



南沙群岛重点岛礁潟湖微型浮游动物的群落结构与摄食

赵常升^{1,2}, 刘永^{1,2}, 肖雅元², 谢志超², 王学锋³, 李纯厚^{1,2*}

(1. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广东 广州 511458;

2. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业农村部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州 510300;

3. 广东海洋大学水产学院, 广东 湛江 524088)

摘要: 潟湖是岛礁生物多样性演变的重要环境场, 在岛礁水生态系统的物质循环和能量流动中发挥重要作用, 而微型浮游动物的生态功能研究是解析南沙群岛岛礁水域潟湖生态系统初级生产力组成、流向、能量流动效率的重要研究内容之一。实验通过对南沙群岛重点岛礁渚碧礁、美济礁与永暑礁潟湖表层水域中微型浮游动物与生态环境调查, 研究了其群落结构及其与环境因子的关系, 并通过稀释培养实验研究了微型浮游动物的摄食压力。结果显示, 调查水域共发现微型浮游动物 20 种, 总丰度的范围为 320~1460 个/L, 以无壳纤毛虫丰度最高。无壳纤毛虫在渚碧礁潟湖西部水域(ZB-1) 丰度最高, 砂壳纤毛虫峰值则出现在永暑礁潟湖中部水域(YS-3), 桡足类幼体丰度最大值出现在美济礁潟湖北部水域(MJ-2)。聚类分析结果显示, 3 个岛礁潟湖中部区域的微型浮游动物群落相似度较高, 溶解氧是影响群落结构的最重要因素, 特别是对 MJ-3 站位影响最为突出。摄食实验结果显示, 3 个岛礁潟湖水域浮游植物生长率为 0.22~1.36 d⁻¹; 微型浮游动物摄食率范围为 0.22~0.60 d⁻¹, 微型浮游动物每天约摄食浮游植物现存量的 20.5%~45.1%, 相当于初级生产力的 37.1%~222.9%。研究表明, 南沙群岛 3 个岛礁不同的环境和生物因子共同影响着潟湖内微型浮游动物的摄食压力, 从而使 3 个岛礁形成了不同的微型浮游动物生物多样性演化机制或方向。

关键词: 微型浮游动物; 摄食压力; 能量流动; 生境演化; 南沙岛礁

中图分类号: S 931

文献标志码: A

生态系统的结构和功能在不同生态尺度的差异是生物多样性维持机制的研究热点之一^[1]。能量流动是生态系统最重要的功能, 浮游动物在该功能的实现中发挥着重要的上下行效应^[2]。微型浮游动物作为浮游动物类群的重要组成部分, 因其体型小(体长通常介于 20~200 μm, 主要包括原生动物、异养型鞭毛虫类和后生浮游动物的幼虫等^[3-5])、种类多、鉴定困难等因素使得学者在其生

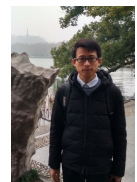
态习性、功能等方面的研究中面临诸多挑战。自 20 世纪 60 年代起, 研究人员陆续对各个海区微型浮游动物(特别是纤毛虫)的群落结构开展了较为系统的研究^[6-11]。此外, 微型浮游动物通过微食物环(microbial loop, 溶解有机物-异养细菌-微型浮游动物-中型浮游动物)的能量流动, 使溶解态的初级生产力得以传递到食物网上层^[12-13], 而微食物环是传统食物链(浮游植物-浮游动物-鱼类)

收稿日期: 2020-07-24 修回日期: 2021-02-04

资助项目: 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”专项(2018YFD0900803); 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0605); 农业农村部财政专项项目(NFZX2018); 中国水产科学研究院基本科研业务费(2020TD16); 中国水产科学研究院南海水产研究所基本科研业务费(2021SD04)

第一作者: 赵常升(照片), 从事水生生物学研究, E-mail: zhaochangsheng@scsfri.ac.cn

通信作者: 李纯厚, 从事水生生物学研究, E-mail: chunhou@scsfri.ac.cn



的重要补充。微型浮游动物对浮游植物的摄食压力因海域生境条件、生物种类组成与丰度等不同,研究不同水域生境特征下微型浮游动物的摄食研究,有助于解析典型海域的重要海洋生态过程与生态系统结构、功能的相互关系。广泛应用于微型浮游动物摄食研究中的稀释法,是以叶绿素 a 为浮游植物生物量的指标^[14-16],基于现场稀释实验研究微型浮游动物摄食压力和浮游植物的增长率^[17-19]。

南沙群岛是中国南海南部的重要岛礁,属于典型的热带海域。其中,渚碧礁、美济礁和永暑礁皆为珊瑚环礁,所形成的泻湖地理环境独特^[20-22],研究该区域的生物与环境特征将有助于深入了解岛礁生态系统物种共存机制^[23-28]。近年来,已有关于南沙群岛海域浮游动物群落特征方面的研究^[29-32],但有关微型浮游动物特别是其摄食对浮游植物调控作用的研究还鲜有涉及。

本实验对南沙群岛重要岛礁泻湖区域微型浮游动物的种类组成、丰度及其与环境因子的关系进行了研究,并基于稀释法研究了微型浮游动物的摄食压力,以期为今后深入研究南沙群岛微型浮游动物在生物多样性功能发挥、机制维持中的作用提供参考。

1 材料与方法

1.1 调查方法

2016年11月2日—11月13日,利用“南锋号”科学调查船在南沙群岛3个重点岛礁(渚碧礁、永暑礁和美济礁)开展微型浮游动物调查与摄食实验,每个岛礁礁盘内布设3个站位(图1)。同时利用船载温盐深仪(Conductivity-Temperature-Depth, CTD)、溶氧仪等仪器现场测定各站位表层水的温度、盐度、pH、溶解氧(DO)、水深和透明度等环境参数。

1.2 叶绿素 a 的测定

采集500 mL表层水样,经200 μm筛绢过滤后,用Whatman GF/F滤膜(φ 0.7 μm)抽滤后的滤膜(过滤结束时加碳酸镁饱和溶液少许),用锡箔纸包裹固定,于-20 °C保存。实验室内将滤膜置于90%丙酮溶液的5 mL离心管中超声震荡15 min,之后放入4 °C冰箱中避光萃取24 h,然后使用叶绿素荧光测定仪(Turner Designs 10-AU-005)检测叶绿素 a 浓度(mg/m³)。

