

# 饵料浓度对中华哲水蚤摄食的影响<sup>\*</sup>

张 武 昌      王   荣

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**摘 要** 用饵料浓度差减法和排粪率法研究中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 在饵料 (青岛大扁藻、新月菱形藻) 浓度从 1 500 到 350 000 个/cm<sup>3</sup> 时摄食率的变化. 实验证明中华哲水蚤具有很强的摄食潜力, 摄食率在实验饵料浓度范围内一直在增加, 在较低的饵料浓度 (如青岛大扁藻 4 000 个/cm<sup>3</sup>) 下停止摄食.

**关键词** 中华哲水蚤 摄食 粪便

**中图分类号**: Q958.885.3

## 1 引言

桡足类是海洋浮游动物的重要类群, 它们摄食浮游植物, 自身又是鱼类等高等摄食者的饵料, 在海洋食物网中处于中枢的位置. 研究桡足类摄食对理解海洋生态系统的能流和物流具有重要意义. 饵料浓度对桡足类摄食的影响已经有很多研究. 早在 20 世纪 30, 50 年代, Fuller 和 Gauld<sup>[1,2]</sup> 就认识到桡足类的摄食率与浮游植物的密度有关. 后来的观点有: (1) 随浓度的增加, 桡足类的摄食率保持不变<sup>[3]</sup>; (2) 哲水蚤类 (*Calanus*) 在食物浓度过低时会降低滤过率, 甚至停止摄食<sup>[4,5]</sup>; (3) 一些桡足类的摄食率随饵料浓度增加而增加, 直至饵料浓度达到很高<sup>[6,7]</sup>. 本文通过实验证明中华哲水蚤的摄食率随饵料浓度的增加而一直增加, 在浓度很低 (如青岛大扁藻 4 000 个/cm<sup>3</sup>) 时, 中华哲水蚤停止摄食.

## 2 材料和方法

### 2.1 材料

中华哲水蚤: 采自青岛汇龙湾, 用浅水 I 型网在中国科学院海洋研究所门前的岸上进行水平拖曳, 20 min 内移到实验室内用大口的滴管将动物挑出, 放于未加饵料或加有饵料的过滤海水暂养. 捕捞时的温度为 4~6℃, 暂养温度为 5℃, 逐渐驯化至适应 8~10℃. 实验动物暂养的时间不超过 2 d, 实验时挑选活跃的动物, 不分雌雄.

本文于 1999-01-17 收到, 修改稿于 1999-09-18 收到.

<sup>\*</sup> 国家自然科学基金“九五”重大资助项目 (编号: 49790010); 国家自然科学基金资助项目 (编号: 39630060).

第一作者简介: 张武昌, 男, 26 岁, 博士, 从事浮游动物生态学研究.

饵料单胞藻: 青岛大扁藻 (*Platymonas halgolankeca* var. *tsingtaoensis* Tseng et Chang) 和新月菱形藻 [*Nitzschia closterium* (Ehrenb)], F/2 培养液培养, 使用时以此为母液配制各种浓度. 单胞藻体积和浓度用库尔特计数器 (Coulter counter TAPII 型, 用孔径为 50  $\mu\text{m}$  的管道) 计数. 虽然这两种藻类的形状差别很大, 但是库尔特计数器测得它们的球形直径 (与藻类细胞相同体积的球体的直径) 都是 10  $\mu\text{m}$ . 饵料浓度单位为个/ $\text{cm}^3$ .

海水: 在青岛汇泉湾取得. 过滤海水: 用 GF/F 玻璃纤维滤膜过滤两遍的海水.

