

海洋浮游桡足类摄食纤毛虫的研究*

张武昌¹ 陈雪^{1,2} 李海波^{1,2} 丰美萍^{1,2} 于莹^{1,2} 赵苑¹ 肖天¹

(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. 中国科学院大学 北京 100049)

提要 20 世纪 60 年代起, 人们发现了许多有关桡足类摄食纤毛虫的直接或间接的证据。20 世纪 70 年代, 有人在实验室内培养纤毛虫并开展桡足类对其清滤率的研究, 结果表明桡足类对纤毛虫的清滤率为 0.1—58.1 mL/(ind·h)。桡足类对纤毛虫的摄食方式有多种, 包括伏击摄食和通过游泳过滤海水中的纤毛虫等。有的纤毛虫有逃避摄食的行为。20 世纪 80 年代末, 自然状况下桡足类群体对自然饵料中纤毛虫的摄食得到了研究, 结果表明桡足类对纤毛虫的清滤率多数情况下低于 40 mL/(ind·h)。实验室内和自然海区的研究都表明, 与浮游植物相比, 桡足类倾向于选择摄食纤毛虫。根据现场测定的清滤率和桡足类丰度估计自然海区桡足类对纤毛虫的摄食压力的大部分研究结果表明, 桡足类群体对纤毛虫生物量的摄食压力大约为每天 5%。这些自然海区的研究多集中在近岸区域, 需要加强对大洋浮游桡足类摄食纤毛虫的研究。

关键词 浮游纤毛虫; 桡足类; 摄食; 清滤率

中图分类号 Q178

doi: 10.11693/hyhz20130600071

20 世纪 70 年代, 表面荧光显微镜的应用使得人们可以计数海水中的浮游细菌(Hobbie *et al.*, 1977; Sieburth, 1978), 随后人们发现了 10^4 — 10^5 cell/mL 的蓝细菌(Johnson *et al.*, 1979; Waterbury *et al.*, 1979)在水体中广泛分布。由于体积微小, 不能被桡足类摄食, 这些微微级生物的生产力能否被传递到高层营养级直至鱼类是海洋浮游生态学关注的一个问题, 寻找他们的摄食者也成为随后研究的热点。

Azam 等(1983)设想细菌等生物被鞭毛虫和纤毛虫利用, 提出了微食物环的概念。Sherr 等(1988)把微微级自养生物加入到微食物环, 一起组成了微食物网。在这些设想的微型浮游生物营养关系中, 浮游纤毛虫与异养鞭毛虫(dinoflagellates)、异养鞭毛虫(flagellates)同属于海洋生态系统微型浮游动物(microzooplankton), 它们以微微级浮游生物为食物, 同时也被中型浮游动物(mesozooplankton)摄食。

海洋浮游纤毛虫是一类具纤毛的单细胞原生动物, 属于纤毛门(Ciliophora), 多数属于旋毛纲(Spirotrichea)下的寡毛亚纲(Oligotrichia)及环毛亚纲

(Choreotrichia)。浮游纤毛虫的粒级在 10—200 μm 之间, 根据壳的有无分为具壳的砂壳纤毛虫(900 余种)和无壳纤毛虫(约 150 种), 浮游纤毛虫在自然水体中的丰度约为 1×10^3 ind./L, 在大多数情况下, 无壳纤毛虫的丰度大于砂壳纤毛虫。在微食物网中, 浮游纤毛虫由于粒级比异养鞭毛虫(2—20 μm)大, 易于被桡足类等中型浮游动物摄食, 成为联系海洋浮游微食物网和经典食物链(大型浮游植物-桡足类等中型浮游动物-鱼)的重要中间环节。

在 20 世纪 80 年代, 纤毛虫被上层营养级生物利用的研究受到广泛关注, 如 Porter 等(1979), Conover (1982), Sherr 等(1986), Stoecker 等(1990), Gifford (1991), Sanders 等(1993)等。桡足类是中型浮游动物(>200 μm)的优势类群, 大约占浮游动物生物量的 80%(Verity *et al.*, 1996), 其饵料通常包括藻类、浮游纤毛虫等微型浮游生物, 其中藻类等浮游植物被认为是其主要饵料来源(Calbet *et al.*, 2005)。但是近来的研究表明, 浮游植物很难提供桡足类自身生长代谢所需的全部营养物质(Dam *et al.*, 1994; Carlotti *et al.*,

* 中国科学院战略性先导科技专项, XDA11030202.2 号; 国家自然科学基金, U1406403 号; 国家重点基础研究发展计划, (973 计划), 2014CB441504 号。张武昌, 博士, 研究员, E-mail: wuchangzhang@qdio.ac.cn

收稿日期: 2013-06-06, 收修改稿日期: 2013-10-09

1996; Peterson *et al.*, 1996), 需要有其它的饵料补充, 有实验表明在藻类和纤毛虫共存的情况下桡足类优先摄食纤毛虫(Stoecker *et al.*, 1985, 1987)。因此大多数关于纤毛虫被摄食的研究都是桡足类对纤毛虫的摄食。

桡足类对纤毛虫的摄食在实验室(Berk *et al.*, 1977; Robertson, 1983)和自然海区(Gifford *et al.*, 1988; Tiselius, 1989)的研究均已开展。我国目前还尚未开展实验室内桡足类摄食浮游纤毛虫的研究, 在自然海区的相关研究也很少(Huo *et al.*, 2008)。本文阐述了海洋浮游桡足类摄食纤毛虫的研究历史和现状, 为我国桡足类摄食纤毛虫的研究提供借鉴。

1 浮游桡足类摄食纤毛虫的早期证据

人们在无意中积累了一些纤毛虫被桡足类摄食的证据。间接的证据包括: 1. Sheldon 等(1986)和 Smetacek(1981)分别发现围隔和自然海区中纤毛虫的生物量与桡足类的生物量常出现负相关关系; 2. Heinle 等(1977)用碎屑产生的纤毛虫(无种类信息)来培养桡足类 *Eurytemora affinis*, 产卵率和用浮游植物喂养的效果一样, 所以推断桡足类是摄食纤毛虫的。

直接的证据是在一些桡足类的肠道(Mullin, 1966; Harding, 1974)和粪便(Turner *et al.*, 1983; Turner, 1984)中发现砂壳纤毛虫的壳。Berk 等(1977)用盾纤类海洋纤毛虫尾丝虫 *Uronema nigricans*(直径为 8.88—17.30 μm)喂养桡足类 *E. affinis*, 饵料丰度为 4.17—7.44 $\times 10^3 \text{mL}^{-1}$, *E. affinis* 的清滤率为 0.068—0.934 mL/(ind·h), 摄食率为 717—5688 ind.纤毛虫/(ind.桡足类·h)。

由于无壳纤毛虫很脆弱, 容易解体, 所以无法确认培养过程中无壳纤毛虫的消失是被摄食所引起的, 还是由于其他原因造成无壳纤毛虫解体引起的。直到 Merrell 等(1998)用 CMFDA(5-chloromethylfluorescein diacetate)染料为无壳纤毛虫染色, 喂养桡足类 *E. affinis*, 并用荧光显微镜观察到桡足类体内有荧光, 确认无壳纤毛虫确实被桡足类 *E. affinis* 摄食。

