

黄海夏季沙海蜇食物需求的估算方法及应用*

张芳^{1, 2, 4} 孙松^{1, 2, 3, 4} 李超伦^{1, 2, 4}

(1. 中国科学院海洋生态与环境科学重点实验室(中国科学院海洋研究所) 青岛 266071; 2. 海洋国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室 青岛 266071; 3. 中国科学院海洋研究所 山东胶州湾海洋生态系统国家野外科学观测研究站 青岛 266071; 4. 中国科学院大学 北京 100049)

摘要 自 20 世纪 90 年代末起, 沙海蜇频繁暴发于东亚海域, 特别是 8、9 月份为黄海沙海蜇生物量的高峰期/大量暴发期。研究沙海蜇的大量出现对所在生态系统的影响十分必要, 最直接的影响表现在对饵料生物浮游动物的影响。本文研究了黄海 2006 和 2007 年 8、9 月份沙海蜇的呼吸率、摄食率, 估算了沙海蜇的食物需求量及其在黄海的分布格局, 获得了其每天对中、大型浮游动物现存量及生产力的潜在摄食压力。结果表明沙海蜇的食物需求量的分布格局与其生物量的分布格局一致。在沙海蜇的捕获率为最大时, 2006 年 9 月上旬沙海蜇的摄食率为 47.84 (0.7—215.05)mgC/(m²d)。假设中、大型浮游动物都可以作为沙海蜇的摄食对象, 那么每天对中、大型浮游动物现存量及生产力的摄食压力平均分别为 6.4% (0.09%—28.79%)和 76.61% (1.12%—344.28%)。2006 年 9 月下旬及 2007 年 8 月沙海蜇的食物需求比 2009 年 9 月上旬有所降低。因此, 沙海蜇在暴发期间对中、大型浮游动物潜在的消耗非常大, 甚至是毁灭性的。尤其是沙海蜇在高生物量站位对浮游动物的食物需求非常高, 沙海蜇对浮游动物的摄食压力远超过了浮游动物本身的生产力(大于 100%), 这时的浮游动物远远不能满足沙海蜇的食物需求。本文的研究结果为探讨沙海蜇暴发对黄海浮游生态系统的影响程度提供了基础资料。

关键词 大型水母; 摄食压力; 摄食率; 呼吸率; 水母暴发

中图分类号 Q178.1; Q958.885.3 **doi:** 10.11693/hyhz20170600174

自 20 世纪 90 年代末起, 沙海蜇 *Nemopilema nomurai* (Cnidaria: Scyphozoa: Rhizostomeae 频繁暴发于东亚海域, 包括渤海、黄海、东海北部、日本海及韩国海域(丁峰元等, 2005; 程家骅等, 2005; Kawahara *et al.*, 2006; Uye, 2008; Yoon *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2012; Sun *et al.*, 2015)。在 2003—2013 十年间, 水母除 2008、2010、2011、2013 年没有大量暴发外, 其余年份均为暴发年或中度暴发年(Sun *et al.*, 2015)。在黄东海的一周年中, 8、9 月份为沙海蜇生物量的高峰时期。以往研究表明当水母类数量很大时, 它们集体的摄食率非常大, 这种捕食压力会直接或间接的控制其他浮游动物或鱼类的数量(Purcell,

1992; Schneider *et al.*, 1994; Olesen, 1995; Riisgård *et al.*, 1995; Nielsen *et al.*, 1997), 因此当沙海蜇大量存在时对黄海浮游生态系统的影响问题有必要进行研究。这些主要影响包括: (1) 沙海蜇以浮游动物, 鱼卵, 仔稚鱼等为食, 其与鱼类形成捕食和摄食竞争, 大量暴发的沙海蜇可通过下行控制机制对其他浮游动物或仔、稚鱼数量进行调控。(2) 鲳鱼类以水母为食, 黄海沙海蜇的暴发对鲳鱼类的生长影响。(3) 通过自身代谢的营养盐, 通过上行控制机制或营养级级联效应对浮游植物的种群数量的影响。(4) 其在暴发后向海底沉降, 造成的碳通量的增加。在研究这些影响之前, 首先要研究沙海蜇现场的摄食率、消化率及排泄

* 鳌山科技创新计划项目, 2016ASKJ02-2 号; 国家重点研发计划, 2017YFC1404405 号; 中国科学院战略性先导科技专项(A 类)资助, XDA11020305 号; 国家自然科学基金委国际(地区)合作与交流项目, 31511130138 号。张芳, 硕士生导师, 副研究员, E-mail: zhangfang@qdio.ac.cn

