

海洋尖尾藻选择性摄食研究

马婉捷, 王小冬, 王 艳

(暨南大学 赤潮与海洋生物学研究中心, 广东 广州 510632)

摘要: 异养甲藻是海洋浮游植物的主要摄食者, 在海洋碳循环和营养再生过程中具有关键作用。本研究选择异养甲藻的代表物种—海洋尖尾藻为研究对象, 通过喂食单种食物和混合食物, 分析食物粒径和种类对异养甲藻摄食率、生长速率和细胞体积的影响。结果表明, 海洋尖尾藻摄食的食物种类多样性高, 隶属于穗鞭藻、定鞭藻、绿藻、硅藻和褐藻等门类的 7 种藻种均可被其摄食。海洋尖尾藻的摄食明显依赖于食物颗粒的体积, 粒径显著影响了海洋尖尾藻的摄食率、生长率和细胞体积。能够被海洋尖尾藻摄食的浮游植物粒径范围在 2 ~ 128 μm , 但是海洋尖尾藻对粒径为 7.4 ~ 13 μm 的土生杜氏藻、赤潮异弯藻和威氏海链藻的摄食率最高, 并且摄食后生长速率和细胞体积最大。粒径为 2 ~ 4.5 μm 的抑食金球藻、赫氏颗石藻、球形棕囊藻单细胞和粒径为 128 μm 的布氏双尾藻显著降低了海洋尖尾藻的摄食率。当存在其他食物可供选择摄食时, 海洋尖尾藻不再摄食布氏双尾藻。由于摄食行为的粒径选择性, 异养甲藻可能对浮游植物的粒径结构和种群动态起到重要的调控作用。

关键词: 异养甲藻; 海洋尖尾藻; 粒径; 选择性摄食

中图分类号: Q178.53 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007-6336(2018)03-0332-06

Investigations on selective grazing in *Oxyrrhis marina*

MA Wan-jie, WANG Xiao-dong, WANG Yan

(Research Center for Harmful Algal and Marine Biology, Jinan University, Guangzhou 510632, China)

Abstract: As the main consumers of phytoplankton, heterotrophic dinoflagellates play key roles in carbon cycling and nutrient regeneration in marine ecosystem. *Oxyrrhis marina* was a model predator in laboratory-based feeding studies. To assess the effects of food type and particles size on grazing rate, growth rate and cell volume of heterotrophic dinoflagellate, *O. marina* were provided with either individual or combined prey. The results indicated that the *O. marina* has ability to consume 7 taxa, belonging to *Chromalveolata*, *Haptophyta*, *Chlorophyta*, *Bacillariophyta* and *Ochrophyta*, respectively. The feeding activity of *O. marina* strongly depends on the prey size, which influenced significantly the grazing rates, growth rates as well as cell volume. *O. marina* was ability to fed prey with size ranged from 2 μm to 128 μm . Prey with diameters ranged from 7.4 to 13 μm , e. g. *Dunaliella tertiolecta*, *Heterosigma akashiwo* and *Thalassiosira weissflogii*, resulted in the highest ingestion rates, growth rates and cell volume in *O. marina*. The Ingestion rate of *O. marina* on *Aureococcus anophagefferens*, *Emiliania huxleyi*, unicellular *Phaeocystis globosa* which diameters ranged from 2 to 4.5 μm , and *D. brightwellii* with diameters up to 128 μm was decreased significantly. Furthermore, *D. brightwellii* was not ingested by *O. marina* once alternative prey was available. Heterotrophic dinoflagellates could play a significant role in regulation of size spectrum and population dynamics of phytoplankton in marine ecosystem due to their size-selective feeding.