## 2.2 饵料浓度差减法测中华哲水蚤的摄食

饵料浓度差减法 (batch culture feeding experiments) 实验按 Frost<sup>[3]</sup> 的设计进行. 用 10% 盐酸浸泡容积为 1  $\text{dm}^3$  的磨口玻璃瓶 6 h, 用过滤海水冲洗干净. 饵料用青岛大扁藻. 用过滤海水配制成 F/2 培养液, 用培养液将藻类稀释成一定的浓度. 将一定浓度的藻类装入 4 个玻璃瓶中, 其中两个作为对照瓶, 另外两个为实验瓶, 每瓶加入 20 只中华哲水蚤. 将 4 个玻璃瓶的瓶塞装好, 放在浮游动物轮 (图 1) 上. 浮游动物轮由两个转轮、电机及减速系统组成. 实验用的玻璃瓶架在两个转轮之间. 电机及减速系统通过链条带动转轮, 转轮带动玻璃瓶以 1  $\text{r}/\text{min}$  的转速转动, 使瓶内的浮游植物和动物悬浮在水体中. 实验房间没有阳光, 只有一只日光灯在房顶. 隔 5~12 h 测量饵料浓度, 从瓶中倒出约 120  $\text{cm}^3$  培养液, 测量瓶中单胞藻浓度的变化, 按 Frost<sup>[3]</sup> 的公式计算浮游动物的摄食. 浓度测量完毕, 将剩余部分小心倒回原来的瓶中.

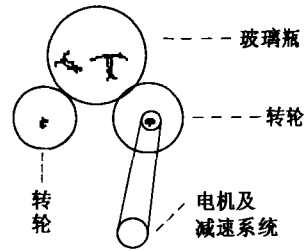


图 1 浮游动物轮示意图

共进行两次实验. 实验 1 由 1997 年 12 月 25 日至 1998 年 1 月 2 日, 饵料起始浓度是 3 500 个/ $\text{cm}^3$ ; 实验 2 是由 1998 年 1 月 3~6 日, 饵料起始浓度为 1 500 个/ $\text{cm}^3$ .

## 2.3 用解剖镜观察中华哲水蚤排粪的过程

在 5  $^{\circ}\text{C}$  将中华哲水蚤培养在 80 000 个/ $\text{cm}^3$  的青岛大扁藻中 24 h. 用大口滴管将动物小心吸出, 放在培养皿中, 用解剖镜观察动物排出粪便需要的时间. 培养皿中过滤海水很少, 动物的活动受到限制. 共观察 89 只中华哲水蚤, 每只排出 4~6 个粪便后肠道排空, 停止观察. 实验时间为 1998 年 2 月 24 日.

## 2.4 排粪率随饵料浓度的变化

排粪率是一个动物在单位时间内排出粪便的数量 (个/d). 配制不同浓度的饵料单胞藻, 装到 500  $\text{cm}^3$  的烧杯中. 用大口的滴管将中华哲水蚤小心移入烧杯中培养. 预实验表明, 饵料浓度高时动物的排粪率大. 为了减少记数粪便的工作量, 饵料浓度大的烧杯中培养 5 只动物, 浓度小的烧杯中培养 10 只动物. 隔一段时间用滴管将粪便小心吸出放到培养皿中, 在解剖镜下检查计数粪便的数量, 同时测量粪便的长度和宽度. 动物培养在室内, 离窗较远, 晚上除用台灯照明从烧杯中吸取粪便 (约 5 min 每次) 外, 其余时间无照明.

中华哲水蚤的排粪率实验共有 4 次, 记为实验 3~6. 实验 3 的时间为 1998 年 4 月 1~6 日, 饵料为青岛大扁藻, 浓度梯度为 4 000, 8 000, 16 000, 30 000 和 60 000 个/ $\text{cm}^3$ . 每隔 1~12 h 计数粪便, 测量饵料浓度. 通过这次实验发现, 与饵料浓度较高时相比, 饵料浓度低于 16 000 个/ $\text{cm}^3$  时, 粪便的数量很少, 尺寸很小, 所以在其余 3 个实验中使用了较高的浓度. 实验 4 的时间为 4 月 3~7 日, 饵料为新月菱形藻, 浓度梯度为 50 000, 108 000, 220 000 和 320 000 个/ $\text{cm}^3$ . 实验 5 的时

间为4月7~9日,饵料为青岛大扁藻,浓度梯度为24 000,44 000,100 000和200 000个/cm<sup>3</sup>.实验6的时间为4月13~14日,饵料为新月菱形藻,浓度梯度为48 000,92 000,190 000,340 000和400 000个/cm<sup>3</sup>.实验4~6都是每隔4h计数粪便,测量饵料浓度.