<https://www.china-fishery.cn>

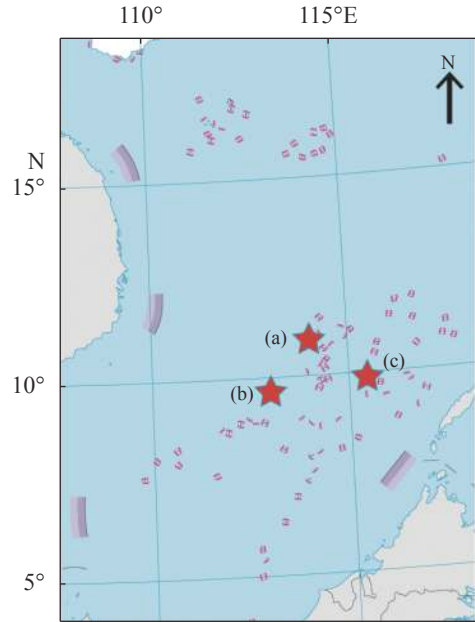


图1 微型浮游动物实验开展的三大岛礁位置图

采样站位: (a)渚碧礁(ZB-1、ZB-2、ZB-3); (b)永暑礁(YS-1、YS-2、YS-3); (c)美济礁(MJ-1、MJ-2、MJ-3)

Fig. 1 Positions of the three reefs for experiments of microzooplankton

Sampling stations: (a)Zhubi Reef (ZB-1, ZB-2, ZB-3); (b)Yongshu Reef (YS-1, YS-2, YS-3); (c)Meiji Reef (MJ-1, MJ-2, MJ-3)

1.3 微型浮游动物的固定和计数

采集2 L表层水样,经200 μm筛绢过滤后,装于白色塑料瓶中,加入适量酸性Lugol's试剂固定,使其终浓度为2%。水样于阴凉环境中静置48 h,之后用底端附有20 μm筛绢的虹吸管吸取上清液,浓缩至4 mL。于室内黑暗环境中进行镜检,每次吸取100 μL浓缩液,在合适倍数的倒置显微镜下进行微型浮游动物的种类鉴定和计数,每个样品重复3次。

按照以下公式计算各站位微型浮游动物的丰度:

$$CA = N \cdot V_1 / (V_2 \cdot V_3) \quad (1)$$

式中,CA表示各站点微型浮游动物总丰度(个/L);N为镜检吸取得到的个体数;V₁为浓缩水样的体积(L);V₂为镜检吸取水样的体积(L);V₃为采集水样的体积(L)。

1.4 稀释培养实验

稀释培养实验参考Landry等^[17]的方法加以优化。实验所需培养瓶先置于10%盐酸中浸泡10 h,再用超纯水洗净后风干。现场采集30 L表层海水,

经 200 μm 筛绢预过滤 (除去大型颗粒) 后装于干净塑料桶中, 得到实验用天然海水。将一部分天然海水用 Whatman GF/F (ϕ 0.7 μm) 滤膜过滤, 制备无颗粒海水。将无颗粒海水按照 0:1、1:3、1:1 和 3:1 的比例与天然海水混合, 每个稀释比例设 2 个平行样, 分装于干净的培养瓶中, 培养体积为 2 L。之后将培养瓶放入流动海水培养箱中, 控制样品温度与自然水温一致, 在科考船甲板露天培养 24 h。培养前后, 每个培养瓶摇匀后采集 500 mL 水样, 于实验室分别测定其叶绿素 a 浓度。

1.5 微型浮游动物群落聚类分析

采用数据统计软件 IBM SPSS Statistics 21.0 对各站位的微型浮游动物群落进行聚类分析, 所用方法为组间联接, 度量标准区间为平方 Euclidean 距离。

1.6 微型浮游动物群落和环境因子的关系分析

应用 CANOCO 5.0 软件中的典范对应分析方法 (canonical correspondence analysis, CCA) 分析微型浮游动物与环境因子之间的关系。首先, 筛选出现频率 ≥ 3 个的站位且丰度比例 $\geq 1\%$ 的纤毛虫种类丰度数据, 以保证进入 CCA 排序的种类能反映出整个浮游纤毛虫群落的特征。其次, 浮游纤毛虫种类丰度数据、环境因子数据经 $\lg(x+1)$ 进行标准化转换。最后, 分别应用 SPSS 21 和 Primer 5 完成 Spearman 相关性分析和 BIOENV 分析, 以分析环境因子对微型浮游动物群落结构影响的相对重要性。

1.7 稀释法分析微型浮游动物的摄食压力

根据稀释法原理, 浮游植物的生长遵循指数方程:

$$\text{AGR} = \mu - g = \ln(P_t/P_0) \quad (2)$$

式中, AGR 表示表观生长率 (d^{-1}); μ 为浮游植物的生长率 (d^{-1}); g 为微型浮游动物的摄食率 (d^{-1}); P_0 和 P_t 分别表示培养前后叶绿素 a 的浓度 (mg/m^3); t 为培养时间 (d)。

不同稀释因子下表观生长率与稀释因子的关系式:

$$\text{AGR} = \mu - g = \ln(P_t/P_0)/t = \mu - d \cdot g \quad (3)$$

式中, d 为稀释因子 (天然海水占混合海水的比例), 对二者进行线性回归, 所得的截距与斜率的绝对值分别对应浮游植物生长率 (μ) 和微型浮游动物摄

食率 (g)。

关于微型浮游动物对浮游植物现存量的摄食压力 ($P_i, \%$) 及对初级生产力的摄食压力 ($P_p, \%$), 计算公式:

$$P_i = 1 - e^{-gt} \times 100\% \quad (4)$$

$$P_p = \frac{[e^{\mu t} - e^{(\mu-g)t}]}{e^{\mu t} - 1} \times 100\% \quad (5)$$

2 结果

2.1 研究海区的环境特征

3 个岛礁附近调查站位的水环境参数表明, 温度、透明度变化较小, 叶绿素和溶解氧、水深变化幅度较大, 其他因子变化幅度居中 (表 1)。海区的表层水温变化范围为 28.7~29.3 $^{\circ}\text{C}$, 盐度变化范围为 31.74~32.80, pH 为 8.14~8.81, 叶绿素 a 浓度介于 0.045~0.216 mg/m^3 。所调查的 3 个岛礁水温、盐度、pH 与溶解氧稳定且相近。叶绿素 a 浓度在渚碧礁附近海域最高, 而美济礁礁盘海域最低。

