

# 有害赤潮与原生动物相互作用的研究进展

## Advances in study of interaction between HABs and protozoan

张利永<sup>1,2</sup>, 颜天<sup>1</sup>, 周名江<sup>1</sup>

(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, 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(2008)10-0086-07

近年来有害赤潮在全世界频繁爆发, 规模也呈逐渐增大的趋势<sup>[1]</sup>, 其对海洋生态系统结构和功能的影响, 引起了广泛关注。原生动物是海洋生态系统中微食物环的重要组分, 通过其摄食, 可以将中型浮游动物难以摄食的有机颗粒、微型浮游植物和微型浮游生物连接到高级消费者。由于形成有害赤潮的浮游植物大都是细胞较小的微型浮游植物, 因此, 有害赤潮和原生动物的关系密切。一方面, 赤潮藻通过毒素等方式可以影响原生动物的生命活动; 另一方面, 原生动物的摄食在一定程度上能影响赤潮的发生。作者总结了该领域的研究工作, 以进一步了解赤潮的发生机理和危害途径, 为保护海洋环境和赤潮减灾管理等提供依据。

### 1 有害赤潮藻对原生动物的影响

研究发现, 赤潮藻能对原生动物的生命活动产

生影响, 某些藻株能引起原生动物的行为异常, 降低其存活率、清除率、摄食率和生长率; 有害赤潮发生时能降低原生动物的种群数量和群落多样性指数, 从而影响原生动物的群落结构。

#### 1.1 对原生动物行为的影响

表 1 总结了有害赤潮藻对原生动物行为的影响。可以看出, 一定密度的赤潮藻能对原生动物的行为产生影响, 短时间内就可能引起原生动物的行为异常。如当塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense* Wh7 株) 的密度达到  $3.0 \times 10^3$  个/mL 时, 爱氏网纹虫 (*Favella ehrenbergii*) 很快就出现游动异常, 10 min 内彻底丧失正常游动的能力<sup>[2]</sup>。

表 1 有害赤潮藻对原生动物行为的影响

原生动物	赤潮藻	赤潮藻密度(个/mL)	毒害效应	参考文献
爱氏网纹虫 ( <i>Favella ehrenbergii</i> )	乌氏亚历山大藻 ( <i>Alexandrium ostenfeldii</i> )	$> 2.5 \times 10^3$	游动异常	[3]
爱氏网纹虫	塔玛亚历山大藻 ( <i>A. tamarense</i> (Wh7))	$3.0 \times 10^3$	很快出现颠倒运动, 继而丧失前游能力	[2]
爱氏网纹虫	塔玛亚历山大藻 (Ply173a)	$5.0 \times 10^3$	游动异常	[2]
爱氏网纹虫	小定鞭藻 ( <i>Prymnesium parvum</i> )	$\geq 2.0 \times 10^4$	纤毛异常抖动, 运动 能力下降, 运动反常	[4]
拟急游虫 ( <i>Strombidinopsis</i> sp.)	小定鞭藻	$\geq 2.0 \times 10^4$	纤毛异常抖动, 运动 能力下降, 运动反常	[4]
<i>Strombidium conicum</i>	小定鞭藻	$\geq 2.0 \times 10^4$	纤毛异常抖动, 运动 能力下降, 运动反常	[4]

#### 1.2 对原生动物存活的影响

表 2 归纳了有害赤潮藻对原生动物存活的影响。从中可以看出, 赤潮藻对原生动物存活的影响存在种类上的差异: Rosetta 和 McManus 的研究发现, 微小原甲藻 (*Prorocentrum minimum*) 即使在很高密度下也不会影响爱氏网纹虫、真丁丁虫 (*Eutimnus pectinis*)、类杯虫 (*Metacyclis angulata*)、急游

收稿日期: 2007-05-23; 修回日期: 2007-10-10

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-208); 国家自然科学基金重点基金项目 (U0733006); 国家重点基础研究规划项目 (2001CB409709)

作者简介: 张利永 (1976-), 男, 山东莱芜人, 博士, 主要从事浮游生物生态学和生态毒理学研究, E-mail: zhangliyong@ms.qdio.ac.cn; 颜天, 通讯作者, E-mail: tianyan@ms.qdio.ac.cn, 电话: 0532-82898589

