

Doi:10.3969/j.issn.0253-4193.2013.04.001

刘镇盛,杜明敏,章菁. 国际海洋浮游动物研究进展[J]. 海洋学报, 2013, 35(4):1-10.

Liu Zhensheng, Du Mingmin, Zhang Jing. International research advances in marine zooplankton[J]. Acta Oceanologica Sinica(in Chinese), 2013, 35(4):1-10.

国际海洋浮游动物研究进展

刘镇盛^{1,2}, 杜明敏^{1,2}, 章菁^{1,2}

(1. 国家海洋局 第二海洋研究所, 浙江 杭州 310012; 2. 国家海洋局 海洋生态系统与生物地球化学重点实验室, 浙江 杭州 310012)

摘要: 综述了国际上有关海洋浮游动物种群、群落结构、多样性及浮游动物对全球气候变化响应等方面研究进展。海洋浮游动物种类繁多, 数量丰富, 分布广泛, 是海洋生态系统中最重要生物类群。在海洋食物网中, 浮游动物通过摄食浮游植物控制初级生产力, 同时, 又被更高营养阶层的动物(鱼、虾、鲸、海鸟等)捕食, 充当次级生产者的角色, 其群落结构、种群动态和物种多样性影响鱼类和其他海洋动物资源量, 浮游动物是海洋食物网中关键环节。海洋生态系统动力学过程的关键环节是浮游生物的生物学和生态学过程, 多项国际研究计划以生物多样性和年际变化趋势为研究重点并联系全球变化及响应, 因此, 浮游动物的研究已成为海洋生态研究的核心内容之一。国际上对浮游动物的研究主要集中在以下 6 个方向:(1)浮游动物生境、种群的分布和扩散动力学研究;(2)浮游动物的群落结构和多样性;(3)浮游动物的实验生态和现场受控生态研究;(4)浮游动物对全球气候变化的响应;(5)深海、南北极、低氧区等极端生境的浮游动物生态学研究;(6)浮游动物研究新技术和方法。

关键词: 海洋浮游生物; 浮游动物; 研究进展

中图分类号: Q179.2

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2013)04-0001-10

1 引言

浮游生物的研究可以追溯到 1828 年, 但作为一门学科来说, 其发展始于 19 世纪 70 年代以后。

在 100 多年的研究过程中, 浮游动物的研究经历 3 个时期^[1]。1860—1930 年, 浮游动物早期研究集中在海洋探险考察, 建立浮游动物采集、分析方法和命名体系, 该时期主要以经典形态学、分类学研究为核心。1930—1980 年, Hardy 等人以“哈代浮游生物连续采集器”(Hardy's continuous plankton recorder, CPR)对北大西洋和北海浮游生物进行长周期调查,

取得浮游生物大尺度长期的观测资料。1980 年以来, 随着海洋观测和研究技术的进步, 如: 浮游生物可视记录仪(VPR)、光学浮游生物计数器(OPC)、声波扫描观测技术、遥控深潜器(ROV)、水下机器人(AUV)等的应用, 有效促进浮游动物研究的高速发展, 国际浮游动物研究的视野已扩大到全球, 科学家关注的焦点是大海洋生态系统的动力学过程和全球变化^[2]。20 世纪 90 年代, 浮游动物的生活史、生理生化研究和数值模拟已逐渐成熟, 生态系统动力学模型的研究已成为热点之一。2000 年以来, 分子生物学方法在生理学、系统发育和进化、生物多样性等研究

收稿日期: 2012-08-13; 修订日期: 2013-04-25。

基金项目: 国际海域资源调查与开发“十二五”课题(DY125-11-E-03; DY125-14-E-01); 国家海洋公益性科研专项(201005015); 国家海洋局第二海洋研究所基本业务科研费专项(JG0922; JG1024)。

作者简介: 刘镇盛(1960—), 男, 广东省汕头市人, 博士, 研究员, 主要从事海洋生态和海洋生物学研究。E-mail: zhenshliu@yahoo.com.cn

中得到广泛的应用。

我国在浮游动物群落结构和多样性、浮游动物生理学、生态分布特征、浮游动物种群动态等做了大量有价值研究工作,取得丰富成果,但在研究内容的深度和研究视野广度上与国际浮游动物研究仍存在一定的差距。本文重点对近代浮游动物研究进展进行简要回顾,并对未来浮游动物研究提出展望。

2 浮游动物生境、种群的分布和扩散动力学研究

浮游动物的生境、种群的时空分布和扩散的研究成果显著,系统的长时间系列研究区域有黑海、北大西洋和印度洋等海域,黑海浮游动物研究有 160 多年的历史。Nikitin 首次描述黑海浮游动物的分布及昼夜垂直迁移特征,并证明浮游动物昼夜垂直迁移与水温相关^[3]。

从 20 世纪 40 年代开始,使用浮游生物连续采样记录仪(CPR),对北大西洋和北海浮游生物进行长周期调查。20 世纪 60 年代以后,全球建立了多个大尺度的长时间系列 CPR 调查观测区,取得丰富的全球大尺度浮游动物基础数据,为海洋食物网、海洋生态系统及全球气候变化响应研究提供科学依据。Pershing 等分析北大西洋和西北大西洋 CPR 调查资料,揭示浮游动物群落的变化具有强的尺度结构,中、小型桡足类的变化,常与浮游植物丰度成正相关^[4]。Record 等分析美国 Maine 湾 CPR 调查结果,表明桡足类种群丰富度的变化与浮游植物生物量和温度密切相关^[5]。Patrician 和 Kenney 从 CPR 观测数据中发现,北大西洋右鲸(主要摄食桡足类飞马哲水蚤 *Calanus finmarchius*) 在 20 世纪 90 年代曾经从 Roseway 盆地消失 7 a,与当时该水域低盐度造成飞马哲水蚤种群丰度显著下降,影响该鲸鱼种群的摄食及其生存有关,因此,证明浮游动物是海洋食物网的关键环节^[6]。Sydemann 等从北太平洋 CPR 数据中发现,海鸟与浮游动物一些类群存在相关关系,而与浮游动物总丰度无关,主要是海鸟具有选择性捕食浮游动物的生物习性导致的结果^[7]。

