

有害赤潮对浮游动物摄食的影响

Effects of harmful algal blooms on feeding of zooplankton

陈 洋^{1,2}, 颜 天¹, 周名江¹

(1. 中国科学院 海洋研究所 生态与环境重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

中图分类号: X55

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2005) 12-0081-07

藻华是指水体中藻类大量繁殖的一种现象, 有时这种浮游植物的爆发性增殖会造成海洋生物死亡, 生态环境恶化, 通过藻毒素污染海洋产品, 从而对人类健康甚至生命构成威胁, 国际科技界目前称这类藻华(赤潮)为有害藻华(harmful algal blooms HABs), 也称有害赤潮^[1]。近年来, 有害赤潮爆发的频率和规模都在逐渐增加, 造成的危害越来越大, 赤潮现象有在全球蔓延的趋势^[2-4]。赤潮对海洋生态系统造成的影响越来越受到关注, 世界各国也相应展开了研究。

浮游动物在海洋生态系统中起着承上启下的作用, 其动态变化控制着初级生产力的节律、规模和归宿, 并同时控制着鱼类等高营养级生物资源的变动^[5]。浮游动物的摄食是能量和物质沿着食物链传递的关键环节, 有关这方面的研究是研究海洋生态系统能量流动和物质循环的必要基础。海洋生态系统中主要的初级生产者单细胞藻类(如硅藻和甲藻), 它们的产量占海洋初级生产量的90%以上^[6], 而它们也是主要的赤潮生物, 赤潮发生时, 浮游微藻的种类组成以及丰度均会发生变化, 同时赤潮发生时环境条件也会改变, 这些变化势必影响到主要的初级消费者——浮游动物的摄食, 并最终影响到物质和能量沿海洋食物链的传递。作者将有害赤潮对浮游动物摄食的影响研究进行了综述, 以对这方面有更全面的了解, 并为以后的研究工作奠定基础。

1 有害赤潮对浮游动物摄食的影响方式

大多数浮游动物的摄食具有明显的选择性, 而且这种选择性受很多因素影响, 包括非生物因素(如: 温度、盐度)和生物因素(如: 食物质量、食物密度)^[7]。赤潮发生时由于环境条件(非生物因素)以及藻种类组成和密度及生理状况(生物因素)的改变, 浮游动物的摄食必然受到影响。有害赤潮藻与它们的浮游动物捕食者之间的关系非常复杂, 浮游动物针对不同

的变化作出不同的反应, 表现为无选择性、拒食、减少摄食量和增加摄食量^[8-11]。表1总结了有害赤潮藻对浮游动物摄食影响的几种方式。

虽然一些浮游动物对一些有毒藻的摄食率无明显下降, 但浮游动物的同化效率会降低。例如: 当用 *Rhodomonas baltica* 投喂汤氏纺锤水蚤(*Acartia tonsa*)时, 虽然在食物密度低于临界密度下, 汤氏纺锤水蚤的摄食率随食物密度的增加而增加, 但是同化效率(吸收量/摄食量)却随食物密度的增加而下降, 总生长效率也下降^[12]。

有害赤潮藻通过影响浮游动物的摄食或同化效率会直接导致物质和能量沿食物链的传递受到影响。少数浮游动物对食物没有选择性, 摄食行为不会因为食物种类或食物其它特征的变化而变化, 且浮游动物的摄食量常随食物密度的增加而增加^[13-15], 如果其同化效率也未受到影响, 这样赤潮发生时较高的食物密度会使沿食物链传递的物质和能量增加; 如果其同化效率降低, 那么即使摄食率不受影响, 物质和能量的传递效率也会降低; 对于选择性摄食的浮游动物, 它们根据食物的不同特征作出不同的反应, 有一些浮游动物不能摄食一些赤潮藻, 这就直接导致物质和能量沿食物链的传递中断, 从而威胁到浮游动物甚至更高营养级生物的生存, 也使海洋生态系统的结构遭到破坏; 另一些浮游动物虽然能够摄食赤潮藻, 但它们的摄食率低于正常水平, 食物链初级环节的物质和能量传递效率降低, 通过食物链的传递也会对整个海洋生态系统物质循环和能量流动造成影响。

收稿日期: 2004-10-10; 修回日期: 2005-05-08

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2001CB409709)

作者简介: 陈洋(1979-), 女, 吉林松原人, 硕士研究生, 研究方向为海洋生态学, E-mail: chen yang@ms.qdio.ac.cn; 颜天, 通讯作者, E-mail: tianyan@ms.qdio.ac.cn