Key words: heterotrophic dinoflagellates; *Oxyrrhis marina*; prey size; selective feeding

收稿日期: 2017-07-24, 修订日期: 2018-01-06
基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC1404300); 国家自然科学基金项目(41676144)
作者简介: 马婉捷(1992-), 女, 广东汕尾人, 硕士研究生, 主要研究方向为海洋浮游生物生态学, E-mail: 1132313483@qq.com
通讯作者: 王小冬(1978-), 男, 山东威海人, 副研究员, 主要研究方向为浮游植物生理生态学, E-mail: pouchetii@gmail.com

异养甲藻是海洋超微型(pico)和微型(nano)浮游植物的主要摄食者,每天摄食浮游植物现存量的 60% ~ 70%,远超过桡足类对浮游植物的摄食^[1-2]。异养甲藻的摄食显著影响了浮游植物的数量、种类组成和群落结构^[3-5]。鉴于异养甲藻在海洋中的地位和作用,研究其摄食有助于理解它们在微生物食物环和经典食物链中的功能和地位。

海洋尖尾藻(*Oxyrrhis marina*)是常见的异养甲藻,分布于近岸海域,粒径一般为 15 ~ 40 μm ^[6]。海洋尖尾藻耐受力强,对盐度、温度和食物浓度的适应范围广^[7-8]。海洋尖尾藻极易培养,经常作为异养甲藻的模式生物,以研究异养甲藻的生理、行为和生态效应^[9]。

摄食食物的多样性能够使摄食者在生态系统中占据多种生态位,从而有利于种群的生存和发展。Jeong^[10-11]研究表明海洋尖尾藻能摄食强壮前沟藻(*Amphidinium carterae*)、胸甲球藻科的 *Stoeckeria algicida*(暂无中文译名)和褐藻门的赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)。Fuller^[12-13]也观察到海洋尖尾藻对绿藻门杜氏藻属的 *Dunaliella primolecta*(暂无中文译名)、咸胞藻属的 *Brachiononas submarina*(暂无中文译名)、衣藻属的 *Chlamydomonas*(暂无中文译名)和褐藻门的眼点拟微球藻(*Nannochloropsis oculata*)有不同程度的摄食。海洋尖尾藻摄食食物种类的多样性使其得以更好的适应多变的摄食环境。

表 1 实验中藻类的等效球体直径(ESD)、细胞碳含量(C)及采集地

Tab. 1 The equivalent spherical diameter, carbon content of each cell and collection site of the algae used in the experiment				
实验物种	等效球体直径	细胞含碳量	采集地	参考文献
Algae species	ESD/ μm	/ $\text{pg} \cdot \text{cell}^{-1}$		
海洋尖尾藻(<i>Oxyrrhis marina</i>)	29.10	469.48	美国圣胡安海岛	[15]
抑食金球藻(<i>Aureococcus anophagefferens</i>)	2.00	2.10	中国秦皇岛	[18]
赫氏颧石藻(<i>Emiliania huxleyi</i>)	4.40	15.10	中国厦门大学	[19]
球形棕囊藻(<i>Phaeocystis globosa</i>)	4.50	13.80	中国珠海	[18]
土生杜氏藻(<i>Dunaliella tertiolecta</i>)	7.40	46.50	挪威奥斯陆峡湾	[20]
赤潮异弯藻(<i>Heterosigma akashiwo</i>)	11.00	348.00	中国珠海	[11]
威氏海链藻(<i>Thalassiosira weissflogii</i>)	13.00	212.00	中国南海	[21]
布氏双尾藻(<i>Ditylum brightwellii</i>)	128.00	3301.45	中国珠海	[22]

1.2 方法

1.2.1 单种摄食实验

实验在 50 mL 的细胞培养瓶中进行。实验组(有海洋尖尾藻)和对照组(无海洋尖尾藻)各设置 5 个平行样。实验组中将海洋尖尾藻分别添加到 7 种粒径不同的浮游植物中,浮游植物的初始

