

莱州湾夏季浮游桡足类的摄食研究*

李超伦 王荣

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

摘要 于1997年7月大潮(19—24日)和小潮(26—30日)期间在莱州湾对不同大小桡足类自然群体(大型: > 500 μ m, 小型: 200—500 μ m)的分布及肠道色素含量进行了现场测定, 并在一个48h连续观测站(A4)进行了肠道排空率和摄食节律实验。结果表明, 浮游动物肠道色素含量随个体的增大而增加, 大型桡足类存在着一定的昼夜摄食节律, 摄食高峰出现在夜间, 小型桡足类摄食节律不明显。A4站测得的桡足类摄食率结果表明, 桡足类群体的日摄食量占初级生产力的20.81%—98.35%, 占浮游植物现存量的2.53%—6.36%, 对浮游植物的生长有一定的限制作用, 小型桡足类是浮游动物摄食浮游植物的主要类群, 占桡足类群体总摄食量的84.0%—87.9%。

关键词 桡足类 摄食 莱州湾

学科分类号 Q958.885.3

浮游动物数量大, 种类多, 分布广, 是海洋食物链(网)的关键环节, 在海洋生态系统动态变化中起着重要的调控作用, 是全球海洋生态系统动力学计划(GLOBEC)的主要研究内容之一。作为海洋初级生产的主要消费者和高层捕食者的重要饵料来源, 浮游动物的摄食和数量变动将直接对海洋生态系统的能流物流产生影响(郑重等, 1992; Atkinson, 1996; 王荣等, 1997), 因而研究浮游动物的现场摄食率及数量分布对于了解海洋生态系统的动态变化意义重大。莱州湾位于渤海南部, 是对虾和许多经济鱼类的产卵场和育肥区(白雪娥等, 1991), 是渤海生态系统动力学研究的重点海区之一。本文报道了1997年夏季对该海区不同大小桡足类的种群数量分布、肠道色素含量及其现场摄食率的调查结果, 并对桡足类群体对初级生产的摄食压力进行了推算, 研究了不同大小浮游动物功能群的演替趋势及其在浮游动物摄食中的贡献, 以期为了解莱州湾生态系统能流过程提供资料。

1 材料与方 法

1.1 研究海域、断面及站位

调查于1997年7月分大潮(19—24日)、小潮(26—30日)两个航次进行, 共设17个站位(图1), 进行浮游动物常规调查及肠道叶绿素含量分析, 并在A4站(48h连续观测站)上进行桡足类昼夜摄食节律和肠道排空率的现场测定, 同步进行环境因子、叶绿素 a 和初级

* 国家自然科学基金资助项目, 49790010-02号。李超伦, 男, 出生于1969年8月, 博士, E-mail: wangrong@ms.qdio.

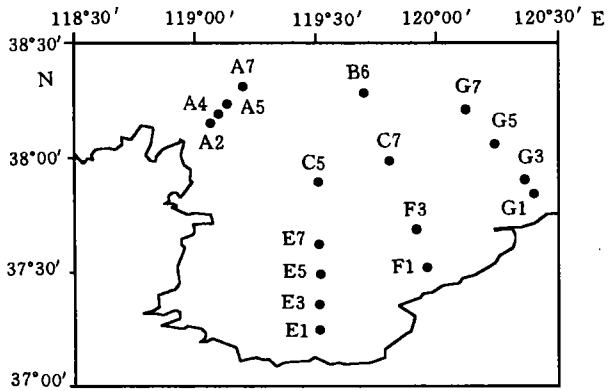


图1 莱州湾1997年7月航次采样站位图

Fig.1 The sampling stations of July 1997 cruise in Laizhouwan Bay

生产力的测定。其中表层温盐资料由国家海洋局第二海洋研究所数模室提供,水体叶绿素 *a* 含量和初级生产力资料由国家海洋局第二海洋研究所宁修仁研究员等提供。

1.2 浮游动物种类组成及生物量

用于测定浮游动物的种类组成及生物量的样品,由标准的浮游动物大、中网采得。每个取样站位从海底到水面进行垂直拖网。样品置于5%福尔马林海水溶液中保存。对固定的浮游动物标本在实体显微镜下进行种类鉴定和计数测算生物量。

