

枝角类摄食生物学研究中的几个问题

王 岩

(青岛海洋大学 青岛 266003)

摘要 分别讨论了研究方法, 蚤的种类和个体大小, 食物条件, 溶氧, 温度, 光照, 盐度等因素以及昼夜节律对枝角类摄食的影响。指出: (1) 枝角类的滤水, 摄食是受多因素制约的复杂过程, 不同方法, 不同条件下对不同种类得出的结果往往差别很大, 在数据的分析, 比较和引用时应特别注意; (2) 滤水率, 摄食率和日粮的含义不同, 其中日粮能较全面地反映出摄食强度; (3) 枝角类对食物具有选择性, 试验得到的滤水率是蚤的“有效滤水率”, 其一般较胸肢的实际滤水率低。因此认为引用文献中数据分析评价枝角类滤水和摄食对特定水体营养结构及功能的作用时须慎重, 否则将产生较大偏差。

关键词 枝角类 滤水率 摄食率 日粮

枝角类摄食生物学研究对于了解淡水水体, 尤其是湖泊, 水库等大型水体的营养结构与功能具有重要的意义, 近四十余年来, 国内外已分别针对不同种类, 从不同角度做了大量工作。但由于试验对象, 方法及条件的差别, 这些研究结果变化很大, 以至影响到不同工作间的比较和数据在自然水体管理中的应用。下面, 根据我们在实际工作中的体会, 就枝角类摄食生物学研究中常见的几个问题进行讨论, 以期对国内今后此方面工作的进一步开展有所裨益。

1 研究枝角类摄食强度的方法

根据定量技术的差别, 枝角类摄食强度的测定方法通常可分为两类:

1.1 早期研究枝角类摄食的常用方法是使受试蚤在特定环境条件下摄食一段时间, 用颗粒计数器或在显微镜下定量试验始, 终容器中食物数量的变化, 按公式:

$$(1) f = V(\ln C_0 - \ln C_t) / nt$$

其中, f : 滤水率(ml/个蚤·h)

C_0 : 初始时食物密度(个细胞/ml)

C_t : 结束时食物密度(个细胞/ml)

t : 试验时间(h)

V : 试验水体体积(ml)

n : 蚤的数目

\ln : 自然对数。

$$(2) I = f(C_0 + C_t) / 2$$

其中, I : 摄食率(个细胞/个蚤·h)。

$$\text{或 } I' = fB(C_0 + C_t) / 2$$

其中, I' : 摄食率(mg/个蚤·h)。

B : 每个食粒生物量或重量
(mg/个食粒)

$$(3) \text{日粮} = (I' / W) \times 100\%$$

其中, W : 蚤的体重(mg)

计算蚤的滤水率, 摄食率和日粮^[1]。由于显微镜定量方法有一定误差, 故试验时间一般较长(4-24h不等), 其间食物(单细胞藻)的增殖和

第一作者介绍: 王 岩, 男, 32岁, 讲师, 博士;

收稿日期: 1996-09-05, 修回日期: 1997-03-05

沉附, 摄摄入的食物未经消化重新排出, 以及代谢产物的影响等都难以控制, 结果的精度较低。

此外, 上述公式是在假定试验期间食物自身不变化的前提下得出, 这在以单细胞藻为食物时显然与实际情况不符。倘若不计摄的存在对藻细胞增殖速度的影响, 则:

无摄食情况下藻的数量变动满足下式:

$$C_t = C_0 e^{ut}$$

其中 u : 藻的种群增长率。

摄食情况下藻的数量变动满足下式:

$$C_t = C_0 e^{rt}$$

其中 r : 藻的种群变化率, 这里

$$r = (u - f/V)_c$$

即 $C_t = C_0 e^{(u-f/V)t}$ 。

整理得修正公式:

$$f = V(\ln C_0 - \ln C_t + ut) / t$$

1.2 同位素示踪法是目前测定滤食性浮游动物滤水和摄食的习见方法, 在现场研究浮游动物摄食方面尤显便利, 该法直接测定了摄入体内的食物数量, 因而具有较高的准确性^[2]。其原理是预先用同位素(一般为³²P 或¹⁴C)标记食物, 然后将受试摄置含标记食物的环境中摄食一段时间, 根据摄体内和食物中的放射物质量, 按下列公式(Riger, 1971)计算滤水率和摄食率:

$$(1) f = 60 \times 24 \cdot dpmc / (dpma \cdot n \cdot t)$$

其中, f : 滤水率(ml/个摄·d)