根据粒径谱理论,摄食者和食物的最佳粒径比例约为 10 :1^[14]。因此,海洋尖尾藻食物的最佳粒径理论上应为 3 μm 左右。但是海洋尖尾藻摄入食物的粒径范围很广,不仅吞噬粒径小于 1 μm 的细菌,还能吃掉同自身粒径接近的长钙板藻(*Cricosphaera elongata*, 20 ~ 30 μm),甚至能摄食远远超过其自身体积的链状硅藻(50 ~ 90 μm)^[15-17]。但至今为止,海洋尖尾藻食物的粒径范围依然未被准确界定。

本研究通过单种摄食实验来分析海洋尖尾藻摄食食物的物种多样性和和食物的粒径范围,并且通过 4 种不同粒径混合食物的摄食实验,研究海洋尖尾藻的选择性摄食特性。本研究结果有助于深入理解异养甲藻对浮游植物种类、数量和粒径多样性的影响,进一步明确异养甲藻在微生物食物环和经典食物链中的功能和地位。

1 材料与方法

1.1 材料

实验选用 7 种类和粒径不同的浮游植物作为海洋尖尾藻的食物(表 1)。海洋尖尾藻采自美国圣胡安海岛附近海域,经实验室分离纯化后以土生杜氏藻为饵料进行培养。海洋尖尾藻及浮游植物均培养在盐度为 30 的 f/2 培养基中。培养温度为 20 $^{\circ}\text{C}$,光暗循环 12 h :12 h,光照强度为 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。实验前 2 周,分别投喂海洋尖尾藻 7 种不同粒径的浮游植物。

碳浓度为 5000 ng C/mL(预实验已知 5000 ng C/mL 的初始碳含量为海洋尖尾藻的过饱和食物浓度),而海洋尖尾藻的初始浓度为 300 cells/mL。所有培养瓶放置在恒温震荡培养箱中,震荡频率为 25 r/min,温度 20 $^{\circ}\text{C}$,保持黑暗避免浮游植物的生长。每隔 24 h 取样一次,实验持续 3 d。

1.2.2 混合摄食实验

混合实验同样在 50 mL 的细胞培养瓶中进行。培养瓶中均装有抑食金球藻、土生杜氏藻、威氏海链藻和布氏双尾藻混合而成的食物。浮游植物的总初始碳含量为 5000 ng C/mL,4 种浮游植物各贡献 1/4。实验组中加入海洋尖尾藻,初始浓度为 300 cells/mL,而对照组中仅含有浮游植物。实验组和对照组各设置 5 个平行样。所有培养瓶放置在恒温震荡培养箱中,震荡频率为 25 r/min,温度 20℃,保持黑暗避免浮游植物的生长。每隔 24 h 取样,实验持续 2 d。

1.2.3 数据处理

样品加入最终浓度为 4% 的鲁格试剂进行固定,固定后的样品使用 1 mL 细胞计数板 (Sedgwick-Rafter counting chambers) 在倒置显微镜 (Olympus IMT-2) 下测量海洋尖尾藻和浮游植物的细胞丰度。荧光显微镜下 (Olympus, BX61) 测量海洋尖尾藻的长度和宽度。

海洋尖尾藻的摄食率 [I , ng C/(cell · d)] 为 24 h、48 h、72 h 时瞬时摄食率的平均值,瞬时摄食率 $I=[C] \times F^{[23]}$, 其中 $[C]$ 为实验过程中浮游植物的平均浓度, F 为海洋尖尾藻的清滤率。

海洋尖尾藻的生长速率 (μ , /d) 为 24 h、48 h、72 h 时瞬时生长速率的平均值,瞬时生长速率通过 $u=\frac{\ln(N_2/N_1)}{t_2-t_1}$ 计算, N_1 和 N_2 是海洋尖尾藻在 t_1 时刻和 t_2 时刻的浓度, t_1 和 t_2 为取样时间。

