



[日] 大森 信 池田 勉著

陈青松 曹秀珍 译

洪惠馨 审校

农业出版社

海洋浮游动物 生态学的研究方法

海洋浮游动物生态学的 研究方法

[日]大森 信 著
池田 勉

陈青松 曹秀珍 译

洪志馨 审校

农业出版社

Methods in Marine Zooplankton Ecology
Makoto Omeri
Tsutomu Ikeda
JOHN WILEY & SONS, Inc., 1984

海洋浮游动物生态学的研究方法

(日) 大森 信 著
池田 勉

陈青松 曹秀珍 译

洪惠馨 审校

• • •

责任编辑 林维芳

农业出版社出版 (北京朝阳区枣营路)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168mm 32开本 11.5印张 297千字

1990年10月第1版 1990年10月北京第1次印刷

印数 1—406册 定价10.70元

ISBN 7-109-01148-8/Q·56

译 者 的 话

研究海洋浮游动物的理论意义及实用价值，对同行学者来说都十分清楚，不必重复赘述。由于浮游生物在生态系统，特别是在食物链、生产力、能量转移和物质循环中的重要性，它是海洋生态学的重要组成部分，也是海洋综合调查的一个不可缺少的项目。然而我国目前在生态学研究方面是一薄弱环节。

大森 信博士等著的《海洋浮游动物生态学的研究方法》一书，全面概括、综合了当前世界先进国家海洋生物学者对海洋浮游动物生态学的研究方法，这些方法大部分作者均亲自应用实践过，并进行比较，评述各种方法的优缺点，这是该书最大的特点。该书从理论到实践，详细介绍当代新技术在海洋生态学中的应用，内容全面、新颖，并应用数理统计的原理与方法进行资料分析。该书是目前生态学研究方法较为完整、全面系统的一本很好参考书。为了引进国外新的科技知识及有利于将科技信息及时传播，使之成为四化建设服务，译者谨此将该书全文译出介绍给我国广大读者，希望对发展我国海洋、水产学科有所帮助。

限于水平，在翻译中一定存在不少缺点甚至错误，欢迎读者批评、指正。

译 者

1987年7月

序 言

本书是1976年日本东京Kyoritsu出版社出版的《浮游动物生态学的研究方法》日文版的英译本。根据海洋浮游生物学的发展，订正全文内容，并增加了一些章节。

本书主编大森 信博士，走访了许多国家的海洋研究所和高等院校，了解到许多教师和青年学者强烈要求有一部内容丰富、具有最新研究海洋浮游动物生态学方法的书籍。于是本书打算论述与浮游动物研究方法有关的各个方面。

生物学过程的研究，如海洋浮游生物生产力和食物网的研究，已经被许多人认为是海洋生态学研究呼声最高的主题，而且调查了许多地方的环境污染与浮游生物有关。毫无疑问，课题选定以后，采用正确的研究方法和制定详尽的措施是取得研究成功最为重要的第一步骤。尽管浮游生物的研究已延续了一个多世纪，但是有限的实践结果说明，许多墨守陈规的室内及野外的研究方法是不可取的，尤其是野外观察和取样。我们认为，很有必要进一步完善和发展实验方法，同时不断改进野外调查研究技术和手段，这两者是评估浮游动物在海洋各生态系统中作用的有力工具。

海洋环境中存在着大约3700种的终生浮游动物，但是已经进行生态研究的动物为数不多，实验用的动物就更少了，而且绝大部分是甲壳动物。这样本书所论述的只能是有限的几个种类，其它类群的研究方法必须根据各个种类的习性、生理和生活史加以改进。由于目前使用这些方法所得结果有些出现前后矛盾的现象，因此还有待于进一步检验和纠正。我们希望本书能成为读者辨认目前使用各种方法内在问题的工具书，并在此基础上提出生态学研究更好更新的方法。

