

◆ 生物科学 ◆

球形棕囊藻增加水体黏度对柱形宽水蚤的摄食抑制^{*}李 杰¹, 陆家昌^{1*}, 蓝彩碧¹, 赖俊翔¹, 王佳乐², 韦福佳²

(1. 广西科学院, 广西北部湾海洋研究中心, 广西近海海洋环境重点实验室, 广西南宁 530007; 2. 广西大学海洋学院, 广西南宁 530006)

摘要:球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa*) 在囊体结构形成的过程中可以产生大量的溶解有机物 (Dissolved Organic Carbon, DOC), 随之带来的水体黏度变化对桡足类摄食活动产生的影响仍然有争议。为揭示球形棕囊藻赤潮带来的海域水体黏度增加对柱形宽水蚤 (*Temora stylifera*) 摄食的影响, 利用不同浓度的球形棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液设置黏度摄食实验, 测定柱形宽水蚤对牟氏角毛藻 (*Chaetoceros muelleri*) 的摄食率, 并对球形棕囊藻的生长过程中胞外颗粒聚合物 (Transparent Exopolymer Particles, TEP) 含量和培养液的黏度进行分析。研究表明, 在球形棕囊藻的生长过程中, TEP 含量和水体黏度均表现出上升趋势, 分别为 $(2.63 \pm 3.72) - (677.33 \pm 34.92) \mu\text{g/liter xanthan equiv.}$ 和 $(2.96 \pm 0.58) - (4.92 \pm 0.19) \text{Mpa} \cdot \text{s}$, 且球形棕囊藻的游离细胞丰度、囊体丰度和囊体直径与 TEP 含量、黏度均呈显著正相关关系。在球形棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液摄食实验组中, 黏度高、低规格组的摄食率和滤水率均呈显著差异, 低黏度组的摄食率和滤水率高于高黏度组的 ($P < 0.05$)。推测柱形宽水蚤的摄食率受到水体黏度的抑制。

关键词:球形棕囊藻 柱形宽水蚤 摄食 黏度 透明胞外颗粒聚合物

中图分类号: P76 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2021)01-0056-09

DOI: 10.13656/j.cnki.gxkx.20210309.004

0 引言

球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa*, 下文简称棕囊藻) 是在热带、亚热带和温带海域广泛分布的浮游植物赤潮种, 对海洋生物化学循环、气候调节以及渔

业安全有重要影响^[1-3]。棕囊藻具有异常复杂的单细胞-囊体相互转变的生活史, 多以囊体形态形成赤潮^[4]。目前的研究普遍认为, 棕囊藻由单细胞过渡到囊体结构属于一种防御性的生存策略, 胶状的囊体结构不仅可以抵御细菌或病毒的侵害, 还可以通过增大

* 广西自然科学基金项目 (2017GXNSFBA198127), 广西科技重大专项 (桂科 AA17202020), 广西自然科学基金联合资助项目 (2018GXNSFAA138194) 和广西科学院基本科研业务费项目 (2017YJJ23017) 资助。

【作者简介】

李 杰 (1992-), 男, 研究实习员, 主要从事海洋浮游生物生态学研究。

【**通信作者】

陆家昌 (1984-), 男, 助理研究员, 主要从事北部湾海洋浮游生物生态学研究, E-mail: jiachanglugx@163.com。

【引用本文】

李杰, 陆家昌, 蓝彩碧, 等. 球形棕囊藻增加水体黏度对柱形宽水蚤的摄食抑制[J]. 广西科学, 2021, 28(1): 56-64.

LI J, LU J C, LAN C B, et al. Inhibitory Effect of Increase in Water Viscosity of *Phaeocystis globosa* on Feeding of *Temora stylifera* [J]. Guangxi Sciences, 2021, 28(1): 56-64.

自身的粒级来抑制捕食者摄食^[5,6]。棕囊藻的囊体结构是一层厚度大约为 7 μm 的胶状透明外被, 主要成分为多糖^[7,8]。在棕囊藻形成囊体过程中, 细胞会随着高分子化合物的对外分泌, 提高周围水体环境的黏度^[9]。有研究报道, 在棕囊藻赤潮暴发前期, 水体中叶绿素 a 浓度与水体黏度有正相关关系^[10]。不仅如此, 透明胞外颗粒聚合物 (Transparent Exopolymer Particles, TEP) 也与叶绿素 a 浓度有正相关关系^[11]。但在赤潮衰败期, 水体黏度、TEP 含量则与叶绿素 a 浓度呈负相关的关系, 这说明细胞分泌物对水体黏度变化起到主要的驱动作用^[10]。

近年来, 有研究提出棕囊藻细胞分泌溶解有机物 (Dissolved Organic Carbon, DOC) 形成 TEP 属于抵御捕食者的生存策略^[12]。但对于其内在机制仍然存在争议, 比如海洋初级生产力的主要消费者桡足类, 有研究认为棕囊藻带来的水体黏度增加不足以抑制桡足类的摄食。桡足类在棕囊藻赤潮期间所表现出来的肠道内含物低, 或者对某一浮游植物的摄食率下降与水体黏度没有直接的联系, 而是因为桡足类通过摄食 TEP 补充食物来源, 才导致对浮游植物的摄食率下降, 所以桡足类的肠道内含物也随之下降^[13,14]。但也有研究指出浮游植物所分泌高分子化合物引起的水体黏度增加的确会影响桡足类移动, 并抑制其摄食行为^[15]。Laurent 和 Vincent^[16] 的研究指出, 棕囊藻所造成的水体黏度的增加使得桡足类长角宽水蚤 (*Temora longicornis*) 的移动速率下降, 导致其移动轨迹发生改变, 但并不认为桡足类的摄食被抑制。总的来说, 关于棕囊藻带来的水体黏度增加是否会抑制桡足类摄食仍然存在争议。