### 3 结果

#### 3.1 饵料浓度差减法的结果

饵料浓度差减法的实验结果表明,中华哲水蚤没有摄食(图2、图3,图中每一点是实验瓶或对照瓶两个平行样的平均值).实验1饵料起始浓度是3 500个/cm<sup>3</sup>,培养瓶和对照瓶中青岛大扁藻的浓度除第1次测量有明显差异外,其余时间没有明显差异.实验结束时,实验瓶的浓度为5 500个/cm<sup>3</sup>,比对照瓶的浓度4 500个/cm<sup>3</sup>还高.实验2饵料起始浓度为1 500个/cm<sup>3</sup>,培养瓶和对照瓶中饵料的浓度一直没有明显差异.实验结束时,对照瓶和实验瓶内饵料的浓度分别上升到2 600和2 300个/cm<sup>3</sup>.

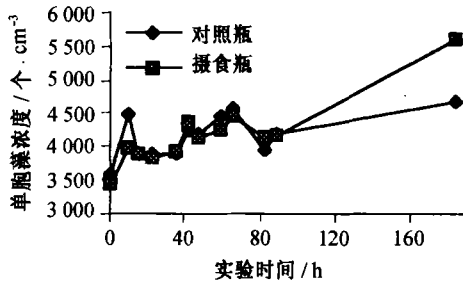


图2 实验1中单胞藻浓度的变化

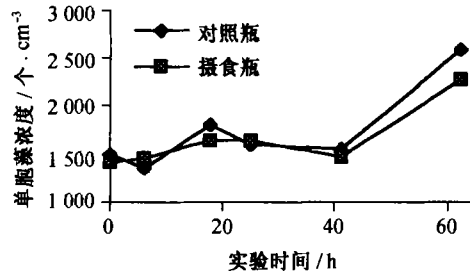


图3 实验2中单胞藻浓度的变化

#### 3.2 用解剖镜观察中华哲水蚤排粪的过程及其排粪率

##### 3.2.1 中华哲水蚤排出粪便的过程

中华哲水蚤的消化道是一条由前颌到尾尖稍有弯曲的管道,可分为3部分:胃、肠、直肠.胃位于身体的头节,不停的蠕动,将食物搅拌磨碎,蠕动的方向一会儿由前向后,一会儿由后向前,交替变换.肠位于胸节,不蠕动(排粪时蠕动),它吸收食物中的营养,并分泌粘膜包被在食物残渣的表面,形成粪便.直肠位于尾节,是粪便排出的通道.

观察饵料充足的动物,可见其体内的食物分为两部分,胃部一段,肠内一段,而直肠内是空的.胃部的食物呈浆状,充满整个胃.肠内的食物和胃内的食物并不相连,它们之间有一个空间.肠内的食物由于吸收水分减少,形成粪便.肠和直肠蠕动,将肠内形成的粪便排出,然后直肠停止蠕动,肠和胃同时蠕动,将胃中的食物浆推入肠,这时可以看到,肠和胃的长度和直径都基本相等,胃中的食物浆约有一半进入肠.食物浆在肠内被吸收,长度和直径变小,但末端的位置不变,即粪便一直靠近肠和直肠的交界处.这时可以看到动物体内的食物分成两段,肠内的那段体积较小.

由于动物没有摄食,肠道内食物浆越来越少,每只动物排出4~6只粪便后,肠道的粪便基本上排空.排出的粪便依次变小,颜色变浅,但对于同一只动物,相邻两次排粪的时间间隔基本是不变的.

### 3.2.2 用解剖镜观察的中华哲水蚤的排粪率

89个动物的排粪时间间隔统计如图4. 排粪时间间隔为4~14 min, 80%在6~11 min之间, 所以动物可以在1 h内排出5~10个粪便.

