

异养性海洋鞭毛虫摄食生态学研究进展

Progress in the study of feeding ecology in heterotrophic marine flagellates

黄凌风^{1, 2}, 潘科¹, 郭丰¹, 欧林坚², 林施泉¹

(1. 厦门大学 海洋学系, 福建 厦门 361005; 2. 近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建 厦门 361005)

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2006)04-0078-05

异养的海洋鞭毛虫由食细菌者、植食性动物、碎屑取食者、营渗透营养者^[1-4]构成, 个体大小一般为 2~200 μm , 但 < 2 μm 和 > 200 μm 的也已有发现, 在绝大多数海区, 其密度为 $10^2 \sim 10^5$ 个/ mL ^[4, 5]。异养鞭毛虫是海洋生态系统中浮游生物群落的重要成员, 同时又是海洋微食物环的重要环节之一^[6, 7]。近年来, 随着对海洋微食物环重要性认识的提高, 海洋鞭毛虫的研究方兴未艾, 其中的摄食生态学研究更是取得了显著的进展。

1 异养性海洋鞭毛虫的摄食对象

Fenchel 等^[1]学者很早就指出, 异养鞭毛虫在海洋生态系统营养结构中扮演着重要的角色, 是海洋环境中细菌、蓝细菌和微型单胞藻的重要消费者。由于异养鞭毛虫的摄食存在选择性, 其摄食行为不但是控制细菌密度的主要因素, 而且可以影响到细菌种类、不同生理状态的细菌的分布状况。实验表明, 食菌者的捕食能刺激细菌的生产量, 摄食中释放出来的营养盐和溶解有机物(DOM)在这一过程中可能起到很重要的作用^[3]。另外, 植食性鞭毛虫的摄食行为还能显著影响自养原核生物、真核生物的密度变化(图1)。

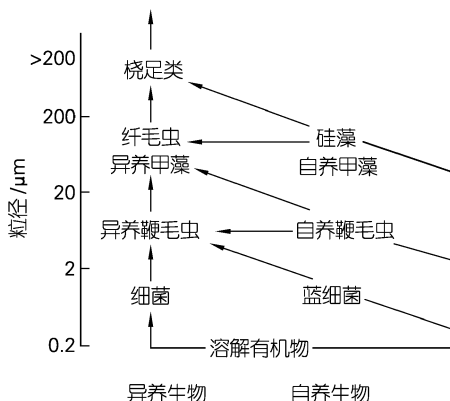


图1 鞭毛虫在海洋微型生物食物网中的食物联系

由于鞭毛虫的粒径范围很宽, 不同粒径的类群的摄食对象可能有一定的差别。较大型的鞭毛虫(> 20 μm , 如眼虫、甲藻)对微型单胞藻(2~20 μm)等自养性微型生物的摄食可能高于小型鞭毛虫(< 20 μm , 如领鞭毛虫、金滴虫、波豆虫), 而后者对异养细菌和蓝细菌的摄食消费则高于前者。这与食物颗粒与捕食者的粒径大小, 以及两者在浮游生物群落中密度不同显然是有关的。Sherr 等^[3]在河口区域的研究表明, < 5 μm 的异养鞭毛虫的个体数量在食菌者群落中占据了 80% 以上, 而 5~10 μm 的异养鞭毛虫数量还不到 20%。目前, 研究主要集中在摄食细菌的小型鞭毛虫(nanoflagellate, NF, < 20 μm)类群上。Havskum 和 Hansen^[8]在挪威近海的研究已经表明, 10~20 μm 的小型鞭毛虫主要摄食 nano 级的微型藻类, 而 5~10 μm 的小型鞭毛虫却大量摄食细菌大小的颗粒(常常是 < 1 μm)。Brandt 等^[9]、Cleven 等^[10]的研究也表明, 虽然较大型鞭毛虫(> 10 μm)比小型鞭毛虫(< 10 μm)在生物量上略占优势, 但对细菌的摄食却远远低于小型鞭毛虫。Berninger 等^[4]综合了其他学者的研究成果指出, 当细菌浓度较低时, 小型鞭毛虫比其它生物能更有效地摄食细菌。可以说, 小型鞭毛虫是海洋环境中 pico 级浮游生物的主要消费者。在贫营养海区, 微微型的浮游生物在初级生产者中占据了重要的位置, 因而异养鞭毛虫的摄食就显得尤为重要^[4]。

