

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*

丁军军^{1,2} 徐奎栋¹

(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. 中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要 鞭毛虫和纤毛虫在海洋微食物环和经典食物链间的能量流动中起着重要的枢纽作用, 但其在水母暴发过程中的作用仍然不明。本研究基于 2011 年春季以及水母旺发的夏季黄海专项航次, 通过荧光染色技术和定量蛋白银法研究了南黄海水母频发海域 3 个断面(E: 33°N, G: 34°N, I: 35°N)的鞭毛虫和纤毛虫的群落结构和时空分布特点, 对其与水母的发生关系进行了初步探讨。结果表明, 春夏两季的微型鞭毛虫丰度均以近岸水域为最高, 向外海递减, 高值区大多出现在水体表层及底层附近。夏季总微型鞭毛虫的丰度和生物量较春季略高, 且异养微型鞭毛虫比例升高。纤毛虫丰度的水平分布与鞭毛虫正相反, 以近岸较低, 向外海递增, 主要分布在表层及 10m 水层。在水母出现的 E 和 G 断面, 夏季纤毛虫数量显著降低, 丰度仅为春季的 30%—40%; 而未见水母的 I 断面夏季较春季的数量升高了一个数量级。推测夏季水母发生的 E、G 断面纤毛虫丰度明显降低系因水母的捕食压力所致, 纤毛虫数量的减少导致对鞭毛虫的摄食压力降低, 鞭毛虫数量增加; 而未见水母的 I 断面纤毛虫则维持较高的丰度值。本研究表明, 水母作为浮游生态系统的顶级捕食者, 可通过营养级联效应对微小浮游动物群落产生影响。

关键词 浮游鞭毛虫, 纤毛虫, 水母发生, 丰度, 生物量, 群落结构

中图分类号 Q178.1; Q958.885.3

自上世纪末起, 大型水母暴发几乎成为全球各大海洋生态系统所面临的共同挑战(Condon *et al.*, 2011)。水母作为浮游生态系统的顶级捕食者, 它们的出现可能会导致海洋生态系统中浮游生物结构发生显著变化(Compte *et al.*, 2010)。因此, 水母暴发的关键过程及调控机制以及水母暴发对海洋生态系统的影响已成为研究的热点问题。黄海是我国渔业资源较为丰富的水域, 也是近海捕捞的高产区, 但近十年来, 黄海海域连续数年发生大型水母暴发的现象, 并有逐年加重的趋势, 已严重影响了黄海夏秋汛的海洋渔业生产(Dong *et al.*, 2010)。

鞭毛虫和纤毛虫是海洋微型和小型浮游动物的主要类群, 作为微食物环的重要环节, 是联系微生物环和经典食物链的纽带(Azam *et al.*, 1983)。其中, 异养微型鞭毛虫是细菌等 pico-级有机颗粒的主要摄食者, 而纤毛虫则是微型鞭毛虫(nano-级)和硅藻等的

主要摄食者, 从而控制浮游植物的生长和调节初级生产力的分布; 同时作为大中型浮游动物的饵料, 它们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)。然而它们在水母暴发过程中发挥的作用仍然不明。

尽管人们意识到水母对于浮游食物网结构的潜在影响力, 但由于取样以及较难监测等问题, 人们对于水母对浮游群落结构的影响的研究仍不充分(Compte *et al.*, 2010)。目前国外对于水母的营养地位的研究主要集中于室内受控实验或野外围格实验, 在小尺度范围内研究小型水母和其它浮游动物的摄食关系(Kamiyama, 2011)以及水母对浮游动物和浮游植物丰度的影响(Hansson *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2008), 国内已有的少数工作主要研究水母对于大中型浮游动物群落结构的影响(李惠玉等, 2007; 熊瑛等, 2009)以及对中上层能量平衡的影响(江红等, 2010)。

* 国家重点基础研究发展计划(973)项目, 2011CB403604 号。丁军军, E-mail: dingjunjun7788@126.com

通讯作者: 徐奎栋, 研究员, E-mail: kxu@qdio.ac.cn

收稿日期: 2011-12-31, 收修改稿日期: 2012-02-28

本工作拟通过研究南黄海海域水母发生前后微小型浮游动物的数量分布和群落结构的变化, 探寻水母暴发的微型生物基础以及水母发生对微型和小型浮游生物的数量及分布影响。

1 材料与方法

1.1 调查海域与样品采集

于 2011 年春季(4 月 6—26 日)和沙海蜇(*Nemopilema nomurai*)大量发生的夏季(8 月 12—30 日), 搭乘“科学三号”考察船, 于黄东海海域进行了两个航次的调查。本研究主要集中在南黄海海域 E、G、I 三个断面(33°00′—35°00′N, 120°30′—124°00′E)进行浮游微型鞭毛虫和纤毛虫群落结构特征调查(图 1)。

利用 CTD 测量水体不同深度的温度、盐度, 用 Rosette 采水器在每标准层采集海水, 取 1L 经 Lugol's 液(终浓度 2%)、Formalin(终浓度 2%)、 $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ (终浓度 0.003%)快速固定后避光静置(Sherr *et al.*, 1993)。

1.2 样品分析方法

样品带回实验室转移至量筒中自然沉降 48h 以上, 虹吸出上层清液, 剩余 100ml 移至小容积样品瓶中。鞭毛虫采用 DAPI 荧光染色技术进行计数(Pomroy, 1984), 取 3—5ml 浓缩样品用 DAPI (f.c.15 $\mu\text{g}/\text{ml}$)和复染剂 Evans Blue (f.c. 10^{-6} g/ml), 低温避光染色 10min。将样品过滤到 0.22 μm 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 ml 样品中鞭毛虫的个数(cells/ml)即其丰度, 根据转换系数 220 $\text{fgC}/\mu\text{m}^3$ (Børshiem *et al.*, 1987), 将鞭毛虫丰度转换为以碳为单位的生物量。

纤毛虫的调查采用定量蛋白银(QPS)方法(Montagnes *et al.*, 1987), 取 20ml 沉降浓缩后的样品, 过滤至孔径 5 μm 的硝酸纤维素膜上, 琼脂包埋后将含有样品的纤维素膜收集至滤膜框中进行蛋白银染色, 脱水、封片后于 Nikon E80i 显微镜 400 $\times$ 下镜检, 参照 Kofoid 等(1939)、宋微波等(2009)进行

分类鉴定并计数。根据转换系数 0.368 $\text{pgC}/\mu\text{m}^3$ (Jerome *et al.*, 1993), 将纤毛虫丰度转换为以碳为单位的生物量。

1.3 数据统计分析

采用 Surfer 8.0 绘制站位图及相关丰度、生物量的等值线图, 采用 SAS 9.0 统计软件对鞭毛虫、纤毛虫、水母丰度与环境因子(温度、盐度等)进行相关分析, 采用 Primer 6.0v 统计软件对纤毛虫群落结构进行聚类分析。

2 结果

2.1 南黄海春夏两航次的环境因子

所调查海区的平均水深为(47 $\pm$ 22)m, 最深处为南黄海中部东侧的 E8 站(79m), 最浅处为江苏近岸的 G1 站(15m)。春季和夏季表层水温分别为(9.7 $\pm$ 0.6) $^{\circ}\text{C}$ 、