### 3.3 排粪率随饵料浓度的变化

#### 3.3.1 饵料浓度对中华哲水蚤粪便尺寸的影响

中华哲水蚤的粪便呈圆柱形, 长度为200~1 000  $\mu\text{m}$ , 宽度为65~95  $\mu\text{m}$ , 体积为660 000~7 080 000  $\mu\text{m}^3$ . 饵料为新月菱形藻时, 粪便长度随

饵料浓度增加而增加, 饵料浓度降为40 000 个/ $\text{cm}^3$ 时粪便已经很短, 表现出摄食不足的现象(图5). 饵料为青岛大扁藻时, 粪便长度在饵料浓度高时(>28 000 个/ $\text{cm}^3$ )随浓度增加而增加, 在饵料浓度低时(<28 000 个/ $\text{cm}^3$ )长度变大, 但宽度极小, 颜色变浅, 内有明显的空泡, 形成假粪(图6). 饵料浓度大时, 粪便内有大量未被破坏的藻类细胞, 说明动物已经不能充分利用肠道中的饵料.

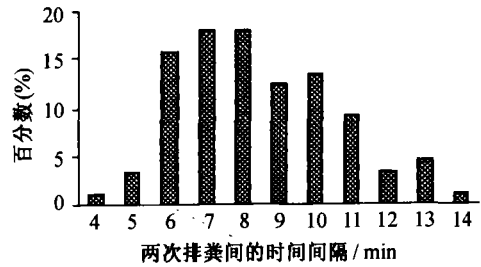


图4 中华哲水蚤排粪时间间隔

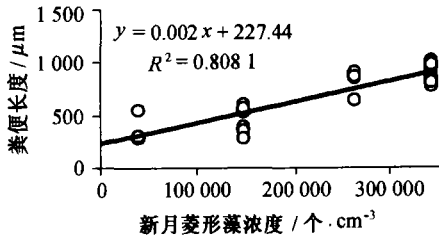


图5 中华哲水蚤粪便长度随新月菱形藻浓度的变化

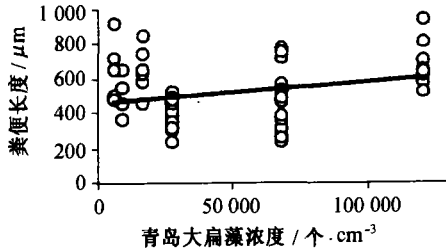


图6 中华哲水蚤粪便长度随青岛大扁藻浓度的变化

#### 3.3.2 排粪率随饵料浓度的变化

随着饵料浓度的增加, 排粪率由0增加到40~100 个/d(见图7~8). 排粪率与饵料浓度有很好的相关性. 4次实验的回归方程见表1.

表1 排粪率  $P$ (个/d)与饵料浓度  $C$ (个/ $\text{cm}^3$ )的关系

饵料	实验	回归方程	$R^2$
青岛大扁藻	3	$P=0.0005 C+6.0663$	0.7667
	5	$P=0.0003 C+6.4779$	0.6591
新月菱形藻	4	$P=0.0002 C-1.3243$	0.6753
	6	$P=0.0001 C-6.0372$	0.7389

## 4 讨论

### 4.1 中华哲水蚤在饵料浓度较低时停止摄食

饵料浓度差减法是通过对比摄食瓶和对照瓶中饵料浓度的差异来研究浮游动物摄食的. 如果饵料浓度太高, 浮游动物的摄食不能影响饵料浓度, 测不出差异. 如果动物太多, 动物之间会互相影响. 经过多次实验, 发现这种方法没有检测到浮游动物的摄食. 于是降低饵料浓度, 但是在饵料浓度降低到800 个/ $\text{cm}^3$ 时, 计数器的精确度就有问题. 另外, Frost<sup>[3]</sup>的实验中, 球形直径11  $\mu\text{m}$ 的藻类的实验浓度为1 000~10 000  $\text{cm}^{-3}$ . 所以本文实验中饵料的浓度不成问题.