20 世纪 90 年代以来,浮游动物生态动力学研究逐渐成为全球的热点。理解浮游动物群落对环境胁迫的响应是海洋生态研究的重点内容之一。在河口和近岸水域,水体的物理和化学特征在不同时间和空间范围的波动,影响浮游动物群落组成及时空变化。浮游动物时空变化和昼夜垂直迁移是生态动力学研

究的关键,因此,浮游动物的垂直迁移对生态系统能量流动和碳循环至关重要。欧洲南部 Mondego 河口对中型浮游动物中等时间范围(周日、月、季节)动力学研究表明,河口浮游动物丰度和多样性较高值出现在温暖季节,不同季节种类组成有显著差异,浮游动物群落结构与潮流交换和入海径流量密切相关^[8]。浮游动物的桡足类,由于其高丰度和物种数,它们是海洋食物网重要环节,通过摄食自养浮游植物、异养原生动物和细菌^[9],同时为更高营养阶层提供饵料,在生物地球化学循环中起关键作用。

国际上在该领域研究历史悠久,研究视野广阔,尤其结合浮游生物连续采样记录仪数据资料,对长周期系列和全球尺度浮游生物分布及变化规律进行系统研究,阐明全球气候及海洋环境变化对浮游动物群落结构及关键种群分布的影响。我国在该领域研究积累丰富资料和成果,但缺乏浮游动物长时间系列调查成果、浮游动物与其它营养阶层之间物质循环及能量转化相关研究。

3 浮游动物的群落结构和多样性研究

生物群落结构和多样性的变化反映生态系统的波动,自然界种群丰富度空间异质性可以通过有限的大尺度生物多样性形式表达^[10]。在河口和近岸水域,环境参数和人类活动因素直接和间接影响浮游动物群落的分布和时空变化。陆源径流携带丰富营养物质,引起近岸水体营养盐浓度的变化,从而影响浮游动物物种多样性和优势种演替^[11]。在河口水域,盐度和生态系统类型(混合均匀的浅水河口与层化的开放水域)是控制浮游动物桡足类物种生物量的重要因素,盐度变化决定浮游动物群落栖息地的异质性和种群丰富度。海洋生物多样性全球模型和预测研究揭示,西北太平洋中纬度近岸海洋生物多样性最高,这些物种丰富度高的水域呈非均匀分布在人类中、高度影响区域^[12]。从 2000 年开始的全球“海洋生物普查”(Census of Marine Life) 计划,旨在增强了解全球海洋生物的丰度、分布和多样性,建立海洋生物地理信息系统,构建数学生态模型预测海洋生物群落未来动态,据调查记载,海洋浮游动物达 6 000 种以上。

生物多样性指数与生态系统恢复力密切相关,生态系统可预测区域变化和全球生态压力^[13]。海洋生态系统具有高度动态性,生物多样性在昼夜、季节、年时间范围均发生变化。浮游生物群落具高动态变化,其群落结构组成变化在不同时间尺度上呈均匀

性。在昼夜时间尺度中,如磷虾和糠虾在底栖和浮游生态系统垂直迁移运动。在季节尺度,许多桡足类和毛颚动物通过平流过程进入某一水域,出现非常高的丰度^[14]。Record 分析 45 年 CPR 调查结果,表明浮游动物多样性季节变化主要与温度有关,而年际间多样性动态变化与浮游植物密切相关^[8]。Beaugrand 等对北大西洋 40 年 CPR 调查资料研究,阐明北大西洋海洋桡足类多样性与全球气候变化的关系,揭示桡足类哲水蚤生物地理分布变化与北半球温度上升和北大西洋波涛密切相关^[15]。

随着新观测技术进步,Manriquez 等应用自动影像分析方法,评估智利中南部近岸上升流对中型浮游动物群落结构的影响,其结果发现浮游动物进入低氧带食物丰富的上层有利于浮游食物网的碳流动,更加高效将近岸上升流系统初级生产力转化为鱼类生产力^[16]。最近,全球海洋生物物种形成和多样性模型研究取得突破,中性理论(假设没有环境选择或生物相互作用)较科学地预测生态系统生物多样性多种模型^[17],研究发现,假设物种形成速率依赖时间,区域物种相互关系和物种丰度分布与自然界发现的行为一致,物种多样性的形成没有特定自然屏障。

20 世纪 90 年代以来,国际上对浮游动物群落结构和多样性研究日益关注,全球“海洋生物普查”计划开始后,浮游动物多样性研究成为关注焦点之一。通过分析 CPR 长期资料,更有效阐释海洋浮游动物多样性与全球气候和环境变化的关系。我国在浮游动物群落结构和多样性研究方面取得丰富成果,但有关浮游动物长时间系列资料及大尺度海域的研究较匮乏,需要引起重视。

4 浮游动物的实验生态和现场受控生态研究

在浮游生态系统,细菌和浮游植物是最重要基础生产者,它们生产的碳或者通过微食物网,或者通过经典食物网转移到更高的营养级。鞭毛藻和纤毛虫是细菌的主要摄食者,中型浮游动物(如:桡足类)由于不能利用小于 3 μm 的生物,因此,不能直接摄食细菌。微食物网中,从细菌到中型浮游动物(mesozooplankton, 200~2 000 μm)实现碳的转移需借助中间环节(如:纤毛虫)完成,而在经典食物网,中型浮游动物和纤毛虫能直接摄食浮游植物。微型浮游动物(microzooplankton, 20~200 μm)既是摄食者,又作为被捕食者,因而是海洋生态系统能量流动的重要环

节,细菌、微型浮游动物是微食物网重要组成部分和生物地球化学循环过程的主要贡献者。在低营养盐水域,通常由微食物网控制,而经典食物网通常在富营养生态系统中占主导地位。浮游动物桡足类在微食物网中摄食效应传导,不仅降低浮游细菌的丰度、生产力和活动能力,也增加细菌的多样性。

