

海洋中赤潮藻类与浮游动物的相互作用*

INTERACTIONS BETWEEN RED-TIDE ALGAE AND ZOOPLANKTON

蒲新明^{1,2} 孙松¹

(¹ 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室 青岛 266071)

(² 中国科学院研究生院 北京 100039)

浮游动物作为浮游植物的摄食者和调控者,它们之间形成复杂的、多样性的相互作用关系。这种相互作用的形式不仅影响着海洋中生物群落的动态变化和演替,而且在很大程度上影响着海洋环境的变化。由于藻类与浮游动物之间相互关系的多样性和可变性,在不同的种类之间不同的条件下往往表现出不同的相互作用形式,使两者之间的关系难以琢磨。随着近海赤潮事件的频繁发生,认识赤潮生物对海洋生物群落的影响的需求愈来愈强烈。本文试图以相互作用的多样性为出发点,对赤潮藻类与浮游动物之间的关系做出较为清晰的阐述。

1 赤潮藻类对浮游动物的作用方式

1.1 藻毒素对浮游动物的作用

赤潮藻类对浮游动物的抑制作用主要表现在化学物质即藻毒素的作用上。藻毒素是产毒藻类所合成的一类重要的次级代谢产物,包括多种具有不同化学结构和功能的化合物^[1,2]。次级代谢产物在海洋中是常见的,已有数千种次级代谢产物被发现和描述,其中许多发挥着防御捕食者、降低污损、抑制竞争者、防止病原微生物感染以及在繁殖中发挥着吸引配子等作用^[3]。藻毒素的作用可能主要是防御捕食者、抑制竞争者或者作为一种储存物质,但对于其具体的生态意义目前仍认识不足。从能量角度看,产毒是一个耗能的过程,如果不能获得其他利益得到补偿,则难以取得竞争的优势。

藻毒素的毒性是根据化合物对高营养级的脊椎动物的效应来定义的^[4],因此藻毒素对其直接的食用者浮游动物可能并不具有毒性,或具有不同方式、不同效应的毒性。例如 PSP 毒素使一些种类的鱼的卵、幼体和成体致死,致死的方式包括直接暴露在藻毒素

中、摄食产毒甲藻或摄食以产毒甲藻为食的浮游动物;而 PSP 毒素对一些龙虾和螃蟹的幼体和成体、双壳类、桡足类不具有明显的毒性作用。这种效应的不同可能是因为无脊椎动物不具有象脊椎动物那样的中枢神经系统,也可能是因为结合位点的亲和力和定向性不同。

虽然藻毒素对浮游动物的作用与对脊椎动物的作用有所不同,但也有许多致毒或产生其他副作用的事例。许多对藻毒素抑制作用的研究是通过在实验室以浮游动物摄食某种产毒藻来进行研究的。当把具有不同毒性的 *Alexandrium tamense* 喂给 *Acartia hudsonica* 和 *Pseudocalanus* sp. 时,这两种桡足类的摄食率随毒性的增加而减少^[5]。一些浮游动物摄食 *Gymnodinium brex* 则导致心率提高,并失去对运动神经的控制。哲水蚤 *Calanus pacificus* 的无节幼虫在只有 *Prorocentrum reticulatum* 和 *G. brex* 作为食物时,发育速度与饥饿的个体一致,并且不能通过 3 期无节幼虫期(第一个摄食期); *G. brex* 使之失去对神经肌肉节的控制,并最终死亡^[6]。当桡足类 *Acartia tonsa* 分别摄食产毒的 *G. brex*、无毒的 *G. sanguineum*、*Prorocentrum minimum* 和过滤海水时,摄食 *G. brex* 的个体的产卵率远小于其他两种,与过滤海水中的饥饿个体相似,但 *G. brex* 对这些卵的孵化率却没有影响。另外还有很多类似的事例。从总体上讲,产毒藻对浮游动物的作用大多不是致死性的,而是导致浮游动物运动、摄食、产卵或孵化行为的改变^[4]。

* 国家重点基础研究专项经费资助项目 G19990437 号。
第一作者:蒲新明,出生于 1975 年,博士在读,从事浮游生物生态学的研究。E-mail: xmpu@ms.qdio.ac.cn
收稿日期:2001-07-25;修回日期:2002-01-15