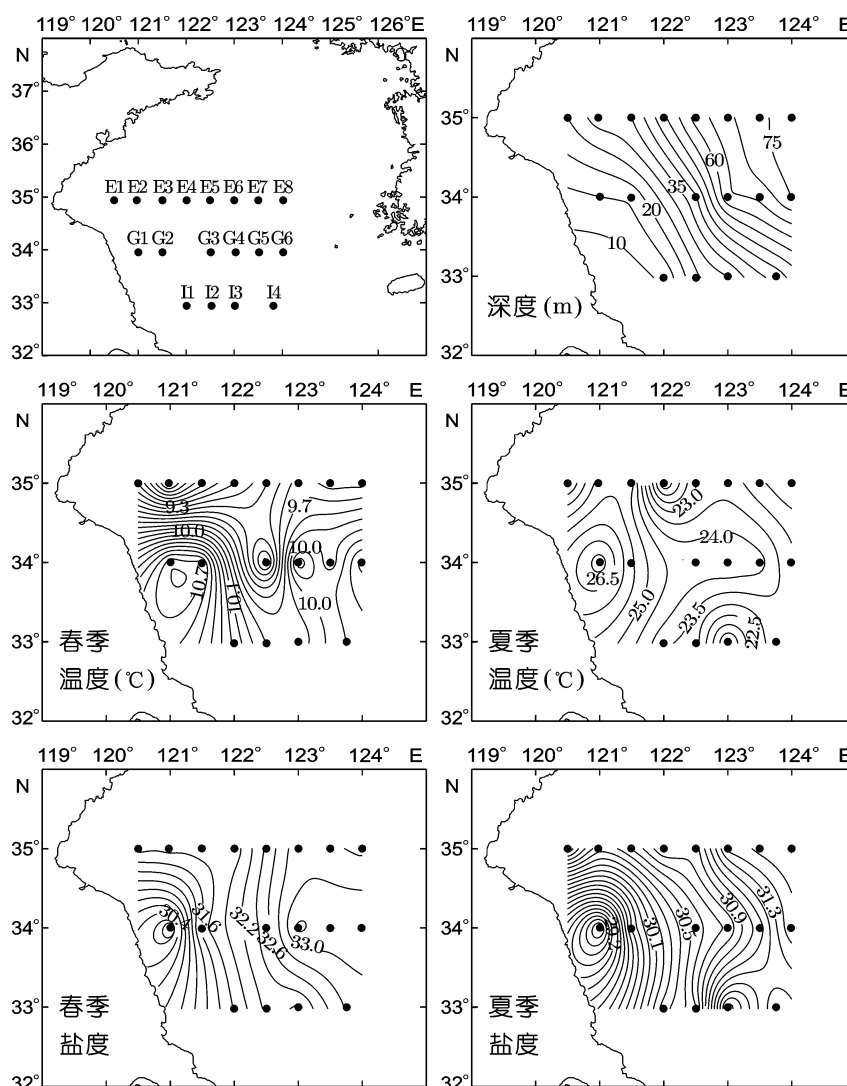


图 1 2011 年 4 月及 8 月黄海采样站位图及两航次的表层水环境因子
Fig.1 Sampling stations and environmental factors of surface water in southern Yellow Sea in April and August of 2011

(23.7 ± 1.6) $^{\circ}\text{C}$, 底层水温分别为(8.9 ± 1.0) $^{\circ}\text{C}$ 、(13.3 ± 6.8) $^{\circ}\text{C}$; 表层盐度分别为 32.3 ± 0.8 、 30.8 ± 0.7 , 底层盐度分别为 32.6 ± 1.0 、 31.8 ± 1.3 。春夏季表层水温皆呈由近岸向外海递减的趋势, 而盐度则随离岸距离增加而递增, 春夏季表层高温低盐区皆集中在江苏近

岸的 G1 站(图 1)。夏季温度相对于春季有明显升高趋势, 盐度整体略低于春季。

在垂直分布上, 春季及夏季温度由表层至底层递减, 夏季于水深 30—40m 处形成较明显的温跃层, 温跃层以下水体温度降低幅度较小(图 2)。

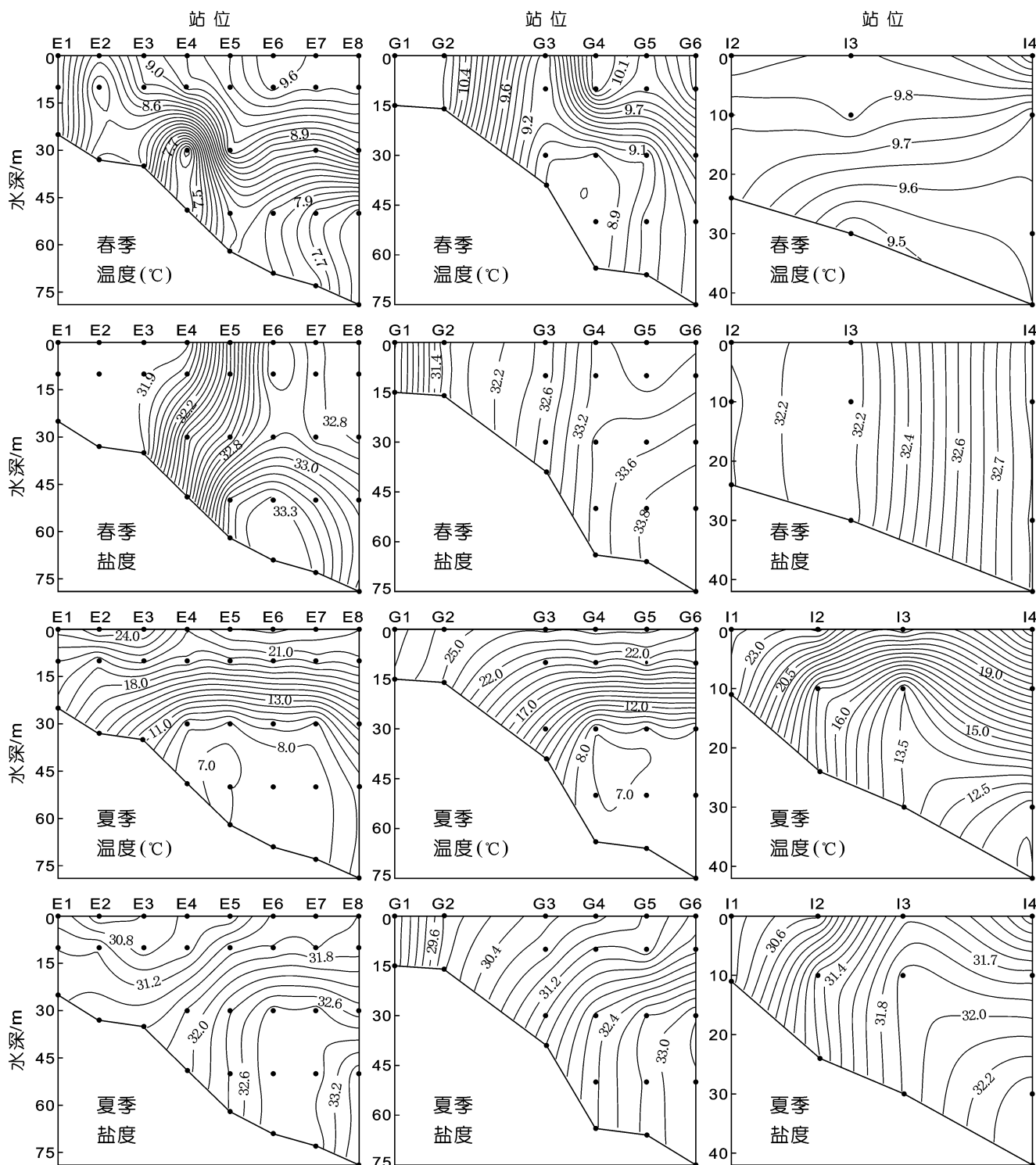


图 2 2011 年 4 月及 8 月 E、G、I 各断面环境因子垂直特征

Fig.2 Vertical features of environmental factors at transects E, G and I in April and August of 2011