浮游动物的实验生态和摄食研究已有大量报道。Rascoff 等报道捕获、采集和培养胶质浮游动物的技术和方法^[18],生物学家通过研究海鸟雏鸟食物,揭示海鸟所捕食浮游动物关键种群的变化由温度所决定^[19],国外学者应用运动力学测定方法,对被囊动物纽鳃樽不同种群滤水率进行测定研究,取得新的认识。海洋环境对浮游动物生活史的影响日益引起科学家重视,温度和可利用食物源是影响磷虾不同生活史策略的重要因素^[20]。海洋动物在其生活史中,能够使用多种策略改变其性别,它们可能先雌后雄、或者先雄后雌,重复性别变化^[21],法国学者从赛恩(Seine)河口分离桡足类近缘真宽水蚤 *Eurytemora affinis* 在实验室进行培养,发现其中具有雌雄特征同体的个体^[22],桡足类哲水蚤其他一些种类也有相同现象发生。

自从 Landry 和 Hassett 创立稀释培养技术方法以来^[23],浮游摄食生态研究已形成全球热点之一,尤其在全球海洋生态系统动力学研究(GLOBEC)中得到广泛应用。浮游动物摄食是控制浮游植物生物量动态平衡的主要因素,芬兰学者在培养试验中发现,中型浮游动物通过摄食节球藻,调节节球藻毒素浓度^[24]。挪威科学家采用三维立体影像仪,在北大西洋海域观测磷虾捕食桡足类的过程中,哲水蚤的逃逸响应,日本学者在现场进行培养试验,采用浮游生物影像分析(FlowCAM)技术,快速分析桡足类对浮游植物的摄食率^[25]。海洋浮游动物昼夜垂直迁移对水质、渔业生产力和生物地球化学循环起重要作用,大多数昼夜垂直迁移为白天浮游动物往下降,夜间浮游动物上升^[26],但也有研究发现少数物种存在与普通昼夜垂直迁移相反的结果,这主要与大型无脊椎动物的捕食和逃逸策略有关^[27]。浮游动物摄食研究还有其它技术方法,刘镇盛采用选择抑制剂方法^[28],研究法国罗斯库夫(Roscoff)近岸水域异养浮游生物的摄食率,揭示异养浮游生物对聚球藻的摄食呈动态平衡。采用分析饵料浓度方法,对中国近海浮游动物关键种中华哲水蚤的摄食习性研究也有报道^[29]。

20 世纪 80 年代以来,国际上对浮游动物实验生

态和现场受控生态的研究日益重视。研究证明浮游动物在微食物网和经典食物网中的关键地位,有助于全面理解浮游动物在生物泵、地球化学碳循环、海洋生态系统物质转化和能量流动中重要作用。该研究领域,我国虽然取得一些成果,但在研究技术方法及现场模拟实验方面仍有差距,有待于深入和加强。

5 浮游动物对全球气候变化的响应研究

海洋在全球碳循环中起重要作用,并且直接影响全球气候变化的进程和范围。浮游动物长期变化可以归因于气候变化,大多数浮游动物种类生命周期短,因而,环境变化和浮游动物动态密切相关,此外,浮游动物具有自由漂浮能力,容易随着水温和海流系统的变化而扩展和收缩它们分布范围,浮游动物是比环境变量更敏感的指示生物,主要是生物群落非线性响应能放大微弱的环境波动^[30],因此,浮游动物是海洋环境中气候变化最佳指示生物。

生态系统对气候变化的响应包括:生物趋极性或地理分布纬度的变化;种群崩溃或灭绝;动物大范围迁移的失败(陆地);生物事件期间的变化;食物供应和食物网结构的变化。气候影响海洋变动首先通过物理过程(风、海流、水系等)变化,逐渐影响水体营养物质的变化,从而引起浮游生物群落结构时空分布的变动,海洋食物网因之发生结构性改变,最终影响海洋生物资源及生态系统。近 50 a,浮游动物的丰度和群落结构在全球多个海域发生系统变化^[5,15]。南极磷虾是海鸟、鲸和其它海洋哺乳动物关键食物源,但在过去 25 a 中,其丰度已下降一个数量级,然而,纽鳃樽的丰度却明显升高^[31]。Humboldt 流区是一个重要渔场,受厄尔尼诺南方涛涛(ENSO)影响,浮游生物生产力下降,导致渔业产量下降^[32]。加利福尼亚上升流系统变化揭示中型浮游动物的丰度变化与全球气候变化密切相关^[33]。据报道,1971—1986 年,北海水母的丰度与北大西洋涛涛(NAO)指数变化一致,证明北海水母种类数量的变动与北大西洋涛涛显著相关^[34]。气候变化影响浮游动物地理分布边界,桡足类的哲水蚤生物地理分布变化与气候变化有关,暖水种在北大西洋过去 40 a 中向北移动 1 000 km,而冷水种往北收缩,出现趋极现象^[15]。

浮游动物在重大自然事件期间常发生同步变化,如:季节变化及发生厄尔尼诺期间,浮游动物对气候变化有明显的响应。德国开放型海湾一些桡足类和胶质浮游动物在温暖年份比通常年份早出现 11

周^[35],亚北极太平洋表层水域,主导中型浮游动物生物量的桡足类新哲水蚤(*Neocalanus plumchrus*)丰度的季节分布特征与表层水温密切相关,其丰度季节峰值出现在暖温年的 5 月上旬和寒冷年的 7 月下旬^[36]。20 世纪 80 年代中期,北海冷水种和暖水种的优势种的海洋生物边界发生明显变化,沿着欧洲大陆架向北明显移动^[37]。气候变暖间接效应是改变浮游动物群落组成,北海南部海域浮游动物优势种个体趋小型化,降低鳕鱼仔鱼的食物供给,影响鱼类产量^[38]。

海洋酸化和全球变暖是伴随发生的,但海洋生物对温度和 CO₂ 上升的响应研究非常少。海洋酸化对海洋生物多样性构成较大威胁,随着海水 CO₂ 浓度的增加,逐渐影响浮游植物群落结构,通过海洋食物网传导作用,从而影响依靠浮游植物作为食物的更高营养阶层生物(如:浮游动物)及种群间元素循环,因此,细菌的活性和浮游动物也受 pH 的影响,导致海洋生态系统结构和功能的变化^[39]。由于海水酸化并不是孤立发生的,海洋生物和生态环境的相互作用呈现复杂性,因此,人类活动引起大气增加的 CO₂,目前,尚无法预测对浮游生物的活动力是削弱还是增强。