表 1 有害赤潮藻对浮游动物摄食的影响方式

有害赤潮藻	浮游动物	单种密度	影响方式
塔玛亚历山大藻(有毒) (<i>Alexandrium tamarense</i>)	太平洋哲水蚤 (<i>Calanus pacificus</i>) 小拟哲水蚤 (<i>Paracalanus parvus</i>)	111~ 123 $\mu\text{g}/\text{L}$ ^[16]	拒食
鳍藻(<i>Dinophysis</i> spp.)	克氏纺锤水蚤(<i>Acartia clausi</i>) 尖额真猛水蚤 (<i>Euterpina acutifrons</i>)	$10^2 \sim 10^3$ 个/ mL ^[15]	拒食
短裸甲藻(<i>Gymnodinium breve</i>)	太平洋哲水蚤(<i>C. pacificus</i>) 小拟哲水蚤(<i>P. parvus</i>)	40 $\mu\text{g}/\text{L}$ ^[8] 16~ 61 $\mu\text{g}/\text{L}$ ^[8]	拒食 拒食
锥状斯克里普藻 (<i>Scrippsiella trochoidea</i>)	太平洋哲水蚤 (<i>C. pacificus</i>) 小拟哲水蚤(<i>P. parvus</i>)		
网纹原角藻 (<i>Prorocentrum reticulatum</i>)	太平洋哲水蚤 (<i>C. pacificus</i>) 小拟哲水蚤(<i>P. parvus</i>)	67~ 330 $\mu\text{g}/\text{L}$ ^[8] 95.8 $\mu\text{g}/\text{L}$	拒食
塔玛亚历山大藻(有毒) (<i>A. tamarense</i>)	纺锤水蚤(<i>A. hudsonica</i>)	500 个/ mL ^[17]	摄食率降低
亚历山大藻 (<i>A. fundyense</i>)	汤氏纺锤水蚤(<i>A. tonsa</i>) 胸刺水蚤(<i>Centropages hamatus</i>) 真宽水蚤(<i>Eurytemora herdmanni</i>)	500 个/ mL ^[17]	摄食率降低
赤潮异弯藻 <i>Heterosigma akashiwo</i>	埃氏网纹虫 (<i>Favella ehrenbergii</i>) 网纹虫(<i>F. taraikaensis</i>)	160~ 390 $\mu\text{g}/\text{L}$ ^[18]	摄食率降低
链状亚历山大藻 (<i>A. catenella</i>)	刺尾纺锤水蚤 (<i>A. spinicauda</i>)	≥ 1460 个/ mL ^[19]	摄食率降低
球实藻 (<i>Emiliania huxleyi</i>)	海岛哲水蚤 (<i>C. helgolandicus</i>)	468 $\mu\text{g}/\text{L}$ ^[14]	摄食率降低
鳍藻(<i>Dinophysis</i> spp.) (与玻璃珠混合)	宽水蚤 (<i>Temora longicornis</i>)	223~ 7553 个/ mL ^[16]	无选择性
微小亚历山大藻 (<i>A. minutum</i>) (与无毒塔玛亚历山大藻 和多边舌甲藻混合投喂)	尖额真猛水蚤 (<i>E. acutifrons</i>) 纺锤水蚤(<i>A. grani</i>)	480 个/ mL ^[20]	与对无毒藻的摄食率相当
环沟藻 (<i>Gyrodinium aureolum</i>) (与无毒 <i>Heterocapsa triquetra</i> 混合投喂)	埃氏网纹虫 (<i>F. ehrenbergii</i>)	200~ 30000 个/ mL ^[9]	与无毒藻的摄食率相当
海洋原甲藻 (<i>Prorocentrum micans</i>)	刺尾纺锤水蚤 (<i>A. spinicauda</i>) 海岛哲水蚤(<i>C. helgolandicus</i>)	300~ 5000 个/ mL ^[13] 220~ 854 $\mu\text{g}/\text{L}$ ^[14]	摄食率增加 (与饵料藻相比) 摄食率增加