2 桡足类摄食纤毛虫的实验室内研究

2.1 桡足类摄食纤毛虫的清滤率和功能反应

实验室内研究是指将捕食者和室内培养的纤毛虫共同培养, 大多数研究采用一种捕食者摄食一种纤毛虫, 根据培养前后纤毛虫丰度的变化估计纤毛虫被摄食的情况。目前已开展的实验室内用桡足类进行培养的研究较少(表 1), 采用的桡足类种类有 6 种,

其中研究最多的是 *Acartia tonsa*; 采用的纤毛虫共计 13 种, 其中 7 种砂壳类和 6 种无壳类, 使用最多的是具沟急游虫(*Strombidium sulcatum*)。这些研究表明桡足类对纤毛虫的清滤率为 0.1—58.1 mL/(ind·h)。

实验室内的研究很少能估计出桡足类对纤毛虫的摄食率随纤毛虫丰度的变化(即功能反应 functional response)情况。Frost(1972, 1975)根据功能反应曲线提出摄食阈值浓度(threshold concentration), 即浮游桡足类的摄食率为零时(停止摄食)的饵料浓度。随饵料浓度升高, 摄食率增加, 而清滤率保持不变, 饵料浓度升高到一定程度后, 摄食率不再增加, 而清滤率降低(图 1), 这时的浓度称为摄食饱和浓度(saturation concentration)。为数不多的研究表明桡足类摄食纤毛虫时, 饱和浓度很高。例如, 桡足类 *A. tonsa* 在纤毛虫 *Tintinnopsis tubulosa* 的丰度达 $2 \times 10^3 \text{ind./L}$ (Robertson, 1983)、*Favella* sp.的丰度达到 $3.4 \times 10^3 \text{ind./L}$ (Stoecker *et al.*, 1985)时, 其摄食率一直线性增加, 说明桡足类的清滤率没有变化。在纤毛虫 *Eurytemora pectinis* 浓度达 $(6-9) \times 10^4 \text{ind./L}$ 时, 桡足类 *A. hudsonica* 清滤率一直在增加(Turner *et al.*, 1983)。Saiz 等(1995)得出了 *A. tonsa* 摄食 *S. sulcatum* 的功能反应曲线, 纤毛虫的丰度达到 $1 \times 10^4 \text{ind./L}$ 后, 桡足类的摄食率才不再增加。Kiorboe 等(1996)发现 *S. sulcatum* 丰度在 $(0-2.5) \times 10^4 \text{ind./L}$ 的范围内, *A. tonsa* 的清滤率都没有减少的趋势。

同样地, 对桡足类摄食纤毛虫的摄食阈值浓度的研究更少。在桡足类 *A. tonsa* 摄食纤毛虫 *S. reticulatum* 的试验中, 当 *S. reticulatum* 的丰度大于 900 ind./L(生物量 $1 \mu\text{g C/L}$)时, 桡足类的清滤率保持较高, 当低于这个丰度数值, 清滤率就开始逐渐降低; *S. reticulatum* 丰度低于 100 ind./L(生物量约 $0.1 \mu\text{g C/L}$)时, 桡足类完全停止摄食纤毛虫(Jonsson *et al.*, 1990)。

2.2 浮游植物对桡足类摄食纤毛虫的影响

A. tonsa 摄食纤毛虫时, 水中的藻类会影响其对纤毛虫的清滤率, 随着藻类丰度增加, 桡足类对藻类的清滤率没有显著增加, 但是对纤毛虫的清滤率降低(Stoecker *et al.*, 1985, 1987)。Stoecker 等(1987)推测藻类浓度过高可能会影响桡足类对纤毛虫的探测。

与浮游植物相比, 桡足类倾向于摄食纤毛虫(Stoecker *et al.*, 1985)。Jonsson 等(1990)认为纤毛虫的粒级并不能解释这种倾向性, 因为大多数纤毛虫都比较大, 桡足类能达到 100%过滤截留效率。桡足类对纤毛虫有机感知(Wiadnyana *et al.*, 1989)和化

表 1 实验室内桡足类摄食纤毛虫的清滤率
Tab.1 Clearance rate of copepods on ciliates in laboratory

桡足类	纤毛虫	纤毛虫大小(μm)	清滤率 [*] ($\text{mL}/(\text{ind}\cdot\text{h})$)	参考文献
<i>Acartia tonsa</i>	<i>Tintinnopsis tubulosa</i>	48×148 [#]	3.9—12.0	Robertson, 1983*
	<i>Favella panamensis</i>	82×265 [#]	4.5	
	<i>Strombidium sulcatum</i>		1.5—5.6	Broglio <i>et al</i> , 2003
	<i>Strombidium sulcatum</i>		1.5—12.0	Saiz <i>et al</i> , 1995; Kiorboe <i>et al</i> , 1996
	<i>Favella</i> sp.	65×150 [#]	2.5—8.7	Stoecker <i>et al</i> , 1985
	<i>Favella</i> sp.	65×150 [#]	0.3—10.4	Stoecker <i>et al</i> , 1987
	<i>Tintinnopsis</i> sp.	32×65 [#]	1.2—2.8	
	<i>Strombidium</i> sp.	50—60 ^{&}	1.9	
	<i>Strombidium</i> sp.	42×43 [#]	2.5—3.1	
	<i>Balanion</i> sp.	32×34 [#]	4.2—4.4	
	<i>Urotricha</i> sp.	9×12 [#]	2.7	
	<i>Strombidium spiralis</i>	65×65 [#]	3.58	Jonsson <i>et al</i> , 1990
	<i>Strombidium reticulatum</i>	43×30 [#]	1.96	
	<i>Mesodinium rubrum</i>	43×38 [#]	0.625	
<i>Acartia hudsonica</i>	<i>Eutintinnus pectinis</i>	20×50 [#]	0.19—0.38	Turner <i>et al</i> , 1983
<i>Acartia clausi</i>	<i>Helicosomella fusiformis</i>	23×110 [#]	0.3—0.9	Ayukai, 1987
	<i>Favella tarakaensis</i>	77×210 [#]	2.0	
	<i>Strombidium sulcatum</i>	30 ^{&}	1.4—26.3	Wiadnyana <i>et al</i> , 1989
	<i>Lohmanniella oviformis</i>	18 ^{&}	8.2	Gismervik, 2006
	<i>Strombidium</i> sp.	40 ^{&}	10.9	
	<i>Strombidium conicum</i>	48 ^{&}	2.6	
	<i>Strombidium vestitum</i>	23 ^{&}	2.4	
	<i>Strombidium undinum</i>		0.4—0.8	Gismervik <i>et al</i> , 1998
<i>Centropages typicus</i>	<i>Strombidium sulcatum</i>	30 ^{&}	5.4—58.1	
	<i>Strombidium sulcatum</i>		4.16—41.6	Caparroy <i>et al</i> , 1998
<i>Eurytemora affinis</i>	<i>Uronema nigricans</i>	9—17 ^{&}	0.1	Berk <i>et al</i> , 1977
<i>Pseudocalanus</i> sp.	<i>Lohmanniella oviformis</i>	18 ^{&}	17.7	Gismervik, 2006
	<i>Strombidium</i> sp.	40 ^{&}	16.8	
	<i>Strombidium conicum</i>	48 ^{&}	8.8	

※: 这些研究中清滤率大多是一个范围, 但是桡足类对纤毛虫的清滤率最小是零, 所以此处只列出文献中出现的最大值; *: Robertson(1983)也研究了桡足类对砂壳纤毛虫 *Favella panamensis*、*Tintinnopsis tubulosa* 的摄食, 但是没有给出清滤率; #: 宽×长度; &: 长度。