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

收稿日期: 2017-06-27, 收修改稿日期: 2017-09-18

率等生物生态学参数。但是以往有关黄东海沙海蜇对浮游动物的摄食率、呼吸率的研究未见报道。本文通过计算沙海蜇的代谢率(以氧为指标的呼吸率)来反估算其摄食率,估算沙海蜇的食物需求量,为探讨沙海蜇暴发对黄海生态系统的影响程度提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 采样站位、时间、方法

利用沙海蜇生物量最高的月份 2006 年 9 月 2—12 日南黄海大面调查航次, 2006 年 9 月 18—27 日, 2007 年 8 月 3—9 日两个断面调查航次(调查范围为

32—36.5°N, 120.5—124°E, 调查站位见图 1)共三个航次的调查结果。所有调查航次均利用中国水产科学研究院黄海水产研究所的“北斗”号科学调查船, 所有的调查均不分白天和黑夜, 在 24h 内连续进行。水母样品采集均用“北斗号”调查船装配的渔业资源底层拖网采集。该渔网网具主尺寸 836 目×20cm, 囊网 10cm, 衬网 2.4cm。网口高度根据水深和曳纲长度一般变动在 6.1—7.1m, 网口宽度一般随着水深的不同而不同, 网口周长 167.2m, 网具总长度 83.2m。拖网速度约 3 节。各站拖网时间为 0.3—1h(大部分站位为 1h)。采样方法详见(Zhang *et al.*, 2012)。

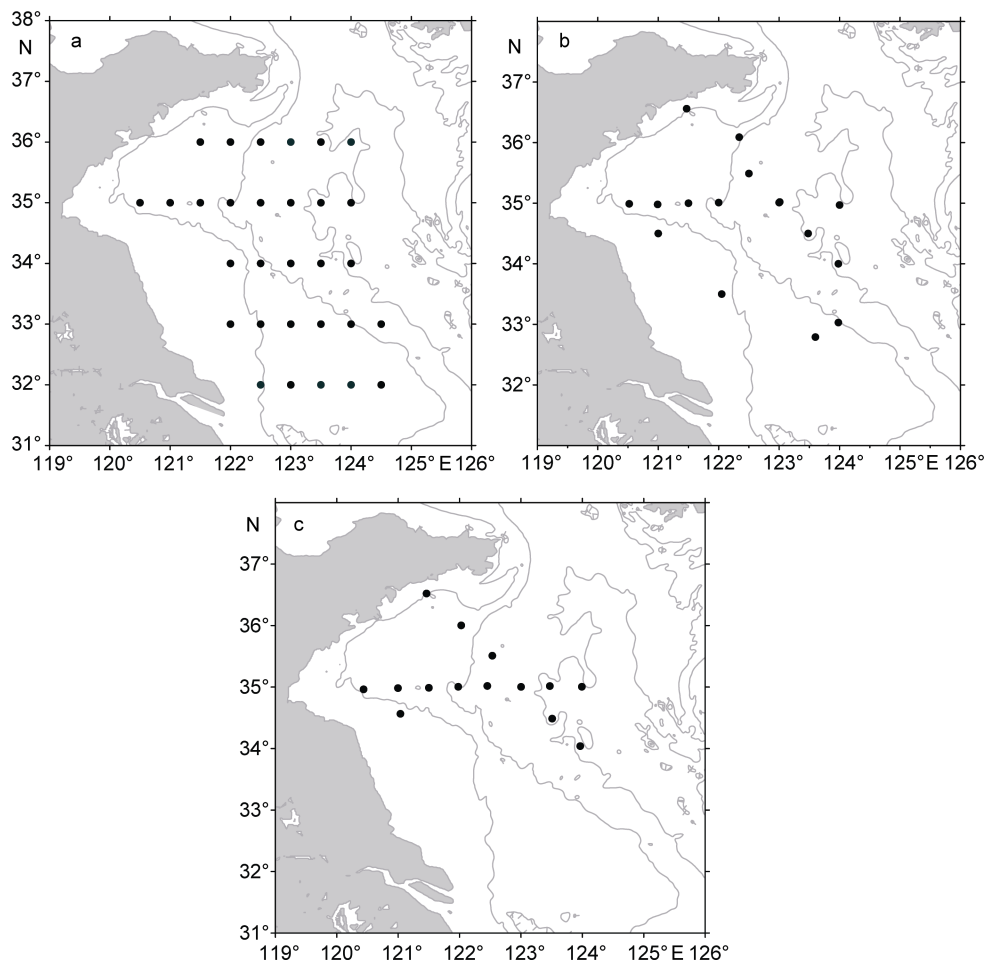


图 1 三个航次站位图

Fig.1 Stations of the study area

注: a. 2006 年 9 月上旬; b. 2006 年 9 月下旬; c. 2007 年 8 月

1.2 现场沙海蜇摄食率的估算方法

沙海蜇的摄食率 F (单位水柱的沙海蜇每天需要消耗的碳量, $\text{mgC}/(\text{m}^2\text{d})$)由下公式计算得到, 摄食率包括两个部分: 一部分为代谢所需要的碳量, 一部分为生长所需要的碳量(Uye, 2008, 2011)。