注: 表中密度单位 $\mu\text{g}/\text{L}$ 以碳含量计算

2 有害赤潮对浮游动物摄食的影响机制

有害赤潮能通过改变浮游动物的食物质量及密度,改变环境条件等方式对浮游动物的摄食造成影响。

2.1 食物质量对浮游动物摄食的影响

浮游动物食物的质量差别主要表现在如下几个方面:细胞大小、细胞形态、毒性、微量元素组成及一些生化成分的含量,如:氨基酸、多不饱和脂肪酸、糖类以及维生素。

2.1.1 赤潮藻毒素及胞外分泌物对浮游动物摄食的影响

海洋浮游微藻是浮游动物的主要食物来源,而它们也是引发赤潮的主要生物,在 4 000 多种海洋浮游微藻中有 260 多种能形成赤潮,其中 70 多种能产生毒素^[1]。浮游动物对有毒和无毒藻的摄食反应很大程度上依赖于捕食者和具有特定特征的食物之间因种而异的相互作用^[10],这种相互作用与浮游动物对毒素的抗性、浮游动物的捕食策略以及藻的多种特征有关^[21]。

一些浮游动物可以摄食有毒藻而无明显的毒害作用,并可以将毒素传递到下一营养级,也使得初级生产力能够继续传递,而另一些浮游动物对有毒赤潮藻则表现为拒食,从而使食物链中断,物质和能量无法继续传递。如宽水蚤(*Temora longicornis*)、长腹剑水蚤(*Oithona nana*)和砂壳纤毛虫(*Favella serrata*)能摄食 DSP 产毒藻尖刺藻(*Dinophysis acuminata*),并且摄食率随藻密度的增加而增加^[15];克氏纺锤水蚤(*A. clausi*)能摄食和吸收有毒的塔玛亚历山大藻(*A. tamarensis*)^[22, 23]和另一种亚历山大藻(*A. lusitanicum*)^[24];而克氏纺锤水蚤(*A. clausi*)和尖额真猛水蚤(*E. acutifrons*)拒绝摄食鳍藻(*Dinophysis* spp.)^[15];尖额真猛水蚤不摄食有毒的微小亚历山大藻(*A. minutum*)^[25];太平洋哲水蚤(*C. pacificus*)和小拟哲水蚤(*P. parvus*)拒绝摄食两株有毒的塔玛亚历山大藻、短裸甲藻(*G. breve*)和网纹原角藻(*P. reticulatum*),其中,网纹原角藻被太平洋哲水蚤反复拒食,即使饥饿状态下也不摄食,深入研究发现,网纹原角藻细胞能够分泌一种化学物质抑制浮游动物对它的摄食^[8]。近年来研究发现,在网纹原角藻培养液中能检测到虾夷扇贝毒素(Yessotoxins)^[26, 27],是否这种毒素影响浮游动物的摄食还有待于进一步研究。

浮游动物对有毒藻的摄食反应除了简单的拒食或摄食之外,还表现为:对有毒藻的摄食率低,摄食有

毒藻后对其它无毒饵料的摄食率下降以及通过摄食其它饵料以维持其最大吸收。已有研究表明:当把具有不同毒性的塔玛亚历山大藻投喂给纺锤水蚤(*A. hudsonica*)和拟哲水蚤(*Pseudocalanus* spp.)时,这两种桡足类的摄食率随毒性的增加而减少^[28]。纺锤水蚤(*A. bifilosa*)虽然完全不能摄食具毒的蓝藻 *Nodularia* spp.,但具毒的蓝藻并不能影响它对绿藻 *Brachiomonas submarina* 的摄食^[29]。另有人研究了汤氏纺锤水蚤(*A. tonsa*)、胸刺水蚤(*C. hamatus*)和真宽水蚤(*E. herdmanni*) 在单种投喂和混合投喂情况下对无毒和有毒藻的摄食率,结果表明,在单种投喂时,汤氏纺锤水蚤对无毒塔玛亚历山大藻的日摄食量明显高于它对有毒亚历山大藻(*A. fundyense*)的日摄食量,并且摄食无毒亚历山大藻后汤氏纺锤水蚤自身的生物量增加,而摄食有毒亚历山大藻后其生物量反而减少。当用无毒塔玛亚历山大藻、无毒多边舌甲藻(*Lingulodinium polyedrum*)和海洋原甲藻(*P. micans*)混合投喂时,汤氏纺锤水蚤主要的碳吸收来自于无毒亚历山大藻,而用有毒亚历山大藻代替无毒亚历山大藻后,主要的碳吸收来自于多边舌甲藻,它对亚历山大藻的摄食率由无毒时的 100 ng/(个·d)(碳含量)降为有毒时的 16 ng/(个·d)(碳含量),而且在有毒藻存在时,汤氏纺锤水蚤的总碳吸收减少,由此可见,汤氏纺锤水蚤不仅对有毒藻的摄食率降低,而且摄食有毒藻影响了它对其它藻的摄食能力,导致其总碳吸收下降。胸刺水蚤和真宽水蚤虽然也对有毒亚历山大藻的摄食率减小,但它们的总碳吸收量基本保持不变,表明摄食有毒藻后它们的摄食能力并未受到影响,它们可以选择性地摄食其它无毒藻以维持最大碳吸收^[30]。

