# 南黄海夏秋季纤毛虫等微小型浮游动物丰度 和生物量变动及其与沙海蜇旺发的关系<sup>\*</sup>

## 李 洁<sup>1,2</sup> 徐奎栋<sup>1①</sup>

(1. 中国科学院海洋研究所 海洋生物分类与系统演化实验室 青岛 266071; 2. 中国科学院大学 北京 100049)

摘要 大型水母沙海蜇旺发已成为黄海夏季的一个常见的生态现象。然而,沙海蜇旺发与微小型 浮游动物尤其是纤毛虫的相互作用关系依然不明。本研究基于 2013 年 6 月(水母旺发初期)、8 月和 9 月(水母旺发期)三个航次的调查,对黄海水母高发的 I(33°N)、G(34°N)、E(35°N)断面的表层微小型 浮游动物的丰度及生物量分布变化与水母发生关系进行探讨。微型鞭毛虫丰度 6 月平均丰度和生物 量分别为 357ind./mL 和 3.92µgC/L,至 8 月降为 145ind./mL 和 2.55µgC/L,9 月回升至 160ind./mL 和 2.84µgC/L。共鉴定纤毛虫 31 属 64 种,三个月份纤毛虫的种类组成差别不大。纤毛虫 6 月的平均丰 度和生物量分别为 2282ind./L 和 8.93µgC/L,至 8 月降为 933ind./L 和 3.92µgC/L,9 月回升至 2319ind./L 和 6.55µgC/L。与丰度和生物量的较大变化不同,纤毛虫 6 月的平均生产力为 12.74µgC/(L·d),8 月降至 7.39µgC/(L·d),9 月略增至 7.79µgC/(L·d)。桡足类无节幼体仅见于 6 月 (10.59ind./L)和 8月(8ind./L),在沙海蜇旺发的8月其平均生物量(0.08µgC/L)和生产力(0.032µgC/(L·d)) 远低于纤毛虫。本研究表明,在南黄海水母发生过程中,纤毛虫在微小型浮游动物的生物量和生产力 中占据了主导地位,并受到水母旺发的直接和间接(级联效应)影响。

关键词 黄海; 大型水母; 纤毛虫; 鞭毛虫; 微型浮游动物; 小型浮游动物 中图分类号 Q958.8 doi: 10.11693/hyhz20160200037

大型水母尤其是沙海蜇的旺发,已成为黄、东海 海域愈加频繁的一种生态现象(Xian et al, 2005; Dong et al, 2010; Uye, 2011; Sun et al, 2015)。水母作为顶端 浮游生物捕食者引起海洋生态系统中浮游生物群落 结构的变化(Larson, 1987; Stibor et al, 2003; Compte et al, 2010)。微小型浮游动物包括粒径处在 2—20µm 之间微型浮游动物(主要为自养和异养的鞭毛虫)和粒 径处在 20—200µm 之间的小型浮游动物(主要包括纤 毛虫和小型鞭毛虫)。纤毛虫和鞭毛虫作为海洋微型 和小型浮游动物的主要类群,是微食物环的主要组 成部分。纤毛虫主要摄食微型鞭毛虫、硅藻和细菌及 微微型浮游植物,从而控制浮游植物的生长并调节 初级生产力的分布; 同时作为大中型浮游动物的饵 料。由此在海洋生态系统的物质传递和能量流动中发挥重要的作用(Fenchel, 2008)。

小型水母摄食鞭毛虫和纤毛虫曾经被报道过。海 月水母成体和水螅体可以直接捕食纤毛虫(Malej et al, 2007; Turk et al, 2008; Kamiyama, 2011), 其蝶状 体可以鞭毛虫为食(Båmstedt et al, 2001)。其它一些小 型水母与纤毛虫和鞭毛虫的级联效应也有报道 (Compte et al, 2010; Granéli et al, 2002; West et al, 2009)。纤毛虫和鞭毛通过传递初级生产力至更高的 营养层级,在小型水母主导的生态系统中起到重要 的作用。水母的发生可使食物网的能流结构向微食物 网倾斜,由此放大了纤毛虫在微食物网中的生态作 用(Condon et al, 2011)。

通讯作者:徐奎栋,研究员,E-mail:kxu@qdio.ac.cn 收稿日期:2016-02-22,收修改稿日期:2016-04-24

<sup>\*</sup> 国家重点基础研究发展计划(973)项目, 2011CB403604 号; 国家自然科学基金项目, 41476144 号; 李洁, 硕士研究生, E-mail: lijie890524@126.com

作为大型浮游动物。然而新近的研究表明,仅仅大中型 浮游动物作为食物基础并不足以支撑沙海蜇旺发(张 芳,2008)。丁军军等(2012)的研究发现,黄海夏季沙海 蜇大量出现的断面,纤毛虫数量较春季显著降低,而 未见水母的断面则数量较春季升高了约一个数量级, 并由此推测夏季纤毛虫丰度明显降低系水母捕食所 致。然而,迄今并无沙海蜇直接摄食纤毛虫等小型浮 游动物的报道。与此相对,Wang等(2013)则发现在沙 海蜇6月和8月大量出现的黄海33°N断面纤毛虫持续 增加的现象,推测纤毛虫的高生物量和高生产力为大 型水母的发生提供了食物支撑。尽管近年来水母旺发 现象在黄、东海频繁地出现,沙海蜇与微小型浮游动 物尤其是纤毛虫在水母暴发过程中的作用也不明确。

2013年,沙海蜇在南黄海出现了旺发现象。5月 3日至6月8日水母浮游幼体幼体(碟状幼体、水母幼 体等)在(122.00°—122.75°E,30.55°—33.00°N)区域被 检获,在6月底沙海蜇的丰度和生物量在33°N(I断面) 至34°N(G断面)断面开始增加,到8月底沙海蜇丰度 和生物量剧增在包括35°N(E断面)的几乎整个黄海都 有分布;9月份沙海蜇分布范围与8月一致,丰度和生 物量相较于8月份还略有增加(Sun et al,2015)。本研 究基于2013年6、8、9月份对黄海进行的微型和小 型浮游动物调查,拟通过研究南黄海水母旺发前后纤 毛虫和鞭毛虫等微小型浮游动物的群落结构、数量分 布及变化,探寻纤毛虫与水母旺发的相互作用关系。

