

· 综述 ·

微型浮游动物摄食生态学研究进展

王学锋^{1,2}, 李纯厚¹, 贾晓平¹

(1. 农业部渔业生态环境重点开放实验室, 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东广州 510300;
2. 上海水产大学海洋学院, 上海 200090)

摘要: 微食物网在海洋生态系统中的重要性日益引起重视。微型浮游动物是微食物网的重要组成部分, 也是连接微食物网与 meso 级浮游动物的重要环节, 其生物量和摄食生态学研究也不断深入。文章总结了近年来关于微型浮游动物丰度和生物量及摄食生态学方面的研究进展, 主要包括微型浮游动物摄食的研究方法、上下行效应、影响其摄食的主要因子。

关键词: 微型浮游动物; 摄食; 稀释法; 上下行效应; 研究进展

中图分类号: S963.21*4

文献标识码: A

文章编号: 1673-2227-(2005)05-0070-07

Feeding ecology progress of microzooplankton

WANG Xue-feng^{1,2}, LI Chun-hou¹, JIA Xiao-ping¹

(1. Key Lab. of Fishery Ecology Environment, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China; 2. Marine College, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

Abstract: Microzooplankton has received increasing attentions as an important trophic link between the microbial loop and mesozooplankton. Therefore, this paper reviews the advances in the feeding ecology and the abundance and biomass of microzooplankton. It focuses on the methods with which the grazing pressure of microzooplankton on phytoplankton and primary production, the top-down and down-top effect caused by the herbivory of microzooplankton, and the main factors that influenced its herbivory. The study of feeding ecology of microzooplankton should go further.

Key words: microzooplankton; herbivory; dilution method (technique); top down and down top effect; progress

浮游动物的摄食是影响海洋中浮游植物数量的一个重要原因。以前, meso 级(体长 200 ~ 2 000 μm)的浮游动物(如桡足类)被认为是从浮游植物到大型(macro 级, 体长 > 2 000 μm)浮游动物, 再到游泳动物的主要能流通道^[1]。但近 20 年的研究发现, 微型浮游动物因其捕食细菌及小型浮游植物而在能量从低级向高级流动中扮演重要角色。绝大多数现场研究发现微型浮游动物每天消费初级生产力很显著^[2,3]。微型浮游动物不仅控制浮游植物种类的大

小, 也通过其有选择性的摄食来控制某些藻类的生长和营养盐的重新利用^[4,5]。因此, 微型浮游动物的摄食也很可能影响春季在温带水域经常发生的水华^[6]。另外, 浮游动物的种间竞争、捕食竞争等生态现象都与其摄食有关, 并通过其摄食行为来调控。浮游动物作为有机物由初级生产向更高营养阶层转移的关键环节, 其摄食率的大小将对整个生态系统的物质循环和能量流动产生影响, 是建立海洋生态系统动力学模型的关键参数之一^[7]。研究微型浮游动物

收稿日期: 2005-06-14; 修回日期: 2005-07-06

资助项目: 广东省重大科技兴海项目(A200099E01)

作者简介: 王学锋(1980-), 男, 硕士生, 主要从事渔业水域环境评价与保护研究。E-mail: xuefeng1999@126.com

通讯作者: 贾晓平(1949-), E-mail: jiaxiaoping53@163.com

的摄食对进一步了解能量流动、营养物质的重新利用有重要意义。本文综述了当前微型浮游动物摄食生态学方面的研究进展,以期对我国微型浮游动物生态学的深入研究有所促进。

1 微型浮游动物及其研究历史

微型浮游动物包括鞭毛虫、纤毛虫、异养腰鞭毛虫、小型甲壳动物, *Sarcodina* 及小的后生动物。为了便于采集和研究,浮游动物被分为不同的粒级,不同的作者对微型浮游动物粒级范围的规定也有所不同^[8],据目前较多采用的标准,本文微型浮游动物指体长小于 200 μm 的浮游动物。

早期的微型浮游动物研究^[9](如 1889 年“National”号科学考察船的浮游生物调查,1903 年 Lohmann 的研究等),主要是分类鉴定工作。

在 1920 年至 1960 年,由于海洋经典食物链(浮游植物-浮游动物-鱼类)被广泛接受,有关微型浮游动物的研究非常少。

从 1960 年开始,人们又逐渐重新认识到微型浮游动物的重要性,相继开展了微型浮游动物生态学研究,主要是其群落结构和丰度。近年来,由于微型浮游动物的研究被列入一些重大海洋研究计划[如全球海洋能量联合研究(JGOFS)、全球海洋真光层研究(GOEZS)、全球海洋动力学研究与监测(GLOBEC)],对其生物量及摄食压力方面的研究取得了很大进步。

