

东海米氏凯伦藻水华中中华哲水蚤的 选择性摄食*

孙 军¹ 宋书群¹ 徐兆礼² 王宗灵³ 朱明远³

(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. 中国水产科学研究院东海水产研究所 农业部海洋与河口渔业重点开放实验室 上海 200090;

3. 国家海洋局第一海洋研究所 青岛 266061)

提要 为评估中型浮游动物选择性摄食对有害藻华发展进程的影响,应用一种新的结合 Frost 直接摄食法和 Landry 稀释法的现场培养方法,于 2005 年 4 月 27 日—6 月 5 日在东海有害藻华高发区的 6 个典型站位进行了中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)对浮游植物和微型浮游动物摄食速率的研究。比较了中华哲水蚤对米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)和具齿原甲藻(*Prorocentrum dentatum*)摄食习性的差异,并评估了其摄食在水华进程中的作用。研究结果表明,中华哲水蚤对有害藻华物种存在摄食选择性和摄食速率的阈值。当自然水体中米氏凯伦藻细胞丰度达到 157 cells/ml 和具齿原甲藻细胞丰度达到 981 cells/ml 时是中华哲水蚤由偏好趋于排斥摄食的阈值。当自然水体中米氏凯伦藻细胞丰度达到 176 cells/ml 时,中华哲水蚤对其停止摄食。米氏凯伦藻有害藻华发生区中华哲水蚤对具齿原甲藻的无选择性滤食以及对米氏凯伦藻的排斥摄食行为,影响水华进程,最终导致水华物种向米氏凯伦藻方向演替。

关键词 中华哲水蚤,浮游植物,选择性摄食,米氏凯伦藻,具齿原甲藻,东海
中图分类号 X55

中型浮游动物(mesozooplankton, 200—2000 μ m)对浮游植物具有下行(top to down control)捕食控制作用,其选择性摄食会影响浮游植物群落演替方向,同样也会对有害藻华发展过程产生重要影响(孙军等, 2004)。中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)是东海中型浮游动物的优势种(徐兆礼等, 2003),因此其摄食对此海区浮游植物群落演替方向和有害藻华生消过程产生重要作用。中国以往关于中型浮游动物对浮游植物摄食的研究主要集中在两个方面: 1. 实验室内中型浮游动物对浮游植物物种或群落的摄食研究(孙雷等, 1993; 江天久等, 1994; 高亚辉等, 1999; 赵文等, 2002); 2. 现场对浮游植物叶绿素 *a* 浓度等集团测量生物量的摄食率研究(王荣等, 1997; 李超伦等, 2000)。这两类研究各有优缺点,但是对现场中型浮游动物对浮游植物群落特别是关键物种,比如

赤潮原因生物等的摄食很难全面而准确地了解。赵文等(1999)利用常规显微镜直接计量法评估了海水养虾池浮游动物对浮游藻类的牧食力,发现直接计量法结果不但可以明显说明浮游动物的选择性摄食,而且可以反映总摄食率,相对于以上提及的两类方法更适合解释现场中型浮游动物和浮游植物关键物种之间的摄食关系。本文作者依据 2005 年 4 月底至 6 月初于东海有害藻华高发区进行的调查和现场实验,尝试改进并结合稀释法(Landry *et al.*, 1982)和直接计量法(Frost, 1972),初步研究了春季东海有害藻华高发区中华哲水蚤对米氏凯伦藻的选择性摄食及其在水华生消过程中的作用,为近海有害藻华发生的生态学、海洋学机制以及有害藻华的预测、防治等相关研究提供科学依据。

* 中国科学院知识创新工程重点方向项目, KZCX2-YW-213 号和国家重点基础研究发展规划项目, 2006CB400605 号、2001CB409702 号。孙 军, 博士, 研究员, E-mail: phytoplankton@163.com

收稿日期: 2006-04-15, 收修改稿日期: 2007-04-12

1 材料与方 法

以东海中型浮游动物优势物种中华哲水蚤、有害水华物种米氏凯伦藻 (*Karenia mikimotoi*) 和具齿原甲藻 (*Prorocentrum dentatum* = 东海原甲藻 *Prorocentrum donghaiense* Lu) 作为研究对象, 应用下述方法研究中华哲水蚤对这两种浮游植物的选择性摄食习性和摄食速率。

