

渤海微型浮游动物及其对浮游植物的摄食压力^{*}

张武昌 王 荣

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

提要 1997年6月在渤海的5个站位采样分析了微型浮游动物的空间分布,用稀释法研究了浮游植物的生长率和微型浮游动物对浮游植物的摄食压力。结果表明,所研究的微型浮游动物主要是砂壳纤毛虫和桡足类幼虫。*Codonellopsis* spp. 是砂壳纤毛虫的绝对优势种,只在1、3、5号站有分布。表层分布为:1号站98ind/L、5号站200ind/L、3号站30ind/L;垂直分布为上层多、下层少。桡足类幼虫密度为0—87ind/L。表层浮游植物的生长率为0.43—0.73 d⁻¹,浮游动物的摄食率为0.42—0.69 d⁻¹,相当于每天摄食浮游植物现存量的34%—49%和初级生产力的85%—101%。

关键词 渤海 微型浮游动物 摄食压力 砂壳纤毛虫

学科分类号 Q958.885.3

微型浮游动物(Microzooplankton, MZP)是指体长小于200μm的浮游动物(Dussart, 1965),分属于原生动物、鞭毛虫类和幼虫等不同的门类。微型浮游动物在细菌、微型浮游生物和大型浮游动物之间起中枢作用(Gifford *et al*, 1991)。目前,已在世界上许多海区研究了微型浮游动物的群落结构及其对浮游植物的摄食压力(Froneman *et al*, 1996b)。1997年6月,“科学1号”科学考察船进行了“渤海生态系统动力学和生物资源持续利用研究”的海上调查,本文作为调查内容的一部分,报道渤海微型浮游动物的空间分布及其对浮游植物的摄食压力,以期了解渤海生态系统的结构和能量流动提供基本资料和参数。

1 材料与方法

1997年6月1—15日,“科学1号”科学考察船进行了“渤海生态系统动力学和生物资源持续利用”研究的第1个航次。本文的采样和实验即在这个航次完成。本航次共设5个站位(图1,经纬度见表1),分别位于渤海与黄海交界处、渤海中心、辽东湾、渤海湾和莱州湾。调查船在每一站位抛锚48h(2号站30h),在此期间用CTD测量水体不同深度的温度、盐度,用6L采水器采水,采集叶绿素 a 和微型浮游动物,进行稀释实验。

1.1 叶绿素 a

GF/F玻璃纤维滤膜过滤海水(以下简称过滤海水)250ml,滤膜零下20℃速冻黑暗保

^{*} 国家自然科学基金“九五”重大项目资助,49790010号。张武昌,男,出生于1973年1月,博士,Email:wangrong@ms.qdio.ac.cn

收稿日期:1998-08-18,收修改稿日期:1999-07-04

存。在实验室内,用 10ml 90% 的丙酮在 -20°C 黑暗中提取滤膜上的叶绿素 a ,用 Turner II 型荧光光度计测量浓度 (Strickland *et al.*, 1972)。

1.2 采样和镜检微型浮游动物

用塑料瓶取 1L 水样,用 Lugol's 固定液固定,浓度为 1%。采样水层见表 2。水样在阴凉处保存,1 个月内镜检计数完毕。水样静止 24h 以上,虹吸出上层清液,留下约 100ml 全部镜检。Leitz 解剖镜放大 100 倍检查,对 $> 20\mu\text{m}$ 的微型浮游动物进行计数。没有研究 $> 20\mu\text{m}$ 的异养鞭毛虫和 $2-20\mu\text{m}$ 的微型浮游动物。

1.3 稀释法估计微型浮游动物的摄食压力

5 个站都在 2m 深度进行稀释试验,

另外,4 号站和 5 号站还在 20m 深度进行稀释实验。

1.3.1 稀释法的原理 稀释法最早由 Landry 等 (1982) 提出。假设海水中浮游植物的生长率为 k , 动物的摄食率为 g , 浮游植物处于指数增长期, 培养前的浓度为 P_0 , 培养后的浓度为 P_t , 即有 $P_t = P_0 e^{(k-g)t}$ 。将过滤海水与现场海水按一定比例混合, 稀释度 d 为海水体积与混合后总体积的比值。混合海水中, 浮游植物的生长率 k 不会改变, 浮游动物的摄食率却因动物数量的减少而按比例降低, 变为 $d \times g$ 。培养时间 t 以后, $P_t = P_0 e^{(k-dg)t}$ 。因此, 监测培养前和培养后混合海水中浮游植物浓度的变化, 只需两个稀释度就能求出 k 和 g 。