海洋尖尾藻的细胞体积 (V , μm^3) 为摄食 72 h 后的细胞体积,根据 Hillebrand 等^[24] 建立的公式计算。

利用 Michaelis-Menten 方程对数据进行迭代拟合分析 (Sigmaplot 12.5) 海洋尖尾藻的摄食率、生长速率和细胞体积与食物浓度及粒径之间的关系。应用 SPSS 20.0 对数据进行统计以及显著性检验,用 one way-ANOVA 对不同组间海洋尖尾藻的摄食率、生长速率和细胞体积的差异显著性进行检验,显著性水平设置为 $P<0.05$ 。

2 结果与讨论

2.1 结 果

2.1.1 单种摄食实验

海洋尖尾藻摄食的浮游植物种类多样性丰富。本研究所选取的 7 种藻类分别隶属于穗鞭

藻、定鞭藻、绿藻、硅藻和褐藻等不同门类,其粒径从 2~128 μm ,海洋尖尾藻对表 1 列明的 7 种藻类均有不同程度的摄食,但摄食率差异较大 (图 1)。

摄食不同的食物显著影响了海洋尖尾藻的摄食率、生长率和细胞体积。海洋尖尾藻对于土生杜氏藻、赤潮异弯藻和威氏海链藻摄食率显著大于其它食物 ($P<0.05$,图 1 A)。海洋尖尾藻能够摄食粒径远超过其自身粒径 3 倍 (128 μm) 的布氏双尾藻,但是摄食率极低,仅仅为 0.011 ± 0.001 ng C/(cell · d) (图 1 A)。海洋尖尾藻摄食土生杜氏藻、赤潮异弯藻和威氏海链藻时生长速率分别达到 0.80 ± 0.10 /d、 0.74 ± 0.10 /d 和 0.78 ± 0.14 /d (图 1 B),显著高于摄食其他浮游植物 ($P<0.05$)。摄食抑食金球藻、赫氏颗石藻和球形棕囊藻单细胞后,海洋尖尾藻的生长速率分别为 0.33 ± 0.08 /d、 0.35 ± 0.06 /d 和 0.50 ± 0.07 /d (图 1 B),显著低于摄食粒径范围为 7~13 μm 的食物。但是当摄食布氏双尾藻时,海洋尖尾藻的生长速率只有 0.04 ± 0.01 /d (图 1 B)。

摄食土生杜氏藻、赤潮异弯藻和威氏海链藻后,海洋尖尾藻细胞体积均超于 5000 μm^3 (图 1 C)。但是摄食粒径为 2~4.5 μm 的浮游植物后,海洋尖尾藻的细胞体积只有 4263.11 ± 474.02 μm^3 (图 1 C)。而当海洋尖尾藻以粒径高达 128 μm 的硅藻为食物时,72 h 内细胞体积最小,细胞体积仅为 1441.86 ± 652.76 μm^3 (图 1 C)。

2.1.2 混合摄食实验

面对抑食金球藻、土生杜氏藻、威氏海链藻和布氏双尾藻 4 种藻类混合的食物时,海洋尖尾藻对食物粒径表现出明显的摄食偏好。

由于海洋尖尾藻的摄食,土生杜氏藻、威氏海链藻和抑食金球藻的细胞浓度均显著下降 (图 2 A, B, C),而布氏双尾藻的浓度则未发生显著性变化 ($P<0.05$,图 2 D)。

海洋尖尾藻对土生杜氏藻和威氏海链藻存在明显的摄食偏好 ($P<0.05$),摄食率分别达到 0.48 ± 0.05 ng C/(cell · d) 和 0.31 ± 0.03 ng C/(cell · d) (图 3)。对粒径最小的抑食金球藻的摄食率很低,仅仅为 0.18 ± 0.03 ng C/(cell · d) (图 3)。混合食物可供选择时,海洋尖尾藻并不摄食布氏双尾藻 (图 3)。

