

太湖长刺溞对浮游植物摄食的生态学研究^{*}

张 钰^{1,2}, 谷孝鸿^{1**}, 何 俊^{1,2}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 实验用食物浓度差减法研究了太湖长刺溞(*Daphnia longispina*)对浮游植物的摄食率及影响因素。在食物为原位湖水中的浮游植物, 温度为 20°C, 光照为 2.98×10^3 lux(光暗比 12:12)条件下, 测得长刺溞对水柱中浮游植物的摄食率为 0.0011–0.0245 μg/(ind·h)。长刺溞摄食率随其种群密度增大而先增后降, 呈良好抛物线分布(R^2 为 0.8836)。长刺溞摄食率随食物浓度的增加而增大, 呈良好的线性关系($R^2=0.8586$)。长刺溞在黑暗条件下的摄食率高于光照条件下($P<0.05$, t 检验)。长刺溞可有选择性地摄食栅列藻和小环藻等, 选择指数分别为 0.5425、0.5079, 而对丝藻的选择指数为 -0.7039。

关键词: 太湖; 长刺溞; 浮游植物; 摄食率

Feeding ecology of *Daphnia longispina* grazing on phytoplankton in Lake Taihu

ZHANG Yu^{1,2}, GU Xiaohong¹ & HE Jun^{1,2}

(1: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China)

(2: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

Abstract: Present/absence method(observed chlorophyll-a content of nature lake phytoplankton with and without addition of *Daphnia*)were used to estimate grazing capacity of *Daphnia longispina* grazing on phytoplankton in Lake Taihu in April, 2006. The results showed that the ingesting rate was 0.0011–0.0245 μg/(ind·h). There was very nice regression connection between density of *D. longispina* and ingesting rate($R^2=0.8836$). It was parabola which had maximum value. The ingesting rate of *D.longispina* and food concentration had a linearity connection($R^2=0.8586$). The ingesting rate of *D.longispina* in the present experiments was higher in the dark groups than that of the light groups($P<0.05$, t test).*D.longispina* grazed most effectively on phytoplankton such as *Scenedesmus* and *Cyclotella*, the selective feeding indices were 0.5425 and 0.5079. However, *D.longispina* did not like to eat *Ulothrix*, the selective feeding index was -0.7039.

Keywords: Lake Taihu; *Daphnia longispina*; phytoplankton; ingesting rate

浮游动物是水生生态系统中能量从初级生产者向高级消费者传递的中间枢纽, 它们可以通过直接捕食^[1]和改变环境营养状况^[2]来影响浮游植物种类组成和丰度。长刺溞(*Daphnia longispina*)是一种大型枝角类, 广泛分布在池塘和湖泊中, 春季在太湖梅梁湾形成优势种。本文用构建微型生态系统(microcosm)的方法, 试图揭示长刺溞对浮游植物的摄食率及影响因素, 这对认识太湖浮游动物和浮游植物之间的关系和对深入理解湖泊生态系统的能流和物流有重要意义。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用长刺溞源自 2006 年 3 月采于太湖梅梁湾口中国科学院太湖湖泊生态系统研究站(太湖站)采样

* 江苏省自然科学基金项目(BK2002148)资助. 2006-12-14 收稿; 2007-01-26 收修改稿. 张钰, 男, 1983 年生, 硕士研究生;
E-mail: yuzhang@niglas.ac.cn.

** 通讯作者; E-mail: xhgu@niglas.ac.cn.

栈桥, 取同一母体的后代用栅列藻(*Scenedesmus*)配合面包酵母(baker's yeast)做饵料^[3]连续培养, 获得供实验用的成溞。实验于2006年4—5月在太湖站实验室进行。实验前用1.5mm孔径的筛网筛选出体长大于1.5mm的溞, 放置于过滤的湖水(Whatman GF/C滤膜过滤)中驯化排空肠道4h。实验用湖水亦取自太湖站采样栈桥, 用64μm网目的尼龙筛绢过滤获得。

