

# 长江口几种优势桡足类对微型浮游动物的摄食研究\*

汤宏俊<sup>1,2</sup> 孙松<sup>1</sup>

(1. 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; 2. 中国科学院大学 北京 100049)

**摘要** 利用现场海水培养实验, 结合浮游动物网样数据, 研究长江口邻近海域几种优势桡足类(中华哲水蚤、背针胸刺水蚤、太平洋纺锤水蚤和精致真刺水蚤)对微型浮游动物的摄食影响。结果表明, 精致真刺水蚤虽然属于肉食性种类, 但几乎不摄食微型浮游动物; 其余三种杂食性桡足类中华哲水蚤、背针胸刺水蚤和太平洋纺锤水蚤对微型浮游动物(纤毛虫+异养甲藻)的摄食率分别为 0.66、0.09 和 0.59 $\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ , 分别占其日总摄食量的 29%、24%和 37%。其中, 异养甲藻在初始生物量和对桡足类饵料贡献上分别占整个微型浮游动物的 30%和 28%, 是微型浮游动物中一个重要的组成类群。中华哲水蚤对微型浮游动物的摄食率与初始食物浓度有显著的正相关关系, 并且对体长 $>20\mu\text{m}$  纤毛虫的清除率要明显高于对体长 $<20\mu\text{m}$  的纤毛虫( $P<0.01$ )的清除率, 表明其偏好摄食较大个体的食物。通过 Chesson 选择性指数显示, 尽管微型浮游动物在生物量上远小于浮游植物, 但桡足类能优先选择摄食微型浮游动物; 进一步结合网采浮游动物数据, 获得各站三种优势桡足类丰度平均占桡足类总丰度的 77%, 但它们对微型浮游动物现存生物量的摄食压力仅为 0.8%, 表明桡足类对微型浮游动物群落的下行控制作用并不明显, 仍有大部分微型浮游动物生物量未通过摄食途径进入到桡足类群落中。

**关键词** 桡足类; 微型浮游动物; 摄食; 长江口

中图分类号 Q178 doi: 10.11693/hyhz20140200059

微型浮游动物是对一类体长小于  $200\mu\text{m}$  的异养和混养浮游动物的总称, 它是海洋浮游食物网的重要组成部分(Dussart, 1965)。其中, 纤毛虫和异养甲藻是微型浮游动物的主要类群, 也是微食物网中的顶级摄食者, 它们既能大量摄食海洋浮游植物和微小型生物体(包括细菌和微小型鞭毛虫), 自身又能够作为后生浮游动物(如桡足类等)的食物来源, 由此充当微食物网和后生食物网的联系纽带, 有效促进以初级生产为主的低营养级的物质和能量向高营养级的转移(Sherr *et al.*, 1988)。同时, 因其在食物网中所处的特殊位置, 由此引发的上行和下行控制效应, 也将影响与其相关的各营养级的种群动态过程。因此, 研究纤毛虫、异养甲藻与桡足类之间的食物关系, 既有助于了解海洋食物网关键环节上的碳物质流动, 也

有助于从种群控制的角度解释一些生态学现象, 如赤潮、水母暴发等。

国外有关纤毛虫与桡足类的营养联系研究较多, 而受制于异养甲藻的现场保存和鉴定计数方法要求较高, 在研究中有涉及异养甲藻的则相对有限。Calbet 等(2005)总结已有的研究结果得出, 在具有不同营养状况的海区, 纤毛虫平均占桡足类日总摄食量的 30%, 平均每年可以通过摄食纤毛虫获得 2.0—2.4 Gt 的碳补充。相较之下, 国内的研究起步较晚, 有关的研究资料不多, 孙军等(2007)在长江口开展了中华哲水蚤对微型浮游动物摄食速率的估算以及 Huo 等(2008)在黄海进行的中华哲水蚤摄食研究中有所涉及, 且这些研究也均未考虑异养甲藻, 而事实上已有研究证明, 异养甲藻不仅在丰度和生物量上

\* 国家自然科学基金重点项目, 41230963 号; 中国科学院战略性先导科技专项(A 类), XDA11020305 号; 国家基金委创新研究群体科学基金项目, 41121064 号。汤宏俊, E-mail: tang\_0329@126.com

通讯作者: 孙松, 博士, 研究员, E-mail: sunsong@qdio.ac.cn

收稿日期: 2014-02-26, 收修改稿日期: 2014-04-28

有可能与纤毛虫相当(Lessard, 1991; Sherr *et al.*, 2007), 在对桡足类的食物贡献率上也可能超过纤毛虫(Suzuki *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2005), 因此有必要在研究中同时囊括这两大类群, 从而更全面的了解微型浮游动物与桡足类的摄食关系。

长江口邻近海域因其复杂的生态系统环境, 是我国近海生态学研究的重点关注区域。微型浮游动物作为该区域内一个重要的生物功能类群, 与其相关的生态学研究多以基础的数量分布调查为主, 营养生态学的研究则相对有限, 因此本研究选取该区域, 以优势桡足种作为代表, 进行现场摄食实验, 补充该海域这方面研究资料的不足, 以期从食物贡献、摄食偏好与群落控制等方面进一步认识微型浮游动物在该海域生态系统中所起的作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 调查站位和采样方法

于 2013 年春季(4 月)和夏季(8 月)分别搭载“科学三号”和“北斗号”科学考察船参加黄、东海两个航次的调查, 实验安排在长江口邻近海域进行, 春季选取 3 个站位, 夏季选取 5 个站位(图 1);