在微型浮游动物生物量和丰度方面,张武昌等^[8]对海洋微型浮游动物的丰度和生物量做了系统阐述。在研究微型浮游动物摄食时,一些文献也涉及到微型浮游动物的丰度、生物量方面^[10,11]。对微型浮游动物丰度和生物量的研究也不断深入,如赤潮、水华期间微型浮游动物生物量的研究^[12,13],法国 Etang de Thau 泻湖微型浮游动物生物多样性^[14]、大亚湾核电站附近水域浮游纤毛虫群落结构^[15]、台湾海峡砂壳纤毛虫^[16]、渤海运动类铃虫等的研究^[17]。有学者提出了微型浮游动物的生物多样性模式:生物量多样性,结构组成多样性及物种多样性^[14]。

2 研究微型浮游动物摄食的方法

为了评估微型浮游动物在海洋生态系统中的重要性,早在 20 世纪初,科学家就试图估计微型浮游动物的摄食压力。张武昌等^[18]对海洋微型浮游动物的摄食方法做了详细阐述,并重点介绍了稀释法的理论和在实践中遇到的问题。从目前来看,尽管研究微型浮游动物的摄食出现了许多方法,但还没有一个成熟的方法。SCOR(海洋研究科学委员会,Scientific Committee on Oceanic Research)为 JGOFS 推

荐了下列 2 种方法研究微型浮游动物的摄食:(1)利用微型浮游动物的现存量估计摄食压力,(2)稀释法。在实际研究中,由于稀释法操作简单,能同时估算浮游植物的内禀生长率和浮游动物的摄食率等优点,从而被大多数学者采纳。现在一些学者将其与高效液相色谱技术(HPLC)相结合,进一步丰富和完善了稀释实验^[4,18]。荧光标记法也是近来应用较多的方法之一,一些学者对其进行了改进^[19]。

3 微型浮游动物摄食生态学研究现状

3.1 国外研究概况

3.1.1 微型浮游动物摄食的下行效应 微型浮游动物的摄食对初级生产力的归宿(fate)有重要影响。Verity 等^[20]在 Hatteras Cape 和 South Atlantic Bight 大陆架通过测量浮游植物的生产量及微型浮游动物的摄食量来研究微型浮游动物在初级生产力流向进程中的作用。稀释实验结果表明,微型浮游动物对小于 200 μm 和小于 8 μm 的叶绿素产量的摄食分别为 65% 和 81%。微型浮游动物对 2 个粒级叶绿素的摄食量都随温度的升高而增加。Verity 等^[21]利用稀释实验法研究了赤道太平洋地区春季和厄尔尼诺刚发生时及消失后浮游植物的生长率和微型浮游动物对其摄食的影响。发现微型浮游动物的摄食率随深度的增加而减小,在赤道海域厄尔尼诺期间及非厄尔尼诺期间,微型浮游动物的摄食都是有机碳转化的一个重要通道。Tsuda 及 Kawaguchi 等人^[22]用稀释法研究时也发现微型浮游动物的捕食率与 nano 级(2~20 μm)浮游植物的生长率具相关性,两者之间具相互耦合关系(coupling)。Strom 等^[24]在春秋 2 季对墨西哥湾北部的大陆架区进行了稀释实验。结果表明,即使在富养化的近岸水域,微型浮游动物仍是浮游植物死亡的重要原因之一。由于微型浮游动物种类多,摄食机制也多样化,其对浮游植物的捕食影响不仅仅限于最小的浮游植物细胞。这说明基于个体大小的营养结构模型在沿岸生态系统能量流动方式的解释方面可能会产生误导。

1996 年 5 月 Quevedo 等^[13]在阿斯图里亚斯(比斯开湾南部)研究发现微型浮游动物的生物量与叶绿素 a 的浓度显著相关。理论估计了微型浮游动物群落对浮游植物的捕食影响。发现 *Choreotrich ciliates* 是最重要的捕食者,其次是后生动物桡足类幼体。微型浮游动物对浮游植物的潜在影响与春季藻类水华期间初级生产者个体较大相吻合。

Landry 等^[25]研究了阿拉伯海(Arabian Sea)西南季风和东南季风期间浮游植物生长率及微型浮游动物摄食率的空间变化情况,及其在季风所引起的不同作用力情况下与周围水体中营养盐的关系。第一个指标,浮游植物生长率的估计,用周围水体的营养盐状况与人工增加营养盐浓度