1.2 实验方法

1.2.1 长刺溞种群密度对其摄食率的影响 将实验用水装入已编号的容量为1L的烧杯中, 设置7个长刺溞种群密度梯度(20ind./L、30 ind./L、40 ind./L、50 ind./L、60 ind./L、80 ind./L、100 ind./L), 根据该梯度加入长刺溞。用不加长刺溞的作为对照组。实验的处理组和对照组均设3个重复。留取部分原初水样, 用于浮游植物鉴定和叶绿素a测定。实验共进行3次。实验在光照培养箱中完成, 温度设置为20℃, 光照设置为 2.98×10^3 lux, 光暗比为12:12, 实验持续时间为24h。实验结束时, 各烧杯水样均取水测定叶绿素a含量和鉴定浮游植物。叶绿素a用以丙酮为萃取液的分光光度法测定。浮游植物是通过镜检计数得到密度, 并由此换算生物量。

1.2.2 浮游植物食物浓度对长刺溞摄食率的影响 本实验的浮游植物食物浓度设定为5个梯度, 梯度以上的实验用水为基础加用GF/C滤膜过滤湖水按不同比例混合获得。每个梯度设3个对照组, 3个处理组, 对照组中不加长刺溞, 处理组中加入60只长刺溞。实验共进行3次。实验方法和条件同1.2.1。

1.2.3 光暗条件对长刺溞摄食率的影响 本实验分为24h全光照组和24h全黑暗组(用铝箔包裹), 每组均设3个对照组和3个处理组, 对照组中不加长刺溞, 处理组中加入60只长刺溞。实验方法和条件同1.2.1。

1.3 计算方法

长刺溞对浮游植物摄食率的计算公式为^[4-5]: $G=F \times (C_t - C_0) \times \ln(C_t / C_0)$ (1)

式中: G 为摄食率(μg/(ind·h)), 指浮游动物个体在单位时间里所捕食的浮游植物的量(用chl.a代替); F 为等于 $(1/t) \times (V/N) \times \ln(C_t / C_{tf})$; V 为试验用水的体积(ml); N 为放入该水体中的实验动物总数(ind.); C_t 为t h后对照组中的浮游植物浓度(μg/L); C_{tf} 为t h后处理组中的浮游植物浓度(μg/L); C_0 为实验开始时水样中的浮游植物浓度(μg/L)。

长刺溞对某种浮游植物的选择性摄食的选择指数采用Ivlev^[4]的计算式, 即: $S_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$ (2) 式中: S_i 为选择性指数; r_i 为某种浮游植物在被浮游动物摄食的全部浮游植物中所占比例, 本试验结束后试验烧杯中浮游植物的减少量即为浮游动物的摄食量; p_i 为试验开始时试验烧杯中某种浮游植物与全部浮游植物的比例。

2 结果与讨论

2.1 实验水体中浮游植物的主要类群

实验采集太湖原水的浮游植物主要类群包括绿藻门的栅列藻(*Scenedesmus*), 卵胞藻(*Oocystis*)和丝藻(*Ulothrix*); 硅藻门的小环藻(*Cyclotella*); 隐藻门的蓝隐藻(*Chroomonas*)和隐藻(*Cryptomonas*)。

2.2 长刺溞种群密度对其摄食率的影响

实验的对照以及实验结束后各种群密度下叶绿素a的变化(图1)。在对照组和处理组之间进行t检验, 均发现 $P < 0.05$, 可见长刺溞的摄食对浮游植物的生物量具有显著性影响, 且种群密度越高影响越明显, 即在一定的浮游植物密度下, 长刺溞种群密度越高种群总摄食量越大。其结果与徐立蒲等对其他浮游动物的研究具有相似的规律^[6]。

用公式(1)计算出长刺溞对浮游植物摄食率, 并进行回归分析(图2), 其变化轨迹是先升后降的抛物线, 其方程分别为: $G = -3 \times 10^{-6}D^2 + 4 \times 10^{-4}D - 0.0111(R^2 = 0.8836)$ (G 为长刺溞摄食率, D 为长刺溞种群密度)。经计算滤摄食率随种群密度变化的拐点出现在种群密度为66.67 ind./L时, 即当种群密度小于该值时, 摄食率随种群密度的增大而增大; 当种群密度大于该值时, 摄食率随种群密度的增大而减小。Roman等认为, 浮游动物种群密度相对较低时, 尚未形成群体效应(quorum sensing), 其摄食率较低, 随着浮游动物种群密度的增加, 摄食率增大; 但当浮游动物种群密度增加到一定程度后, 过高的密度造成的种间竞争扰乱了其摄食行为, 再增加密度反而导致其摄食率降低^[7]。