微型浮游动物对浮游植物现存量和初级生产力的摄食压力 (分别用 P_i 和 P_p 表示), 可以用下列公式求出 (Verity *et al.*, 1993):

$$P_i = 1 - e^{-gt} \times 100\%$$

$$P_p = (e^{kt} - e^{(k-g)t}) / (e^{kt} - 1) \times 100\%$$

1.3.2 稀释实验的操作 操作按 JGOFS WP (Burkill *et al.*, 1990) 方法进行。10% 盐酸浸洗 3L 的磨口玻璃瓶 10h 以上, 使用前用现场海水冲洗。6L 采水器采水 40L。GF/F 滤膜过滤 20L, 200 μm 分样筛过滤 20L 以除去大于 200 μm 的浮游动物。将过滤海水和 200 μm 过滤海水按 0:1, 1:3, 1:1, 3:1 的比例混合装于磨口玻璃瓶中, 每个比例有 3 个平行样。磨口玻璃瓶 6 个一箱装在果品箱中, 果品箱用绳索吊在采水深度进行培养。培养前和培养后, 每瓶采水 250ml, GF/F 滤膜过滤, 滤膜零下 20°C 速冻保存, 一个月内测定叶绿素 a 浓度, 方法同 1.1。

2 结果

2.1 温度、盐度和叶绿素 a

温度、盐度和叶绿素 a 的情况见表 1。温度从底到表 1 号站为 $11.98-12.66^{\circ}\text{C}$, 2 号站为 $17.09-17.31^{\circ}\text{C}$, 3 号站为 $17.12-17.16^{\circ}\text{C}$, 4 号站为 $12.9-16.6^{\circ}\text{C}$, 跃层在 3—5m; 5 号站

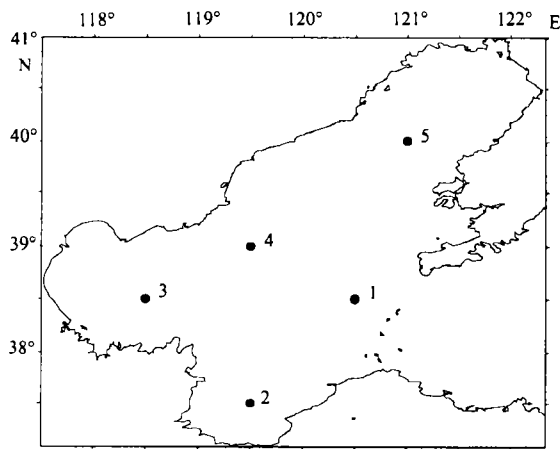


图1 “科学1号”1997年6月渤海航次站位图

Fig.1 Station positions for R. V. "Science 1" during June, 1997 in Bohai Sea cruise

为 13.17—16.48℃,跃层在 4—7m。各站盐度变化不大,范围为 29.1—30.6。叶绿素 *a* 从 1 号站的 0.6μg / L 到 5 号站的 1.35μg/ L,无明显的昼夜变化。

表1 各站位的温度、盐度和叶绿素*a*资料

Tab.1 Temperature, salinity and chlorophyll-*a* at the five stations

站位	经纬度	日期 (6月)	水深 (m)	盐度		水温(℃)		叶绿素 <i>a</i> (μg/L)
				表层	底层	表层	底层	
1	120° 30′ E38° 30′ N	3—4	29.8	30.03	30.06	12.66	11.98	1.03
2	119° 30′ E38° 30′ N	5	15	29.19	29.54	17.31	17.09	1.32
3	118° 30′ E38° 30′ N	7—8	18	29.72	29.83	17.16	17.12	1.13
4	119° 30′ E39° 00′ N	9—10	27.5	30.61	30.17	16.6	12.9	0.6
5	121° 00′ E40° 00′ N	11—12	29.2	29.3	29.1	16.48	13.17	1.35