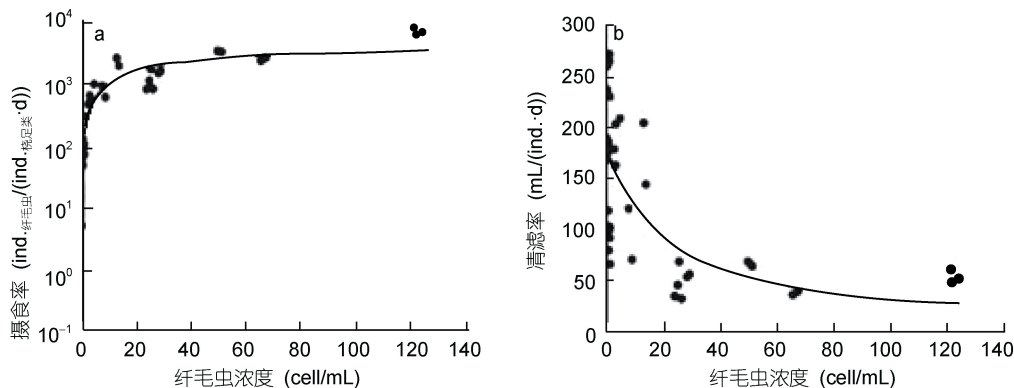


图 1 浮游桡足类的摄食率(a)和清滤率(b)随纤毛虫浓度变化趋势(Saiz *et al*, 1995)

Fig.1 The response of planktonic copepods grazing rate and clearance rate along with ciliates concentration (adapted from Saiz *et al*, 1995)

学感知(Stoecker *et al.*, 1987), 可以用来解释这种倾向性。

2.3 桡足类摄食纤毛虫的方式和纤毛虫的应对策略

不同桡足类对纤毛虫的摄食方式不同。*A. tonsa* 采取伏击摄食(ambush feeding)(Jonsson *et al.*, 1990; Kiorboe *et al.*, 1996; Caparroy *et al.*, 1998; Broglio *et al.*, 2001)的策略。Jonsson 等(1990)首先发现了 *A. tonsa* 的伏击摄食模式, 在伏击摄食时, 桡足类感知和捕获单个纤毛虫, *A. tonsa* 自由下降, 纤毛虫在距离 *A. tonsa* 大触角 0.1—0.7mm 的时候就能被 *A. tonsa* 感知到, 而不用真正触碰到触角, 然后 *A. tonsa* 开始伏击摄食, 运用第二触角等器官截获纤毛虫。*A. tonsa* 完成摄食动作需时仅 0.1s。Caparroy 等(1998)发现桡足类 *Centropages typicus* 通过游泳来过滤海水中纤毛虫, *C. typicus* 的游泳速度(3.5mm/s)比纤毛虫 *S. sulcatum* 的游泳速度(0.2mm/s)大得多, *S. sulcatum* 不能逃离 *C. typicus* 的摄食流场。*A. tonsa* 体型较小, 摄食流场速度低, 所以采取伏击摄食的方式。

有的纤毛虫(*Mesodinium rubrum*, *Strobilidium velox*, *Halteria grandinella*)有弹跳行为, 即快速游泳(Jonsson *et al.*, 1990; Gilbert, 1994)。在自然情况下, *S. velox* 在一分钟内弹跳 1.7—3.6 次, 在游泳时间中占的比例为 0.8%, *H. grandinella* 在一分钟内弹跳 8 次, 在游泳时间中占比为 1.0%。在与桡足类接触之前, 这些纤毛虫能感受到流体力学的变化, 引发弹跳行为, 逃避摄食(Jakobsen, 2001; Wu *et al.*, 2010)。逃避引发的弹跳行为和自然状况下弹跳行为的速度和距离没有明显变化(Gilbert, 1994)。对于伏击摄食纤毛虫的桡足类 *A. tonsa*, 自由下降时的流场信号很弱, 不足以引发纤毛虫的弹跳行为(Kiorboe *et al.*, 1999)。所以用弹跳行为逃避摄食者也不是对所有捕食者都有效。弹跳行为本身可以帮助纤毛虫逃避摄食者, 但是由于弹跳对水流造成很大的扰动, 也增加了被摄食者发现的可能性。

由于桡足类和纤毛虫行为模式的不同, 不同种类的桡足类和纤毛虫的摄食关系也不同(Gismervik, 2006)。例如 *Tortanus setacaudatus* 能有效摄食砂壳纤毛虫 *Favella panamensis*, 但是却不摄食 *T. tubulosa*。这种差异并不能完全用大颗粒可以被优先摄食来解释。Robertson (1983)认为这是由于 *T. setacaudatus* 是伏击摄食者, 砂壳纤毛虫 *T. tubulosa* 比 *F. panamensis* 游泳速度慢, 因此 *T. tubulosa* 对水流的扰动小, 与桡足类的相遇几率也小。

因为纤毛虫是运动的, 桡足类与纤毛虫的接触几率(contactment rate)也要大于桡足类与浮游植物的接触几率。在这种情况下, 纤毛虫被摄食的情况还与扰动有关(Saiz *et al.*, 1995; Kiorboe *et al.*, 1996; Caparroy *et al.*, 1998)。小尺度的扰动对桡足类摄食纤毛虫有影响。在一定的扰动强度下(能量耗散率 $\epsilon=10^{-3}$ — $10^{-2}\text{cm}^2/\text{s}^3$), *A. tonsa* 对纤毛虫 *S. sulcatum* 的清滤率可以达到平静水体的 4 倍, 但是扰动强度增大($\epsilon=10^{-1}$ — $10\text{cm}^2/\text{s}^3$)时, 清滤率减少, 不过仍比平静水体中的清滤率高(Saiz *et al.*, 1995)。桡足类 *Centropages typicus* 在 $\epsilon=2.9\times 10^{-2}$ — $3\times 10^{-1}\text{cm}^2/\text{s}^3$ 时, 对纤毛虫 *S. sulcatum* 的清滤率可以达到平静水体的 4 倍, 但是扰动强度增大($\epsilon=4.4\text{cm}^2/\text{s}^3$)时, 清滤率减少到平静水体中的水平(Caparroy *et al.*, 1998)。

砂壳纤毛虫被摄食的方式目前没有定论。Robertson (1983)在培养中没有发现破损的壳, 加上在桡足类粪便中发现完整的壳, 所以认为桡足类吞食整个的砂壳纤毛虫。Turner 等(1983)在加入桡足类的培养瓶(实验瓶)中发现空壳的比例高于对照瓶(没有加桡足类), 而且对照瓶中的空壳没有变形, 而实验瓶中的空壳很多都被弄皱变形, 所以认为不能排除有些砂壳纤毛虫的肉体被摄食, 而壳没有被摄食的可能性, 也有可能当桡足类触碰到砂壳纤毛虫时, 砂壳纤毛虫肉体从壳中逃出。

3 海上原位培养研究桡足类对纤毛虫的清滤率

3.1 原位培养研究桡足类摄食纤毛虫的方法

海上原位培养研究纤毛虫被摄食的情况是指自然海区的纤毛虫群落被摄食的情况。研究桡足类摄食的方法大多是进行桡足类培养实验, 将自然海水加入培养瓶中, 没有添加桡足类的培养瓶作为对照瓶, 添加桡足类的培养瓶为实验瓶。将培养瓶放在模拟自然环境(主要是温度、扰动和光照)中培养一段时间, 和对照瓶纤毛虫丰度相比较, 实验瓶的减少量即被视为桡足类的摄食量。研究桡足类群体在自然状况下对饵料中纤毛虫的摄食开始于 Gifford 等(1988), 其后有约 30 个相似的研究开展起来(表 2)。这些研究的海区主要是离岸很近的港湾或海边实验室, 在开阔水域的研究资料很少(表 2, 图 2)。