后的比值 (u_0/u_n), 来表示浮游植物生长潜力所需营养盐的供应情况。第二个指标, 微型浮游动物捕食与浮游植物生长率的比值的估计值 (m/u_0), 来表征浮游植物生产被完全利用的程度与微型浮游动物摄食大致平衡的程度。 m/u_0 值低则意味着大多数浮游植物生产量逃避了微型浮游动物的摄食, 并在富营养区的重新矿化速率快, 因此, 也表示其由硅藻 - meso 级浮游动物捕食通道重要性增加, 能量输送通量也增强。

3.1.2 微型浮游动物摄食的上行效应 meso 级浮游动物对微型浮游动物的摄食方面, Bantan 等^[26]研究了西班牙西北沿岸上升流区羽状带微型浮游动物作为中型浮游动物饵料的重要性, 尽管叶绿素浓度较低, 微型浮游动物仍构成桡足类群体饵料的一个较小部分。纤毛虫比异养鞭毛虫更多地被摄食, 这反映了水体中纤毛虫的丰度较高。Halvosen 等^[27]认为桡足类摄食自养和异养型饵料的多少与饵料在水体中的多少成比例。网采的桡足类不足以对微型浮游动物产生明显的摄食压力。但考虑到中型浮游动物及桡足类的各个生活阶段, 作者认为微型浮游动物的生长受制于其中型捕食者。Gaudy^[28]在 1996 年 10 ~ 11 月间研究了赤道太平洋地区 meso 级浮游动物的生物量, 捕食率及新陈代谢。在高营养盐低生产力的赤道地区, 最高的 meso 级浮游动物生物量出现在南纬 6 度及赤道。昼夜之间生物量无明显变化, 不同纬度范围内其铵盐及磷酸盐排泄率较稳定。上述特征取决于微型浮游动物的密度及 C/N 颗粒比。赤道地区白天 meso 级浮游动物摄食及铵盐排泄较强烈, 但其胃内叶绿素含量并未出现明显的昼夜差异。这说明: 一方面 meso 级浮游动物的摄食活动在营养传递中起重要作用; 另一方面, 浮游植物及其主要捕食者 (微型浮游动物) 处于连续循环的变动中。meso 级浮游动物主要摄食较大食物颗粒 (大于 8 μm , 如硅藻, 鞭毛虫), 与微型浮游动物相比, 其对浮游植物的摄食仅占总摄食量的 22%。当叶绿素量不足以平衡 meso 级浮游动物的新陈代谢所需时, 它便开始以微型浮游动物作为饵料。

作为桡足类的饵料, 原生动物的质量更高。研究发现, 桡足类捕食原生动物, 其繁殖力和孵化率都比其摄食藻类时要高^[29,30]。这可能是由于原生动物能产生藻类所缺乏的脂肪酸和类固醇, 或由于其营养成分比藻类更均衡^[31]。这些发现有助于解释桡足类更偏好摄食原生动物而不是浮游植物。异养原生动物作为 meso 级浮游动物的饵料具有重要的意义, 有学者对痕量金属从原生动物到中型浮游动物的传递进行了研究^[32]。作者运用放射物质标记法来定量研究 meso 级浮游动物摄食纤毛虫、异养鞭毛虫、异养鞭毛虫时对银、镉、铁、汞、铊、锌的吸收及输送通量, 发现至少有一种原生动物对银、镉、铁、汞的吸收率高于浮游植物。与原生动物对金属的高吸收率相吻

合的是其细胞质中金属含量也相对较高。研究结果显示, 桡足类摄食纤毛虫时对银和锌的吸收分别比摄食硅藻时高 119%, 44%, 这可能是导致 Hudson 河口银、锌浓度达到其亚致死剂量的主要原因; 另外, 在高营养盐低叶绿素区, 原生动物对铁的吸收率和输出率较高, 而 meso 级浮游动物对它的摄食则可能增强了限制性营养盐的重新矿化利用。