2.2 微型浮游动物数量和分布

微型浮游动物数量和分布情况见表 2。砂壳纤毛虫的种类组成比较单一,几乎全部是铃壳虫 *Codonellopsis* spp.。它在各站的分布很不均匀:2 号站和 4 号站没有分布,1 号站、3 号站和 5 号站虽有分布,但数量差别很大,从 1 号站的接近 1 000ind/ L 陡降为 5 号站的 200ind/ L,到 3 号站仅为 26ind/ L。垂直分布基本为上层多而下层少。幼虫为桡足类的各期六足幼体,浓度为 0—87ind/ L。4 号站最多,2 号站没有分布。各站垂直分布差异较大,3 号站和 4 号站为表层少、中下层多,1 号站垂直分布均匀,5 号站表层多、中下层少。大于 20μm无壳的纤毛虫(aloricate ciliate)极少。

表2 各站位砂壳纤毛虫和桡足类幼体的垂直分布(ind/L)

Tab.2 Vertical distribution (ind/L) of Tintinnidae and copepod nauplii at the five stations

深度 (m)	砂壳纤毛虫					幼虫				
	1号	2号	3号	4号	5号	1号	2号	3号	4号	5号
0	981	0	26	0	200	22	0	5	64	51
5	799	0	18	0	156	24	0	48	81	26
10 ¹⁾	707	0	14	0	111	24	0	45	87	11
27 ²⁾	306	—	—	0	112	10	—	—	0	3

1) 2号、3号站为14m; 2) 4号站为25m

2.3 稀释试验结果

表 3 列出 7 次稀释试验中的 4 次,另外 3 次因回归 r^2 的值 < 0.4 而没有列出。表层的

表3 各站位稀释试验的结果

Tab.3 Results of dilution experiments at the 4 stations

站位	试验深度 (m)	r^2	$k(d^{-1})$	$g(d^{-1})$	摄食去除浮游植物 现存量的比例(%)	摄食去除初级生产 力的比例(%)
1	2	0.778 6	0.674 8	0.690 9	49.89	101.66
2	2	0.515 9	0.430 7	0.425 6	34.66	99.05
4	2	0.537 0	0.732 6	0.585 4	44.31	85.32
5	20	0.435 6	0.229 4	0.595 9	44.89	319.00

生长率 k 为 $0.4307-0.7326\text{d}^{-1}$, 相当于 $0.9-1.6$ 天加倍; 摄食率 g 为 $0.4256-0.6909\text{d}^{-1}$, 相当于每天摄食浮游植物现存量的 $34.66\%-49.89\%$, 初级生产力的 $85.32\%-101.66\%$ 。底层的生长率低, 为 0.2294d^{-1} , 摄食率却与表层的相当, 为 0.5959d^{-1} , 相当于摄食浮游植物现存量的 44.89% , 初级生产力的 319.00% 。

3 讨论

3.1 微型浮游动物

3.1.1 桡足类幼虫 桡足类幼虫为 $0-87\text{ind/L}$ 。大部分使用稀释法测微型浮游动物摄食的文献未将幼虫列出, 在 Seto inland 海, 大部分时间幼虫很少, 6 月却有一高峰, 达 $5 \times 10^3\text{ind/L}$ (Kamiyama, 1994)。

3.1.2 砂壳纤毛虫 砂壳纤毛虫在渤海的分布很不均匀, 从渤海出海口的 98ind/L 到辽东湾的 200ind/L , 渤海湾为 26ind/L , 到黄河口则完全消失。4、5 号站的温跃层以下是冷水。从以上砂壳纤毛虫数量和水温的关系看, *Codonellopsis* spp. 可能适宜冷水中生活。从渤海出海口入侵的冷水伸入渤海水下面, 并折向辽东湾方向。砂壳纤毛虫则随冷水的侵入分布开来。