大多数培养的培养体积都没有超过 3L, 一般在 2L 左右, 个体小的桡足类使用的培养瓶小些。培养时间大多为 24h, 最长为 78h。大多数培养中, 用来培养

表 2 自然海区桡足类摄食纤毛虫的清除率

Tab.2 Clearance rate of copepods on ciliates in situ

海区	培养瓶体积 (L)	海水过滤筛绢孔径(μm)	培养时间 (h)	其他说明	桡足类	清除率 (mL/(ind.·h))	参考文献
泰勒博恩湾	0.5	200	5—6, 黑暗		<i>Acartia tonsa</i>	2—7	Gifford <i>et al.</i> , 1988
卡特加特海峡	0.62	180	24		<i>Acartia clausi</i>	1.15—2.18	Tiselius, 1989
墨西哥湾近岸	0.5	200	5—6, 黑暗		<i>Centropages hamatus</i>	1.34—5.21	Gifford <i>et al.</i> , 1991
切萨皮克湾	2	200	24		<i>Acartia tonsa</i>	1.0—1.1	
	0.6(透析袋)	64	12		<i>Neocalanus plumchrus</i>	15.6—39.0	Dolan, 1991
劳伦斯湾	2.2	200	8—10, 夜间培养		主要是 <i>Acartia tonsa</i> 的六足幼体	0.11—0.56	
俄勒冈沿海	2	200	冬季 8h, 夜间; 夏季 12h, 7h 黑暗+5h 有光	浮游动物物轮培养	<i>Calanus finmarchicus</i>	6—24	Ohman <i>et al.</i> , 1994
哈特拉斯角	1.9	未过滤	24 (15h 光照+9h 黑暗)	浮游动物物轮培养	<i>Calanus pacificus</i>	12.6—32.4	Fessenden <i>et al.</i> , 1994
北部陆架区	0.24	20, 73	22—24, 黑暗		<i>Pseudocalanus</i> sp.	4.8—7.4	
巴泽兹湾	4.5	—	—		<i>Centropages abdominalis</i>	1.2—7.1	
卑尔根沿海	2	64	24		<i>Eucalanus pileatus</i>	4.5—6.1	Verity <i>et al.</i> , 1996
地中海西北部	0.5	64	24		<i>Oithona similis</i>	0.26—0.38	Nakamura <i>et al.</i> , 1997
切萨皮克湾	1	不详	不详		<i>Calanus finmarchicus</i>	1.45—20.83	Nejstgaard <i>et al.</i> , 1997
挪威海	1.1	100	22.5, 黑暗		<i>Centropages</i> sp.	0—6.25	Perez <i>et al.</i> , 1997
濠户内海	2.3—2.7	200	20—40		<i>Eurytemora affinis</i> 成体	0.5—5	Merrell <i>et al.</i> , 1998
迪斯科湾	2	200	36—78		六足幼体	0.1—0.5	
南极罗斯海	1	200	24		<i>Calanus finmarchicus</i>	3.08—22.71	Irigoin <i>et al.</i> , 1998
西班牙西北海区	1	200	24		<i>Paracalanus</i> sp.	0.95—2.5	Suzuki <i>et al.</i> , 1999
比斯卡湾	1.2	400	24 或 36		<i>Calanus finmarchicus</i>	18.8(最大)	Levinsen <i>et al.</i> , 2000 ⁸
					<i>C. glacialis</i>	12.9	
					<i>C. hyperboreus</i>	162.5	
					<i>Acartia longiremis</i>	30	
					<i>Oithona</i> spp.	平均 1.1	Lonsdale <i>et al.</i> , 2000
					<i>Calanus</i> spp.	9.1—20.7	Batten <i>et al.</i> , 2001
					<i>Acartia</i> spp.	1.77—4.96	
					<i>Parapseudocalanus</i> spp.	2.56—4.07	
					<i>Centropages chierchiae</i>	3.17—9.85	
					<i>Clausocalanus</i> spp.	2.08—1.49	
					<i>Calanus helgolandicus</i>	2.8(最大)	Vincent <i>et al.</i> , 2001
					<i>Temora longicornis</i>	3.2	
					<i>Centropages chierchiae</i>	4.3	

续表

海区	培养瓶体积 (L)	海水过滤筛绢 孔径(μm)	培养时间 (h)	其他说明	桡足类	清滤率 (mL/(ind·h))	参考文献
波罗的海	1.2	100	24		<i>Acartia biflora</i>	0.1—2.0	Koski <i>et al.</i> , 2002
日本北海道南部 亲潮区	1.2	330	24		<i>Eurytemora affinis</i>	0—5.6	Kobari <i>et al.</i> , 2003 ^{&}
					<i>Neocalanus cristatus</i>	13.8 (最大)	
					<i>Neocalanus plumchirus</i>	14.6	
					<i>Neocalanus flemingeri</i>	2.8	
					<i>Eucalanus bungii</i>	5.5	
旧金山湾	0.5	未过滤	12—24	浮游动物轮	<i>Acartia</i> spp.	0—1.5	Bollens <i>et al.</i> , 2003
智利沿岸	0.5	200	15—20, 黑暗	浮游动物轮	多种桡足类	0—16.67	Vargas <i>et al.</i> , 2004
地中海西北部	0.64	100	24	加营养盐	多种桡足类	0.2—4.5	Broglia <i>et al.</i> , 2004
北大西洋	0.2	未过滤	24, 黑暗	加营养盐	<i>Oithona similis</i>	0—0.9	Castellani <i>et al.</i> , 2005
阿拉斯加湾	2.3	200	24	加营养盐	<i>Neocalanus cristatus</i>	7.3—70.8	Liu <i>et al.</i> , 2005a
密西西比河口	2.4	200	24	加营养盐	桡足类群体	按单位体重	Liu <i>et al.</i> , 2005b
旧金山湾	0.5	未过滤	12		<i>Acartia</i> spp.	0.2—3.0	Gifford <i>et al.</i> , 2007
英吉利海峡	1.2, 2.3	200	24		<i>Oithona davisae</i>	0.6—2.1	Fileman <i>et al.</i> , 2007
					<i>Calanus helgolandicus</i>	7.4—17.3	
					<i>Para-Pseudocalanus</i> spp.	0.3—4.2	
	0.55	100	24	浮游动物轮	<i>Acartia clausae</i>	0.5—1.9	Dutz <i>et al.</i> , 2008
郁陵海盆	2.3 L	200*	20—24		<i>Calanus sinicus</i>	未给出清滤率	Yang <i>et al.</i> , 2009
英吉利海峡		200*	24		<i>Neocalanus plumchirus</i>	98.0 (最大)	Fileman <i>et al.</i> , 2010
					<i>Calanus helgolandicus</i> , <i>Acartia clausae</i>	5.7	
京畿道湾	1.3	200*	24		<i>Acartia hongii</i>	2.9—8.7	Yang <i>et al.</i> , 2010
土耳其海峡	2	150	24		<i>Acartia clausae</i>	5.8—20.8	Zervoudaki <i>et al.</i> , 2011
					<i>Centropages typicus</i>	10.4—16.6	

