, Tsuda A, Kiyosawa H, Takeda S, Nishioka J, Saino T, Takahashi M, Wong C S. Grazing impact of microzooplankton on a diatom bloom in a mesocosm as estimated by pigment-specific dilution technique. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 271(1):99–120.
- [37] Fileman E S, Leakey R J G. Microzooplankton dynamics during the development of the spring bloom in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, 85:4:741–753.
- [38] Modigh M, Franzè G. Changes in phytoplankton and microzooplankton populations during grazing experiments at a Mediterranean coastal site. *Journal of Plankton Research*, 2009, 31(8):853–864.
- [39] Irigoien X, Flynn K J, Harris R P. Phytoplankton blooms: a ‘loophole’ in microzooplankton grazing impact. *Journal of Plankton Research*, 2005, 27(4):313–321.

#### 参考文献:

- [1] 孙军, 宁修仁. 海洋浮游植物群落的比生长率. *地球科学进展*, 2005, 20(9):939–945.
- [6] 孙军, 刘东艳, 王宗灵, 朱明远. 浮游动物摄食在赤潮生消过程中的作用. *生态学报*, 2004, 24(7):1514–1522.
- [10] 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.
- [11] 齐雨藻. 中国沿海赤潮. 北京:科学出版社, 2003. 1–3.
- [12] 赵冬至, 赵玲, 张丰收. 我国海域赤潮灾害的类型、分布与变化趋势. *海洋环境科学*, 2003, 22(3):7–11.
- [13] 江天久, 佟蒙蒙, 齐雨藻. 赤潮的分类分级标准及预警色设置. *生态学报*, 2006, 26(6):2035–2040.
- [14] 全为民, 韩金娣, 平先隐, 钱蓓蕾, 沈盎绿, 李春鞠, 施利燕, 陈亚瞿. 长江口湿地沉积物中的氮、磷与重金属. *海洋科学*, 2008, 32(6):89–93.
- [15] 李瑞香, 朱明远, 王宗灵, 石晓勇, 陈炳章. 东海两种赤潮生物种间竞争的围隔实验. *应用生态学报*, 2003, 14(7):1049–1054.
- [16] 孙军, 刘东艳, 王宗灵, 石晓勇, 李瑞香, 朱明远. 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, 2003, 14(7):1073–1080.
- [17] 孙军, 宋秀贤, 殷克东, 刘东艳. 香港水域夏季微型浮游动物摄食的初步研究. *生态学报*, 2003, 23(4):91–105.
- [19] 孙军, 王小冬, 宋书群. 春季东海中华哲水蚤对有害藻华物种的选择性摄食. *应用生态学报*, 2007, 18(1):151–157.
- [20] 孙军, 宋书群, 王丹, 徐兆礼. 中华哲水蚤对浮游植物和微型浮游动物的摄食速率估算. *生态学报*, 2007, 27(8):3302–3315.
- [27] 孙军, 刘东艳, 钱树本. 一种海洋浮游植物定量研究分析方法——Utermöhl 方法的介绍及其改进. *黄渤海海洋*, 2002, 20(2):105–112.
- [28] 孙军, 刘东艳. 中国海区常见浮游植物种名更改初步意见. *海洋与湖沼*, 2002, 33(3):271–286.
- [33] 刘媛, 黄邦钦, 曹振锐, 洪华生, 厦门海域春夏季微型浮游动物对浮游植物的摄食压力初探. *海洋环境科学*, 2005, 24(1):9–12.