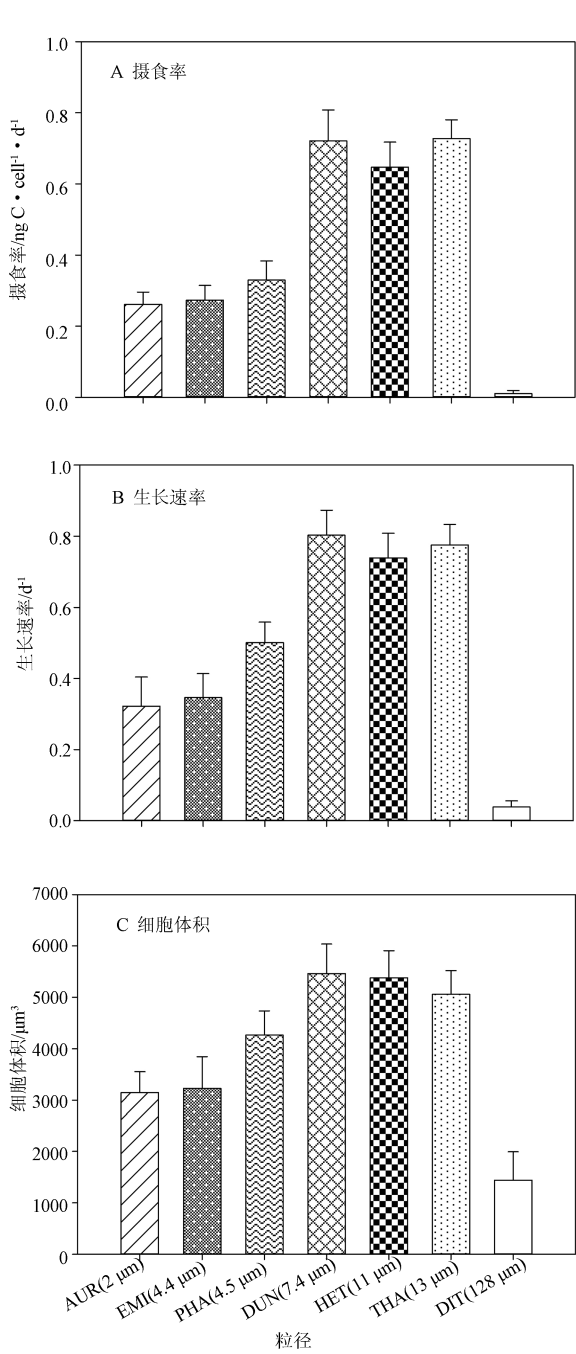


图 1 海洋尖尾藻对不同粒径食物的反应
AUR 为抑食金球藻;EMI 为赫氏颗石藻;PHA 为球形棕囊藻单细胞;DUN 为土生杜氏藻;HET 为赤潮异弯藻;THA 为威氏海链藻;DIT 为布氏双尾藻

Fig. 1 The responses of *O. marina* feeding on a range of prey with different sizes

AUR represent *Aureococcus anophagefferens*; EMI represent *Emiliania huxleyi*; PHA represent unicellular *Phaeocystis globosa*; DUN represent *Dunaliella tertiolecta*; HET represent *Heterosigma akashiwo*; THA represent *Thalassiosira weissflogii*; DIT represent *Ditylum brightwellii*