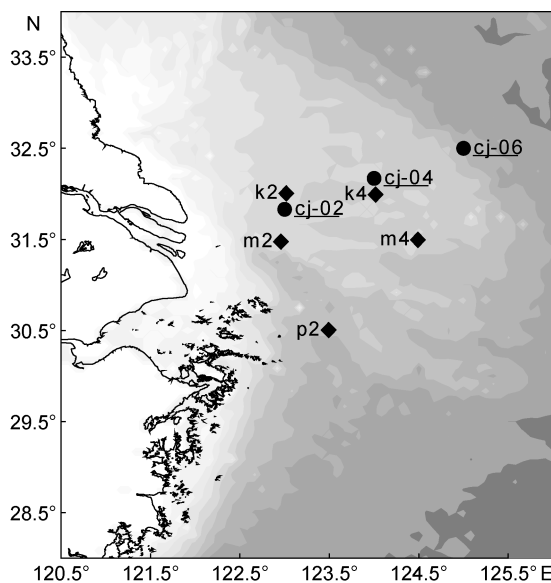


图 1 长江口实验站位

Fig.1 Sampling stations in Changjiang River estuary  
● 春季站位; ◆ 夏季站位

温度、盐度等基本水环境数据由 CTD 获得。使用标准浮游动物大网(网孔直径 500 $\mu$ m, 网口面积 0.5 m<sup>2</sup>)由底到表垂直拖拽采集浮游动物样品, 经 5% 甲醛固定保存带回, 视样品密度进行分样处理(1/2—

1/4)后, 在解剖镜下(NikonSMZ645)鉴别计数。

### 1.2 摄食实验

**1.2.1 采集优势桡足类** 标准浮游动物大网垂直拖网采集。将采集上来的样品小心地转移到装有现场海水的保温桶中。选取部分样品解剖镜下观察, 鉴定最优势的 1—2 种桡足种, 然后挑取一定数量健康、活泼的个体, 用表层海水暂养。

**1.2.2 采集培养用海水** 用 Rosette 采水器采集表层海水 20L, 虹吸滤过 200 $\mu$ m 的筛绢(以去除大个体摄食种)轻轻转移至塑料桶中。

**1.2.3 培养实验** 培养实验用的容器为经 HCl (10%)浸泡、超纯水冲洗过的 1L 聚碳酸酯瓶。实验设两个处理组, 一个为对照组不加桡足种, 一个为实验组添加桡足种(视个体大小 15—20 只)。对照组 5 个重复、实验组 3 个重复。将所有的培养瓶放置于前甲板的大培养箱中, 箱内盛有表层海水并通过抽水泵使海水循环流动, 同时加盖遮光布控制光照强度。培养过程中, 每隔 4h 轻轻颠倒培养瓶一次, 以保证饵料浮游生物分布均匀。实验结束后, 检查桡足种存活情况(发现均为活泼个体)。将桡足类收集经纯水冲洗后, 冰冻保存, 带回实验室烘干称重。培养开始 1h 后, 固定两瓶对照组作为初始样。培养 24h 后, 固定剩余的 3 瓶对照组和 3 瓶实验组样品, 记为终样。所有样品均混匀后取 500 mL, 加入 Lugol's 碘液(终浓度为 1%)进行固定, 避光保存。每次固定 500mL 样品的同时, 剩余的 500mL 水样用于叶绿素的测定。

### 1.3 样品处理和分析

将用于测定叶绿素 *a* 浓度的水样迅速过滤到 GF/F 玻璃纤维膜上并低温冻存, 带回实验室后, 经 90%丙酮萃取 24h 后, 运用荧光光度计(Turner Designs)测定叶绿素 *a* 浓度。

Lugol's 碘液固定的样品经沉淀浓缩后, 剩余 100mL 转移至样品瓶中, 取 25mL 在 Olympus IX51 倒置显微镜下放大 100/200 倍, 鉴定计数纤毛虫和异养甲藻, 每个类群至少计数 200 个个体, 不足 200 的全计数。纤毛虫按体长 <20、20—50 和 >50 $\mu$ m 分别计数。依据已有研究的经验(Lessard, 1991; Jeong, 1999; Sherr *et al.*, 2007; 曾祥波等, 2010), 异养甲藻只计数最主要的两个属: 原多甲藻属(*Protoperidinium* spp.)和环沟藻属(*Gyrodinium* spp.)作为代表, 在实际检测中也发现属于异养类型的甲藻中, 这两个属优势显著。

根据经验常数(Landry *et al.*, 1989; Atkinson, 1996),

将叶绿素含量转化成浮游植物碳生物量, 转化系数为 1 : 50。纤毛虫和异养甲藻用近似几何形状(球体、椭球体、圆锥体)计算个体体积, 运用体积生物量转化法: 无壳纤毛虫转化系数为  $0.19\text{pg}/\mu\text{m}^3$ , 砂壳纤毛虫用回归方程  $C_t = 444.5 + 0.053LV$  ( $LV$  为壳体积), 异养甲藻转化系数为  $0.14\text{pg}/\mu\text{m}^3$ 。

#### 1.4 计算

参照 Frost(1972)提出的公式, 计算桡足种对微型浮游动物和浮游植物的清滤率  $F$  (clearing rate)和摄食率  $I$  (ingesting rate)。

$$F = V * g / N, \quad I = F * \bar{C}$$

其中,  $V$  为培养体积(L),  $g$  为比摄食率( $\text{d}^{-1}$ ),  $N$  为添加的摄食种数量,  $\bar{C}$  为培养过程中食物的平均浓度( $\mu\text{gC/L}$ )。