&: 没有给出数值, 根据文章中的图估计; *: 反向过滤

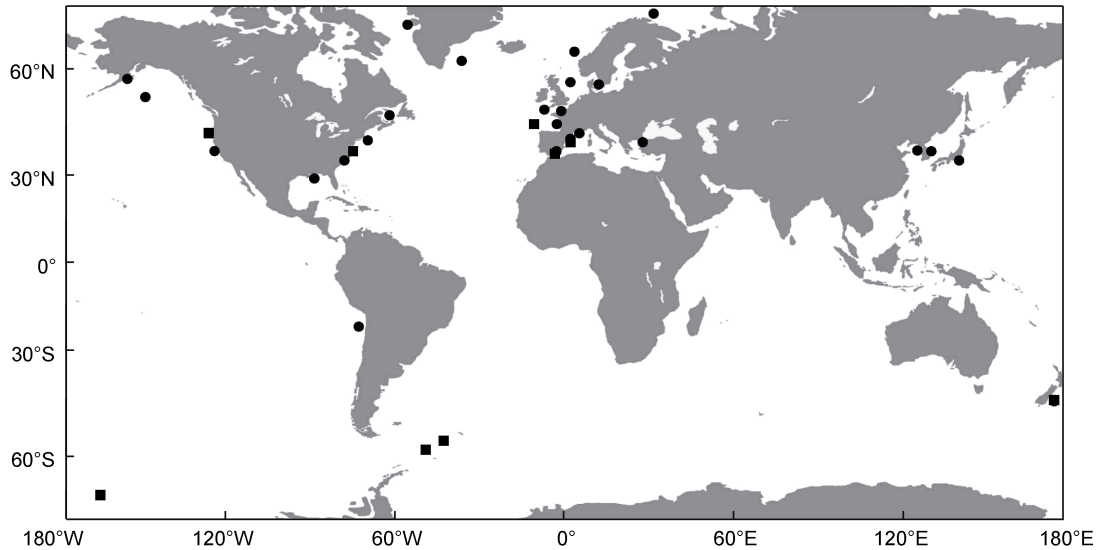


图2 自然海区现场的浮游纤毛虫被桡足类摄食的研究地点分布图

Fig.2 Locations of in situ incubation stations for planktonic ciliates ingested by copepods

●: 只有摄食实验; ■: 摄食实验和摄食压力

的海水用过滤的方法排除其他摄食者, 用来过滤的筛绢孔径最小为 $20\mu\text{m}$, 最大为 $400\mu\text{m}$ 。有的培养中为了消除桡足类代谢营养盐造成的影响, 在培养瓶中加入富了营养盐(表 2)。温度的模拟主要有恒温室和流水控温培养, 扰动的模拟为浮游动物轮。光照方面要考虑的问题主要是模拟自然的光照周期和避免强光照射。

Roman 等(1980)研究了用培养瓶进行现场桡足类摄食实验的牢笼效应(containment effect)或称瓶子效应(bottle effect), 那时的桡足类摄食实验主要是研究对浮游植物的摄食, 因此 Roman 等(1980)的结果显示培养过程中桡足类会释放营养盐, 从而导致培养瓶中浮游植物生长快一些, 导致低估对浮游植物的摄食。在桡足类摄食纤毛虫的培养实验中, 牢笼效应也可能导致培养瓶中纤毛虫的生长也快一些, 但是没有研究对此进行评估, 所有的研究中都没有考虑牢笼效应。

现场培养的方法也存在一些问题。这个方法的前提是假设纤毛虫的减少是由桡足类造成的, 但是这个假设是有问题的, 一些其他因素也可能导致纤毛虫的减少, 如遇到气泡或过度扰动(Gifford, 1985, 1993)。Gifford 等(2007)的培养中, 海水没有过滤的主要目的就是尽量减少对纤毛虫的伤害。培养过程中无壳纤毛虫的死亡也是个问题, 例如没有添加桡足类的对照瓶中无壳纤毛虫的死亡率达 80%(Tiselius, 1989)。

大多数海上添加桡足类培养是对几个种进行培养, 对桡足类群体进行的研究较少。在海上培养的桡足类种类(表 2)有: *Acartia* 属(*A. bifilosa*, *A. clause*, *A. hongii*, *A. longiremis*, *A. tonsa*), *Calanus* 属(*C. finmarchicus*, *C. helgolandicus*, *C. pacificus*, *C. sinicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*), *Centropages* 属(*C. abdominalis*, *C. cherchiaie*, *C. hamatus*, *C. typicus*), *Eucalanus* 属(*E. bungii*, *E. pileatus*), *Neocalanus* 属(*N. cristatus*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri*), *Oithona* 属(*O. davisae*, *O. similis*)和 *Temora* 属(*T. longicornis*)。桡足类六足幼体的摄食也得到研究(Stoecker *et al*, 1987; Dolan, 1991; Fessenden *et al*, 1994; Merrell *et al*, 1998)。

3.2 原位培养研究桡足类摄食纤毛虫的结果

桡足类对纤毛虫的清滤率最大为 *C. hyperboreus* 的 $162.5\text{mL}/(\text{ind}\cdot\text{h})$, 其次为 *C. helgolandicus* 的 $98\text{mL}/(\text{ind}\cdot\text{h})$ 和 *N. cristatus* 的 $70.8\text{mL}/(\text{ind}\cdot\text{h})$, 其他大多数清滤率低于 $40\text{mL}/(\text{ind}\cdot\text{h})$ (表 2)。桡足类体长(或体重)增加, 清滤率增加, 但是单位体重的清滤率却随体长增加而减小, 即个体小的桡足类摄食比较活跃(Levinsen *et al*, 2000)。

有的培养实验把纤毛虫分成不同的粒径, 例如 Levinsen 等(2000)、Liu 等(2005a)和 Fileman 等(2007)把纤毛虫分为 $20\mu\text{m}$ 以上和 $20\mu\text{m}$ 以下两个体长组, Vincent(2001)分为 $40\mu\text{m}$ 以上和以下, Koski 等(2002)分为 $30\mu\text{m}$ 以上和以下。这些培养结果表明, 桡足类对纤毛虫的清滤率随纤毛虫尺寸的增加而增加(Tiselius,

1989; Nejstgaard *et al*, 1997)。

目前几乎所有的实验结果(Gifford *et al*, 1988; Atkinson, 1996; Castellani *et al*, 2005)都表明, 桡足类对纤毛虫的清滤率大于对浮游植物的清滤率, 说明桡足类倾向于选择摄食纤毛虫。这种选择性摄食的原因可能是纤毛虫的粒径比较大, 悬浮摄食的桡足类对大颗粒的清滤率较大, 也可能是伏击摄食的桡足类的行为具有选择性。与摄食藻类相比, 桡足类摄食纤毛虫有很多好处, 纤毛虫的粒径较大, 大多数的桡足类等浮游动物倾向于摄食粒径较大的颗粒。纤毛虫 C:N 比例比藻类低, 蛋白质含量较高(Kiorboe *et al*, 1985; Stoecker *et al*, 1990), 纤毛虫还可以合成桡足类不能合成的不饱和脂肪酸(Sanders *et al*, 1993; Breteler *et al*, 1999, 2004), 从而有利于桡足类的生长。