## 1 材料与方法

3 期

#### 1.1 调查海域与样品采集

于 2013 年 6 月 15—26 日、8 月 26—28 日和 9 月 19—22 日三个时段,在南黄海海域沙海蜇大量出 现的 E(35°N)、G(34°N)和 I(33°N)三个断面(120°30'— 124°00'E)进行了微型和小型浮游动物的水样采集(图 1)。研究站位的海水温度、盐度和水深系由 CTD 获 得。在每个站位,使用 Rosette 采水器采集水样。取 1L 水样使用终浓度为 2%的酸性 Lugol's 液进行固定 (Sherr *et al*, 1986), 避光保存,至实验室分析。

## 1.2 样品分析方法

水样带回实验室转移至量筒中自然沉降 48h, 虹吸出上层清液, 将剩余的 100mL 移至小容积样品瓶中。取 10—20mL 浓缩水样至 Utermöhl 浮游生物计数框, 沉降 3h 以上, 置于 200×倒置显微镜下, 进行浮游 纤毛虫的分类计数以及桡足类无节幼体和夜光虫的计 数。纤毛虫的分类鉴定依据相关的参考文献(Kofoid *et al*, 1929, 1939; 宋微波等, 2009)。每个种至少测量 20 个个体的长和宽以取平均值, 少于 20 个个体的种测量 全部个体的长和宽。生物体积按照最接近的几何体来 估算(Hillebrand *et al*, 1999)。使用转换系数 0.19pg·C/  $\mu$ m<sup>3</sup> 完成纤毛虫生物体积到生物量的转换(Putt *et al*, 1989)。砂壳纤毛虫的细胞体积约为生物体积(壳室)的 30% (Gilron *et al*, 1989)。桡足类无节幼体使用转换系 数 0.07pg·C/ $\mu$ m<sup>3</sup>进行生物体积到生物量的转换。夜光 虫的生物量按公式: *C*(pg·C/ind.)= 0.216×CV( $\mu$ m<sup>3</sup>)<sup>0.939</sup> (Menden-Deuer *et al*, 2000) (CV 代表细胞体积)。

纤毛虫、桡足类无节幼体和夜光虫的生产力(P, µgC/(L·d))用生物量乘以生长率(g, d<sup>-1</sup>)获得。纤毛虫 生长率的计算使用公式: lng=1.52lnt-0.27lnCV-1.44 (CV 代表细胞体积; t 表示水温; Müller *et al*, 1993)。 桡 足 类 无 节 幼 体 生 产 力 的 计 算 使 用 公 式 :  $g=0.057e^{0.069t}$  (t 表示水温) (Uye *et al*, 1996)。夜光虫生 长率取 0.2/d (Nakamura, 1998)。

鞭毛虫采用 DAPI 荧光染色技术进行计数 (Pomroy, 1984)。具体为:取3—5mL浓缩样品用DAPI (f.c.15µg/mL)和复染剂 Evans Blue (f.c.10<sup>-6</sup> g/mL),低 温避光染色 10min。将样品过滤到 0.22µm 的黑聚碳 酸酯膜上,封片后置于 Zeiss Axioskop 2 plus HBO 100 荧光显微镜油镜下计数。每片随机计数 50 个视 野,然后转换为每毫升样品中鞭毛虫的个数(ind./mL) 即其丰度,根据转换系数 220fgC/µm<sup>3</sup> (Børsheim *et al*, 1987),将鞭毛虫丰度转换为以碳为单位的生物量。

1.3 数据统计分析

使用 Surfer 11 绘制站位图及相关丰度、生物量 的分布图,使用 Excel 绘制柱状图,使用 SPSS 软件分 析各研究站位对纤毛虫、鞭毛虫丰度、生物量、环境 因子进行相关分析;使用 PRIMER 5 中的 CLUSTER 对纤毛虫物种-丰度聚类分析,使用 DIVERSE 计算纤 毛虫物种数、Margalef 丰富度指数(Margalef index,  $d=(S-1)/\ln N$ )、香农-威纳指数(Shannon-Weaver index,  $H'= -\Sigma(N_i/N)\ln(N_i/N)$ )和辛普森指数(Simpson index,  $1-\lambda=1-SUM(N_i^*(N_i-1)/(N^*(N-1)))(S 表示物种数, N 表$  $示总丰度, N_i表示第 i 种的丰度)。$ 

## 2 结果

#### 2.1 环境因子

所调查的三个断面的平均水深为(48±20)m, 最 深处为南黄海东侧的 G6 站达 79m, 最浅处为江苏近

岸的 G2 站仅 16m。6 月、8 月和 9 月份表层水温分 别为(21.74±0.96)℃、(27.83±0.99)℃和(25.35±0.39)℃, 表层盐度分别为(30.25±1.54)、(30.43±0.67)和(31.12± 0.75)。6月、8月和9月份表层水温均呈现近岸低远 岸高的趋势,盐度则呈现出南低北高,近岸低远岸高 的趋势(图1)。



Fig.1 Deployment of the sampling stations and the distribution of environmental factors at surface water

#### 2.2 纤毛虫群落构成、分布及生产力

本次调查共鉴定纤毛虫 31 属 64 种, 其中无壳类 纤毛虫 16 属 42 种; 砂壳类纤毛虫 15 属 22 种。无壳 种类纤毛虫以急游虫属(Strombidium)种类数最多、砂 壳类纤毛虫以拟铃虫属(Tintinnopsis)种类最多(表 1)。 6月、8月和9月份调查纤毛虫的种类组成差别不大。 6月份共检获纤毛虫 22 属 50 种, 其中无壳类 37 种, 砂壳类 13 种;站位的物种数平均值为 17,最高物种 数 27 出现在 I4 站、最低物种数 10 出现于 G2 站。8 月份共检获纤毛虫 25 属 48 种,其中无壳类 33 种,砂 壳类 15 种;物种数平均值为 12,最高物种数 30 出现 在 G2 站, 最低物种数 5 出现在 E4、G4 和 G6 站。9 月份共检获纤毛虫 25 属 51 种,其中无壳类 35 种,砂 壳类 16 种; 物种数平均值为 15, 最高物种数 31 出现 在 I2 站, 最低物种数 7 出现在 E7 站。