另外, 作者采用 Chesson(1983)提出的选择性指数, 评价桡足种对不同食物组分的摄食偏好。

$$\alpha = \frac{r_i / p_i}{\sum (r_i / p_i)}$$

其中,  $\alpha$  为选择性指数,  $r_i$  表示对第  $i$  种食物组分的摄

食量占总摄食量的比例,  $p_i$  为第  $i$  种食物组分在初始可获得食物中所占比例。当  $\alpha < 1/N$  时, 表示具有排斥选择性; 当  $\alpha = 1/N$  时, 表示无选择性; 当  $\alpha > 1/N$  时, 表示具有偏好选择性。

## 2 结果

### 2.1 初始摄食条件, 微型浮游动物的生物量及组成类群

春夏季各调查站位微型浮游动物生物量平均为  $9.69\mu\text{gC/L}$  ( $1.53\text{—}33.77$ ) (图 2), 春季生物量明显低于夏季。春季各站(cj-02, cj-04, cj-06)生物量平均为  $1.81\mu\text{gC/L}$ , 夏季(p2, m2, m4, k2, k4)升高到  $14.41\mu\text{gC/L}$ , 最高值站位出现在 k2 站, 生物量可达  $33.77\mu\text{gC/L}$ 。各站微型浮游动物以纤毛虫类群中的无壳纤毛虫为主, 平均占总微型浮游动物生物量的 65.2%。总纤毛虫的生物量平均为  $6.73\mu\text{gC/L}$ , 高于异养甲藻的生物量  $2.95\mu\text{gC/L}$ 。在粒径组成上, 体长在  $20\text{—}50\mu\text{m}$  的纤毛虫所占比例最高(图 2b), 其次是体长  $>50\mu\text{m}$  的纤毛虫, 体长  $<20\mu\text{m}$  的纤毛虫比例最低, 一些站位如 cj-02、cj-04 几乎没有检测到  $<20\mu\text{m}$  的类群。

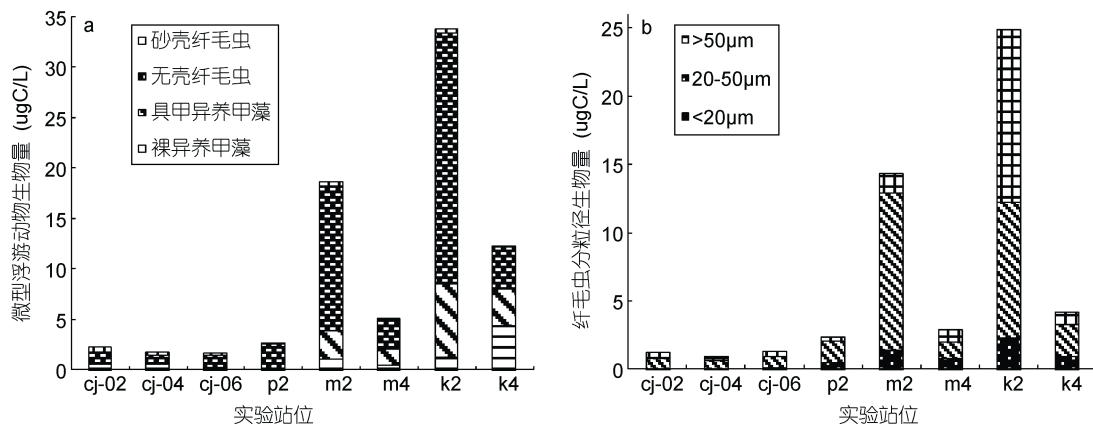


图 2 微型浮游动物初始生物量

Fig.2 Initial biomass of microzooplankton as the function of composition and size  
a. 微型浮游动物各类群; b. 无壳纤毛虫

### 2.2 摄食率

桡足类对微型浮游动物的摄食率大小随摄食种和食物种的不同而存在差异(表 1)。中华哲水蚤是长江口春、夏季桡足类群落最主要的优势种(徐兆礼等, 2005; 陈洪举等, 2009), 特别在春季的部分区域内可以成为唯一的优势种(覃涛等, 2011)。本次调查中, 春季各实验站位仅中华哲水蚤丰度平均占桡足类群落总丰度的 86.11% ( $76.27\text{—}96.58\%$ ) (表 2), 个别站位达到 95%以上, 优势明显; 而夏季虽然中华哲

水蚤丰度所占比例下降到 16.29%, 但仍然属于优势种之一, 这些调查结果与上述的研究结果一致。各站中华哲水蚤对纤毛虫的摄食率在  $0.12\text{—}1.54\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$  之间, 平均为  $0.47\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ , 对异养甲藻的摄食率低于纤毛虫, 为  $0.01\text{—}0.69\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ , 平均为  $0.19\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ ; 中华哲水蚤对整个微型浮游动物类群的摄食率(纤毛虫+异养甲藻)则为  $0.14\text{—}2.23\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ , 占其日总摄食量的 2%—65%, 平均贡献率为 29%(图 3)。分析中华哲水蚤对微型浮游

动物的摄食率与微型浮游动物的初始浓度之间的关系得出, 二者具有显著的线性正相关关系(图 4,  $r=0.98, P<0.01$ ), 因此中华哲水蚤在大多数情况下对微型浮游动物的摄食并未达到饱和状态, 其摄食大小受到食物浓度的限制。