通过浮游动物分别对藻类的胞外分泌物和藻细胞的反应推测,对取食有抑制作用的化学物质有的在胞内,如 *Heterosigma catenellar* 和 *G. nagasakiense*; 有的在胞外,如 *P. reticulatum*; 有的胞内外的物质都有抑制作用,如 *Scippsiella trochoidea*; 也有可能是伴生的细菌所产生的毒素,检测是否有胞外毒素的方法是观察有毒藻的滤液是否对测试动物依然具有毒性,但如果是易于降解的或毒性低的毒素,这种方法很难应用^[7]。*A. tamnense* 滤液在几小时后就不会对砂壳纤毛虫产生毒性效应,表明了这种毒素的不稳定性^[8]。

1.2 赤潮藻对浮游动物的其他作用

赤潮藻类对浮游动物的有害作用不仅表现在化学物质的抑制上,有时还会产生物理的缠绕或损伤。对甲藻 *Cyrodinium cosicum* 能够造成桡足类 *Acartia gmnii* 的摄食率和产卵率的降低,并导致麻痹和死亡,但较低浓度的甲藻 ($630 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$) 以及小于 $5 \mu\text{m}$ 和 $0.2 \mu\text{m}$ 的滤液却没有致毒反应,说明致毒机制不是单纯的摄食,也不是由于分泌物和伴随的细菌。扫描电镜研究表明,*G. cosicum* 的细胞上环绕着许多细丝,使许多细胞缠绕在一起并粘附在 *A. gmnii* 的表皮上,主要是在腹部和触角上,并对 *A. gmnii* 产生致死效应,直接接触是产生毒害作用的前提^[9]。致死的原因可能是:干扰了 *A. gmnii* 的机械的或化学的感觉系统的功能;或通过细胞表面或细丝与 *A. gmnii* 触角上的化学感受器的直接接触提高了毒性物质的直接吸收;或者堵塞了 *A. gmnii* 的生殖孔或肛门。

即使赤潮藻不能产生毒素或产生的毒素对浮游动物没有明显的抑制作用,这些藻类也可能因不合胃口或缺乏某些营养成分而导致浮游动物饥饿或营养不足。有害藻类还可以通过对水环境的改变间接对浮游动物产生影响,比如在赤潮后期的溶解氧降低、氨含量的提高,会对水体中的所有动物产生不利影响。

2 浮游动物对赤潮藻类的适应

一些浮游动物能够通过产生对产毒藻类的排斥反应避免或降低它们对自身的有害作用。当把桡足类 *Eurytemora affinis* 分别喂以无毒和具毒的蓝藻 *Nodularia* sp. 时,其摄食率随着毒性的增加而减少;而另一种桡足类 *Acartia biflosa* 虽然完全不能取食 *Nodularia* sp.,但具毒的 *Nodularia* sp. 并不能影响它对绿藻 *Brachiononas subminina* 的摄食,表明它具有选择性摄食的能力^[10]。当把 *Calanus finmarchicus* 分别喂以无毒的 *Alexandrium tamnense* 和产 PSP 毒素的 *A. exoratum* 时,对后者的清滤率接近零;当喂以 *A. exoratum* 和无毒硅藻 *Thalassiosira weissflogii* 的混合液时,只摄食后

者,然而在 *C. finmarchicus* 体中都测到了 PSP 毒素的积累,Turniff^[11] 推测是由于摄食中的失误或尝试性的摄食导致了毒素的摄入。至于浮游动物通过何种机制产生对有毒藻的排斥反应,目前还没有明确的认识,但已有几种模式被提出:(1)藻毒素的毒性降低了浮游动物的摄食能力。*Acartia tonsa* 摄食 *G. breve* 时,许多个体像是在昏睡,而把它们放入过滤海水中就很快恢复正常,这说明藻毒素的生理影响使之失去进一步摄食的能力^[4]。(2)化学感受器。浮游动物通过其触角或口器上的化学感受器来识别有毒和无毒的种类。(3)某些藻类的形状不适合被摄食或者营养成分差使浮游动物拒绝摄食。(4)摄食后又通过反胃反应将食物排出。Sykes^[12] 通过录像摄影技术观察到几种桡足类取食 *Protoceantium reticulatum* 时会有肠的逆蠕动(reverse peristalsis)和反胃(regurgitation)反应。