2.2 微型鞭毛虫丰度和生物量的时空分布

2.2.1 总微型鞭毛虫的丰度和生物量

4 月全部微型鞭毛虫的丰度 (642 ± 388) cells/ml, 生物量为 $(19.22 \pm 15.24) \mu\text{gC/L}$ 。其中表层鞭毛虫的丰度以近岸水域为最高, 随离岸距离增加而递减, 与等深线的分布比较吻合, 生物量分布趋势与丰度大体一致(图 3)。南部鞭毛虫丰度高于北部。4 月鞭毛虫的丰度及生物量高值区位于表层及温跃层底部附近(图 4), 表层鞭毛虫的丰度为 (714 ± 470) cells/ml, 生物量为 $(24.38 \pm 17.57) \mu\text{gC/L}$, 底层丰度为 (742 ± 382) cells/ml, 生物量为 $(18.20 \pm 12.87) \mu\text{gC/L}$, 明显高于 10m 和 30m 水层。8 月份全部微型鞭毛虫的丰度 $[(786 \pm 418) \text{cells/ml}]$ 和生物量 $[(19.67 \pm 16.07) \mu\text{gC/L}]$ 较 4 月份略增高。其中表层 $[(995 \pm 336) \text{cells/ml}]$ 和底层 $[(855 \pm 545) \text{cells/ml}]$ 的鞭毛虫丰度亦明显高于 10m 及 30m 层的丰度值(表 1)。

春夏两季表层鞭毛虫丰度的最高值皆出现在 G1 站位, 分别为 1517 cells/ml 和 1768 cells/ml, 生物量分别为 $62.24 \mu\text{gC/L}$ 和 $68.41 \mu\text{gC/L}$; 春季丰度最低值位于 E3 站位, 丰度为 255 cells/ml, 生物量为 $9.12 \mu\text{gC/L}$, 夏季丰度最低值位于 I3 站位, 丰度仅为 592 cells/ml, 生物量为 $14.36 \mu\text{gC/L}$ 。相对于春季, 夏季表层鞭毛虫丰度增加了约 39.4%。

2.2.2 自养(PNF, phototrophic nanoflagellates)和异养微型鞭毛虫(HNF, heterotrophic nanoflagellates)的丰度和生物量 4 月份表层自养微型鞭毛虫(PNF)的丰度为 (513 ± 345) (149—1146) cells/ml, 生物量为 $(17.27 \pm 12.36) \mu\text{gC/L}$; 表层异养微型鞭毛虫(HNF)的丰度为 (205 ± 144) (43—506) cells/ml, 生物量为 $(7.95 \pm 6.70) \mu\text{gC/L}$ 。PNF 与 HNF 的丰度和生物量分布变化趋势与总微型鞭毛虫的变化趋势大体一致, 从近岸向外海逐渐降低, 且 E 断面明显较 G、I 断面低(图 5)。其中 PNF 的高值区出现在江苏近岸附近的 I2、G1 站, 其丰度分别为 1146、1101 cells/ml, 生物量分别为 30.65、 $46.27 \mu\text{gC/L}$; PNF 的低值区 E2、E4 站, 其丰度为 212、149 cells/ml, 生物量为 6.52、 $4.81 \mu\text{gC/L}$ 。HNF 的高值区亦出现在江苏近岸的 G1、G2 站, 其丰

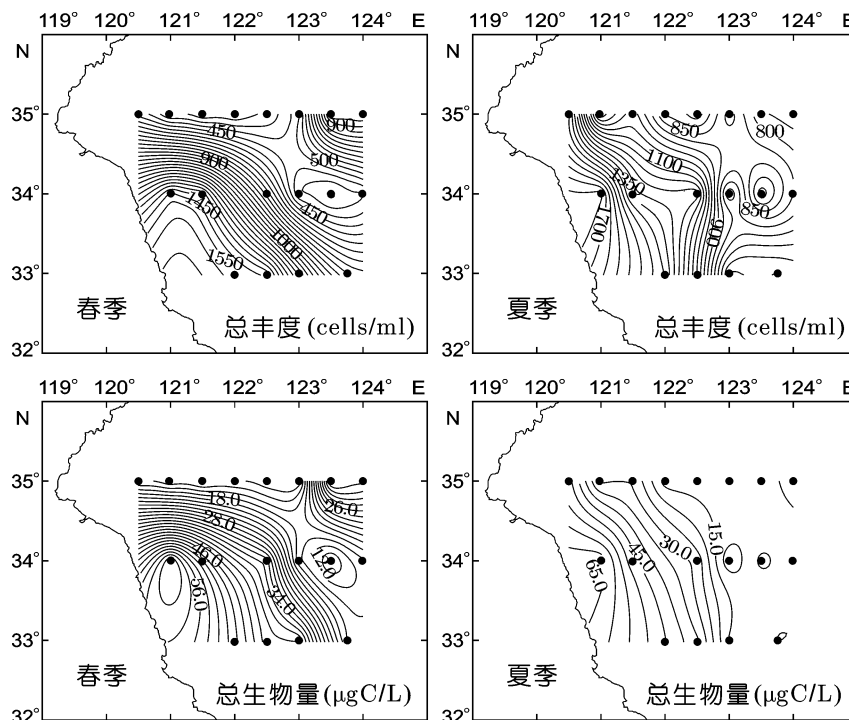


图 3 2011 年 4 月及 8 月南黄海表层鞭毛虫的丰度及生物量分布

Fig.3 The abundances and biomasses of nanoflagellates in the surface water of southern Yellow Sea in April and August of 2011

度分别为 506、491 cells/ml, 生物量为 15.91、 $11.88 \mu\text{gC/L}$; HNF 的低值区 E3、E5 站, 其丰度分别为 48、96 cells/ml, 生物量为 0.66、 $0.48 \mu\text{gC/L}$ 。HNF 丰度占总微型鞭毛虫丰度的比例平均为 29.5%, 生物量比例平均为 30.9%。

8 月份表层 PNF、HNF 丰度及生物量较 4 月份略升高, PNF 的丰度为 (616 ± 291) (342—1541) cells/ml, 生物量为 $(16.70 \pm 17.67) \mu\text{gC/L}$; HNF 的丰度为 (378 ± 160) (77—660) cells/ml, 生物量为 $(10.11 \pm 10.19) \mu\text{gC/L}$ 。PNF 与 HNF 丰度、生物量分布趋势与 4 月份类似(图 5)。PNF 的高值区亦出现在江苏近岸附近的 G1 站, 其丰度达到 1541 cells/ml, 生物量为 $84.13 \mu\text{gC/L}$; PNF 的低值区位于 E7、I4 站, 其丰度仅为 342、361 cells/ml, 生物量为 6.60、 $8.31 \mu\text{gC/L}$ 。HNF 的高值点位于 G2 站, 其丰度为 660 cells/ml, 生物量为 $32.18 \mu\text{gC/L}$; HNF 的低值区位于 E6、I3 站, 其丰度分别为 77、193 cells/ml, 生物量为 0.59、 $1.84 \mu\text{gC/L}$ 。HNF 丰度约占总微型鞭毛虫丰度的 38.9%, 生物量约占总生物量的 37.3%。与 4 月份相比, 8 月份 HNF 类群丰度所占比例增加 10%, 对生物量的贡献增加约 7%(图 6)。