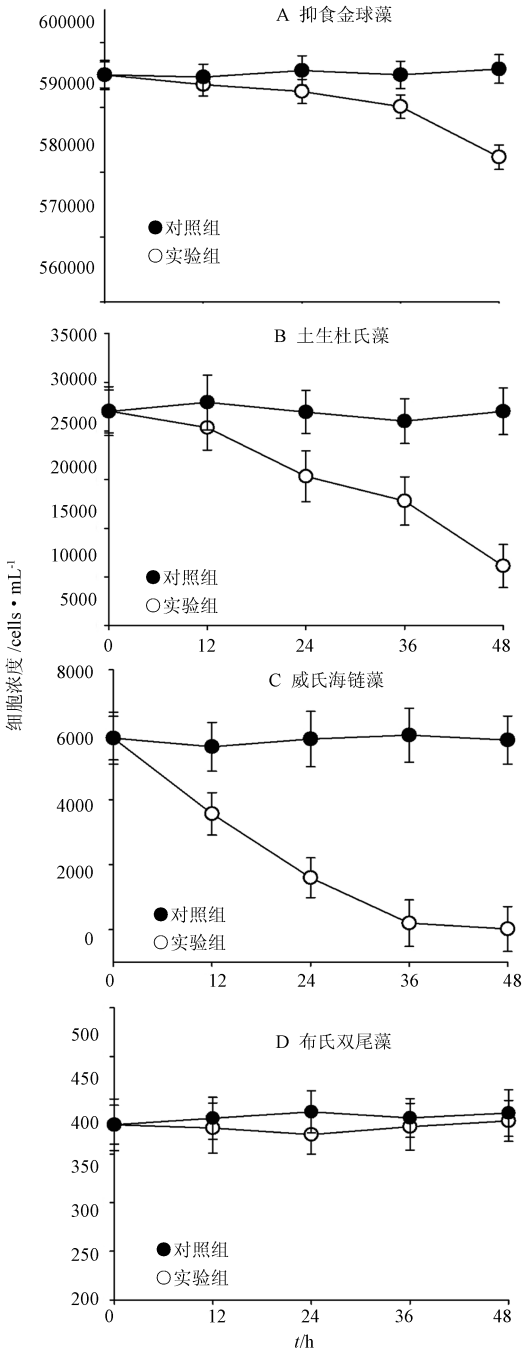


图 2 不同粒径的食物在 48 h 内的浓度变化情况
Fig. 2 Change in algal concentration of different sizes of food over 48 h

2.2 讨 论

摄食者食物谱的多样性提高了摄食者抵御不良摄食环境的能力,有利于摄食者维持种群的相对稳定。Hansen^[18]研究表明海洋尖尾藻能摄食绿藻 (*Tetraselmis* sp.)、定鞭藻 (*Isochrysis galbana*)、硅藻 (*Emiliania huxleyi*) 和红藻 (*Rhodomonas* sp.)。本研究观察到海洋尖尾藻摄食的食物种类丰富,除了能摄食 Hansen^[18]中提及的隶属于定鞭

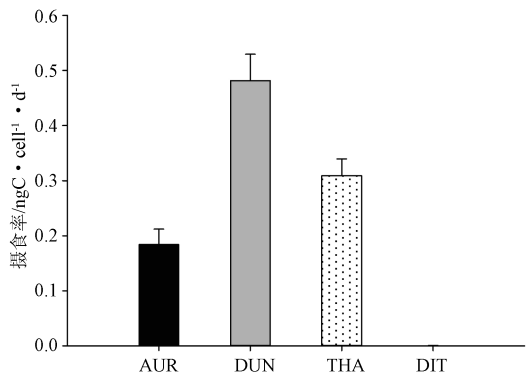


图 3 海洋尖尾藻对 4 种粒径不同食物的摄食率

AUR 为抑食金球藻;DUN 为土生杜氏藻;THA 为威氏海链藻;DIT 为布氏双尾藻

Fig. 3 Ingestion rate of *O. marina* feeding on 4 different sizes of food

AUR represent *Aureococcus anophagefferens*; DUN represent *Dunaliella tertiolecta*; THA represent *Thalassiosira weissflogii*; DIT represent *Ditylum brightwellii*

藻、绿藻和硅藻门类的浮游植物外,还能摄食穗鞭藻和褐藻门的浮游植物。海洋尖尾藻能摄食粒径范围在 2 ~ 128 μm 的浮游植物。这个粒径范围很广,远远高于中型浮游动物所摄食的粒径谱范围。由于海洋尖尾藻能摄食多个种类和粒径的浮游植物,因此异养甲藻可能对浮游植物的种群组成和结构具有调控的作用。