Zoliner 等^[33]利用人工围隔实验来研究 2 种重要的甲壳类 meso 级浮游动物对微食物网的下行效应。自然浮游生物群落在中级营养水平的湖中按水蚤 (*Daphnia*) 和桡足类的密度大小进行分级。研究发现, 中型浮游动物对原生动物和细菌有明显的下行效应。桡足类的选择性摄食通过纤毛虫对 nano 级浮游生物产生明显的下行效应。中等大小的纤毛虫 (20 ~ 40 μm) (主要是 *Oligotrichida*) 因桡足类的摄食而减少, 而 nano 级纤毛虫 (主要是 *Protomatida*) 变得很多。光合营养和异养的 nano 级鞭毛虫随着桡足类生物量的增加而显著增加。这是中型纤毛虫对 nano 级生物的摄食压力减少的缘故。水蚤生物量的增加使细菌生物量、活动能力及繁殖率减小, 而桡足类生物量的增加则与水蚤的情况相反。细菌生物对由中型浮游动物的摄食反应不明显, 细菌的变化更多表现在种类组成上。该实验说明, 浮游动物摄食的下行效应可以影响至细菌水平, 也揭示在夏季下行效应引起的浮游生物群落的变化需要相当长的时间。

另外, 近来在探索海洋在全球碳循环中的作用时, 海洋生态系统中浮游植物生产量在生物地化循环中的流向 (fate) 及其在食物网结构和能量传递过程中的作用愈来愈引起专家的兴趣。如研究浮游动物群落大小组成对碳通量通道的影响 (重新矿化利用与输出)。颗粒有机物生产、重新矿化利用的通道与微型浮游动物有关, 特别是原生动物。因为它们在摄食过程中占主导地位, 但产生的粪便颗粒的沉降速率却较慢^[34]。

3.2 国内研究概况

我国微型浮游动物的研究始于 20 世纪 30 ~ 40 年代, 倪达书, 王家楫, 尹光德等对中国海区及淡水的砂壳纤毛虫和无壳纤毛虫进行了分类。我国以往的浮游动物研究是通过浮游动物网拖网采集样品, 网孔直径为 160 μm 左右; 因此无法估计微型浮游动物的丰度 (abundance) 和生物量 (biomass)^[8], 我国海区微型浮游动物丰度和生物量的资料较少^[8]。有关微型浮游动物摄食的研究见表 1。

3.3 影响微型浮游动物摄食率因子的研究

3.3.1 光的影响 光对水生食物网存在上下行效应: 通过影响光合作用和初级生产力产生下行效应; 通过影响透明度对鱼类捕食浮游动物及浮游动物的丰度、个体大小产生上行效应^[42]。Jakobsen 等^[43]研究了异养原生浮游动物的在 1 d 内的摄食和生长率, 4 种海洋异养原生浮游动物的生长率和摄食率都显示出明显的昼夜节律。大多数情况下,

二者在白天均高于夜间。异养鞭毛虫 *Oxyrhis marina* 在保持昼夜节律时存在光阈值，在光强 (photons) 为 $2.6 \times 10^{-3} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，仍可观测到昼夜节律，但在光强 (photons) 为 $3.1 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 则观测不到昼夜节律。作者将昼夜节律与鞭毛虫 *O. marina* 自然生活时的昼夜节律对调后，研究其生长率和捕食率的变化。发现倒置的昼夜节律会暂时抑制该鞭毛虫的生长和摄食。作者认为，

原生动物的保持昼夜节律的光阈值是在一个时间段内才有效，而不是对瞬时的光照改变就有效。这种特性使得当原生动物的在较短时间被水流带至光强 (photons) 小于 $3.1 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的水层时，它的其生长和摄食不会马上受到抑制。总之，白天浮游植物光合作用强烈，而原生动物的捕食和生长率都较高，这可能促进海洋透光层捕食-被捕食这一循环。

表1 微型浮游动物摄食压力研究

Tab. 1 Summary of studies on microzooplankton grazing pressure

研究地点 site	优势类群 dominant groups	水体深度 /m depth	季节 seasons	方法 methods	摄食初级生产力的比例/% grazing pressure on primary production
胶州湾 ^[11] Jiaozhou Bay	百乐拟乐虫, 急游虫	近表层	夏季	DM	53 ~ 93
香港牛尾海, 龙鼓水道 ^[35] The Port Shelter and Urmston Rcad in Hong Kong	异养鞭毛藻, 砂壳纤毛虫		夏季	DM	78.6 ~ 126.6
胶州湾 ^[36] Jiaozhou Bay	砂壳纤毛虫, 桡足类幼体	0.5	周年	MFDM	40.2 ~ 309.1
渤海 ^[37] Bohai Sea	砂壳纤毛虫, 桡足类幼体	2	春末	DM	85 ~ 101
南极普里兹湾边缘浮冰区 ^[38] Marginal Ice zone of the Prydz Bay, Antarctic	* 1	2	夏季	DM	34 ~ 100
台湾海峡南部海域 ^[20] Southern Taiwan Strait	具沟急游虫	* 2	* 2	MFLT	4.224 ~ 5.0 $\text{pg} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$
厦门杏林虾池 ^[39] Xinglin shrimp pound, Xiamen	砂壳纤毛虫, 甲壳类无节幼体	表层、底层	夏冬季	DM	夏季: 115.23 ~ 193.52 冬季: 37.47 ~ 111.31
厦门海域 ^[40] Xiamen Waters		表层	春夏	DM	59.59 ~ 99
东海 ^[41] The East China Sea	急游虫、红色中缢虫、夜光虫	0.2	春季	DM	74 ~ 203