另外, 中华哲水蚤对不同个体大小的食物的摄食也存在差异。结果显示, 中华哲水蚤对体长小于

20 $\mu\text{m}$ 、20—50 $\mu\text{m}$  和 >50 $\mu\text{m}$  的无壳纤毛虫的清滤率分别为 21—70 mL/(ind·d) [平均 43 mL/(ind·d)]、43—188 mL/(ind·d) [平均 113 mL/(ind·d)]和 80—204 mL/(ind·d) [平均 126 mL/(ind·d)], 经  $T$  检验发现, 中华哲水蚤对体长 20—50 $\mu\text{m}$  和 >50 $\mu\text{m}$  的无壳纤毛虫的清滤率之间差异不显著( $P>0.05$ ), 但均显著高于 <20 $\mu\text{m}$  的无壳纤毛虫的清滤率( $P<0.01$ )。

表 1 不同桡足种的摄食结果  
Tab.1 Feeding of different species of copepod

实验站位	摄食种	摄食率[ $\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ ]			总摄食碳量 [ $\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ ]	呼吸需碳量 [ $\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ ]
		浮游植物	纤毛虫	异养甲藻		
cj-02	中华哲水蚤	0.46(65)	0.22(119)	0.08(127)	0.77	1.91
cj-04	中华哲水蚤	1.34(66)	0.18(75)	0.06(90)	1.59	1.98
cj-06	中华哲水蚤	0.30(35)	0.12(55)	0.02(57)	0.44	1.58
p2	中华哲水蚤	0.12(22)	0.13(102)	0.01(128)	0.26	6.34
	背针胸刺哲水蚤	0.30(60)	0.08(64)	0.01(146)	0.39	0.98
m2	中华哲水蚤	8.09(39)	1.07(122)	0.31(264)	9.48	7.25
m4	中华哲水蚤	13.93(108)	0.17(81)	0.12(128)	14.23	6.54
	精致针刺哲水蚤	—	-0.15(-35)	-0.05(-30)	—	9.63
k2	中华哲水蚤	13.73(65)	1.54(109)	0.69(247)	15.96	7.03
	太平洋纺锤水蚤	1.26(4)	0.45(22)	0.14(21)	1.85	0.99
k4	中华哲水蚤	0.33(10)	0.29(101)	0.32(234)	0.95	7.76

摄食率括号内数值表示清滤率[mL/(ind·d)],呼吸需碳量=呼吸率( $R$ ) $\times$ 呼吸熵( $Q$ ) $\times 12/22.4\times 24$ ,  $\ln R = -0.2512 + 0.7886 \ln W + 0.0490T$  (Ikeda, 1985),  $R$  即呼吸率[ $\mu\text{L O}_2/(\text{ind}\cdot\text{h})$ ],  $W$  为个体干重(mg/ind),  $T$  为水温( $^{\circ}\text{C}$ ),  $Q=0.97$  (Gnaiger, 1983)。—表示未计算

表 2 各站不同桡足种的丰度  
Tab.2 Abundance of different species of copepod

实验站位	摄食种	丰度(ind/ $\text{m}^3$ )	占桡足类群落总丰度百分比
cj-02	中华哲水蚤	21.89	76.27%
cj-04	中华哲水蚤	14.29	85.47%
cj-06	中华哲水蚤	23.21	96.58%
p2	中华哲水蚤	24.28	28.13%
	背针胸刺水蚤	9.54	11.06%
	太平洋纺锤水蚤	8.42	9.76%
m2	中华哲水蚤	24.00	5.99%
	背针胸刺水蚤	341.79	85.33%
	太平洋纺锤水蚤	10.48	2.62%
m4	中华哲水蚤	44.47	34.29%
	背针胸刺水蚤	3.63	2.80%
	太平洋纺锤水蚤	18.23	14.06%
k2	中华哲水蚤	20.42	4.31%
	背针胸刺水蚤	6.74	1.42%
	太平洋纺锤水蚤	372.42	78.62%
k4	中华哲水蚤	4.68	8.73%
	背针胸刺水蚤	0.20	0.36%
	太平洋纺锤水蚤	38.24	71.27%

长江口夏季另外两种优势的桡足种, 背针胸刺水蚤和太平洋纺锤水蚤, 对纤毛虫的摄食均大于异养甲藻, 对整个微型浮游动物群落的摄食率分别为 0.09 $\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ 和 0.59 $\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ , 占日总摄食量的 24%和 37%。而精致真刺水蚤对纤毛虫和异养甲藻的摄食均不明显(为负值)。

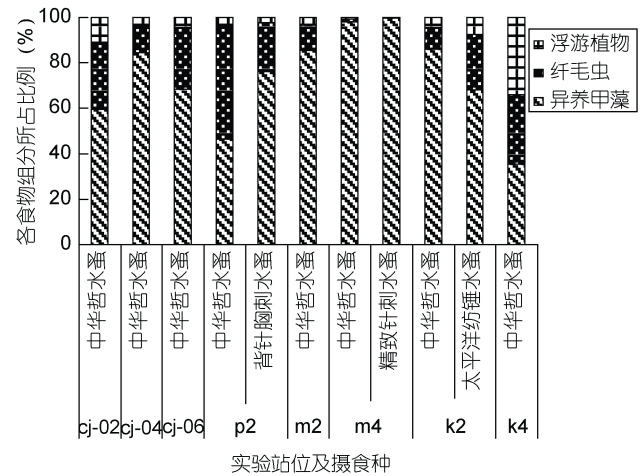


图 3 各摄食种不同食物组所占比例

Fig.3 Ration of different food item in the diet of predators

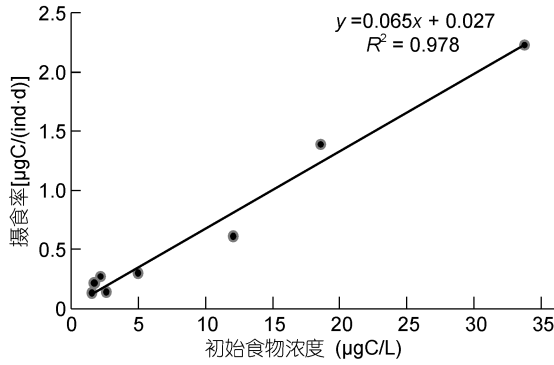


图 4 中华哲水蚤摄食率与微型浮游动物初始浓度

Fig.4 Relationship between ingestion rate of *C. sinicus* and the initial concentration of microzooplankton