$$F = (K \times R \times RQ \times 24 + g \times CW) \times WW / A_e$$

其中, K 为转换常数 $0.375\text{mgC}/\text{mgO}_2$, R 代表单位湿重的呼吸率 ($\text{mgO}_2/(\text{kg h})$), 根据 Uye(2008), R 由 $12\text{mLO}_2/(\text{kg h})$, 转换为 $17.15\text{mgO}_2/(\text{kg h})$ 得到。 RQ 为呼吸商, 这里取 0.8; g 为生长率 (d^{-1}), 由于沙海蜇不

同生长时期的生长率不同(张芳等, 未发表), 本文取 8 月至 9 月份生长率的平均值 0.02, CW 为碳重, 以碳重占湿重的 0.28% 计算, 由干重占湿重的 4.2%, 碳重占干重的 6.6% 计算得到(Iguchi, unpublished)。WW 代表沙海蜇的湿重生物量(mg/m^2)。 A_e 为同化效率, 这里取 0.8 (0.80, Schneider, 1989)。

1.3 中、大型浮游动物生物量(干重)和生产力的测定

对于两个断面调查航次, 中大型浮游动物(下面简称浮游动物)的干重生物量数据用同步调查的浮游动物样品测得的干重(g/m^2)。采用标准的浮游生物大网(网口直径 0.8m, 网孔直径 500 μm)和浮游生物中网(网口直径 0.5m, 网孔直径 160 μm)在每个站位从底到表垂直拖网取样, 将分不同粒径过滤获得的样品到事先称重和煨烧(450 $^{\circ}\text{C}$)过的玻璃纤维滤膜上(Whatman GF/C), 再将滤获物快速的用去离子水进行冲洗后, 置于烘箱内, 60 $^{\circ}\text{C}$ 烘干 24—36h, 干燥器干燥, 用感量为 0.01mg 的电子天平称重, 减去膜的初始重量, 即得到浮游动物干重。考虑到标准大型浮游生物网对个体较大的浮游动物捕获效率要高于中型浮游生物网, 相反, 中型浮游生物网对小型浮游动物的捕获效率要远高于大型浮游生物网(王荣等, 2003), 因此用大网获得浮游动物样品用于测定 1mm 粒径的浮游动物干重, 小于 1mm 的浮游动物生物量用中网获得的样品测定, 浮游动物总干重等于两个粒径浮游动物干重之和(Huo *et al.*, 2012)。对于大面调查航次, 由于没有同步的浮游动物干重数据, 这里取相同月份浮游动物干重的平均值代替(1.87 g/m^2 , 相当于 746.98 mgC/m^2)。

浮游动物的生产力估算用浮游动物的呼吸率 R ($\mu\text{L O}_2/(\text{animal h})$)是干重(W)和栖息环境的水体温度(T , $^{\circ}\text{C}$)的函数, 可以表示成如下的关系式(Ikeda, 1985):

$$\ln R = -0.2512 + 0.7886 \ln W + 0.0490T$$

式中, R 为呼吸率($\mu\text{L O}_2/(\text{animal h})$), W 为个体干重(mg/animal)。

根据 $RQ=0.97$ (Gnaiger, 1983), 我们将呼吸率转化成以碳含量表示的单位。总生长效率和吸收效率以 0.3 和 0.7 计算(Ikeda, 1985), 那么浮游动物的生产力就可以表示为下面的公式(Ikeda *et al.*, 1978):

$$P = 0.75R$$

式中, P 为生产力($\text{mgC}/(\text{animal h})$)。

不同粒径浮游动物每天的生产力就等于 P 乘以不同粒径组内浮游动物的丰度(animal/m^2)和 24h。

1.4 对浮游动物现存量及生产力的潜在摄食压力的估算

获得沙海蜇的摄食率后, 假设网采浮游动物均为沙海蜇的摄食对象, 那么其摄食率(即: 单位水柱的水母所需的碳量)除以浮游动物的碳量现存量及生产力(根据黄东海的经验参数, 碳量为干重的 40%), 就可得到对浮游动物现存量及生产力的摄食压力。