一些赤潮藻的胞外分泌物也会对浮游动物的摄食造成影响。如:包括亚历山大藻在内的多株赤潮藻能够分泌 DMSP(β -dimethylsulfoniopropionate, DMSP 二甲基硫丙酸酯)及 DMSP 降解酶,已有研究也证实 DMSP 及其在 DMSP 降解酶作用下产生的降解产物 DMS(dimethylsulfoxide 二甲基硫)均会导致浮游动物的摄食率降低^[31]。

2.1.2 赤潮藻生化成分与生理状态对浮游动物摄食的影响

除了藻毒素之外,藻细胞的化学组成、生长状态以及生长阶段均可能影响浮游动物的摄食行为^[7, 32]。如:当有衰亡细胞存在时,浮游动物的摄食率下降,当有细胞死亡时,浮游动物能选择性地摄食活的细胞^[33];而且,当投喂生长速率不同的两种威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)时,汤氏纺锤水蚤对生长

速率快的细胞的摄食率远远高于生长速率慢的细胞^[7]。通过对两种藻细胞化学成分的分析发现:生长速率快的细胞含有较多的蛋白质、溶解态的游离氨基酸和叶绿素 a, 而且 C: N 比较低, 进一步研究表明: 汤氏纺锤水蚤通过选择性地摄食以最大量地吸收蛋白质, 而生长速率快的细胞中氮的含量高, 所以汤氏纺锤水蚤偏食这种细胞。在多种藻共存的情况下, 浮游动物更偏食甲藻, 因为相对于其它浮游植物而言甲藻氮含量较高, 并且细胞质体积较大, 这一点已经被许多室内及野外的实验研究所证实^[34, 35], 如: 飞马哲水蚤 (*Calanus finmarchicus*) 对无毒塔玛亚历山大藻的摄食高于对硅藻威氏海链藻的摄食^[10]; 真宽水蚤 (*E. herdmani*) 对一种低毒的塔玛亚历山大藻的摄食率也高于对多边舌甲藻的摄食率^[11]。所以, 当甲藻赤潮爆发时, 甲藻细胞生长迅速, 且体内氮含量较高, 浮游动物会选择性地摄食甲藻, 其中无毒种可能促进浮游动物的生长, 物质和能量传递增加; 有毒种则会因毒性差异而有不同结果。

多不饱和脂肪酸也是限制浮游动物摄食的重要因素。研究发现, 多不饱和脂肪酸如: 22: 6 (n-3), 20: 5 (n-3) 是多种海洋生物正常生长和发育所必需的, 如果赤潮藻中缺乏这些必需脂肪酸, 浮游动物对它们的摄食率降低^[36]。已发现多株赤潮藻缺乏多不饱和脂肪酸, 如: 微小原甲藻 (*Prorocentrum minimum*) 和等鞭金藻 (*Isochrysis galbana*) 藻细胞中缺乏 22: 5 (n-3)^[37, 38]。

因此, 赤潮爆发时单一藻种占优势, 营养成分单一, 浮游动物正常的生命活动可能受到影响^[27, 39]。

2.1.3 食物颗粒大小对浮游动物摄食的影响

食物颗粒大小对摄食率也有很大影响^[36, 40-42]。Frost^[36]证明哲水蚤能够有效摄食的食物最小粒径范围是 4~11 μm, 还有报道桡足类不能有效摄食小于 3 μm 的颗粒。尖额真猛水蚤和纺锤水蚤 (*A. granii*) 对微小亚历山大藻的摄食率明显高于对环沟藻和金藻的摄食率, 而微小亚历山大藻比环沟藻和金藻都大, 3 株藻的粒径分别为: 19, 27, 12, 16, 7.53 μm^[20]。因此, 即使一些赤潮藻无毒, 也不分泌有害的化学物质, 但由于其粒径大小不满足浮游动物的摄食要求, 也不能被浮游动物利用, 这样单种赤潮藻爆发时, 一些浮游动物并不能获得充足的饵料, 会死亡或繁殖受到影响, 导致浮游动物种群结构改变。