注: DM: 稀释法; MFDM: 改进的稀释法; MFLT: 改进的荧光标记法

* 1: 文中没有指出优势类群, 对微型浮游动物群体进行研究

* 2: 实验室内研究, 不存在季节和水深

Note: DM: dilution method; MFDM: modified dilution method; MFLT: modified fluorescence-labeled technique

* 1: study the microzooplankton community, not some dominant species.

* 2: study in the laboratory, no seasons or depth.

3.3.2 温度的影响 一些学者在研究微型浮游动物的摄食时注意到了温度的影响。Froneman 等^[23]利用稀释法在实验室研究了南非 Kariega Estuary 南岸的微型浮游动物, 发现 15°C 和 20°C 下微型浮游动物对浮游植物的摄食无显著差异。但温度对急游虫摄食的影响非常大^[20], 由于此纤毛虫是亚

热带暖水种类, 它对温度的耐受性很强, 而摄食活动的最适温度也偏向高温。Vaquer 等^[44]也认为, 在 18°C 以下时, 温度对原生的摄食速率影响显著, 而在 18°C 以上时, 则无显著影响; 温度的影响在室内实验室较显著, 在现场条件下不显著。原因是原生动物的在自然条件下对温度有个适应

过程。

另外, 微型浮游动物中的砂壳纤毛虫粘附在悬浮颗粒上, 有助于其索食及降低被捕食的风险^[45]。Jonson 及 Johansson 假设砂壳纤毛虫通常附着在水体悬浮颗粒上, 并且粘附在颗粒上的与自由生活的纤毛虫是一种动态的平衡。在实验室培养中, 观测纤毛虫粘附或脱离颗粒与其生理状态的关系。并进一步检验粘附在悬浮颗粒上的纤毛虫是否比自由生活的个体在索食和被捕食时存在优势。研究发现附着于颗粒上的纤毛虫较自由生活的个体更不容易被浮游的 meso 级浮游动物捕食。

3.3.3 饵料生物的影响 多数研究表明微型浮游动物和被捕食者存在着动态的耦合关系^[46]。水域中的微型浮游植物, 特别是蓝细菌和原绿藻的数量巨大, 生物量和生产力最高, 特别是在热带和亚热带海域。大量浮游植物的流向及存在意义也是目前研究的热点之一。它可能被微型浮游动物所取食, 随后通过呼吸作用释放或通过食物链进入下一营养级, 也可能随其它颗粒下沉到海洋深处, 也可能分泌有机物, 重新被细菌利用, 各个途径的重要性仍未知。Burkill 等^[47] 研究发现原生动物的摄食速率与蓝细菌生产力之间具有紧密联系。原生动物对微型浮游植物的高度利用和快速反应维持了这两类生物种群数量的动态平衡。如果这种平衡遭到破坏, 则会引起微型藻类的水华, 甚至引发赤潮^[48, 49]。由于微型浮游动物包括许多物种, 各物种间也存在捕食关系。

4 结语

与传统食物链(浮游植物-浮游动物-鱼类)相比, 微型浮游动物在海洋生态系统物流和能流中也起着重要作用, 是连接微型食物网和较高营养级的中枢^[8]。但在不同的海区, 微型食物网的作用大小也不同。一般认为, 微型食物网在贫营养海域的作用大于其在一般海域, 是形成高营养盐低叶绿素(HNLP: high nutrients low phytoplankton)现象的三个原因之一(水体的不稳定, 微量元素(如铁)的缺乏, 以及微型浮游动物的摄食)^[50-54]。HNLP 的存在引出了以下问题: 与贫营养区相类似, 都是 pico 级(0.2~2 μm)和 nano 级浮游生物占主要地位, 是哪些因子使藻类的生长量变低并保持这种状态? 处于较高营养级的动物的生物量较高, 相对较低的初级生产力是如何支撑这些动物的需要的? 关于这些问题需要进一步研究。