Frost<sup>[3]</sup>的实验结果中太平洋哲水蚤的清滤率为1~6  $\text{cm}^3/\text{h}$ , 假设中华哲水蚤的清滤率为

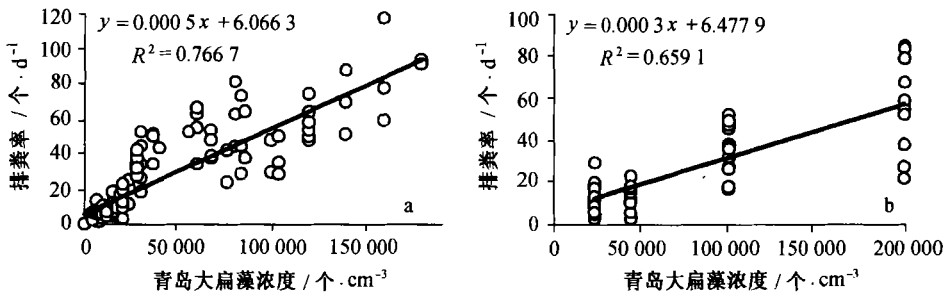


图7 中华哲水蚤排粪率随青岛大扁藻浓度的变化

a. 实验3, b. 实验5.

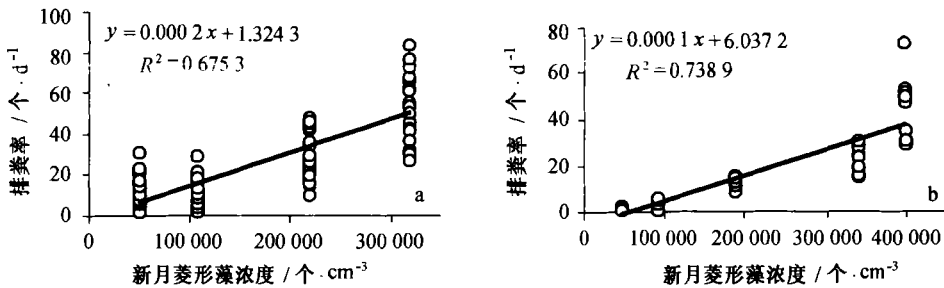


图8 中华哲水蚤排粪率随新月菱形藻浓度的变化

a. 实验4, b. 实验6

1 cm<sup>3</sup>/h, 经过 20 h 的实验, 摄食瓶中被清滤的体积为 400 cm<sup>3</sup>, 与对照瓶的饵料浓度相比应有较大的差异。笔者曾用 40 只每摄食瓶中华哲水蚤作过实验, 摄食瓶和对照瓶没有差异。为了减少采样对动物的影响, 加大两次采样之间的时间, 还是没有测到摄食。

本文使用饵料浓度差减法没有发现摄食并不是这种方法有问题, 而是动物确实没有摄食。检查摄食瓶时没有发现粪便, 中华哲水蚤的肠道也很空。在排粪率实验中中华哲水蚤的肠道却很充实, 容器底部积累了很多粪便, 所以可以认定摄食瓶中的动物摄食很微弱或停止摄食。这一点与以下得出的动物摄食随饵料浓度降低而降低的结论是一致的。正是基于上述观察, 才开始尝试用检查中华哲水蚤排粪的方法研究其摄食。

#### 4.2 用排粪率来研究摄食率

许多笔者用粪便作为浮游动物摄食强度的指标来研究浮游动物的摄食<sup>[6~14]</sup>, 粪便的数目、尺寸和粪便的总体积随饵料浓度的上升而升高。虽然摄食率和浮游动物的排粪率有很好的相关, 但很少有人用排粪率估计浮游动物的摄食率。重要的影响因素有动物在饵料缺乏时产生空粪、粪便的尺寸不一和饵料浓度低时粪便不紧密。

在本文的实验中, 以新月菱形藻为饵料时, 粪便的长度随饵料浓度升高(40 000~350 000 个/cm<sup>3</sup>)而增加; 以青岛大扁藻为饵料时, 粪便的长度随饵料浓度升高没有明显变化, 但其直径却明显变细, 且不致密, 有明显的空泡, 形成假粪, 所以用排粪率代替摄食率, 会高估浮游动物在饵料浓度较低时的摄食率。