在一些情况下,藻类的快速繁殖和聚集并不对浮游动物造成危害,而是为浮游动物的快速繁殖提供了充分的饵料。在几种甲壳动物对产毒蓝藻 *Planktothrix rubescens* 的摄食实验中,这几种浮游动物的敏感性表现出很大的不同,有的种类没有受到毒素的有害影响,可能是在同一水域的共同生活中逐渐具有了对这种毒素的适应能力^[13]。所以藻毒素的不同作用形式除了与种类和环境等因素有关,还与所在海域的进化历史有关。当某一种浮游动物与某一种赤潮藻在一定海区共同生存了相当长的一段时间,协同进化的结果可以使浮游动物形成对藻毒素的免疫能力或适应能力,除非达到罕见的高浓度,一般不会产生致死效应。而如果赤潮的原因藻是从别的海区通过海流或其他途径转移而来的,往往对赤潮海域的生物群落产生灾害性的后果。

3 浮游动物在赤潮或藻华过程中的角色和行为

Nybakken^[14] 描述了一个由于浮游动物的摄食压力不同而影响浮游植物春季水华的典型例子:大西洋中浮游动物的优势种是 *Calanus finmarchicus*, 在早冬时以 5 期桡足类幼虫形式存在于深水中,靠贮存的油脂生活而不进行摄食。在晚冬或早春时,存活下来的 5 期桡足类幼虫开始蜕皮变成成虫,这时的个体数是一年中的最低值。蜕皮后成虫迁移到表层进行摄食,只有在浮游植物数量增长后才开始繁殖。这种繁殖的滞后性使浮游植物能够达到较高的生物量而形成春季水华。而北太平洋中浮游动物的优势种是 *Neocalanus plumchrus* 和 *N. cristatus*, 这两种的个体都比 *C. fin*

mnchicus 大,在夏天以成虫形态进入深水中,一直在深水中度过冬天。由于贮存的能量充分,能够在深水中交配和产卵。卵孵化后,幼虫在晚冬浮游植物的春季水华前上浮水面准备摄食,再加上一些始终存在于表层的更小的植食性种类,浮游植物数量难以得到迅速增加而形成水华。因此浮游植物是否能够形成春季水华与浮游动物优势种的生活策略紧密相关。在1997年 Inish Sea 的春季水华中,由于浮游动物优势种的种群规模较小,总摄食率只有初级生产力的17% (近岸) 和22% (离岸),在水华结束时最高才达到76%^[15]。这说明浮游动物对藻华的控制能力还取决于浮游动物种群的规模和发育的阶段。

浮游动物摄食压力的变化在一些赤潮生消过程中发挥着关键性的作用,促进或抑制赤潮的发展。例如,浮游动物数量的减少有助于美国 Laguna Madre 海湾的赤潮发生,而异养鞭毛虫和枝角类的摄食作用使丹麦近海的角藻赤潮减弱。1990年发生于美国 Texas 海岸的赤潮(其原因种后来被鉴定为 *Aureocoumba lagunensis*) 持续的时间超过7年,作为浮游植物主要摄食者的小型浮游动物和底栖动物在赤潮发生前密度降低到非常低的水平,这是赤潮能够发生的一个重要原因^[16]。室内培养的结果表明这种藻类不能为这里的一些优势种类如纤毛虫、夜光虫、轮虫的生长提供营养,桡足类 *Acartia tonsa* 以之为食时,产卵率与饥饿个体相似,幼体的成活率比饥饿个体还低。这种抑制作用使得小型浮游动物群落对浮游植物现存量的摄食率由95%降至5%,浮游动物的数量和摄食率的下降又是造成赤潮能够持续如此长时间的主要原因^[17]。

