

海洋浮游动物的同化率*

ASSIMILATION EFFICIENCY OF MARINE ZOOPLANKTON

张武昌 王克 肖天

(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)

我国的海洋生态学要紧跟国际热点和前沿课题,不能重复发达国家已有的研究。但是跨过这个阶段并不表示这些已有的研究成果不重要,要对已有成果进行很好地分析、整理和继承。

海洋生态系统的功能是它的能流和物流,各营养级之间的能流效率是生态系统研究的一个重要内容,也是生态系统建模的重要参数。本文综述浮游动物同化率(AE: Assimilation Efficiency)的研究方法和一些结果。

同化率是通过肠道被吸收到动物体内的营养物质(NS_{absord} , NS: Nutrient Substance)占动物摄入的营养物质(NS_{food})的比例,即

$$AE = NS_{\text{absord}} / NS_{\text{food}} \times 100\%$$

因为 NS_{absord} 可以用 NS_{food} 减去粪便中的营养物质(NS_{feces})求得,所以AE可以表示为

$$AE = (NS_{\text{food}} - NS_{\text{feces}}) / NS_{\text{food}} \times 100\%$$

研究浮游动物同化率的重要性体现在两点:(1)同化是物质从初级生产者进入消费者体内的过程,同化率表明摄入的食物中真正用于代谢和生长的那一部分,所以是估计海洋生态系统物流和能流的关键;(2)同化率决定了浮游动物粪便的营养价值和化学组成,对底栖生物的营养和真光层中输出物质的估计有重要作用。

1 研究同化率的方法^[1]

1.1 直接的方法

从同化率的定义可以看出,如果测量浮游动物的摄入量和排出量,就能计算浮游动物的同化率。但是在操作中存在一些困难:(1)收集浮游动物的粪便是比较困难的,当粪便颗粒和饵料颗粒尺寸差

不多时就更是如此。另外,粪便颗粒中往往会有一些成分溶解到海水中,影响结果的精度;(2)在测定摄食率时,往往用饵料浓度差减法,饵料的撕裂等因素使得差减法的结果比实际摄入量要高;(3)在计算时, NS 是营养物质的量,所以要根据营养物质在饵料和粪便中的含量将摄食量和排粪量表示为营养物质的含量。营养物质在饵料和粪便中的含量本身就有很大的误差,所以对同化率的结果带来影

* 国家重点基础研究专项经费资助项目 G19990437 号。

第一作者:张武昌,出生于1973年,博士,副研究员, E-mail: W.C.zhang@yeah.net

收稿日期:2001-05-21;

修回日期:2001-09-11



响；(4) 因为要定量测量粪便的重量，所以浮游动物肠道的内容物也要计算在内，这就要求将浮游动物从实验容器内取出，放入没有饵料的 seawater 中，使其排空肠道，收集粪便。但是这种肠道排空的过程本身就对浮游动物的同化率造成影响。

上述方法使用重量(实际应表示为质量)来结算，称为重量法(*gravimetric method*)。如果用 ^{14}C 标记饵料，测量浮游动物摄入和排出的 ^{14}C 的量，灵敏度就比重量法有所提高，但是重量法遇到的问题依然存在。

Wang 等于 1996 年在测定浮游动物对痕量元素的同化率时使用这种方法。用放射性同位素标记饵料，喂养动物 1h。然后用没有标记的饵料喂动物 4h。测定浮游动物体内的同位素和在这 5 h 内排出的粪便中的同位素，两者之和即为浮游动物摄食的量。浮游动物体内的同位素除以摄食的量即为同化率。

Wang 等将这种方法称为物质平衡法(*mass balance*)^[2]。

1.2 间接的计算

因为浮游动物同化的物质被用于呼吸(R)、排泄(U)和生长(G)，所以

$$AE = NS_{\text{absorb}} / NS_{\text{food}} \times 100\% = (R + U + G) / NS_{\text{food}} \times 100\%$$

在上述公式中，呼吸、排泄和生长要用相同的单位。这种方法要测量较多的参数，每一个参数都要通过实验来测量，每个实验都有自身的误差，所以这是一个很麻烦的方法，精度也较低。