2.2 微型浮游动物群落组成及与环境因子的关系

微型浮游动物种类组成 本次调查共鉴定出微型浮游动物 20 种, 隶属于 4 目, 分别为刺钩目 (Haptorida)、寡毛目 (Oligotrichida)、砂壳目 (Tintinnida) 纤毛虫和桡足类无节幼体 (Nauplius larva), 其中寡毛目在生物量上占明显优势, 而砂壳目纤毛虫在种类上占优势 (表 2)。在所有微型浮游动物种类中, 球形急游虫 (*Strombidium globosaneum*) 和桡足类无节幼体在 3 个岛礁的所有站位均有出现。其中, 双环栉毛虫 (*Didinium nasutum*) (ZB-1, ZB-3)、尖底类瓮虫 (*Amphorellopsis acuta*) (ZB-2, ZB-3) 和四线类瓮虫 (*Amphorides quadrilineata*) (ZB-1) 仅出现在渚碧礁泻湖水域, 球果螺体虫 (*Laboea strobila*) (YS-1, YS-2) 和梯形网梯虫 (*Climacocylis scalaria*) (YS-2) 仅出现在永暑礁泻湖水域, 迅捷中缢虫 (*Mesodinium velox*) (MJ-3) 和管状真铃虫 (*Eutintinnus tubulosus*) (MJ-1) 仅出现在美济礁泻湖水域。

调查水域微型浮游动物的总丰度范围为 320~1460 个/L, 其中无壳纤毛虫 (*Ciliated ciliate*) 的变动范围为 220~1360 个/L, 在渚碧礁的泻湖西部 (ZB-1) 最为丰富; 砂壳纤毛虫 (*Aloriccate ciliates*) 的变动范围是 20~220 个/L, 在永暑礁的泻湖中部 (YS-3) 出现最大值; 桡足类幼体的变动范围是

表1 各站位水环境参数

Tab. 1 Water environment parameters at each station

站位 station	经纬度 longitude and latitude	水深/m depth	透明度/m transparence	水温/°C temperature	盐度 salinity	pH	溶解氧/(mg/L) DO	叶绿素a浓度/(mg/m ³) Chl.a concentration
ZB-1	10°55'7"N, 114°4'26"E	27	8	29.1	32.61	8.41	5.94	0.117
ZB-2	10°55'31"N, 114°5'14"E	27	8	29.1	32.52	8.47	5.90	0.099
ZB-3	10°55'49"N, 114°5'30"E	3	3	28.7	32.60	8.25	6.11	0.216
YS-1	9°35'43"N, 112°57'38"E	24	10	28.7	31.74	8.14	5.80	0.089
YS-2	9°33'57"N, 112°54'57"E	24	8	28.8	32.26	8.14	5.77	0.088
YS-3	9°35'53"N, 112°58'46"E	28	8	28.8	32.42	8.26	5.57	0.091
MJ-1	9°54'23"N, 115°32'46"E	17	10	29.3	32.80	8.81	5.93	0.042
MJ-2	9°55'10"N, 115°32'58"E	23	13	29.0	32.79	8.79	5.97	0.079
MJ-3	9°54'40"N, 115°32'32"E	20	9	29.0	32.62	8.40	6.06	0.045

注: ZB. 渚碧礁, YS. 永暑礁, MJ. 美济礁

Notes: ZB. Zhubi Reef, YS. Yongshu Reef, MJ. Meiji Reef

表2 各站位微型浮游动物的种类组成

Tab. 2 Species composition of microzooplankton of experimental stations

种类 species	站位 stations								
	ZB-1	ZB-2	ZB-3	YS-1	YS-2	YS-3	MJ-1	MJ-2	MJ-3
刺钩目 Haptorida									
1. 迅捷中缢虫 <i>Mesodinium velox</i>									+
2. 双环栉毛虫 <i>Didinium nasutum</i>	+		+						
寡毛目 Oligotrichida									
3. 球果螺体虫 <i>Laboea strobila</i>				+	+				
4. 纤细拟曳尾虫 <i>Paratontonia gracillima</i>		+	+				+		
5. 丁丁急游虫 <i>Strombidium tintinnodes</i>	+	+	+	+	+		+	+	+
6. 球形急游虫 <i>Strombidium globosaneum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7. 锥状急游虫 <i>Strombidium conicum</i>	+	+	+	+	+	+	+		+
8. 急游虫 <i>Strombidium sp.</i>					+	+			+
砂壳目 Tintinnida									
9. 尖底类瓮虫 <i>Amphorellopsis acuta</i>		+	+						
10. 四线类瓮虫 <i>Amphorides quadrilineata</i>	+								
11. 贪食纤口虫 <i>Chaenea vorax</i>	+	+		+					
12. 梯形网梯虫 <i>Climacocylis scalaria</i>					+				
13. 酒杯类管虫 <i>Dadayiella ganymedes</i>		+		+		+			
14. 拉鲁网膜虫 <i>Epiplocylys sargassensis</i>								+	
15. 管状真铃虫 <i>Eutintinnus tubulosus</i>							+		
16. 杆状真铃虫 <i>Eutintinnus stramentus</i>			+	+			+		
17. 卵形类杯虫 <i>Metalylis oviformis</i>					+		+		
18. 三亚条纹虫 <i>Rhabdonella sanyahensis</i>						+			+
19. 纤弱细翁虫 <i>Steenstrupiella gracilis</i>	+			+		+			
20. 桡足类无节幼体 Nauplius larva	+	+	+	+	+	+	+	+	+
种类数 species number	8	8	8	9	8	7	8	4	7
个体数 individual number	73	30	34	27	35	28	27	16	18
丰度/(个/L) abundance	1460	600	680	540	700	560	540	320	360