纤毛虫生物多样性6月份 Margalef 丰富度指数平 均值为 2.16、 香农-威纳指数平均值为 2.0; 辛普森多 样性指数平均值 0.79。8 月份 Margalef 丰富度指数平 均值为 1.68; 香农-威纳指数平均值为 1.72; 辛普森 多样性指数平均值 0.70。9月份 Margalef 丰富度指数 平均值为 1.90; 香农-威纳指数平均值为 1.70; 辛普 森多样性指数平均值 0.68。

纤毛虫在 6 月份的丰度为(2282±1477)ind./L (图 2、表 2)、其中 E、G 和 I 断面的丰度分别为 (2291±1710)、(1841±1336)和(2709±1377) ind./L; 最低 值出现于 G2 站, 为 185 ind./L, 最高值出现于 E3 站, 达 5786ind./L。8 月份纤毛虫丰度明显降低、仅为 (933±727)ind./L、其中 E、G 和 I 断面丰度分别为(962± 730)、(662±724)和(1176±792)ind./L: 最低值出现干 G4 站、仅 90ind./L、最高值出现于 I2 站、为 2160ind./L。9 月份丰度最高、为(2319±1724)ind./L、 其中 E、G 和 I 断面丰度分别为(1594±1182)、 (1770±1378)和(3884±1880)ind./L; 最低值出现于 G3 站(360ind./L)、最高值出现于 I4 站(5850ind./L)。单种 丰度超过 1000ind./L 的纤毛虫包括 6 月 E2、E3 和 G3 站的红色中缢虫(Mesodinium rubrum)(粒径 22µm)和 I4 站的急游虫(Strombidium sp.7)(粒径 44µm), 8月 I5 站的红色中缢虫、9月 G2、I3、I4 和 I5 站的红色中 缢虫与 E1 和 E4 站的急游虫(Strombidium sp.6)(粒径 50um)以及 G6 站的 Laboea strobila (粒径 92um)、其 中红色中缢虫在 9 月 I3 和 I4 站的丰度分别达 4640 ind./L 和 4720ind./L。

纤毛虫 6 月份的生物量为(8.93±6.23)µgC/L (图 2, 表 2), 其中 E、G 和 I 断面生物量分别为(7.34± 4.12)、(9.96±8.88)和(10.46±6.86)µgC/L;最低值出现 于 G2 站 (0.71µgC/L), 最高值出现于 G5 站 (24.18µgC/L)。8 月份生物量急剧降低, 仅为(3.92± 4.72)μgC/L, 其中 E、G 和 I 断面生物量分别为(4.05± 1.43)、(3.36±1.49)和(4.34±7.26)µgC/L; 最低值出现于 I3 站(0.50µgC/L), 最高值出现于 I2 站(17.22µgC/L)。 9 月份尽管丰度达到最高、但生物量仅升至(6.55± 5.24)µgC/L, 其中 E、G 和 I 断面生物量分别为(3.67± 2.50)、(10.88±7.29)和(6.26±3.03)µgC/L;最低值出现 于G3站(0.94µgC/L),最高值出现于G6站(20.76µgC/L)。

表 1 黄海 2013 年 6 月、8 月和 9 月的纤毛虫物种、出现站位数(A)与丰度所占比例(B)

	农I 更度 2013 年 0 万、 0 万和 7 万的纤七玉物种、山斑珀也奴(A) 可十度所口比例(D)
Tab.1	The species list of ciliates, number of stations observed (A) and proportion of abundance (B) in June, August, and September in
	2013

	2015					
	6月		8月		9月	
11 1	А	В	A	В	А	В
德鲁彭体虫 Chlamydonella derouxi	1	<1.0	0	<1.0	0	<1.0
管游虫属 Crytostrombidium sp.	3	<1.0	1	<1.0	4	<1.0
双栉毛虫 Didinium sp.	3	<1.0	1	<1.0	0	<1.0
中华前口虫 Frontonia sinica	5	<1.0	2	1.3	0	<1.0
大弹跳虫 Halteria grandinella	2	<1.0	2	<1.0	7	<1.0
细小曼哈特虫 Hartmannula angustipilosa	7	<1.0	9	2.6	7	1.4
旋转螺体虫 Laboea strobila	18	10.4	10	3.7	12	6
红色中缢虫 Mesodinium rubrum	16	19.6	7	17.7	11	36.8
卡尔欧米虫 Omegastrombidium kahli	4	<1.0	1	<1.0	4	<1.0
帆口虫属 Pleuronema sp.	0	<1.0	0	<1.0	1	<1.0
海洋拟阿脑虫 Paranophrys marina	0	<1.0	3	<1.0	0	<1.0
伪康纤虫 Pseudocohnilembus sp.	16	4.5	9	5.5	13	5.8
惊扰伪颈毛虫 Pseudotrachelocerca trepida	5	<1.0	1	<1.0	4	<1.0
旋曳尾虫 Spirotontonia agatha	14	7.7	9	6.6	13	2.4