2.2 食物密度对浮游动物摄食的影响

浮游动物的摄食不仅受食物质量的影响, 食物密度对它也有很大影响, 浮游动物的摄食率、生长速率以及不同种之间碳的平衡都受到食物可获得性的

极大影响^[43]。食物的可获得性还对浮游动物的生产速率有很大影响, 由此藻的密度对生态系统更高营养级生物的生产存在间接的影响, 所以, 了解赤潮发生时, 浮游动物对变化了的食物密度作出的反应, 不仅对于理解物质和能量传递是非常重要的, 而且也有助于考察赤潮可能对整个生态系统生产力造成的影响。

大多数浮游动物的摄食率都随食物密度的增加而增加, 当食物密度达到一定程度时, 摄食率不再增加, 保持不变或下降^[41], 对于后一种情况, 被认为是饵料产生了某些抑制物质所致^[44]。

已有实验证明: 卤虫 (*Artemia franciscana*) 对等鞭金藻 (*Isochrysis galbana*) 的摄食率在藻密度 (以碳含量计算) 低于 10 mg/L 时随藻密度的增加而增加, 而当藻密度 (以碳含量计算) 高于 10 mg/L 时, 摄食率基本保持不变^[45]。DSP 产毒藻 *Dinophysis* spp. 的密度由 223 个/L 增加到 24 000 个/L 时宽水蚤对它的摄食率逐渐增加, 这可能是由于宽水蚤无选择性的摄食行为造成的, 由于缺乏选择性, 它能摄食很多有毒藻^[15, 16]。当投喂海洋原甲藻时, 腹刺纺锤水蚤的摄食率随藻密度的增加而增加, 但当藻密度超过 3 000 个/mL 后, 摄食率基本达到稳定, 不再变化^[13]。哲水蚤 *C. helgolandicus* 对海洋原甲藻的摄食率随藻密度的增加而增加, 当藻密度 (以碳含量计算) 由 220 μg/L 增加到 854 μg/L 时, 每个雌性个体对海洋原甲藻碳的摄食率由 795 ng/h 增加到 1826 ng/h (以碳含量计算), 这种浮游动物对威氏海链藻的摄食呈现同样的规律, 威氏海链藻密度 (以碳含量计算) 由 123 μg/L 增加到 491 μg/L 时, 每个雌性个体对威氏海链藻碳的摄食率由 464 ng/h 增加到 921 ng/h (以碳含量计算)^[14]。链状亚历山大藻密度较低时, 腹刺纺锤水蚤对它的摄食率随藻密度的增加而增加, 但当藻密度超过 1 460 个/mL (20℃) 时, 其摄食率即缓慢下降^[19]。

因此, 当赤潮爆发时, 虽然浮游植物的密度很高, 但浮游动物的摄食率并不一定增加, 可能反而下降。

2.3 其它因素对浮游动物摄食的影响

有害赤潮发生时, 一些非生物因素 (如温度、盐度、光照等) 也可能对浮游动物的摄食造成影响, 而且浮游动物本身的大小及密度也会影响其对赤潮藻的摄食。

2.3.1 温度对浮游动物摄食的影响

温度除对藻类生长有影响外, 还可能对浮游动物的摄食造成影响。实验研究表明: 在 25℃ 和 30℃ 时, 腹刺纺锤水蚤对海洋原甲藻的摄食率基本相同, 但当温度降为 22℃ 时, 其摄食率显著低于 25℃ 时的摄食

率,每个个体的摄食率由 28 600 个/mL 降为 17 900 个/mL^[13]。温度不同,浮游动物达到最大摄食率所需的饵料密度也不同,在 25℃时,腹刺纺锤水蚤对链状亚历山大藻的摄食率在较低藻密度(1 000 个/mL)下即可达到最大值,而在 15℃时,则需在较高藻密度(2 200 个/mL)下才能达到最大摄食率^[19]。Deason^[46]的研究证明:在温度 5~15℃时,温度升高,桡足类的摄食率随食物密度增加而迅速增加,最大摄食率也呈指数增加。赤潮多在春夏之交爆发,此时水温一般为 20~25℃,适合甲藻生长,而且低温下浮游动物的摄食率较低,对浮游植物群落的压力较小,这有可能成为某些海区春季浮游植物水华或赤潮的成因^[47]。