在对不同种间摄食率进行比较时,为排除个体之间的大小差异,作者将摄食结果统一用单位含碳量上的摄食率表示,结果表明,最高的为太平洋纺锤水蚤,其对微型浮游动物的单位碳摄食率为 0.10  $\mu\text{gC}/(\mu\text{gC}\cdot\text{d})$ ,其次是背针胸刺水蚤和中华哲水蚤,为 0.02  $\mu\text{gC}/(\mu\text{gC}\cdot\text{d})$ 和 0.01 $\mu\text{gC}/(\mu\text{gC}\cdot\text{d})$ ,精致真刺水蚤则未摄食微型浮游动物。

### 2.3 食物选择性

食物选择性指数表明,桡足类对微型浮游动物与浮游植物的摄食选择性存在明显差异(表 3)。除精

致针刺水蚤外,其余三种桡足种在所有实验中均表现出对微型浮游动物(纤毛虫和异养甲藻)一致的偏好选择性,具体体现在对微型浮游动物的实际摄食比例要高于以初始食物比例为参考的预期值(如图 5b,所有数据点均落入 1:1 趋势线的上方),而对浮游植物则相对排斥,浮游植物不被优先选择摄食。

表 3 选择性指数  
Tab.3 Selectivity index

摄食种	站位	chession 指数		
		纤毛虫	异养甲藻	浮游植物
中华哲水蚤	cj-02	0.37	0.46	0.17
	cj-04	0.42	0.38	0.20
	cj-06	0.39	0.41	0.20
	p2	0.39	0.51	0.10
背针胸刺水蚤	m2	0.40	0.45	0.15
	m4	0.34	0.35	0.31
太平洋纺锤水蚤	k2	0.33	0.45	0.22
	k4	0.55	0.32	0.13
精致针刺水蚤	p2	0.26	0.62	0.25
	k2	0.36	0.56	0.08
精致针刺水蚤	m4	—	—	—

指数值大于 0.33(1/食物种数),小于 0.33 表明排斥选择,—表示未计算

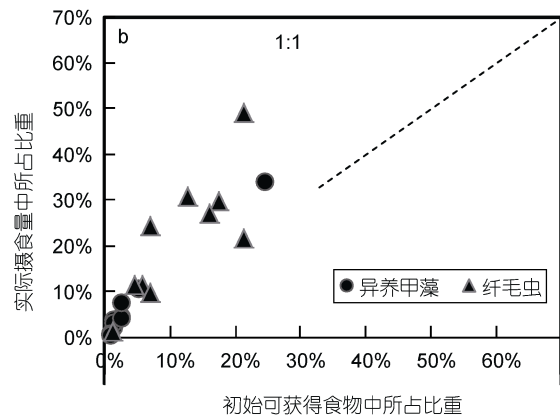
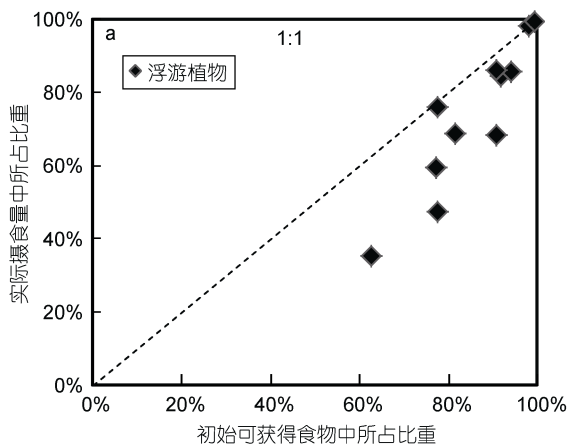


图 5 浮游植物和微型浮游动物在初始环境中和在摄食量中所占百分比关系

Fig.5 Relative percentage of a certain prey in the diet of copepod as a function of their relative biomass in the environment  
a. 浮游植物; b. 微型浮游动物, 数据点位于 1:1 趋势线上方表明正向选择

### 2.4 桡足类的摄食压力

实验所用自然海水采自表层,假设微型浮游动物在水体中分布较为均匀,根据实验所测清滤率以及实验站位所采桡足类样品测得的丰度,可以估算各站实验所用的几种优势的桡足类(中华哲水蚤、背针胸刺水蚤和太平洋纺锤水蚤)在自然水体生态系统

中对整个微型浮游动物群落现存量的日摄食压力为 0.11%—3.52%(平均 0.77%)(表 4)。其中对纤毛虫现存量的日摄食压力为 0.11%—2.19%(平均 0.62%),对异养甲藻现存量的日摄食压力均高于纤毛虫,为 0.13%—5.64%(平均 1.11%)。由于缺少足够多种的桡足类进行摄食实验,作者无法进一步估算出整个桡足类群