Calbet 等(2005)对已有的桡足类摄食纤毛虫资料进行了总结, 估计了纤毛虫在桡足类饵料中的比例, 当浮游植物的生物量为 <50 $\mu\text{g C/L}$ 、50—500 $\mu\text{g C/L}$ 、>500 $\mu\text{g C/L}$ 时, 纤毛虫在桡足类饵料中的平均贡献

分别为 49%、25%、22%, 即随着浮游植物生物量的增加, 纤毛虫在桡足类饵料中的贡献减少。

4 自然海区桡足类对纤毛虫的摄食压力

根据自然海区桡足类的丰度和桡足类对纤毛虫的清滤率可以估计桡足类群体对纤毛虫的摄食压力。根据现场测定的清滤率和桡足类丰度进行估计的研究不多(Dolan, 1991; Fessenden *et al*, 1994; Atkinson, 1996; Atkinson *et al*, 1996; Lonsdale *et al*, 2000; Batten, 2001; Calbet *et al*, 2002; Zeldis, 2002; Broglio *et al*, 2004), 分布的海区也主要是海湾和离岸很近的海区(图 2), 除 Dolan(1991)和 Fessenden 等(1994)报导桡足类群体摄食纤毛虫生物量的摄食压力为 45%—200% 外, 其他研究结果均比较一致: 桡足类群体对纤毛虫生物量的摄食压力大约为每天 5%(表 3)。Dolan(1991)研究发现, 在切萨皮克湾的表层桡足类(主要是幼体)的丰度高达 80ind./L, 这是近岸富营养水体中的情况, 因此桡足类对纤毛虫的摄食压力较高。

表 3 不同海区现场培养得出的纤毛虫每天被中型浮游动物(主要是桡足类)摄食的压力
Tab.3 Grazing pressure of mesozooplankton (mainly copepods) on ciliates by in situ incubation

海区	对纤毛虫现存量的摄食压力 (括号中为平均值, 单位: %)	对纤毛虫生产力的摄食压力 (%)	参考文献
切萨皮克湾	34—200		Dolan, 1991
俄勒冈沿海	25—45		Fessenden <i>et al</i> , 1994
南乔治亚岛	5.7		Atkinson <i>et al</i> , 1996
罗斯海*	0.3—4.8		Lonsdale <i>et al</i> , 2000
加里西亚沿海**	0.91—3.25 (1.4)	2.38—51.4	Batten <i>et al</i> , 2001
阿尔沃兰海	0.3—3.5 (1.4)		Calbet <i>et al</i> , 2002
新西兰副热带锋区	6.4	21.3	Zeldis <i>et al</i> , 2002
地中海西北	0.4—6.9 (2.4)		Broglio <i>et al</i> , 2004

*: *Oithona* spp. 对纤毛虫的摄食压力; **: 桡足类对微型浮游动物的摄食压力

此外, Fileman 等(2007)的研究结果表明, 英国 Celtic 海的桡足类群体对原生动物 PZP(protozooplankton, 主要为纤毛虫和异养甲藻)的摄食压力与水华暴发有关, 水华期和非水华期的摄食压力分别为 2%—10% 和 12%—17%。Fileman 等(2010)研究发现, 英吉利海峡桡足类 *Calanus helgolandicus* 和 *Acartia clausi* 的种群对 PZP 的摄食压力在 2002 年为 3%—32%(平均 17%), 2003 年为 0.1%—15%(平均 3%), 其研究结果表明桡足类对 PZP 的摄食压力与调查年份也有关。

根据桡足类的摄食能力在一定程度上可以估计摄食压力与桡足类丰度的关系。Stoecker 等(1985)计算 *Acartia* spp. 的丰度为 3—4ind./L 时, 就可以控制砂

壳纤毛虫 *Favella* sp. 的生长。Calbet 等(2005)总结了桡足类摄食纤毛虫的摄食率为 0.016—0.029 $\mu\text{g C}_{\text{纤毛虫}}/(\mu\text{g C}_{\text{桡足类}}\cdot\text{d})$, 要每天摄食纤毛虫生物量的 5%, 需要桡足类(每只体重为 10 $\mu\text{g C}$)的丰度为 0.7ind./L。

Nielsen 等(1994)使用文献中的清滤率和桡足类的丰度估计桡足类对 >50 μm ESD(equivalent spherical diameter, 等效球体直径)纤毛虫的摄食压力与纤毛虫的生长率相抵, 但是小个体纤毛虫的生长率要大于桡足类群体对其摄食压力。

5 结语

自 20 世纪 80 年代以来, 人们开始在实验室内和

海上现场研究浮游桡足类对纤毛虫的摄食。实验室内有限的研究发现：桡足类对纤毛虫的摄食存在功能反应；相比于浮游植物，桡足类倾向于摄食纤毛虫；不同桡足类对纤毛虫有不同的摄食方式，有的纤毛虫有逃避桡足类摄食的行为。自然海区桡足类对纤毛虫的摄食研究主要在近岸海区，所用的方法较一致，多是在自然海区采集纤毛虫群体的样品，添加几个种类的桡足类，模拟现场环境进行对照培养实验。目前的研究方法还存在一些问题，例如没有考虑牢笼效应、气泡或过度扰动对纤毛虫的影响以及培养过程中纤毛虫的自然死亡等，这些都是在今后的研究中亟待解决的。原位培养研究桡足类摄食纤毛虫，得出了桡足类对纤毛虫的清滤率与桡足类和纤毛虫的粒级有关；桡足类对纤毛虫的清滤率大于对浮游植物的清滤率，这个结果与室内研究一致。根据自然海区桡足类的丰度和桡足类对纤毛虫的清滤率可以估计桡足类群体对纤毛虫的摄食压力，得出的结果较一致，大约为每天 5%。目前已经开展研究的海区多是近岸海区，对大洋的研究较少，需要加强对大洋中桡足类摄食纤毛虫的研究。