615

						续表		
和名		6月		8月		9月		
11 1		А	В	А	В	А	В	
切斯里拟盗虫 Strombidinopsis of	cheshin	6	<1.0	1	1.4%	5	<1.0	
拟盗虫属 <i>Strombidinopsis</i> sp.1		8	<1.0	2	<1.0	3	<1.0	
拟盗虫属 <i>Strombidinopsis</i> sp.2		4	<1.0	11	7.9	13	2.4	
拟盗虫属 Strombidinopsis sp.3		7	<1.0	1	<1.0	5	<1.0	
具头急游虫 Strombidium capita	tum	0	<1.0	0	<1.0	3	<1.0	
急游虫属 Strombidium constrict	um	0	<1.0	1	<1.0	0	<1.0	
球形急游虫 Strombidium globos	saneum	8	2.4	10	4.4	15	10.6	
曼塔急游虫 Strombidium monta	gnesi	10	9.1	0	<1.0	5	1.8	
拟卡金斯急游虫 Strombidium p	aracalkinsi	9	<1.0	1	<1.0	2	<1.0	
楔尾急游虫 Strombidium stylife	r	9	1.4	1	<1.0	4	<1.0	
模式急游虫 Strombidium typicu	т	2	<1.0	8	6.7	6	1.1	
急游虫属 Strombidium sp.1		14	9.6	11	16	8	2.7	
急游虫属 Strombidium sp.2		8	<1.0	9	4	7	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.3		5	<1.0	6	3	15	3	
急游虫属 Strombidium sp.4		1	<1.0	0	<1.0	0	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.5		6	3.2	0	<1.0	1	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.6		8	2.2	9	5.5	14	13	
急游虫属 Strombidium sp.7		18	11.8	7	1.4	15	5.7	
急游虫属 Strombidium sp.8		2	<1.0	0	<1.0	3	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.9		1	<1.0	5	<1.0	6	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.10		13	1.5	1	<1.0	8	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.11		11	2	3	<1.0	5	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.12		5	<1.0	7	4.1	1	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.13		15	4.5	6	2.3	0	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.14		16	3	1	<1.0	1	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.15		5	<1.0	1	<1.0	1	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.16		2	<1.0	6	1.5	6	<1.0	
急游虫属 Strombidium sp.17		0	<1.0	0	<1.0	1	<1.0	
小棘口虫 Acanthostomella minu	iticssima	0	<1.0	4	5.8	1	<1.0	
尖底类瓮虫 Amphorellopsis acu	ta	0	<1.0	4	<1.0	3	<1.0	
钟囊坎虫 Ascampbelliella retuse	7	1	<1.0	0	<1.0	2	<1.0	
斑纹砂囊虫 Bursaonsis nunctos	triata	2	<1.0	0	<1.0	0	<1.0	
洒瓶类铃虫 Codonellonsis more	chella	- 1	<1.0	0	<1.0	2	<1.0	
漂流波缘杯虫 Cymatocylis cany	vallaria	0	<1.0	1	<1.0	2	<1.0	
洒杯类管虫 Dadaviella ganyme	des	1	<1.0	0	<1.0	0	<1.0	
名计风音虫 Datadyteint gailymet 多边网袋中 Dictvocvsta polygo	nata	2	<1.0	1	<1.0	0	<1.0	
细瘤直铃中 Futintinnus macilen	ntus	0	<1.0	0	<1.0	1	<1.0	
前进直铃中 Futintinnus procurr	erens	0	<1.0	1	<1.0	2	<1.0	
NEL La	a a	1	<1.0	1	<1.0	1	<1.0	
波特蒲铃中 Lenrotintinus bottni	icus	0	<1.0	1	<1.0	0	<1.0	
缩短原纹中 Protorhabdonella c	urta	0	<1.0	1	<1.0	2	<1.0	
自领细壳虫 Stenosemella nivali.	s	1	<1.0	1	0.1	1	<1.0	
原始筒壳虫 <i>Tintinnidium primit</i>	ivum	4	<1.0	2	<1.0	4	3	
诺氏薄铃虫 Leprotintinus nordq	visti	0	<1.0	- 1	<1.0	2	<1.0	
短颈拟铃虫 Tintinnopsis brevice	ollis	1	<1.0	1	<1.0	0	<1.0	
纤弱拟铃虫 Tintinnopsis gracili	S	1	<1.0	0	<1.0	2	<1.0	
弯叶拟铃虫 Tintinnopsis lobiand	coi	1	<1.0	0	<1.0	0	<1.0	
钵体拟铃虫 Tintinnopsis subpis	tillutn	0	<1.0	0	<1.0	1	<1.0	
根状拟铃虫 Tintinnopsis radix		0	<1.0	2	<1.0	3	<1.0	
管状拟铃虫 Tintinnopsis tubulos	sa	7	<1.0	2	<1.0	3	<1.0	

纤毛虫 6 月份的生产力为(12.74±7.86)μgC/(L·d) (图 2,表 2),其中 E、G 和 I 断面生产力分别为 (11.15±5.30)、(12.74±10.93)和(15.30±8.99)μgC/(L·d); 最低值出现于 E1站 2.92μgC/(L·d),最高值出现于 G5 站 30.11μgC/(L·d)。8 月份生产力降为(7.39± 7.24)μgC/(L·d),其中 E、G 和 I 断面生产力分别为 (8.51±5.60)、(6.37±7.62)和(7.28±9.54)μgC/(L·d);最低 值出现于 I4站 1.37μgC/(L·d),最高值出现于 I2站,达 23.74μgC/(L·d)。9 月份的生产力为(7.79±5.92)μgC/(L·d), 其中 E、G 和 I 断面生产力分别为(3.63±2.59)、(11.54± 7.70)和(9.88±4.18)μgC/(L·d);最低值出现于 G3 站 0.95μgC/(L·d),最高值出现于 G6 站 21.14μgC/(L·d)。

总体上, 6月、8月和9月份三次调查中, E、G和

I 断面的纤毛虫丰度与生物量呈先减少后增加的趋势 (图 2, 图 3, 表 2)。无壳类纤毛虫丰度在 6 月份略高 于 9 月, 但明显较 8 月高; 生物量在 6 月明显高于 9 月, 但最高生物量出现在 9 月份的 G 断面, 8 月同样 最低。砂壳类纤毛虫丰度自 6 月到 9 月呈增加趋势, 从北部的 E 断面到南部的 I 断面呈增加趋势, I 断面在 三个月份均为最高; 在生物量上, G 断面 8 月份和 9 月份丰度一致, 在 I 断面 8 月份和 9 月份均升高。砂 壳类 8 月份在 E、G 断面明显高于其它月份, 而在 I 断面则明显降低, 9 月份 I 断面的生物量仍然最高。