表 4 各站所用桡足种对微型浮游动物现存量的摄食压力  
Tab.4 Grazing impact of Predators on standing stock of microzooplankton

站位	摄食种丰度	摄食压力		
		纤毛虫	异养甲藻	微型浮游动物
cj-02	中华哲水蚤	0.26%	0.28%	0.26%
cj-04	中华哲水蚤	0.11%	0.13%	0.11%
cj-06	中华哲水蚤	0.13%	0.13%	0.14%
p2	中华哲水蚤	0.25%	0.31%	0.25%
	背针胸刺水蚤	0.06%	0.14%	0.09%
	太平洋纺锤水蚤	0.02%	0.02%	0.02%
m2	中华哲水蚤	0.29%	0.63%	0.32%
	背针胸刺水蚤	2.19%	4.98%	3.17%
	太平洋纺锤水蚤	0.02%	0.02%	0.02%
m4	中华哲水蚤	0.36%	0.57%	0.44%
	背针胸刺水蚤	0.02%	0.05%	0.03%
	太平洋纺锤水蚤	0.04%	0.04%	0.04%
k2	中华哲水蚤	0.22%	0.50%	0.27%
	背针胸刺水蚤	0.04%	0.10%	0.06%
	太平洋纺锤水蚤	0.84%	0.78%	0.81%
k4	中华哲水蚤	0.05%	0.11%	0.07%
	背针胸刺水蚤	0.00%	0.00%	0.00%
	太平洋纺锤水蚤	0.09%	0.08%	0.08%

落对微型浮游动物的摄食压力,但从各站计数的三种桡足类丰度占桡足类群落总丰度的比例(平均 77%) (表 2)来看,它们的摄食压力在一定程度上代表了整个桡足类群落的摄食压力。

### 3 讨论

本文选取长江口几种优势的桡足种(中华哲水蚤、背针胸刺水蚤、精致真刺水蚤和太平洋纺锤水蚤),通过现场海水培养实验,研究该海域桡足类与微型浮游动物的摄食关系。结果表明,精致真刺水蚤虽然属于肉食性桡足类(李少菁,1964),但其并不摄食微型浮游动物。在加入精致真刺水蚤的处理组中,微型浮游动物生物量反而略高于未加入的空白对照组。这可能是由于肉食性的精致真刺水蚤能够捕食桡足类幼体(包括无节幼体和桡足幼体)等小型后生浮游动物,进而减轻处理组中微型浮游动物被这些小型后生浮游动物的摄食压力,使其生物量反而高于对照组。为了进一步验证这一推论,作者再次取样并计数处理组和对照组中桡足类幼体的丰度,发现处理组中的桡足类幼体丰度(63 ind/L)明显低于空白对照组中桡足类幼体的丰度(113 ind/L),在两实验组其它实验处理方式相同的情况下,可以认为精致水蚤

的加入确实导致了桡足类幼体的减少,支持上述推论。鉴于这一结果和推论,作者在接下来关于微型浮游动物与桡足类摄食关系的讨论中,将不再考虑精致真刺水蚤。

#### 3.1 食物组成和摄食率

其它实验结果表明,微型浮游动物是桡足类的重要食物组成成分。虽然在初始可利用的食物总碳生物量上,微型浮游动物所占比例平均仅为 16% (2%—37%),但其对桡足类的饵料贡献率可达 29% (2%—65%)。孙军等(2007)估算过长江口中华哲水蚤对微型浮游动物的摄食速率,认为微型浮游动物在中华哲水蚤食物中所占比例为 23% (1%—55%),与本文研究结果接近。Huo 等(2008)在黄海春、秋季进行的中华哲水蚤现场摄食实验得出,微型浮游动物在春、秋季对中华哲水蚤的饵料贡献分别达 1.5%—36.17%和 15.10%—33.09%。而在世界其它海域的研究多以纤毛虫作为微型浮游动物的代表,同时考虑异养甲藻的研究不多。Calbet 等(2005)通过收集有关桡足类对纤毛虫的摄食研究的文献,这些研究涉及世界多个海区,在不同的营养状态以及采用不同的摄食种条件下,总结出纤毛虫平均占桡足类日总碳摄食量的 30%,与本研究结果较为一致。需要指出的是,虽然

从食物贡献率上微型浮游动物不足一半, 低于浮游植物的贡献, 但本研究实际测得的桡足类对微型浮游动物的清滤率为 98 mL/(ind·d), 要显著高于对浮游植物清滤率 48 mL/(ind·d) ( $P < 0.01$ ), 只是由于微型浮游动物现存生物量( $10 \mu\text{gC/L}$ )要小于浮游植物( $119 \mu\text{gC/L}$ ), 所以在绝对摄食量上(摄食量=清滤率\*生物量), 微型浮游动物所占比例低于浮游植物。

同样的情况也出现在桡足类对微型浮游动物不同类群之间(纤毛虫和异养甲藻)的摄食结果中, 虽然桡足类对纤毛虫的绝对摄食量高于异养甲藻, 但进一步分析数据发现, 除各别站位(cj-02, cj-06)桡足类对纤毛虫和异养甲藻的清滤率接近外, 其余大部分站位桡足类对异养甲藻的清滤率均显著大于纤毛虫(表 1)。此外, 从各站位初始浓度来看, 异养甲藻生物量可以占据总微型浮游动物生物量的 30% (图 2), 如果把更多的异养甲藻种类计数在内的话, 这个比例还会更高。可见在该海域异养甲藻不管是作为桡足类的食物来源还是微型浮游动物的组成类群, 其作用并不亚于纤毛虫, 不容忽视, 过去单以纤毛虫作为微型浮游动物代表的做法仍然值得商榷。事实上, 在世界其它海域的一些类似研究也已经从这两方面证实了异养甲藻的重要性(Lessard, 1991; Suzuki *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2005; Sherr *et al.*, 2007)。