参 考 文 献

- Atkinson A, 1996. Subantarctic copepods in an oceanic, low chlorophyll environment: ciliate predation, food selectivity and impact on prey populations. *Marine Ecology Progress Series*, 130(8): 85—96
- Atkinson A, Shreeve R S, Pakhomov E A *et al*, 1996. Zooplankton response to a phytoplankton bloom near South Georgia, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series*, 144(1): 195—210
- Ayakai T, 1987. Predation by *Acartia clausi* (Copepoda: Calanoida) on two species of tintinnids. *Marine Microbial Food Webs*, 2(1): 45—52
- Azam F, Fenchel T, Field J G *et al*, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10(3): 257—263
- Batten S D, Fileman E S, Halvorsen E, 2001. The contribution of microzooplankton to the diet of mesozooplankton in an upwelling filament off the northwest coast of Spain. *Progress in Oceanography*, 51(2): 385—398
- Berk S G, Brownlee D C, Heinle D R *et al*, 1977. Ciliates as food sources for marine planktonic copepods. *Microbial Ecology*, 4(1): 27—40
- Bollens G C R, Penry D L, 2003. Feeding dynamics of *Acartia* spp. copepods in a large, temperate estuary (San Francisco Bay, CA). *Marine Ecology Progress Series*, 257: 139—158
- Breteler W C M K, Koski M, Rampen S, 2004. Role of essential lipids in copepod nutrition: no evidence for trophic upgrading of food quality by a marine ciliate. *Marine Ecology Progress Series*, 274: 199—208
- Breteler W C M K, Schogt N, Baars M *et al*, 1999. Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids. *Marine Biology*, 135(1): 191—198
- Broglio E, Johansson M, Jonsson P R, 2001. Trophic interaction between copepods and ciliates: Effects of prey swimming behavior on predation risk. *Marine Ecology Progress Series*, 220: 179—186
- Broglio E, Jonasdottir S H, Calbet A *et al*, 2003. Effect of heterotrophic versus autotrophic food on feeding and reproduction of the calanoid copepod *Acartia tonsa*: relationship with prey fatty acid composition. *Aquatic Microbial Ecology*, 31(3): 267—278
- Broglio E, Saiz E, Calbet A *et al*, 2004. Trophic impact and prey selection by crustacean zooplankton on the microbial communities of an oligotrophic coastal area (NW Mediterranean Sea). *Aquatic Microbial Ecology*, 35(1): 65—78
- Calbet A, Broglio E, Saiz E *et al*, 2002. Low grazing impact of mesozooplankton on the microbial communities of the Alboran Sea: a possible case of inhibitory effects by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *Aquatic Microbial Ecology*, 26(3): 235—246
- Calbet A, Saiz E, 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*, 38(2): 157—167
- Caparroy P, Perez M T, Carlotti F, 1998. Feeding behaviour of *Centropages typicus* in calm and turbulent conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 168: 109—118
- Carlotti F, Radach G, 1996. Seasonal dynamics of phytoplankton and *Calanus finmarchicus* in the North Sea as revealed by a coupled one-dimensional model. *Limnology and Oceanography*, 41(3): 522—539
- Castellani C, Irigoien X, Harris R P *et al*, 2005. Feeding and egg production of *Oithona similis* in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 288: 173—182
- Conover R J, 1982. Interrelations between microzooplankton and other plankton organisms. *Annales de l'Institut Oceanographique*, Paris. Nouvelle Serie, 59: 31—46
- Dam H G, Peterson W T, Bellantoni D C, 1994. Seasonal feeding and fecundity of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in Long Island: Is omnivory important to egg production? *Hydrobiologia*, 292/293(1): 191—199
- Dolan J R, 1991. Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods. *Marine Biology*, 111(2): 303—309
- Dutz J, Koski M, Jonasdottir S H, 2008. Importance and nutritional value of large ciliates for the reproduction of *Acartia clausi* during the post spring-bloom period in the North Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 50(3): 261—277
- Fessenden L, Cowles T J, 1994. Copepod predation on phagotrophic ciliates in Oregon coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 107: 103—111
- Fileman E, Petropavlovsky A, Harris R, 2010. Grazing by the copepods *Calanus helgolandicus* and *Acartia clausi* on the protozooplankton community at station L4 in the western English Channel. *Journal of Plankton Research*, 32(5): 709—724
- Fileman E, Smith T, Harris R, 2007. Grazing by *Calanus helgolandicus* and *Para-Pseudocalanus* spp. on phytoplankton and protozooplankton during the spring bloom in the Celtic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 348(2): 70—84
- Frost B W, 1972. Effects of size and concentration of food particles on feeding behavior of marine planktonic copepod

- Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 17(6): 805—815
- Frost B W, 1975. A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 20(2): 263—266
- Gilbert J J, 1994. Jumping behaviour in the oligotrich ciliates *Strobilidium velox* and *Halteria grandinella*, and its significance as defence against rotifer predators. *Microbial Ecology*, 27(2): 189—200
- Gifford D J, 1985. Laboratory culture of marine planktonic oligotrichs (ciliophora, oligotrichida). *Marine Ecology Progress Series*, 23: 257—267
- Gifford D J, 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *Journal of Protozoology*, 38(1): 81—86
- Gifford D J, 1993. Consumption of protozoa by copepods feeding on natural microplankton assemblages. In: Kemp P F, Sherr B F, Sherr E B *et al* eds. *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers, London: 723—729
- Gifford D J, Dagg M J, 1988. Feeding of the estuarine copepod *Acartia tonsa* Dana: carnivory vs herbivory in natural microplankton assemblages. *Bulletin of Marine Science*, 43(3): 458—468
- Gifford D J, Dagg M J, 1991. The microzooplankton-mesozooplankton link: Consumption of planktonic protozoa by calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Murukawa. *Marine Microbial Food Webs*, 5(1): 161—177
- Gifford S M, Rollwagen-Bollens G, Bollens S M, 2007. Mesozooplankton omnivory in the upper San Francisco Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 348: 33—46
- Gismervik I, 2006. Top-down impact by copepods on ciliate numbers and persistence depends on copepod and ciliate species composition. *Journal of Plankton Research*, 28(5): 499—507
- Gismervik I, Andersen T, 1998. Prey switching by *Acartia clausei*: experimental evidence and implications of intraguild predation assessed by a model. *Marine Ecology Progress Series*, 45(3): 247—259
- Harding G C H, 1974. The food of deep-sea copepods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54: 141—155
- Heinle D R, Harris R P, Ustach J F *et al*, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Marine Biology*, 40(1): 341—353
- Hobbie J E, Daley R J, Jasper S, 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*, 33(5): 1225—1228
- Huo Y Z, Wang S W, Sun S *et al*, 2008. Feeding and egg production of the planktonic copepod *Calanus sinicus* in spring and autumn in the Yellow Sea, China. *Journal of Plankton Research*, 30(6): 723—734
- Irigoiien X, Head R, Klenke U *et al*, 1998. A high frequency time series at weather ship M, Norwegian Sea, during the 1997 spring bloom: feeding of adult female *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 172: 127—137
- Jakobsen H H, 2001. Escape response of planktonic protists to fluid mechanical signals. *Marine Ecology Progress Series*, 214: 67—78
- Johnson P W, Sieburth J M, 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnology and Oceanography*, 24: 928—935
- Jonsson P R, Tiselius P, 1990. Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Marine Ecology Progress Series*, 60(1): 35—44
- Kiorboe T, Mohlenberg F, Hamberger K, 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Marine Ecology Progress Series*, 26(1—2): 85—97
- Kiorboe T, Saiz E, Viitasalo M, 1996. Prey switching behaviour in the planktonic copepod *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series*, 143(1—3): 65—75
- Kiorboe T, Visser A W, 1999. Predation and prey perception in copepods due to hydromechanical signals. *Marine Ecology Progress Series*, 179: 81—95
- Kobari T, Shinida A, Tsuda A, 2003. Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Progress in Oceanography*, 57(3): 279—298
- Koski M, Schmidt K, Engstrom-Ost J *et al*, 2002. Calanoid copepods feed and produce eggs in the presence of toxic cyanobacteria *Nodularia spumigena*. *Limnology and Oceanography*, 47(3): 878—885
- Levinsen H, Turner J T, Nielsen T G *et al*, 2000. On the trophic coupling between protists and copepods in arctic marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 204: 65—77
- Liu H, Dagg M J, Strom S, 2005a. Grazing by the calanoid copepod *Neocalanus cristatus* on the microbial food web in the coastal Gulf of Alaska. *Journal of Plankton Research*, 27(7): 647—662
- Liu H, Dagg M J, Wu C J *et al*, 2005b. Mesozooplankton consumption of microplankton in the Mississippi River plume, with special emphasis on planktonic ciliates. *Marine Ecology Progress Series*, 286: 133—144
- Lonsdale D, Caron D A, Dennett M R *et al*, 2000. Predation by *Oithona* spp. on protozooplankton in the Ross Sea, Antarctic. *Deep-Sea Research II*, 47(15): 3273—3283
- Merrell J R, Stoecker D K, 1998. Differential grazing on protozoa microzooplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. *Journal of Plankton Research*, 20(2): 289—304
- Mullin M M, 1966. Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean. In: Barnes H ed. *Some Contemporary Studies in Marine Science*. George Allen and Unwin Ltd., London, England: 545—554
- Nakamura Y, Turner J T, 1997. Predation and respiration by the small cyclopoid copepod *Oithona similis*: how important is feeding on ciliates and heterotrophic flagellates. *Journal of Plankton Research*, 19(9): 1275—1288
- Nejstgaard J C, Gismervik I, Solberg P T, 1997. Feeding and reproduction by *Calanus finmarchicus*, and microzooplankton grazing during mesocosm blooms of diatoms and the coccolithophore *Emiliana huxleyi*. *Marine Ecology Progress Series*, 147: 197—217
- Nielsen T G, Kiorboe T, 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystems: 2. ciliates. *Limnology and Oceanography*, 39(3): 508—519
- Ohman M D, Runge J A, 1994. Sustained fecundity when phytoplankton resources are in short supply: omnivory by *Calanus finmarchicus* in the gulf of St. Lawrence. *Limnology and Oceanography*, 39(1): 21—36
- Perez M T, Dolan J R, Fukai E, 1997. Planktonic oligotrich ciliates in the NW Mediterranean: growth rates and consumption by copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 155(89): 89—101
- Peterson W T, Dam H G, 1996. Pigment ingestion and egg