2.3.2 光照对浮游动物摄食的影响

浮游动物常常有昼夜垂直迁移的习性,而作为它们主要饵料的赤潮藻等浮游微藻常具有趋光性,昼夜不同时刻藻细胞垂直分布变化很大,这种变化势必对浮游动物的摄食行为产生影响,已有研究证明了这种影响。如:腹刺纺锤水蚤对海洋原甲藻的摄食实验证明,全夜条件下的摄食率高于正常光照,而正常光照下的摄食率又高于全昼条件^[13],它对链状亚历山大藻的摄食存在同样的规律,这表明腹刺纺锤水蚤的摄食活动主要在夜间进行。火腿许水蚤(*Schmackeria poplesia*)对海洋原甲藻的摄食强度昼夜变化较大,体长>125 μm 的火腿许水蚤 17:00~21:00 时滤水率和摄食率最高,分别平均为每个个体 5.35 mL/d 和 16 983 个/d;12:00~16:00 时滤水率和摄食率最低,接近于 0^[48],由此可见,浮游动物对赤潮藻的去除作用主要在夜间进行。所以光照条件不同,浮游动物对赤潮藻的去除效果也不同,春季光照时间逐渐延长,使得浮游动物对浮游植物的摄食压力逐渐减小,这可能是春季藻华形成的原因之一。

2.3.3 浮游动物的大小和密度对其摄食的影响

滤食性浮游动物的个体大小对其摄食有很大影响,通常情况下较大的个体能够选择较大的食物颗粒,滤水率和摄食率相对较高,而较小的个体往往选择较小的食物颗粒,滤水率和摄食率较低^[49,50]。王岩等^[49]通过海水围隔实验证明了这一现象,围隔中个体大小不同的桡足类对海洋原甲藻的摄食强度不同,体长>125 μm 的火腿许水蚤成体和桡足幼体的滤水率和摄食率都远高于体长<125 μm 的火腿许水蚤桡足幼体、长腹剑水蚤的成体及其桡足幼体,以及二者的无节幼体,其中前者的滤水率是后者的 13 倍,摄食率为后者的 11 倍。个体大小不同的桡足类对浮

游植物密度变化的反应也不同,在饵料条件较好的环境中,大型桡足类由于其具有相对高的摄食和生长率而占优势,当浮游植物水平下降时,大型桡足类则首先受到限制,小型桡足类占优势^[5,51]。除此之外,浮游动物的密度对它们的摄食率也有很大影响,当动物密度由 2 个/100 mL 增加到 7 个/100 mL 时,腹刺纺锤水蚤个体对海洋原甲藻的摄食率下降,但动物丰度的增高会使总摄食率增大^[13]。有害赤潮发生时,浮游动物的饵料条件改变,导致其优势种发生变化,不同优势种的个体大小存在差异,对浮游植物的摄食压力不同,而且,由于一些赤潮藻对一些浮游动物的毒害作用导致一些浮游动物的密度改变,从而使得浮游动物对浮游植物的摄食压力改变,这些改变可能有助于有害赤潮的维持或消亡。

综上所述,有害赤潮能够通过各种方式对浮游动物的摄食造成影响,进而影响物质和能量沿着海洋食物链的传递和海洋生态系统的结构与功能,而且常常是多种影响方式共存,所以在进行这方面研究时,应考虑到一切可能的影响因素,并进行综合分析。

3 结语

近年来,我国沿海赤潮爆发的规模不断扩大,频率越来越快,危害程度增加,特别是东海长江口舟山海域连年爆发同一原甲藻赤潮,并在 2002 年发现了有毒的亚历山大藻赤潮,面积逐年扩大,持续时间逐年延长,而许多赤潮发生海域是我国重要的渔业和海洋资源产地^[1,52],这些海域频繁爆发的赤潮会对浮游动物的摄食造成什么影响,进而会对海洋生态系统的物质循环和能量流动造成什么影响,这些影响是否会对该海域的资源以及生态系统结构与功能构成威胁,这些都有待于我们深入研究。

参考文献:

- [1] 周名江,朱明远.中国赤潮的发生趋势和研究进展[J].生命科学,2001,13(2):54-59.
- [2] Anderson D M. Toxic algal blooms and red tides: a global perspective[A]. Okaichi T, Anderson D M, Nemoto T. Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology[C], New York: Elsevier Science Publishing Co., 1989. 11-16.
- [3] Smayda T. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic[A]. Graneli E, Sundstrom B, Edler L, et al. Toxic Marine Phytoplankton[C]. New York: Elsevier, 1990. 29-40.
- [4] Hallegraeff G M. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase[J]. *Phycologia*,

