

# 可见光和紫外线对浮游动物行为的影响

## The wave - specific influence of visible and ultraviolet light on zooplankton behaviour

陶振铨, 张武昌, 孙 松

(中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071)

中图分类号: Q95

文献标识码: A

文献标识码: 1000 - 3096(2004)09 - 0056 - 06

浮游动物在海洋食物链中处于中枢地位, 大多数浮游动物摄食浮游植物, 自身又是鱼类等高级摄食者的饵料, 在食物链中起着承上启下的关键作用, 而且微型浮游动物又是微食物环的重要组成部分。浮游动物存活、繁殖的成功与否决定于能否根据环境的变化调整自己的行为。因此, 浮游动物行为的研究对理解浮游动物的生存策略和生态系统动力学具有重要意义, 对浮游动物行为的研究逐渐成为浮游动物研究的热点问题之一。

浮游动物始终处于一个变化的环境中, 而光是一天中变化较大的环境因子之一。其中, 光研究最多的主要是可见光 (400 ~ 700 nm) 和紫外线 (100 ~ 400 nm)。而紫外线又分为 UV - A (315 ~ 400 nm)、UV - B (280 ~ 315 nm) 和 UV - C (100 ~ 280 nm) 三个波段, 其中对浮游动物影响最大, 研究最多的主要是 UV - B。光的变化包括两个方面的内容: (1) 光强 (intensity) 的变化; (2) 光谱 (spectra) 的变化。从早晨到黄昏, 太阳光照射地面的角度变化较大, 光线穿过大气到地球的距离不同, 由于大气对不同波段光线的吸收和散射作用不同, 使得不同波段的光的光强不同。例如在日落和日出时, 太阳是红色的。

在过去的 10 多年里, 许多研究表明由于环境污染等各种原因造成了地球臭氧层的严重破坏, 从而导致太阳紫外线辐射的大量进入和到达地球表面; 在中纬度地区, 夏季的紫外线强度增加了 7%, 这个数值在冬季则高达 35%。最近, 紫外线对中纬度海区浮游动物的影响研究正逐渐增加<sup>[1]</sup>。大量研究证实 UV - B 可以影响各种细胞活动, 比如固碳速率、呼吸作用、保护色素的生物合成等<sup>[2,3,4,5]</sup>。增强的紫外线辐射能够

直接影响浮游动物的行为<sup>[6,7]</sup>, 亦能间接地影响食物网<sup>[8]</sup>。

### 1 光线在水体中的传播

研究光线对水生生态系统影响的一个重要方面就是精确测量水下不同深度的光谱辐射量<sup>[9]</sup>。由于水对不同波段光的吸收和散射作用强度不同, 使得表层和深层光的光谱不同。随着波长的增长, 海水对紫外线的透射率增高; 而海水对可见光的衰减系数与波长的关系呈“V”字型, 其对红光的透射较弱, 对绿光的透射较强, 其中蓝绿光是穿透海洋深度最大的光<sup>[10]</sup>。Jerlov 通过在中纬度地中海东部海区 (透明度与马尾藻海区相同) 的研究表明, 对于 310 nm 的紫外线, 水深每下降 1 m 紫外线强度就减少 14%; 对于 375 nm 的紫外线, 则减少 5%; 而对于 465 nm 的可见光 (蓝光) 则仅下降 3%<sup>[11]</sup>。到达地球表面的紫外线在海水中具有很强的穿透力, 如在温带清澈的海水中, 相对于海水表面的紫外辐射, 有 50% ~ 75% 的紫外辐射能到达水深 5 m 处<sup>[12,13]</sup>。在南极海域的 10 月份, 水深 10 m 处仍有大量紫外辐射, 在水深 20 ~ 30 m 处仍能

收稿日期: 2003 - 11 - 17; 修回日期: 2004 - 04 - 26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (B41022307)