本研究利用棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液设置不同水体黏度进行柱形宽水蚤 (*Temora stylifera*) 摄食实验, 在此基础上研究棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液带来的水体黏度变化对桡足类摄食浮游植物的影响, 以期进一步了解棕囊藻赤潮期间桡足类的摄食行为, 认识棕囊藻赤潮的发生对浮游生物能量物质循环的影响。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 微藻

牟氏角毛藻 (*Chaetoceros muelleri*)、球等鞭金藻 (*Isochrysis galbana*) 从广西北部湾海洋研究中心获取, 球形棕囊藻于 2018 年从广西近岸海域采集分

离获得, 保存在广西北部湾海洋研究中心藻种库。在恒温室内以 f/2 (-Si) 培养液持续传代培养, 培养液的配制参考 Guillard^[17] 的文献, 培养温度为 20 $^{\circ}\text{C}$, 盐度为 30, 光照强度为 2 000 lx, 光暗时间比为 12 h : 12 h。

1.1.2 柱形宽水蚤

桡足类柱形宽水蚤于 2019 年采集分离自广西近岸海域, 在广西北部湾海洋研究中心生态环境实验室传代培养, 放置于 20 L 塑料桶内, 盐度为 30, 室内常温培养。每天投喂一次球等鞭金藻, 食物量约为 1 000 $\mu\text{g C/L}$ 。每星期投喂一次牟氏角毛藻。每隔两个星期换掉容器内一半的水, 除去柱形宽水蚤的粪便以及多余的食物, 保证水质优良。

1.2 方法

1.2.1 棕囊藻单细胞丰度、囊体丰度、囊体直径的测定

采集处于指数生长期末期的棕囊藻培养液 (含囊体结构), 在自然重力的条件下过孔径为 10 μm 的筛绢以除去囊体结构。将过滤所获得的仅含有单细胞的滤液接种到新的 f/2 (-Si) 培养液中, f/2 (-Si) 培养液的体积为 2 L (3 L 的锥形培养瓶), 接种密度为 2 000 cells/mL, 设置 3 个平行培养瓶。培养实验开始后, 每隔两天在每个培养瓶中采集 2 mL 的水样, 用鲁哥试剂固定 (终浓度为 5%), 使用浮游植物计数框在倒置显微镜 (Nikon) 下对游离球形棕囊藻进行单细胞计数; 实验开始后的第 4 天起, 每隔两天采集 5-10 mL 的水样在倒置显微镜下检查囊体的数量和直径。

1.2.2 黏度测定

黏度测定使用旋转流变仪 (赛默飞, HAAKE MARS 60), 选择桨叶转子 FLB26 系统, 剪切扫描模式^[18]。测定棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液的黏度值时, 测试温度设置为 20 $^{\circ}\text{C}$, 转子的剪切速率为 10 r/s, 剪切测试时间为 30 s。棕囊藻培养实验开始后, 每隔两天采集 30 mL 的培养液水样测定其黏度值。然后直接转移至旋转流变仪特定的容器中, 参照孔径为 0.2 μm 滤膜过滤的海水 (盐度为 30), 测定棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液的黏度值^[10]。

1.2.3 TEP 含量的测定

培养实验开始后, 每隔两天采集 10-50 mL 的水样用于 TEP 含量的测定, 方法参照 Mari 等^[19] 的研究。在低于 150 mm Hg 的压力下将水样过滤到孔径为 0.4 μm 的聚碳酸酯膜 (Millipore, ATTP, Ire-

land)上,加入 0.5 mL 阿利新蓝染色剂 (Sigma, Switzerland, 终含量为 0.02%),对滤膜进行染色,染色时间 $t < 2$ s。把膜转移到 15 mL 的样品管中,加入 5 mL 浓度为 80% 的硫酸溶液,浸泡 2 h。期间,每隔 30 min 轻轻摇试管,使 TEP 充分酸化。使用紫外分光光度计在 787 nm 处以 1 cm 的比色皿测定上清液的吸光值,用蒸馏水做对比参考。TEP 的浓度 (C_{tep})以黄原胶(麦克林,上海)的当量(Gum xanthan equivalent)来表示 ($\mu\text{g}/\text{liter}$),TEP 的浓度单位为 ($\mu\text{g}/\text{liter xanthan equiv.}$)。

$$C_{\text{tep}} = (E_{787} - C_{787}) \times (V_f)^{-1} \times f_x,$$

式中, E_{787} 为样品的吸光值; C_{787} 为空白的吸光值; V_f 为过滤体积,单位为 L; f_x 为校正因子。

校正因子 f_x 测定和计算方法如下:将 15 mg 黄原胶混合到 150 mL 蒸馏水中,以组织研磨器对标准的黄原胶混合溶液进行研磨混合 30 min,研磨两次。取 3 mL 整数倍的黄原胶标准溶液过滤到预先称量好重量的滤膜上,干燥滤膜后称量滤膜上黄原胶的干重(Dry weights)。取等体积的黄原胶标准溶液过滤到滤膜上,使用阿利新蓝染色液对其进行染色处理,操作方法按照上述步骤进行(测定其特定波长处的吸光值)。

f_x 校正因子的计算参照如下公式:

$$f_x = W \times [(E_{st787} - C_{787}) \times V_{st}^{-1}]^{-1},$$

式中, W 为滤膜上黄原胶的干重 ($\mu\text{g}/\text{liter}$); E_{st787} 为黄原胶的吸光值; C_{787} 为空白的吸光值; V_{st} 为用于染