2.3 纤毛虫的构成与分布

2.3.1 纤毛虫的群落组成和多样性 本次调查共

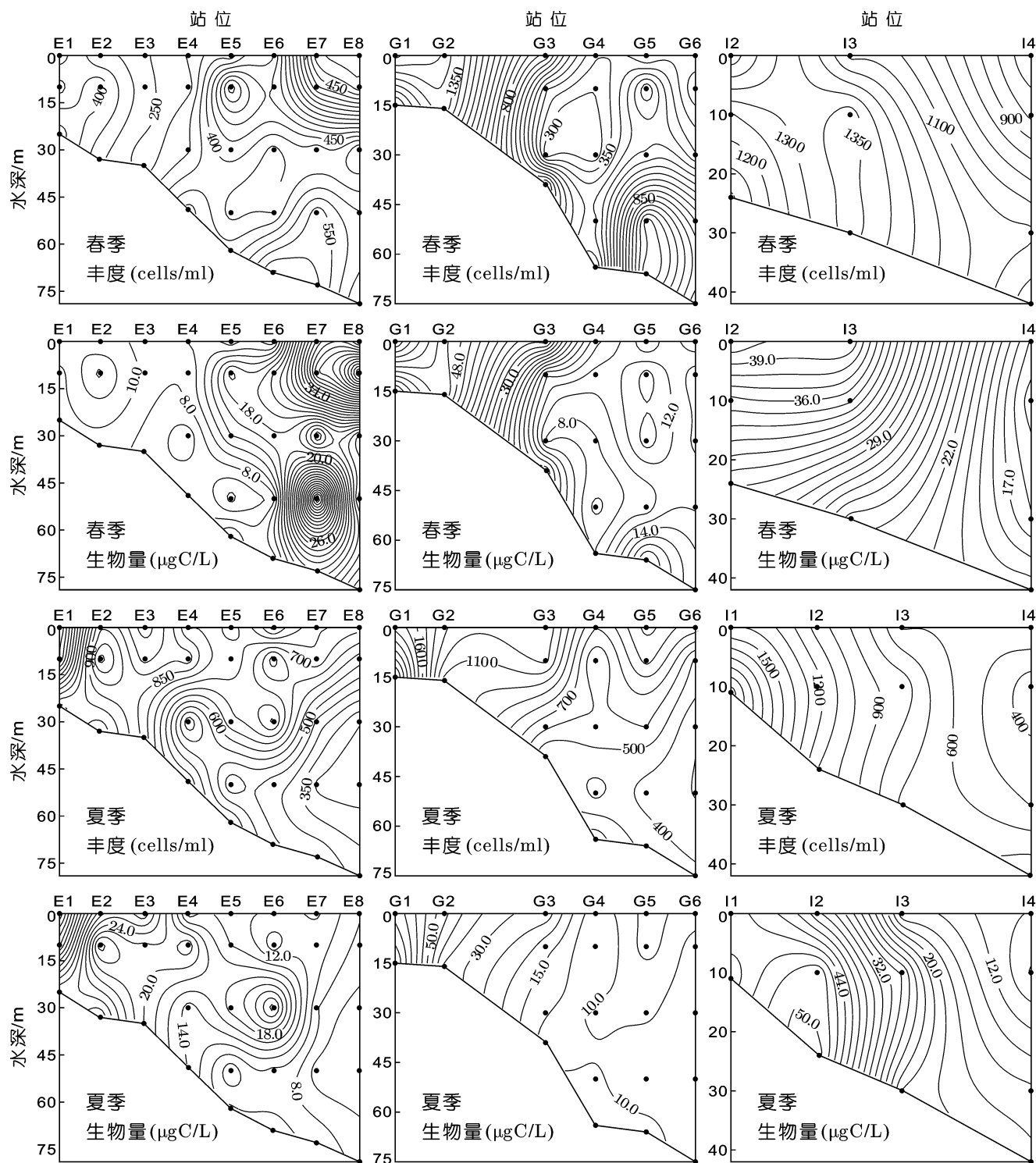


图4 2011年4月及8月南黄海E、G、I断面微型鞭毛虫丰度及生物量的垂直分布

Fig.4 Vertical distributions of nanoflagellates at the transects E, G and I in April and August of 2011

发现纤毛虫 22 属, 48 种, 其中无壳类共 16 属 37 种; 砂壳类 6 属 11 种。无壳种类以急游虫属(*Strombidium*)、侠盗虫属(*Strobilidium*)种类数最多, 砂壳类以拟铃虫属(*Tintinnopsis*)种类数最多。4 月份与 8 月份纤毛虫

的种类组成差别不大, 4 月份共检获纤毛虫 41 种, 其中无壳类 33 种, 砂壳类 8 种, 丰度的高值站位优势种较明显, 以微型自养的红色中缢虫(*Myrionecta rubra*)和一种侠盗虫 *Strobilidium* sp.2 为主, 其丰度分别占

表 1 2011 年 4 月及 8 月南黄海表层水体中总微型鞭毛虫、纤毛虫的丰度及生物量的垂直分布

Tab.1 Vertical distributions of total nanoflagellates and ciliates in abundance and biomass in the southern Yellow Sea in April and August of 2011

鞭毛虫	4 月				8 月			
	丰度(cells/ml)	比例(%)	生物量($\mu\text{g C/L}$)	比例(%)	丰度(cells/ml)	比例(%)	生物量($\mu\text{g C/L}$)	比例(%)
表层	714±470	29.1	24.38±17.57	33.2	995±336	34.0	25.22±17.95	34.4
10m	628±374	22.6	21.92±16.22	26.3	820±316	23.4	18.69±13.45	21.3
30m	517±362	18.6	12.55±6.97	15.1	641±258	18.3	18.43±12.27	21.0
底层	742±382	30.2	18.20±12.87	24.8	855±545	29.2	23.34±19.13	31.9
纤毛虫	(cells/L)				(cells/L)			
表层	3160±2502	40.6	14.49±15.14	47.1	1570±1050	41.2	8.68±11.68	59.3
10m	2220±1917	28.5	10.69±11.89	34.8	1295±1023	34.0	4.15±5.45	28.4
30m	1409±1105	16.0	3.09±2.52	8.9	845±973	18.4	1.83±3.09	10.4
底层	818±1002	10.5	2.32±2.51	7.6	646±934	16.9	1.91±3.09	13.1

总丰度的 31.2%、17.3%。8 月份共检获纤毛虫 39 种, 其中无壳类 28 种, 砂壳类 11 种, 红色中缢虫丰度明显降低, 仅占总丰度的 1.9%, 代以一种急游虫 *Strombidium* sp.1 和一种狭盗虫 *Strobilidium* sp.1 为主, 其丰度分别占总丰度的 23.3%、14.9%。

两季均以无壳纤毛虫占绝对优势, 4 月份无壳类纤毛虫丰度高达总丰度的 93%, 贡献总生物量的 86%, 砂壳纤毛虫仅占总丰度的 7%, 但对生物量的贡献达 14%; 8 月份无壳类比重稍有下降, 砂壳纤毛虫可占总丰度的 12%, 对生物量的贡献达 25%。

从纤毛虫粒级组成上看, 所检获的纤毛虫体长从 10—300 μm 不等, 属于微小型浮游动物的范畴, 其中微型(ESD 10—20 μm)所占比重较大。4 月份与 8 月份微型纤毛虫丰度分别占总纤毛虫丰度的 44%和 48%, 4 月份个别站位如 E8 站的 75m 层微型纤毛虫丰度所占比例高达 80%, 而 8 月份的 E7 站 30 m 层与 G1 站 10 m 水层更高达 93%、97%。

2.3.2 纤毛虫丰度和生物量的分布特点 4 月份总体纤毛虫的丰度为(2034±2026) (0—7440) cells/L, 生物量为(8.04±11.01) (0—42.21) $\mu\text{gC/L}$ 。8 月份纤毛虫的丰度降为(1023±1020) (0—3790) cells/L, 生物量为(3.93±7.23) (0—40.2) $\mu\text{gC/L}$ 。表层纤毛虫丰度的分布趋势与鞭毛虫不同, 以近岸水域较低, 随离岸距离增加有递增的趋势, 其对应生物量分布趋势与丰度大体一致(图 7)。4 月份 E、G 断面纤毛虫的表层丰度明显高于 I 断面, E、G 断面的表层纤毛虫丰度分别为(4791±1258)cells/L、(2763±2519)cells/L, 丰度高值区出现 E6 和 G4 站位, 而 I 断面的丰度仅为(171± 228)

cells/L; 8 月份各断面丰度分布相对均匀, E、I 断面分别为(1866±910)cells/L、(2042±1594)cells/L, G 断面相对较低, 为(862±387)cells/L, 丰度高值站位为 E3、I2。总体上看, 8 月份表层的平均丰度[(1570±1050) cells/L, 20—3790cells/L]及生物量[(8.68±11.18) $\mu\text{gC/L}$, 0—40.20 $\mu\text{gC/L}$]较 4 月份表层丰度[(3160±2503) cells/L, 0—7440cells/L]和生物量[(14.49±15.14) $\mu\text{gC/L}$, 0—43.59 $\mu\text{gC/L}$]明显降低, 仅为 4 月份的 50%左右, 其中 E、G 断面仅为 4 月份的 30%—40%, 但 I 断面比较特殊, 其丰度值较 4 月份明显升高一个数量级。