目 录

序言

第一章 什么是浮游生物	1
一、浮游生物的定义	1
二、浮游生物的大小	1
三、浮游生物的生态类群	4
四、浮游生物的种类	6
第二章 样品的采集	26
一、采集方法的选择	26
二、微型浮游动物	35
三、浮游生物网	41
四、微型游泳生物、漂浮生物和浅水浮游生物的采集	56
五、实验用的活体浮游生物采集	60
第三章 标本的固定和保存	64
一、标本的固定	64
二、标本的松弛处理	67
三、防止标本褪色	68
四、标本的保存	69
五、容器和标本的保管	70
六、标签及记录表格	71
第四章 观察与鉴定	77
一、活体观察	77
二、种类的鉴定	81
三、解剖、染色及制片	82
四、活体染色方法	86
五、轮廓摄影方法	88
第五章 标本的处理与测定	91
一、混合标本的分离与整理	91

二、个体的计数	97
三、生物量的测定	100
四、个体体长、体积和重量的测量	103
五、化学成分分析	104
六、核糖核酸 (RNA) 和三磷酸腺苷 (ATP) 的测定	114
七、热量测定	121
第六章 培养	123
一、培养器具	123
二、培养条件	129
三、饵料生物的培养技术	139
四、理化条件生理忍受限度的测定	151
第七章 摄食	155
一、浮游动物的食物习性	155
二、摄食率的几种表示单位	160
三、摄食率的实验测定	162
四、摄食率的野外测定	185
五、食物的选择	189
六、同化效率和生长效率	195
第八章 呼吸与排泄	205
一、呼吸率的测定	205
二、影响呼吸率的实验因素	221
三、呼吸率与碳和热量单位的换算	226
四、排泄率的测定	227
五、影响排泄率的实验因素	232
六、呼吸与排泄的关系: O/N、N/P和O/P比率	236
七、浮游动物呼吸与排泄实验技术的进一步探讨	242
第九章 生产力的评估	246
一、产量与术语	246
二、生活史模式	247
三、生长率的计算	254
四、死亡率的计算	265
五、产量的估算	271

第十章 分布模式与群落结构	293
一、外界环境条件与分布模式的关系	293
二、组合 (Association)	297
三、群落种数的多样性	310
附录	323
索引	342
一、生物学名词检索	342
二、生态名词检索	347

第一章 什么是浮游生物?

一、浮游生物的定义

浮游生物是一个复杂、庞大的生物群落，包括动物和植物。它们是一些行动器官不够发达，运动能力很弱，只能随着水流漂浮移动于水层中的生物群。除了少数大型种类，例如根口水母类（Rhizostomeae）之外，一般个体很小，长度通常在几 μm 到20mm之间。

浮游生物群落中，也有某些种类具有一定行动能力，例如磷虾类（Euphausiacea）和幼鱼，还有些种类能进行大幅度的垂直移动。

采集浮游生物主要有两种方法，即用网或用网目大小不同规格的过滤器进行采集。由于网目大小不同，就能采集到个体大小不同的种类。

浮游生物和同样生活于水层中的游泳生物（Nekton）之间没有严格的界限。如乌贼（squids）、游泳虾类、灯笼鱼（myctophids）以及圆罩鱼（cyclothones）等，这些种类的一些体长为20—100mm左右的幼体，可以看作浮游生物，也可看作游泳生物，通常称为微型游泳生物（Micronekton）。

二、浮游生物的大小

根据浮游生物个体的大小，可将它们分为很多类。虽然这种划分是人为的，但在浮游生物群落的食物网组成调查研究工作中，这样的分类是具有重要的生物学意义，因为摄食浮游生物的