#### 4.3 饵料浓度对中华哲水蚤摄食的影响

如果用排粪率估计摄食率, 虽不能得出摄食率的绝对值, 但能看出摄食率随饵料浓度变化

的趋势. 本文的实验表明, 中华哲水蚤的摄食率随饵料浓度的增加而增加, 一直到饵料达到很大的浓度. 因为动物排出的粪便一定是动物已经吃下的饵料形成的, 所以排粪率法是可信的. 中华哲水蚤可产生粪便 10~5 个/h, 而在很大浓度时实验结果是 4 个/h 粪便, 所以中华哲水蚤完全可以达到这个摄食率, 可见中华哲水蚤有很强的摄食潜力.

这一结论与 Beklemishev<sup>[15]</sup>, Gaudy<sup>[6]</sup>, Reeve 和 Walter<sup>[7]</sup> 和 Haney 和 Trout<sup>[14]</sup> 的结论相同. Beklemishev<sup>[15]</sup> 在野外观察的基础上认为, 随饵料浓度的上升, 摄食率一直在增加, 一直到动物不能有效地消化吸收这些饵料. Gaudy<sup>[6]</sup> 在实验室里培养 4 种桡足类, 当饵料浓度达到 50 000  $\mu\text{g}/\text{dm}^3$  时, 动物的摄食率还在增加. Reeve 和 Walter<sup>[7]</sup> 用单胞藻和自然海水喂养 *Acartia tonsa*, 饵料浓度达到 100  $\mu\text{g}/\text{dm}^3$  时, 摄食率和排粪率一直在增加. Haney 和 Trout<sup>[14]</sup> 研究一种湖泊桡足类的摄食时发现, 饵料达到  $10^6$  个/ $\text{cm}^3$  时, 动物的摄食才开始保持稳定.

在浮游动物摄食的研究中, Frost<sup>[3]</sup> 认为在饵料浓度上升时, 动物会达到最大的摄食量(吃饱), 其摄食率保持在一定的水平, 并用能量收支经济原则来进行解释, 即动物摄食得到的能量要大于摄食活动消耗的能量. 一些教科书引用了这一观点<sup>[16]</sup>. Frost 的实验动物太平洋哲水蚤 (*Calanus pacificus*) 与中华哲水蚤个体相近, 作为饵料的硅藻 *Thalassiosira fluviatilis* 的球形直径为 11  $\mu\text{m}$ , 与本文实验饵料单胞藻的球形直径相近. 若太平洋哲水蚤摄食 *T. fluviatilis*, 当饵料浓度达到 4 000 个/ $\text{cm}^3$  时, 摄食率即达到最大, 与本文的结果相差很多.

造成上述差异的原因可能有: (1) 方法问题. 这两种结论是用不同的研究方法得出的. Frost 的观点是通过饵料浓度差减法得出的, 而摄食强度随饵料浓度增加而升高的观点是通过排粪率法得出的. (2) 实验的动物不同.

#### 4.4 中华哲水蚤在很高浓度下过量摄食的生态学意义

中华哲水蚤摄食随饵料浓度增加说明限制动物摄食的主要因素可能是摄食附肢的效率. 中华哲水蚤为过滤摄食, 滤食效率与饵料浓度有关, 饵料浓度低时, 过滤效率低, 饵料浓度高时, 过滤效率高.

中华哲水蚤在高饵料浓度下过量摄食以至不能充分消化吸收可能并不违背能量收支经济原则, 因为动物在高浓度饵料的情况下, 摄食那么多饵料并不花费多少能量, 稍微消化吸收一点就满足需要了.

令人不解的是, 为什么中华哲水蚤在饵料丰富的条件下摄食过量的饵料, 直至自己不能充分消化利用, 却不采取少摄食、充分消化的策略? Reeve 和 Walter<sup>[7]</sup> 认为这是一种生态适应, 自然环境中的饵料是斑块分布的, 动物遇到高浓度饵料的时间很短, 甚至在这段时间难以将肠道填满. 过量摄食策略可以使动物充分利用这段时间, 尽可能多摄食.