$dpmc$: 摄的放射强度(dpm)

$dpma$: 食物液的放射强度

(dpm)/ml

n : 摄的数目(个)

t : 试验时间(min)

$$(2) I = fC$$

其中, I : 摄食率(个/个摄·d)

C : 食物的密度(个细胞/ml)

或 $I' = fCB$

其中, I' : 摄食率(mg/个摄·h)。

B : 每个食粒的生物量或重量

(mg/个)

(3) 日粮: 同 1.1 之(3)

由于枝角类滤食是连续的, 其肠道内食物更替速度很快, 为避免摄摄入的同位素排出体外, 该法要求试验时间不能超过摄的肠道排空时间^[3](多为 10 - 15min, 最长不超过 30min), 这样摄原生活环境与试验环境的较大差异以及操作对摄生理产生压力都可能使摄的摄食行为在短期内反常, 结果离散性往往较大, 在试验及分析时应予特别注意。

考虑到方法 1.1 和 1.2 的局限性以及枝角类摄食的节律性特点, 近年来提出了时间序列方法。该方法是将一昼夜划分成几个连续时间段, 分别测定摄在各时间段上的摄食, 然后据下列公式计算滤水率, 摄食率和日粮:

$$(1) \text{滤水率: } f = 24 \sum f_i / n$$

其中, f : 滤水率(ml/个摄·d)

f_i : i 时间段摄的滤水率

(ml/个摄·h)。

n : 划分的时间段数。

$$(2) \text{摄食率: } I_i = f_i C_i$$

$$I = 24 \sum I_i / n$$

其中, I : 摄食率(个细胞/个摄·d)

I_i : i 时间段摄的摄食率

(个细胞/个摄·h)。

其它计算分别同方法 1.1 和方法 1.2。

时间序列方法通过加强试验频率和调整试验时间, 不仅弥补了方法 1.1 中食物藻增殖, 沉附和摄代谢产物积累的影响和方法 1.2 中试验时间过短, 摄生理状态可能不稳定的不足, 还能直接反映出摄摄食的昼夜节律, 因而准确性较高, 唯其工作量庞大, 使应用受到限制。

2 表示枝角类摄食强度的参数

枝角类摄食强度(Feeding intensity)指枝角类在单位时间内摄食食物数量的多少, 是一个综合反映枝角类摄食能力的无量纲概念, 一般以滤水率(Filtering rate), 摄食率(Feeding rate 或 Ingesting rate)和日粮(Daily forage)来具体表示。

滤水率、摄食率和日粮三者反映摄食强度的含义上是有区别的。滤水率指枝角类胸肢在单位时间内过滤水的体积(ml/个蚤·d),它仅表示胸肢滤水能力的相对大小,并不直接说明蚤摄食了多少,由于环境中食物的质量和数量变化很大,有时蚤滤水率很高,摄食量却较低;摄食指枝角类在单位时间内摄入体内的食物量(mg/个蚤·d或个食粒/个蚤·d),它在滤水率的基础上考虑了蚤胸肢滤水效率和食物对滤食的影响,较滤水率更客观地反映出摄食强度高,但仍无法比较不同个体大小的蚤摄食上的差别;日粮概念取自鱼类学,指摄食者一日内食入的食物重量占其体重的百分比,在一定程度上与“比摄食率(Specific feeding rate)同义,它综合考虑了蚤的滤水强度和频率,食物质量和数量以及蚤个体大小对摄食的影响,全面反映了蚤的摄食强度。