动物有特殊的摄食机制和方法，只适于摄取一定大小范围的食物。1957年在卑尔根（Bergen——挪威）召开了“海洋初级生产力的测定”的研讨会，会上就一些浮游生物的大小范围下了定义，将它们分为：超微型浮游生物（ultraplankton）体长小于 $5\mu\text{m}$ ；微型浮游生物（nanoplankton）体长 $5-60\mu\text{m}$ ；小型浮游生物（microplankton）体长 $60-500\mu\text{m}$ ；中型浮游生物（mesoplankton）体长 $0.5-1\text{mm}$ ；大型浮游生物（macroplankton）体长 $1-10\text{mm}$ 和巨型浮游生物（megaloplankton）体长大于 10mm （Gushing等，1958）。现在有些书仍然采用这种分类法，但它是主观的，而且各种浮游生物个体大小也并不是固定不变。因此，当我们想要测量大小不同的各类型浮游生物的数量关系时，使用这种分类法就很不方便。达萨特（Dussart，1965）将浮游生物分为两个主要类群：一类是能被网目很细小（ $20\mu\text{m}$ ）的浮游生物网过滤的生物体，即微型浮游生物（nanoplankton），通常称它为水瓶浮游生物（water bottle plankton）；另一类是网采浮游生物（net plankton），即它们能用浮游生物网采集到。然后他又根据指数函数，把浮游生物分为以下5类，即 $2 \times 10^n \mu\text{m}$ （ $n=0, 1, 2, \dots$ ）：超微型浮游生物（小于 $2\mu\text{m}$ ）、微型浮游生物（ $2-20\mu\text{m}$ ）、小型浮游生物（ $20-200\mu\text{m}$ ）、中型浮游生物（ $200-2000\mu\text{m}$ ）和巨型浮游生物（ $>2000\mu\text{m}$ ）。这个定义里的大型浮游生物和中型浮游生物，也有人把它们归并为一类型，而且巨型浮游生物和微型游泳生物（micronekton）之间也没有明显的界限。

在本书中，我们打算将浮游生物分为7个类别（表1）。最小的网采浮游生物体长为 $200\mu\text{m}$ ，即那些确实能用网采集到的生物。由于受到采集网具的限制，小于这一类别的浮游生物是难于用网采集到，即使在营养盐贫乏的辽阔大洋海域里也是如此（第二章三、（二））。我们不准备根据大小将小型游泳生物和巨型浮游生物分开，因为前者包括脊椎动物和具有外骨骼的生物，如鱼类和甲壳类，而后者包括胶质浮游生物，如纽海樽（sal-

ps) 和水母类，它们一般都很容易破碎，很难用网具采集到完整的标本。

由于浮游动物包含小的原生动物和微型游泳生物，它们的大小介于 $2\mu\text{m}$ — 200mm 之间。浮游动物主要由中型浮游生物和大型浮游生物所组成，而本书想就研究这些生物体的方法作专门的论述。

表1 浮游生物的大小类别和主要组成类群

(Dussart, 1956)

类 别 ^a	大小界限	主要组成类群
1. 超微型浮游生物 Ultrananoplankton	$< 2\mu\text{m}$	细 菌
2. 微型浮游生物 Nanoplankton	$2 - 20\mu\text{m}$	真菌、微型甲藻(鞭毛虫)、微型硅藻
3. 小型浮游生物 Microplankton	$20 - 200\mu\text{m}$	绝大部分浮游植物、有孔虫、纤毛虫、轮虫、桡足类无节幼虫
4. 中型浮游生物 Mesoplankton	$200\mu\text{m} - 2\text{mm}$	枝角类、桡足类、幼形类
5. 大型浮游生物 Macroplankton	$2 - 20\text{mm}$	翼足类、桡足类、磷虾类、毛颚类
6. 微型游泳生物 Micronekton	$20 - 200\text{mm}$	头足类、磷虾类、樱虾类、灯笼鱼类幼体
7. 巨型浮游生物 (胶质浮游生物) Megaloplankton (gelationous plankton)	$> 20\text{mm}$	钵水母类、海樽类

^a 1—3类是水瓶采得的浮游生物，4—6是浮游生物网采得的浮游生物。

三、浮游生物的生态类群

浮游生物是一个庞大而复杂的生态类群，除了按照它们个体的形状大小划分之外，还可以依照它们的栖息水域、垂直分布的深度以及生活史中营浮游生活期的长短等生态特性分成几种类别。以下是几种经常使用的分类方法：