2.3 食物浓度对长刺溞摄食率的影响

该实验设置的浮游植物食物浓度范围为 2.34–32.33 μg/L。计算得出不同食物浓度下的摄食率(图 3)，对结果进行回归分析，得到太湖长刺溞摄食率和浮游植物食物浓度的线性回归方程为： $y=0.0004x+0.0025(R^2=0.8586)$ ，其中 x 为浮游植物食物浓度，即摄食率随浮游植物食物浓度的升高而线性增大。Frost 的经典文献阐明了摄食率和食物浓度之间关系的基本原理，在没有其它限制因子的情况下，摄食率随着食物浓度的提高而线性地增大。但由于食物捕获和消化的过程中，消化器官容积的限制和消化所需的时间，导致动物的摄食率有物理和生理上的上限，若食物浓度继续提高，摄食率即保持稳定或降低^[11]。本文设置的最大食物浓度为 32.33 μg/L，显然未达到饱和浓度。何志辉等提到枝角类的饱和浓度在 70.65–235.5 μg/L 之间^[10]。

而长刺溞滤水率(图 4)可见，浮游植物食物浓度对滤水率有显著影响($P<0.05$, t 检验)。长刺溞滤水率在食物浓度小于 4.51 μg/L 时，随食物浓度的增加而增大，当食物浓度达到 4.51 μg/L 时长刺溞不再增加它的滤水率。Lampert 研究表明蚤状溞(*D. pulex*)的滤水率随着食物浓度的降低而增加，直到一个“初始限水平”(incipient limiting level)^[8]，动物不能再增加它们的滤水率。Lampert 和 Schober 等报导溞属(*Daphnia*)的最低食物浓度约在 1.724 μg/L^[9]。何志辉提到的枝角类最低食物浓度范围为 0.0628–5.966 μg/L^[10]。

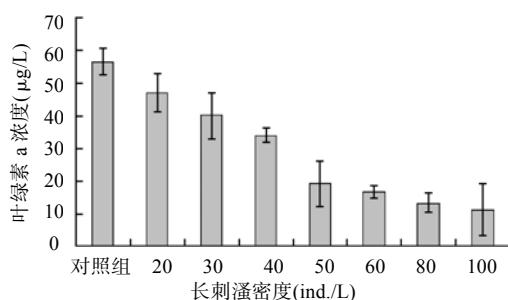


图 1 不同长刺溞密度作用下实验水体中的叶绿素
Fig.1 Chl.a value under the different density of *D. longispina*

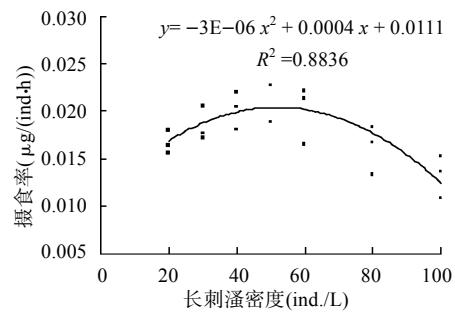


图 2 长刺溞种群密度对其摄食率的影响
Fig.2 The effects of population density on ingesting rate of *D. longispina*