在垂直分布上, E、G、I 三个断面纤毛虫丰度及生物量的高值区主要分布在表层及 10m 层, 随水深增加有明显减少趋势(图 8)。其中 4 月份、8 月份表层丰度分别为(3160±2502)、(1570±1050)cells/L, 约占总丰度的 41%, 分别贡献总生物量的 47%、59%(表 1)。10m 水层的丰度和生物量均贡献总量的 30%左右。表层与 10m 层纤毛虫对总丰度、生物量的贡献高达 69—88%, 30m 层以下纤毛虫丰度较小(表 1)。

对 4 月份及 8 月份所调查站位(因纤毛虫检获量极小, 舍弃 4 月份 G1、G2 站位以及 8 月份 I1 站位)表层纤毛虫的物种—丰度数据进行聚类分析及非度量多维排序(MDS)分析, 分析结果具有一致性: 除 4 月份的 I 断面和个别站位较为特殊, 自成一系, 其它站位分成两大组, 分别对应 4 月份及 8 月份的调查站位(图 9)。

2.4 丰度和生物量与各环境因子的关系

Spearman 相关分析显示, 4 月份航次纤毛虫的丰度与深度呈显著负相关关系($p=0.0112$), 与鞭毛虫丰

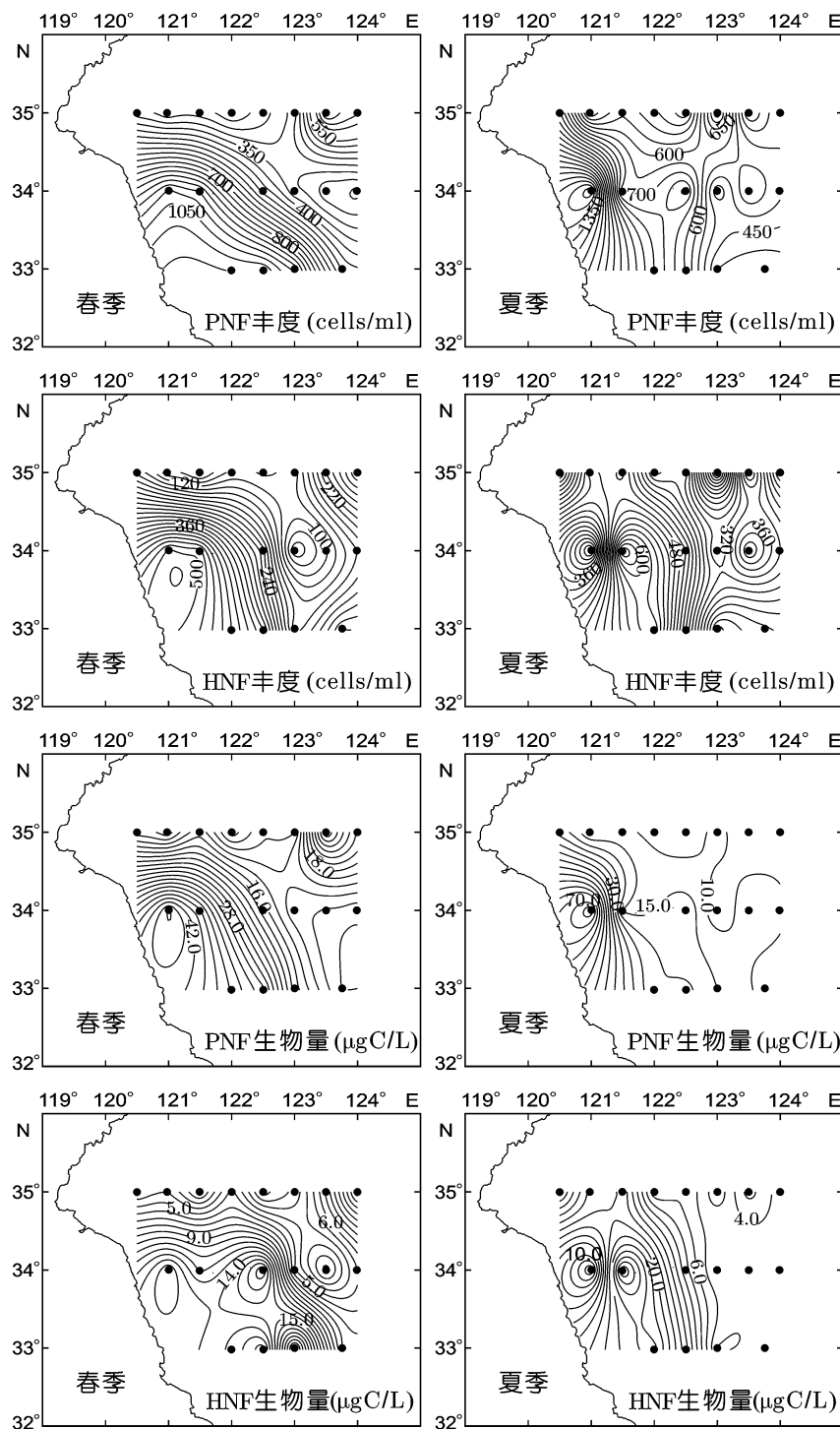


图5 2011年4月及8月南黄海表层自养和异养微型鞭毛虫的丰度及生物量
Fig.5 The abundances and biomasses of PNF and HNF in the surface water of southern Yellow Sea in April and August of 2011

度呈极显著负相关关系($p < 0.0001$)。鞭毛虫丰度与温度呈极显著正相关关系($p < 0.0001$), 与盐度呈显著负相关关系($p = 0.0293$)。

8月份航次纤毛虫的丰度与温度呈极显著正相关

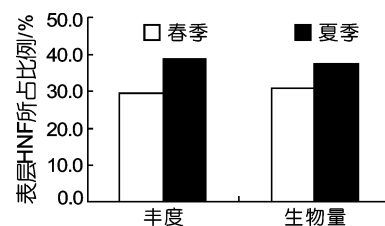


图6 2011年4月及8月南黄海表层异养鞭毛虫所占丰度、生物量比例

Fig.6 The ratios of HNF abundance and biomass in southern Yellow Sea in April and August of 2011

关系($p < 0.0001$), 与盐度、深度呈极显著负相关关系($p < 0.0001$, $p < 0.0001$), 与鞭毛虫丰度分布相关关系不显著。鞭毛虫亦与温度呈极显著正相关关系($p < 0.0001$), 与盐度和深度呈极显著负相关关系($p < 0.0001$, $p < 0.0001$)。另外, 对夏季航次水母出现区域(E、G断面近海海域)的鞭毛虫、纤毛虫丰度与水母的丰度进行相关性分析发现, 水母与鞭毛虫、纤毛虫无显著相关关系。

3 讨论

3.1 南黄海微型鞭毛虫和纤毛虫的现存量与分布特点

本研究对黄海水母频发海域水母发生前后的微型鞭毛虫的调查显示, 鞭毛虫的丰度与黄凌风等(2003)在同一海域的调查结果近似。所获鞭毛虫的丰度和生物量以近岸水域为最高, 随离岸距离增加而递减, 该结果与 Sherr 等(2002)和黄凌风等(2003)的研究结果一致。温度和饵料是影响水生原生生物的生长和分布的主要影响因素(Safi *et al.*, 1997)。本研究与 Böttjer 等(2007)的报道一致, 鞭毛虫的丰度与温度呈极显著正相关, 与盐度呈显著负相关。黄凌风等(2003)研