作者简介: 陶振铨 (1980 - ), 男, 硕士研究生, 山东莱阳人, 研究方向: 海洋浮游动物生态学, E-mail: ttzcc@sohu.com; 孙松, 通讯作者, E-mail: sunsong@ms.qdio.ac.cn

观察到紫外辐射对生物的影响<sup>[14]</sup>。因而,光线在水体中的透过率也是影响浮游动物对光线反应的一个重要因素。

## 2 浮游动物的趋光性

趋光性(phototaxis),又称趋光运动,是生物对光刺激产生定向运动反应的特性,其中朝向光刺激的运动反应叫做正趋光性,背向光刺激的运动反应叫做负趋光性。对于浮游动物趋光性的研究,由于各研究者所用方法及研究的浮游动物种类的不同,因而得到的结论也各不相同。

### 2.1 对光线的感知

许多研究证实,许多浮游动物具有某种感知光线的特定器官。一般认为浮游动物的感光器官分为两类:复眼和单眼。单眼又称无节幼体眼(nauplius eyes)或杯状眼(cup eyes)。桡足类浮游动物没有复眼,只有单眼,它一般为凹陷的杯状结构,具有色素或光感受器,而且某些种类具有晶体<sup>[15]</sup>。Schuyler等<sup>[16]</sup>对浮游动物*Chrysaora quinquecirrha*的研究表明,*C. quinquecirrha*具有感知光线,并对光线做出反应的能力。最近的研究表明,浮游动物可以感知紫外线。Yoshida & 等<sup>[18]</sup>研究证实海胆纲动物(Echinoids)幼体具有某种感受器能直接感知UV-B,且已经在甲壳类的复眼中发现了该种紫外线感受器。Cronin等<sup>[18]</sup>也发现虾蛄幼体(mantis shrimp, Stomatopods)具有一种最大敏感光谱为345 nm(UV-A)的感受器。另外,他们目前尚未在单眼中发现能对多种不同波长光谱敏感的直接光感受器<sup>[19]</sup>。Frank & Widder报道,有的甲壳类浮游动物可以探测到600 m水深处的紫外线。

### 2.2 浮游动物的最适光谱

实验表明,浮游动物对不同波段的光有不同的敏感性。但是对这方面的研究较少。Sweatt等<sup>[20]</sup>通过实验表明,箭虫(*Sagitta hispida*)对蓝绿光最敏感,最敏感波长是500 nm。Smith等<sup>[21]</sup>研究证实,淡水浮游动物中的大型(*Daphnia magna*)对波长为434、525和608 nm的可见光和348 nm的紫外线比较敏感。Forward<sup>[22]</sup>指出浮游动物最敏感的光是蓝绿光。Frank等<sup>[23]</sup>也指出了光的颜色的重要性。

### 2.3 对可见光的趋光性

1917年,Esterly<sup>[24]</sup>首次在实验室内对浮游动物的趋光性行为进行了研究,它通过对桡足类中一种纺锤水蚤(*Acartia tonsa*)的研究表明,在水温不高于15℃的条件下,仅有23%的*A. tonsa*个体表现出明显的

负趋光性。Stearns等<sup>[25]</sup>对*A. tonsa*的趋光性反应的研究表明,成年雌性*A. tonsa*对光线表现出正趋光性,且光线越强,趋光性越强;*A. tonsa*对波长453~620 nm的可见光表现出很强的敏感性,且在580 nm表现出最大的趋光性;对于波长453~620 nm以外的可见光,*A. tonsa*对光线的敏感性明显下降。但是如果光强足够大,即使在380 nm和700 nm波长的可见光下,*A. tonsa*也能表现出很高的敏感性。

Schuyler等<sup>[16]</sup>利用一个5 m深的中宇宙系统记录了浮游动物*C. quinquecirrha*在自然光和人工调控的光线系统下对光线的反应和垂直移动情况。结果表明,*C. quinquecirrha*对可见光表现为负趋光性:在中宇宙系统被遮挡住透入光线后,大部分的*C. quinquecirrha*会在10~15 min内迅速上升移动到水表层,而当遮挡被去掉后,它们又会迅速下沉。在1~3周的实验中,进入中宇宙系统的自然光始终是恒定的,而且*C. quinquecirrha*表现出稳定的垂直移动模式。