1.1 研究站位

2005年4月27日—6月5日, 在东海有害藻华高发区(120°00′—123°30′E, 27°—32°N)进行了有害藻华过程的多学科综合调查。于6个站位(图1)进行了中华哲水蚤的选择性摄食现场实验。

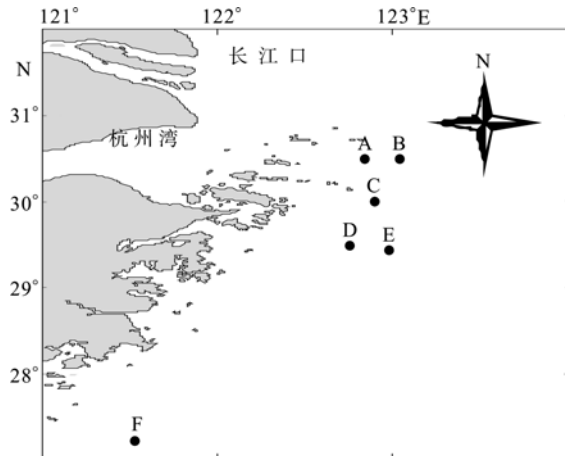


图1 研究站位

Fig.1 Study stations in the East China Sea

1.2 采样及中华哲水蚤摄食实验

按照“海洋调查规范”(国家技术监督局, 1992)使用标准浮游动物大网由底至表垂直拖曳采集浮游动物样品, 从中挑取活跃中华哲水蚤(不分雌、雄), 轻放入现场表层海水中暂养。使用30L Niskin 采水器采集表层水样, 轻轻将海水通过200 μm 筛绢并暂时储存于20 L 聚乙烯水桶中以用于浮游动物摄食实验。过滤后海水搁置于阴凉处并在尽可能短时间内进行摄食实验, 同时取过滤后海水, 用中性福尔马林(最终浓度为1%)固定, 保存于250 ml 聚乙烯瓶中。将预过滤后海水轻轻虹吸入5000 ml 聚乙烯培养瓶中, 挑取3只中华哲水蚤加入培养瓶中是为处理组, 对照组不加中华哲水蚤。处理组和对照组各设两个平行处理, 培养瓶置于海水循环控温的培养箱中避光培养0.5天。培养结束后, 收集每瓶

的浮游生物水样, 用中性福尔马林(最终浓度1%)固定, 保存于250 ml 聚乙烯瓶中, 带回实验室分析。

1.3 浮游生物样品分析

浮游植物和微型浮游动物(microzooplankton)样品于倒置显微镜下按 Utermöhl 法分析。取25 ml 浮游植物亚样品或100 ml 微型浮游动物亚样品在Hydro-bios的Utermöhl计数框中静止沉降24 h, 于×200或×400倍下进行物种鉴定和细胞计数。种名更改参考孙军等(2002a), 细胞丰度的统计和四级误差处理参照孙军等(2002b), 获取浮游植物丰度后进行细胞体积(Sun *et al*, 2003)和碳生物量计算(孙军等, 1999)。

1.4 中华哲水蚤对浮游植物群落的选择性摄食系数

本研究中应用 Cotonnec 等(2001)改进的 Ivlev(1961)方程:

$$E = \frac{r_i - P_i}{r_i + P_i}$$

其中, E 为选择性摄食系数, r_i 为某一浮游植物物种在被摄食食物中的比例; P_i 是同一浮游植物物种在能得到的全部浮游植物群落中的比例。当 $-0.25 < E < +0.25$ 时, 浮游动物并没有选择性摄食, 当 $E > +0.25$ 说明有选择性, 当 $E < -0.25$ 动物对于这种浮游植物排斥摄食。

1.5 中华哲水蚤对浮游植物群落的摄食速率

摄食实验中存在中型浮游动物、微型浮游动物和浮游植物之间的三种摄食关系。中型浮游动物对浮游植物群落的摄食用下式表述:

$$g_{\text{meso}} = \mu_{\text{phyto}} - k'_{\text{phyto}} - g'_{\text{micro}} + z_{\text{meso}}$$