究初夏黄海中部鞭毛虫的分布认为, 鞭毛虫的垂直分布受到温跃层的影响, 跃层的存在形成了无形的屏障, 使海水的垂直混合受阻, 水华期形成的大量微小的有机碎屑和生物颗粒堆积在温跃层底部, 为海

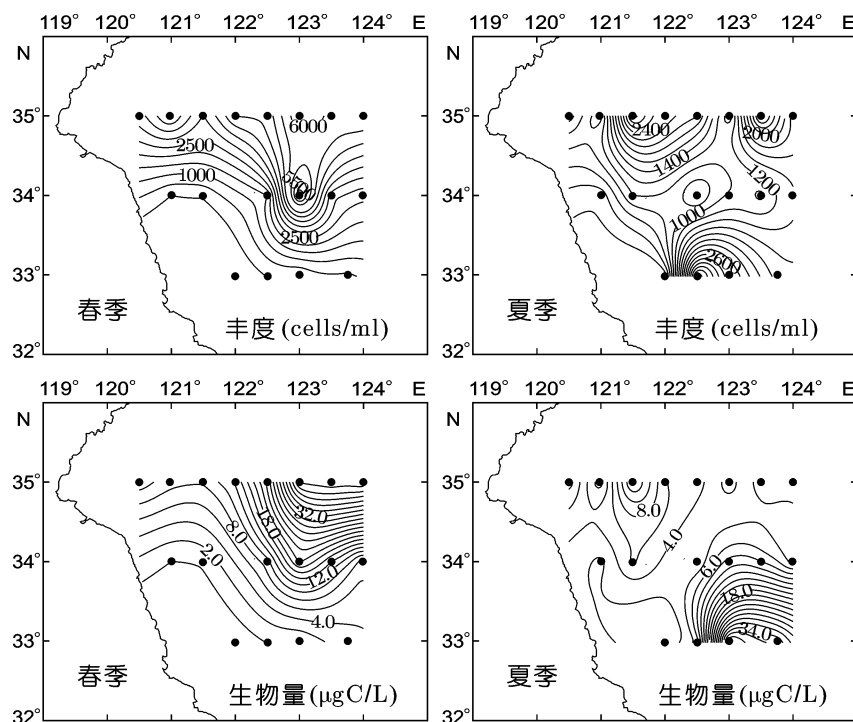


图7 2011年4月及8月南黄海表层纤毛虫的丰度及生物量分布

Fig.7 The abundances and biomasses of ciliates in the surface water of southern Yellow Sea in April and August of 2011

洋鞭毛虫提供了丰富的食物或营养,促使鞭毛虫在跃层底部大量繁殖或聚集形成高密度层。据本专辑米铁柱等(2012)对营养盐分布特征的研究,春季硅酸盐、硝酸盐在表层及底层浓度稍高,中间层(10m、30m)较低,夏季受温跃层的影响其底部营养盐浓度亦较高,由此可能解释本研究所涉海域表层和底层的鞭毛虫丰度相对较高的特点。而近岸浅水区的G1、G2、I1 站位鞭毛虫丰度相对高,可能与该处有机质较为丰富有关。陆地径流带来的冲淡水也会影响对鞭毛虫的分布。长江口海域由于受地形的影响,黄海冷水团产生了向北流动的海流,长江巨量径流和它携带的大量丰富的有机物质能够直接或间接为鞭毛虫提供食物和营养物质,由此造成黄海南部的I断面总鞭毛虫的丰度高于北部的E、G断面。

纤毛虫的丰度和生物量分布趋势与鞭毛虫截然不同,春季二者呈现极显著的负相关关系。三个断面以近岸水域的纤毛虫丰度较低,向外海有递增的趋势,表层纤毛虫的丰度高值点基本集中在中陆架和外陆架的海区,这种分布特点与张翠霞等(2011)对东海海域的研究结果类似。海洋浮游纤毛虫的丰度分布可能与多种环境因子相关,Sanders(1987)认为微型浮游动物的分布主要与水体的温度、盐度及海流状况相

关,Kamiyama 等(1996)发现砂壳类纤毛虫的分布与温度、水体稳定性以及微型浮游植物的丰富度相关,Zhang 等(2002)发现纤毛虫的分布与水团密切相关,不同种类纤毛虫适应不同类型的水团环境。本研究显示纤毛虫的丰度分布与温度呈极显著的正相关关系,与盐度呈极显著负相关关系,纤毛虫丰度随水深增大呈明显减少的趋势。本专辑孙晓霞等(2012)的研究显示,微型和微微型浮游植物分布高值区集中在中上层水域,随深度增加呈下降趋势,此分布特征与纤毛虫的分布基本吻合。此外,本研究中纤毛虫群落结构季节变动明显,除4月份I断面及个别站位外,按季节明显划分为两组。

春季鞭毛虫丰度与温度的极显著正相关关系显示温度作为限制因子影响了鞭毛虫的生长和繁殖;而纤毛虫丰度与鞭毛虫的极显著负相关关系表

明,纤毛虫一方面可形成对鞭毛虫的摄食控制,另一方面春季占绝对优势的自养微型纤毛虫—红色中缢虫与鞭毛虫存在生态位竞争,由此造成纤毛虫数量多的站位,鞭毛虫相对较少。夏季航次的鞭毛虫和纤毛虫与温度同样呈极显著正相关关系,与盐度呈现极显著负相关关系,但二者的分布相关关系不显著。推测夏季水母发生可能对纤毛虫和鞭毛虫的数量分布产生了影响。

本研究还显示,微型(nano 级)纤毛虫贡献了纤毛虫总丰度的48%,Yang 等(2008)亦指出,微型纤毛虫可贡献纤毛虫总丰度的46%,可见小个体的纤毛虫对于微型浮游动物的贡献不可忽视。但传统的倒置显微镜镜检法由于分辨率低,可能会遗漏对 nano 级纤毛虫的检获,尤其是悬浮颗粒物较多的站位,纤毛虫混于颜色相近的杂质里不易分辨。本研究采用 Sherr 等(1993)的经典三步固定法,固定后采用定量蛋白银染色制片再镜检,分辨率相对较高,对个体较小的纤毛虫不易漏检,并可对纤毛虫进行较为细致的分类鉴定工作,从而给出更为丰富的群落结构信息。