注: +. 出现过

Notes: +. appeared

20~80 个/L, 最大值出现在美济礁泻湖北部 (MJ-2) (图 2)。无壳纤毛虫是 3 个岛礁丰度最高的种类。

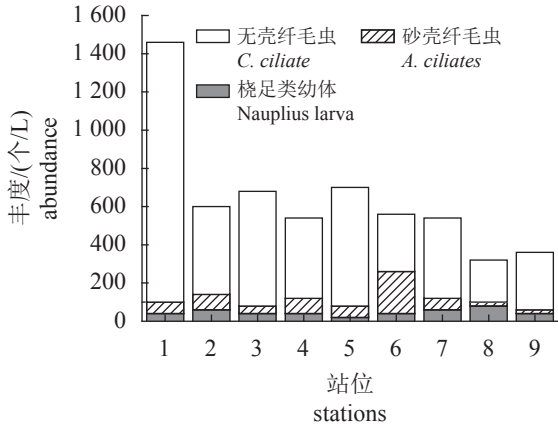


图 2 各站位微型浮游动物丰度

Fig. 2 Microzooplankton abundance of experimental stations

- 1. ZB-1, 2. ZB-2, 3. ZB-3, 4. YS-1, 5. YS-2, 6. YS-3, 7. MJ-1, 8. MJ-2, 9. MJ-3

微型浮游动物群落聚类分析 各站点微型浮游动物群落聚类分析结果显示, ZB-2 和 MJ-1 站位之间的微型浮游动物群落聚为一类, 且聚类程度最高。YS-2、MJ-2、ZB-1 和 YS-3 站位的微型浮游动物群落聚类程度较低 (图 3)。渚碧礁泻湖西部 (ZB-2) 与美济礁泻湖南部 (MJ-1) 站位的微型浮游动物种类组成相似度较高, 渚碧礁泻湖中部 (ZB-3) 与永暑礁泻湖西部站位水域相似度较高 (YS-1)。

微型浮游动物群落和环境因子的关系分析 由于 3 个岛礁各自附近的实验站位生境差异 (表 1) 和微型浮游动物群落结构差异 (表 2), 影响微型浮游动物群落变化的环境因子作用亦有所变化。首先, CCA 典范对应分析表明, 溶解氧、pH、透明度是影响微型浮游动物群落变化的主要因素, 其中以溶解氧的作用最大, 水深、水温、盐度和叶绿素 a 的作用次之 (图 4)。溶解氧与第 1 排序轴呈负相关, pH、透明度与第 2 排序轴呈正相关。第 1 排序轴反映了溶解氧在图上从左往右浓度减小, 而第 2 排序轴反映了 pH 和透明度从下往上不断增加。此外, 溶解氧对 MJ-3 站位的影响最大。其次, 不同礁盘水域的环境因子对微型浮游动物的作用大小不同, 如 pH 对美济礁的影响较大, 而水深是影响永暑礁微型浮游动物的一个重要因素; 叶绿素 a 则是影响渚碧礁的主要因子。

Spearman 相关性分析表明, 微型浮游动物群落丰度 (N) 与叶绿素 a 浓度呈显著正相关 ($P < 0.05$),

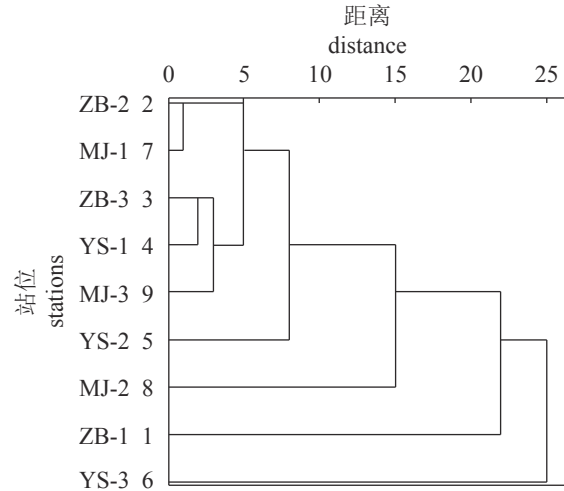


图 3 各站点的微型浮游动物的聚类分析

Fig. 3 Dendrogram of the microzooplankton communities in each station from three islands and reefs

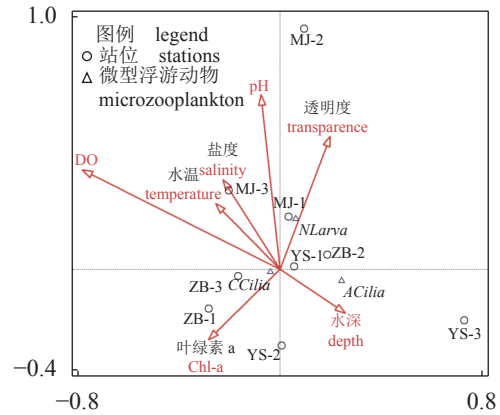


图 4 微型浮游动物群落与环境因子关系的 CCA 二维排序图

Fig. 4 CCA two-dimensional plot showing the relationship between microzooplankton communities and environmental variables

与海水透明度呈极显著负相关 ($P < 0.01$) (表 3)。BIOENV 模块分析显示 (表 4), 影响微型浮游动物群落空间分布的环境因子主要有透明度、盐度、叶绿素 a 浓度、溶解氧和水深。在最匹配的 10 组变量中, 透明度和盐度的作用比较明显。

2.3 浮游植物生长率及微型浮游动物对其摄食压力的影响

稀释法实验的回归结果表明, 永暑礁、美济礁和渚碧礁各岛屿 3 个站位的总体浮游植物生长率 (μ) 的范围均在 $0.22 \sim 1.36 \text{ d}^{-1}$ 之间, 以渚碧礁泻湖西部站位 (ZB-2) μ 值最大, 其余均小于 1.00 d^{-1}

表 3 采样站位环境因子与微型浮游动物丰度 (N)、种类数 (S) 的 Spearman 相关性

Tab. 3 Spearman correlations between environmental variables and microzooplankton abundances (N), and species number (S) in sampling stations

	水深/m depth	透明度/m transparence	水温/°C temperature	盐度 salinity	pH	溶解氧 DO	叶绿素a浓度/(mg/m ³) Chl a concentration
丰度 N	0.333	-0.817**	-0.055	-0.402	-0.357	-0.201	0.703*
种类数 S	-0.009	-0.177	-0.207	-0.495	-0.405	-0.229	0.312

注: “*”表示差异性显著($P < 0.05$), “**”表示差异性极显著($P < 0.01$)Notes: “*” indicates significant difference ($P < 0.05$), and “**” indicates extremely significant difference ($P < 0.01$)

表 4 采样站位环境因子与微型浮游动物丰度的 BIOENV 分析

Tab. 4 BIOENV analysis between the environmental variables and microzooplankton abundances in sampling stations

排序 sort	相关系数R correlation coefficient	变量组 selections
I	0.159	2, 4
II	0.153	4, 7
III	0.136	2, 4, 6
IV	0.117	2, 4, 6, 7
V	0.114	4
VI	0.103	2, 4, 7
VII	0.100	1, 2, 4
VIII	0.100	4, 6, 7
IX	0.096	1, 4, 7
X	0.096	1, 2, 4, 7