其中, g_{meso} 是中型浮游动物对浮游植物的比摄食率(1/d); μ_{phyto} 是浮游植物的内禀生长率(1/d); k_{phyto} 是处理组浮游植物的表观比生长率(1/d); g_{micro} 是微型浮游动物对浮游植物的平均比摄食率(1/d); z_{meso} 是中型浮游动物对微型浮游动物的比摄食率(1/d), 对其测定参考孙军等(2007)。

本研究中 g_{micro} 应用同一站位叶绿素 a 浓度测定结果的改进稀释法实验(Landry *et al*, 1982)获取, 将另文发表。

中型浮游动物的摄食速率 G , cells/[ml/(ind d⁻¹)] 参考 Frost(1972)并修改为:

$$G = F \cdot \bar{P} = \frac{V \cdot g_{\text{meso}}}{N \cdot t} \cdot \frac{(P'_t - P_0)}{(\mu_{\text{phyto}} - g_{\text{meso}} - g'_{\text{micro}})}$$

其中, F 为清滤率 [$\text{ml}/(\text{ind} \cdot \text{d}^{-1})$], \bar{P} 为实验瓶中的浮游植物平均细胞丰度 (cells/ml), V 为培养用海水体积 (ml), N 为加入中型浮游动物的个体数 (ind), P_0 为培养初始时刻对照组浮游植物的细胞丰度 (cells/ml), P'_t 为培养 t 时刻后处理组浮游植物的细胞丰度 (cells/ml).

2 结果与讨论

2.1 浮游植物优势种及水华物种

调查站位共检测浮游植物 70 种, 其中硅藻 28 属 44 种, 甲藻 9 属 22 种, 金藻 1 属 1 种 2 变种, 未定类 1 种。其中在 C 站已经发生了米氏凯伦藻的单优型水华, 米氏凯伦藻的细胞丰度是 535 cells/ml, 但是具齿原甲藻也占相当比例, 其细胞丰度为 253 cells/ml(图 2)。在其他站位, 柔弱伪菱形藻(*Pseudo-nitzschia delicatissima*, A、E 和 F 站)和锥状施克里普藻(*Scrippsiella trichoidea*, B 和 D 站)也是明显的优势种。

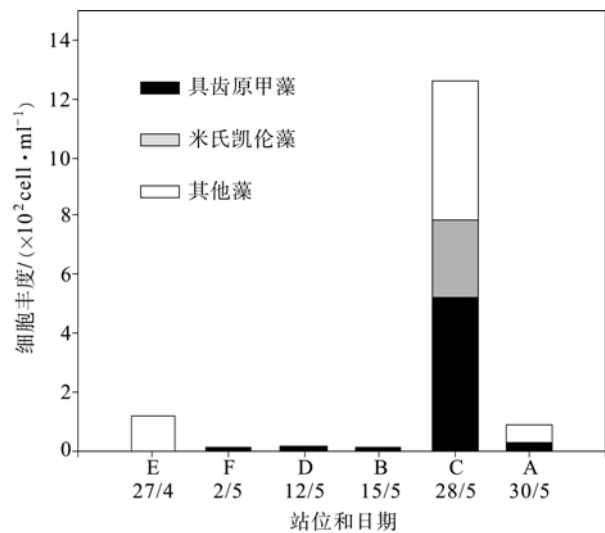


图 2 各站位米氏凯伦藻、具齿原甲藻和其他浮游植物的细胞丰度

Fig.2 The phytoplankton cell abundance of *Karenia mikimotoi*, *Prorocentrum dentatum*, and other species in the study stations

2.2 中华哲水蚤的选择性摄食及单种摄食速率

中华哲水蚤对调查区米氏凯伦藻和具齿原甲藻的选择性摄食和摄食速率如表 1(表中出现清滤率和摄食速率负值是模型计算的结果, 实际情

表 1 调查站位中华哲水蚤对浮游植物的摄食

Tab.1 The selective grazing indices and grazing speed of *Calanus sinicus* on *Karenia mikimotoi* and *Prorocentrum dentatum* at study stations