色的黄原胶标准溶液的体积。

1.2.4 摄食实验

用孔径为 1 mm 的筛网将柱形宽水蚤的雌体从培养瓶中分离出来,在温度为 20℃,光照强度为 2 000 lx 的环境条件下,饥饿处理 24 h,清空肠胃。将饥饿处理后的柱形宽水蚤转移至 500 mL 的三角瓶内,内含由 300 mL 的棕囊藻培养液或海藻酸钠溶液,盐度为 30。以过滤自然海水和高密度棕囊藻培养液的黏度作为参考,设置高、中、低 3 个层次的黏度环境,共计 3 组摄食实验,每组 3 个平行,每个实验瓶内放置 5 个柱形宽水蚤实验个体,实验时长为 24 h。瓶内初始食物浓度为 $(851.04 \pm 80.95) \mu\text{g C}/\text{L}$ 。实验温度为 20℃,光照为 2 000 lx。摄食实验开始前和结束时,每个实验瓶内取 1-2 mL 的海水,利用浮游植物计数框(登讯,厦门)在倒置显微镜(Nikon)下计算浮游植物的单细胞丰度,通过瓶内饵料食物浓度的变化来计算柱形宽水蚤的摄食率,计算公式参考 Frost^[20] 的文献。各组实验的细节见表 1。

海藻酸钠摄食实验:称取 0.1 g 的海藻酸钠(成都科隆,分析纯)加热搅拌溶解在 100 mL 纯水中,配制成海藻酸钠母液,再将溶解后的海藻酸钠母液加入过滤海水中(盐度为 30),在旋转流变仪(见 1.2.2 节)的帮助下调配出与棕囊藻培养液相同的黏度值。共设置 3 组摄食实验,每组 3 个平行,微藻食物为牟氏角毛藻 *C. muelleri*,其他实验条件与棕囊藻的藻液摄食实验一致,具体信息见表 1。

表 1 棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液的黏度摄食实验信息

Table 1 Viscosity ingestion experiment information of *P. globosa* culture medium and sodium alginate solution

水体黏度 Water viscosity (MPa·s)	棕囊藻培养液 Culture medium of <i>P. globosa</i>			海藻酸钠溶液 Sodium alginate solution		
	组别 Group	游离单细胞丰度 Abundance of solitary cell ($\times 10^4$ cells/mL)	囊体丰度 Colony abundance (colony/mL)	囊体直径 Colony diameter (μm)	组别 Group	含量 Content (g/mL)
6.444	I	12.48 ± 1.16	94.7 ± 32.0	226.46 ± 126.26	IV	0.0075
4.502	II	7.89 ± 0.30	39.7 ± 14.0	199.40 ± 75.40	V	0.0053
1.054	III	0.0	0.0	0.0	VI	0.0000

1.2.5 数据处理

通过 One-Way Anova 分析组间摄食率是否存在显著性差异,显著水平设定为 $P < 0.05$ 。棕囊藻的游离细胞丰度、囊体丰度、囊体直径与培养液的 TEP 含量、水体黏度之间的数据相关性分析采用 Person 相关分析 (SPSS 20.0, IBM)。