20 世纪 70 年代后期,浮游动物对全球气候变化响应研究,逐渐引起海洋科学界的重视。早期,主要集中在厄尔尼诺对浮游动物群落结构及多样性影响研究,随后,浮游动物群落中桡足类、水母类、被囊类等主要类群对气候变暖的响应,日益成为海洋生物学家关注焦点,海洋酸化研究也逐渐引起科学界的重视。有关浮游动物对全球气候变化响应,我国相关研究较少,研究深度及视野与国际上存在差距,是需要重视和加强的研究方向。

6 深海区、南北极海区、低氧区等极端特殊生境的浮游动物研究

深海不仅为人类可持续发展提供丰富的潜在资源,而且对全球气候变化有响应^[40]。海洋浮游生物在大气 CO₂ 向深海转移输送中充当“生物泵”作用,对全球气候变化的调节机制、全球 CO₂ 海-气交换研究有重要科学意义。大洋的“海雪”、浮游动物的昼夜垂直迁移与碳通量关系、滤食性鲨鱼和须鲸对浮游动物摄食、细菌和原生动物在真光层微生物环与浮游动物的营养联系、浮游动物粪团产量等方面的研究,揭示深海浮游动物在海洋食物网中的关键作用。

在白令海持续 18 a 调查表明,浮游动物水母类

生物量和丰度的持续增加与气候的变暖密切相关^[41],北海持续 38 a 浮游生物调查,证明浮游动物的多样性和种群丰富度变化与气候变暖明显相关^[42]。CPR 连续 45 a 观测深海 66 种浮游生物数据表明,海洋浮游群落对气候变化响应水平的差异贯穿群落结构和季节循环,气候变化导致浮游群落中营养水平和功能群的紊乱^[43]。

1977 年,热液口(Hydrothermal vent)首次在东太平洋加拉帕戈斯(Galapagos)裂谷中脊被发现,热液口生物绝大多数属高度地方特有种,热液口群落的浮游动物主要有桡足类、端足类、其他浮游甲壳类动物和水母等。1983 年,冷渗口(Cold seep)在墨西哥佛罗里达海崖西部海底被发现,在冷渗口生物群落中,已鉴定出形态物种有 200 多种,在高的分类阶层,冷渗口群落与太平洋热液口动物群落相似,但种群组成、多样性和丰度存在显著差异^[44]。Gollner 等利用分子生物技术方法对深海热液口形态分类的桡足类(Dirivultidae)种群进行比对,认为其种群具有宽生理忍受性并常沿着洋中脊扩散^[45]。

由于北极、南极海洋生态系统,对气候变化敏感,近 20 a 已引起全球高度关注。北极浮游生态系统明显受存在的海冰和年际循环影响,浮游动物在代谢、摄食习性和生命循环等方面已进化有不同的适应机制。在冰带边缘高浮游植物生物量主要被草食性中型浮游动物消耗,桡足类哲水蚤是浮游动物优势类群。近几年,应用激光浮游生物计数仪(LOPC),水下机器人和分子基因分析技术对北极中型浮游动物群落分布、发光浮游生物在极夜垂直分布及浮游动物种群分子基因等方面进行研究,取得丰富成果^[46]。南极半岛海域是各个营养水平均有较高的生产力区域,南极浮游动物的研究主要集中在物理环境对浮游动物种群分布的影响、浮游动物在能量流动中的作用及生理过程、浮游动物摄食及垂直迁移、浮游动物声学调查等方向。南极浮游动物生物量虽然不高,但有相当高的生产率。虽然浮游动物仅消耗小部分初级生产力,但磷虾对桡足类及其下行控制却消耗大部分生产力,中层水(200 m 以下)中桡足类和磷虾构成南极水体生物量重要组成部分^[47]。

溶解氧浓度影响海洋生物地球化学过程。溶解氧浓度是浮游生物生长发育和繁殖的一个重要环境因子,但浮游动物对溶解氧浓度变化有自身适应机制,采用逃逸或垂直迁移方式避开低氧区带。大尺度低氧(hypoxia,溶解氧浓度小于 2 mL/L)环境影响浮

游生物种群的垂直和水平分布并迫使他们改变通常的行为方式,小尺度低氧环境可能引起他们生理变化,因而改变生活史过程、生长和再生产能力、摄食关系、甚至易产生病害。胶质浮游生物(钵水母、水螅水母、栉板水母和纽鳃樽)对低溶解氧有较强忍受力^[48],其中,栉板水母对桡足类有高的捕食压力,低氧对桡足类的影响较复杂。海洋生态系统低氧对浮游生物的垂直分布和迁移方式有重要影响,低氧有利于提高强耐氧胶质浮游动物的捕食和竞争力,对低氧区食物网营养阶层相互作用有深刻的影响。

海洋薄层指高度集中的生物或颗粒斑块,其垂直范围在数厘米至几米,水平范围数公里并持续数小时到数周时间。浮游生物薄层通常占水柱中 50%~75%的总生物量^[49],薄层可能是强烈生物活动的集中区域,在许多生物种群生活史和进化中起重要作用。薄层的组成是多样化的,通常包括细菌、浮游植物、浮游动物、发光生物、海雪和碎屑颗粒。国外学者对海洋薄层的研究已逐渐重视。

对于深海、极地等特殊生境研究国际上已进行大量研究。20 世纪 90 年代以来,通过对极地浮游动物在食物网中的转化作用、全球气候变暖对南北极浮游动物地理分布的影响、深海热液口和冷渗口浮游动物群落结构及分布特征等研究,揭示浮游动物在海洋生态系统中的重要地位及所起的关键作用。在该领域,我国的现场调查技术及研究水平基本与国际接轨。

7 浮游动物研究技术和方法

7.1 浮游动物现场调查采样、水下影像观测等研究方法

CPR 记录长时间周期大尺度浮游生物时空分布资料,为评估海洋生物资源和气候变化影响提供科学依据。研究已证明浮游动物群落的变化与气候变化密切相关,揭示浮游动物丰度变化与浮游植物的时间延迟的关系,应用 CPR 调查数据有助于构建海洋生态模型。