2 结果

2.1 沙海蜇摄食率(单位时间单位水柱内的沙海蜇的需碳量)的分布

根据 2006 年 9 月上旬的大面调查的估算结果(图 2A, 表 1), 如果取捕获率为 0.1, 这时沙海蜇的摄食率为 $(47.84 \pm 60.52) \text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$ ($\text{mean} \pm \text{STDEV}$), 摄食率范围为 0.70—215.03 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$ 。如果生物量以捕获率 0.4 估算, 那么摄食率 $(11.96 \pm 15.13) \text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$ 为上述摄食率的四分之一, 范围为 0.18—53.76 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$ 。沙海蜇摄食率的分布格局与生物量的分布一致, 均在锋区为最高值。2006 年 9 月下旬的断面捕获率取 0.1 的情况下沙海蜇的摄食率范围为: 0.09—23.32 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$, 平均为 5.59 ± 6.03 (图 2B, 表 1)。摄食率高值仍然出现在锋区附近, 其次之外南黄海中心海域摄食率也较高。2007 年 8 月断面调查在捕获率为 0.1 的情况下, 沙海蜇的摄食率范围为: 0.11—59.27 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$, $9.83 \pm 14.95 \text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$, 高值的分布仍然在锋区附近(图 2C, 表 1)。

2.2 浮游动物的生物量及生产力

2006 年 9 月大面调查航次, 由于没有同步的浮游动物干重数据, 这里取相同月份浮游动物干重的平均值代替(1.87 g/m^2 , 换算成碳重为 746.98 mgC/m^2), 平均生产力为 62.46 mgC/m^2 , 生产力占碳重生物量的 8.4%。2006 年 9 月下旬浮游动物的碳生物量为 $(565.71 \pm 509.61) \text{mgC}/\text{m}^2$, 生物量范围为 207.35—1490.27 mgC/m^2 ; 生产力为 $(62.46 \pm 29.08) \text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$, 范围为 23.13—135.20 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$; 平均生产力占碳重生物量的 30%。2007 年 8 月浮游动物的碳生物量为 $(468.77 \pm 202.70) \text{mgC}/\text{m}^2$, 生物量范围为 168.648—942.36 mgC/m^2 ; 生产力为 $(39.23 \pm 7.64) \text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$, 范围为 26.06—59.32 $\text{mgC}/(\text{m}^2 \text{d})$; 平均生产力占碳重生物量的 8.3%。

2.3 沙海蜇对浮游动物现存量及生产力的潜在摄食压力

2006 年 9 月上旬, 当沙海蜇的生物量最高时, 网

捕获率为 0.1 时, 如果假设文中所用的网采工具采集的浮游动物都是沙海蜇可以摄食的对象, 那么沙海蜇每天对浮游动物现存量的摄食压力为 0.09—28.79% mgC/(m²d), 平均为 6.4%, 对浮游动物生产力的摄食压力为 1.12%—344.28%, 平均为 76.6%。到 9 月下旬时, 沙海蜇每天对浮游动物现存量的摄食压

力 0.02—4.07%, 平均为 1.2%, 对生产力的摄食压力为 0.26%—58.5%, 平均为 20.8%。2007 年 8 月, 沙海蜇每天对浮游动物的现存量的摄食压力为 0.02%—16.69%, 平均为 3.35%, 对生产力的摄食压力为 0.28%—135.32%, 平均为 26.57%。渔网的捕获率为 0.4 时, 不同航次的各项值是上述值的四分之一。

表 1 南黄海沙海蜇暴发时期的摄食率(mgC/(m²d)), 每天对浮游动物现存量及生产力的摄食压力(%)
Tab.1 The feeding rate (mgC/(m²d)) and feeding pressure per day (%) of *N. nomurai* on standing stock and production rate of zooplankton during booming period in the southern Yellow Sea

项目	网捕获率	2006 年 9 月上旬		2006 年 9 月下旬		2007 年 8 月	
		平均值	范围	平均值	范围	平均值	范围
摄食率(mgC(m ² d))	0.1	47.84	0.70—215.03	5.59	0.09—23.33	9.83	0.11—59.27
	0.4	11.96	0.18—53.76	1.40	0.02—5.83	2.46	0.03—14.82
对浮游动物现存量的摄食压力(%)	0.1	6.40	0.09—28.79	1.20	0.02—4.07	3.35	0.02—16.69
	0.4	1.60	0.02—7.20	0.30	0.005—1.02	0.84	0.005—4.17
对浮游动物生产力的摄食压力(%)	0.1	76.60	1.12—344.28	11.63	0.13—33.27	26.57	0.28—135.32
	0.4	19.15	0.28—86.07	2.91	0.03—8.32	6.64	0.07—33.83