从实验结果还可以看出, 微型浮游动物对桡足类的饵料贡献大小与所处海域生态系统的营养状况相关。在寡营养的区域(浮游植物浓度低于  $25 \mu\text{gC/L}$ ), 微型浮游动物对桡足类饵料贡献率较高(平均 38%), 一些站位其贡献大小甚至超过浮游植物; 而在营养较高的区域(浮游植物浓度高于  $250 \mu\text{gC/L}$ ), 微型浮游动物的贡献较低(占桡足类日摄食量的 16%)。这一结论也出现在 Gifford 等(1988)和 Fessenden 等(1994)的研究中。除了现存生物量的影响因素外, 这可能还与不同营养状态下浮游植物群落的粒径结构有关。前文中提到, 桡足类对微型浮游动物的摄食率与食物个体大小有关, 其对体长  $> 20 \mu\text{m}$  的类群的摄食率要明显高于对  $< 20 \mu\text{m}$  类群的摄食率。这一现象可能也表现在对浮游植物群落的摄食上。通过同步的现场叶绿素分粒级测定发现, 在浮游植物浓度较低的几个实验站位(cj-06, p2, k4), 浮游植物群落以微型和微微型浮游植物为主, 该粒径大小的浮游植物可能不是桡足类最适口的食物, 从而限制了桡足类对它们的摄食, 也就相对增加了桡足类对微型浮游动物的摄食比例。

### 3.2 摄食与代谢需求

从摄食与代谢需求上看, 仅仅摄食微型浮游动物并无法满足桡足类的呼吸代谢需求。对微型浮游动物的碳摄入量仅达到桡足类呼吸需碳量的 1%—59%(表 1), 并且在 cj-02、cj-04、cj-06、p2、k4 站位, 即使算入浮游植物的摄食碳量, 桡足类的日总摄食量也无法满足其代谢需求。这一方面可能与春季较低的温度以及一些区域内较低的食物浓度降低了桡足类的摄食活跃度有关; 另一方面也表明本研究中未涉及的其它食物组分, 如微型鞭毛虫、桡足类的无节幼体、卵以及水体中其它一些有机碎屑等, 补充了桡足类生长代谢所需要的碳量。此外, 需要指出的是, 自然水体中桡足类、微型浮游动物和浮游植物之间存在相互的营养级联关系。在本次实验处理中, 由于缺少同步的微型浮游动物对浮游植物的摄食实验结果, 作者并未把这一级联效应代入进去, 获得的桡足类对浮游植物的摄食量可能会偏低。

### 3.3 摄食选择性

大多数捕食者都会表现出对食物的选择性, 以寻求一种最佳的摄食策略使自身的生长和繁殖得到最大化的受益。本研究中, 尽管相对浮游植物而言, 微型浮游动物在生物量以及食物贡献率上都不占优势, 但从选择性指数, 以及桡足类对微型浮游动物的摄食率与初始浓度之间的正向关系表明, 桡足类仍优先选择摄食微型浮游动物(表 3, 图 4), 且这种选择倾向并未因浮游植物与微型浮游动物相对生物量的变化而改变。中华哲水蚤、背针胸刺水蚤和太平洋纺锤水蚤都属于杂食性的桡足类, 它们在实验中所表现出的对微型浮游动物的偏好选择这一现象也出现在其它一些类似的研究报道中(Fessenden *et al.*, 1994; Levinsen *et al.*, 2000; Huo *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2010)。除现场培养实验外, Wiadnyana 等(1989)在室内开展两种桡足类(*Acartia clausi* 和 *Centropages typicus*)对纤毛虫与浮游藻类的选择性摄食研究也已表明, 在提供相同食物体积条件下, 桡足类明显偏好摄食纤毛虫(纤毛虫平均占其日总摄食量 70%以上)。微型浮游动物合适的粒径大小、易捕获性或遇见性以及营养价值可能是它们被优先摄食的原因。

### 3.4 摄食压力与种群控制

尽管桡足类具有较高的摄食率, 但其对微型浮游动物群落的日摄食压力平均只有 0.8%。世界其它海区类似的研究多分布在沿岸海区, 主要以纤毛虫为研究对象, 摄食压力结果从最高的 34%—200%

(Dolan, 1991), 到较高的 25%—45% (Fessenden *et al.*, 1994), 再到较低的 0.02%—3.7% (Broglio *et al.*, 2004) 均有出现。本研究结果在上述偏低的范围内, 这也表明在本实验海域桡足类群落对微型浮游动物的下行控制并未发挥明显作用, 微型浮游动物可能主要受上行食物资源的限制, 同时也表明仍有大部分微型浮游动物生物量未通过摄食途径进入到桡足类群落中。

#### 4 结论

长江口邻近海域春夏季优势桡足类对微型浮游动物的摄食率变化较大, 且与具体区域内的营养状况、各食物类群的生物量, 组成结构和粒径大小有关。本研究表明, 微型浮游动物能够被优先选择摄食, 是该海域优势桡足类重要的食物来源, 其中异养甲藻不论是在生物量上还是对桡足类的食物贡献上, 其作用并不亚于纤毛虫, 是微型浮游动物中一个不容忽的生态类群。从桡足类对微型浮游动物的摄食压力的结果可以看出, 微型浮游动物所受的下行控制效应并不明显, 仍有大部分微型浮游动物生物量未通过摄食途径进入到桡足类群落中。