MOCNESS(1976)、BIONESS(1980)浮游生物分层采样等技术的发展,促进浮游动物生态研究的发展,但由于分类鉴定的过程复杂,需要较高水平生物分类学者和耗费大量时间,因此,海洋科学家发明快速、高分辨率的采集浮游动物先进技术。声学扫描方法为生物学家提供评估浮游动物、鱼类等海洋生物的丰度和分布资料,但声学调查测量是水柱中扫描的总数量,而不是直接测量存在的生物个体。要辨别浮游

动物种群涉及大量环境参数和多参数统计分析,因此,要直接从声学扫描中辨别种群,没有足够的资料是难以达到^[50]。

光学浮游生物计数仪,主要应用于浮游动物种群辨别、浮游动物生物量粒径谱、评估浮游动物生长、死亡率和生产力的模型研究等。浮游动物图像扫描仪(Zooscan; ZooImage),用于浮游动物主要类群分类鉴定,通常只能鉴定至目、科、属分类等级,而对种群鉴定成功率非常低^[51]。浮游生物图像记录仪,用于现场录制浮游动物图像,供后期分析研究。水下图像剖面仪(UVP),适用于探测水体浮游动物垂直分布特征,该系统可同时集合多种仪器,获取同步生物和物理数据。遥控深潜器,适用于现场观测深海浮游动物群落特征、浮游动物生活史及浮游生物共生关系研究等。水下机器人,迄今为最先进水下探测仪,适用水下观测、采样等集成研究。

随着现场观测技术方法进步,摄食生态研究也逐渐多样化。应用 FlowCAM(一种新的浮游生物影像分析技术)方法,在现场摄食试验中快速分析桡足类对浮游植物的摄食率,取得新的成果^[25]。

7.2 生态模型理论及分析技术方法进展

英国的 GENBASE (1979—1982) 研究计划首次应用数值模型和建模定量描述相结合的方法,20 世纪 90 年代,欧洲北海模型 ERSEM I、II,被称为 20 世纪生态模型研究的典范。Gentleman 采用浮游生物年代动态学序列计算模型法研究海洋生态系统^[52],Speirs 等通过对生物和多项环境参数研究,建立桡足类哲水蚤的分布、丰度和季节变动的海洋尺度模型^[53]。Morozov 和 Arashkevich 采用聚集模型方法揭示浮游动物的摄食与垂直分布呈非均匀分布形式,较合理解释浮游动物的垂直分布对浮游植物摄食的动态关系^[54]。利用从卫星海洋水色资料获得的初级生产力数据建立评估全球浮游动物生物量模型,解释从初级生产力向浮游动物生物量能量转化效率^[55]。浮游生物功能类型参数模型,依据浮游生物生态特性,引入营养盐利用和摄食效率,洞察生物动态系统全景,阐明浮游生物在海洋地球化学生态系统综合研究(IMBER)中的重要地位^[56]。

共聚焦显微镜和激光共聚焦显微镜是当今最先进的生物观察仪器,它们提高了分辨率、更高的对比度和更舒适的景深。激光共聚焦显微镜是唯一能在高分辨率展示浮游生物形态细微结构的同时,通过 3D 图像对其形体进行精确测量^[57]。

20 世纪 90 年代以来,将分子生物学方法技术引入浮游动物研究已日渐成熟。目前,浮游动物分子生物学方法研究主要利用基因组 DNA、线粒体 16S rRNA 基因或者 ITS 序列,分析不同种群或个体间的系统发育地位^[58]。采用非培养方式分析浮游动物群落多样性,主要有随机扩增多态性(RAPD)、梯度凝胶电泳(DGGE)、末端限制性片段长度多样性(T-RFLP)和 PCR 克隆测序等方法^[59]。通过上述分子生物学技术,寻找用于浮游动物种群鉴定的分子遗传标记,辅助判别浮游动物疑难种,揭示浮游动物的遗传变异规律及其与环境条件变化关系,探讨种间的亲缘关系和进化关系,是宏观生物学与微观生物学结合的有益尝试,对推动浮游动物生态学的发展具有重要科学意义。

我国在现场调查采样及水下观测技术(如:ROV, AUV 等)方面有突破性进展,取得丰富成果,基本与国际水平接轨,但在生态模型理论及分子生物技术研究方面相对较弱。

8 国内浮游动物研究主要进展

我国浮游动物研究始于 20 世纪 40 年代。1958—1960 年开展了首次全国海洋综合调查、1975—1985 年开展了全国海岸带及滩涂资源等海洋综合调查、1985—1995 年又相继开展了中日黑潮科学考察、中国海岛资源综合调查、三峡工程河口生态系统动力学研究等项目,为我国浮游动物研究积累了系统的基础资料。20 世纪 90 年代以后,随着全球生态系统和气候变化研究的兴起,我国海洋浮游动物的研究进入加速发展阶段。在全球海洋生态系统动力学研究(GLOBEC I、II)和海洋生物地球化学生态系统综合研究(IMBER)计划的推动下,我国海洋浮游动物的研究步入多学科交叉的新阶段。2006—2007 年开展的中国近海海洋综合调查与评价——水体环境调查与研究,是我国海洋科学研究发展又一个里程碑。

在我国,有关浮游动物群落结构、多样性及浮游生态学等研究有较好的基础,出版了经典的分类图谱和专著^[60—61],为我国浮游动物研究奠定了基础。浮游动物分类学发展,有效地推动浮游动物群落生态、摄食影响、生活史、微食物网、粒径谱、物种多样性及种群动态学等研究。近期,利用卫星遥感技术与现场调查相结合的方法,阐明浮游动物群落与水团的关系^[82],是开展多学科交叉利用新技术的一个例证。

浮游动物是微食物网和经典食物网的关键环节,

近十多年,国内对浮游动物摄食率、摄食习性、摄食节律行为及排泄物也进行较系统研究^[28,63],揭示浮游动物摄食与浮游植物种群动态及环境的关系。1997年渤海的现场培养实验表明,微小型浮游动物的摄食率为 $(0.42\sim 0.69)\text{d}^{-1}$,相当于每天摄食浮游植物现存量的34%~49%,初级生产力的85%~101%^[29-64],显然,微小型浮游动物对浮游植物的种群变动有一定的调控作用^[65]。微食物网的研究是海洋生态动力学研究的重要内容之一,东海相关研究表明,小型浮游动物在微食物网和海洋食物网能量转换中起关键作用^[66]。