1.3 桡足类肠道色素含量的测定

用于测定肠道叶绿素的浮游动物样品,用标准的浮游动物大、中网拖取,拖网速度为0.5m/s,拖网结束时不冲洗网具,以免桡足类因惊吓而排便。网底管中的所有浮游动物倒入盛有苏打过滤海水(1:5V/V)的烧杯中,使之麻醉(Kleppel *et al.*, 1988)。然后,将其分别滤过500mm和200mm的分样筛,分为大(>500mm)、小(200—500mm)两个体长组。大体长组取自大网采集的样品,小体长组取自中网采集的样品。用过滤海水(GF/F滤膜过滤)仔细冲洗浮游动物,将沾附体表的浮游植物冲洗干净。然后,将每一体长组的浮游动物分成两个平行样,滤于GF/C滤膜上,低温保存。回到室内,参照Wang等(1986)对Mackas等(1976)的方法进行改进,即用叶绿素 *a* 和脱镁叶绿酸 *a* 的绝对含量(ng/ind)取代原来的荧光指数。在暗光条件下,在实体显微镜下用镊子随机挑取草食性桡足类标本,一般大型30个、小型100个。研磨后,用90%丙酮萃取24h,然后用Turner Designs荧光计测定其酸化前、后的荧光读数,按王荣等(1997)的计算公式计算桡足类肠道色素含量。

1.4 肠道排空率和摄食节律的测定

认为在无食物条件下,桡足类自然群体肠道色素的排空是以指数形式进行的,即: $G_t = G_0 e^{-rt}$ 。式中, G_t 为 t 时刻的肠道色素含量, G_0 为实验开始时肠道色素含量, r 为肠道排空率。排空率实验在夜间21:00—24:00之间进行。因为此时肠道色素含量较高,有利于排空率实验。浮游动物样品收集后随机分为7份,分别放入装有2L过滤海水的烧杯中,烧杯放入水浴缸中,用现场海水流动水浴,进行避光培养。从浮游动物采集后开始计时,在开始培养后0、5、10、20、30、60、120min时各取1份样,用苏打海水麻醉,将浮游动物冲洗、分级、过滤、低温保存,待分析。与肠道色素分析不同,采用实验后麻醉分级。因为麻醉和分样时的机械刺激对动物可能有损伤,从而影响实验结果。在连续观测站,还进行桡足类昼夜摄食节律的观测,每3h取样1次,时间为00:00、03:00、06:00、……、24:00。动物同样经过麻醉、冲洗、分级、过滤、低温保存,分析肠道色素含量。

1.5 桡足类自然群体对浮游植物的摄食率和摄食压力的计算

在环境条件稳定的情况下,桡足类的摄食被认为处于一种平衡状态,摄食率(I)应为:

$I = G \times r$, 其中 I 为摄食率, G 为肠道色素日平均含量, r 为肠道排空率。将大、小长度组的草食性桡足类个体数 (ind/m²) 与其摄食率相乘, 得出每平方米海面下大、小长度组桡足类对浮游植物单位时间内的摄食量, 两组相加, 得出桡足类群体的总摄食量。按碳与叶绿素 a 比值为 50 (Atkinson, 1996), 将叶绿素 a 换算为碳, 与初级生产力相比得出桡足类自然群体对初级生产的摄食压力。