虽然角藻一般被认为不是浮游动物很好的饵料,但在丹麦海域的一次角藻藻华中,日生产量的30%~70%被甲壳类浮游动物所摄食,而个体较小的纤毛虫对它的摄食非常微弱。同时由于角藻的个体较大,使叶绿素的主要分布粒级集中在 $> 50 \mu\text{m}$ 和 $< 11 \mu\text{m}$, $11 \mu\text{m} \sim 50 \mu\text{m}$ 之间的组分只占0.5%~6%,这样较大的浮游动物可以获取充足的饵料,例如 *Calanus typicus* 的雌性成体产卵率可以达到或接近其最大产卵率;而个体较小的种类如 *Panacalanus parvus*, *Ternm longicornis* 等,由于最佳摄食范围在 $11 \mu\text{m}$ 和 $50 \mu\text{m}$ 之间,受到饵料不足的限制,产卵率只达到最大产卵率的30%和16%^[18]。因此赤潮藻类对不同浮游动物的不同供饵能力将使浮游动物群落结构发生变化。

由于浮游动物与赤潮藻类的作用形式的多样性,

浮游动物对赤潮的调控也有多种不同的形式。有的在赤潮前期对浮游植物的摄食压力很大,而在赤潮发生后骤然降低;有的在赤潮发生前的摄食压力不大,而随着赤潮的发展和浮游植物浓度的升高,摄食压力逐渐增大。这些不同的作用形式,在很大程度上影响着赤潮的发生、发展及其生态后果,而浮游动物群落的规模则影响其调控的能力。

4 藻毒素通过浮游动物向更高营养级生物的传递

藻毒素有时并不直接对摄食者的浮游动物产生作用,而是通过浮游动物向鱼类、哺乳类、甚至人等高级营养级的生物传递,并引起这些生物的毒性作用,这种沿食物链的传递已经在一些实验中得到证明。Tester 通过产毒甲藻短裸甲藻与多种桡足类和幼鱼的摄食实验证明,藻毒素可以通过藻类-桡足类-幼鱼的食物链进行传递^[19]。Schodin 通过确定的证据把 Monterey 湾的海狮大量死亡同这里的 *Pseudonitzschia australis* 的暴发相联系,毒素 domoic acid 通过食物链的传递和积累效应进入海狮体内并达到了致死的浓度^[20]。对美国 Massachusetts Bay 中的各粒级的浮游动物体中所含 PSP 毒素的分析表明,大于 $500 \mu\text{m}$ 的浮游动物体中藻毒素含量较高,而占多数的小型种类所含的藻毒素却少得多,甚至有的检测不到。这说明较大的种类在藻毒素的传递中发挥着重要的作用,而小型的种类在藻毒素沿食物链的传递中没有所设想的那样重要^[21]。

5 小结

近海日益加重的富营养化使营养盐对藻类的限制作用有所降低,而浮游动物等摄食者对藻类的选择性摄食和细菌、病毒等病原微生物的选择性感染对浮游植物的控制作用相对加强。一些藻类可以通过制造藻毒素和其他敏感物质来抑制浮游动物的摄食,浮游动物转而摄食与之共存的其他种类,使其他种类的数量下降并从而减少了它们对产毒藻类的营养竞争。摄食压力的减少和营养环境的改善使产毒藻有了快速繁殖的机会,容易达到较高的密度而形成藻华。但是,由于产毒藻不是良好的饵料,在藻华时所形成的高初级生产力并不能有效地向较高的营养级转移,生产力更多地以藻的生物量形式存在或沉积在海底,而浮游动物和更高级的鱼类等摄食者却经常经受着赤潮带

来的食物质量下降和藻毒素的毒性影响。在这种情况下,富营养化的后果不仅不能提高经济生物的产量和品质,而且会降低他们的产量,而输出生物量的减少又反过来加剧了富营养化的程度,产生恶性的循环。因此,准确认识各营养级生物之间的作用形式在理论和实践上都具有重要的意义。

在我国的赤潮研究中,赤潮藻尤其是有毒藻对贝类和鱼类的影响已经开展并取得进展。而赤潮藻对浮游动物的作用以及浮游动物对赤潮生物的控制和对藻毒素的传递作用的研究尚属空白,这不利于对赤潮研究的深入,建议在今后的计划和研究中加强这一领域的工作。

