

# 浮游动物现场摄食压力的研究方法\*

## METHODS FOR ESTIMATING IN SITU ZOOPLANKTON GRAZING PRESSURE

张武昌

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

\* 在海洋食物链中,浮游动物联系着生产者浮游植物和鱼类等高层消费者,处于中枢的地位。它的摄食决定了食物链的能量传递效率,从而影响鱼类的产量。浮游动物的摄食也是影响海洋碳通量的重要因素。本文介绍4种估计浮游动物现场摄食压力的方法,并进行评价。

### 1 饵料浓度差减法

培养实验动物,根据培养前和培养后饵料浓度的变化估计动物的摄食率,这就是饵料浓度差减法。海上调查时,用现场的海水培养浮游动物,就可以估计

现场的摄食率。**Frost**(1972)首先提出了这种方法并给出了计算方法:

对照瓶中饵料浓度的变化为  $C_2 = C_1 e^{k(t_2 - t_1)}$ 。  $C_1$ ,  $C_2$  为培养前和培养后的饵料浓度;  $k$  为瞬时生长率;  $t_1$ ,  $t_2$  为培养开始和结束的时刻。

实验瓶中饵料浓度的变化为  $C_2^* = C_1^* e^{(k-g)(t_2 - t_1)}$ ;  $C_1^*$ ,  $C_2^*$  为培养前和培养后的饵料浓度;  $g$  为瞬时摄食率。实验瓶中饵料的平均浓度  $C^* = C_1^* [e^{(k-g)(t_2 - t_1)} - 1] / [(k-g)(t_2 - t_1)]$ 。

---

\* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第3319号。  
收稿日期:1997-10-14

动物过滤海水的体积是无法测定的,只好用清滤率  $F$  代替。清滤率是单位时间内浮游动物将饵料过滤干净的体积。若培养用海水体积为  $V$ , 动物的数目为  $N$ , 则

$$F = Vg/N$$

那么, 每个浮游动物的摄食率  $I$  为

$$I = C^{\#} \times F$$

饵料浓度差减法有一定的难度, 饵料浓度太小时, 可能测不出浓度的减少, 饵料浓度太小时, 可能影响动物的摄食, 因此要进行预实验摸索这个合适的浓度。饵料浓度可以用颗粒表示, 也可以用叶绿素  $a$  表示。当用颗粒表示时, 可以用库尔特计数器测, 也可以用血球计数板测。

## 2 肠道色素法

这种方法的原始概念由 Mackas(1976) 和 Nemoto(1968, 1972) 最先提出, 它假设动物肠道内容物是摄食和排泄平衡的结果。所以, 如果知道动物的肠道内容物的数量和排泄的速度, 就可求出摄食率。摄食率  $I$  可以表示为:

$$I = G/T$$

其中,  $G$  为肠道色素含量;  $T$  为肠道通过时间。

对  $G$  的测定 Mackas 最早是用荧光指数, 这是一个相对的概念, 并不能直接计算摄食率。Wang (1986) 在方法上做了改进, 使  $G$  的测定以肠道内叶绿素  $a$  和脱镁叶绿酸  $a$  之和的绝对量表达, 从而使用此法计算摄食率成为可能。叶绿素  $a$  和它的降解产物脱镁叶绿酸  $a$  用荧光光度计测定, 并将脱镁叶绿酸  $a$  换算为相同当量的叶绿素  $a$ 。肠道通过时间是无法直接测量的, 要用肠道排空时间代替。肠道排空时间由肠道排空率试验求得。试验设计如下: 将现场采得的浮游动物活体培养在 GF/F 过滤海水中, 每隔一定时间采样测肠道色素。假设肠道排空是按指数形式进行, 则  $t$  时刻的肠道色素含量  $G_t$  与初始含量  $G_0$  的关系为:

$$G_t = G_0 e^{-rt}$$

其中  $r$  为排空率, 排空时间  $T$  为  $r$  的倒数。

水母、海樽和翼足类等的肠道色素较难测量, 而桡足类在大于  $200 \mu\text{m}$  的浮游动物中占很大比例, 因而成为主要研究对象。由于个体大小不同, 肠道色素含量和排空率也不同, 习惯上将动物分为大于  $1000 \mu\text{m}$ ,  $1000 \sim 500 \mu\text{m}$  和  $500 \sim 200 \mu\text{m}$  3 组, 分别测肠道色素和排空率。在  $24 \text{ h}$  周期中, 每隔较短时间采样测

肠道色素, 可以反映动物的摄食节律。结合浮游动物拖网得到的浮游动物生物量和浮游植物现存量、初级生产力的值, 估计动物对浮游植物和初级生产力的摄食压力。

虽然已经用肠道色素法对许多海区进行了研究, 并取得了很好的结果, 但是这种方法也存在很多问题。首先, 大部分浮游动物是滤食性的, 除了滤食浮游植物以外还滤食一些小型原生动物和碎屑, 肠道色素法以色素含量代表肠道内容物, 有可能偏低估计。其二, 叶绿素  $a$  在肠道内的降解产物除了脱镁叶绿酸  $a$  外, 还有可能进一步降解为非荧光物质, 这部分非荧光物质所占的比例, 不同的情况有不同的数值, 使结果一般偏低  $30\%$ 。其三, 在排空率试验开始时, 动物由于紧张加速排便; 试验过程中, 动物因停止摄食而延缓排便。这两者都会对结果产生影响。