2.3 微型自养和异养鞭毛虫丰度和生物量

6 月微型鞭毛虫总丰度(357±171)ind./mL, 总生物量(3.92±2.44)μgC/L。微型自养鞭毛虫(PNF, phototrophic



图 2 表层纤毛虫在 6 月、8 月和 9 月 E, G 和 I 断面的丰度、生物量与生产力

Fig.2 Abundance, biomass, and productivity of ciliates in surface water at the transects E, G, and I in June, August, and September





nanoflagellates) 丰度 (99±53) ind./mL, 生物量(1.19± 1.20) $\mu$ gC/L。微型异养鞭毛虫(HNF, heterotrophic nanoflagellates) 丰度(257±125) ind./mL, 生物量(2.70± 1.62) $\mu$ gC/L (图 4, 图 5, 表 2)。

8 月微型鞭毛虫总丰度(145±70)ind./mL, 总生物
 量(2.55±1.35)μgC/L。PNF 丰度(73±32)ind./mL, 生物

量(1.42±1.03)μgC/L。HNF 丰度(72±42)ind./mL, 生物 量(2.04±1.07)μgC/L (图 4, 图 5, 表 2)。

9 月微型鞭毛虫总丰度(160±91)ind./mL, 总生物 量(2.84±1.57)μgC/L。PNF 丰度(64±52)ind./mL, 生物 量(1.34±0.76)μgC/L。HNF 丰度(96±58)ind./mL, 生 物量(1.18±1.50)μgC/L (图 4, 图 5, 表 2)。



图 4 6 月、8 月和9月 E, G 和 I 断面全部微型鞭毛虫的丰度和生物量分布 Fig.4 Abundance and biomass of total nanoflagellates at transects E, G, and I in June, August, and September

表 2 黄海 2013 年 E, G 和 I 断面的自养和异养微型鞭毛虫、纤毛虫和桡足类无节幼体的丰度、生物量及生产力 Tab.2 The average values of abundance, biomass, and productivity for PNF and HNF, ciliates, and copepod nauplii at transects E, G, and I in the Yellow Sea in 2013

	类群	6月	8月	9月
主 庻(ind /mI)	自养微型鞭毛虫	99±53	73±32	64±52
$+i\mathbf{z}(\text{IIId./IIIL})$	异养微型鞭毛虫	257±125	72±42	96±58
★ ⊕(ind /ℓ)	纤毛虫	2282±1477	933±727	2319±1724
十度(IIId./L)	桡足类无节幼体	10.59±9.10	8±10.14	_
	自养微型鞭毛虫	1.19±1.20	1.42±1.03	1.34±0.76
<b>ナ物旱(C/I</b> )	异养微型鞭毛虫	2.70±1.62	2.04±1.07	$1.18 \pm 1.50$
主初里(μgC/L)	纤毛虫	8.93±6.23	3.92±4.72	6.55±5.24
	桡足类无节幼体	0.11±0.09	0.08±0.10	—
<b>牛 辛 力</b> (	纤毛虫	12.74±7.86	7.39±7.24	7.79±5.92
±1 )1(μgC/(L·d))	桡足类无节幼体	$0.028 \pm 0.024$	$0.032 \pm 0.041$	—

## 2.4 桡足类无节幼体丰度、生物量和生产力

桡足类无节幼体仅见于 6 月和 8 月, 9 月份未检 出。6 月份的平均丰度为(10.59±9.10)ind./L, 平均生 物量 (0.11±0.09)μgC/L; 丰度 (26ind./L) 和 生 物量 (0.27μgC/L)的最高值均出现在 E2 站(图 6, 表 2)。

8 月份的平均丰度为(8±10.14)ind./L, 平均生物量
(0.08±0.10)μgC/L, I 断面未检出桡足类无节幼体; 丰度
(30ind./L)和生物量(0.31μgC/L)最高值均出现在 G5 站。

桡足类无节幼体 6 月份的平均生产力为(0.028±0.024)µgC/(L·d), 8 月份略增至(0.032±0.041)µgC/(L·d),
其中 8 月份在 I 断面未检出桡足类无节幼体(表 2)。

## 2.5 夜光虫丰度和生物量

夜光虫在 6 月份在五个站位检出,最高值 2079ind./L 出现在 G5 站; 8 月份在 I1, I2 和 I5 站检出 的夜光虫丰度低于 100ind./L, 9 月份在 E6, I3 站检出 夜光虫丰度低于 100ind./L (图 6)。



图 5 6月、8月和9月 E, G和 I 断面自养和异样微型鞭毛虫的丰度和生物量分布 Fig.5 Abundance and biomass of PNF and HNF at transects E, G, and I in June, August, and September



图 6 6 月和 8 月份 E, G 和 I 断面桡足类无节幼体和夜光虫的丰度和生物量分布 Fig.6 Abundance and biomass of copepod nauplii and *Noctiluca scintillans* at transects E, G, and I in June and August

2.6 统计分析

对纤毛虫丰度和生物量、微型鞭毛虫丰度和生物 量与表层水温、盐度和水深进行的 Spearman 相关性 分析结果表明,6 月微型鞭毛虫的丰度、生物量与盐 度分别呈极显著负相关(*P*=0.004, *P*=0.002),鞭毛虫 生物量与水深显著负相关(*P*=0.030);8 月份纤毛虫的

3

生物量与温度及微型鞭毛虫的丰度呈显著负相关 (*P*= 0.024, *P*=0.017); 9 月份各因素之间无显著相关性。

对 6 月、8 月和 9 月份调查站位表层纤毛虫的物 种-丰度数据进行聚类分析,纤毛虫的群落分为三组: 6 月份为一组,8 月份 G 断面自成一组,8 月其它站位 和 9 月各站位一组(图 7)。

友 3   黄海 2011—2013 年 E,G 和 I 断面表层纤毛虫丰度、生物重和生产
---

Tab.3 Comparison in ciliate abundance, biomass, and productivity in surface water at transects E, G, and I in the Yellow Sea during