3 讨论

目前国际上对大型水母的摄食率的测定尚没有统一的研究方法, 比如利用现场围格实验, 小容器直接培养等方法, 这些方法被认为会对大型水母摄食率的估计不准, 不能真实反映自然状况下大型水母的摄食状况(Hansson, 2006)。现场潜水跟踪的方法对摄食率的估计相对较准确, 但对于我国研究大型水母来讲, 该方法可操作性差, 几乎不能实现。鉴于对水母呼吸率的测定较容易, 可通过对沙海蜇个体呼吸率的测定间接推算摄食率。根据本文中推算摄食率的公式可知, 除了呼吸率之外, 生物量和生长率是影响现场水母摄食率估算的重要影响因素, 生长率的大小很大程度上也是由生物量决定的, 因此沙海蜇的生物量很大程度上决定了沙海蜇的野外摄食率, 因此本文的研究结果体现出摄食率的分布格局与生物量分布格局一致是容易理解的。而水母的重量及滤水量是决定准确定量生物量的关键, 虽然大型水母的重量可以由不同伞径的水母数量来计算获得(Zhang *et al.*, 2012), 但是由于捕获沙海蜇的水体体积/滤水量的估计存在误差, 因此野外现场大型水母生物量的定量比较困难, 因此很多时候这种方法只能对单个大型水母的摄食率进行研究和估计, 而无法对现场原位大型水母种群的摄食率进行估计。Uye(2011)在对马海峡的沙海蜇的生物量有初步估计后, 进而对沙海蜇的食物需求及浮游动物的摄食压力进行了估计,

沙海蜇在对马海峡 2005 年 7 月底对浮游动物现存量的摄食压力可以达到 24%, 表示出很高的数值。

本文采用底拖网扫海面积的方法对大型水母的生物量进行定量的方法通常应用于渔业资源评估。用该方法对大型水母生物量的估算有几个导致生物量估计不准的可能性原因, 比如 Barz 等(2007)报道北海南部的的水母主要分布在 5—25m, Brodeur 等(2002)报道在白令海水母主要分布在跃层, 在垂直方向上并非均匀分布, 在本文的调查期间我们也发现在许多站位的表层或次表层出现大量的水母个体。考虑到渔网为底拖网, 是绝对不能完全把上层的水母体收入囊中, 大大低估了水母真实的生物量, 因此这里需要对捕捉效率进行估计。但遗憾的是以往并没有相应的水母的捕获系数作为参考用来估计生物量。如果用底拖渔网具对上层鱼的捕获率的选值作为参考, 比如, 对于中上层鱼类, 鉴于它们在中上层分布, 有较强的活动能力, 拖网所过的地方只有小部分被捕获, 通常选 0.1—0.4 作为捕获率(金显仕等, 2005)。鉴于大型水母有一定的游泳能力而且个体大, 不易捕获, 仍然参考 0.1—0.4 为大型水母的捕获率, 把 0.4 作为最小生物量估计, 0.1 作为最大生物量的估计。事实上, 采用扫海面积法得到的大型水母的生物量/丰度值与日本广岛大学的 Uye 教授采用目测计数海水表层可见的大型水母所获得的丰度相比, 前者大约是后者的十分之一, 因此本文有理由选用 0.4—0.1 作为网具对水母的捕获率。