然而, 目前研究者对异养鞭毛虫中单个种类的生态学作用的了解还十分有限, 这是因为对这一类群的分类和鉴别仍然存在很大困难, 多数的研究只是集中

收稿日期: 2005-06-12; 修回日期: 2005-12-20

基金项目: 国家重大基础研究发展项目(G2006CB4006040)

作者简介: 黄凌风(1968-), 博士, 副教授, 研究方向: 海洋生态学, E-mail: human.glf@xmu.edu.cn

在系统生态学而不是种群生态学和群落生态学上^[2], 主要用黑箱法(black box) 考察整个鞭毛虫群体在生态系统中的作用。

2 海洋鞭毛虫的摄食行为与摄食率

虽然细菌的繁殖生长能力很强(每隔数小时就能繁衍一代), 但是自然海区中的细菌密度却能保持相对稳定, 除了病毒的分解作用^[1] 以外, 异养鞭毛虫的摄食行为对细菌生物量也有一定的调控作用^[1, 3]。

表 1 海洋生态系统中小型鞭毛虫的摄食作用

清滤率 [nL/(个· h)]	摄食率 [食物颗粒/(个· h)]	实验方法	文献
2. 3~ 4. 4	23~ 118	直接培养法	Caron 等 ^[14]
1. 4~ 79. 0	27~ 254	稀释培养法	Fenchel 等 ^[15]
1. 9~ 5. 3	12~ 37	粒径分划法	Kuoppo Leinikki ^[16]
-	1~ 8	微型细胞法	Wikner 等 ^[17]
1. 4~ 4. 3	1~ 14	荧光标记法	Sher r 等 ^[18]
-	2~ 27	荧光标记法	Wielt schnig 等 ^[19]
-	4~ 5	同位素标记法	Sleigh 等 ^[20]
-	-	荧光标记法	Cleven 等 ^[12]
-	0~ 31	同位素标记法	

注: - 表示原文献无此项数据

海洋鞭毛虫的摄食行为和摄食率与本身及食物的密度是有密切关系的。一般来说, 在自然海区中, 异养鞭毛虫和细菌的数量关系相对稳定, 许多学者认为, 二者的数量比为 1: 1 000^[1, 6]。鞭毛虫的摄食率随细菌密度的变化而变化, 呈正相关, 在一定的高密度下达到饱和^[4]。在适宜的条件下, 鞭毛虫 1 日分裂数次, 以与细菌相当的速度增殖, 所以, 鞭毛虫类的个体密度变动通常是与细菌个体密度变动相平行的^[12], 但往往出现时滞现象^[21], 如 Jürgens 等^[22] 在亚热带和热带的大西洋贫营养区发现时滞可达 3~ 7 d。

在摄食率研究中普遍采用的方法主要有直接培养法^[4]、稀释培养法^[2, 10, 23]、粒径分划法^[2, 23]、微型细胞法、荧光标记法^[2, 19, 23]、同位素标记法^[2, 12, 23- 26]。目前, 有些学者开始使用人工合成颗粒(inert particles) 替代细菌或微型细胞来研究鞭毛虫摄食率^[19], 另外, 荧光标记结合流速细胞计数仪来研究鞭毛虫摄食过程的食物颗粒变化也已得到普遍应用^[27]。各种方法都可以用于现场实验和室内实验研究, 但都具有各自的长处与不足, 作者将在另文中加以讨论。

许多研究表明, 异养鞭毛虫对海洋中细菌及其它微型浮游生物的消费能力较高。据统计, 每只鞭毛虫每小时能摄取细菌大小的食物颗粒为几个到几十个或几十个到数百个(表 1), 近来的研究比较倾向于前者。在不少情况下, 自然海区中由于鞭毛虫的摄食行为造成的细菌死亡量, 相当于细菌的日产量^[12]。这可能因为细菌的生长已经达到饱和, 数量处于比较稳定的状态。这时, 细菌同时受制于海水中的营养物质资源和鞭毛虫摄食压力^[13]。