2 结果与分析

2.1 棕囊藻的囊体和游离单细胞

棕囊藻单细胞的丰度随着生长不断升高,培养实验开始后的第 4 天起开始出现囊体结构,囊体的直径和囊体的丰度同样随着生长而逐渐增大(图 1)。

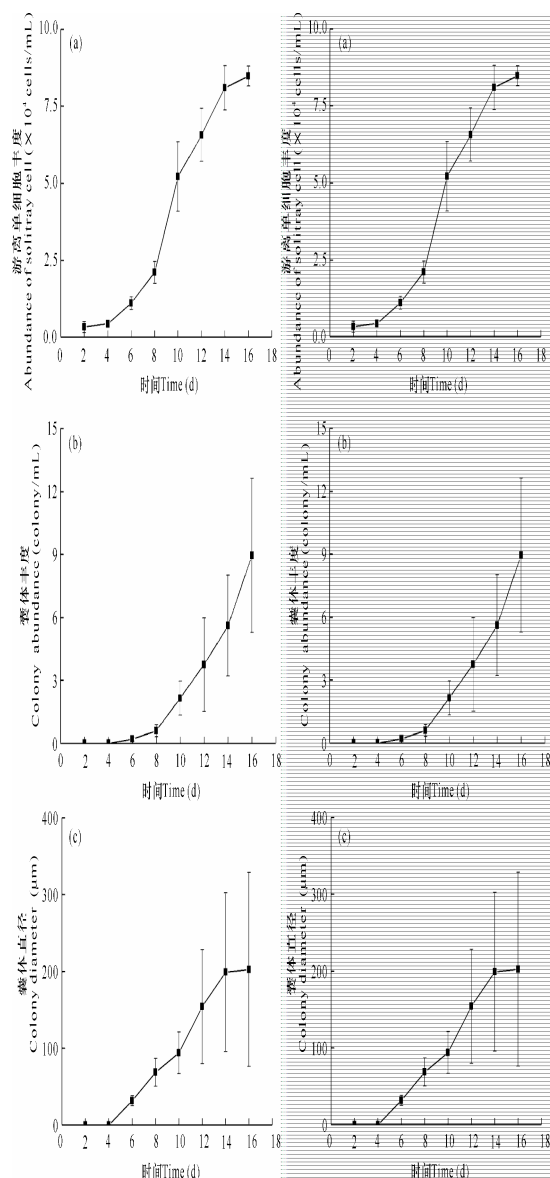


图1 棕囊藻游离单细胞丰度(a)、囊体丰度(b)以及囊体直径(c)生长曲线

Fig. 1 Growth curve of abundance of solitary cell (a), colony abundance (b) and colony diameter (c) of *P. globosa*

2.2 TEP 和水体黏度

由图2可知,棕囊藻培养液中的TEP含量以及水体黏度在棕囊藻生长过程中逐渐提高,整体保持持续上升的趋势。TEP的含量最高值出现在第16天,达到 $(677.33 \pm 34.92) \mu\text{g/liter xanthan equiv.}$,黏度为 $(2.96 \pm 0.58) - (4.92 \pm 0.19) \text{MPa} \cdot \text{s}$ 。

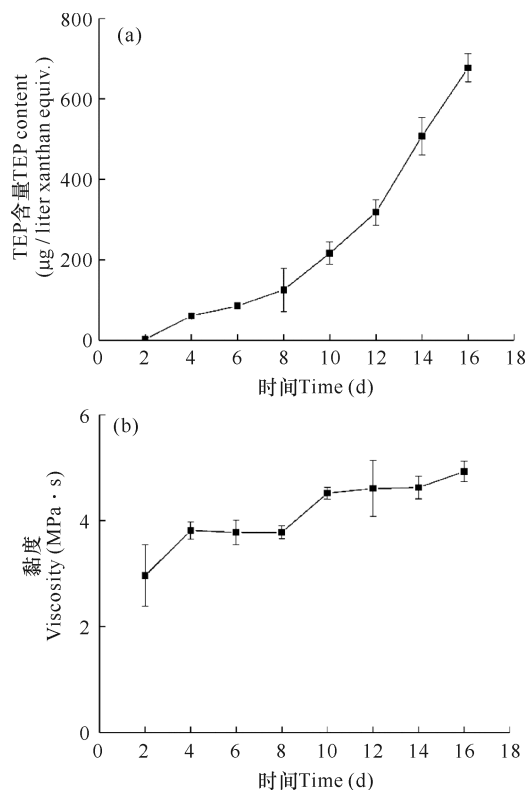


图2 棕囊藻培养液的TEP含量(a)和水体黏度(b)变化

Fig. 2 Changes of TEP content (a) and water viscosity (b) in the culture medium of *P. globosa*

2.3 相关性分析

由表2可以看出,棕囊藻的游离单细胞丰度、囊体丰度以及囊体直径与TEP的含量、水体黏度均有显著的正相关关系($P < 0.01$)。

表2 棕囊藻的游离单细胞丰度、囊体丰度、囊体直径与TEP含量、水体黏度的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of *P. globosa* solitary cell abundance, colony abundance and colony diameter with TEP content and viscosity

	游离单细胞丰度 Abundance of solitary cell	囊体丰度 Colony abundance	囊体直径 Colony diameter	TEP
TEP	0.944 **	0.991 **	0.953 **	—
水体黏度 Water viscosity	0.916 **	0.831 **	0.888 **	0.867 **