注: 1. 水深, 2. 透明度, 3. 水温, 4. 盐度, 5. pH, 6. 溶解氧, 7. 叶绿素a

Notes: 1. depth, 2. transparence, 3. temperature, 4. salinity, 5. pH, 6. DO, 7. Chl.a

(表 5)。每个岛礁 3 个站位的微型浮游动物摄食率 (g) 总体范围为 0.22~0.60 d⁻¹, 以永暑礁的 g 值最小, 除美济礁潟湖南部 (MJ-1) 和北部 (MJ-3) 站

外, 其余站位 g 值均高于对应站位 μ 值 (图 5)。YS-1、MJ-1 和 MJ-2 站位的稀释回归相关系数 R^2 较高, 其余站位 R^2 值较低。

微型浮游动物对浮游植物现存量的摄食压力 (P_i) 变化范围为 19.7%~45.1%, 以美济礁潟湖中部的 MJ-2 站位最大, 永暑礁潟湖中部站位的 YS-3 最小。微型浮游动物对初级生产力的摄食压力 (P_p) 变化范围为 37.1%~222.9%, 其中美济礁潟湖南部 (MJ-1) 及北部 (MJ-3) 站位均超过 100%, 在 MJ-1 站位最大, 在永暑礁潟湖中部站位 YS-3 最小。总体上, 微型浮游动物对浮游植物的摄食比 (g/μ) 介于 0.29~2.64, 相当于每天摄食浮游植物现存量的 20.5%~45.1%, 初级生产力的 37.1%~222.9%。而最大摄食比出现在美济礁潟湖南部站位 (MJ-1)。

3 讨论

3.1 南沙群岛岛礁的环境特征及群落多样性

岛礁附近海域是资源增殖潜力广阔、涉及珊瑚、鱼类及多种珍稀生物、生境的重要生境区。本研究涉及的 3 个南沙岛礁因其远离大陆, 生境系统独特, 3 个珊瑚环礁中, 永暑礁的平均温度

表 5 各站位稀释实验结果

Tab. 5 Dilution test results at each station

站位 station	生长率/d ⁻¹ phytoplankton growth rate	摄食率/d ⁻¹ microzooplankton grazing rate	摄食比(g/ μ) grazing ratio	对浮游植物现存量的摄食压力(P_i) grazing pressure on phytoplankton standing crop	对初级生产力的摄食压力(P_p) grazing pressure on primary production	相关系数(R^2) correlation coefficient
ZB-1	0.50	0.49	0.98	38.7%	98.5%	0.19
ZB-2	1.36	0.54	0.40	41.7%	56.1%	0.30
ZB-3	0.63	0.29	0.46	25.2%	53.9%	0.32
YS-1	0.49	0.25	0.51	22.1%	57.1%	0.51
YS-2	0.60	0.23	0.38	20.5%	45.5%	0.16
YS-3	0.76	0.22	0.29	19.7%	37.1%	0.16
MJ-1	0.22	0.58	2.64	44.0%	222.9%	0.63
MJ-2	0.91	0.60	0.66	45.1%	75.5%	0.61
MJ-3	0.43	0.54	1.26	41.7%	119.4%	0.17

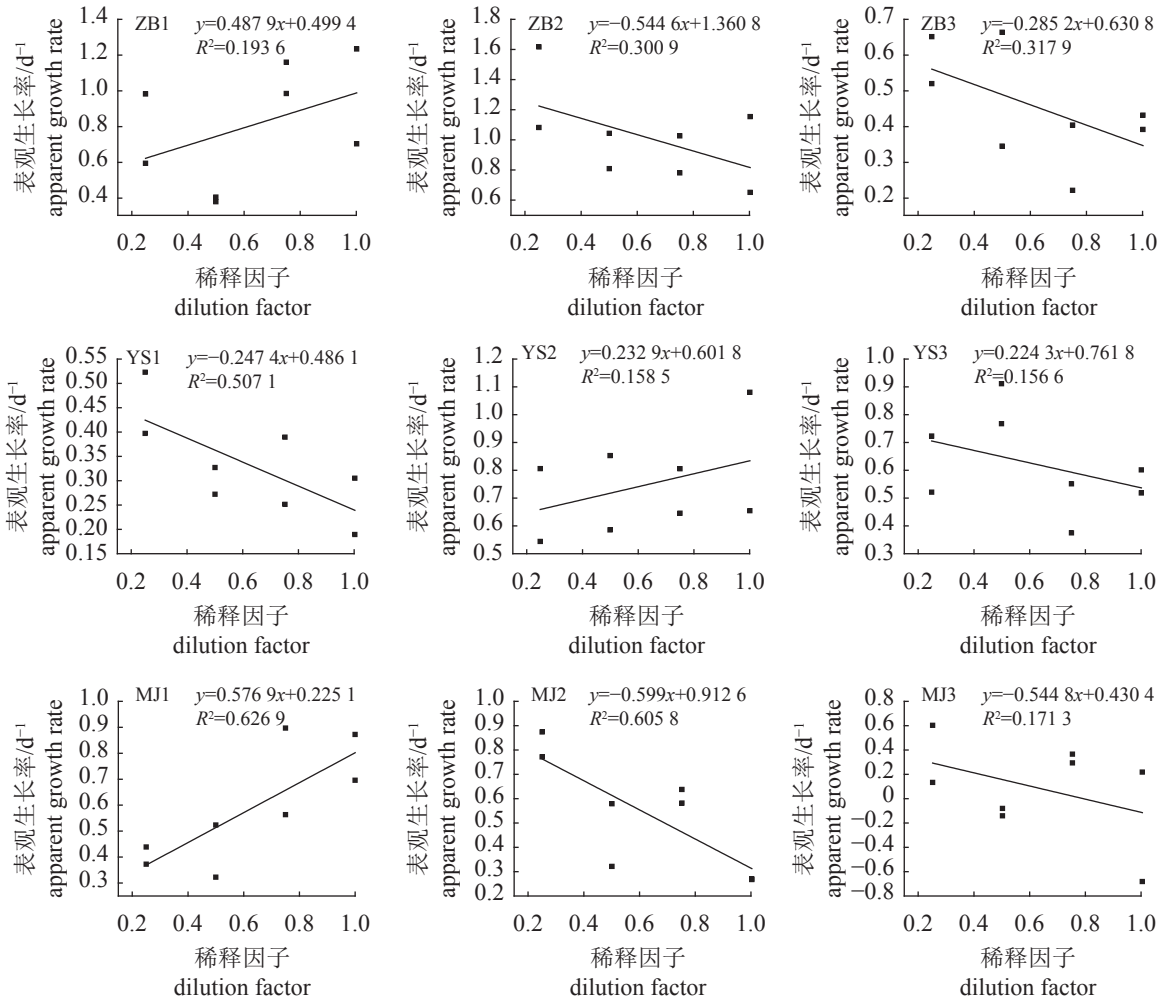


图5 各站位稀释实验回归结果

Fig. 5 Regression analysis of experimental stations

最低 $[28.8 \pm 0.06] \text{ } ^\circ\text{C}$], 纬度也最低, 纬度并非影响水温的唯一因素, 洋流采样的时间、频次都会对结果有重要影响。此外, 永暑礁调查站位的 pH、溶解氧的均值亦是 3 个岛礁中最低, 分别为 8.18 ± 0.07 和 5.71 ± 0.13 , 这可能与该岛礁独特的构造与形状有关。