摄食者对食物的摄食决定了生态系统中有机的流动途径,而食物粒径作为影响摄食者摄食的关键因素,一直是研究的核心内容。Fenchel^[14]提出摄食者和食物的最佳粒径比例约为 10 :1,因此理论上海洋尖尾藻的最佳食物粒径应为 3 μm 左右。但是本研究结果说明海洋尖尾藻和食物的粒径比例最小为 1 :3,最大可达到 30 :1。本研究中面对不同粒径的食物(2 ~ 128 μm),海洋尖尾藻偏好摄食粒径为 7.4 ~ 13 μm 的浮游植物。海洋尖尾藻和食物的最佳粒径比例约为 4 :1,处于 Hansen^[18]的研究结果范围内,但是低于 Fenchel^[14]提出的最佳粒径比例。Fenchel^[14]的粒径谱理论主要基于中型浮游动物,例如桡足类等摄食行为。与桡足类能撕裂大型细胞的摄食方式不同,海洋尖尾藻在摄食浮游植物时,主要采取吞咽摄食的方式,因此粒径较小的浮游植物显然更容易被摄食。摄食方式的不同可能解释了本文最佳粒径比例低于 Fenchel^[14]的结果。

摄食者选择性摄食的意义在于维持自身低能

量消耗的基础上,从外界获取最大的能量。一般来说,体积越大的浮游植物细胞含碳量就越高。因此,为了最大化获取物质和能量,摄食者倾向于选择摄食有效粒径范围内体积较大食物^[25-26]。海洋尖尾藻可摄食抑食金球藻、土生杜氏藻和威氏海链藻,但是相对于粒径较小的抑食金球藻(2 μm),海洋尖尾藻摄食土生杜氏藻和威氏海链藻时收益更好,能够同化更多的碳。从而表现出更高的摄食率。摄食土生杜氏藻和威氏海链藻后海洋尖尾藻的生长速率以及细胞体积最大也证实了这一结果。

异养甲藻是海洋食物环的重要组成和中间环节,通过摄食初级生产者将有机碳转移至上一营养级生物,以此维持生态系统结构和功能的相对稳定。本次研究证实:异养甲藻能够摄食多个种类的浮游植物,并且摄食粒径范围极为广泛。异养甲藻选择性摄食行为显著影响浮游植物的种类、结构和粒径组成。

3 结 论

海洋尖尾藻摄食的浮游植物种类多样,可摄食穗鞭藻、定鞭藻、绿藻、硅藻和褐藻等不同门类的浮游植物。海洋尖尾藻的摄食粒径谱极广(2 ~ 128 μm),且对不同粒径食物有明显的摄食差异,偏好于选择摄食粒径为 7.4 ~ 13 μm 的浮游植物,对粒径为 2 ~ 4.5 μm 的浮游植物摄食率较低,甚至能够摄食粒径远超过其自身体积 3 倍的布氏双尾藻。海洋尖尾藻和其“喜好”食物的粒径比约为 4 :1,体积比约为 10 :1,符合粒径谱理论。

参考文献:

[1] CALBET A, LANDRY M R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing and carbon cycling in marine systems[J]. Limnology and Oceanography, 2004, 49(1): 51-57.

[2] CAMPBELL R G, SHERR E B, ASHJIAN C J, et al. Mesozooplankton prey preference and grazing impact in the western Arctic Ocean[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2009, 56(17): 1274-1289.

[3] SHERR E B, SHERR B F. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2002, 81(1/2/3/4): 293-308.