应注意的是:枝角类对食物有选择性,其胸肢对水体中的食粒一般并不能完全收集,当食物不合适时,采集到的食物中还有相当一部分被后腹部重新排斥回水中,因此蚤的一部分滤食活动严格讲是无效的。如果蚤对标记食物不能100%滤集和摄食,那么根据摄食量推算出的滤水率显然不含被后腹部重新排斥的那部分滤水活动,仅仅是蚤的“有效滤水率”,其相当于蚤在单位时间内可滤清标记食物的水体积,与“清滤速率”类似,而不是蚤胸肢的实际滤水率,值也较后者不同程度的低。以“有效滤水率”代替实际滤水率来反映蚤的滤水强度并据此估价蚤滤食活动对自然水体中浮游植物和细菌的影响,显然与实际存在一定差距。

3 影响枝角类摄食强度的因素

胸肢是枝角类的滤食器官,其构造与食性有关,不同种类各异。仙达蚤科(Daphnidae)种类一般先以1-3对胸肢上较粗的网状结构初步收集食物,后以4-5对胸肢上较细的网,通过表面化学活性来聚集食粒(Porter, 1983)。胸肢上具鳃囊,也是呼吸器官,因此枝角类的滤水活动,要同时满足蚤的营养需求和代谢需要

的氧气,是一个受多因素制约的复杂过程,其中已知蚤的种类和大小,食物类别和数量,温度,溶氧,光照和盐度等都有重要影响。

枝角类种类和个体大小对摄食影响很大。不同种类摄食习性不同,对食物的性质和颗粒大小要求也不同。一般较大的蚤倾向摄食较大的食粒^[5]。Burns(1968)发现几种仙达蚤科(Daphnidae)和象鼻蚤科(Bosminidae)种类的体长与能量摄入的最大食粒直径满足: $D = 22L + 4.87$ (其中,D:最大食粒的直径,L:蚤体长)^[6]的关系。同种个体滤水率和摄食率都随体长增加,而日粮恰相反,并且滤水率和体长间普遍存在类似 $f = aL^b$ (其中,f:滤水率,L:蚤的体长,a,b:常数)的相关关系^[2,3,6-12]。

食物类别和数量对枝角类滤水和摄食都有重要影响。枝角类既可通过改变壳缝间隙和后腹部的排斥运动选择食粒大小^[13],也可根据化学线索选择喜好的食物^[3]。枝角类较难摄食大的丝状蓝藻,但在能摄入的食粒范围内,一半倾向取食较大的食粒,如长刺象鼻蚤(*Bosmina longispina*)滤食直径 $5.18\mu\text{m}$ 的颗粒的效率高于滤食细菌般大小的颗粒^[14]。另外枝角类对食物还有沿习性,如蚤状蚤(*Daphnia pulex*)的初始条件对其后来的摄食产生一定影响^[11]。食物浓度对枝角类的摄食强度影响很大,当环境中食物很少,处于初限浓度(ILC)以下时,枝角类滤食的食物不能满足自身营养需要,滤水活动减弱;当食物达初限浓度后,在一定范围内,枝角类的滤水率随食物浓度增加,如当食物浓度超过 0.2mgC/ml 后,长刺象鼻蚤的滤水率与食物浓度呈下列关系: $f = 52.2C^{0.01}$ ^[14](其中,f:滤水率,C:食物浓度);当食物浓度超过临界浓度后,蚤对食物的排斥作用加强,滤水率和滤水效率开始降低,摄食率趋于稳定。不同种类的食物初限浓度和临界浓度不同。

温度对枝角类滤食作用目前尚存歧议,大部分室内试验表明一定范围内升温对蚤的滤水和摄食有促进作用。但现场试验却常发现温度对枝角类滤水率影响不明显^[12],如Dowing等(1980)就未提及温度对湖中晶萤仙达蚤(*Sida*

crystallina) 的滤水率产生影响^[8]。我们试验中发现高温下蒙古裸腹溞(*Moina mongolica*) 的摄食强度较低温下大, 但统计结果表明二者差异不显著。综合看来, 温度显然是影响枝角类滤水和摄食的重要因素之一, 温度升高, 溞的代谢加快, 一般相应使滤水率和摄食率增加, 然而当温度在溞适温范围内某一小区间内变化或者在较小范围内频繁周期性波动时, 以及环境中存在对溞摄食影响更强烈的因子如食物的作用时, 溞滤食活动对温度变化的反应则可能表现得不够敏感, 这也许就是室内试验与现场试验结论有时不一致的原因所在。