**致谢** 本课题组吉鹏老师、王敏晓、时永强、孙永坤、冯颂师兄、周孔霖、王卫成同学在出海样品采集及其它海上工作中给予大力帮助, 谨致谢忱。

#### 参 考 文 献

孙 军, 宋书群, 王 丹等, 2007. 中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 对浮游植物和微型浮游动物的摄食速率估算. 生态学报, 27(8): 3302—3315

李少菁, 1964. 厦门几种海洋浮游桡足类的食性与饵料成分的初步研究. 厦门大学学报(自然科学版), 11(3): 93—109

陈洪举, 刘光兴, 2009. 2006 年夏季长江口及其邻近水域浮游动物的群落结构. 北京师范大学学报(自然科学版), 45(4): 393—398

徐兆礼, 沈新强, 马胜伟, 2005. 春、夏季长江口邻近水域浮游动物优势种的生态特征. 海洋科学, 29(12): 13—19

覃 涛, 俞存根, 陈小庆等, 2011. 舟山渔场及邻近海域桡足类种类组成和数量分布. 自然资源学报, 26(5): 780—789

曾祥波, 黄邦钦, 2010. 厦门西海域微型浮游动物的丰度、生物量及其生产力的季节变动. 厦门大学学报(自然科学版), 49(1): 109—115

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: 85—96

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: 65—78

Calbet A, Saiz E, 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. Aquatic Microbial Ecology, 38: 157—167

Chesson J, 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. Ecology, 64: 1297—1304

Dolan J R, 1991. Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods. Marine Biology, 111: 303—309

Dussart B H, 1965. Les différentes catégories de plancton. Hydrobiologia, 26: 72—74

Fessenden L, Cowles T J, 1994. Copepod predation on phagotrophic ciliates in Oregon coastal waters. Marine Ecology Progress Series, 107: 103—111

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: 805—815

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: 458—468

Gnaiger E, 1983. Calculation of Energetic and Biochemical Equivalents of Respiratory Oxygen Consumption. Polarographic Oxygen Sensors. Springer-Verlag, Berlin, 337—347

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: 723—734

Ikedo T, 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body-mass and temperature. Marine Biology, 85: 1—11

Jeong H J, 1999. The ecological roles of heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic community. Journal of Eukaryotic Microbiology, 46: 390—396

Landry M, Lorenzen C, 1989. Abundance, Distribution, and Grazing Impact of Zooplankton on the Washington Shelf. In: Landry M, Hickey B ed. Coastal Oceanography of Washington and Oregon. Elsevier, Amsterdam, 175—210

Lessard E, 1991. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments. Marine Microbial Food Webs, 5: 49—58

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, 2005. Grazing by the calanoid copepod *Neocalanus cristatus* on the microbial food web in the coastal Gulf of Alaska. Journal of Plankton Research, 27: 647—662

Sherr E B, Sherr B F, 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. Limnology and Oceanography, 33: 1225—1227

Sherr E B, Sherr B F, 2007. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. Marine Ecology Progress Series, 352: 187

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

Wiadnyana N N, Rassoulzadegan F, 1989. Selective feeding of



*Acartia clausi* and *Centropages typicus* on microzooplankton. Marine Ecology Progress Series. Oldendorf, 53: 37—45  
Yang E J, Ju S J, Choi J K, 2010. Feeding activity of the copepod

*Acartia hongii* on phytoplankton and micro-zooplankton in Gyeonggi Bay, Yellow Sea. Estuarine Coastal and Shelf Science, 88: 292—301

## PREDATION OF SEVERAL DOMINANT COPEPODS ON MICROZOOPLANKTON IN CHANGJIANG RIVER ESTUARY

TANG Hong-Jun<sup>1,2</sup>, SUN Song<sup>1</sup>

(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** Predation of four dominant copepods (*Calanus sinicus*, *Centropages dorsispinatus*, *Acartia pacifica*, and *Euchaeta concinna*) on microzooplankton was estimated in Changjiang (Yangtze) River estuary and adjacent waters by in-situ incubation. *E. concinna* hardly fed on microzooplankton although it is a carnivorous species, and for other three species (*C. sinicus*, *C. dorsispinatus*, and *A. pacifica*), the ingestion rate on microzooplankton (ciliate + heterotrophic dinoflagellate) reached 0.66, 0.09, and 0.59  $\mu\text{gC}/(\text{ind}\cdot\text{d})$ , accounting for 29%, 24%, and 37% of daily carbon intake of copepod on average, respectively. Heterotrophic dinoflagellate, as an important component of microzooplankton, contributed 30% biomass and 28% food intake of microzooplankton. The correlation between the ingestion rate of *C. sinicus* and the initial concentration of microzooplankton was significantly positive, and the clearance rate on  $> 20 \mu\text{m}$  ciliate was significantly higher than  $<20 \mu\text{m}$  individuals ( $P<0.01$ ), indicating its preferences to larger individuals. Although the biomass of microzooplankton was much less than that of phytoplankton, copepods preferred to feed on microzooplankton, as indicated by the Chesson's Index of selectivity. The three dominant species accounted for 77% of total abundance of copepod community on average, but they could remove just 0.8% of the microzooplankton standing stock daily. Therefore, the top-down effect by copepod on microzooplankton community is insignificant, and most microzooplankton biomass do not enter copepod community via predation.

**Key words** copepods; microzooplankton; predation; Changjiang River estuary