### 2.4 浮游动物对紫外线的反应

早在1929年,Brooker Klugh<sup>[26]</sup>就指出紫外线对桡足类有致死作用。Jerlov<sup>[11]</sup>在测量了地中海东部水深20 m处紫外线辐射量后,指出太阳的紫外线辐射对海洋生物存在着潜在的威胁。后来,Dey等<sup>[27]</sup>的室内实验和Williamson等<sup>[28]</sup>利用一个淡水桡足类环境的研究都证实了上面的发现。Horacio等<sup>[29]</sup>对*Boeckella brevicaudata*、*B. gibbosa*和*B. gracilipes*3种贝克水蚤进行了紫外线实验,研究表明并非所有的浮游动物在紫外线下都会受到很大的甚至致命的伤害,其中只有*B. gracilipes*对紫外线表现得极其敏感、脆弱,其它2种则具有很好的抗紫外线机制。

Storz等通过实验证实,在全光谱太阳光的照射下,属(*Daphnia*)的种类对紫外线辐射呈负趋光性<sup>[30]</sup>。Christa等<sup>[31]</sup>通过对一种歪尾水蚤*Tortanus dextrilobatus*、*Acartiura* spp.和*Acanthacartia* spp.等在紫外线下行为的研究表明,*T. dextrilobatus*和*C. pallasii*的早期幼体对紫外线反应很敏感,表现出了明显的避害行为,从而改变本身的垂直分布,比正常无强紫外线情况下的停留水层要深50 cm,并且*T. dextrilobatus*在完全暴露在紫外线的情况下,死亡率明显上升。Aarseth等<sup>[32]</sup>研究证实飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)可以感知紫外线,并能区分紫外线和可见光,且对紫外线呈负趋光性。Leech & Williamson的实验表明,在中午和午后表层水处于高紫外线照射情况

下, 属浮游动物大部分个体会移动到水体下层, 而在给予了光线遮挡后, 他们却又会很快回到近水表层<sup>[33]</sup>。

### 3 光线对浮游动物的伤害作用

1976年, Hairston<sup>[34]</sup>研究发现, 长期的蓝光照射能够导致浮游动物 *Diatomus nevadensis* 死亡率大幅上升。近些年来, 这方面的研究也逐渐多起来, 大量研究都表明, UV-B 对浮游动物的是有伤害作用的, 它能降低浮游动物的繁殖率<sup>[28, 35]</sup>。紫外线可以增加海洋桡足类幼体的死亡率, 降低雌体的存活率和怀卵率, 并且改变种群的性比<sup>[36-40]</sup>。Malloy<sup>[41]</sup>研究证实, 紫外线还可以对浮游动物的 DNA 造成损伤, 这种情况也发生在从 20 m 水深处采得的浮游动物样品中。

### 4 光线对浮游动物昼夜垂直迁移的影响

1910年, Ewald<sup>[42]</sup>通过实验观察到: 与一天之中光线的照射情况相对应, 浮游动物大多数种类白天在水体深层, 晚上上升到表层, 并且他第一个提出了光线对浮游动物昼夜垂直移动影响机制的假说。浮游动物以 24 h 为周期有规律地分布在不同水深的现象, 被称为浮游动物的昼夜垂直迁移 (DVM: Diel Vertical Migration)。光线是调控浮游动物昼夜垂直迁移的主要环境因子。大多数浮游动物昼夜垂直迁移发生的时间在黄昏为日落之后, 在早晨为日出之前<sup>[43-46]</sup>。