3 鞭毛虫摄食在海洋微食物环的能流过程中的作用

鞭毛虫的摄食率是决定海洋微食物环能流通量的一个重要因素。Fenchel 等^[28] 指出, 相对于体型较大的生物, 原生动物的代谢率高, 每天都要摄食大量的食物(常是它们自身体重的好几倍), 只有在最适条件下, 作为食物的异养细菌的生长率才有可能超过最小型的海洋鞭毛虫的摄食率^[1]。普遍认为, 海洋鞭毛虫的生长较快, 一天约增加 1~ 9 倍, 总生长效率为 22% ~ 48% (表 2)。

当前, 许多海洋生态学家正在研究自然海区中鞭毛虫的现场摄食率, 并由此来估计其生态效率, 即鞭毛虫的能量转移效率。Cole 等^[29] 的研究结果表明, 在海洋中, 平均 60% 初级生产进入微型食物网中, 其它学者的估计也在 30% ~ 60% 之间^[2]。这表明微食物环在海洋生态系统的能量传递上是十分重要的途径。Wikner 等^[30] 指出, 由于在许多浮游生物生态系统中, 小型的鞭毛虫类是细菌的主要消费者, 所以它们在决定初级生产的能量流向上起关键作用。Sleigh 等^[20] 的研究指出, 外海域的鞭毛虫能摄食 18% 的细菌现存量, 总生长效率约为 50%。Solid^[31] 在亚得里亚海的研究中指出, 被摄食的细菌总数中有 80% 是由异养鞭毛虫摄食的, 约有 32% 的细菌生产

量流入异养鞭毛虫的生物量中,其总生长效率为40%。Christaki 等^[13]在地中海的研究结果显示,鞭毛虫可以摄食45%的异养细菌二次生产量,其中40%为异养鞭毛虫所摄食,5%为混合营养的鞭毛虫所摄食。同样在地中海, Van Wambeke^[32]则通过24 h模拟现场实验发现65%~91%的细菌生产量为表2 海洋鞭毛虫的生长率和总生长效率

食物类别	食物密度 ($\times 10^6$ 个/mL)	生长率 (增加倍/d)	总生长效率 (%)	文献
细菌	1	1.7	30	Fenchel (1982)
细菌	—	5.0~9.0	43	Fenchel (1982)
蓝细菌	—	1.4~1.9	22	Landry (1984)
细菌	—	1.3~2.3	23.7~48.7	Sherr (1983)
细菌	7~9	0.4~1.2	35	Lucas (1987)

注: 转引自文献[1]; - 表示原文献无此项数据

海洋鞭毛虫的重要性还表现在它能直接摄食自养生物上。Vors 等^[33]研究太平洋赤道区微型浮游动物时发现,只有42%的种类是单纯细菌食性的,另有12%的种类只摄食微型藻类。Caron 等^[34]的研究表明,在绝大部分海域, $< 5 \mu\text{m}$ 的微型藻类是浮游植物生物量的主要成分,鞭毛虫摄食微型藻类及蓝细菌的能力是具有重要意义的。Tamineaux 等^[35]在加拿大 St. Lawrence 海湾研究发现以鞭毛虫为主的原生动物($< 20 \mu\text{m}$)能够摄食33%~42%的Chla现存量及54%~100%的初级生产量。在南大洋的调查中,Froneman 和 Perissinot^[36]发现鞭毛虫为主的微型浮游动物主要摄食 nano 和 pico 级浮游植物,在夏季和冬季分别消费13.2%和37.6%的浮游植物现存量及22.0%和67.2%的初级生产量;Bequevort^[37]发现 nano 级原生动物每天消费细菌性浮游生物和浮游植物日产量的32%~40%。Sherr 等^[38]提出,原生动物对自养生物的摄食在碳循环中所起的作用可能比对细菌的摄食所起的作用还要重要。由于到目前为止,这方面的研究还比较零散,很难给出一个比较统一的认识。