2 结果

2.1 环境因子

调查海区水深较浅, 平均水深为 17m, 分层现象不明显。表层温度、盐度及水体叶绿素 a 平均浓度分布结果见图 2。

2.2 浮游桡足类生物量分布及种类组成

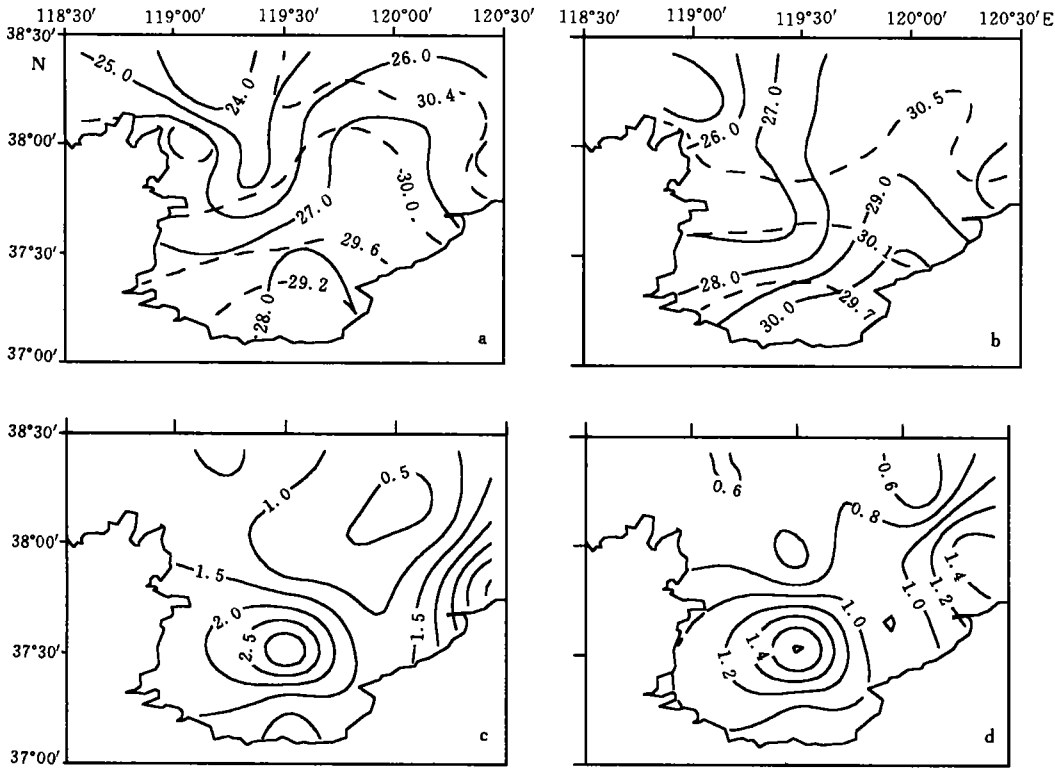


图 2 1997 年 7 月莱州湾表层温度 (°C)、盐度、水体叶绿素 a 平均浓度 (mg/m³) 平面分布图

Fig.2 Horizontal distribution of surface temperature (°C), salinity and average chlorophyll- a concentration (mg/m³) in Laizhouwan Bay, July 1997

a, b. 温度和盐度, ——温度, ---盐度; c, d. 水体叶绿素 a 平均浓度。a, c 大潮, b, d 小潮

标本鉴定表明, 除 G 断面个别站外, 桡足类在浮游动物类群组成中占绝对优势, 占浮游动物数量组成的 90% 以上。大型桡足类类群主要由中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 和真刺唇角水蚤 (*Labidocera euchaeta*) 等组成, 小型桡足类优势种为小拟哲水蚤 (*Paracalanus parvus*)、双毛纺锤水蚤 (*Acartia biflosa*)、拟长腹剑水蚤 (*Oithona similis*) 和桡足类幼体。大潮期间大型桡足类数量密度平均为 353ind/m³, 小型桡足类为 12 687ind / m³, 小潮