关于光线如何调控浮游动物的昼夜垂直迁移, 目前存在 2 种假说: 一种是嗜性假说 (preferendum hypothesis), 认为浮游动物在水体中的上下迁移是在寻找最适光照强度<sup>[19, 42, 47, 48]</sup>。1926年, Russell<sup>[47]</sup>提出, 在光强变化时, 浮游动物会倾向于与以前光强相同 (或高于以前光强) 的环境, 这种假说可以解释昼夜垂直迁移中浮游动物在午夜下沉的现象。午夜时光强低于动物感光器官的探测极限, 动物变得不活跃, 因而下沉。另一种假说是相对刺激阈假说 (relative stimulus - threshold hypothesis), 认为一天中处于不断变化的外界环境中光的变化是浮游动物判断是否发生垂直迁移的信号<sup>[49-52]</sup>。光强变化的速度影响浮游动物上升的快慢, 光强也是决定浮游动物白天所处水层的重要因素<sup>[53]</sup>。Buchanan 等<sup>[52]</sup>在北极地区对浮游动物的研究证实了这一假说。Haney 等<sup>[54]</sup>对浮游动物 *Chaoborus punctipennis* 幼虫在晚上的向上迁移行为的研究表明光线的变化能大大改变其向上移动的速度。

由于紫外线对浮游动物有伤害作用, 白天浮游动物处于水体深层可能与阳光中的紫外线有关。最近有些研究集中在紫外线对浮游动物昼夜垂直迁移的影响。Stephan 等<sup>[55]</sup>对数种属浮游动物的研究表明, 研究中的所有属种类个体在紫外线照射下都有逃往深层水域的行为, 因而紫外线是造成浮游动物昼夜垂直移动的另一个因素, 同时他们也指出浮游动物的昼夜垂直移动应当是多种因素协同作用的结果。

### 5 光线对浮游动物摄食的影响

野外调查表明, 很多浮游动物有昼夜摄食节律现象。郑小行、郑重曾对河口桡足类汤氏长足水蚤 (*Calanopia thompsoni*) 的昼夜摄食情况进行连续观察, 发现汤氏长足水蚤的摄食量白天很低, 几乎是空胃, 而到晚间和凌晨则有逐渐增加的趋势, 而且摄食量的这种变化趋势在其它桡足类浮游动物胸刺水蚤 (*Centropages*) 也存在<sup>[56]</sup>。Wang 等<sup>[57]</sup>通过研究桡足类的肠道内含物发现, 它们有着很好的昼夜摄食节律, 这在大型浮游动物表现得尤为明显, 其肠道内含物的高峰出现在黄昏到午夜 (18:00 ~ 24:00), 高峰时的肠道内含物量可达白天最小量的 10 倍。另外, 他们还发现小型浮游动物的昼夜摄食节律并不象大型的那样明显。

研究表明, 光线能够影响浮游动物的摄食, 但是光线对不同生物的影响各不相同。刺尾纺锤水蚤 (*Acartia spinicauda*) 在黑暗条件下的摄食率均高于全昼和正常光照下的摄食率<sup>[58]</sup>。然而, 光线对另外一些浮游动物的摄食可能有促进作用。例如, Karanas<sup>[6]</sup>的研究表明, 一般桡足类 (如哲水蚤) 的滤食率在黑暗中较高, 在室内光照下, 滤食率随光强的增强而下降, 但对有晶体的大眼剑水蚤来说, 其捕食率在有光照的情况下较快。Strom<sup>[59]</sup>的研究证实, 砂壳纤毛虫 (*Coxiella* sp.) 在光照环境下的摄食率和消化率明显高于黑暗环境, 生长率也比在黑暗环境中高的多。

### 6 光线对浮游动物产卵率和卵孵化率的影响

1928年, Schulze 首次对浮游动物在不同光线下的产卵率和卵孵化率进行了研究, 结果表明, 蚤状 (*Daphnia pulex*) 在黑暗环境中生殖率降低<sup>[60]</sup>。然而, 这与大部分浮游动物的产卵主要在晚上进行<sup>[57, 61, 62]</sup>是不相符的。