1.3 比例法

1.3.1 比例法的原理

浮游动物的饵料中有一些不被消化吸收的物质，这些物质可以

作为示踪物(*IT: Inert Trace*)。由于饵料中营养物质被消化吸收，饵料和粪便中的示踪物和营养物质的(含量的)比例(F_{food} 和 F_{feces})不同。

$$AE = NS_{\text{absorb}} / NS_{\text{food}} \times 100\% = (NS_{\text{food}} - NS_{\text{feces}}) / NS_{\text{food}} \times 100\% = (1 - NS_{\text{feces}} / NS_{\text{food}}) \times 100\% = [1 - (IT / NS_{\text{food}}) / (IT / NS_{\text{feces}})] \times 100\% = (1 - F_{\text{food}} / F_{\text{feces}}) \times 100\%$$

这种方法只需测定饵料和粪便中营养物质和示踪物的比例就可以了，所以不需要定量测定浮游动物的摄食量和排粪量。

示踪物可以是灰分、叶绿素、生源硅(*biogenic silica*)或 ^{51}Cr 。灰分即饵料(或粪便)在马弗炉(*muffle furnace*)中 450~500°C 灼烧后的残余。浮游植物含有叶绿素 a，叶绿素 a 在浮游动物的肠道中降解为脱镁叶绿酸 a (*pheophorbide a*)。1975 年 Shuman 和 Lorenzen 指出叶绿素 a 在浮游动物的肠道中降解为脱镁叶绿酸 a 的分子比例为 100%，1984 年 Landry 根据这一结论使用叶绿素 a 和脱镁叶绿酸 a 作为示踪物。

1985 年 Tande 和 Slagstad 使用 ^{14}C 标记营养物质，生源硅作为示踪物来研究浮游动物摄食硅藻的同化率。生源硅是硅藻细胞壁中的水合 SiO_2 (*hydrated SiO}_2*)，所以这种方法只能研究硅藻是主要饵料时的同化率。

1972 年 Calow 和 Fletcher 用 ^{51}Cr 作为示踪物，用 ^{14}C 标记营养物质，来研究浮游动物的同化率。

1.3.2 影响比例法的几个因素

因比例法需测定 F_{food} 和 F_{feces} ，所以任何影响这两个 F 的因素都会影响对 AE 的测定。

(1) 影响 F_{food} 测定的因素

比例法假设 F_{food} 应该等于浮游

动物摄入消化道的物质的 F 值。如果浮游动物摄食混合饵料(如自然饵料)时，对饵料有选择，这时 F_{food} 就不是摄入消化道的物质的 F 。浮游动物摄食时对饵料的撕裂和挤压作用使得一些细胞碎片没有被摄食，一些细胞质渗漏到水体，这些因素也会影响到上述两个 F 的一致性。

(2) 影响 F_{feces} 测定的因素

1) 粪便中的物质可能丢失

浮游动物的粪便有的具膜，有的不具膜。不具膜的粪便中的物质可能会溶解丢失到水体中。有的浮游动物摄食自己的粪便，这种行为和培养过程中可能的机械扰动会使粪便解体，促进了物质的溶解过程。

1985 年 Tande 和 Slagstad 发现在 34~48 h 内，物质的溶解并不显著。但是，1966 年 Johannes 和 Satomi 发现虾类粪便中有有机质在几天内显著降低。所以，要及时收集粪便以减少这一因素造成的影响。

2) 示踪物被吸收

虽然被吸收的比例很小，有时可以忽略，但是矿物质确实能被浮游动物吸收，从而导致粪便中灰分比例降低。

研究表明，部分叶绿素 a 在浮游动物的肠道中降解为没有荧光的物质，使得叶绿素 a 作为示踪物的方法受到很多怀疑，因而没有推广开来。

1985 年 Tande 和 Slagstad 在使用生源硅作为示踪物时，发现粪便中的生源硅只是被摄食的生源硅的 85%。除了被吸收外，另外一个可能的原因是饵料浓度差减法测出的摄食量并不是浮游动物真正的摄食量，其中有一部分以细胞碎