3.1.3 无壳纤毛虫 (aloricate ciliates) 各站无壳纤毛虫的数量接近于零。渤海没有无壳纤毛虫的历史资料可以对比。在其它海区, 砂壳纤毛虫的数量很少, 而无壳纤毛虫很多。例如, 在南大洋大西洋区砂壳纤毛虫只有 $17-35\text{ind/L}$, 无壳纤毛虫有 $73-1336\text{ind/L}$ (Froneman *et al*, 1996b); Lazarev Sea 砂壳纤毛虫少于 100ind/L , 无壳纤毛虫在 $1275-1900\text{ind/L}$ (Froneman *et al*, 1996c); 亚热带辐聚区砂壳纤毛虫为 $75-250\text{ind/L}$, 无壳纤毛虫在 $625-1725\text{ind/L}$ (Froneman *et al*, 1996a); Celtic 湾无壳纤毛虫为 $2.5-12 \times 10^3\text{ind/L}$, 砂壳纤毛虫很少 (Burkill *et al*, 1987)。但也有例外, 在 Seto Inland 海的夏季, 砂壳纤毛虫和无壳纤毛虫的密度分别可达 $15 \times 10^3\text{ind/L}$ 和 $10 \times 10^3\text{ind/L}$, 而在 2—10 月几乎没有 (Kamiyama, 1994)。

微型浮游动物个体小, 世代短, 数量发生有爆发性 (Kamiyama, 1994)。在渤海, 1997 年 6 月可能正是无壳纤毛虫数量少的时候。

3.1.4 nano 级浮游动物 即体长为 $2-20\mu\text{m}$ 的微型浮游动物, 主要是异养的鞭毛虫类 (heterotrophic nanoflagellates, HNF) 和纤毛虫。异养鞭毛虫类因为在微型浮游动物群落中占有很大的比例而成为研究的焦点 (Hansen, 1991; Verity *et al*, 1993)。研究 nano 级浮游动物需要使用表面荧光显微镜 (epifluorescence microscope), 技术上有一定难度, 因而本航次没有研究。

渤海还没有 nano 浮游动物的资料。Caron (1983) 在多个海区的研究资料表明, $2-20\mu\text{m}$ 的微型浮游动物的丰度为 $450-2300\text{ind/ml}$, Sherr 等 (1983) 的结果为 $300-4000\text{ind/ml}$, Sherr 等 (1986) 的结果为 $240-4000\text{ind/ml}$ 。在南大洋大西洋区, $2-20\mu\text{m}$ 的异养生物是微型浮游动物的优势类群 (Froneman, 1996b)。Caron (1983) 发现, 在 $2-20\mu\text{m}$ 的微型浮游生物中, 异养生物与自养生物的比例为 $0.3-2.0$ 。从渤海分级叶绿素的资料看, $< 20\mu\text{m}$ 的浮游植物占浮游植物总生物量的 90% 以上, 所以, 渤海异养鞭毛虫的数量可能也很丰富, 它们摄食 $2-20\mu\text{m}$ 的浮游植物, 成为微型浮游动物摄食的主要贡献者。渤海异养鞭毛虫类的确切情况尚有待进一步研究。

3.2 渤海浮游植物的生长率和微型浮游动物的摄食率

浮游植物生长率为 $0.43\text{—}0.73\text{d}^{-1}$ (相当于 $0.9\text{—}1.6\text{d}$ 加倍), 微型浮游动物对浮游植物的摄食率为 $0.42\text{—}0.69\text{d}^{-1}$ 。可见渤海是高生产率、高周转率的海区, 微型浮游动物控制了浮游植物的数量, 不致发生水华。在底层, 微型浮游动物摄食压力是初级生产力的 3 倍, 这可能是因为 20m 处浮游植物的生长由于光线弱而减慢, 浮游动物的摄食却没有减弱的缘故。自 Landry 等 (1982) 提出稀释法至今, 已经用这种方法在许多海区进行了研究, 这些研究的结果如表 4 所示。微型浮游动物对浮游植物现存量的摄食压力为 $0\%\text{—}75\%$, 对初级生产力的摄食压力为 $0\%\text{—}270\%$ 。与表 4 所列海区相比, 渤海浮游植物生长率和摄食率处于这些范围之内。