期间大型桡足类平均密度为 334 ind/m^3 , 小型桡足类为 $19\ 571 \text{ ind/m}^3$ 。桡足类数量密度水平分布结果见图 3。

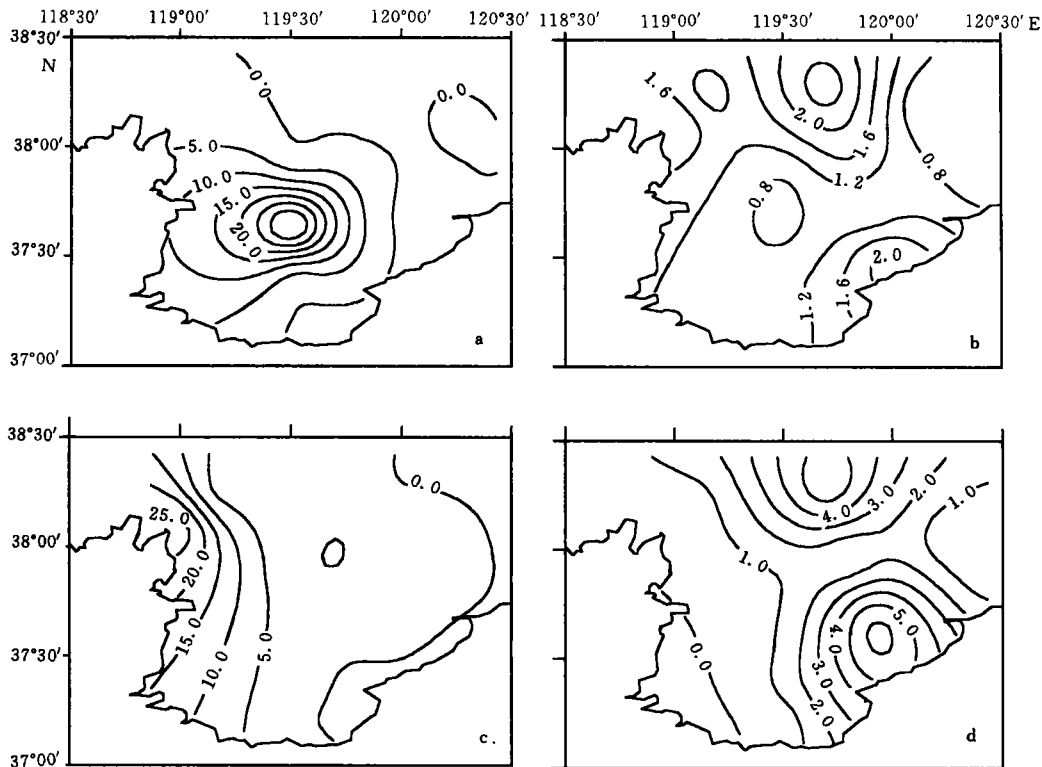


图 3 1997 年 7 月莱州湾桡足类数量密度分布图

Fig. 3 Distribution of copepod density in Laizhouwan Bay, July 1997

- a. 大潮大型桡足类 ($\times 100 \text{ ind/m}^3$), b. 大潮小型桡足类 ($\times 10\ 000 \text{ ind/m}^3$),
c. 小潮大型桡足类 ($\times 100 \text{ ind/m}^3$), d. 小潮小型桡足类 ($\times 10\ 000 \text{ ind/m}^3$)

2.3 桡足类肠道色素含量

本次调查桡足类肠道色素含量测定结果见表 1。总体上大、小潮期间大型桡足类肠道色素含量变化不大, 小型桡足类肠道色素含量小潮期间比大潮期间有所增加。从桡足类个体肠道色素含量的水平分布来看, 尽管不同大小的桡足类的肠道色素含量不同, 但其高值区都分布于莱州湾中部, 趋同于浮游植物的高值区。

表 1 1997 年 7 月莱州湾桡足类个体肠道色素含量

Tab.1 Gut pigment contents of copepods in Laizhouwan Bay, July 1997

| 潮期 | 长度组 | 肠道色素含量 (ng/ind) | | |
|----|-----|-----------------|------|------|
| | | 最小值 | 最大值 | 平均值 |
| 大潮 | 大 | 0.32 | 6.13 | 1.40 |
| | 小 | 0.07 | 0.41 | 0.17 |
| 小潮 | 大 | 0.38 | 5.01 | 1.71 |
| | 小 | 0.12 | 2.74 | 0.74 |

在 A4 站对桡足类昼夜肠道色素含量变化研究表明,大型桡足类存在着一定程度的昼夜摄食节律现象,最高值出现在夜间,摄食高峰时肠道色素含量可达日间的十几倍。大型桡足类肠道色素含量从黄昏时开始增加,在 24:00 达到高峰,后逐渐下降。小型桡足类大、小潮期间有所不同,在大潮期间其肠道色素含量昼夜无明显变化,而小潮期间一天内肠道色素含量分别在下午 15:00 和凌晨 03:00 出现两个高峰(图 4)。