[4] SHERR E B, SHERR B F. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007,

- 352;187-197.
- [5] JOHNSON M P. Physical control of plankton population abundance and dynamics in intertidal rock pools[M]// Island, Ocean and Deep-Sea Biology. Springer, Dordrecht, 2000:145-152.
- [6] ROBERTS E C, WOOTON E C, DAVIDSON K, et al. Feeding in the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: linking behavior with mechanisms[J]. Journal of Plankton Research, 2011, 33(4):603-614.
- [7] BUSKEY E J, WYSOR B, HYATT C. The role of hypersalinity in the persistence of the Texas 'brown tide' in the Laguna Madre [J]. Journal Plankton Research, 1998, 20(8):1553-1565.
- [8] KIMMANCE S A, ATKINSON D, MONTAGNES D J S. Do temperature-food interactions matter? Responses of production and its components in the model heterotrophic flagellate *Oxyrrhis marina*[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2006, 42(1):63-73.
- [9] MONTAGNES D J S, LOWE C D, ROBERTS E C, et al. An introduction to the special issue: *Oxyrrhis marina*, a model organism? [J]. Journal of Plankton Research, 2010, 33(4):549-554.
- [10] JEONG H J, KANG H, SHIM J H, et al. Interactions among the toxic dinoflagellate *Amphidinium carterae*, the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*, and the calanoid copepods *Acartia* spp. [J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 218:77-86.
- [11] JEONG H J, KIM J S, YOO Y D U, et al. Feeding by the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* on the red-tide raphidophyte *Heterosigma akashiwo*: a potential biological method to control red tides using mass-cultured grazers[J]. Journal of Eukaryotic Microbiology, 2003, 50(4):274-282.
- [12] FULLER A K R. The grazing and growth rates of some marine protozoa measured in batch and continuous culture with particular reference to the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* [D]. London: Royal Holloway, University of London, 1990.
- [13] DROOP M R. The role of algae in the nutrition of *Heteramoeba clara* Droop, with notes on *Oxyrrhis marina* Dujardin and *Philodina roseola* Ehrenberg[J]. Some Contemporary Studies in Marine Science. G. Allan and Unwin, 1966:269-282.
- [14] FENCHEL T. Protozoan filter feeding[J]. Progress in Protistology, 1986, 1:65-113.
- [15] DODGE J D, Crawford R M. Fine structure of the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. I: The general structure of the cell[J]. Protistologica, 1971, 7:295-304.
- [16] MARTEL C M, FLYNN K J. Morphological controls on cannibalism in a planktonic marine phagotroph[J]. Protistologica, 2008, 159(1):41-51.
- [17] HANSEN P J. Prey size selection, feeding rates and growth dynamics of heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on *Gyrodinium spirale* [J]. Marine Biology, 1992, 114(2):327-334.
- [18] WURMBRAND S. The structure(s) of particle verbs [D]. Québec: McGill University, 2000.
- [19] HANSEN F C, WITTE H, PASSARGE J. Grazing in the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: size selectivity and preference for calcified *Emiliania huxleyi* cells[J]. Aquatic Microbial Ecology, 1996, 10(3):307-313.
- [20] GUILLARD R R L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates [M]// Culture of Marine Invertebrate animals. Springer, Boston, MA, 1975:29-60.
- [21] EPPLEY R W, REID F M H, STRICKLAND J D H. The ecology of the plankton off La Jolla, California in the period April through September 1967[J]. Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography, 1970, 17:33-42.
- [22] VAILLANCOURT R D, BROWN C W, GUILLARD R R L, et al. Light backscattering properties of marine phytoplankton: relationships to cell size, chemical composition and taxonomy[J]. Journal of Plankton Research, 2004, 26(2):191-212.
- [23] FROST B W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* [J]. Limnology and Oceanography, 1972, 17(6):805-815.
- [24] HILLEBRAND H, DÜRSELEN C D, KIRSCHTEL D, et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae[J]. Journal of Phycology, 1999, 35(2):403-424.
- [25] FROST B W. Feeding behavior of *Calanus pacificus* in mixtures of food particles [J]. Limnology and Oceanography, 1977, 22(3):472-491.
- [26] VILA M, VAQUÉ D, FELIPE J, et al. Relative grazing impact of microzooplankton and mesozooplankton on a bloom of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* [J]. Marine Ecology Progress Series, 2003, 259:303-309.