- 1993, 32(2): 79-99.
- [5] 王 荣, 范春雷. 桡足类摄食研究及其对东海颗粒碳垂直转移的贡献[J]. 海洋与湖沼, 1997, 28(6): 579-587.
- [6] 沈国英, 施并章. 海洋生态学[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 1996. 120.
- [7] Cowles T J, Ols on R J, Chisholm S W. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality[J]. **Marine Biology**, 1988, 100: 41-49.
- [8] Huntley M E, Sykes P, Rohan S, *et al.* Chemically mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanism, occurrence and significance[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1986, 28: 105-120.
- [9] Hansen P J. Growth and grazing response of a ciliate feeding on the red tide dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* in monoculture and in mixture with a non-toxic algae[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1995, 121: 65-72.
- [10] Turriff N, Runge J A, Cembella A D. Toxin accumulation and feeding behavior of the planktonic copepod *Calanus fonmarchicus* exposed to the red-tide dinoflagellate *Alexandrium excavatum* [J]. **Marine Biology**, 1995, 123: 55-64.
- [11] Teegarden G J, Cembella A D. Grazing of toxic dinoflagellates, *Alexandrium* spp., by adult copepods of coastal marine: implications for the fate of paralytic shellfish toxins a marine food webs[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1996, 196: 145-176.
- [12] Kjørboe T, Mithlenberg F, Hamburger K. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1985, 26: 85-97.
- [13] 孙 雷, 杞 桑. 桡足类刺尾纺锤水蚤对赤潮生物海洋原甲藻摄食的研究[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 1993, 14(3): 74-79.
- [14] Huskin I, Anadon R, Alvarez-Marques F, *et al.* Ingestion, faecal pellet and egg production rates of *Calanus helgolandicus* feeding coccolithophorid versus non-coccolithophorid diets[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2000, 248: 239-254.
- [15] Maneiro I, Frangopulos M, Guisande C. Zooplankton as a potential vector of diarrhetic shellfish poisoning toxins through the food web[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 2000, 201: 155-163.
- [16] Maneiro I, Guisande C, Frangopulos M, *et al.* Importance of copepod faecal pellets to the fate of the DSP toxins produced by *Dinophysis* spp. [J]. **Harmful Algae**, 2002, 1(4): 333-341.
- [17] Gregory J T. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content[J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1999, 181: 163-176.
- [18] Kamiyama T, Arima S. Feeding characteristics of two tintinnid ciliate species on phytoplankton including harmful species: effects of prey size on ingestion rates and selectivity[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2001, 257: 281-296.
- [19] 江天久, 杞 桑. 广东深圳大鹏湾的桡足类腹刺纺锤水蚤对链状亚历山大藻摄食的研究[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 1994, 15(3): 99-105.
- [20] Rauqu rio M C, Felipe F. Feeding and survival rates of the copepods *Euterpina acutifrons* Dana and *Acartia grani* Sars on the dinoflagellates *Alexandrium minutum* Balech and *Gyrodinium corsicum* Paulmier and the Chryptophyta *Rhodomonas baltica* Karsten [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2002, 273: 131-142.
- [21] Engstrom J, Viherluoto M, Viitasalo M. Effects of toxic and non-toxic cyanobacteria on grazing, zooplanktivory and survival of the mysid shrimp *Mysis mixta* [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2001, 257: 269-280.
- [22] White A W. Marine zooplankton can accumulate and retain dinoflagellate toxins and cause dish kills [J]. **Limnology Oceanography**, 1981, 26(1): 103-109.
- [23] Turner J T, Anderson D M. Zooplankton grazing during dinoflagellate blooms in a Cape Cod embayment, with observations of predation upon tintinnids by copepods [J]. **PSZNI: Marine Ecology**, 1983, 4: 359-374.
- [24] Dutz J. Repression of fecundity in the neritic copepod *Acartia clause* exposed to the toxic dinoflagellate *Alexandrium lusitanicum*: relationship between feeding and egg production [J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1998, 175: 97-107.
- [25] Bagdrien E, Miranda A, Reguera B, *et al.* Effects of two paralytic shellfish toxin producing dinoflagellates on the pelagic harpacticoid copepod *Euterpina acutifrons* [J]. **Marine Biology**, 1996, 126: 361-369.
- [26] Beatriz P, Pilar Riobó a M, Luisa Fernández, *et al.* Production and release of yessotoxins by the dinoflagellates *Protoceratium reticulatum* and *Lingulodinium polyedrum* in culture [J]. **Toxicol**, 2004, 44: 251-258.
- [27] Chaudron Y L, Poulet S A, Laabir M, *et al.* Is hatching success of copepod eggs diatom-density dependent? [J]. **Marine Ecology Progress Series**,