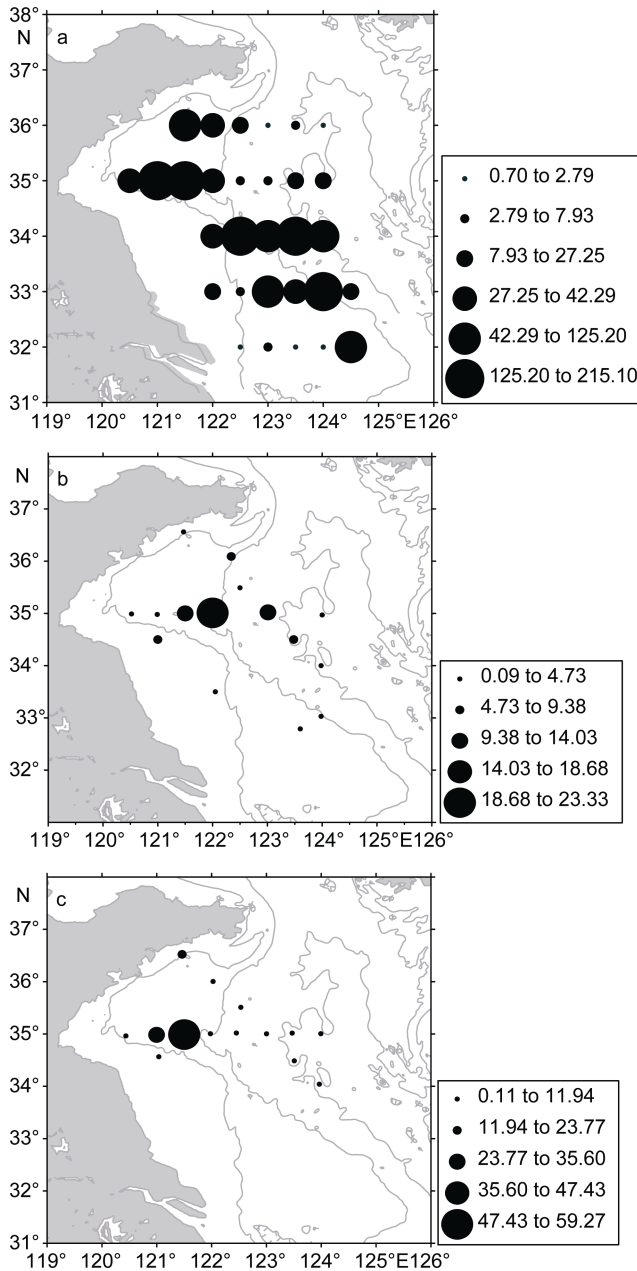


图2 南黄海沙海蜇在生物量高值时期的摄食率
($\text{mgC}/(\text{m}^2\text{d})$)

Fig.2 The feeding rate ($\text{mgC}/(\text{m}^2\text{d})$) of *N. nomurai* during blooming period in the southern Yellow Sea

注: a. 2006年9月上旬; b. 2006年9月下旬; c. 2007年8月

本文利用摄食率的方法对黄东海的沙海蜇的食物需求进行估算, 尽管在估算过程中对于生物量的估计存在一定程度的误差, 但是仍然可以在很大程度上说明了海蜇在暴发期间的食物需求。相比较现场潜水跟踪大型水母对摄食率的进行估计以及用实验室直接测定沙海蜇摄食率的方法, 本文描述的以呼吸率间接估算摄食率的方法, 弥补了只在室内测量而无法代表现场实际摄食率的缺点, 也弥补了在野

外潜水对个体水母摄食率现场估测的危险性及用于大范围海域代表性不足的缺点。另外, 本文间接估算摄食率关键参数的定量和参数化过程明确, 参数化相对准确, 可操作性强, 可以真实反映广阔海域大型水母摄食率的情况, 因此在我国近海计算大型水母的摄食率方面有很强的应用性。唯一的缺点是必须要求对海域大型水母的生物量进行准确估计, 随着今后对水母生物量监测和定量方法的不断改进, 对大型生物量定量的准确性不断提高, 本文所述方法将会成为很好的测定大型水母摄食率的方法。在对白令海海域的水母生物量进行估计时, Brodeur 等(2002)比较了底拖网和上层拖网的效率, 发现在整个调查海域的生物量中上层拖网对生物量的估计是底层拖网的 300 倍。本文选底拖网的最大捕获效率为 0.1, 具有可能的现实性。在白令海, 据估计数量增多的水母 *Chrysaora melanaster* 平均消耗各季节浮游动物现存量的三分之一, 每年消耗浮游动物生产力的 4.7%, 认为对浮游动物的消耗是较适中的(Brodeur *et al*, 2002)。Pitt 等(2007)对围格实验的研究表明存在的水母 *Catostylus mosaicus* 会把实验中的中型浮游动物消耗殆尽。本文在 2006 年 9 月上旬水母大量暴发时, 沙海蜇每天对浮游动物的平均摄食压力 6.4%, 对浮游动物生产力的平均摄食压力为 76.6%, 属于高水平的摄食率, 对浮游动物的摄食几乎是毁灭性的。特别在黄海南部和东海北部通常容易暴发水母的海域(33—34°N, 122—125°E)中最高生物量站, 每天对浮游动物的摄食率达到了 50%以上, 对生产力的摄食压力(>100%)远远超过了每天浮游动物的生产力。即使用 0.4 作为渔网的捕获率计算的沙海蜇生物量, 每天对浮游动物的现存量及生产力的消耗也是非常高的。因此 2006 年沙海蜇暴发后对食物的需求的升高应该会对与食物竞争的鱼类造成很严重的影响。相比之下, 2006 年 9 月下旬, 随着沙海蜇生物量的减少, 摄食压力也随之减小。2007 年 8 月, 在锋区的两个高生物量站, 沙海蜇每天对浮游动物的摄食压力约 >20%, 对其生产力的摄食约为 200%。2006 年 9 月上旬、下旬和 2007 年 8 月份, 不同时期沙海蜇摄食率的差异主要取决于不同时期的平均生物量的大小不同, 以及水母的平均伞径大小。