4 海洋鞭毛虫摄食对营养盐类的矿化和再生

Caron 等^[39]指出,原生动物的总生长效率可高达40%~50%,同时,原生动物能释放出其食物中相当一部分的营养盐类(如 NH_4^+ 和 PO_4^{3-}),这表明原生动物摄食是海洋中营养盐再生的重要途径之一。其他研究显示,异养鞭毛虫在摄食过程中还能释放出溶解有机碳、溶解游离氨基酸等有机物^[3],将有利于促进细菌的生长和营养元素的再生。在已知的真

异养鞭毛虫所消费。Wieltschnig 等^[19]在奥地利的研究表明异养鞭毛虫只能够摄食0.3%~20%的异养细菌二次生产量。由此可见,鞭毛虫对细菌的摄食压力变化很大,可能因研究的时间、地点和方法的不同而改变。

核生物中,小型鞭毛虫单位体重的营养盐排泄率是最高的。Caron 等^[39]列举了几种鞭毛虫的排氮率,认为鞭毛虫的排氮作用与个体体积大小有关,个体越小排氮率越高。Ecclestor Parry 等^[40]在室内研究中发现,海洋鞭毛虫摄食细菌后所释放的N、P营养盐的量与其体内的C/N/P比有密切关系,通常C/N比较稳定,而C/P变化很大。另外,鞭毛虫摄食过程中也会释放出溶解有机磷,例如可溶性DNA^[40,41],它是海洋细菌的一个潜在的P来源。与此同时,细菌和蓝细菌中大量的Fe和其他痕量金属元素也会以金属DOM复合物的形式被释放出来^[40,42,43],其中DOM-Fe复合物可能会大大影响浮游植物和细菌获得Fe的途径^[44]。以上的研究是在实验室条件下进行的。在自然海区,异养鞭毛虫的营养盐矿化和再生作用的研究还较少。Caron 等^[45]利用粒径分划方法(size fractionation method)的研究结果表明,在海洋生态系统中,微型生物(通常是 $< 20 \mu\text{m}$ 的部分)在营养盐矿化与再生中起主要作用。但是,符合该粒径大小的细菌和鞭毛虫各自的作用如何,目前尚不清楚。

由于目前尚无准确测定细菌的营养盐矿化再生能力,所以很难准确估计鞭毛虫对营养物的矿化再生速率。传统的观念认为,细菌在营养盐的矿化再生过程中起主要作用,但目前这一观点已受到挑战。Caron^[46]指出,细菌对无机氮和无机磷的吸收会导致细菌与浮游植物之间产生竞争关系。Bratbak 和 Thingstad^[47]的研究表明,当细菌的生长不受碳源限制时,细菌能和浮游植物竞争无机营养盐,从而刺激浮游植物释放出溶解有机物,反过来又导致细菌的生长和更剧烈的营养盐竞争。这种反馈机制将造成浮游植物所能吸收到的限制性营养盐比例越来越少,而

最终被细菌所淘汰。在这样的情况下,食细菌的鞭毛虫和其它的食细菌者由于其具有摄食细菌并将细菌体内的限制性营养盐重新释放入环境中,而在营养物质循环中发挥重要作用。

5 结语

综上,异养性海洋鞭毛虫的摄食生态学研究是国际微食物环研究和海洋生态系统研究的热点之一。联系中国正在开展的海洋生态系统动力学研究可以发现,我们对海洋鞭毛虫的研究还刚刚起步,仅仅停留在其数量分布和主要类群组成的描述上,在方法学方面也刚刚开始摸索。从异养性鞭毛虫在海洋生态系统能流、物流过程中的重要作用来看,其摄食生态学研究应当是今后几年中国海洋微食物环研究的重要方向。

参考文献:

- [1] Capriulo G M. Ecology of Marine Protozoa[M]. New York: Oxford Univ Press, 1990. 187-259.
- [2] Hurst C J, Crawford R L, Knudsen G R, *et al.* Manual of Environmental Microbiology[M]. Washington: ASM Press, 2002.
- [3] Kirchman D L. Microbial Ecology of The Oceans[M]. New York: Wiley-Liss Press, 2000. 13-46.
- [4] Patterson D P, Larson J. The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates[M]. Oxford: Clarendon Press, 1991. 39-55.
- [5] Harris R P, Wiebe J L, Skjoldal H R, *et al.* Zooplankton Methodology Manual[M]. London: Academic Press, 2000. 297-398.
- [6] 黄凌风, 郭丰. 微食物环及其在能流、物流过程中的作用[A]. 唐启升, 苏纪兰. 中国海洋生态系统动力学研究. I 关键科学问题与研究发展战略[C]. 北京: 科学出版社, 2000. 212-217.
- [7] Paffenhoefer G A. Heterotrophic protozoa and small metazoan: feeding rates and prey-consumer interactions[J]. **J Plankton Res**, 1998, 20: 121-133.
- [8] Havskum H, Hansen A S. Importance of pigmented and colorless nano-sized protists as grazers on nanoplankton in a phosphate depleted Norwegian fjord and in enclosures[J]. **Aquat Microb Ecol**, 1997, 12(2): 139-151.
- [9] Brandt S M, Sleigh M A. The quantitative occurrence of different taxa of heterotrophic flagellates in Southampton Water, U. K. [J]. **Estuar Coast Shelf Sci**, 2000, 51(1): 91-102.
- [10] Eccleston Parry J D, Leadbetter B S C. Regeneration of phosphorus and nitrogen by four species of heterotrophic nanoflagellates feeding on three nutritional

- states of a single bacterial strain[J]. **Appl Environ Microbiol**, 1995, 61: 1 033-1 038.
- [11] Murray A G, Eldridge P M. Marine viral ecology: Incorporation of bacteriophage into the microbial planktonic food web paradigm[J]. **J Plankton Res**, 1994, 16: 627-641.
- [12] Cleven E J, Weisse T. Seasonal succession and taxon specific bacterial grazing rates of heterotrophic nanoflagellates in Lake Constance[J]. **Aquat Microb Ecol**, 2001, 23(2): 147-161.
- [13] Christaki U, Van Wambeke F, Dolan J R. Nanoflagellates (mixotrophs, heterotrophs and autotrophs) in the oligotrophic eastern Mediterranean: standing stocks, bacterivory and relationship with bacterial production[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1999, 181: 297-307.
- [14] Caron D A, Goldman J C, Andersen O K, *et al.* Nutrient cycling in a microflagellate food chain: II. Population dynamics and carbon cycling[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1985, 24: 243-254.
- [15] Fenchel T. The ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1982, 9: 35-42.
- [16] Kuoppaleinikki P. Protozoan grazing on planktonic bacteria and its impact on bacterial population[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1990, 227-238.
- [17] Wikner J, Hagström Å. Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine environment[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1988, 50: 137-145.
- [18] Sherr B F, Sherr E B, Fallon R B. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory[J]. **Appl Environ Microbiol**, 1987, 53: 958-965.
- [19] Wieltchnig C, Wihlidal P, Ulbricht T, *et al.* Low control of bacterial production by heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic backwater environment[J]. **Aquat Microb Ecol**, 1999, 17(1): 77-89.
- [20] Sleigh M A, Zubkov M V. Methods of estimating bacterivory by Protozoa[J]. **European Journal of Protistology**, 1998, 34(3): 273-280.
- [21] Andersen O K, Goldman J C, Caron D A, *et al.* Nutrient cycling in a microflagellate food chain. III. Phosphorus dynamics[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1986, 31: 47-55.
- [22] Jürgens K, Gasol J M, Vaqué D J. Bacteria flagellate coupling in microcosm experiments in the Central Atlantic Ocean[J]. **Exp Mar Biol Ecol**, 2000, 245(1): 127-147.
- [23] Kemp P F, Sherr B F, Sherr E B, *et al.* Handbook