有害藻华物种	站位	A (cells/ml)	细胞丰度比 (%)	C ($\mu\text{g}/\text{L}$)	E	S	F [$\text{ml}/(\text{ind} \cdot \text{d}^{-1})$]	G [$\text{cells}/(\text{ind} \cdot \text{d}^{-1})$]	I [$\text{ngC}/(\text{ind} \cdot \text{d}^{-1})$]
米氏凯伦藻 <i>Karenia mikimotoi</i>	E	1.13	0.92	6.13	0.18	/	25.57	3157.16	17128.67
	F	0.39	5.08	2.12	0.17	/	53.48	5.67	30.76
	D	3.09	6.21	16.75	0.70	+	-9.12	-21.98	-119.25
	B	0.96	18.49	5.19	0.16	/	35.32	-100.13	-543.25
	C	535.33	42.26	2904.33	-0.25	-	14.61	-459.16	-2491.09
	A	31.57	31.20	171.25	0.27	+	100.80	644.43	3496.27
具齿原甲藻 <i>Prorocentrum dentatum</i>	E	0.13	0.11	0.40	0.83	+	82.51	3.77	11.67
	F	0.17	2.26	0.54	0.35	+	35.56	-1.80	-5.56
	D	0.74	1.49	2.28	0.63	+	8.24	7.17	22.18
	B	0.22	4.20	0.67	-0.55	-	50.77	2.30	7.12
	C	252.72	19.95	781.21	0.08	/	15.32	264.68	818.18
	A	1.83	1.80	5.64	-0.88	-	51.18	2.05	6.34

注: A. 细胞丰度(abundance); 细胞丰度比指细胞丰度占整个浮游植物群落的比例; C. 碳现存量; E. 选择性系数; S. 选择性; + 偏好, / 不具选择性, - 排斥; F. 清滤率; G. 摄食速率; I. 碳摄食率

况中并不存在,但是此处列出是用于后面理论上摄食阈值的讨论)。在C站,中华哲水蚤的选择性摄食习性(表1中E、S)和摄食速率(表1中G)在很大程度上决定了米氏凯伦藻水华的暴发:中华哲水蚤对米氏凯伦藻是排斥摄食,而对具齿原甲藻进行非选择性的滤食;对具齿原甲藻较大的摄食速率有效地抑制了此藻的水华暴发。值得指出的是,在E站和A站,中华哲水蚤对米氏凯伦藻较大的摄食速率有效地阻止了此藻的水华暴发。本文的结果和赵文等(1999)的研究相比,物种摄食速率都较低,这是由于本文增加了微型浮游动物摄食的内容。

2.3 中华哲水蚤对米氏凯伦藻和具齿原甲藻的摄食浓度阈值

许多研究都表明中型浮游动物对饵料的摄食存在一个阈值,在阈值之前其摄食速率是逐渐增加,阈值之后逐渐降低(Katechakis *et al.*, 2004)。本文中作者通过中华哲水蚤对米氏凯伦藻和具齿原甲藻的选择性摄食系数以及摄食速率来进行这两种有害藻华生物的摄食阈值估算。如图3所示,

通过调查站位中华哲水蚤对米氏凯伦藻、具齿原甲藻的选择性摄食系数和摄食速率与这两种藻的细胞丰度关系估算出:当米氏凯伦藻细胞丰度达到157 cells/ml时,中华哲水蚤对其由偏好摄食转为排斥摄食;当米氏凯伦藻细胞丰度达到176 cells/ml时,中华哲水蚤对其停止摄食;当具齿原甲藻细胞丰度达到981 cells/ml时,中华哲水蚤对其由偏好摄食转为排斥摄食;由于现场调查期具齿原甲藻的细胞丰度没有达到令中华哲水蚤减缓或停止摄食的丰度,所以还无法估算出其摄食速率的阈值。