从本文估算的沙海蜇在暴发期 2006 年 9 月上旬的食物需求及其对浮游动物的摄食压力来看, 沙海蜇的摄食率为 $47.84 \pm 60.52 \text{mgC}/(\text{m}^2\text{d})$, 摄食率范围为 0.70—215.03 $\text{mgC}/(\text{m}^2\text{d})$ 。沙海蜇每天对浮游动物现存

量的摄食压力为 0.09%—28.79% $\text{mgC}/(\text{m}^2\text{d})$, 平均为 6.4%, 对浮游动物生产力的摄食压力为 1.12%—344.28%, 平均为 76.6%。可见沙海蜇在暴发期的食物需求是很大的, 尽管平均值看来浮游动物的生产力可以满足沙海蜇对浮游动物的摄食, 但是在很多沙海蜇暴发的高生物量站位, 沙海蜇对浮游动物的摄食压力远超过了浮游动物本身的生产力(大于 100%), 因此这时的浮游动物远远不能满足沙海蜇的食物需求。那么这就需要其他的饵料来源来补充其食物需求。李洁等(2016)、Wang 等(2013)、丁军军等(2012)研究了沙海蜇暴发期间微小型浮游动物的组成及生物量变化, 研究认为纤毛虫、鞭毛虫等其他微小型浮游动物也是沙海蜇暴发时的重要的食物来源。但是到目前为止, 大、中型浮游生物和微小型浮游动物对沙海蜇食物需求的贡献率仍然不清楚, 需要进一步的室内实验和现场实验的验证才能得到全面的量化。

水母大量存在时, 它们对浮游动物的大量摄食不仅对鱼类形成了食物竞争, 同样通过营养级级联效应使浮游植物的数量增加, 在富营养化的海域造成可能的赤潮暴发。Hansson 等(2005)和 Møller 等(2007)对丹麦的 Limfjorden 海域的研究表明海月水母对桡足类的摄食造成桡足类很高的死亡率的海域, 正好与当时的叶绿素的高值($40\mu\text{g}/\text{L}$)相对应。Pitt 等(2007)在实验上也证明了在富营养化的水体中发生的水母暴发可能会增加赤潮的形成。在本文调查的两个航次中, 沙海蜇虽然达到数量的高峰, 在高峰区的叶绿素 a 值并不高, 因此该海域此时营养盐的水平也是水母数量较高时并不一定与赤潮相伴而生的原因。

4 小结

本文对黄海 2006 年 9 月份和 2007 年 8 月份沙海蜇生物量的最高峰或暴发时期的呼吸率, 摄食率进行了估算, 获得其每天对浮游动物现存量及生产力的潜在摄食压力, 结果表明: 沙海蜇大量暴发的 2006 年 9 月上旬, 在对沙海蜇最大捕获率的情况下, 沙海蜇的摄食率最高, 摄食率在黄海的分布格局与沙海蜇的生物量一致, 沙海蜇每天对浮游动物现存量的摄食压力为 0.09%—28.79% $\text{mgC}/(\text{m}^2\text{d})$, 平均为 6.4%, 对浮游动物生产力的摄食压力为 1.12%—344.28%, 平均为 76.6%。可看出在沙海蜇暴发期间对浮游动物的潜在消耗是非常大的, 甚至为毁灭性的, 尤其沙海蜇在高生物量站位对浮游动物的食物需求是非常高的, 沙海蜇对浮游动物的摄食压力远超过

了浮游动物本身的生产力(大于 100%), 因此这时的浮游动物远远不能满足沙海蜇的食物需求。

致谢 感谢课题组霍元子博士在浮游动物采样、干重测量、生产力估算方面给予的大力协助, 感谢北斗号船员在大型水母采集方面给予的帮助, 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, 43(3): 527—538
- 丁峰元, 程家骅, 2005. 东海区夏、秋季大型水母分布区渔业资源特征分析. 海洋渔业, 27(2): 120—128
- 王 荣, 王 克, 2003. 两种浮游生物网捕获性能的现场测试. 海洋与湖沼, 27(增刊): 98—102
- 李 洁, 徐奎栋, 2016. 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. 海洋与湖沼, 47(3): 612—625
- 金显仕, 赵宪勇, 孟田湘等, 2005. 黄、渤海生物资源与栖息环境. 北京: 科学出版社, 1—405
- 程家骅, 丁峰元, 李圣法等, 2005. 东海区大型水母数量分布特征及其与温盐度的关系. 生态学报, 25(3): 440—445, 660
- Barz K, Hirche H J, 2007. Abundance, distribution and prey composition of Scyphomedusae in the southern North Sea. Marine Biology, 151(3): 1021—1033
- Brodeur R D, Sugisaki H, Hunt Jr G L, 2002. Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. Marine Ecology Progress Series, 233: 89—103
- Gnaiger E, 1983. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In Gnaiger E, Horstner H ed. Polarographic Oxygen Sensors. Springer-Verlag, Berlin, 337—347
- Hansson L J, 2006. A method for *in situ* estimation of prey selectivity and predation rate in large plankton, exemplified with the jellyfish *Aurelia aurita* (L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 328(1): 113—126
- Hansson L J, Moeslund O, Kiørboe T *et al*, 2005. Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark). Marine Ecology Progress Series, 304: 117—131
- Huo Y Z, Sun S, Zhang F *et al*, 2012. Biomass and estimated production properties of size-fractionated zooplankton in the Yellow Sea, China. Journal of Marine Systems, 94: 1—8
- Ikeda T, 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. Marine Biology, 85: 1—11
- Ikeda T, Motoda S, 1978. Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. Fishery Bulletin, 76: 357—367
- Kawahara M, Uye S, Ohtsu K *et al*, 2006. Unusual population explosion of the giant Jellyfish *Nemopilema nomurai*