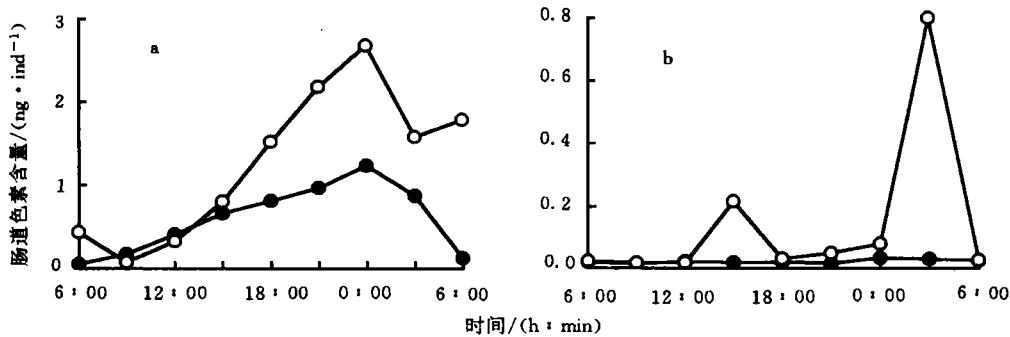


图4 A4站桡足类昼夜摄食节律

Fig.4 Daily feeding activity of copepods assemblages at A4

a. 大型桡足类, b. 小型桡足类;—●—大潮, —○—小潮

2.4 桡足类自然群体肠道排空率和摄食率及其对初级生产力的摄食压力

本次调查中,在 A4 站对桡足类自然群体肠道排空率及肠道通过时间进行了现场测定,结果见表 2。由于桡足类自然群体存在昼夜摄食节律,在一天内的不同时间肠道色素含量不同,因而用于计算摄食率的肠道色素含量为其 24h 内的肠道色素平均含量,排空率

表2 A4站桡足类自然群体肠道排空率和肠道通过时间

Tab.2 Evacuation rate and gut passage time of copepod assemblages at A4

| 潮期 | 长度组 | 排空率(min^{-1}) | 肠道通过时间(min) |
|----|-----|--------------------------|-------------|
| 大潮 | 大 | 0.034 7 | 28.8 |
| | 小 | 0.027 9 | 35.8 |
| 小潮 | 大 | 0.022 3 | 44.8 |
| | 小 | 0.038 2 | 26.2 |

表3 A4站桡足类群体摄食率及其对初级生产力和浮游植物现存量的摄食压力

Tab.3 Copepods ingestion rate and grazing pressure on the primary production and phytoplankton standing stock at A4

| 潮期 | 长度组 | 摄食率 [$\text{ng}/(\text{ind} \cdot \text{d})$] | 种群密度 [ind/m^2] | 桡足类群体 摄食率 [$\text{mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$] | 对初级生产力的 利用率(%) | | 对浮游植物现存量的 利用率(%) | |
|----|-----|--|-------------------------------------|---|-------------------|-------|---------------------|------|
| | | | | | 各组 | 累积 | 各组 | 累积 |
| 大潮 | 大 | 29.38 | 1 360 | 0.040 | 3.18 | 20.81 | 0.39 | 2.53 |
| | 小 | 1.00 | 222 394 | 0.222 | 17.63 | | 2.14 | |
| 小潮 | 大 | 40.59 | 6 103 | 0.248 | 18.43 | 98.35 | 1.33 | 6.36 |
| | 小 | 5.03 | 187 017 | 0.941 | 69.92 | | 5.03 | |

为各体长组的平均值,桡足类摄食率结果及其对初级生产力和浮游植物现存量的摄食压力见表3。结果表明,虽然大型桡足类个体的摄食率高于小型桡足类,但由于小型桡足类群体数量远远大于大型桡足类,因而小型桡足类群体对浮游植物的摄食压力明显高于大型桡足类群体。本次调查中,A4站桡足类群体对浮游植物的摄食量占初级生产力的20.81%—98.35%,占浮游植物现存量的2.53%—6.36%,对该海区浮游植物种群生长有一定的限制作用。

3 讨论与结论

肠道色素含量作为浮游动物摄食量多少的一个标志,其大小受多种因素的影响。肠道色素含量一般随个体增大而增加,本次调查也证实这一结果,同一站位大型桡足类个体肠道色素含量均高于小型桡足类。桡足类由于受外界环境压力(食物条件、温度、种群密度等)的影响,很难达到生理上所允许的高摄食率(Dagg, 1993)。从本次调查结果可以看出,桡足类自然群体的肠道色素含量都明显低于实验室摄食良好的桡足类。另外从桡足类肠道色素含量平面分布来看,其高值区趋同于叶绿素分布的高值区,说明饵料条件可能是影响桡足类摄食的主要限制因子之一。

浮游动物的摄食在一天中并不是以相同的速率持续进行的,存在着不同程度的摄食节律,因而其肠道色素含量存在昼夜差别。许多研究证实浮游动物摄食具有节律性,主要集中在夜间进行。本次调查中大型桡足类的实验结果符合这一结论,但小型桡足类的实验结果则不同。造成这一结果的原因可能是现场饵料浓度较低(大潮期间水体叶绿素 a 浓度为 $0.61\text{mg}/\text{m}^3$,小潮期间为 $1.10\text{mg}/\text{m}^3$)所致。Sautour等(1996)在Biscay海湾的研究结果也表明,在低饵料情况下浮游动物无明显的摄食节律。