参考文献

- 1 周明江,李 钧,于仁诚等. 赤潮藻毒素研究进展,中国海洋药物,1999,3:48~54
- 2 Turner J.T. and Tester P.A.. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs, *Limnol. Oceanogr.*, 1997, **42**(5, part 2):1 203~1 214
- 3 Hay M.E.. Marine chemical ecology: what's known and what's next?, *J. Exp. Mar. Ecol.*, 1996, 200:103~134
- 4 Turner J.T., Tester P.A. and Hansen P.J.. Interactions between toxic marine phytoplankton and metazoan and protistan grazers. In: Anderson D.M., Cembella A.B. and Hallegraeff G.M. (eds). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Berlin: Springer Verlag, 1998. 453~473
- 5 Ives J.D.. The relationship between *Gonyaulax taeniansis* cell toxin levels and copepods ingestion rates. In: Anderson, white and Baden(eds). *Toxic Dinoflagellates*. New York: Elsevier, 1985. 413~418
- 6 Huntley M.E., Ciminiello P. and Lopez M.D.G.. Importance of food quality in determining development and survival of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida), *Mar. Bio.*, 1987, 95:103~113
- 7 Hansen P.J., Cembella A.D., Møstrup.. The marine dinoflagellate *Alexandriumostenfeldii*: Paralytic shellfish toxin concentration, composition, and toxicity to a tintinnid ciliate, *J. Phycol.*, 1992, 28:597~603
- 8 Hansen P.J.. The red tide dinoflagellate *Alexandrium taenianse*: effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1989, 53:105~116
- 9 Delgado M. and Alcaraz M.. Interactions between red tide microalgae and herbivorous zooplankton: the noxious effect of *Gyrodiniumcosicum* (Dinophyceae) on *Acartia gmani* (copepoda: calanoida), *J. Plankton Res.*, 1999, **21**(12): 2 361~2 371
- 10 Engström J., Koski M., Viitasalo M. et al.. Feeding interactions of the copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia biflosa* with the cyanobacteria *Nodularia* sp., *J. Plankton Res.*, 2000, **22**(7):1 403~1 409
- 11 Turriff N., Runge J.A., Cembella A.D.. Cembella toxic accumulation and feeding behaviour of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* exposed to the red tide dinoflagellate *Alexandriumexautum*, *Mar. Biol.*, 1995, 123:55~64
- 12 Sykes P.E. and Huntley M.E.. Acute physiological reactions of *Calanus pacificus* to selected dinoflagellates: Direct observations, *Mar. Biol.*, 1987, 94:19~24
- 13 Kurmayer R., Jüttner F.. Strategies for coexistence of zooplankton with toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in Lake Zürich, *J. Plankton Res.*, 1999, **21**(4):659~683
- 14 Nybakken J.K.. *Marine biology, an ecological approach* 4th edition. New York: Addison Wesley Longman, 1997. 67~73
- 15 Gowen R.J., McCullough G., Kleppel G.S. et al.. Are copepods important grazers of the spring phytoplankton bloom in the western Irish Sea?, *J. Plankton Res.*, 1999, **21**(3):465~483
- 16 Buskey E.J., Montagna P.A., Amos A.F. et al.. Disruption of grazer populations as a contributing factor to the initiation of the Texas brown tide algal bloom, *Limnol. Oceanogr.*, 1997, **42**(5):1 215~1 222
- 17 Buskey E.J. and Hyatt C.J.. Effects of Texas (USA) "brown tide" alga on planktonic grazers, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, 126:258~292
- 18 Neilson T.G.. Contribution of zooplankton grazing to the decline of a Ceratium bloom, *Limnol. Oceanogr.*, 1991, **36**(6):1 091~1 106
- 19 Tester P.A., Turner J.T. and Shea D.. Vectorial transport of toxins from the dinoflagellate *Gymnodinium breve* through copepods to fish, *J. Plankton Res.*, 2000, **22**(1):47~61
- 20 Scholin C.A.. Mortality of sea lions along the central California coast linked to a toxic diatom bloom, *Nature*, 2000, **403**(6):80~84
- 21 Turner J.T., Doucette G.J., Powell C.L. et al.. Accumulations of red tide toxins in larger size fractions of zooplankton assemblages from Massachusetts Bay, USA, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2000, 203:95~107

(本文编辑:张培新)