2.4 中华哲水蚤在米氏凯伦藻赤潮过程中作用初析

调查期间米氏凯伦藻水华的暴发表明,以中华哲水蚤为优势物种的中型浮游动物摄食行为并没有有效控制水华的暴发,但其选择性摄食行为一定程度上可以控制水华演替方向。结合考虑微型浮游动物摄食的影响,以往此区暴发具齿原甲藻赤潮,具沟急游虫(*Strombidium sulcatum*)对其摄食控制是很重要的因素(孙军等, 2003),而米氏

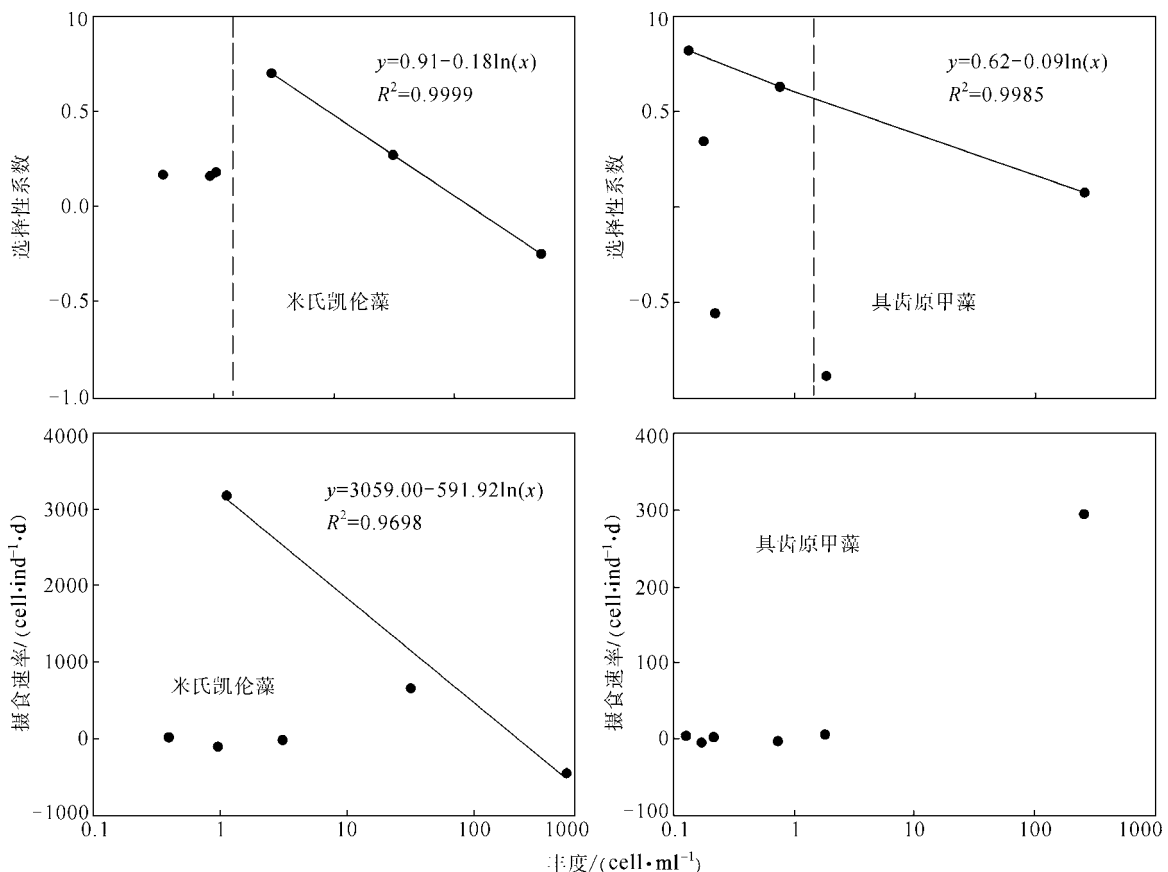


图3 调查站位中华哲水蚤对米氏凯伦藻、具齿原甲藻的选择性摄食系数和摄食速率

Fig.3 Selective indices and grazing rate of *Calanus sinicus* on *Karenia mikimotoi*, and *Prorocentrum dentatum* at the study stations