虫 (*Strombidium conicum*) 和拟急游虫 (*Strombidinopsis* sp.) 的存活; 而高密度的小定鞭藻 (*Prymnesium parvum*) 能使这 5 种原生动物的存活率明显下

降<sup>[4]</sup>。另外, 赤潮藻对原生动物的毒害作用往往与其密度成正比: 在低密度时, 其毒害作用较小, 但当密度增大时, 其毒害作用也显著增强<sup>[5]</sup>。

**表 2 有害赤潮藻对原生动物的影响**

原生动物	赤潮藻	赤潮藻密度(个/mL)	毒害效应	参考文献
爱氏网纹虫 ( <i>Favella ehrenbergii</i> )	塔玛亚历山大藻 ( <i>Alexandrium tamarense</i> (Ply173a))	$\geq 5.0 \times 10^2$	存活率下降	[2]
爱氏网纹虫	环沟藻( <i>Gyrodinium aureolum</i> )	$\geq 0.5 \times 10^3$	不能存活	[5]
爱氏网纹虫	塔玛亚历山大藻 (Wh7)	$> 1.0 \times 10^3$	存活率下降	[2]
爱氏网纹虫	乌氏亚历山大藻 ( <i>A. ostenfeldii</i> )	$\geq 3.0 \times 10^3$	存活率下降	[3]
网纹虫 ( <i>Favella</i> sp.)	<i>Olisthodiscus luteus</i>	$\geq 5.0 \times 10^3$	存活率下降	[6]
亲近游仆虫 ( <i>Euplotes affinis</i> )	小定鞭藻 ( <i>Prymnesium parvum</i> )	$\geq 8.0 \times 10^3$	种群数量下降	[7]
爱氏网纹虫	小定鞭藻	$\geq 2.0 \times 10^4$	不能存活	[4]
拟急游虫 ( <i>Strombidinopsis</i> sp.)	小定鞭藻	$\geq 2.0 \times 10^4$	不能存活	[4]
急游虫 ( <i>Strombidium conicum</i> )	小定鞭藻	$\geq 2.0 \times 10^4$	不能存活	[4]

### 1.3 对原生动物摄食的影响

表 3 总结了有害赤潮藻对原生动物摄食的影响。从表中可以看出, 赤潮藻对原生动物摄食的毒害作用与其密度密切相关: 某些种类在较低密度下

可以维持原生动物良好的生长, 但当密度增大时, 就会引起原生动物摄食率的急剧下降<sup>[8]</sup>。另一方面, 同株赤潮藻对不同原生动物摄食的毒害作用往往比较相似<sup>[9]</sup>。

**表 3 有害赤潮藻对原生动物摄食的影响**

原生动物	赤潮藻	赤潮藻密度(个/mL)	毒害效应	参考文献
亚速岛网纹虫 ( <i>Favella azorica</i> )	异囊藻 ( <i>Heterocapsa circularisquama</i> )	$> 1.0 \times 10^3$	清除率下降	[8]
塔拉卡网纹虫 ( <i>F. taraikaensis</i> )	异囊藻	$> 1.0 \times 10^3$	清除率下降	[8]
塔拉卡网纹虫	赤潮异弯藻 ( <i>Heterosigma akashiwo</i> )	$2 \times 10^3 \sim 7.5 \times 10^3$	不能摄食	[9]
爱氏网纹虫 ( <i>F. ehrenbergii</i> )	赤潮异弯藻	$2 \times 10^3 \sim 7.5 \times 10^3$	不能摄食	[9]
<i>Cozliella</i> sp.	赫胥吏藻 ( <i>Emiliana huxleyi</i> )	$5.0 \times 10^4$	摄食率降低	[10]
拟急游虫 ( <i>Strombidinopsis</i> sp.)	赫胥吏藻	$5.0 \times 10^4$	摄食率降低	[10]
类杯虫( <i>Metacylis</i> sp.)	赫胥吏藻	$5.0 \times 10^4$	摄食率降低	[10]

### 1.4 对原生动物生长的影响

表 4 归纳了有害赤潮藻对原生动物生长的影响。结果显示, 赤潮藻的毒害作用与其密度密切相关, 如低密度的异囊藻 (*Heterocapsa circularisqua-*