实验中微型浮游动物多为纤毛虫与少量桡足类幼体, 并无鞭毛虫出现, 纤毛虫类群为该海域的优势类群。以寡毛目纤毛虫中的球形急游虫及桡足类无节幼体在 3 个岛礁潟湖中均有分布, 表明该 3 大岛礁潟湖中生境适宜该 2 种类群栖息; 而渚碧礁潟湖西南、西部和中部则可能更适于双环带毛虫、尖底类瓮虫和四线类瓮虫的栖息。其次, 永暑礁潟湖西部和西南水域很可能更适合球果螺体虫和梯形网梯虫的栖息, 而美济礁潟湖北部和南部水质环境更利于迅捷中缢虫和管状真铃虫在与其它类群的竞争中获得优势。渚碧礁潟湖

微型浮游动物丰度总量自西南向东北呈递减, 该潟湖西部 (ZB-1) 无壳纤毛虫最为丰富, 这与尹健强等^[21]对渚碧礁的研究结果一致, 可能与有机碎屑、浮游植物及叶绿素 a 等的分布特征有关。

聚类结果表明, 各岛礁潟湖中心区域的群落相似度相对较高。微型浮游动物刺钩目的丁丁急游虫 (*Strombidium tintinnodes*) 和球形急游虫类群较集中于 3 个岛礁潟湖中心区域, 可能是由于潟湖中心区域水体较深, 由于礁坪的阻隔, 受外部风浪的影响较小, 水体交换缓慢, 营养物质相对丰富^[33]。CCA 分析表明, 溶解氧是影响微型浮游动物群落的最主要因素之一, 这一结果与唐子涵^[34]在杭州湾北部表层水域浮游动物的调查结果相似, Spearman 与 BIOENV 分析与 CCA 结果一致。

岛礁有着区别于外围海域的生物资源量和生物多样性, 微型浮游动物在微食物环及其所处岛礁水域特殊生境支撑生物多样性和群落结构的作

用机制值得今后深入研究^[35]。首先,该海域以海洋浮游植物种类丰富所形成的初级生产力是维持岛礁海洋生态系统稳定的基础。初级生产力由于被微型浮游动物等次级生产力摄食而传递到更高一级,增加了整个生态系统的能流效率。南沙群岛3个岛礁由于远离大陆,生境独特,相对封闭,受人类活动等影响较小,使得其浮游植物种类较近岸丰富。黄企洲等^[36]指出,南沙群岛海区在11月属于冬季,此时东北季风盛行。而本研究的3个典型岛礁若按113°E经线分界,永暑礁所处的海域地形则较简单,渚碧礁与美济礁所处的海域地形则更复杂。复杂的水域环境导致了叶绿素a浓度较低,但微型浮游动物对初级生产力的摄食压力却较高,微型浮游动物在微食物环的作用及季节变化特征与影响因素有待进一步深入、量化,从而可为岛礁生态系统能流分析提供基础数据。

3.2 南沙群岛典型岛礁微型浮游动物的摄食压力

本实验中微型浮游动物的种类主要是纤毛虫,总丰度为320~1460个/L。这与本实验室之前在南海中部所获得的数据相似^[37]。此外,本实验中美济礁泻湖中的微型浮游动物的摄食压力均显著高于其他2个岛礁,叶绿素a浓度明显低于其他两个岛礁,Calbet等^[38]研究认为美济礁泻湖中浮游植物含量相对较少,微型浮游动物摄食压力水平较高,摄食作用可调控浮游植物生物量,而岛礁构型、洋流等因素可能对这一结果造成了较大影响,表层海水中的物质被吸收后很难得到下层补充,也被认为是该海域表层海水初级生产力低的一个重要因素^[39]。本研究表明整个研究海域的叶绿素a浓度和微型浮游动物的丰度变化总体呈正比关系,而微型浮游动物的摄食率与叶绿素a浓度的变化趋势并不一致,这与郑丽平等^[40]在南海北部海域的冬季调查结果一致,说明微型浮游动物的摄食存在选择性,可能是摄食偏好性等多种复杂因素综合作用的结果。本实验中只有美济礁的2个站位(MJ-1和MJ-3)的摄食比(g/μ)大于1,表明微型浮游动物对美济礁泻湖南部与北部水域浮游植物的生长具有重要调控作用。与南海北部水域相比,南沙群岛3个岛礁泻湖水域的 g 、 μ 、 P_i 、 P_p 都明显高于南海北部水域,可能与南海北部受陆源因素和涡流影响有关^[41]。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Oliver T H, Heard M S, Isaac N JB, *et al.* Biodiversity and resilience of ecosystem functions[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(11): 673-684.
- [2] 沈国英, 施并章. 海洋生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2002.
Shen G Y, Shi B Z. *Marine Ecology*[M]. Beijing: Science Press, 2002 (in Chinese).
- [3] 刘华雪, 黄良民, 谭焯辉, 等. 2007年夏季南海北部微型浮游动物摄食研究[J]. *海洋环境科学*, 2011, 30(2): 189-192.
Liu H X, Huang L M, Tan Y H, *et al.* Microzooplankton grazing in northern South China Sea during summer, 2007[J]. *Marine Environmental Science*, 2011, 30(2): 189-192 (in Chinese).
- [4] Levine J M, HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity[J]. *Nature*, 2009, 461(7261): 254-257.
- [5] John R D, David J S M, Sabine A, *et al.* The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates. Models for Marine Plankton[M]. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2012.
- [6] 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.
Zhang W C, Xiao T, Wang R. The abundance and biomass of microzooplankton in marine ecosystems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(11): 1893-1908 (in Chinese).
- [7] First M R, Miller III H L, Lavrentyev P J, *et al.* Effects of microzooplankton growth and trophic interactions on herbivory in coastal and offshore environments[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2009, 54(3): 255-267.
- [8] Almeda R, Hyatt C, Buskey E J. Toxicity of dispersant Corexit 9500A and crude oil to marine microzooplankton[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 106: 76-85.
- [9] Dash S, Behera R K, Mohapatra P K, *et al.* Species composition of microzooplankton *Tintinnid* from the coastal waters of Digha, Bay of Bengal[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2017, 189(6): 258.
- [10] Eskinazi-Sant'Anna E M, Björnberg T K. Seasonal dynamics of microzooplankton in the São Sebastião Channel (SP, Brazil)[J]. *Brazilian Journal of Biology*, 2006, 66(1B): 221-231.
- [11] Anjusha A, Jyothisbabu R, Jagadeesan L, *et al.* Role of rotifers in microzooplankton community in a large mon-