时间	丰度(ind./L)	生物量(μgC/L)	生产力(µgC/(L·d))	参考文献
2013年6月	2282±1477	8.93±6.23	12.74±7.86	本研究
2013年8月	933±727	3.92±4.72	7.39±7.24	本研究
2013年9月	2319±1724	6.55±5.24	7.79±5.92	本研究
2011年4月	3160±2502	14.49±15.14	—	丁军军等(2012)
2011年8月	1570±1050	8.68±11.68	—	丁军军等(2012)
2012年6月	6178±6302	18.66±20.10	28.05±26.34	王璐(2013)
2012年8月	6265±9100	12.09±22.47	54.01±30.53	王璐(2013)





## 3 讨论

本研究在南黄海 E、G 和 I 三个断面所获微型鞭 毛虫的丰度和生物量在三次调查中均呈现近岸高远 岸低的分布特点,这一结果与丁军军等(2012)在同一 海域的研究结果一致。相比丁军军等(2012)8月份在 同一海域的调查结果、本调查的自养和异养微型鞭 毛虫的丰度和生物量明显较低。本调查8月份所获的 微型异养鞭毛虫丰度明显较6月份少,但生物量变化 不大,这说明8月份个体较大的异养微型鞭毛虫较多; 9月份较8月份的丰度变化不大、但生物量仅约为8 月份的一半,表明9月份小个体的微型鞭毛虫更占优 势。统计分析表明, 6 月份微型鞭毛虫的丰度和生物 量均与盐度呈极显著的负相关关系、近岸和南部的 站位可能受到降水及长江冲淡水的影响、盐度较离 岸海域低、低盐水可能带来了丰富的营养物质、因此 促进了微型鞭毛虫尤其是异养微型鞭毛虫的生长和 繁殖。

纤毛虫的丰度和生物量也呈现与鞭毛虫类似的 结果:与王璐(2013)对 2012 年和丁军军等(2012)对 2011 年同一海域的纤毛虫分析结果相比, 2013 年 6 月 表层纤毛虫的丰度仅是 2012 年 6 月份的 1/3,生物量 约为 2012 年 6 月的 1/2; 2013 年 8 月份纤毛虫生物量 仅是 2012 年 8 月的不足 1/3,不足 2011 年的 1/2(表 3)。桡足类无节幼体的丰度与生物量则未见大的变化, 与 Zhang等(2002)在同一海域及 Yang等(2008)在北黄 海的研究结果一致,生产力与 Wang 等(2013)在同一 海域研究结果一致。夜光虫在 6 月部分站位丰度较 8 月和 9 月丰度高,可能系温度升高至 25℃以上时,不 适于夜光虫生长(齐雨藻等, 1991; Huang *et al*, 1997)。

8月份纤毛虫的生物量和微型鞭毛虫的丰度呈现 负相关关系,显示纤毛虫可能对微型鞭毛虫具有一 定的摄食控制。丁军军等(2012)于 2011 年 8 月份在同 一海域的研究发现,纤毛虫的丰度和温度呈极显著 的正相关关系,而本研究 8 月份的纤毛虫生物量与温 度呈现了负相关关系。从表层水温上看,本研究 8 月 份同一海域的水温较 2011 年 8 月的水温高了 4℃[(27.83±0.99)℃ vs. (23.7±1.6)℃]。我们目前尚无 法解释是何种因素造成这种差异,以及水温是否是 因素之一。

2013 年 6 月份首先在黄海的 G 和 I 断面发现有 数量较多的沙海蜇出现, E 断面仅 E3 站位有极少量的 沙海蜇。8 月份沙海蜇在所研究的三个断面均大量出 现,9月份沙海蜇的生物量在 E 断面的个别站位较 8 月翻倍,其它站位仅略有增加(Sun *et al*, 2015)。在这 三个月份中, E、G、I 断面的纤毛虫丰度与生物量呈 现先骤减后增加的特点(表 1)。但9月份 I 断面纤毛 虫丰度的剧升主要是由于自养的红色中缢虫丰度急 剧增加所致,如果排除红色中缢虫,则其它无壳类纤 毛虫的丰度9月份仅有平缓的上升。此外,9月份 G 断面纤毛虫生物量的剧升主要是由于个体较大的旋 转螺体虫(*Laboea strobila*,粒径约 92µm)剧增所致, 其在 G6 站的单种丰度超过 1000ind./L,9月该断面该 种纤毛虫的生物量占了全部纤毛虫生物量的近 2/3。 隶属寡毛类的 Laboea strobila 属混合营养(mixotrophy) 的纤毛虫,其大量出现一方面可能系因环境适宜其 增长,另一方面可能在于,尽管 9月份沙海蜇仍然维 持了较高的生物量,但已进入生长衰退期,而且沙海 蜇的生物量也较 E 和 I 断面的小(Sun et al, 2015),对 纤毛虫的摄食压力减小。Laboea strobila 在 6 月各断 面也曾大量出现,分别贡献了 E、G 和 I 断面全部纤 毛虫生物量的 64%、56%和 18%。Lee 等(2008)通过 解剖沙海蜇的摄食器官及通道提出,沙海蜇只能以 粒径<1mm 的浮游动物为食,我们的前期研究发现 (作者未发表),沙海蜇对粒径较小(<20μm)的微型浮 游动物并未见明显的摄食控制。因此,Laboea strobila 这一相对大型的浮游纤毛虫的高生物量及高生产力 可能为沙海蜇的早期发生提供了一定的食物支撑。

相对于 8 月份 E、G 和 I 断面无壳类纤毛虫丰度 的剧减、该海域三个断面的砂壳类纤毛虫丰度均逆 势增加、生物量在 E 和 G 断面也急剧增加; 8 月份 I 断面的砂壳类丰度增加但生物量减少的原因是个体 较小(65×20um)的原始筒壳虫数量较多所致。至9月 E和G断面的砂壳类丰度未见明显变化,在I断面甚 至还有较大的增加。已有研究表明、水母对砂壳类纤 毛虫的摄食强度相对较小(Pitt et al, 2007),这可能是 由于其具有的外壳的保护作用有关、外壳的保护也 使其免遭水母摄食之外的毒杀作用。因此、8 月和 9 月水母旺发期砂壳类纤毛虫数量增加的主要原因应 归于沙海蜇对砂壳类的捕食压力或毒杀效应较小所 致。另一方面、8月和9月无壳类纤毛虫数量的剧降。 使砂壳类纤毛虫面临的种间竞争变小, 而沙海蜇的 旺发又在一定程度上清除了其捕食者,从而获得数 量上的优势。砂壳类纤毛虫的丰度和生物量在9月份 水母数量依然较多的 I 断面达到顶峰, 这进一步说明 沙海蜇对其摄食强度较低,另外砂壳类纤毛虫多喜 食藻类、该断面数量丰富(数量达到峰值)光合自养的 红色中缢虫(Mesodinium rubrum, 粒径约 22µm)为其 提供了良好的食物基础。