大量研究都表明, UV - B 能够降低浮游动物的繁殖率<sup>[28, 35]</sup>。Karanas<sup>[59]</sup>在 1979 年首次对紫外线照射下浮游动物的生殖量进行了研究, 研究表明紫外线辐射对克氏纺锤水蚤的生殖很不利。近些年来, 这方面的研究也逐渐多起来, Kouwenberg 等. 在劳伦斯湾 (Gulf of St. Lawrence) 入海口处对该海区浮游动物飞马哲水蚤的研究证实, 紫外线 (尤其是波长在 280 ~ 312 nm 之间的 UV - B) 能够对飞马哲水蚤的卵孵化率产生强烈影响, 并且该卵孵化率的降低是通过破坏其卵内胚胎 DNA 的组成造成的<sup>[40]</sup>。Rodriguez 等<sup>[63]</sup>对可见光和不同波长紫外线照射下浮游动物卵孵化率的研究表明, 紫外线能够降低飞马哲水蚤的卵孵化率; 他们还提出, UV - A 对飞马哲水蚤卵孵化率也有着负面影响, 今后应该加强 UV - A 对于浮游动物影响方面的研究。

此外, Saito 等<sup>[64]</sup>研究发现, 长时间低强度、低剂量的紫外线辐射比短时间、高强度的紫外线辐射对小拟哲水蚤 (*Paracalanus parvus*) 卵孵化率的影响更大。

## 7 结语

不同波段的光对浮游动物的行为有不同的影响 (或促进, 或抑制), 浮游动物的行为可能是对某一个 (或几个) 波段的光做出反应, 而不是对所有波段的光做出反应。找出浮游动物最敏感的光的波段和动物对这些波段的光的反应对理解浮游动物的行为具有重要意义。对于那些靠视觉发现饵料的鱼类来讲, 浮游动物对光线的反应会影响到鱼类的摄食, 所以对浮游动物行为的研究有助于研究鱼类的行为, 从而对渔业研究和生产有重要帮助。

随着全球海洋生态系统动力学研究计划 (GLOBAL ocean ECosystem dynamics, GLOBEC) 和全球海洋通量联合研究 (Joint Global Ocean Flux Study, JGOFS) 在中国的逐渐实施, 中国科学家测定了多种浮游动物的摄食率、产卵率和孵化率。至于光线对浮游动物行为的影响研究虽然已经取得了一定程度的进展, 但尚未全面展开。

### 参考文献:

[1] Kerr J B, McElroy C T. Evidence for large upward trends of ultraviolet - B radiation linked to ozone depletion[J]. **Science**, 1993, 262: 1 032 - 1 034.

[2] Carreto J I, Carignan M O, Daleo G, *et al.* Occurrence of mycosporine - like amino acids in the red tide dinoflagellate

*Alexandrium excavatum* UV - photoprotective compounds [J]. **J Plankton Res**, 1990, 12: 909 - 921.

[3] Cullen J J, Neale P J and Lesser M P. Biological weighting function for the inhibition of phytoplankton photosynthesis by ultraviolet radiation[J]. **Science**, 1992, 258: 646 - 650.

[4] Smith R C, Prézélin B B, Baker K S, *et al.* Ozone depletion: ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic waters[J]. **Science**, 1992, 255: 952 - 959.

[5] Karentz D, *et al.* Impact of UV - B radiation on pelagic freshwater ecosystem: Report of working group on bacteria and phytoplankton[J]. **Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol**, 1994, 43: 31 - 69.

[6] Karanas J J, Van Dyke H, Worrest R C. Midultraviolet (UV - B) sensitivity of *Acartia clausii* Giesbrecht (Copepoda) [J]. **Limnol Oceanogr**, 1979, 24: 1 104 - 1 116.

[7] Damkaer D M, Dey D B, Heron G A, *et al.* Effects of UV - B radiation on near - surface zooplankton of Puget Sound[J]. **Oecologia**, 1980, 44: 149 - 158.