- soonal estuary (Cochin backwaters) along the west coast of India[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2018, 190(5): 295.
- [12] Azam F, Fenchel T, Field J G, *et al.* The ecological role of water-column microbes in the sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 10: 257-263.
- [13] Kalinowska K, Ejsmont-Karabin J, Feniova I Y, *et al.* Effects of zebra mussels *Dreissena polymorpha* (Pallas) on the microbial loop in mesotrophic mesocosms[J]. *Inland Water Biology*, 2019, 12(1): 42-48.
- [14] Liu H B, Dagg M. Interactions between nutrients, phytoplankton growth, and micro- and mesozooplankton grazing in the plume of the Mississippi River[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 258: 31-42.
- [15] Zhou L B, Tan Y H, Huang L M, *et al.* Does microzooplankton grazing contribute to the pico-phytoplankton dominance in subtropical and tropical oligotrophic waters?[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(1): 29-38.
- [16] Garcia M D, Dutto M S, Chazarreta C J, *et al.* Micro- and mesozooplankton successions in an Antarctic coastal environment during a warm year[J]. *PLoS One*, 2020, 15(5): e0232614.
- [17] Landry M R, Hassett R P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton[J]. *Marine Biology*, 1982, 67(3): 283-288.
- [18] 周林滨, 谭焯辉, 黄良民. 微型浮游动物摄食实验——稀释法中浮游植物负生长的可能原因分析[J]. *热带海洋学报*, 2013, 32(1): 48-54.
Zhou L B, Tan Y H, Huang LM. Negative phytoplankton growth rates in dilution experiments and the possible causes[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2013, 32(1): 48-54 (in Chinese).
- [19] 王学锋, 李纯厚, 贾晓平, 等. 大亚湾春季微型浮游动物摄食研究[J]. *南方水产*, 2006, 2(5): 30-35.
Wang X F, Li C H, Jia X P, *et al.* Microzooplankton grazing on phytoplankton in spring in Daya Bay, China[J]. *South China Fisheries Science*, 2006, 2(5): 30-35 (in Chinese).
- [20] 温孝胜, 涂霞, 秦国权, 等. 南沙群岛永暑礁小潟湖岩心有孔虫动物群及其沉积环境[J]. *热带海洋学报*, 2001, 20(4): 14-22.
Wen X S, Tu X, Qin G Q, *et al.* Foraminiferal fauna and depositional environment of core of Nanyong-3 well in lagoon of Yongshu Atoll of Nansha Islands[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2001, 20(4): 14-22 (in Chinese).
- [21] 尹健强, 陈清潮, 谭焯辉, 等. 南沙群岛渚碧礁春季浮游动物群落特征[J]. *热带海洋学报*, 2003, 22(6): 1-8.
Yin J Q, Chen Q C, Tan Y H, *et al.* Zooplanktonic community characteristics in waters of Zhubi coral reef (Nansha Islands) in spring[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2003, 22(6): 1-8 (in Chinese).
- [22] 杜飞雁, 王雪辉, 林昭进. 南沙群岛美济礁海域夏季浮游动物群落特征[J]. *生态学报*, 2015, 35(4): 1014-1021.
Du F Y, Wang X H, Lin Z J. The characteristics of summer zooplankton community in the Meiji coral reef, Nansha Islands, South China Sea[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(4): 1014-1021 (in Chinese).
- [23] 尹健强, 陈清潮, 张谷贤, 等. 南沙群岛海区上层浮游动物种类组成与数量的时空变化[J]. *科学通报*, 2006, 51(S2): 129-138.
- [24] Tian X P, Zhang Y Q, Li Q X, *et al.* *Streptomyces nanshensis* sp. nov., isolated from the Nansha Islands in the South China Sea[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(4): 745-749.
- [25] Wang W J, Wang J, Nie H Y, *et al.* Occurrence, trophic magnification and potential risk of short-chain chlorinated paraffins in coral reef fish from the Nansha Islands, South China Sea[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 739: 140084.
- [26] Li Y L, Wang C L, Zou X Q, *et al.* Occurrence of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in coral reef fish from the South China Sea[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 139: 339-345.
- [27] Nie H Y, Wang J, Xu K H, *et al.* Microplastic pollution in water and fish samples around Nanxun Reef in Nansha Islands, South China Sea[J]. *Science of The Total Environment*, 2019, 696: 134022.
- [28] Tan F, Yang H Q, Xu X R, *et al.* Microplastic pollution around remote uninhabited coral reefs of Nansha Islands, South China Sea[J]. *Science of The Total Environment*, 2020, 725: 138383.
- [29] 尹健强, 黄良民, 李开枝, 等. 南沙群岛珊瑚礁浮游动物多样性与群落结构[J]. *生物多样性*, 2011, 19(6): 685-695.
Yin J Q, Huang L M, Li K Z, *et al.* Species diversity and community structure of zooplankton in the Zhubi Atoll, Nansha Islands, South China Sea[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(6): 685-695 (in Chinese).