表4 不同海区微型浮游动物的摄食压力

Tab.4 Results of microzooplankton grazing experiments conducted in various oceanic environments from studies employing the dilution technique

文 献	地 点	浮游植物的瞬 时生长率 (d^{-1})	微型浮游动物 的摄食率 (d^{-1})	对植物现存量 的摄食压力 (%)	对初级生产力 的摄食压力 (%)
Landry等 (1982)	华盛顿沿岸	0.455—0.628	0.065—0.278	6—24	17—52
Landry等 (1984)	夏威夷湾	1.2—2.0	0.1—1.1	29—37	—
Landry等 (1995)	赤道太平洋中部	0.22—1.00	0.21—0.72	—	55—83
Burkill等 (1987)	英国 Celtic Bay	—	0.4—1.0	13—65	—
Strom等 (1991)	亚北极太平洋	0—0.8	0—0.6	—	40—50
Burkill等 (1993)	东北大西洋	—	—	—	39—115
Verity等 (1993)	北大西洋	—	—	—	37—100
Verity等 (1996)	140° W赤道太平洋	0.4—1.1	0.2—1.0	—	70—123
Kamiyama (1994)	Hiroshima Bay	0.26—1.88	0.2—1.39	15.3—75.2	—
Chavez等 (1991)	赤道太平洋	0.7	0.5	—	75
Froneman等 (1996a)	Subtropical Convergence	0.07—1.32	0—0.66	14—48	45—81
Froneman等 (1996b)	Lazarev Sea	0.019—0.080	0.012—0.052	1.3—7.0	45—97
Froneman等 (1996c)	南大西洋和南大洋 的大西洋部分	0.06—1.87	0—0.58	0—44	0—60

注：—表示数据未列出

3.3 微型浮游动物在渤海能流、物流中的作用

6月渤海初级生产力的 $85\%\text{—}100\%$ 被微型浮游动物所摄食, 相比之下, 大中型浮游动物仅摄食浮游植物现存量的很小一部分 ($2\%\text{—}14\%$)。大中型浮游动物摄食的颗粒较大, 但水体中大于 $20\mu\text{m}$ 的浮游植物很少 ($< 1\%$), 小于 $20\mu\text{m}$ 的微型藻类占浮游植物现存量的绝大部分。研究表明, 大中型浮游动物摄食的藻类不能满足其代谢的能量需要, 还需摄食其它的食物。微型浮游动物摄食微型藻类, 自身却可能成为大中型浮游动物的食物, 从而将初级生产力输送到较高的营养级。所以, 微型浮游动物在渤海生态系统的能量传递中扮演重要角色。

这种营养结构也影响到渤海的碳通量。微型浮游动物的粪便颗粒较小, 沉降慢, 未沉

出真光层就被分解,使得碳通量减小。大型浮游动物的蜕皮和粪便颗粒较大,能迅速沉降出真光层,所以大型浮游动物是碳通量的主要贡献者(王荣,1992)。大型浮游动物通过摄食微型浮游动物,使得初级生产经过一或两个摄食过程转化为可以迅速沉降的大颗粒,其转化效率决定于大型浮游动物对小型浮游动物的摄食压力。所以在研究微型浮游动物摄食的同时,还要加强大型浮游动物对微型浮游动物摄食的研究。