在分析和构建海洋食物网之间相互作用的模型时, 所有异养鞭毛虫被认为是具有相同食物需求和生长反应的依赖植物的功能集团^[55]。异养鞭毛虫群落可能在生态上存在显著差异, 如最大生长率、相对季节变化、主要生长限制因子等方面, 将其视为一个功能集团, 可能过于简化, 导致产生片面的结论。今后的研究必须转到研究特定种群的

净生长率上来; 并应进一步研究影响微型浮游动物各种群的环境因子, 如人工富加实验(加营养盐)对微型浮游动物摄食是否有影响等, 以使稀释实验在贫营养海区运用时也更反映自然情况。

国外已有利用高效液相色谱分析方法跟踪特征光合色素在培养前后的变化, 以研究由特征色素表征的不同浮游植物类群的生长及被摄食情况。我国至今仍未见类似报道。

我国的研究与国际研究水平还存在差距, 在微型浮游动物种类的动态变化、群落组成及微食物网中的细菌、病毒等方面有待进一步深入。

参考文献:

- [1] Frost B W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* [J]. *Limnol Oceanogr*, 1972, 17 (6): 805 - 815.
- [2] Froneman P W, Perissinotto R, McQuaid C D. Seasonal variations in microzooplankton grazing in the region of the Subtropical Convergence [J]. *Mar Biol*, 1996, 126 (3): 433 - 442.
- [3] James M R, Hall J A. Microzooplankton grazing in different water masses associated with the Subtropical Convergence round the South Island, New Zealand [J]. *Deep Sea Res I*, 1998, 45 (10): 1689 - 1707.
- [4] Burkill P H, Mantoura R F C, Llewellyn C A, et al. Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters [J]. *Mar Biol*, 1987, 93 (4): 581 - 590.
- [5] Strom S L, Welshmeyer N A. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 1991, 36 (1): 50 - 63.
- [6] Koji Suzuki, Atsushi Tsuda, Hiroshi Kiyosawa, et al. Grazing impact of microzooplankton on a diatom bloom in a mesocosm as estimated by pigment-specific dilution technique [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2002, 271 (1): 99 - 120.
- [7] 郑燕玲. 海洋浮游动物呼吸率的研究概况 [J]. *福建水产*, 2003, (3): 26 - 29.
- [8] 张武昌, 肖天, 王荣. 海洋微型浮游动物的丰度和生物量 [J]. *生态学报*, 2001, 21 (11): 1893 - 1908.
- [9] Beers J R. An introduction and historical overview [M]. Paris: *Ann Inst Oceanogr*, 1982. 1 - 6.
- [10] Mario Quevedo, Ricardo Anadon. Spring microzooplankton composition, biomass and potential grazing in the central Cantabrian coast (southern Bay of Biscay) [J]. *Oceanologica Acta*, 2000, 23 (3): 297 - 309.
- [11] 孙军, Dawson J, 刘东艳. 夏季胶州湾微型浮游动物摄食初步研究 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15 (7): 1245 - 1252.
- [12] Pierce R W, Turner J T. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs [J]. *Rev Aquat Sci*, 1992, 6 (1): 139 - 181.
- [13] Takashi Kamiyama. Change in the microzooplankton community