国内学者围绕中华哲水蚤度夏机制研究,开展了黄海冷水团环境、中华哲水蚤的怀卵量、产卵率、生长和发育等一系列与种群动态和生活史相关的综合研究分析,这是我国海洋生态系统动力学和生物海洋学近期取得的重要成果之一^[67-68]。

最近关于浮游动物数量与气候变化的研究发现,长江口浮游动物暖温种强壮滨箭虫(*Aidanosagitta crassa*)和拟长脚虫戎(*Parathemisto gaudichaudi*)的丰度比历史数据有所下降,这可能与全球气候变暖有关^[69-70]。中国近海海洋综合调查与评价—水体环境调查与研究表明,小齿海樽和强壮滨箭虫地理分布范围,出现北移和往北收缩现象,这与全球气候变暖及环境影响有关^[71]。

有关赤潮与浮游动物之间的相互作用关系,国内学者已进行了较系统的研究,包括浮游动物摄食对赤潮的发生、消亡影响作用^[72]、微型浮游动物通过对浮游植物的摄食,调控微食物网的转化作用^[73]等。浮游生物生态建模,是海洋生态系统动力学研究的重要内容之一,通过生物过程与化学和物理过程的耦合,建立数值模型并开展模拟分析,用来评价渤海湾近岸围填的生态影响^[74]。20世纪末以来,生物化学和分子生物学方法被更多的应用到浮游动物研究,DNA

条形码技术,线粒体DNA基因标记等已被应用于中华哲水蚤、原生动、水母和海洋微型生物的分子鉴定,遗传多样性分析和生态功能分析^[75-77]。

近期,正在执行的国家973项目,将对我国近海水母群落结构、多样性及其变动趋势进行系统研究,拟揭示全球气候变暖对浮游动物、渔业资源的影响,必将进一步推动相关学科的研究发展。

9 研究展望

目前,在微食物网研究中,通过对浮游动物摄食及能量转化机制研究,揭示全球海洋生态动力学过程及浮游动物充当的“生物泵”在地球化学碳循环中的地位和作用,已成为科学家关注热点之一。浮游动物群落功能群、生态模型研究是未来浮游动物研究重要方向之一。通过对浮游动物功能群的数量进行系统分析,对揭示海洋生态系统物质转化和能量流动具有重要科学意义,然而,我国在该方向研究报道极少。

有关浮游动物关键种群对全球气候变暖的响应,国内已进行一些研究,但主要对部分种群数量的变化及分布特征研究,缺少对关键种群分布地理界限和种群峰值出现时间的变化趋势研究、关键功能群长期变动趋势研究等,与国际上相关方面的研究存在明显差距,该方向的研究有待于深入和加强。

近几年,国际上对河口近岸海域缺氧区和无氧区浮游生态系统的研究逐渐成为关注焦点,有关河口缺氧区对浮游动物桡足类和水母类的影响已有一些报道,但该方向研究国内尚未见系统报道,有关低氧区对浮游生态系统研究需引起足够的重视。

致谢: 特别感谢中国海洋大学张志南教授、香港科技大学刘红斌教授对论文撰写提供非常有益的建议和帮助!

参考文献:

- [1] 李少菁,许振祖,黄加祺,等. 海洋浮游动物研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2001, 40(2): 574-585.
- [2] Walther G R, Post E, Convey P, et al. Ecological responses to recent climate change[J]. Nature, 2002, 416: 389-395.
- [3] Nikitin A N. Vertical distribution of plankton in the Black Sea. Proc. Sp. zool. Lab. and Sevast[J]. Biol St AcSci(in Russian), 1926, 2(9): 93-140.
- [4] Pershing A J, Head E J H, Greene C H, et al. Pattern and scale of variability among Northwest Atlantic Shelf plankton communities[J]. J Plankton Res, 2010, 32: 1661-1674.
- [5] Record N R, Pershing A J, Jossi J W. Biodiversity as a dynamic variable in the gulf of Maine continuous plankton recorder transect[J]. J Plankton Res, 2010, 32: 1675-1684.