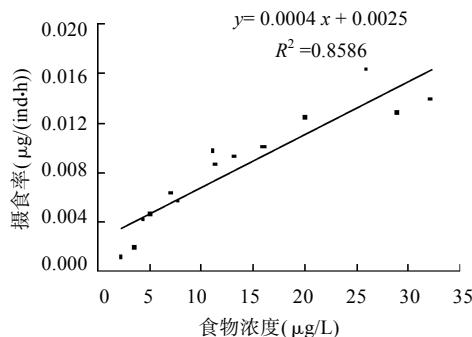


图 3 长刺溞在不同食物浓度下的摄食率
Fig.3 Ingesting rate under different food concentration

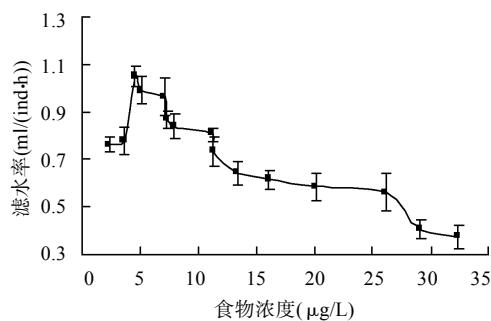


图 4 长刺溞在不同食物浓度下的滤水率
Fig.4 Clearance rate under different food concentration

2.4 光暗条件对长刺溞摄食率的影响

全光照和全黑暗条件下，长刺溞的摄食率(表 1)表明，黑暗条件下的摄食率均高于光照条件下($P<0.05$, t 检验)。王岩等发现蒙古裸腹溞(*Moina mongolica*)在黑暗条件下的滤水率和摄食率均较在正常昼夜周期下的高^[12]。江天久等研究全黑暗条件下腹刺纺锤水蚤(*Acartia spinicanda*)的摄食率大于全光照条件下^[13]。

赵文等研究表明在自然光照下，蒙古裸腹蚤对小球藻的摄食强度在 7: 00–11: 00 和 15: 00–19: 00 最高^[14]。虽然枝角类其单眼和复眼等视觉器官并不是用于寻觅食物的，但在感应光照条件的变化中会调节胸肢的摆动速率，从而控制摄食强度。显然光照也能影响浮游动物的摄食，但关于光照影响浮游动物摄食的机制尚不是完全清楚。

2.5 长刺蚤对浮游植物的摄食选择性

长刺蚤对浮游植物有一定的摄食选择性(表 2)，对栅列藻和小环藻的选择指数达到了 0.542 和 0.5079；而对隐藻和丝藻的选择指数则分别为 -0.1248 和 -0.7039。可以看出长刺蚤更喜爱摄食栅列藻和小环藻，而对隐藻，尤其是对丝藻表现出一定的排斥性。Gliwica 等^[15]就提出蚤(*Daphnia* spp.)取食的食物大小一般小于 40–50 μm。Hélène 等^[16]实验表明蚤属(*Daphnia*)为优势的浮游动物群落可以摄入的藻类范围为 28–78 μm。最新研究表明蚤(*Daphnia*)的摄食率也和食物质量有关，François 等^[17]发现 *D.galeata* 的滤水率会随食物中的 C:P 比增加而增大。丝藻由于其个体大，且营养价值低，而不被长刺蚤所喜欢。

综合而言，浮游动物滤水率和摄食率除了受浮游动物种群密度、浮游植物食物浓度和光照影响外，温度，胸肢的运动频率，浮游动物体长，食物颗粒的大小，食物的化学性质，动物的营养史等也都对浮游动物的摄食率有着重要影响^[14]。因此浮游动物滤水率和摄食率各作者之间出入较大。综合本文研究结果，可知太湖长刺蚤对浮游植物的滤水率的范围为 0.2089–1.0517 ml/(ind·h)，摄食率的范围为 0.0011–0.0245 μg/(ind·h)。对比前人做的一些枝角类滤水率结果(表 3)，本文的结果处在文献报道的范围之内。

表 1 全光照和全黑暗条件下长刺蚤的摄食率

Tab.1 The ingesting rate of *D. longispina*
in light and dark

编号	摄食率 (μg/(ind·h))	
	光照组	黑暗组
1	0.0173	0.0213
2	0.0180	0.0223
3	0.0178	0.0244

表 2 长刺蚤对主要浮游植物摄食的选择指数

Tab.2 Selection index of *D.longispina* feeding on
the major phytoplankton in Lake Taihu

种类	选择指数
蓝隐藻	0.3245
隐藻	-0.1248
小环藻	0.5079
栅列藻	0.5425
丝藻	-0.7039
卵胞藻	0.3708

表 3 部分枝角类的滤水率

Tab.3 The clearance rate of some cladoceran species

种类	温度 (℃)	食物条件	滤水率 (ml/(ind·h))	文献来源
大型蚤(<i>D.magna</i>)	20.0	<i>Chlorella vulagratis</i> (7.5×10^4 ind./ml)	0.282 $L^{2.20}$	McMahon ^[18]
蚤状蚤(<i>D.pulex</i>)	18.0	<i>Aflos-aquac</i> (4×10^3 ind./ml)	0.060 $L^{3.01}$	Holm et al ^[19]
	22. 1	<i>in situ</i> experiment	0.818 $L^{2.13}$	Haney ^[20]
长刺蚤(<i>D. longispina</i>)		<i>Chlorella</i> (3. 432–12. 688 mg/L)	0. 270–0.508	唐洪玉等 ^[21]
盔形蚤(<i>D.galeata</i>)		<i>in situ</i> experiment	2.5	François et al ^[17]