凯伦藻相对于具齿原甲藻细胞体积较大,此区以急游虫和拟铃虫为主的微型浮游动物较难摄食大细胞的米氏凯伦藻,因此以中华哲水蚤为主的中型浮游动物对此藻的摄食控制就凸显重要。此次在C站却发展为米氏凯伦藻水华,说明中华哲水蚤对水华区具齿原甲藻的偏好摄食和对米氏凯伦藻的排斥摄食在一定程度上控制了水华物种演替方向。根据本研究,E和A站米氏凯伦藻都有很大的潜力发展为水华,但是在中华哲水蚤较强的摄食压力下,最终没有发生水华,同时生物量也保持较低水平,从一个侧面反应了中型浮游动物在水华展过程中的重要作用。因此今后就东海赤潮频发区浮游动物摄食对赤潮进程影响这一关键科学问题,应锁定浮游动物关键种,如中华哲水蚤、具沟急游虫、夜光藻(*Noctiluca scintillans*)等,和水华关键种,如中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)、具齿原甲藻、米氏凯伦藻、亚历山大藻(*Alexandrium*)、锥状斯氏藻等,围绕它们之间的现场直接摄食关系和级联摄食关系而展开。

3 结论

本研究对海区不同营养阶层关键物种的相互作用分析为更深入理解驱动生态系统动力过程的生物学机制提供了手段,但是,中型浮游动物选择性摄食是一个复杂的问题,浮游动物的摄食受很多因素的影响,如温度、光照、浮游植物群落组成、细胞丰度、浮游动物个体丰度、大小、发育期及生理状况等(Burkart *et al.*, 1996; Cowles *et al.*, 1988; Price *et al.*, 1986; Teegarden *et al.*, 2001),由于现场实验条件限制,本研究只是初步的。

本文实验使用了比水体中高的中华哲水蚤个体丰度是为了定性获取一些规律,但是和水体中不同的摄食者丰度必然会对实验结果造成一定的影响,这有待于今后设置捕食者丰度梯度来改进。而较少的现场实验也很难得到关于中华哲水蚤对各个物种的浓度选择性规律,更深入的机理研究还有待于现场和实验室的进一步验证。

致谢 王小冬协助现场实验和室内分析,陆斗定研究员、吕颂辉教授、马铭玄、宋红军和海监47号船长以及调查队员在船上给予大力帮助,张武昌研究员对本文进行过有益的讨论,谨致谢忱。

参 考 文 献

- 孙 军,刘东艳,钱树本,1999. 浮游植物生物量研究: I. 浮游植物生物量细胞体积转化法. 海洋学报, 21(2): 75—85
- 孙 军,刘东艳,2002a. 中国海区常见浮游植物种名更改初步意见. 海洋与湖沼, 33(3): 271—286
- 孙 军,刘东艳,钱树本,2002b. 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, 20(2): 5—112
- 孙 军,刘东艳,王宗灵等,2003. 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, 14(7): 1073—1080
- 孙 军,刘东艳,王宗灵等,2004. 浮游动物摄食在赤潮生消过程中的作用. 生态学报, 24(7): 1514—1522
- 孙 军,宋书群,王丹等,2007. 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, 27(8): 3302—3315
- 孙 雷,杞 桑. 1993. 桡足类刺尾纺锤水蚤(*Acartia spinicauda*)对赤潮生物海洋原甲藻(*Prorocentrum micans*)摄食的研究. 暨南大学学报, 14(3): 74—79
- 王 荣,范春雷,1997. 东海浮游桡足类的摄食活动及其对垂直碳通量的贡献. 海洋与湖沼, 28(6): 579—587
- 江天久,杞 桑,1994. 广东深圳大鹏湾的桡足类腹刺纺锤水蚤对链状亚历山大藻摄食的研究. 暨南大学学报, 15(3): 99—105
- 李超伦,王 荣,2000. 莱州湾夏季浮游桡足类的摄食研究. 海洋与湖沼, 31(1): 15—22
- 国家技术监督局,1992. 海洋调查规范. 北京: 标准出版社, 1—103
- 赵 文,刘国才,1999. 海水养虾池浮游动物对浮游植物牧食力的研究. 生态学报, 19(2): 218—222
- 赵 文,宋青春,高 放,2002. 大连近海两种桡足类摄食生态的初步研究. 大连水产学院学报, 17(1): 8—14
- 徐兆礼,洪 波,朱明远等,2003. 东海赤潮高发区春季浮游动物生态特征的研究. 应用生态学报, 14(7): 1081—1085
- 高亚辉,林 波,1999. 几种因素对太平洋纺锤水蚤摄食率的影响. 厦门大学学报, 38(5): 751—757
- Burkart C A, Carter K, Tomas C, 1996. Diets of calanoid copepods on the West Florida continental shelf: Relationships between food concentration, food composition and feeding activity. *Marine Biology*, 127: 209—217
- Cotonnec G, Brunet C, Sautour B *et al.*, 2001. Nutritive value and selection of food particles by copepods during a spring bloom of *Phaeocystis* sp. in the English Channel, as determined by pigment and fatty acid analyses. *Journal of Plankton Research*, 23(7): 693—703
- Cowles T J, Olson R J, Chisholm S W, 1988. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. *Marine Biology*, 100: 41—49
- Frost B W, 1972. Effects of size and concentration of food

- particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacific*. *Limnology and Oceanography*, 17: 805—815
- Ivlev V S, 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. New Haven: Yale University Press, 1—302
- Katechakis A, Stibor H, Sommer U *et al*, 2004. Feeding selectivities and food niche separation of *Acartia clausi*, *Penilia avirostris* (Crustacea) and *Doliolum denticulatum* (Thaliacea) in Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, 26: 589—603
- Landry M R, Hassett R P, 1982. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. *Marine Biology*, 67: 283—288
- Price H J, Paffenhöfer G A, 1986. Effects of concentration on the feeding of a marine copepod in algal monocultures and mixtures. *Journal of Plankton Research*, 8: 119—128
- Sun J, Liu D Y, 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25(11): 1331—1346
- Teegarden G J, Campbell R G, Durbin E G, 2001. Zooplankton feeding behavior and particle selection in natural plankton assemblages containing toxic *Alexandrium* spp. *Marine Ecology Progress Series*, 218: 213—226

THE SELECTIVE GRAZING OF *CALANUS SINICUS* DURING A *KARENIA MIKIMOTOI* BLOOM IN THE EAST CHINA SEA

SUN Jun¹, SONG Shu-Qun¹, XU Zhao-Li², WANG Zhong-Ling³, ZHU Ming-Yuan³

(1. Key laboratory of Marine Ecology & Environmental Science, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071; 2. Key and Open Laboratory of Marina and Estuary Fisheries, Ministry of Agriculture of China, East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Sciences, Shanghai, 200090; 3. First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao, 266061)

Abstract To evaluate the effect of mesozooplankton selective grazing on the development of harmful algal blooms (HABs), in specific, the grazing speed of *Calanus sinicus* on phytoplankton and microzooplankton, a study with *in-situ* feeding experiments was carried out at 6 representative stations from April 27th to June 5th 2005 in the area of high frequent HABs in the East China Sea, with which the Frost grazing experiment and Landry dilution experiment were combined. The specific grazing behaviors of *C. sinicus* on *Karenia mikimotoi* and *Prorocentrum dentatum* were compared; and the role of *C. sinicus* selective grazing on HAB-treatment was evaluated. The results show that the threshold values of selective grazing index and the speed of grazing on different HAB species were determined. In terms of cell abundance of natural population (NP), if it reached 157 cells/ml for *K. mikimotoi* and 981 cells/ml for *P. dentatum*. *C. sinicus* would change food selectivity from preference to discrimination and stop grazing on *K. mikimotoi* when its NP cell abundance reached 176 cells/ml. At station where *K. mikimotoi* bloomed, *C. sinicus* fed on *P. dentatum* none-selectively and on *K. mikimotoi* discriminatingly. This selective behaviors affected the species succession of HAB species, and finally led to *K. mikimotoi* blooming.

Key words *Calanus sinicus*, Phytoplankton, Selective grazing, *Calanus sinicus*, *Karenia mikimotoi*, *Prorocentrum dentatum*, East China Sea