- [6] Patrician M R, Kenney R D. Using the continuous Plankton Recoder to investigate the absence of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) from the Roseway Basin foraging ground[J]. *J Plankton Res*, 2010, 32: 1685–1695.
- [7] Sydemann W J, Thompson S A, Santora J A, et al. Macro-ecology of plankton–seabird associations in the North Pacific Ocean[J]. *J Plankton Res*, 2010, 32: 1697–1713.
- [8] Marques S C, Azeiteiro U M, Martinho F, et al. Evaluation of estuarine mesozooplankton dynamics at a fine temporal scale: the role of seasonal, lunar and diel cycles[J]. *J Plankton Res*, 2009, 31: 1249–1263.
- [9] Turner J T. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs[J]. *Zool Stud*, 2004, 43: 255–266.
- [10] Gaston K J. Global patterns in biodiversity[J]. *Nature*, 2000, 405: 220–227.
- [11] Park G S, Marshall H G. Estuary relationships between zooplankton community structure and trophic gradients[J]. *J Plankton Res*, 2000, 22: 121–135.
- [12] Tittensor D P, Mora C, Jetz W, et al. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa[J]. *Nature*, 2010, 466: 1098–1101.
- [13] Peterson C R, Allen C R, Holling C S. Ecological resilience, biodiversity and scale[J]. *Ecosystem*, 1998, 1: 6–18.
- [14] Heath M R, Backhaus J O, Richardson K, et al. Climate fluctuations and the spring invasion of the North Sea by *Calanus finmarchicus*[J]. *Fish Oceanogr*, 1999, 8: 163–176.
- [15] Beaugrand G, Reid P C, Ibanez F, et al. Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate[J]. *Science*, 2002, 296: 1692–1694.
- [16] Manriquez K, Escobedo R, Hidalgo P. The influence of coastal upwelling on the mesozooplankton community structure in the coastal zone off Central/Southern Chile as assessed by automated image analysis[J]. *J Plankton Res*, 2009, 31: 1075–1088.
- [17] Aguiar M A M, Baranger M, Baptestini E M, et al. Global patterns of speciation and diversity[J]. *Nature*, 2009, 460: 384–387.
- [18] Raskoff K A, Sommer F A, Hamner W M, et al. Collection and culture techniques for gelatinous zooplankton[J]. *Biol Bull*, 2003, 204: 68–80.
- [19] Bertram D F, Harfenist A, Hedd A. Seabird nestling diets reflect latitudinal temperature-dependent variation in availability of key zooplankton prey populations[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2009, 393: 199–210.
- [20] Poleck T P, Denys C J. Effect of temperature on the molting, growth and maturation of the antarctic krill *Euphausia superba* (Crustacea: Euphausiacea) under laboratory conditions[J]. *Mar Biol*, 1982, 70: 255–265.
- [21] David J A, Stuart A W. Changing sex at the same relative body size[J]. *Nature*, 2003, 783–784.
- [22] Soussi A, Soussi S, Devreker D, et al. Occurrence of intersexuality in a laboratory culture of the copepod *Eurytemora affinis* from the Seine estuary (France)[J]. *Mar Biol*, 2010, 157: 851–861.
- [23] Landry M R, Hassett P R. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton[J]. *Mar Biol*, 1982, 67: 283–288.
- [24] Gorokhova E, Engstrom-Ost J. Toxin concentration in *Nodularia spumigena* is modulated by mesozooplankton grazers[J]. *J Plankton Res*, 2009, 31: 1235–1247.
- [25] Ide K, Takahashi K, Kuwata A, et al. A rapid analysis of copepod feeding using Flow CAM[J]. *J Plankton Res*, 2008, 30: 275–281.
- [26] Hays G C, Harris R P, Head R N. Diel change in the near-surface biomass of zooplankton and the carbon content of vertical migrants[J]. *Deep-Sea Res II*, 2001, 48: 1063–1068.
- [27] Ohman M D, Frost B W, Cohen E B. Reverse diel vertical migration: an escape from invertebrate predators[J]. *Science*, 1983, 220: 1404–1407.
- [28] 刘镇盛. 用选择抑制剂技术评价近岸表层水异养微型浮游生物对聚球藻的摄食压力[J]. *东海海洋*, 1990, 31: 49–54.
- [29] 张武昌, 王荣. 饵料浓度对中华哲水蚤摄食的影响[J]. *海洋学报*, 2000, 22(6): 88–94.
- [30] Taylor A H, Lilen J I, Clark P A. Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem[J]. *Nature*, 2002, 416: 629–632.
- [31] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, et al. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean[J]. *Nature*, 2004, 432: 100–103.
- [32] Alheit J, Niquen M. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem[J]. *Prog Oceanogr*, 2004, 60: 201–222.
- [33] Roemmich D, McGowan J. Climate warming and the decline of zooplankton in the California Current[J]. *Science*, 1995, 268: 352–353.
- [34] Lynan C P, Hay S J, Brierley A S. Interannual in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation[J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49(3): 637–643.
- [35] Greve W, Lange U, Reiners F. Predicting the seasonality of North Sea zooplankton[J]. *Senckenbergiana Maritima*, 2001, 31: 263–268.
- [36] Mackas D L, Goldblatt R, Lewis A G. Interdecadal variation in developmental timing of *Neocalanus plumchrus* populations at Ocean Station P in the subarctic North Pacific[J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1998, 55: 1878–1893.
- [37] Duarte C M, Cerbrian J, Marba N. Uncertainty of detecting sea change[J]. *Nature*, 1992, 356: 190.
- [38] Helaouet P, Beaugrand G. Macroecology of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in the North Atlantic Ocean and adjacent seas[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2007, 345: 147–165.