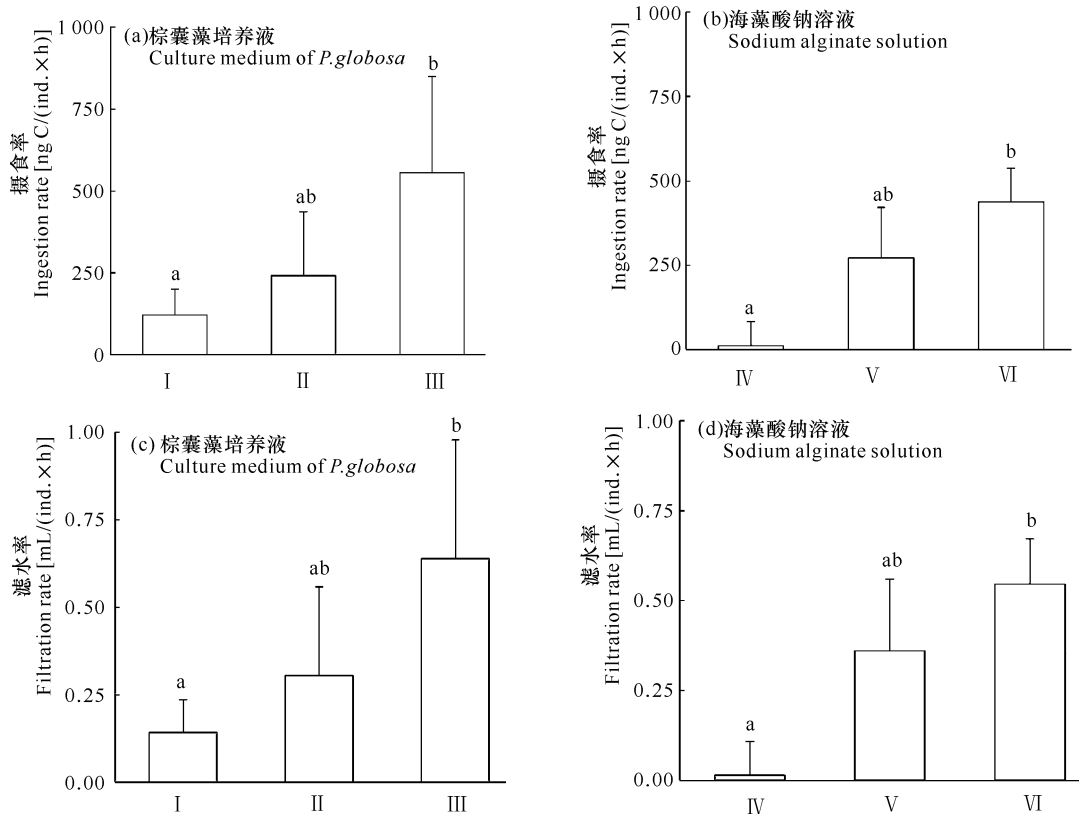
注: ** 表示 $P < 0.01$ 水平下显著相关

Note: ** Indicates a significant correlation at the level of $P < 0.01$

2.4 柱形宽水蚤的摄食率

如图3所示,在棕囊藻浓度高的实验组(I),桡足类柱形宽水蚤对牟氏角毛藻的摄食率和滤水率要低于棕囊藻浓度低实验组(II),尤其是不含棕囊藻的实验组(III)[(120.85 ± 79.07) ng C/(ind. × h) vs (555.63 ± 293.43) ng C/(ind. × h)](图1a,图1c, $P < 0.05$)。在海藻酸钠溶液的摄食实验中,黏度较

大的实验组(IV),柱形宽水蚤对牟氏角毛藻的摄食率和滤水率要显著低于不含海藻酸钠的实验组(VI)[(11.15 ± 71.95) ng C/(ind. × h) vs (437.71 ± 99.11) ng C/(ind. × h)](图3b,图3d, $P < 0.05$)。相对于中等黏度值的实验组(V),可以看出,柱形宽水蚤的摄食率和滤水率高于黏度较大的实验组(IV),但低于不含海藻酸钠的实验组(VI)。



柱形图顶端的不同字母表示组间数据存在差异性, $P < 0.05$

The letters at the top indicate significant differences between groups, $P < 0.05$

图3 柱形宽水蚤对牟氏角毛藻的摄食率和滤水率

Fig. 3 Ingestion rate and filtration rate of *T. stylifera* on *C. muelleri*

3 讨论

3.1 棕囊藻的 TEP 与水体黏度

TEP是指可以被阿利新蓝染色的透明颗粒物,主要成分为酸性多糖,具有一定的黏性^[21,22]。有研究表明,棕囊藻可以分泌包含有羧基和硫酸盐基的多糖黏液(Mucus),然后自发凝结形成TEP^[11,20,23]。依据Mari等^[19]的研究,棕囊藻可以通过囊体释放并形成大量TEP,也可以在细胞生长过程中分泌DOC,进一步凝结成TEP。实际上,在自然水体中,这些由棕囊藻分泌出来的DOC及其后续形成的TEP与所在的水体黏度有着一定的关联性^[13,24,25]。

本实验的结果表明,随着棕囊藻细胞的生长,水

体的TEP含量和黏度值也随之提高(图1)。而且,棕囊藻游离单细胞丰度、棕囊藻囊体丰度、囊体直径与TEP含量、水体黏度有正相关关系(表3)。棕囊藻单细胞繁殖与水体TEP含量呈现正相关关系的结果与Dutz等^[13]的研究结果相似,他们在围隔实验中发现,水体环境中的TEP含量是随着棕囊藻的生长而升高的。对于水体黏度与棕囊藻生长的正相关关系(表3),在德国湾(The German Bight)和北海(The North Sea)沿海水域也有类似的发现,在棕囊藻赤潮发展的前期过程中,叶绿素a与海水的黏度值有着显著的正相关性^[26,27]。

一般来说,浮游植物分泌出DOC,接着溶解的酸性有机物通过盐桥链接而形成TEP^[28,29],虽然黏度

与水体中的 DOC 含量未成一定的线性关系, TEP 与 DOC 也没有直接的线性关系, 但 TEP 和 DOC 在水体黏度的改变过程中扮演着重要的角色^[16,25]。有研究报道, DOC 和 TEP 的增加给水体中团聚体的形成创造有利条件^[30,31], 对于生活史中含有单细胞过渡形成囊体结构这一过程的棕囊藻^[4], 先通过分泌 DOC, 然后再增加水体黏度来促进单细胞过渡到囊体, 也是一种较有优势的生活策略^[10,32]。此外, 在形成囊体之后继续分泌 DOC 也可以起到保护囊体完整性的作用^[25], 进一步保证棕囊藻能在恶劣环境中完成生命周期。