[8] Piazena H, Perez - Rodrigues E, Häder D - P, *et al.* Penetration of solar radiation into the water column of the central subtropical Atlantic Ocean - optical properties and possible biological consequences[J]. **Deep - Sea Res II**, 2002, 49: 3 512 - 3 528.

[9] Kuhn P, Browman H I, St - Pierre J F *et al.* Penetration of ultraviolet radiation in the waters of the estuary and Gulf of St. Lawrence[J]. **Limnol Oceanogr**, 1999, 44: 710 - 716.

[10] Mostajir B, Demers S, de Mora S, *et al.* Experimental test of the effect of ultraviolet - B radiation in a planktonic community[J]. **Limnol Oceanogr**, 1999, 44(3): 586 - 596.

[11] Jerlov N G. Ultra - violet radiation in the sea[J]. **Nature**, 1950, 166: 111 - 112.

[12] Sivalingam P M, Nisizawa K. Ozone hole and its correlation with the characteristic UV - absorbing substance in marine algae[J]. **Japan J Phycol**, 1990, 39: 365 - 370.

[13] Maegawa M, Kunieda M, Kida W. The influence of ultraviolet radiation on the photosynthetic activity of several red algae from different depths[J]. **Japan J Phycol**, 1993, 41: 207 - 214.

[14] Karentz D, Lutze L H. Evaluation of biologically harmful ultraviolet radiation in Antarctica with a biological