- [39] Pörtner H O. Climate variability and the energetic pathways of evolution: the origin of endothermy in mammals and birds[J]. *Physiol Biochem Zool*, 2004, 77: 959–981.
- [40] Stenseth N C, Mysterud A, Ottersen G, et al. Ecological effects of climate fluctuations[J]. *Science*, 2002, 297: 1292–1296.
- [41] Richard D B, Mills C E, Overland J E, et al. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change[J]. *Fish Oceanogr*, 1999, 8: 296–306.
- [42] Lindley J A, Batten S D. Long-term variability in the diversity of North Sea zooplankton[J]. *J Mar Biol Ass U. K.*, 2002, 82: 31–40.
- [43] Edwards M, Richardson A. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch[J]. *Nature*, 2004, 430: 881–884.
- [44] Sibuet M, Olu K. Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins[J]. *Deep-Sea Res II*, 1998, 45: 517–567.
- [45] Gollner S, Fontaneto D, Arbiz P M. Molecular taxonomy confirms morphological classification of deep-sea hydrothermal vent copepods (Dirivultidae) and suggests broad physiological tolerance of species and frequent dispersal along ridges[J]. *Mar Biol*, 2011, 158: 221–231.
- [46] Nelson R J, Carmack E C, McLaughlin F A, et al. Penetration of Pacific zooplankton into the western Arctic Ocean tracked with molecular population genetics[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2009, 381: 129–138.
- [47] Lancraft T M, Relsenbichler K R, Robison B H, et al. A krill-dominated micronekton and macrozooplankton community in Croker Passage, Antarctic with an estimate of fish predation[J]. *Deep-Sea Res II*, 2004, 51: 2247–2260.
- [48] Decker M B, Breitburg D L, Purcell J E. Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2004, 280: 163–172.
- [49] Cowles T J, Desiderio R A, Carr M E. Small-scale planktonic structure: persistence and trophic consequences[J]. *Oceanography*, 1998, 6: 105–111.
- [50] Erhan Mutlu. Compared Studies on Recognition of Marine Underwater Biological Scattering Layers[J]. *J Biol Sci*, 2007, 1(3): 113–119.
- [51] Gislason A, Silva T. Comparison between automated analysis of zooplankton using ZooImage and traditional methodology[J]. *J Plankton Res*, 2009, 31: 1505–1516.
- [52] Gentlman W. A chronology of plankton dynamics in silico: how computer models have been used to study marine ecosystem[J]. *Hydrobiologia*, 2002, 480: 69–85.
- [53] Speirs D C, Gurney W S C, Heath M R, et al. Ocean-scale modeling of the distribution, abundance, and seasonal dynamics of the copepod *Calanus finmarchicus*[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2006, 313: 173–192.
- [54] Morozov A, Arashkevich E. Patterns of zooplankton functional response in communities with vertical heterogeneity: a model study[J]. *Math Model Nat Phenom*, 2008, 3(3): 131–148.
- [55] Stromberg K H P, Smyth T J, Allen J I, et al. Estimation of Global zooplankton biomass from satellite ocean color[J]. *J Mar System*, 2009, 78: 18–27.
- [56] Cropp R, Norbury J. Parameterizing plankton functional type models: insights from a dynamical systems perspective[J]. *J Plankton Res*, 2009, 9: 939–963.
- [57] Culverhouse P F, Williams R, Benfield M, et al. Automatic image analysis of plankton: future perspective[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2006, 312: 297–309.
- [58] Bucklin A, LaJeunesse T C, Curry E, et al. Molecular diversity of the copepod, *Nannocalanus minor*: Genetic evidence of species and population structure in the North Atlantic Ocean[J]. *J Mar Res*, 1996, 54: 285–310.
- [59] Mcmanus G B, Katz L A. Molecular and morphological methods for identifying plankton: what makes a successful marriage[J]. *J Plankton Res*, 2009, 31: 1119–1129.
- [60] 郑重, 李少菁, 许振祖. 海洋浮游生物学[M]. 北京: 海洋出版社, 1984.
- [61] 陈清潮, 章淑珍. 黄海和东海浮游桡足类: I. 哲水蚤目[J]. 海洋科学集刊, 1965, 7: 20–131.
- [62] 黄备, 吴健平, 唐静亮, 等. 杭州湾浮游动物群落与水团的相关性研究[J]. 海洋学报, 2010, 32(1): 170–175.
- [63] 李超伦, 孙松, 吉鹏, 等. 南极普利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.
- [64] Wang R, Li C, Wang K, et al. Feeding activities of zooplankton in the Bohai Sea[J]. *Fisheries Oceanography*, 1998, 7: 265–271.
- [65] 孙松. 中国区域海洋学——生物海洋学[M]. 北京: 海洋出版社, 2012.
- [66] 陈钢, 李少菁, 黄加祺. 台湾海峡两种优势种浮游桡足类动物中华哲水蚤和强真哲水蚤的摄食研究[C]//中国海洋学文集第7集. 北京: 海洋出版社, 1997: 196–203.
- [67] 孙松. 黄海中华哲水蚤度夏机制初探[J]. 海洋与湖沼, 浮游动物研究专辑, 2002: 92–99.
- [68] Wang R, Zou T, Wang K. The Yellow Sea cold bottom water an overwintering site for *Calanus sinicus* (Copepods, Crustacea)[J]. *J Plankton Res*, 2003, 25(2): 169–183.
- [69] 李云, 徐兆礼, 高倩. 长江口强壮箭虫和肥胖箭虫的丰度变化对环境变暖的响应[J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4773–4780.
- [70] 周进, 徐兆礼, 马增玲. 长江口拟长脚蚶数量变化和对环境变暖的响应[J]. 生态学报, 2009, 29(11): 5758–5765.

- [71] 王春生, 陈兴群, 刘镇盛. 我国近海海洋生物与生态[M]. 北京: 海洋出版社, 2013.
- [72] 孙军, 刘东艳, 王宗灵. 浮游动物摄食在赤潮生消过程中的作用[J]. 生态学报, 2004, 24 (7): 1514–1522.
- [73] 曾祥波, 黄邦钦. 台湾海峡南部夏季微型浮游动物对浮游植物的摄食压力及其生产力[J]. 台湾海峡, 2006, 25(1): 1–9.
- [74] Mu D, Tao J, Shi Y, et al. A Numerical Model study on the Ecological Impacts of Coastal Reclamation in Bohai Bay[J]. Energy Procedia, 2011, 11: 3785–3791.
- [75] Li L Y, Lin D, Chen J H, et al. Diversity and distribution of planktonic protists in the northern south China Sea[J]. J Plankton Res, 2011, 33 (3): 445–456.
- [76] Zhang L Q, Wang G T, Yao W J, et al. Molecular systematic of medusa in the genus *Craspedacusta* (Cnidaria: Hydrozoa: Limnomedusae) in China with the reference to the identity of species[J]. J Plankton Res, 2009, 31(5): 563–570.
- [77] Gao S, Hu X, Chen Z, et al. Characterization of marine microzooplankton communities of Qingdao coastal areas using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD)[J]. Acta Oceanol Sin, 2009, 28(1): 55–61.

International research advances in marine zooplankton

LIU Zhensheng^{1,2}, DU Mingmin^{1,2}, ZHANG Jing^{1,2}

(1. *Second Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Hangzhou 310012, China*; 2. *Key Laboratory of Marine Ecosystem and Biogeochemistry, State Oceanic Administration, Hangzhou 310012, China*)

Abstract: The recent advances in marine zooplankton research is reviews, which includes research areas of marine zooplankton community structure and biodiversity and zooplankton's responses to global climate change. Marine zooplankton is rich in species numbers, abundant and widely distributed, and they play a vital role in marine ecosystems. In the marine food webs, zooplankton controls primary production by grazing on phytoplankton. At the same time, they are the prey of animals of higher trophic levels, such as fish, shrimp, whales and seabirds, acting as the role of secondary producers. The community structure, population dynamics and species diversity of zooplankton influence the amount of fish and other marine animal resources. Thus, zooplankton is the key link in the marine food webs, and the biological and ecological processes of zooplankton drive the ecosystem dynamics in global oceans. Many international research programs have focused on the biological diversity, inter-annual variability and long-term trend of the plankton communities, and related them to global climate change. This paper summarized the recent advances in zooplankton research in the following 6 major areas: (1) zooplankton habitats, population distributions and proliferation dynamics; (2) community structure and diversity of zooplankton; (3) experimental ecology and controlled in situ ecological study of zooplankton; (4) zooplankton's responses to global climate change; (5) zooplankton ecology in extreme habitats such as deep-sea, polar and low-oxygen areas; (6) new technologies and methods for zooplankton research.

Key words: marine plankton; zooplankton; research advance