3.2 黄海微小型浮游动物与水母发生关系

异养微型鞭毛虫是细菌的主要摄食者,纤毛虫是微型鞭毛虫和硅藻的主要摄食者(Azam *et al*,

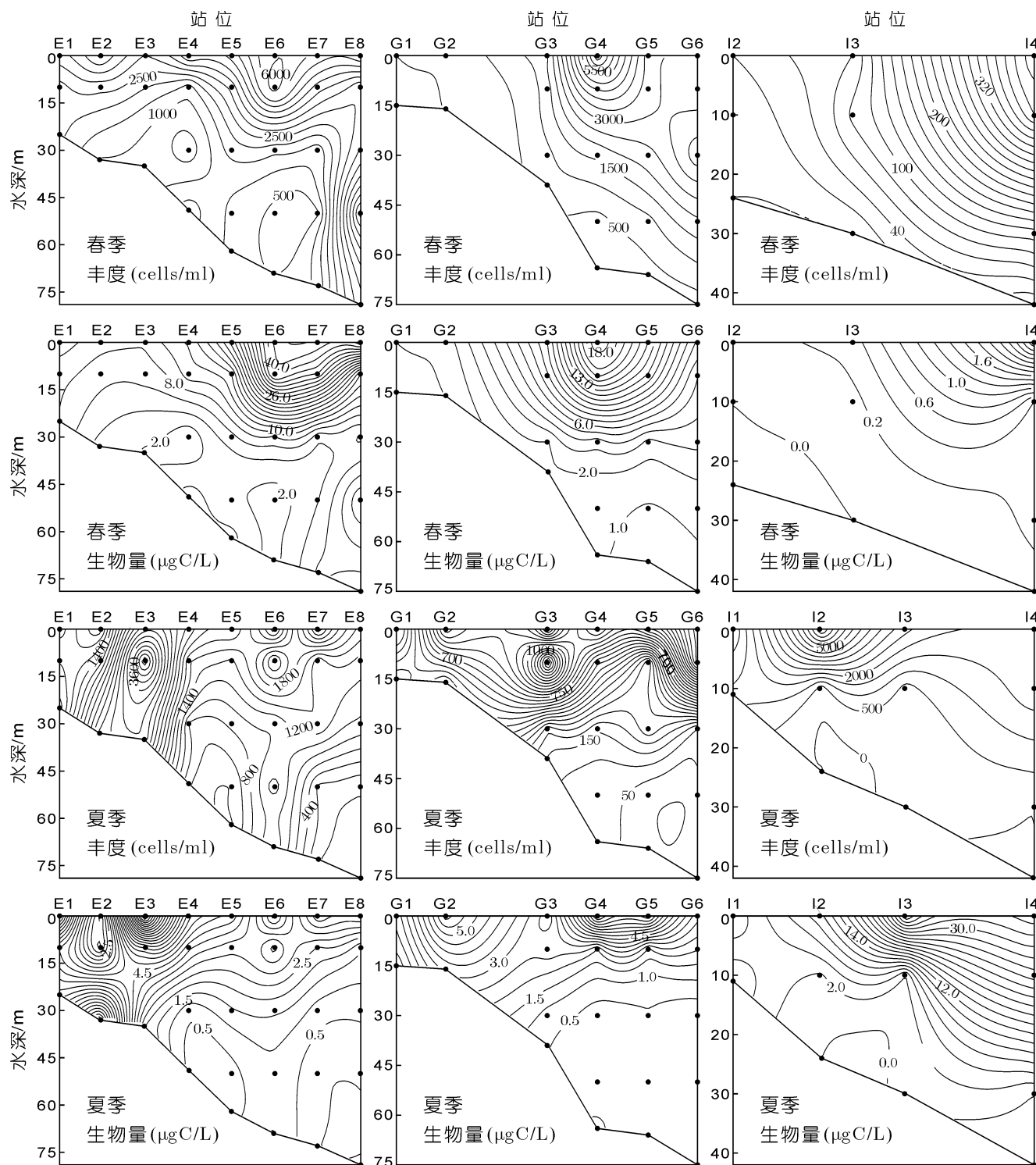


图8 2011年4月及8月南黄海E、G、I断面纤毛虫丰度及生物量的垂直分布

Fig.8 Vertical distributions of ciliates at the transects E, G and I in April and August of 2011

1983)。黄凌风等(2003)报道微型鞭毛虫、甲藻、纤毛虫之间存在较稳定的数量关系, 其丰度比值约为1000:10:1。本调查的微型鞭毛虫、异养类微型鞭毛虫与纤毛虫的丰度比约为500:200:1, 生物量之比

为5:2:1, 表明纤毛虫在生物量上具有优势, 可通过摄食控制微型鞭毛虫的数量。而水母作为浮游生态系统的顶级捕食者, 可以摄食桡足类、水蚤、鱼卵、纤毛虫等浮游动物, 从而对浮游动物群落产生直接

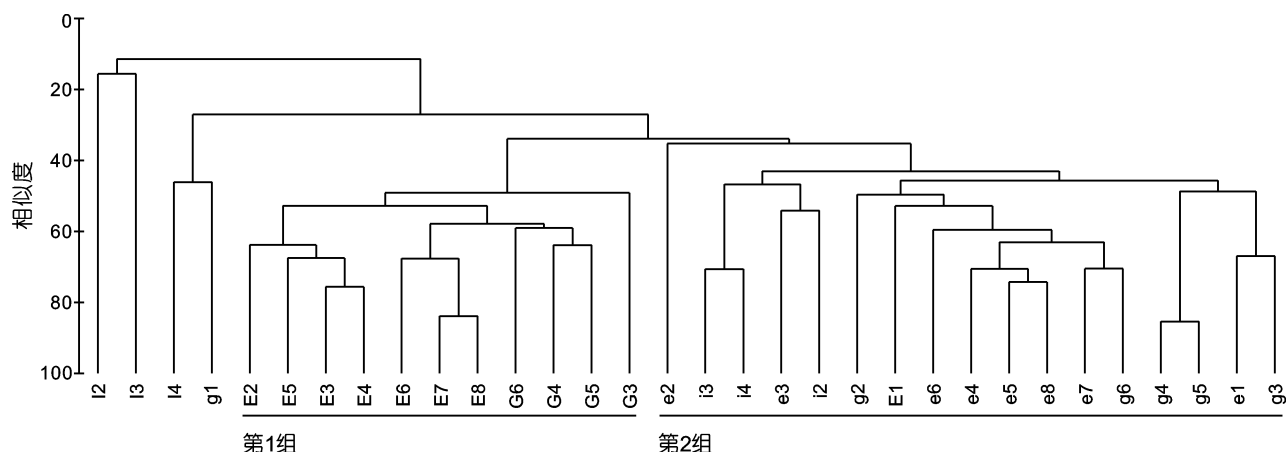


图9 2011年4月(大写字母标注)及8月(小写字母标注)两航次纤毛虫群落结构聚类分析

Fig.9 Cluster analysis based on species-abundance data of the ciliates in April (marked with uppercase letters) and August (marked with lowercase letters) of 2011

影响(Smith *et al*, 2008; Kamiyama, 2011)。纤毛虫作为微食物环与经典食物链的桥梁,可将营养物质直接或间接传递至水母这一营养级,而前人更强调细菌→异养微型鞭毛虫→纤毛虫→桡足类→水母这一路径的主导地位(Uye, 2011),但本研究认为细菌→异养微型鞭毛虫→纤毛虫→水母路径也发挥重要作用。微小型浮游动物的颗粒大小可能有利于无视觉捕食的水母类的生长,水母可能比其它大型浮游动物更适合在以微型浮游生物为基础的食物网中繁殖(张芳等, 2009)。由此,黄海春季海水温度逐渐升高,藻类、鞭毛虫、纤毛虫等微小型浮游生物大量繁殖,为水母幼体的生长提供了丰富的饵料基础。

夏季航次的调查发现,沙海蜇的数量以 E、G 断面居多,而 I 断面鲜有水母出现。对水母出现区域的鞭毛虫、纤毛虫丰度与水母的丰度进行相关性分析显示,水母与鞭毛虫和纤毛虫并无相关关系。春夏两个季节的鞭毛虫丰度虽然变化不大,但异养鞭毛虫所占比例由 30%提升至 40%左右,显示水体的异养程度加大。

通常,夏季纤毛虫的丰度要高于春季。Yang 等(2008)在黄海东岸的 Gyeonggi Bay 的调查发现,纤毛虫的数量一般在每年的 3—4 月份以及 8—9 月份形成两个峰值,张翠霞等(2011)对于东海的研究显示夏季纤毛虫的丰度是其它季节的 3—5 倍。然而,在夏季水母出现的 E 和 G 断面,纤毛虫数量明显降低,丰度仅为春季的 30%—40%;而未见水母的 I 断面则正相反,夏季较春季升高了一个数量级,而春季该断面较 E 和 G 断面低约 1 个数量级。由此推测,南黄海夏季纤毛虫数量降低可能与水母的发生有关系,夏季水