- dosimeter designed for aquatic environments[J]. **Limnol Oceanogr**, 1990, **35**(3): 549 – 561.
- [15] Elofsson R. The nauplius eye and frontal organs of the non – Malacostraca (Crustacea) [J]. **Sarsia**, 1966, 25: 1 – 128.
- [16] Schulyer Q, Sullivan K B. Light responses and diel migration of scyphomedusa *chrysaora quinquecirrha* in mesocosms[J]. **J Plankton Res**, 1997, **19**(10): 1 417 – 1 428.
- [17] Yoshida M, Millot N. Light sensitive nerves in an echinoid[J]. **Experientia**, 1959, 15: 13 – 14.
- [18] Cronin T W, Marshall N J, Quinn C A, *et al.* Ultraviolet photoreception in mantis shrimp[J]. **Vision Res**, 1994, 34: 1 443 – 1 452.
- [19] Frank T M, Widder E A. UV light in the deep – sea: in situ measurements of downwelling irradiance in relation to the visual threshold sensitivity of UV – sensitive crustaceans[J]. **Mar Freshw Behav Physiol**, 1996, 27: 189 – 197.
- [20] Sweatt A J, Forward R. Spectral sensitivity of the chaetognath *Sagitta hispida conant* [J]. **Biol Bull**, 1985, 168: 32 – 38.
- [21] Smith K C, Macagno E R. UV photoreceptors in compound eye of *Daphnia magna* (Crustacea, Branchiopoda). A forth spectral class in single ommatidia[J]. **J Comp Physiol A**, 1990, 166: 597 – 606.
- [22] Forward R B. Diel vertical migration: zooplankton photobiology and behaviour[J]. **Oceanogr Mar Biol Annu Res**, 1988, 26: 361 – 393.
- [23] Frank T M, Widder E A. The correlation of downwelling irradiance and staggered vertical migration patterns of zooplankton in Wilkinson Basin (Bay of Biscay) [J]. **J Plankton Res**, 1997, 19: 1 975 – 1 991.
- [24] Esterly C O. Specificity in behavior and the relation between habits in nature and reactions in laboratory[J]. **Univ Calif Pub Zool**, 1917, 16: 381 – 392.
- [25] Steams D E, Forward R B. Photosensitivity of the calanoid copepod *Acartia tonsa* [J]. **Mar Biol**, 1984, 82: 85 – 89.
- [26] Brooker Klugh A. The effect of the ultra – violet component of sunlight on certain marine organisms[J]. **Can J Res**, 1929, 1: 100 – 109.
- [27] Dey D B, Damkaer D M, Heron G A. UV – B dose/dose – rate responses of seasonally abundant copepods of Puget Sound[J]. **Oecologia**, 1988, 76: 321 – 329.
- [28] Williamson C E, Zagarese H E, Schulze P C, *et al.* The impact of short – term exposure to UV – B radiation on zooplankton communities in north temperate lakes[J]. **J Plankton Res**, 1994, 16: 205 – 218.
- [29] Horacio E Z, Margarita Feldman, Craig E W. UV – B – induced damage and photoreactivation in three species of *Boeckella* (Copepoda, Calanoida) [J]. **J Plankton Res**, 1997, **19**(3): 357 – 367.
- [30] Storz U C & Paul R J. Phototaxis in water fleas (*Daphnia magna*) is differently influenced by visible and UV light [J]. **J Comp Physiol**, 1998, 41: 1 024 – 1 034.
- [31] Christa L S, Stephen M B and Sean R A. The effect of ultraviolet radiation on the vertical distribution and mortality of estuarine zooplankton[J]. **J Plankton Res**, 2000, **22**(12): 2 325 – 2 350.
- [32] Araseth K A, Schram T A. Wavelength – specific behavior in *Lepeophtheirus salmonis* and *Calanus finmarchicus* to ultraviolet and visible light in laboratory experiments (Crustacea: Copepoda) [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1999, 186: 211 – 217.
- [33] Leech D M, Williamson C E. In situ exposure to ultraviolet radiation alters the depth distribution of *Daphnia* [J]. **Limnol Oceanogr**, 2001, **46**(2): 416 – 420.
- [34] Hairston N G, Jr. Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod *Diaptomus nevadensis* [J]. **Proc Natl Acad Sci USA**, 1976, 73: 971 – 974.
- [35] Cullen J J, Neale P J. Ultraviolet radiation, ozone depletion, and marine photosynthesis[J]. **Photosynth Res**, 1994, 39: 303 – 320.
- [36] Karanas J J, Worrest R C, Van Dyke H. Impact of UV – B radiation on the fecundity of the copepod *Acartia clausii* [J]. **Mar Biol**, 1981, 65: 125 – 133.
- [37] Chalker – Scott L. Survival and sex ratios of the intertidal copepod, *Tigriopus californicus*, following ultraviolet – B (290 – 320 nm) radiation exposure[J]. **Mar Biol**, 1995, 123: 799 – 804.
- [38] Naganuma T, Inoue T, Uye S. Photoreactivation of UV – induced damage to embryos of a planktonic copepod[J]. **J Plankton Res**, 1997, 19: 783 – 787.
- [39] Cabrera S, Lopez M, Tartarotti B. Phytoplankton and zooplankton response to ultraviolet radiation in a high – altitude Andean lake: Short – versus long – term effects [J]. **J Plankton Res**, 1997, **19**(11): 1 565 – 1 582.
- [40] Kouwenberg H M, Browman H I, Runge J A, *et al.* Biological weighting of ultraviolet (280 – 400 nm) induced