片和细胞质的形式丢失在水体中。

3) 浮游动物分泌有机物质加入到粪便中

有的浮游动物会分泌几丁质或粘液状的膜包被在粪便的表面,从而增加了粪便中有机质的量,影响了粪便的 F 值。这个误差可能不大。

如果 NS 是饵料的自然成分(C 或有机质),就很难分辨粪便中的有机质是来自饵料还是由浮游动物分泌的。但是,如果用¹⁴C 表示 NS,就可以绕过上述问题。

2 影响浮游动物同化率的因素

2.1 饵料浓度

1955 年 Marshall 和 Orr 通过室内实验发现不管饵料的浓度如何,浮游动物的同化率均保持在较高的水平,且维持恒定。1958 年 Richman 发现随着饵料浓度增加,*Daphnia pulex* 的同化率降低。1966 年 Conover 发现 *Calanus hyperboreus* 的同化率随摄入体内的饵料的增加而降低,但是降低的程度不大。1984 年 Landry 等发现太平洋哲水蚤(*C. pacificus*) 的同化率在饵料浓度低时比较大。

Landry 在 1984 年提出两个假说来解释浮游动物在饵料浓度高时有较低的同化率:(1) 饵料浓度低时,饵料被摄食后通过浮游动物肠道的时间增加,有利于充分消化和吸收营养物质;(2) 在饵料浓度低时,浮游动物会增加消化酶的活性,因而可以较好地消化吸收。

2.2 温度

1966 年 Conover 初步研究了 *C. hyperboreus* 的同化率随温度的变化。对 3 种硅藻 (*Ditylum*

brightwelli, *Rhizosolenia setigera* 和 *Thalassiosira fluviatilis*) 的同化率的平均数在 2 °C 时为 64.5%,在 5 °C 时为 59.8%。当以 *T. fluviatilis* 为饵料时,同化率在 6 °C 时为 70.2%,在 11 °C 时为 68%。所以,虽然在温度低时同化率高,但是差异并不显著。

2.3 饵料种类

1966 年 Conover 研究了 *C. hyperboreus* 对不同饵料的同化率。浮游动物的同化率因饵料不同而不同,与饵料的灰分含量呈反比。捕食性浮游动物的同化率。

3 浮游动物对饵料中不同组分的同化率

3.1 对常量元素的同化率

1988 年 Hassett 和 Landry 测定了太平洋哲水蚤摄食 *T. weissflogii* 时,对 C 和 N 的同化率分别为 55% ~ 78% 和 30% ~ 87%。其他的作者(如 Purcell 于 1983 年和 Downs and Lorenzen 于 1985 年)也发现浮游动物对 N 的同化率高于对 C 的同化率。Wang 等 1996 年测定的浮游动物对不同饵料中 C 的同化率为 71% ~ 95%。1955 年 Marshall 和 Orr 测得的对 P 的同化率为 94.0%。

3.2 对主要生化成分的同化率

相对而言,浮游动物对饵料中主要生化成分(碳水化合物、脂类和蛋白质)的同化率研究较少。1994 年 Anderson 使用生化模型模拟饵料和粪便中的 C:N 的比例,由于没有可供借鉴的参数,将浮游动物对蛋白质的同化率设为 68.8%,对溶解态碳水化合物的同化率设为 88.1%。

3.3 对痕量元素的同化率

随着痕量元素地化循环研究的开展,浮游动物对痕量元素的同化率研究也受到重视。例如 Wang 等于 1996 年测定了浮游动物对不同饵料中 Cd、Se、Zn、Co 和 Am 的同化率分别为 85% ~ 100%、70% ~ 90%、65% ~ 85%、25% ~ 50% 和 <10%。

痕量元素在饵料细胞中的分布影响了该元素的同化率。原生质中的元素几乎全部被吸收,而与细胞壁结合的元素几乎全部包裹在粪便中排出。

4 结语

总之,对浮游动物同化率的研究还很不充分,从已有的资料来看,浮游动物的同化率的变化范围很大。在较早的生态系统建模和能流研究中,如果没有测定同化率,滤食性浮游动物的同化率被认为是 70%,例如 1974 年 Steele 的模型,1982 年 Lampitt 和 Gamble 的模型。Fasham 等于 1990 年和 Frost 于 1993 年的生态系统模型中使用的浮游动物的同化率为 75%。

我国还没有测定过任何浮游动物的同化率,随着我国海洋生态学研究的深入,对这一参数的测定正日益受到重视。

参考文献

- Harris R. P., Wiebe P. H., Lenz J. et al.. Zooplankton Methodology Manual. San Diego, California, USA: Academic Press, 2000.
- Wang W., Reinfelder J. R., Lee B. et al.. Assimilation and regeneration of trace elements by marine copepods, *Limnol. Oceanogr.*, 1996. 41: 70 ~ 81

(本文编辑:张培新)