3.2 水体黏度对桡足类摄食的影响

实验结果表明, 在不同浓度的棕囊藻细胞培养液中, 柱形宽水蚤对食物牟氏角毛藻的摄食率表现出差异性。在硅藻食物量等同的条件下, 低黏度实验组的柱形宽水蚤摄食率高于高黏度实验组(图 3a)。在黏度影响桡足类摄食的研究报道中, Malej 和 Harris^[15]利用硅藻分泌物的高分子化合物和葡萄糖来调节桡足类(长角宽水蚤、长伪哲水蚤、*Pseudocalanus elongatus*)摄食实验的水体环境黏度, 发现水体黏度较高的实验组, 桡足类的摄食率低于水体黏度低实验组; 在水体黏度较高的情况下, 由于湍流减少, 桡足类移动速度下降^[16], 与食物的相遇率也会降低, 摄食行为比正常情况下耗费更多的能量^[33], 桡足类因为捕食行为消耗增高而选择减少运动摄食行为, 降低体能的消耗。本研究结果也支持该观点, 柱形宽水蚤在高黏度的海藻酸钠实验组中也表现出相对较低的摄食率(图 3b)。事实上不仅是桡足类, 一些原生动物也会被浮游植物分泌的 Exopolymer Secretions (EPS) 黏液层(Mucus)改变移动方式以及阻碍摄食^[34,35]。这意味着, 在高浓度的棕囊藻细胞培养液中, 桡足类的摄食行为会受到水体黏度的影响。

相反, 有研究指出, 棕囊藻可以分泌 DOC 并进一步形成 TEP, 而桡足类可以通过摄食 TEP 来补充能量, 从而降低对浮游植物的摄食, 因此并不是水体的黏度影响了桡足类的摄食率^[13,14]。但在本研究的海藻酸钠摄食实验中, 低黏度实验组的柱形宽水蚤对牟氏角毛藻的摄食率要高于高黏度实验组(图 3a、图 3b), 如果水体环境的黏度不足以对桡足类造成摄食障碍, 那么各实验组的柱形宽水蚤的摄食率不会有显著性的差异。

有研究报道, 在发生棕囊藻赤潮海域里, 桡足类长角宽水蚤的产卵量和繁殖率与食物充实情况下无

异^[36], 但在英吉利海峡, 棕囊藻赤潮爆发时间却与该海区浮游动物丰度低值时期重合^[37]。钦州湾海域也存在同样的现象, 棕囊藻的囊体丰度高值期与该海域优势种桡足类强额孔雀水蚤(*Paracalanus crassirostris*)丰度的低值期重合^[38], Flamme^[36]报道的关于棕囊藻不影响长角宽水蚤产卵量和繁殖量的现象, 可以认为是桡足类摄食营养价值更高的原生动物的结果, 毕竟相比于浮游植物, 原生动物(鞭毛虫、纤毛虫)粒级更大, 且具有一定的运动能力, 在棕囊藻浓度较高、水体黏度较大的情况下, 更加容易被桡足类感知和捕食^[39]。而且原生动物可以以棕囊藻细胞为食^[40], 不太可能因为棕囊藻赤潮的发生而造成丰度下降^[41]。

对于棕囊藻赤潮期间观察到浮游动物丰度降低的现象早有报道, 比如棕囊藻分泌有害的毒素, 产生二甲基硫化物(Dimethylsulfide, DMS)^[5], 棕囊藻细胞营养价值低^[42]以及囊体胶状结构堵塞捕食者嘴部结构影响摄食^[43,44], 都可能是其中的原因。就本研究而言, 棕囊藻赤潮与浮游动物丰度下降之间的联系可以解释为棕囊藻分泌 DOC 并凝结形成 TEP, 进而提高水体黏度^[25], 紧接着造成浮游动物机械性的摄食障碍, 最后可能使得浮游动物饥饿致死。尤其是一些运动能力较弱又急需通过摄食来补充生长发育所需的无节幼虫, 它们比桡足类成体更加容易受到水体黏度的摄食抑制^[13]。

4 结论

本研究以棕囊藻和柱形宽水蚤作为研究对象, 探究棕囊藻赤潮带来的海水黏度变化对桡足类摄食产生的影响。研究表明, 棕囊藻生长过程中的游离单细胞丰度、囊体丰度、囊体直径与 TEP 含量、水体黏度都有显著的正相关关系; 在棕囊藻培养液和海藻酸钠溶液摄食环境中, 水体黏度的提高使得柱形宽水蚤的摄食率下降。整体而论, 柱形宽水蚤会受水体黏度的影响而降低对其他浮游植物的摄食, 即棕囊藻赤潮造成的海水黏度提高会阻碍桡足类的摄食。

参考文献

- [1] 齐雨藻, 沈萍萍, 王艳. 棕囊藻属(*Phaeocystis*)的分类与生活史(综述)[J]. 热带亚热带植物学报, 2001, 9(2): 174-184.
- [2] 沈萍萍, 齐雨藻, 欧林坚. 中国沿海球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)的分类、分布及其藻华[J]. 海洋科学, 2018, 42(10): 146-162.