致谢 青岛海洋大学徐奎栋同志帮助鉴定砂壳纤毛虫,中国科学院海洋研究所肖天、李超伦同志帮助在海上实验操作,谨致谢忱。

参 考 文 献

- 王 荣, 1992. 海洋生物泵和全球变化. 海洋科学, 1: 18—21
- Burkill P H, Edwards E S, John A W G *et al*, 1993. Microzooplankton and their herbivorous activity in the northeastern Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res II*, 40: 479—493
- Burkill P H, Mantoura R F C, Llewellyn C A *et al*, 1987. Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters. *Mar Biol*, 93: 581—590
- Burkill P H, Head E, Fransz G *et al*, 1990, chapter 18: Grazing by microplankton. JGOFS Report No.6: core measurement protocols reports of the core measurement working groups, 31—37
- Caron D A, 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Appl Environ Microscopy*, 46: 491—498
- Chavez F P, Buck K R, Coale K H *et al*, 1991. Growth rates, grazing, sinking, and iron limitation of equatorial Pacific phytoplankton. *Limnol Oceanogr*, 36: 1816—1833
- Dussart B M, 1965. Les differentes categories de plancton. *Hydrobiologia*, 26: 72—74
- Froneman P W, Perissinotto R, McQuaid C D, 1996a. Seasonal variations in microzooplankton grazing in the region of the Subtropical Convergence. *Mar Biol*, 126: 433—442
- Froneman P W, Perissinotto R, 1996b. Microzooplankton grazing and protozooplankton community structure in the South Atlantic and in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep-Sea Res I*, 43: 703—761
- Froneman P W, Perissinotto R, McQuaid C D, 1996c. Dynamics of microplankton communities at the ice-edge zone of the Lazarev Sea during a summer drogue study. *J Plankton Res*, 18: 1455—1470
- Gifford D J, Dagg M J, 1991. The microzooplankton-mesozooplankton link: consumption of the planktonic protozoa by the calanoid *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Murukawa. *Mar Microb Food Webs*, 5: 161—177
- Hansen P J, 1991. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagic food web. *Mar Ecol Prog Ser*, 73: 253—261
- Kamiyama T, 1994. The impact of grazing by microzooplankton in northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Seam, Japan. *Mar Biol*, 119: 77—88
- Landry M R, Hassett R P, 1982. Estimating the grazing impact of marine microplankton. *Mar Biol*, 67: 283—288
- Landry M R, Haas L W, Fagerness V L, 1984. Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Mar Ecol Prog Ser*, 16: 127—133
- Landry M R, Constantinou J, Kirshtein J, 1995. Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992. *Deep-Sea Res II*, 42: 657—671
- Sherr E B, Sherr B F, 1983. Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Estuar Coast Shelf Sci*, 16: 1—7

- Sherr E B, Sherr B F, Fallon R D *et al*, 1986. Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol Oceanogr*, 31: 177—183
- Strickland J D, Parsons T R, 1972. A practical handbook of seawater analysis, 2nd ed. *Bull Fish Res Bd Can*, 167
- Strom S L, Welschmeyer N A, 1991. Pigment specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton in the open subarctic Pacific Ocean. *Limnol Oceanogr*, 36: 50—63
- Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E *et al*, 1993. Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47°N, 18°W. *Deep-Sea Res I*, 40: 1793—1814
- Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E *et al*, 1996. Microzooplankton grazing of primary production at 140°W in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Res II*, 43: 1227—1255

MICROZOOPLANKTON AND THEIR GRAZING PRESSURE ON PHYTOPLANKTON IN BOHAI SEA

ZHANG Wu-chang, WANG Rong

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

Abstract From June 1 to 15, 1997, "Science I" completed its Bohai Sea cruise, which was part of the China GLOBEC program, titled "Ecosystem dynamics and sustainable utilization of living marine resources in China seas". Five stations were investigated. Microzooplankton were mainly composed of ciliate and copepod nauplii. Ciliates, among which *Codonellopsis* spp. was dominating, were distributed at station 1, 3 and 5. The density of ciliates was 0—981 ind / L at surface, and no aloricate ciliate was observed. Copepod nauplii were found at station 1, 3, 4 and 5 with density of 0—87 ind / L. The vertical distribution of microzooplankton is more in surface water than in deep water. Phytoplankton growth rate was 0.43—0.73 day⁻¹ in surface water and 0.22 day⁻¹ in bottom water, phytoplankton was grazed by microzooplankton at a rate of 0.42—0.69 day⁻¹. Microzooplankton grazed 34%—49% of the phytoplankton biomass or 85%—101% of the primary production per day. Based on the small number of tintinnidae and nauplii with high grazing pressure, we conclude that other microzooplankton such as 2—20μm ciliates and heterotrophic flagellates are probably abundant in Bohai Sea.

Key words Bohai Sea Microzooplankton Grazing pressure Tintinnidae

Subject classification number Q958.885.3