(一) 依照栖息水域分类

1. 海洋浮游生物 (marine plankton)，又称咸水浮游生物 (haloplankton)。

(1) 远洋性浮游生物 (oceanic plankton)：栖息于大陆架以外盐度较高的大洋区海域。

(2) 沿岸(近海)性浮游生物 (neritic plankton)：栖息于盐度较低的大陆架海域。

(3) 半咸水性浮游生物 (brackishplankton)：这类生物也称河口浮游生物 (estuarineplankton)，栖息于半咸水河口水域。

2. 淡水浮游生物 (limnoplankton)：栖息于江河湖泊淡水水域。

(二) 依照垂直分布深度分类

1. 水漂生物 (pleuston)：生活在海面，身体部分露出。它们常常被看作不同于浮游生物，因为它们主要是随风漂移，而不是随海流移动，例如水螅水母类的僧帽水母 (*Physalia*) 和帆水母 (*Velella*)。

2. 漂浮生物 (neuston)：栖息在表层几到几十毫米海水里，形成一个特殊的海洋生物群落，称为漂浮生物。

3. 大洋上层浮游生物 (epipelagic plankton)：白天栖息在 0—300m 深以上的水层。

4. 大洋中层浮游生物 (mesopelagic plankton)：白天栖息在大约 300—1000m 深水层。

5. 大洋深层浮游生物 (bathypelagic plankton) : 白天栖息于1000—4000m深水层。

6. 大洋深渊浮游生物 (abyssopelagic plankton) : 栖息在3000—4000m以下深海水层。

7. 底栖上层浮游生物 (epibenthic plankton), 又称沉性或底生浮游生物 (demersal or bottom-living plankton) : 栖息于接近海底或暂时性栖息于海底的浮游生物。

(三) 依照生活史中营浮游生活期长短分类:

1. 终生性浮游生物 (holoplankton) 或称永久性浮游生物 (permanent plankton) : 终生营浮游生活。大多数浮游生物属于这一类。

2. 阶段性浮游生物 (meroplankton), 又称短暂性或临时性浮游生物 (transitory or temporary plankton), 这类生物在其生活史中仅某一阶段营浮游生活, 如卵或幼体阶段, 经过变态以后, 改营底栖或游泳生活。

上层、中层和深层浮游生物栖息的水深界限, 因不同水域环境特点而异。上述各种水深的划分, 是采纳许多科学家比较一致的分法。以前许多关于浮游动物垂直分布方式的研究结果表明, 将上层浮游生物 (epiplankton) 再分为高层浮游生物: 白天栖息于0—150m水层; 低层浮游生物: 白天栖息于150—300m水层。将中层浮游生物 (mesoplankton) 也分为中高层浮游生物: 白天栖息于300—700m水层; 中低层浮游生物: 白天栖息于700—1000m水层, 这样更有意义。

• 在这一类浮游生物中, 包括一些原非浮游种类, 例如底栖甲壳类中的涟虫、糠虾、介形类、端足类等, 仅有时 (一般在夜晚) 上升到上层浮游。又如某些外寄生的桡足类, 有时脱离寄主, 营短期浮游生活。因此也有不少学者将它们另分一类, 称为暂时性浮游生 (tychoplankton)。——译者

四、浮游生物的种类

浮游动物的种类十分丰富。典型的永久性浮游动物包括无脊椎动物绝大多数门的各纲的种类。表2⁽¹⁾ 罗列了永久性浮游动物中主要种类的估计数量，不包括绝大多数的原生动物（仅沙壳纤毛虫类就有1000多种）和一些次要的类群。由于许多脊椎动物和底栖（绝大部分是无脊椎动物）生物的早期发育的各期营阶段性浮游生活，所以在浮游动物中，动物界的绝大多数门都有它的代表种类。海洋浮游动物的分类和永久性浮游动物代表种类目录（鞭毛虫纲Mastigophora的注释）可见以下名录。一些种类的图解见图1—7。

（一）原生动物门（Phylum Protozoa）

鞭毛虫纲（Class Mastigophora = Flagellata）

植鞭毛虫亚纲（Subclass Phytomastigophora）

本书我们讨论以下两个目的种类，因为这两个目象浮游植物一样，以光合作用进行营养。

金滴虫目（Order Chrysoomonadina）

主要包括：硅鞭藻（*Dictyocha*），锥囊藻（*Dinobryon*），*Emeliana*，*Isochrysis*，*Syracosphaera*等属。