## 3 稀释法

稀释法用来研究微型浮游动物(小于  $200 \mu\text{m}$ ) 的摄食。这些浮游动物包括大量无脊椎动物的幼体, 原生动物和异养的鞭毛虫。肠道色素法研究的结果显示, 大于  $200 \mu\text{m}$  浮游动物只摄食浮游植物之生物量和生产力的一部分。同时, 微食物环的研究也强调了小型浮游动物摄食的重要性。1982 年 Landry 和 Hassett 首先提出用稀释法估计小型浮游动物的摄食。

如果现场海水中浮游植物的生长率为  $k$ , 动物的摄食率为  $g$ , 培养前浮游植物浓度为  $P_t$ , 培养后为  $P_0$ , 那么,  $P_t = P_0 e^{(k-g)t}$ 。将 GF/F 过滤海水与现场海水按一定比例混合, 现场海水的稀释度  $d$  为海水体积与混合后总体积的比值。混合海水中, 浮游植物的生长率  $k$  不会改变, 浮游动物的摄食率却因动物数量的减少而按比例降低, 变为  $d \times g$ 。培养时间  $t$  以后,  $P_t = P_0 e^{(k-d \times g)t}$ 。

因此, 按已知的稀释度  $d$  稀释海水, 测量培养前和培养后的浮游植物浓度, 只要两个稀释度就能求出  $k$  和  $g$ 。微型浮游动物对浮游植物现存量 and 初级生产力的摄食压力(分别用  $P_i$  和  $P_p$  表示), 可以用 Verity 等 1993 年的公式求出:

$$P_i = 1 - e^{-gt}$$

$$P_p = (e^{kt} - e^{(k-g)t}) / (e^{kt} - 1)$$

浮游植物的浓度用叶绿素  $a$  表示时, 得出的结果是对浮游植物群体的摄食。不同类群的植物有它的特征色素, Burk ill 等用高效液相色谱(HPLC) 将浮游植物中的不同色素分离开来, 估计动物对不同类群浮游

植物的摄食。

进行稀释试验时要考虑下列问题: (1) 如果食物浓度过高, 动物的摄食率可能达到饱和, 这时浮游植物的生长率和动物的摄食率可能被低估, 甚至测不出来。(2) 食物浓度太低时, 动物摄入的能量不足以补偿用于摄食的能量, 因而, 摄食活动减弱。(3) 由于培养的时间较长, 营养物质的减少抑制浮游植物的生长。(4) 操作过程对浮游动物有损伤, 影响摄食。

## 4 色素收支法

在许多海区, 叶绿素 a 的浓度是稳定的, 在连续几天内没有变化或变化很小。这是叶绿素 a 生长和消失得到平衡的结果。Welschmeyer 等通过试验证明, 浮游动物的摄食是叶绿素 a 降解为脱镁叶绿酸 a 的主要原因, 其他过程如细胞死亡、细菌作用等几乎可以忽略。

大型浮游动物的粪便颗粒较大, 很快沉降离开真光层, 小型浮游动物的粪便较小, 其沉降几乎可以忽略。

脱镁叶绿酸 a 在黑暗中几乎不降解, 大型浮游动物粪便中的脱镁叶绿酸 a 因很快离开真光层而保存下来, 小型动物粪便中的脱镁叶绿酸 a 则光降解为非荧光物质。

根据以上简化的色素收支情况, 当海区色素处于稳定状态时, 大型浮游动物的摄食率  $g_1$ 、小型浮游动物摄食率  $g_2$  和浮游植物的生长率  $\mu$  可以根据下式求出:

$$g_1 = P_f / (Ct)$$

$$g_2 = PKI/C$$

$$\mu = g_1 + g_2$$

其中,  $P_f$  为脱镁叶绿酸 a 的垂直通量, 把沉积物捕捉器放置在真光层以下测得, 单位  $\text{mg}/\text{m}^2$ ;  $t$  为放置沉积物捕捉器的时间, 单位  $\text{d}$ ;  $P$  为水体中的脱镁叶绿酸 a 的浓度, 单位  $\text{mg}/\text{m}^3$ ;  $C$  为海水中的叶绿素 a 浓度, 单位  $\text{mg}/\text{m}^3$  或  $\text{mg}/\text{m}^2$ ;  $I$  为一天中的平均有效辐射 PAR (Photosynthetically active radiation), 即对光合作用有效的光辐射, 单位  $\text{Einst}/\text{m}^2$ ;  $K$  为脱镁叶绿酸 a 的光降解常数, 单位  $\text{m}^2/\text{Einst}$ 。

色素收支法的前提是叶绿素 a 先降解为脱镁叶绿酸 a, 然后继续降解为非荧光物质。但是, 叶绿素 a 也可能同时降解为脱镁叶绿酸 a 和非荧光物质。至于这是这两种途径的哪一种, 尚没有定论。色素收支法同时假设浮游植物被摄食后叶绿素 a 立即全部降解, 实际上是不可能的。大型浮游动物的粪便中常含有大量的叶绿素 a。这也是产生误差的原因。

色素收支法适用于比较深的海区, 沉积物捕捉器位于真光层以下, 但不受海底沉积物再悬浮的影响。

## 5 我国的研究状况

上述 4 种方法在国外已被广泛应用, Landry (1982), Welschmeyer 等(1985)取得了比较一致的结果<sup>[2]</sup>。我国对浮游动物现场摄食的研究较晚, 1994 年东海海洋通量研究首先应用肠道色素法<sup>[1]</sup>, 1997 年渤海海洋生态系统动力学研究中首先应用稀释法。饵料浓度差减法 and 色素收支法还没有海上研究。

### 参考文献

- 1 王 荣等. 海洋与湖沼, 1997, 28(6): 461 ~ 466
- 2 Verity, et al. . Deep-Sea Reserch II, 1996, 43: 1 227 ~ 1 255