上述假设也有不足之处. 桡足类是浮游动物, 它们随波逐流. 如果它们处于高浓度饵料的水团中, 完全可以保持一段时间.

## 5 结论

中华哲水蚤在饵料浓度很低(如青岛大扁藻 4 000 个/ $\text{cm}^3$ ) 时几乎停止摄食. 摄食率随饵料浓度的增加而增加, 一直到饵料达到很高的浓度. 总会有一个浓度使得中华哲水蚤达到最大摄食率, 本文的实验没有达到这个浓度, 但这个浓度决不会像 Frost<sup>[3]</sup> 得出的那样低(4 000 个/ $\text{cm}^3$ ).

## 参考文献

- 1 Fuller J L. Feeding fate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol Bull Mar Biol Lab, Woods Hole, 1937, 72: 233~246
- 2 Gauld D T. The grazing rate of planktonic copepods. J Mar Biol Ass U K, 1951, 29: 695~706
- 3 Frost B W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol Oceanogr, 1972, 17: 805~815
- 4 Adams J A, Steele J H. Shipboard experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus* (gunnerus). In; Barnes H, ed. Some Contemporary Studies in Marine Science. London: George Allen and Unwin Ltd, 1966. 19~35
- 5 Parsons T R, Le Vrasseur R J, Fulton J D. Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. J Oceanogr Soc Japan, 1967, 23: 10~17
- 6 Gaudy R. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar Biol, 1974, 52: 125~141
- 7 Reeve M R, Walter M A. Observations of the existence of lower threshold and upper critical food concentrations for the copepod *Acartia tonsa* Dana. J Exp Mar Biol Ecol, 1977, 29: 211~221
- 8 Marshall S M, Orr A P. In: Oliver, Bovd, eds. The Biology of a Marine Copepod. Edinburgh and London, 1955. 188
- 9 Lance J. Feeding of zooplankton in diluted seawater. Nature, 1964, 201: 100~101
- 10 Gamble G C. Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North Sea. Mar Biol, 1978, 49: 303~315
- 11 Ayukai T, Nishizawa S. Defecation rate vs. a possible measure of ingestion rate of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida). Bull Plankton Soc Jpn, 1986, 33: 3~10
- 12 Hart R C. Feeding rhythmicity in a migratory copepod [*Pseudodiaptomus hessi* (Mrazek)]. Freshwater Biol, 1977, 7: 1~8
- 13 Turner J T, Ferrante J G. Zooplankton fecal pellets in aquatic ecosystems. Bio Sci, 1979, 29: 670~677
- 14 Haney J F, Trout M A. Relationships between fecal pellet production and feeding in the calanoid copepod *Boeckella*. J Plankton Res, 1990, 12: 701~716
- 15 Beklemishev K. Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton. Rapp P Reum Commn int Explor Scient. Mer Mediterr, 1962, 16: 165~176
- 16 Levinton J S. Marine Biology—Function, Biodiversity, Ecology. New York, Oxford: Oxford University Press, 1995. 190~191

## Effect of concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus sinicus*

Zhang Wuchang,<sup>1</sup> Wang Rong<sup>1</sup>

<sup>1</sup>. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071

**Abstract**—Using *Platymonas halgolankeca* and *Nitzschia closterium* (Ehrenb) as food, the batch culture feeding experiments and fecal pellets production rate experiments are carried out to study the effect of food particle concentration on the feeding behavior of *Calanus sinicus*. The ingestion rate (expressed as fecal production rate) of every *C. sinicus* increased from 0 to 100 pellets /d with the increase of food concentration, even when the food concentration was very high (200 000 and 380 000 cells/cm<sup>3</sup> for *P. halgolankeca* and *N. closterium* respectively).

**Key words** *Calanus sinicus*, ingestion rate, fecal pellet