腰鞭毛虫目（Order Dinoflagellata）

本目是浮游生物最典型的类群，是海洋食物链的重要环节，有些种类是引起产生“赤潮”（red tides）的生物。主要有：铠甲虫（*Ceratium*），翅甲藻（*Dinophysis*），赤潮虫（*Gonyaulax*），裸甲藻（*Gymnodinium*），夜光虫（*Noctiluca*），多甲藻（*Peridinium*）等属。

动鞭毛虫亚纲（Subclass Zoomastigophorea）

领鞭毛虫目（Order Choanoflagellida）

包括：*Diaphanoeca*，*Monosiga*和*Stephanoeca*等属。

肉（伪）足虫纲（Class Sarcodina）

表2 海洋中主要永久性浮游动物和阶段性浮游腔肠动物种类的估计*

类 群			种 数
原生动物	有孔虫类		37
刺胞亚门	水螅水母类	管水母类	140
		其 它	600
	钵水母类		220
栉水母			14—21
纽形动物	有 针 纲		97
软体动物	异 足 类		18
	翼 足 类		97
环节动物	游 走 目		110
甲壳动物	枝 角 类		8
	介 形 类		130
	桡 足 类	哲 水 蚤	1850
		剑 水 蚤	250
		猛 水 蚤	20
		怪 水 蚤	90
	糠 虾 类		100

类 群			种 数
	端足类	蛭亚目	283—300
		钩虾亚目	150
	磷虾类		85
	十足类	樱虾科	85
		其 它	85
毛颚动物			70
脊索动物	有尾纲		57
	海樽纲		85

a 大多数原生动物和少数其它类群除外。

根足亚纲 (Subclass Rhizopoda)

有孔虫目 (Order Foraminifera)

本目主要是化石种类, 现存的有: 抱球虫 (*Globigerina*), *Globorotalia* 等属的种类。

辐足亚纲 (Subclass Actinopoda)

放射虫目 (Order Radiolaria)

主要有: 等棘虫 (*Acanthometra*), 网骨虫 (*Aulosphaera*) 等属。

纤毛虫纲 (Class Ciliata) (2)

全毛虫目 (Order Holotricha)

本目有些种类是“赤潮”生物, 如中缢虫 (*Mesodinium*) 属。

旋毛虫目 (Order Spirotricha)

沙壳纤毛虫亚目 (Suborder Tintinnina)

本亚目是微型浮游动物的重要类群。主要有：*Condonella*，网纹虫 (*Favella*)，拟网纹虫 (*Parafavella*)，拟铃虫 (*Tintinnopsis*) 和铃状虫 (*Tintinnus*) 等属。

(二) 腔肠动物门 (Coelenterata)

水螅水母纲 (Class Hydromedusae = Hydroida)

螅形目 (Order Hydroida) *

花水母亚目 (Suborder Anthomedusae)

本亚目种类中许多是中型浮游生物，如隔膜水母 (*Leuckartiara*)，萨氏水母 (*Sarsia*) 等属。

软水母亚目 (Leptomedusae)

主要有：多管水母 (*Aequorea*)、蕨枝水母 (*Obelia*) 等属。

淡水水母目 (Order Limnomedusae)

本目半咸水种类有桃花水母属 (*Craspedacusta*)

硬水母目 (Order Trachymedusae = Trachylina)

如 *Aglantha*，怪水母 (*Geryonia*)，棍手水母 (*Rhopalomena*) 等属。

管水母目 (Order Siphonophora) **

钟泳亚目 (Suborder Calycophorae)

如深杯水母 (*Abyla*)，五角水母 (*Mugginea*) 等属。

胞泳亚目 (Suborder Physornectae)

如盛装水母属 (*Agalma*)。

囊泳亚目 (Suborder Cystenectae = Rhizop-hysal'iae)

如僧帽水母属 (*Physaloi*)

盘泳亚目 (Suborder Disconectae = Chond-rophorae)

* 在浮游腔肠动物分类系统中，一般不用这个目，而是把以下两个亚目（花水母和软水母）提为目。——译者

** Totton(1954)将管水母类划分为盘泳目和管水母目两个目，后者包括钟泳、囊泳和胞泳3个亚目。——译者