*ma*) 可以维持原生动物的生长, 但当密度升高时, 就会引起原生动物生长率的下降<sup>[8]</sup>; 有些藻株在很低的密度下就能引起原生动物生长率的下降, 而另外一些藻株只有在密度很高时, 才能引发相同的现象。

表 4 有害赤潮藻对原生动物生长的影响

原生动物	赤潮藻	赤潮藻密度(个/mL)	毒害效应	参考文献
筒状拟铃虫 ( <i>Tintinnopsis tubulosoides</i> )	<i>Olisthodiscus luteus</i>	$\geq 1.2 \times 10^2$	生长率下降	[6]
爱氏网纹虫 ( <i>Favella ehrenbergii</i> )	塔玛亚历山大藻 ( <i>Alexandrium tamarense</i> (Ply173a))	$2.5 \times 10^2$	生长受抑制	[2]
亚速岛网纹虫 ( <i>F. azorica</i> )	异囊藻 ( <i>Heterocapsa circularisquama</i> )	$> 1.0 \times 10^3$	生长率下降	[8]
塔拉卡网纹虫 ( <i>F. taraikaensis</i> )	异囊藻	$> 1.0 \times 10^3$	生长率下降	[8]
急游虫 ( <i>Strombidium</i> sp.)	赤潮异弯藻 ( <i>Heterosigma akashiwo</i> )	$2 \times 10^3$	生长率下降	[11]
爱氏网纹虫 <i>Coxliella</i> sp.	环沟藻( <i>Gyrodinium aureolum</i> )	$2 \times 10^3$	生长率下降	[5]
类杯虫( <i>Metacylis</i> sp.)	赤潮异弯藻	$2 \times 10^3$	生长率下降	[11]
<i>Oxyrrhis marina</i>	塔玛亚历山大藻(31/9)	$3.9 \times 10^3$	种群数量下降	[12]
筒状拟铃虫	<i>O. luteus</i>	$\geq 3.4 \times 10^4$	不能生长	[6]
<i>Coxliella</i> sp.	赫胥吏藻 ( <i>Emiliana huxleyi</i> )	$5.0 \times 10^4$	生长率下降	[10]
拟急游虫 ( <i>Strombidinopsis</i> sp.)	赫胥吏藻	$5.0 \times 10^4$	生长率下降	[10]
类杯虫	赫胥吏藻	$5.0 \times 10^4$	生长率下降	[10]

### 1.5 对原生动物影响的机制

由于原生动个体微小,加之分离培养比较困难,因此赤潮藻对原生动致毒机制的研究比较少,很多地方还有待深入探讨。总结这些研究发现,赤潮藻对原生动毒害作用的方式有毒素、生理损伤和营养不全等。

#### 1.5.1 毒素或胞外分泌物的毒害作用

毒素是赤潮藻影响原生动的重要方式。Hansen<sup>[2]</sup>指出塔玛亚历山大藻产生的麻痹性贝毒(PSP)是引起爱氏网纹虫毒理效应的主要因素,PSP作用于爱氏网纹虫的细胞膜,使纤毛异常运动,从而影响其运动和摄食。Strom等<sup>[10]</sup>发现,赫胥吏藻(*Emiliana huxleyi*)对砂壳纤毛虫 *Coxliella* sp.、*Metacylis* sp.和拟急游虫摄食的抑制作用来自于其分泌的二甲基硫(DMS)。

#### 1.5.2 生理损伤

在研究赤潮藻与筒状拟铃虫(*Tintinnopsis tubulosoides*)和网纹虫(*Favella* sp.)营养关系时,Verity和Stoecker<sup>[6]</sup>发现当 *O. luteus*和这两种原生

动物接触时,会对其产生一定的刺激和生理损伤,从而抑制这两种原生动的摄食和生长等生命活动。

#### 1.5.3 营养成分单一

赤潮发生时一般是一种赤潮藻占有绝对的优势,如果赤潮藻的营养成分比较单一,则很容易对原生动造成损伤。Buskey等<sup>[13]</sup>指出,发生在美国得克萨斯的褐潮(Brown tide)对原生动生长的不利影响主要在于营养成分不全。