许多已有的研究表明,浮游动物群体的日摄食压力通常小于浮游植物现存量的5%,小于初级生产力的10%(Dam *et al.*, 1993; Moales *et al.*, 1993; Atkinson, 1996; 王荣等, 1997)。但另外有些调查结果显示,某些海区浮游动物群体的摄食量占浮游植物现存量的较大部分,其摄食压力接近甚至超过浮游植物的初级生产力(Bathmann *et al.*, 1990; Hansen *et al.*, 1990)。造成这一现象的原因是多方面的,主要包括调查海区浮游生物群落结构的季节变化、浮游动物分布及数量的大幅度变动和浮游植物初级生产力水平。当春季浮游植物数量和初级生产力较大而浮游动物数量较小时,浮游动物的摄食压力较小;而浮游动物在自身种群密度很大或海区浮游植物初级生产力水平较低时,则表现出较大的摄食压力。本次调查期间,A4站水体中浮游植物含量和初级生产力都处于较低水平[大潮期间初级生产力为 $62.96\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,小潮期间初级生产力为 $67.29\text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$],因而浮游动物群体对初级生产力摄食压力较大。另外,浮游动物在饵料受限的情况下,其摄食率随饵料浓度的升高而增大,从本次调查中小潮期间桡足类的摄食率和对初级生产力的摄食压力大于大潮期间(表3)也可以看出,桡足类处于低饵料环境中。但从整个莱州湾海区来看,A4站初级生产力水平在所有调查站位中最低,水体叶绿素 a 浓度也较小,其桡足类群体对浮游植物摄食压力的结果不能代表整个海区的情况。例如在莱州湾中心和东部G断面叶绿素高值区,若按A4站测得的桡足类肠道排空率推算,桡足类群体的摄食压力占初级生产力的1.98%—10.56%,小于浮游植物现存量的2%。

本次调查中按个体大小将桡足类划分成不同的功能群,避免了桡足类种类鉴定的困

难和不同发育期的影响,并且有助于研究不同粒级的桡足类功能群在生态系统能量传递中的作用。传统上认为大型桡足类是主要的植食性浮游动物类群,例如哲水蚤等,因而在海洋生物生产过程研究中通常强调大型桡足类功能群的作用,忽视了小型桡足类在其中的贡献。A4 站调查结果表明,虽然小型桡足类个体的摄食率比大型桡足类小许多,但是由于其种群密度远远高于大型桡足类,使其在整个桡足类群体摄食量中贡献最大,占总摄食量的 84.0%—87.9%。从整个莱州湾来看,小型桡足类的数量占浮游动物总量的 90% 以上,是绝对的优势类群,并且从大、小潮期间测得的肠道色素含量结果显示,小型桡足类群体对于浮游植物的摄食强度有增大的趋势。由此可见,夏季莱州湾浮游动物群体中,小型桡足类功能群在对初级生产的摄食中占了主要部分。这一结果与 Morales 等 (1991) 和 Dam 等 (1993) 等关于不同大小的功能群在浮游动物总摄食量中的贡献的结论是一致的。当然,大型桡足类在海洋生物生产过程中也具有十分重要的地位,尤其春季“水华”期间,大型桡足类群体的摄食压力对于控制浮游植物的数量增长贡献巨大。王荣等 (1997) 在东海的研究结果说明,春季浮游植物被摄食部分主要是被大型桡足类摄食 (占 58%—76%)。

另外,从本次调查结果显示,按个体大小将浮游动物划分功能群的方法对于研究浮游动物的种群变动也有很大帮助。大潮期间有一从莱州湾西北部向湾中部延伸的冷水区,冷水与湾内近岸暖水的锋面处形成一个浮游植物高值区,大型桡足类集中分布在温度相对较低而饵料浓度高的锋面区,而小型桡足类则分布于饵料浓度较低的暖水中。小潮期间冷水向西北退缩,湾内基本由近岸暖水控制,总体水温升高,大型桡足类仅分布于莱州湾西北角的狭小水域,小型桡足类占据了整个湾内水域 (图 3)。由此可见,莱州湾夏季浮游生物群落由大型桡足类占主体向小型化演变,不同大、小桡足类功能群的动态变化体现出很好的功能演替。但是如果从单种桡足类的角度来看,则无法发现这些现象。通过按个体大小划分功能群,有助于从粒径谱和能量谱的观点研究生态系统的能量和物质传递,并简化生态模型。