- production rates of the calanoid copepod *Temora longicornis*: implications for gut pigment loss and omnivorous feeding. *Journal of Plankton Research*, 18(5): 855—861
- Porter K G, Pace M L, Nauwerck A, 1979. Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature*, 279: 563—565
- Robertson J R, 1983. Predation by estuarine zooplankton on tintinnid ciliates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 16(1): 27—36
- Roman M R, Rublee P A, 1980. Containment effects in copepod grazing experiments: a plea to end the black box approach. *Limnology and Oceanography*, 25(6): 982—990
- Saiz E, Kiorboe T, 1995. Predatory and suspension-feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Marine Ecology Progress Series*, 122(1—3): 147—158
- Sanders R W, Wickham S A, 1993. Planktonic protozoa and metazoan: predation, food quality and population control. *Marine Microbial Food Webs*, 7(2): 197—223
- Sheldon R W, Nival P, Rassoulzadegan F, 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnology and Oceanography*, 31(1): 184—188
- Sherr E B, Sherr B F, 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnology and Oceanography*, 33(5): 1225—1227
- Sherr E B, Sherr B F, Paffenhofer G, 1986. Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a “missing link” in marine pelagic food webs? *Marine Microbial Food Webs*, 1(2): 61—80
- Sieburth J M, 1978. Bacterioplankton: nature, biomass, activity, and relationships to the protist plankton. *Journal of Phycology*, 14: 31
- Smetacek V, 1981. The annual cycle of the protozooplankton in the Kiel Bight. *Marine Biology*, 63(1): 1—11
- Stoecker D K, Capuzzo J M, 1990. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 12(5): 891—908
- Stoecker D K, Eglhoff D A, 1987. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 110(1): 53—68
- Stoecker D K, Sanders N K, 1985. Differential grazing by *Acartia tonsa* on a dinoflagellate and a tintinnid. *Journal of Plankton Research*, 7(1): 85—100
- Suzuki K, Nakamura Y, Hiromi J, 1999. Feeding by the small calanoid copepod *Paracalanus* sp. on heterotrophic dinoflagellates and ciliates. *Aquatic Microbial Ecology*, 17: 99—103
- Tiselius P, 1989. Contribution of aloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 56: 49—56
- Turner J T, 1984. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Acartia tonsa* and *Labidocera aestiva* from continental shelf waters near the mouth of the Mississippi River. *Marine Ecology*, 5(3): 265—282
- Turner J T, Anderson D M, 1983. Zooplankton grazing during dinoflagellate blooms in a Cape Code embayment, with observations of predation upon tintinnids by copepods. *Marine Ecology*, 4(4): 359—374
- Vargas C A, Gonzalez H E, 2004. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. I. Bacteria, microprotozoans and phytoplankton in the diet of copepods and appendicularians. *Aquatic Microbial Ecology*, 34(2): 151—164
- Verity P G, Paffenhofer G A, 1996. On assessment of prey ingestion by copepods. *Journal of Plankton Research*, 18(10): 1767—1779
- Vincent D, Hartmann H J, 2001. Contribution of ciliated microprotozoans and dinoflagellates to the diet of three copepod species in the Bay of Biscay. *Hydrobiologia*, 443(1—3): 193—204
- Waterbury J B, Watson S W, Guillard R R *et al*, 1979. Widespread occurrence of a unicellular marine planktonic cyanobacterium. *Nature*, 277: 293—294
- Wiadnyana N N, Rassoulzadegan F, 1989. Selective feeding of *Acartia clausi* and *Centropages typicus* on microzooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 53(1): 37—45
- Wu C, Dahms H, Buskey E J *et al*, 2010. Behavioral interactions of the copepod *Temora turbinata* with potential ciliate prey. *Zoological Studies*, 49(2): 157—168
- Yang E, Kang H, Yoo S *et al*, 2009. Contribution of auto- and heterotrophic protozoa to the diet of copepods in the Ulleung Basin, East Sea/Japan Sea. *Journal of Plankton Research*, 31(6): 647—659
- Yang E, Ju S, Choi J, 2010. Feeding activity of the copepod *Acartia hongii* on phytoplankton and micro-zooplankton in Gyeonggi Bay, Yellow Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88(2): 292—301
- Zeldis J, James M R, Grieve J *et al*, 2002. Omnivory by copepods in the New Zealand subtropical frontal zone. *Journal of Plankton Research*, 24(1): 9—23
- Zervoudaki S, Christou E D, Assimakopoulou G *et al*, 2011. Copepod communities, production and grazing in the Turkish Straits System and the adjacent northern Aegean Sea during spring. *Journal of Marine System*, 86(3): 45—56

MARINE PLANKTONIC COPEPODS GRAZING ON CILIATES: A REVIEW

ZHANG Wu-Chang¹, CHEN Xue^{1,2}, LI Hai-Bo^{1,2}, FENG Mei-Ping^{1,2},
YU Ying^{1,2}, ZHAO Yuan¹, XIAO Tian¹

(1. *Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China*; 2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract Since the 1960s, marine planktonic-copepods has been found to ingest ciliates indicated by direct or indirect evidence. In 1970s, clearance rates on ciliates were studied in laboratory, and were revealed between 0.1 and 58.1mL/(ind·h) in most cases. Different copepods have different ways to graze on ciliates, including ambush feeding and suspension feeding. Some ciliates have predator-deterrent strategies such as jumping. Studies on copepods predation on the ciliates in situ began in 1980s. Those studies showed that the clearance rates were below 40mL/(ind·h). Copepods clearance rates on ciliates were higher than that on phytoplankton, which suggests that copepods may feed selectively on ciliates. The grazing pressure can be estimated in the clearance rate and copepod abundance in situ. Grazing pressure was about 5% per day in most cases. Most of previous studies were conducted in coastal areas or in laboratory. Copepod grazing on ciliates in oligotrophic oceanic waters remains poorly understood.

Key words planktonic ciliates; copepods; grazing; clearance rate