- 1996, 144: 185-193.
- [28] Ives J D. The relationship between *Gonyaulax tamaricensis* cell toxin levels and copepods ingestion rates [A]. Anderson, white and Baden. **Toxic Dinoflagellate** [C]. New York: Elsevier, 1985. 413-418.
- [29] Engstrom J, Koski M, Vitasalo M, *et al.* Feeding interaction of the copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa* with the cyanobacteria *Nodularia* sp. [J]. **Journal of Plankton Research**, 2000, **22** (7): 1403-1409.
- [30] Teegarden G J. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content [J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1999, 181: 163-176.
- [31] Strom S, Wolfe G, Slajer A, *et al.* Chemical defense in the microplankton II: Inhibition of protist feeding by ß-dimethylsulfoniopropionate (DMSP) [J]. **Limnology and Oceanography**, 2003, **48**(1): 230-237.
- [32] Twiner M J, Dixon S J, Trick C G. Extracellular organics from specific cultures of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) irreversibly alter respiratory activity in mammalian cells [J]. **Harmful algae**, 2004, 3: 173-182.
- [33] Paffenhofer G A, Van Sant K B. The feeding response of a marine planktonic copepod to quantity and quality of particles [J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1985, 27: 55-65.
- [34] Morey-Gaines G. The ecological role of dinoflagellate blooms in the Los Angeles Lonteach Harbor. PhD. thesis [D]. Los Angeles: University of Southern California, 1980. 1-95.
- [35] Kleppel G S, Holliday D V, Pieper R E. Trophic interactions between copepods and microplankton: A question about the role of diatoms [J]. **Limnology and Oceanography**, 1991, 36: 172-178.
- [36] Stottrup J G, Jensen J. Influence of algal diet on feeding and egg production of the calanoid copepod *Acartiatonsa Dana* [J]. **Journal of Experimental Marine Biology Ecology**, 1990, 141: 87-105.
- [37] Nichols P D, Jones G J, Leeuw J W, *et al.* The fatty acid and sterol composition of two marine dinoflagellate [J]. **Phytochemistry**, 1984, **23**(5): 1043-1047.
- [38] Volkman J K, Jeffrey S W, Nichols P D, *et al.* Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1989, 128: 219-240.
- [39] Ban S, Carolyn B, Jacques C, *et al.* The paradox of diatom-copepod interactions [J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1997, 157: 287-293.
- [40] Frost B W. Effect of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* [J]. **Limnology and Oceanography**, 1972, 17: 805-815.
- [41] Paffenhofer G A. Food ingestion by the marine planktonic copepod *Paracalanus* in relation to abundance and size distribution of food [J]. **Marine Biology**, 1984, 80: 323-333.
- [42] Nejstgaard J C, Solberg P T. Repression of copepod feeding and fecundity by the toxic haptophyte *Prymnesium patelliferum* [J]. **Sarsia**, 1996, 81: 339-344.
- [43] Evjemo J O, Olsen Y. Effect of food concentration on the growth and production rate of *Artemia franciscana* feeding on algae (*T. iso*) [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1999, **242**(2): 273-296.
- [44] Poulet S A. Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter [J]. **Limnology and Oceanography**, 1978, **23**(6): 1126-1143.
- [45] Jan O E, Yngvar O. Effect of food concentration on the growth and production rate of *Artemia franciscana* feeding on algae [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1999, 242: 273-296.
- [46] Deason E E. Grazing of *Acartia hudsonica* (*A. clausi*) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA): Influence of food concentration and temperature [J]. **Marine Biology**, 1980, 60: 101-113.
- [47] Turner J T, Tester P A. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs [J]. **Limnology and Oceanography**, 1997, 42: 1203-1214.
- [48] 王岩, 张鸿雁. 海水实验围隔中桡足类对海洋原甲藻摄食的研究 [J]. **应用生态学报**, 1999, **10**(4): 489-491.
- [49] 王岩. 枝角类摄食生物学研究中的几个问题 [J]. **动物学杂志**, 1997, 6: 45-49.
- [50] 郑重, 李少菁, 连光山. 海洋桡足类生物学 [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 1992. 174-199.
- [51] 王荣, 李超伦, 王克. 渤海浮游动物摄食研究 [J]. **海洋渔业**, 1998, 7: 265-271.
- [52] 周名江, 颜天, 邹景忠. 长江口邻近海域赤潮发生基本特征初探 [J]. **应用生态学报**, 2003, **14**(7): 1031-1038.

(本文编辑: 张培新)