参 考 文 献

- 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
- 白雪娥,庄志猛,1991. 渤海浮游动物生物量及其主要种类数量变动的研究. 海洋水产研究, 12: 71—92
- Atkinson A, 1996. Subantarctic copepods in an oceanic, low chlorophyll environment: ciliate predation, food selectivity and impact on prey populations. *Mar Ecol Prog Ser*, 130:85—96
- Bathmann U V, Noji T T, Bodungen B V, 1990. Copepods grazing potential in late winter in the Norwegian Sea—a factor in the control of spring phytoplankton growth? *Mar Ecol Prog Ser*, 60:225—233
- Dagg M, 1993. Grazing by the copepod community does not control phytoplankton production in the subarctic Pacific Ocean. *Prog Oceanogr*, 32:163—168
- Dam H G, miller, C. A, Jonasdottir S H, 1993. The tropic role of mesozooplankton at 47N, 20W during the North Atlantic Bloom Experiment. *Deep-Sea Res*, 40:197—212
- Hansen B, Bergreen U C, Tande K S *et al*, 1990. Post-bloom grazing by *Calanus galcialis*, *C. finmarchicus* and *C. hyperboreus* in the region of the Polar Front, Barents Sea. *Mar Biol*, 104:5—14
- Kleppel D S, Pieper R E, Trager G, 1988. Natural diets of zooplankton of southern California. *Mar Biol*, 97: 185—190

Mackas D, Bohrer R, 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J Exp Mar Biol Ecol*, 25:77—85

Morales C E, Bedo A, Harris R P *et al*, 1991. Grazing of copepod assemblages in the northeast Atlantic: the importance of the small size fraction. *J Plankt Res*, 13:455—472

Morales C E, Harris R P, Head R N *et al*, 1993. Copepod grazing in the oceanic north-east Atlantic during a six week drifting station: the contribution of size classes and vertical migrants. *J Plankt Res*, 15:185—211

Sautour B, Artigas F, Heland A *et al*, 1996. Zooplankton grazing impact in the plume of dilution of the *Gironde estuary* (France) prior to the spring bloom. *J Plankt Res*, 18:835—853

Wang R, Conover R J, 1986. Dynamics of gut pigment in the copepod *Temora longicornis* and the determination of in situ grazing rates. *Limnol Oceanogr*, 31:867—877

COPEPODS FEEDING ACTIVITIES IN THE LAIZHOUWAN BAY, BOHAI SEA, IN SUMMER

LI Chao-lun, WANG Rong

(*Institute of Oceanology, The Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071*)

Abstract Copepods distribution and gut pigment contents were studied during two cruises in the Laizhouwan: spring tide Cruise, 19—24 and neap tide cruise 26—30 July 1997. In addition to routine measurements (CTD, nutrients, chlorophyll, primary production, copepods abundance, etc.), observations and experiments on copepods gut pigment contents, diurnal feeding rhythms and gut evacuation rates were conducted. Copepod assemblages were divided into two size groups: large size group (> 500 μ m) and small size group (200—500 μ m) by the body size approach in the study. The purpose of this work is to understand better copepods feeding and the grazing impact on phytoplankton by the different size groups.

The result showed that the small copepods (mainly *Paracalanus parvus*, *Acartia bifilosa*, *Oithona similis* etc.) dominated numerically and accounted for > 90% of the copepods community. The large copepods (mainly *Calanus sinicus*, *Acartia pacific*) were less abundant and decreased in number with increasing temperature. The mean level of gut pigments increased with increasing size, but relatively low. The distribution pattern of gut pigments implied that grazing of copepods was affected by the same environmental factors (food availability, temperature, etc.). The large size group of copepod assemblages performed feeding rhythms with maximum level at midnight. No apparent feeding rhythms was found in the small groups. The daily grazing rate of the copepod population on phytoplankton at A4 was 20.81%—98.35% of the primary production and 2.53%—6.36% of the phytoplankton standing stock. The consumption of phytoplankton was mainly caused by grazing of the small size group of copepods (84.0%—87.9%).

Key words Copepods Feeding Laizhouwan Bay

Subject classification number Q958.885.3