与纤毛虫丰度和生物量的急剧变化不同,纤毛 虫在 6 月、8 月和 9 月的物种数相差不显著。尽管如 此,在水母发生最为旺盛的 8 月份纤毛虫物种数和 Margalef 多样性指数仍是最低的,而香农威纳指数和 辛普森多样性指数则随时间呈下降趋势,且 6 月份的 指数值明显高于 8 月和 9 月。纤毛虫群落结构的聚类 分析结果也显示,6 月的纤毛虫群落结构与 8 月和 9 月的群落结构明显分为两组。这些结果表明,夏季大 型水母的旺发对纤毛虫的群落结构产生了影响,纤 毛虫生物多样性降低。沙海蜇旺发产生的另一效应是 个体较小的光合自养的红色中缢虫的大量出现,其 在9月的 I3 和 I4 站位丰度超过 4000ind./L。其大量 发生一方面可能是沙海蜇旺发产生的级联效应所致, 另一方面可能系因水母释放的营养物质促进了生长。

从生产力上看、纤毛虫由于其个体微小、繁殖和 周转快、因此具有明显的数量优势。在沙海蜇生物量 快速增加的6月份、纤毛虫无论在生物量还是生产力 上均远高于桡足类无节幼体。在沙海蜇旺发的8月份、 桡足类无节幼体的丰度和生物量下降的幅度明显小 于纤毛虫, 其生产力还略增至 0.032µgC/(L·d); 而纤 毛虫的生产力由 6 月的 12.74ugC/(L·d)降至 8 月的 7.39µgC/(L·d) (表 1)。从这一结果可以看出、纤毛虫 的数量优势可使其较个体数量明显较少的桡足类无 节幼体更易为沙海蜇等大型水母所摄食利用、其高 生产力可为水母的旺发提供了一定的食物基础。此外、 相对于 2012 年 6 月(28.05µgC/(L·d))和 8 月(54.01µgC/ (L·d))同一海域纤毛虫的高生产力, 2013 年 6 月和 8 月纤毛虫的生产力无疑是很低的(表 3)。这一点与 2013年相同月份沙海蜇的丰度和生物量低于 2012年 (Sun et al, 2015)的结果一致。由此, 纤毛虫的生物量 到底在多大程度上支撑(甚至决定)了沙海蜇的生物量, 将是一个有待解决的问题。

**致谢** 天津科技大学魏皓教授课题组提供温盐资料,本课题组史本泽、赵峰、詹子峰、周百灵协助采样,青岛海洋科学与技术国家实验室,海洋生物学与 生物技术功能实验室支持,谨致谢忱。

#### 参考文献

- 丁军军,徐奎栋,2012. 黄海水母旺发区浮游鞭毛虫和纤毛虫 群落结构分布及其与水母发生关系初探. 海洋与湖沼, 42(3):527—538
- 王 璐, 2013. 黄东海微小型浮游动物时空分布及与大型水母 旺发关系初探. 青岛: 中国科学院海洋研究所硕士学位论 文, 36—48
- 齐雨藻, 黄伟建, 邱璇鸿, 1991. 大鹏湾夜光藻种群动态的时间序列模型. 暨南大学学报, 12(3): 92—103
- 宋微波,沃 伦 A, 胡晓钟, 2009. 中国黄渤海的自由生纤毛 虫. 北京: 科学出版社, 171—351
- 张 芳, 2008. 黄东海胶质浮游动物水母类研究. 青岛: 中国 科学院海洋研究所博士学位论文, 78—83
- Båmstedt U, Wild B, Martinussen M B, 2001. Significance of food type for growth of ephyrae *Aurelia aurita* (Scyphozoa). Marine Biology, 139(4): 641–650
- Børsheim K Y, Bratbak G, 1987. Cell volume to cell carbon

conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. Marine Ecology Progress Series, 36: 171-175

- Compte J, Gascón S, Quintana X D et al, 2010. Top-predator effects of jellyfish *Odessia maeotica* in Mediterranean salt marshes. Marine Ecology Progress Series, 402: 147–159
- Condon R H, Steinberg D K, del Giorgio PA et al, 2011. Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108(25): 10225—10230
- Dong Z J, Liu D Y, Keesing J K, 2010. Jellyfish blooms in China: dominant species, causes and consequences. Marine Pollution Bulletin, 60(7): 954—963
- Fenchel T, 2008. The microbial loop-25 years later. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 366(1-2): 99-103
- Gilron G L, Lynn D H, 1989. Assuming a 50% cell occupancy of the lorica overestimates tintinnine ciliate biomass. Marine Biology, 103(3): 413—416
- Granéli E, Turner J T, 2002. Top-down regulation in ctenophore-copepod-ciliate-diatom-phytoflagellate communities in coastal waters: a mesocosm study. Marine Ecology Progress Series, 239: 57–68
- Hillebrand H, Dürselen C D, Kirschtel D et al, 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. Journal of Phycology, 35(2): 403—424
- Huang C, Qi Y, 1997. The abundance cycle and influence factors on red tide phenomena of *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) in Dapeng Bay, the South China Sea. Journal of Plankton Research, 19(3): 303—318
- Kamiyama T, 2011. Planktonic ciliates as a food source for the scyphozoan *Aurelia aurita* (s.l.): feeding activity and assimilation of the polyp stage. Journal of Experimental Marine biology and Ecology, 407(2): 207–215
- Kofoid C A, Campbell A S, 1929. A conspectus of the Marine and Fresh-Water Ciliata Belonging to Suborder Tintinnoinea, with Descriptions of New Species Principally from the Agassiz Expedition to the Eastern Tropical Pacific 1904-1905. University of California Publications in Zoology, 34: 1—403
- Kofoid C A, Campbell A S, 1939. Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific, 1904-1905. Cambridge, SA, USA: Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 84: 1—473
- Larson R J, 1987. Trophic ecology of planktonic gelatinous predators in Saanich Inlet, British Columbia: diets and prey selection. Journal of Plankton Research, 9(5): 811–820
- Lee H E, Yoon W D, Lim D, 2008. Description of feeding apparatus and mechanism in *Nemopilema nomurai* Kishinouye (Scyphozoa: Rhizostomeae). Ocean Science Journal, 43(1): 61—65
- Malej A, Turk V, Lučić D et al, 2007. Direct and indirect trophic interactions of Aurelia sp. (Scyphozoa) in a stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea). Marine Biology,