- during decay of a *Heterosigma akashiwo* Bloom [J]. *J Oceanogr*, 1995, 51 (3): 279 - 287.
- [14] Rougier C, Hoai T Lam. Biodiversity through two groups of microzooplankton in a coastal lagoon (Etang de Thau, France) [J]. *Vie et Milieu*, 1997, 47 (4): 387 - 394.
- [15] 徐润林, 白庆笙. 大亚湾核电站邻近水域浮游纤毛虫群落结构 [J]. *中山大学学报 (自然科学版)*, 1998, 37 (2): 77 - 80.
- [16] 徐奎栋, 洪华生, 宋微波, 等. 台湾海峡的砂壳纤毛虫研究 [J]. *动物分类学报*, 2001, 26 (4): 454 - 466.
- [17] 张武昌, 孙军, 孙松. 渤海1999年4月运动类铃虫的平面分布 [J]. *海洋科学*, 2004, 28 (12): 67 - 69.
- [18] 张武昌, 王荣. 海洋微型浮游动物的对浮游植物和初级生产力的摄食压力 [J]. *生态学报*, 2001, 21 (8): 1360 - 1368.
- [19] 洪华生, 柯林, 黄邦钦, 等. 用改进的荧光标记技术测定具沟急游虫的摄食速率. [J]. *海洋与湖沼*, 2001, 32 (3): 260 - 266.
- [20] Verity P G, Redalje D G, Lohrenz S R, et al. Coupling between primary production and pelagic consumption in temperate ocean margin pelagic ecosystems [J]. *Deep Sea Res II*, 2002, 49 (20): 4553 - 4569.
- [21] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, et al. Microzooplankton grazing of primary production at 140°W in the equatorial Pacific [J]. *Deep Sea Res II*, 1996, 43 (4-6): 1227 - 1255.
- [22] Atsushi Tsuda, So Kawaguchi. Microzooplankton grazing in the surface water of the Southern Ocean during an austral summer [J]. *Polar Biol*, 1997, 18 (4): 240 - 245.
- [23] Froneman P W, McQuaid C C. Preliminary investigation of the ecological role of microzooplankton in the Kariegn Estuary, South Africa [J]. *Est Coastal Shelf Sci*, 1997, 45 (5): 689 - 695.
- [24] Strom S L, Strom M W. Microplankton growth, grazing, and community structure in the northern gulf of Mexico [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1996, 130 (1-3): 229 - 240.
- [25] Landry M R, Brown S L, Campbell L, et al. Spatial patterns in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the Arabian Sea during monsoon forcing [J]. *Deep Sea Res II*, 1998, 45 (10-11): 2353 - 2368.
- [26] Batten S D, Fileman E S, Halvorsen E, et al. The contribution of microzooplankton to the diet of mesozooplankton in an upwelling filament off the northwest coast of Spain [J]. *Prog Oceanogr*, 2001, 51 (2-4): 385 - 398.
- [27] Halvorsen E, Hirst A G, Batten S D, et al. Diet and community grazing by copepods in an upwelled filament off the NW coast of Spain [J]. *Prog Oceanogr*, 2001, 51 (2-4): 399 - 421.
- [28] Caudy R, Borgne R Le, Landry M R, et al. Biomass, feeding and metabolism of mesozooplankton in the equatorial Pacific along 180° [J]. *Deep Sea Res II*, 2004, 51 (6-9): 629 - 645.
- [29] Stoecker D K, Egloff D A. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers [J]. *Mar Biol*, 1987, 110 (1): 53 - 68.
- [30] Nejstgaard J C, Hygum B H, Naustvoll L J, et al. Zooplankton growth, diet and reproductive success compared in simultaneous diatom-and flagellate-microzooplankton-dominated plankton blooms [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 221 (1): 77 - 91.
- [31] Kleppel G S. On the diets of calanoid copepods [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 99 (1): 183 - 195.
- [32] Twining B S, Fisher N S. Trophic transfer of trace metals from protozoa to meso-zooplankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49 (1): 28 - 39.
- [33] Zöllner E, Santer B, Boersma M, et al. Cascading predation effects of *Daphnia* and copepods on microbial food web components [J]. *Freshw Biol*, 2003, 48 (12): 2174 - 2193.
- [34] Landry M R, Peterson W K, Lorenzen C J. Zooplankton grazing, phytoplankton growth, and export flux: inferences from chlorophyll tracer methods [J]. *ICES Mar Sci*, 1995, 52 (1): 337 - 345.
- [35] 孙军, 宋秀贤, 殷克东, 等. 香港水域夏季微型浮游动物摄食研究 [J]. *生态学报*, 2003, 23 (4): 712 - 724.
- [36] 张利永. 胶州湾小型浮游动物对浮游植物的摄食研究 [D]. 中国海洋大学硕士学位论文, 2004.
- [37] 张武昌, 王荣. 渤海微型浮游动物及其对浮游植物的摄食压力 [J]. *海洋与湖沼*, 2000, 31 (3): 252 - 258.
- [38] 李超伦, 孙松, 吉鹏, 等. 南极普里兹湾边缘浮冰区微型浮游动物的摄食及其氮的排泄 [J]. *海洋与湖沼*, 2000, 31 (6): 657 - 663.
- [39] 沈锦兰, 林元烧, 杨圣云, 等. 厦门杏林虾池夏冬季微型浮游动物对浮游植物的摄食压力 [J]. *台湾海峡*, 2002, 21 (1): 31 - 36.
- [40] 刘媛, 黄邦钦, 曹振锐, 等. 厦门海域春夏季微型浮游动物对浮游植物的摄食压力初探 [J]. *海洋环境科学*, 2005, 24 (1): 9 - 12.
- [41] 孙军, 刘东艳, 王宗灵, 等. 春季赤潮频发期东海微型浮游动物摄食研究 [J]. *应用生态学报*, 2003, 14 (7): 1073 - 1080.
- [42] Aksnes D L, Nejstgaard J, Sodberg E, et al. Optical control of fish and zooplankton populations [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49 (1): 233 - 238.
- [43] Jakobsen H H, Strom S L. Circadian cycles in growth and feeding rates of heterotrophic plankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49 (6): 1915 - 1922.
- [44] Vaque D, Gasol J M, Marrase C. Grazing rates on bacteria- the significance of methodology and ecological factors [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1994, 109 (1): 263 - 274.
- [45] Jonsson P R, Johansson M, Pierce R W. Attachment to suspended particles may improve foraging and reduce predation risk for tintinnid ciliates [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49 (6): 1907 -