母发生的 E、G 断面由于水母的捕食等压力导致纤毛虫丰度较春季明显降低,纤毛虫数量的减少导致对鞭毛虫的摄食压力降低,鞭毛虫数量明显增加。而未监测到水母的 I 断面的纤毛虫生存压力较小,从而有机会快速繁殖达到较高的丰度值。由此可见,南黄海的大型水母可通过直接摄食或营养级联效应对纤毛虫和鞭毛虫等微小型浮游生物产生明显的影响。

致谢 中国海洋大学于志刚教授、天津科技大学魏皓教授课题组提供营养盐和温盐资料,中国科学院海洋研究所李超伦研究员、孙晓霞研究员提供水母和叶绿素资料,孟昭翠、李承春及赵峰等协助统计分析,谨致谢忱。

参 考 文 献

- 米铁柱,姚庆祯,孟佳等,2012. 2011 年春、夏季黄海、东海营养盐分布特征研究. 海洋与湖沼, 43(3): 678—688
- 江红,程和琴,徐海根等,2010. 大型水母暴发对东海生态系统中上层能量平衡的影响. 海洋环境科学, 29(1): 91—95
- 孙晓霞,任琳琳,郑珊等,2012. 2011 年春夏季黄、东海浮游植物粒级结构. 海洋与湖沼, 43(3): 419—428
- 李惠玉,李建生,丁峰等,2007. 东海区沙海蜇和浮游动物的分布特征. 生态学杂志, 26(12): 1974—1980
- 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—216
- 张芳,孙松,李超伦,2009. 海洋水母类生态学研究进展. 自然科学进展, 19(2): 121—130
- 张翠霞,张武昌,赵楠等,2011. 秋冬季东海陆架区浮游纤毛虫的生态分布特点. 海洋学报, 33(1): 127—137
- 黄凌风,郭丰,黄邦钦等,2003. 初夏黄海中部和北部海洋鞭毛虫的分布特征及其影响因素. 海洋学报, 25(2): 82—87

- 熊 瑛, 王云龙, 汤建华等, 2009. 黄海南部大型水母暴发区中小型浮游动物生态特征. 生态学杂志, 28(10): 2063—2068
- Azam F, Fenchel T, Field J *et al*, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar Ecol Prog Ser*, 10(3): 257—263
- Børsheim K Y, Bratbak G, 1987. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Mar Ecol Prog Ser*, 36(2): 171—175
- Böttjer D, Morales C E, 2007. Nanoplanktonic assemblages in the upwelling area off Concepción (similar to 36 degrees S), central Chile: Abundance, biomass, and grazing potential during the annual cycle. *Prog Oceanogr*, 75(3): 415—434
- Compte J, Gascón S, Quintana X D *et al*, 2010. Top-predator effects of jellyfish *Odessia maotica* in Mediterranean salt marshes. *Mar Ecol Prog Ser*, 402: 147—159
- Condon R H, Steinberg D K, del Giorgio P A *et al*, 2011. Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. *P Natl Acad Sci USA*, 108(25): 10225—10230
- Dong Z J, Liu D Y, Keesing J K, 2010. Jellyfish blooms in China: Dominant species, causes and consequences. *Mar Pollut Bull*, 60(7): 954—963
- Fenchel T, 2008. The microbial loop-25 years later. *J Exp Mar Biol Ecol*, 366(1—2): 99—103
- 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). *Mar Ecol Prog Ser*, 304: 117—131
- Jerome C A, Montagnes D J S, Taylor F J R, 1993. The effect of the quantitative protargol stain and Lugol's and Bouin's fixatives on cell size: A more accurate estimate of ciliate species biomass. *J Eukaryot Microbiol*, 40(3): 254—259
- Kamiyama T, 2011. Planktonic ciliates as a food source for the scyphozoan *Aurelia aurita* (s.l.): Feeding activity and assimilation of the polyp stage. *J Exp Mar Biol Ecol*, 407: 207—215
- Kamiyama T, Tsujino M, 1996. Seasonal variation in the species composition of tintinnid ciliates in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan. *J Plankton Res*, 18(12): 2313—2327
- Kofoed C A, Campbell A S, 1939. Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific in Charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross", from October 1904 to March 1905, Lieut. Commander L.N. Garrett, U.S.N., Commanding. XXXVII. The Ciliata: The Tintinninea. *Bulletin of Museum of Comparative Zoology*, 84: 1—473
- Montagnes D, Lynn D, 1987. A quantitative protargol stain (QPS) for ciliates: method description and test of its quantitative nature. *Mar Microb Food Webs*, 2(2): 83—93
- Pomroy A J, 1984. Direct counting of bacteria preserved with Lugol iodine solution. *Appl Environ Microb*, 47(5): 1191—1192
- Safi K A, Hall J A, 1997. Factors influencing autotrophic and heterotrophic nanoflagellate abundance in five water masses surrounding New Zealand. *New Zeal J Mar Fresh*, 31(1): 51—60
- Sanders R W, 1987. Tintinnids and other microzooplankton-seasonal distributions and relationships to resources and hydrography in a Maine estuary. *J Plankton Res*, 9(1): 65
- Sherr E B, Caron D A, Sherr B F, 1993. Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton: 213—227
- Sherr E B, Sherr B F, 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Anton Leeuw Int J G*, 81: 293—308
- Smith A S, Alexander J E, 2008. Potential effects of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on zooplankton community abundance. *J Plankton Res*, 30(12): 1323—1327
- Uye S, 2011. Human forcing of the copepod-fish-jellyfish triangular trophic relationship. *Hydrobiologia*, 666(1): 71—83
- 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. *Estuar Coast Shelf S*, 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. *Aquat Microb Ecol*, 27(3): 249—259

COMMUNITY STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF PELAGIC NANOFLAGELLATES AND CILIATES AND THEIR RELATIONSHIP WITH JELLYFISH OCCURRENCE IN SOUTHERN YELLOW SEA

DING Jun-Jun^{1,2}, XU Kui-Dong¹

(1. *Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071;*

2. *Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049*)

Abstract The role of nanoflagellates and ciliates during jellyfish bloom remains unexplored. We investigated the changes of the community structure and distribution of planktonic nanoflagellates and ciliates collected from the transects E, G and I in the southern Yellow Sea in April and August of 2011. The nanoflagellates and ciliates were studied using DAPI epifluorescence microscopy and the quantitative protargol stain. The abundance of total nanoflagellates was high in the coastal area and decreased towards the offshore area. Vertically, nanoflagellates mainly distributed in the surface and near the bottom layers in water. Compared with those in spring, the total abundance and biomass of nanoflagellates increased in summer. The abundance of ciliates increased from inshore to offshore area. This was different from that of nanoflagellates. Ciliates in the surface layer contributed up to 80% of total abundance and abruptly decreased below the 30 m depth. Compared with those in spring, the overall ciliate abundance and biomass decreased by about 50% in summer when jellyfish appeared. The ciliate abundance in summer was only 30%—40% of that in spring at transects E and G, while the ciliate abundance at the transect I, where there was no jellyfish observed, highly increased in summer. Jellyfish can cause direct and indirect changes to nano- and microzooplankton through cascading effects. The sharp decreases of ciliates at transects E and G were likely attributed to the predation pressure from increasing jellyfish, and consequently resulted in the increase of nanoflagellates. In contrast, ciliates increased at transect I without the impact of jellyfish.

Key words Planktonic nanoflagellates, Ciliates, Jellyfish occurrence, Abundance, Biomass, Community structure

2011 年度《海洋与湖沼》动态

(1) 《海洋与湖沼》2011 年最新公布的总被引频次在海洋科学期刊中名列第一位; 影响因子为 1.404, 学科影响指标和综合评价总分均列海洋科学期刊首位; 综合评价总分在全国科技期刊中排第 18 位。

(2) 荣获 2011 年度百种中国杰出学术期刊奖。

(3) 荣获 2011 年度中国精品科技期刊奖。