151(3): 827-841

- Menden-Deuer S, Lessard E J, 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. Limnology and Oceanography, 45(3): 569–579
- Müller H, Geller W, 1993. Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered. Archiv für Hydrobiologie, 126(3): 315—327
- Nakamura Y, 1998. Growth and grazing of a large heterotrophic dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*, in laboratory cultures. Journal of Plankton Research, 20(9): 1711–1720
- Pitt K A, Kingsford M J, Rissik D et al, 2007. Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses. Marine Ecology Progress Series, 351: 1–13
- Pomroy A J, 1984. Direct counting of bacteria preserved with Lugol iodine solution. Applied Environmental Microbiology, 47(5): 1191–1192
- Putt M, Stoecker D K, 1989. An experimentally determined carbon: volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. Limnology and Oceanography, 34(6): 1097—1103
- Sherr E B, Sherr B F, Fallon R D et al, 1986. Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. Limnology and Oceanography, 31(1): 177–183
- Stibor H, Tokle N, 2003. Feeding and asexual reproduction of the jellyfish *Sarsia gemmifera* in response to resource enrichment. Oecologia, 135(2): 202–208
- Sun S, Zhang F, Li C L et al, 2015. Breeding places, population dynamics, and distribution of the giant jellyfish Nemopilema nomurai (Scyphozoa: Rhizostomeae) in the Yellow Sea and the East China Sea. Hydrobiologia, 754(1): 59—74
- Turk V, Lučić D, Flander-Putrle V et al, 2008. Feeding of Aurelia sp. (Scyphozoa) and links to the microbial food web. Marine Ecology, 29(4): 495—505
- Uye S I, 2011. Human forcing of the copepod-fish-jellyfish triangular trophic relationship. Hydrobiologia, 666(1): 71-83
- Uye S I, Nagano N, Tamaki H, 1996. Geographical and seasonal variations in abundance, biomass and estimated production rates of microzooplankton in the Inland Sea of Japan. Journal of Oceanography, 52(6): 689–703
- Wang L, Xu K D, 2013. Spatiotemporal distribution of protozooplankton and copepod nauplii in relation to the occurrence of giant jellyfish in the Yellow Sea. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 31(6): 1226—1240
- West E J, Pitt K A, Welsh D T et al, 2009. Top-down and bottom-up influences of jellyfish on primary productivity and planktonic assemblages. Limnology and Oceanography, 54(6): 2058–2071
- Xian W W, Kang B, Liu R Y, 2005. Jellyfish blooms in the Yangtze Estuary. Science, 307(5706): 41
- Yang E J, Choi J K, Hyun J H, 2008. Seasonal variation in the community and size structure of nano- and microzooplankton in Gyeonggi Bay, Yellow Sea. Estuarine,

Coastal and Shelf Science, 77(3): 320—330 Zhang W C, Xu K D, Wan R J *et al*, 2002. Spatial distribution of ciliates, copepod nauplii and eggs, *Engraulis japonicus*  post-larvae and microzooplankton herbivorous activity in the Yellow Sea, China. Aquatic Microbial Ecology, 27(3): 249-259

## ABUNDANCE AND BIOMASS OF NANO- AND MICROZOOPLANKTON IN PARTICULAR CILIATES IN RELATION TO THE MASS OCCURRENCE OF NEMOPILEMA NOMURAI IN THE SOUTHERN YELLOW SEA IN SUMMER AND AUTUMN

LI Jie<sup>1, 2</sup>, XU Kui-Dong<sup>1</sup>

(1. Department of Marine Organism Taxonomy & Phylogeny, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract** The mass occurrence of giant jellyfish *Nemopilema nomurai* has been a frequent phenomenon in the Yellow Sea in summer in recent years. However, relationship between the jellyfish and nano- and microzooplankton remains unclear. We investigated the community structure and dynamics of nano- and microzooplankton at transects I (33°N), G (34°N) and E (35°N) in the southern Yellow Sea during the jellyfish fast growth and spreading in June and the blooming in August and September, 2013. The abundance and biomass of nanoflagellates were (in average and respective manner hereinafter) 357ind./mL and 3.92µgC/L in June, greatly decreased to about 145ind./mL and 2.55µgC/L in August, and slightly increased to 160ind./mL and 2.84µgC/L in September. A total of 64 ciliate species belonging to 31 genera were identified, and no great change was observed in species composition in the three months. The abundance and biomass of ciliates were 2282ind./L and 8.93µgC/L in June, quickly dropped to 933ind./L and 3.92µgC/L in August, and boost up to 2319ind./L and 6.55µgC/L in September. The productivity of ciliates was 12.74, 7.39, and 7.79µgC/(L·d). Copepod nauplii occurred in June and August in mean abundance of 10.59ind./L in June and 8ind./L in August. Both biomass (0.08µgC/L) and productivity of nano- and microzooplankton during *N. nomurai* bloom in the southern Yellow Sea, and were affected by the giant jellyfish directly, or indirectly in cascading effect.

Key words Yellow Sea; giant jellyfish; ciliates; flagellates; nanozooplankton; microzooplankton