- mortality in marine zooplankton and fish. II. *Calanus finmarchicus* (Copepoda) eggs[J]. **Mar Biol**, 1999, 134: 285 – 293.
- [41] Malloy K D, Holman M A, Mitchell D, *et al.* Solar UVB induced DNA damage and photoenzymatic DNA repair in Antarctic zooplankton[J]. **Proc natn Acad Sci USA**, 1997, 94: 1 258 – 1 263.
- [42] Ewald W F. über Orientierung Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen[J]. **Biol Zbl**, 1910, 30: 1 – 16.
- [43] Zhou M, Nordhausen W, Huntley M. ADCP measurements of the distribution and abundance of euphausiids near the Antarctic Peninsula in winter[J]. **Deep – Sea Res**, 1994, 41: 1 425 – 1 445.
- [44] Ringelberg J. Changes in light intensity and diel vertical migration: a comparison of marine and freshwater environments[J]. **J Mar Biol Ass UK**, 1995, 75: 15 – 25.
- [45] Heywood K J. Diel vertical migration of zooplankton in the Northeast Atlantic[J]. **J Plankton Res**, 1996, 18: 163 – 184.
- [46] Luo J, Ortner P B, Forcucci D, *et al.* Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea[J]. **Deep – Sea Res II**. 2000, 47: 1 451 – 1 473.
- [47] Russell F S. The vertical distribution of marine macroplankton. 4. The apparent importance of light intensity as a controlling factor in the behaviour of certain species in the Plymouth area. 12. some observations on the vertical distribution of *Calanus finmarchicus* in relation to light intensity[J]. **J Mar Biol Ass UK**, 1926, 1934, 14: 415 – 440; 19: 569 – 584.
- [48] Boden B P, Kampa E M. The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea [J]. **Symp Zool Soc Lond**, 1967, 19: 15 – 26.
- [49] Clarke G L. Diurnal migration of plankton in the Gulf of Maine and its correlation with changes in submarine illumination[J]. **Biol Bull**, 1933, 33: 402 – 436.
- [50] Ringelberg J. The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* Straus, a contribution to the understanding of diurnal vertical migration[J]. **Neth J Sea Res**, 1964, 2: 319 – 406.
- [51] Daan N, Ringelberg J. Further studies on the positive and negative phototactic reaction of *Daphnia magna* Straus[J]. **Neth J Zool**, 1969, 19: 525 – 540.
- [52] Buchanan C, Haney J F. Vertical migration of zooplankton in the arctic. A test of environmental controls[J]. **Am Soc Limnol Oceanogr Spec Symp**, 1980, 3: 66 – 79.
- [53] 张武昌. 浮游动物的昼夜垂直迁移[J]. **海洋科学**, 2000, 24, 11: 18 – 20.
- [54] Haney J F, Craggy A, Kimball K, *et al.* Light control of evening vertical migrations by *Chaoborus punctipennis* larvae[J]. **Limnol Oceanogr**, 1990, 35(5): 1 068 – 1 078.
- [55] Rhode S C, Pawlowski M, Tollrian R. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*[J]. **Nature**, 2001, 412: 69 – 72.
- [56] 郑小衍, 郑重. 桡足类大颚齿缘与摄食机制关系研究[J]. **海洋与湖沼**, 1989, 20: 308 – 313.
- [57] Wang R, Li C, Wang K, *et al.* Feeding activities of zooplankton in Bohai Sea[J]. **Fish Oceanogr**, 1998, 7 (3/4): 265 – 271.
- [58] 齐雨藻, 邹景忠, 梁松, 等. 中国沿海赤潮[M]. 北京: 科学出版社, 2003. 99.
- [59] Strom S L. Light – aided digestion, grazing and growth in herbivorous protists[J]. **Aquat Microb Ecol**, 2001, 23: 253 – 261.
- [60] Schulze H. Über die Bedeutung des Lichtes in Leben niederer Kredse (Nach versuchen in Daphniden) [J]. **Zeit f Veragl Physiol**, 1928, 7: 488.
- [61] Uye S, Huang C & Onbe T. Ontogenetic diel vertical migration of the planktonic copepod *Calanus sinicus* in the Inland Sea of Japan[J]. **Mar Biol**, 1990, 104: 389 – 396.
- [62] Atkinson A, Ward P, Murphy E J. Diel periodicity of subantarctic copepods: relationship between vertical migration, gut fullness and gut evacuation rate[J]. **J Plankton Res**, 1996, 18(8): 1 387 – 1 405.
- [63] Rodriguez C A, Browman H I., Runge J A, *et al.* Impact of solar ultraviolet radiation on hatching of a marine copepod, *Calanus finmarchicus* [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2000, 193: 85 – 93.
- [64] Saito H, Taguchi S. Influence of UVB radiation on hatching success of marine copepod *Paracalanus Parvus* s. 1[J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 2003, 282: 135 – 147.

( 本文编辑 张培新 )