- of Methods in Aquatic Microbial Ecology[M]. Boca Raton: CRC Press, 2000.
- [24] Zubkov M V, Sleigh M A. Heterotrophic nanoplankton biomass measured by a glucosaminidase assay[J]. **Microb Ecol**, 1998, 25: 97-106.
- [25] Zubkov M V, Sleigh M A, Burkill P H. Measurement of bacterivory by protists in open ocean waters[J]. **Microb Ecol**, 1998, 27: 85-102.
- [26] Zubkov M V, Sleigh M A. Bacterivory by starved marine heterotrophic marine nanoflagellates of two species which feed differently, estimated by uptake of dual radioactive labelled bacteria[J]. **Microb Ecol**, 1995, 17: 67-66.
- [27] Monger B C, Landry M R. Size selective grazing by heterotrophic nanoflagellates: An analysis using live stained bacteria and dual beam flow cytometry[J]. **Arch Hydrobiol**, 1992, 37: 173-185.
- [28] Fenchel T, Finlay B J. Respiration rates in heterotrophic, free living protozoa[J]. **Microbial Ecology**, 1983, 9: 99-122.
- [29] Cole J J, Findlay S, Pace M L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2000, 43: 1-10.
- [30] Wikner J, Rassoulzadegan F, Hagström Å. Periodic bacterivore activity balances growth in the marine environment[J]. **Limnol Oceanogr**, 1990, 6: 313-324.
- [31] Solic M, Krstulovic N. Bacterial carbon flux through the microbial loop in Kastela Bay (Adriatic Sea)[J]. **Ophelia**, 1995, 41: 345-360.
- [32] Van Wambeke F, Christaki U, Gaudy R. Carbon fluxes from the microbial food web to mesozooplankton. An approach in the surface layer of a pelagic area (NW Mediterranean Sea)[J]. **Oceanol Acta**, 1996, 19(1): 57-66.
- [33] Vors N, Buck K R, Chavez F P, *et al.* Nanoplankton of the Equatorial Pacific with emphasis on the heterotrophic protists[J]. **Deep sea Res**, 1995, 42: 2-3.
- [34] Caron D A, Goldman J C, Dennett M R. Effect of temperature on growth, respiration, and nutrient regeneration by an omnivorous microflagellate[J]. **Appl Environ Microbiol**, 1986, 52: 1340-1347.
- [35] Tamigneaux E, Mingelbier M, Klein B, *et al.* Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada)[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1997, 146: 231-247.
- [36] Froneman P, Oerissinotto R. Microzooplankton grazing in the Southern Ocean: Implication for the carbon cycle[J]. **Mar Ecol**, 1996, 17: 99-115.
- [37] Becquevort S. Nanoprotozooplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean during early spring: biomass and feeding activities[J]. **Deep Sea Res (Part 2)**, 1997, 44: 355-373.
- [38] Sherr E B, Sherr B F. Bacterivory and herbivory: Key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs[J]. **Microb Ecol**, 1994, 28: 223-235.
- [39] Caron D A, Goldman J C. Nutrient regeneration by marine protozoa[A]. Capriulo G M. The ecology of marine protozoa[C]. New York: Oxford University Press, 1999. 283-306.
- [40] Tortell P D, Maldonado M T, Price N M. The role of heterotrophic bacteria in iron limited ocean ecosystems[J]. **Nature**, 1996, 383: 330-332.
- [41] Alonso M C, Rodriguez V, Rodriguez J, *et al.* Role of ciliates, flagellates and bacteriophages on the mortality of marine bacteria and on dissolved DNA concentration in laboratory experimental systems[J]. **J Exper Mar Biol Ecol**, 2000, 244: 239-252.
- [42] Hutchins D A, Bruland K W. Grazer mediated regeneration and assimilation of Fe, Zn and Mn from planktonic prey[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1994, 110: 259-269.
- [43] Chase Z, Price N M. Metabolic consequences of iron deficiency in heterotrophic marine protozoa[J]. **Limnol Oceanogr**, 1997, 42: 1673-1684.
- [44] Hutchins D A. Iron and the marine phytoplankton community[J]. **Prog Phycol Res**, 1995, 11: 1-48.
- [45] Caron D A, Goldman J C, Dennett M R. Experimental demonstration of the roles of bacteria and bacterivorous protozoa in plankton nutrient cycles[J]. **Hydrobiologia**, 1988, 159: 27-40.
- [46] Caron D A. Inorganic nutrients, bacteria, and the microbial loop[J]. **Microb Ecol**, 1994, 28: 295-298.
- [47] Bratbak G, Thingstad T F. Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox-an analysis of a model system with both competition and commensalisms[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1985, 25: 23-30.

(本文编辑:张培新)