- [3] ROUSSEAU V, CHRÉTIENNOT-DINET M J, JACOBSEN A, et al. The life cycle of *Phaeocystis*: State of knowledge and presumptive role in ecology [J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1/2/3): 29-47.
- [4] ROUSSEAU V, VAULOT D, CASOTTI R, et al. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): Evidence and hypotheses [J]. Journal of Marine Systems, 1994, 5(1): 23-39.
- [5] NEJSTGAARD J C, TANG K W, STEINKE M, et al. Zooplankton grazing on *Phaeocystis*: A quantitative review and future challenges [J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1): 147-172.
- [6] LANCELOT C, ROUSSEAU V. Ecology of *Phaeocystis*-dominated ecosystems: The key role of colony forms: The haptophyte algae (systematics association special volumes series 51) [M]. Oxford: Oxford University Press (UK), 1994: 229-245.
- [7] HAMM C E, SIMSON D A, MERKEL R, et al. Colonies of *Phaeocystis globosa* are protected by a thin but tough skin [J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 187: 101-111.
- [8] RIJSSEL V M, HAMM C, GIESKES W. *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) colonies: Hollow structures built with small amounts of polysaccharides [J]. European Journal of Phycology, 1997, 32(2): 185-192.
- [9] KESAULYA I, LETERME S C, MITCHELL J G, et al. The impact of turbulence and phytoplankton dynamics on foam formation, seawater viscosity and chlorophyll concentration in the eastern English Channel [J]. Oceanologia, 2008, 50(2): 167-182.
- [10] SEURONT L, DOROTHÉE V, MITCHELL J G. Biologically induced modification of seawater viscosity in the Eastern English Channel during a *Phaeocystis globosa* spring bloom [J]. Journal of Marine Systems, 2006, 61(3/4): 118-133.
- [11] JANSE I, GOTTSCHAL J C, GIESKES W W, et al. Carbohydrates in the North Sea during spring blooms of *Phaeocystis*: A specific fingerprint [J]. Aquatic Microbial Ecology, 1996, 10(1): 97-103.
- [12] KOSKI M, DUTZ J, BRETELER W C M K. Selective grazing of *Temora longicornis* in different stages of a *Phaeocystis globosa* bloom - A mesocosm study [J]. Harmful Algae, 2005, 4(5): 915-927.
- [13] DUTZ J, BRETELER W C M K, KRAMER G. Inhibition of copepod feeding by exudates and transparent exopolymer particles (TEP) derived from a *Phaeocystis globosa* dominated phytoplankton community [J]. Harmful Algae, 2005, 4(5): 929-940.
- [14] UTA P, ALLDREDGE A L. Do transparent exopolymer particles (TEP) inhibit grazing by the euphausiid *Euphausia pacifica* [J]. Journal of Plankton Research, 1999, 21(11): 2203-2217.
- [15] MALEJ A, HARRIS R P. Inhibition of copepod grazing by diatom exudates: A factor in the development of mucus aggregates [J]. Marine Ecology Progress Series, 1993, 96(1): 33-42.
- [16] LAURENT S, VINCENT D. Increased seawater viscosity, *Phaeocystis globosa* spring bloom and *Temora longicornis* feeding and swimming behaviours [J]. Marine Ecology Progress Series, 2008, 363: 131-145.
- [17] GUILLARD R R L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates [M]// SMITH W L, CHANLEY M H (editors). Culture of marine invertebrate animals: Proceedings-1st conference on culture of marine invertebrate animals. Boston, MA US: Springer, 1975.
- [18] 许浩, 李朋富, 陈丽, 等. 集胞藻胞外多糖的流变学性质和乳化活性 [J]. 南京大学学报: 自然科学版, 2008, 44(3): 320-325.
- [19] MARI X, RASSOULZADEGAN F, BRUSSAARD C P D, et al. Dynamics of transparent exopolymeric particles (TEP) production by *Phaeocystis globosa* under N- or P-limitation: A controlling factor of the retention/export balance [J]. Harmful Algae, 2005, 4(5): 895-914.
- [20] FROST B W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* [J]. Limnology & Oceanography, 1972, 17(6): 805-815.
- [21] ALLDREDGE A L, PASSOW U, LOGAN B E. The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the ocean - Science direct [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 1993, 40(6): 1131-1140.
- [22] 孙军, 郭聪聪, 张桂成. 透明胞外聚合颗粒物碳运输新途径 [J]. 海洋学报, 2019, 41(8): 125-130.
- [23] BOEKEL W V. *Phaeocystis* colony mucus components and the importance of calcium ions for colony stability [J]. Marine Ecology Progress Series, 1992, 87(3): 301-305.
- [24] KANG Z J, YANG B, LAI J X, et al. *Phaeocystis globosa* bloom monitoring: Based on *p. globosa* induced seawater viscosity modification adjacent to a nuclear power plant in Qinzhou Bay, China [J]. Journal of Ocean University of China, 2020, 19(5): 1207-1220.