由于枝角类的胸肢同时担负呼吸的功能, 因而水中溶氧量对溞滤水率具有很大影响。大型溞(*D. magna*) 与 *D. galeata mendotae* 的滤水率与环境溶氧量均存在回归关系^[15]。可以设想, 当溶氧大幅度降低时, 枝角类为了获得代谢所需的氧气, 势必要相应加大滤水量。枝角类的胸肢在无食物的水中仍继续运动, 这种运动很大程度上可以解释成是为维持呼吸而进行的^[16]。

盐度对枝角类摄食的影响机制目前还不很清楚。王左等指出大型溞的滤水率在一定范围内随盐度升高而增加, 反之盐度继续升高则下降, 并且滤水率高峰出现的盐度与溞原生活水域的盐度有密切关系^[17]。蒙古裸腹溞的摄食强度在 5-40‰ 盐度内无显著差别, 但以 10‰ 下略高, 而 10‰ 亦接近于该溞原栖息水体的常见盐度。从现有工作来看, 枝角类的摄食很可能与其长期生活水体的盐度变化有一定微妙的内在联系。

光照也能影响枝角类的摄食强度, 我们发现蒙古裸腹溞在黑暗条件下的滤水率、摄食率和日粮均较在正常昼夜周期下的高^[4]; Nauwerck(1959) 亦报道透明溞(*D. hyaline*) 和长刺溞(*D. longispina*) 的傍晚光线微弱时摄食活动较强烈, 但光影响枝角类摄食的机理至今尚无令人满意的解释。

4 枝角类摄食的昼夜节律

枝角类一天中不同时刻的摄食强度不一

样, 存在着“昼夜节律”现象, 迄今大量研究结果都表明了这一点, 即使在连续光照或黑暗条件下, 溞(*Daphnia*) 的摄食仍然表现出昼夜节律性^[18]。大型溞和蒙古裸腹溞的摄食在一天内都出现两个高峰, 一在夜间, 另一在上午, 其中昼夜间摄食强度最高值是最低值的 1-3 倍^[4, 17]。而其它的工作则发现这一差值在大型溞表现得更大, Lynch 认为可达到 10 倍^[19]。关于枝角类摄食高峰在昼夜中出现的具体时间报道不尽一致, 可能是与特定环境中的特定的种的生态习性不同有关。诱发枝角类摄食出现昼夜节律的原因目前尚无定论, 一般认为与枝角类在自然水体中的昼夜垂直迁移有关。

综上所述, 枝角类滤水和摄食是一个易受环境影响的复杂过程, 不同试验的结果往往差别很大。因此进行枝角类的摄食研究时, 必须严格控制试验条件, 包括溞的种类、大小和生理状况, 食物的类别和数量, 温度, 光照及试验时间等等; 比较不同工作时应注意分析因试验方法、条件不同可能产生的差异; 引用文献或其它来源的数据推算, 评价枝角类滤水和摄食活动对特定水体群落营养结构及功能变化的作用时亦应考虑环境条件不同可能造成的偏差, 以及试验测出的溞的“有效滤水率”与胸肢实际滤水率涵义及实际意义间的差别, 这样才能够尽可能真实, 客观地揭示自然规律。

致谢 承大连水产学院何志辉教授审阅并修改文稿, 谨此致谢

参 考 文 献

- 1 大森培, 山田勉(罗会明译)。浮游动物生态学研究方法。北京: 海洋出版社, 1976. 275-289.
- 2 Jarvis, A. C., R. C. Harris & S. Combrink Cladoceran filtering rate-body length relations developed for a *Microcystis* dominated hypertrophic reservoir. *Journal of Plankton Res.*, 1988, 10(1): 115-131.
- 3 Demott, W. R. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnol Oceanogr*, 1982, 27: 516-527.
- 4 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.