- (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. *Marine Ecology Progress Series*, 307: 161—173
- Møller L F, Riisgård H U, 2007. Population dynamics, growth and predation impact of the common jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae, *Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*, in Limfjorden (Denmark). *Marine Ecology Progress Series*, 346: 153—165
- Nielsen A S, Pedersen A W, Riisgård H U, 1997. Implications of density driven currents for interaction between jellyfish (*Aurelia aurita*) and zooplankton in a Danish fjord. *Sarsia*, 82(4): 297—305
- Olesen N J, 1995. Clearance potential of jellyfish *Aurelia aurita*, and predation impact on zooplankton in a shallow cove. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 63—72
- 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
- Purcell J E, 1992. Effects of predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on zooplankton populations in Chesapeake Bay, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 87: 65—76
- Riisgård H U, Christensen P B, Olesen N J *et al*, 1995. Biological structure in a shallow cove (Kertinge Nor, Denmark)-control by benthic nutrient fluxes and suspension-feeding ascidians and jellyfish. *Ophelia*, 41(1): 329—344
- Schneider G, 1989. The common jellyfish *Aurelia aurita*: standing stock, excretion and nutrient regeneration in the Kiel Bight, western Baltic. *Marine Biology*, 100(4): 507—514
- Schneider G, Behrends G, 1994. Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. *ICES Journal of Marine Science*, 51(4): 359—367
- 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
- Uye S I, 2008. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton and Benthos Research*, 3(S1): 125—131
- Uye S I, 2011. Human forcing of the copepod-fish-jellyfish triangular trophic relationship. *Hydrobiologia*, 666(1): 71—83
- 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
- Yoon W D, Yang J Y, Shim M B *et al*, 2008. Physical processes influencing the occurrence of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) around Jeju Island, Korea. *Journal of Plankton Research*, 30(3): 251—260
- Zhang F, Sun S, Jin X S *et al*, 2012. Associations of large jellyfish distributions with temperature and salinity in the Yellow Sea and East China Sea. *Hydrobiologia*, 690(1): 81—96

ESTIMATION ON FOOD REQUIREMENT BY LARGE JELLYFISH *NEMOPILEMA NOMURAI* IN SUMMER

ZHANG Fang^{1, 2, 4}, SUN Song^{1, 2, 3, 4}, LI Chao-Lun^{1, 2, 4}

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China; 3. Jiaozhou Bay Marine Ecosystem Research Station, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract *Nemopilema nomurai* blooms frequently in the East Asia waters since the end of 1990s. *N. nomurai* often blooms in August and September. It is necessary to study the impact of jellyfish *N. nomurai* bloom on ecosystem, especially on zooplankton biomass in the Yellow Sea. To study the potential feeding pressure of collective *N. nomurai* on the standing stock and production of zooplankton, we estimated the respiration rate and feeding rate of this species during blooming period. Results indicate that the pattern of distribution of the food requirement is consistent to that of the biomass. The feeding rate was 47.84 (ranging 0.7—215.05) mgC/(m²d) in early September, 2006 (the blooming time), assuming the capture rate of the bottom trawl is 0.1. The feeding pressure of collective *N. nomurai* on standing stock and production of zooplankton was 6.4% (ranging 0.09%—28.79%), 76.61% (ranging 1.12%—344.28%), respectively, assuming food requirement are all zooplankton. The food requirement was relatively lower in late September 2006 and August 2007 than that of the early September. Therefore, the potential consumption of zooplankton by blooming *N. nomurai* was huge, which is even destructive to the zooplankton community. This understanding provides a theoretical basis to evaluate the impact of jellyfish bloom on local ecosystem in the Yellow Sea.

Key words large jellyfish; feeding pressure; feeding rate; respiration rate; jellyfish bloom