- [30] 杜飞雁, 王雪辉, 谷阳光, 等. 南沙群岛西南大陆斜坡海域浮游动物的垂直分布[J]. 海洋学报, 2014, 36(6): 94-103.
Du F Y, Wang X H, Gu Y G, *et al.* Vertical distribution of zooplankton in the continental slope southwest of Nansha Islands, South China Sea[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2014, 36(6): 94-103 (in Chinese).
- [31] 吴风霞, 黄洪辉, 谭焯辉, 等. 秋季南沙群岛海域浮游纤毛虫群落与环境因子关系的初步研究[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2016, 55(5): 89-95.
Wu F X, Huang H H, Tan Y H, *et al.* Planktonic ciliate community and its relationship with environmental factors in southern South China Sea during autumn[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2016, 55(5): 89-95 (in Chinese).
- [32] Xu L, Li H, Wang L G, *et al.* Genetic structure and haplotype pattern of marine planktonic ostracod (*Porroecia spinirostris*) from South China Sea based on mitochondrial COI gene[J]. *Ocean Science Journal*, 2019, 54(1): 107-116.
- [33] Yang W F, Huang Y P, Chen M, *et al.* Carbon and nitrogen cycling in the Zhubi coral reef lagoon of the South China Sea as revealed by ^{210}Po and ^{210}Pb [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2011, 62(5): 905-911.
- [34] 唐子涵. 杭州湾北部表层水域浮游动物种类组成及与环境因子相关性 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
Tang Z H. Species composition of surface zooplankton in the north of Hangzhou Bay and correlations between zooplankton and environmental factors[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016 (in Chinese).
- [35] 宋星宇, 黄良民, 钱树本, 等. 南沙群岛邻近海区春夏季浮游植物多样性研究[J]. 生物多样性, 2002, 10(3): 258-268.
Song X Y, Huang L M, Qian S B, *et al.* Phytoplankton diversity in waters around Nansha Islands in spring and summer[J]. *Biodiversity Science*, 2002, 10(3): 258-268 (in Chinese).
- [36] 黄企洲, 方文东, 陈荣裕. 南沙群岛海区西南季风变化与表层流结构和演变关系的探讨[J]. 热带海洋学报, 2001, 20(1): 18-26.
Huang Q Z, Fang W D, Chen R Y. A discussion on relations between southwest monsoon variation and sea surface circulation structure and evolution in Nansha Islands sea area[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2001, 20(1): 18-26 (in Chinese).
- [37] 谢志超, 林琳, 肖雅元, 等. 2016年秋季南海中部微型浮游动物类群组成及其摄食研究[J]. 南方水产科学, 2018, 14(3): 40-48.
Xie Z C, Lin L, Xiao Y Y, *et al.* Species composition and grazing of microzooplankton in central South China Sea in autumn of 2016[J]. *South China Fisheries Science*, 2018, 14(3): 40-48 (in Chinese).
- [38] Calbet A, Landry M R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(1): 51-57.
- [39] 林洪瑛, 韩舞鹰. 南沙群岛海域营养盐对浮游植物生长的限制研究 [C]//第七届全国海洋湖沼青年学者学术研讨会论文摘要集. 青岛: 中国海洋湖沼学会, 2000: 16-17.
- [40] 郑丽平, 相卫国, 黄邦钦. 冬季南海北部海域微型浮游动物及其对浮游植物摄食压力研究[J]. 台湾海峡, 2012, 31(1): 72-78.
Zheng L P, Xiang W G, Huang B Q. Grazing pressure of microzooplankton on phytoplankton in northern South China Sea in winter[J]. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2012, 31(1): 72-78 (in Chinese).
- [41] 陈大伟. 东印度洋及南海微型浮游动物摄食研究 [D]. 天津: 天津科技大学, 2019.
Chen D W. The study of microzooplankton grazing in the eastern Indian Ocean and South China Sea[D]. Tianjin: Tianjin University of Science and Technology, 2019 (in Chinese).

Community structure and grazing of microzooplankton in the key islands and reefs of Nansha Islands

ZHAO Changsheng^{1,2}, LIU Yong^{1,2}, XIAO Yayuan², XIE Zhichao²,
WANG Xuefeng³, LI Chunhou^{1,2*}

(1. Guangdong Laboratory of Southern Ocean Science and Engineering (Guangzhou), Guangzhou 511458, China;

2. Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;

3. Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: Island and reef lagoon is an important environmental field for the evolution of island and reef biodiversity, and plays an important role in the material circulation and energy flow of island and reef water ecosystem. The ecological function of microzooplankton is one of the important research contents to analyze the composition, flow direction and energy flow efficiency of primary productivity of lagoon ecosystem in Nansha Islands waters. In this paper, microzooplankton and ecological environment were investigated in the surface waters of Zhubi Reef, Meiji Reef and Yongshu Reef lagoon, the key islands and reefs of Nansha Islands, and the community structure and its relationship with environmental factors were studied, and the grazing pressure of microzooplankton was studied by dilution culture experiment. There are 20 species of microzooplankton in the investigated waters, with the total abundance ranging from 320 to 1 460 ind/L, among which the abundance of *Ciliated ciliate* is the highest. The abundance of *C. ciliate* is highest in the western waters of Zhubi Reef lagoon (ZB-1), while the abundance of *A. ciliate* appears in the middle waters of Yongshu Reef lagoon (YS-3), and the maximum value of Nauplius larva appears in the northern waters of Meiji Reef lagoon (MJ-2). The cluster analysis shows that the community similarity of microzooplankton in the middle area of lagoon was relatively high, and dissolved oxygen is the most important factor affecting microzooplankton community structure in these islands and reefs, with its most obvious influence on MJ-3 station. The growth rate of phytoplankton in the lagoon waters of the three major islands and reefs was 0.22-1.36 d⁻¹. The grazing rate of microzooplankton ranged from 0.22 to 0.60 d⁻¹, and the microzooplankton consumed about 20.5%-45.1% of the existing phytoplankton every day, equivalent to 37.1%-222.9% of the primary productivity. This study shows that different environmental and biological factors on the three major islands and reefs of Nansha Islands have influenced the different grazing pressures of microzooplankton, thus forming different evolution mechanisms of microzooplankton biodiversity on each island and reef. This study provides data support for the energy flow of microbial loops in the lagoon ecosystem under the ecological effects of islands and reefs.

Key words: microzooplankton; grazing pressure; energy flow; habitat evolution; Nansha Island reefs

Corresponding author: LI Chunhou. E-mail: chunhou@scsfri.ac.cn

Funding projects: Financial Fund of National Key Research and Development Plan “Blue Granary Science and Technology Innovation” (2018YFD0900803); Major Program of the Talent Team Introduction of Guangdong Laboratory of Southern Ocean Science and Engineering (Guangzhou) (GML2019ZD0605); Financial Fund of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, P. R. of China (NFZX2018); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (2020TD16); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, SCSFRI, CAFS (2021SD04)