- [25] SEURONT L, LACHEZE C, DOUBELL M J, et al. The influence of *Phaeocystis globosa* on microscale spatial patterns of chlorophyll a and bulk-phase seawater viscosity [J]. *Biogeochemistry*, 2007, 83: 173-188.
- [26] JENKINSON I R. Bulk-phase viscoelastic properties of seawater [J]. *Oceanologica Acta*, 1993, 16(4): 317-334.
- [27] JENKINSON I R, BIDDANDA B A. Bulk-phase viscoelastic properties of seawater relationship with plankton components [J]. *Journal of Plankton Research*, 1995, 17(12): 2251-2274.
- [28] PASSOW U. Production of transparent exopolymer particles (TEP) by phyto- and bacterioplankton [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 236: 1-12.
- [29] ALLDREDGE A L, PASSOW U, LOGAN B E. The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the Ocean-Science Direct [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1993, 40(6): 1131-1140.
- [30] CHIN W C, ORELLANA M V, VERDUGO P. Spontaneous assembly of marine dissolved organic matter into polymer gels [J]. *Nature*, 1998, 391(6667): 568-572.
- [31] PASSOW U. Formation of transparent exopolymer particles, TEP, from dissolved precursor material [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 192(1): 1-11.
- [32] 晏荣军. 球形棕囊藻与溶藻细菌的关系研究[D]. 广州: 暨南大学, 2006.
- [33] GRANATA T C, DICKEY T D. The fluid mechanics of copepod feeding in a turbulent flow: A theoretical approach [J]. *Progress in Oceanography*, 1991, 26(3): 243-261.
- [34] LIU H B, BUSKEY E J. The exopolymer secretions (eps) layer surrounding aureoumbra lagunensis cells affects growth, grazing, and behavior of protozoa [J]. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45(5): 1187-1191.
- [35] EGLOFF D A. Effects of *Olistodiscus luteus* on the feeding and reproduction of the marine rotifer *Synchaeta cecilia* [J]. *Journal of Plankton Research*, 1986, 8(2): 263-274.
- [36] FLAMME G. Effects of food and temperature on the life cycle traits of the copepod *Temora longicornis* (Müller): Coupling between in situ and experimental monitoring [M]. LILLE (FRA): Lille University of Science and Technology, 2004.
- [37] BAUTISTA B, HARRIS R P, TRANTER P R G, et al. In situ copepod feeding and grazing rates during a spring bloom dominated by *Phaeocystis* sp. in the English channel [J]. *Journal of Plankton Research*, 1992, 14(5): 691-703.
- [38] 陆家昌, 李杰, 赖俊翔, 等. 广西近岸强额孔雀水蚤对球形棕囊藻的下行控制 [J]. *广西科学院学报*, 2020, 36(3): 323-329.
- [39] GASPARINI S, DARO M H, ANTAJAN E, et al. Mesozooplankton grazing during the *Phaeocystis globosa* bloom in the southern bight of the North Sea [J]. *Journal of Sea Research*, 2000, 43(3/4): 345-356.
- [40] TANG K W, JAKOBSEN H H, VISSER A W. *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) and the planktonic food web: Feeding, growth, and trophic interactions among grazers [J]. *Limnology & Oceanography*, 2001, 46(8): 1860-1870.
- [41] ADMIRAAL W, VENEKAMP L A H. Significance of tintinnid grazing during blooms of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters [J]. *Netherlands Journal of Sea Research*, 1986, 20(1): 61-66.
- [42] LI J, LU J C, WANG J L, et al. Do diploid and haploid solitary cells of *Phaeocystis globosa* support the same copepod grazing, survival, egg production, and hatching success [J]. *Journal of Coastal Research*, 2020, 37(1): 113-121.
- [43] SCHNACK-SCHIEL S B, SMETACEK V, VON BODUNGEN B, et al. Utilisation of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring [C]// 18th European Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms, 1985.
- [44] WEISSE T, TANDE K, VERITY P, et al. The trophic significance of *Phaeocystis* blooms [J]. *Journal of Marine Systems*, 1994, 5(1): 67-79.

Inhibitory Effect of Increase in Water Viscosity of *Phaeocystis globosa* on Feeding of *Temora stylifera*

LI Jie¹, LU Jiachang¹, LAN Caibi¹, LAI Junxiang¹, WANG Jiale², WEI Fujia²

(1. Guangxi Key Laboratory of Marine Environmental Science, Guangxi Beibu Gulf Marine Research Center, Guangxi Academy of Sciences, Nanning, Guangxi, 530007, China. 2. School of Marine Science, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530006, China)

Abstract: *Phaeocystis globosa* can produce a large amount of Dissolved Organic Carbon (DOC) during the formation process of cyst structure, but the effect of water viscosity changes on the feeding activities of copepods is still controversial. To reveal the effect of increased water viscosity caused by red tide of *P. globosa* on feeding of *Temora stylifera*, a viscosity feeding experiment was set up with different concentrations of *P. globosa* culture medium and sodium alginate solution to determine the feeding rate of the *T. stylifera* on *Chaetoceros muelleri*. The content of Transparent Exopolymer Particles (TEP) and the viscosity of culture medium during the growth of *P. globosa* were analyzed. The results showed that during the growth of *P. globosa*, the content of TEP and the viscosity of culture medium showed an upward trend, and the variation range was $(2.63 \pm 3.72) - (677.33 \pm 34.92) \mu\text{g/liter}$ xanthan equiv. and $(2.96 \pm 0.58) - (4.92 \pm 0.19) \text{Mpa} \cdot \text{s}$, and the solitary cell abundance, colony abundance and colony diameter of *P. globosa* showed a significant positive correlation with TEP content and viscosity. In the experiment group fed with *P. globosa* culture medium and sodium alginate solution, the feeding rate and filtration rate of the high and low viscosity groups showed significant differences, and the feeding rate and water filtration rate of the low-viscosity group were higher than those of the high-viscosity group ($P < 0.05$). It can be speculated that the feeding rate of *T. stylifera* is inhibited by the viscosity of water body.

Key words: *Phaeocystis globosa*, *Temora stylifera*, feeding, viscosity, transparent exopolymer particles

责任编辑: 陆雁



微信公众号投稿更便捷

联系电话: 0771-2503923

邮箱: gxxk@gxas.cn

投稿系统网址: <http://gxxk.ijournal.cn/gxxk/ch>