- 1914.
- [46] 孙书存, 陆健健. 微型浮游生物生态学研究概述 [J]. 生态学报, 2001, 21 (2): 302-308.
- [47] Brukill P H, Leakey R J G, Owens N J P, *et al.* Synechococcus and its importance to the microbial foodweb of the northeastern Indian Ocean [J]. *Deep Sea Res II*, 1993, 40 (3): 773-782.
- [48] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, *et al.* Grazing and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47N, 18W [J]. *Deep Sea Res I*, 1993, 40 (9): 1793-1814.
- [49] Bernhard A E, Peele E R. Nitrogen limitation of phytoplankton in a shallow embayment in north puget sound [J]. *Est*, 1997, 20 (4): 759-769.
- [50] Smith W O Jr, Nelson D M. Phytoplankton bloom produced by a receding ice-edge in the Ross Sea: spatial coherence with the density field [J]. *Sci*, 1985, 227 (1): 163-165.
- [51] Martin J H, Fitzwater S E. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-eastsubarctic Pacific [J]. *Nature*, 1988, 331 (1): 341-343.
- [52] Frost B W. The role of grazing in nutrient-rich areas of the open sea [J]. *Limnol Oceanogr*, 1991, 6 (8): 1616-1630.
- [53] Miller C B, Frost B W, Wheeler P A, *et al.* Ecological dynamics in the subarctic Pacific, a possibly iron-limited ecosystem [J]. *Limnol Oceanogr*, 1991, 36 (8): 1600-1615.
- [54] Lancelot C, Mathot S, Veth C, *et al.* Factors controlling phytoplankton ice-edge blooms in the marginal ice zone of the northwestern Weddell Sea during sea ice retreat 1988: field observations and mathematical modelling [J]. *Polar Biol*, 1993, 13 (5): 337-387.
- [55] 赵玉凤, 余育和, 沈福芬. 异养鞭毛虫原位生长研究进展 [J]. 生态学报, 2002, 22 (3): 420-424.

欢迎订阅 2006 年《水产科学》

《水产科学》杂志是由辽宁省水产学会主办的水产科技期刊, 1982 年创刊, 国内外发行。是中文水产、渔业类核心期刊和全国农业系统优秀期刊之一, 现已被俄罗斯《文摘杂志》、英国《动物学记录》、《国际农业与生物科学研究中心》、美国《剑桥科学文摘》等收录。已被中国科学引文数据库、中国学术期刊综合评价数据库、《中国学术期刊(光盘版)》、中国期刊网和万方数字化期刊群中文科技期刊数据库收录中国生物学数据库。杂志主要刊载渔业资源、海淡水捕捞、水产养殖与增殖、水产生物病害及防治、水产饲料与营养、水产品保鲜与加工综合利用、渔船、渔业机械与仪器及水产基础科学等方面研究的新进展、新技术、新方法等。设有研究与应用、综述与专论、科普讲座、渔业信息等栏目。读者对象为水产科技工作者, 大中专院校水产、生物、环保等专业师生, 渔业行政、事业和企业单位有关管理和技术人员及广大知识渔民。

本刊为月刊, A4 开本, 56 页, 每月 25 日出版, 定价 5.00 元, 全年 60.00 元。邮发代号 8-164, 订阅者请到邮局订阅, 也可直接汇款或银行信汇至本刊编辑部订阅。开户行: 工商银行大连星海支行, 帐号: 3400202309008900681, 户名: 辽宁省海洋水产科学研究院

地址: 大连市沙河口区黑石礁街 50 号辽宁省海洋水产科学研究院《水产科学》编辑部

邮政编码: 116023 电话: (0411) 84679512 E-mail: shchxjb@yaho.com.cn

欢迎渔业企业到本刊惠登广告