“L” 表示浮游动物体长，单位为mm，如 $L^{2.20}$ 表示浮游动物体长为2.20mm。

致谢：感谢周万平老师，陈宇炜老师，陈非洲老师，杨贵军博士，钱荣树工程师等在实验过程中给予的大力帮助。

3 参考文献

- [1] Abrentes N, Antunes SC, Pereira MJ. Seasonal succession of cladocerans and phytoplankton and their interaction in a shallow eutrophic lake(Lake Vela, Portugal). *Actea Oecologia*, 2006, **29**: 54-64.
- [2] Lau SSS, Lane SN. Nutrient and grazing factors in relation to phytoplankton level in a eutrophic shallow lake: the effect of low macrophyte abundance. *Water Research*, 2002, **36**: 3593-3601.
- [3] 王 岩, 李 轩. 不同食物组合与投喂方法对蒙古裸腹溞生长和生殖的影响. *水产学报*, 2004, **28**(3): 343-346.
- [4] 赵 文, 董双林. 盐碱池塘巧华哲水蚤对浮游植物的摄食生态研究. *生态学报*, 2002, **22**(5): 682-687.
- [5] Lionard M, Azemar F. Grazing by meso- and micro zooplankton on phytoplankton in the upper reaches of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2005, **64**: 764-774.
- [6] 徐立蒲, 何志辉. 模拟工厂化培养蒙古裸腹溞的试验研究 I . 蒙古裸腹溞摄食小球藻和酵母时的摄食率、食物保证度和生产量. *大连水产学院学报*, 2001, **16**(3): 175-180.
- [7] Roman MR, Rublee PA. Containment effects in copepod grazing experiments: a plea to end the black-box approach. *Limnology and Oceanography*, 1980, **25**: 982-990.
- [8] Lampert W. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1987, **21**: 483-490.
- [9] Lampert W, Schober U. The importance of “threshold” food concentrations. *Limnology and Oceanography*, 1980, **21**: 264-267.
- [10] 何志辉. 淡水生物学(下册). 北京: 农业出版社, 1985: 94.
- [11] Frost BW. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktivore copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 1972, **17**: 805-815.
- [12] 王 岩, 钱 红. 蒙古裸腹溞摄食强度的初步研究. *大连水产学院学报*, 1992, **15**(4): 273-283.
- [13] 江天久, 杞 桑. 广东深圳大鹏湾的桡足类腹刺纺锤水蚤对链状亚历山大藻摄食的研究. *暨南大学学报(自然科学版)*, 1994, **15**(3): 99-105.
- [14] 赵 文, 郭 莉, 徐宪仲等. 光照对蒙古裸腹溞摄食强度的影响. *生态学报*, 2005, **25**(2): 210-214.
- [15] Gliwica ZW. Filtering rates, food size selection, and feeding rates in cladocerans-another aspect of interspecific competition in filter-feeding zooplankton. London: University Press of New England, 1980.
- [16] Hélène C, Janelle MC. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, 1999, **118**: 306-315.
- [17] François D, Isabelle T. In situ filtration responses of *Daphnia galeata* to changes in food quality. *Journal of Plankton Research*, 2005, **27**(3): 227-236.
- [18] McMahon JW. Some physical factors influencing the feeding behavior of A *Daphnia magna* Straus. *Journal of Zooplankton*, 1956, **43**: 603-611.
- [19] Holm NP, Ganf GG ,Shapiro J. Feeding and assimilation rates of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*. *Limnology and Oceanography*, 1983, **28**: 677-687.
- [20] Haney JF. Regulation of cladoceran filtering rate in nature by body size, food concentration and diel feeding patterns. *Limnology and Oceanography*, 1985, **30**: 397-411.
- [21] 唐洪玉, 周小河, 姚维志. 长刺溞对两种单细胞藻类牧食力研究. *西南农业大学学报*, 2001, **23**(4): 329-332.