### 1.6 对原生动群落结构的影响

表5总结了有害赤潮对原生动群落结构的影响。结果显示,有害赤潮能降低原生动的种群数量和多样性,进而改变其群落结构。如发生在美国纳拉干湾的 *Olisthodiscus luteus*赤潮,当赤潮藻密度从4个/mL升高到4687个/mL时,砂壳纤毛虫的总丰度却从5420个/L迅速降低到55个/L;当赤潮消散时,砂壳纤毛虫的丰度又快速升高到931个/L<sup>[6]</sup>。在日本广岛湾发生的赤潮异弯藻赤潮期间,砂壳纤毛虫的丰度和多样性变化显著:丰度由赤潮期间的不足400个/L升高到消散时的500个/L,多样性指

数由赤潮期间的 1.38 升高等赤潮消散时的 2.03<sup>[14]</sup>。在该海域发生的异囊藻赤潮期间,纤毛虫的群落结构变化明显:由大型拟铃虫(*Tintinnosis cylindra*)向小型无壳纤毛虫曳尾虫(*Tontonia* sp.)演替<sup>[15]</sup>。

2005 年春季东海大规模赤潮发生前的现场添加培养实验和赤潮发生时的现场培养实验都表明,高密度的东海原甲藻能改变原生动物的群落演替,促使其向中型或大型种类演替<sup>[16]</sup>。

表 5 有害赤潮对原生动动物群落结构的影响

原生动动物群落	赤潮类型	发生海域	原生动动物群落的演替方向	参考文献
砂壳纤毛虫	<i>Olisthodiscus luteus</i>	美国纳拉干湾	随着赤潮藻密度的增大,砂壳纤毛虫的总丰度下降	[6]
砂壳纤毛虫	赤潮异弯藻 ( <i>Heterosigma akashiwo</i> )	日本广岛湾	多样性和丰度降低	[14]
纤毛虫	异囊藻 ( <i>Heterocapsa circularisquama</i> )	日本广岛湾	由拟铃虫向曳尾虫演替	[15]
原生动动物	东海原甲藻 ( <i>Prorocentrum donghaiense</i> )	东海	促进群落向中大型种类演替	[16]
原生动动物	东海原甲藻和米氏凯伦藻 ( <i>Karenia mikimotoi</i> )	东海	促进群落向大型砂壳类演替	[16]

### 1.7 对海洋生态系统结构的影响

有害赤潮发生时,海水的溶解氧降低,光的通透率下降,海洋生物赖以生存的理化环境发生改变,从而直接影响各种海洋生物的生命活动。单从食物链中的营养关系看,有害赤潮的爆发会直接影响其摄食者的种群数量和群落结构,在此基础上,间接地影响二级或更高级消费者。原生动动物作为海洋中的初级消费者,和赤潮藻的营养关系密切,因而受有害赤潮的影响较大。另一方面,原生动动物又是中大型浮游动物和某些后生动物幼虫的主要饵料:南极磷虾(*Euphausia crystallorophias*)总食物量的 25%来自于原生动动物<sup>[17]</sup>,而真宽水蚤(*Eugytemora affinis*)总食物量的 25%~60%来自于纤毛虫<sup>[18]</sup>;即使在大型硅藻比较丰富的情况下,中型浮游动物仍然大量摄食原生动动物<sup>[19]</sup>。

但是在摄食时,这些高级消费者在原生动动物的大小和种类方面,都表现出较大的选择性。如真宽水蚤大量摄食 15~20 μm 的原生动动物<sup>[20]</sup>;栉水母(*Mnemiopsis leidyi*)的幼虫几乎不摄食 <20 μm 的纤毛虫<sup>[21]</sup>;而哲水蚤(*Calanus* sp.)<sup>[22]</sup>喜欢摄食个体较大的纤毛虫。从种类上来讲,密西西比河口的中型浮游动物所摄取的原生动动物大都是无壳纤毛虫<sup>[23]</sup>;Broglia 等<sup>[24]</sup>也指出,纺锤水蚤 *Acartia clausi* 对砂壳纤毛虫 *Metacyclis* sp. 的摄食率要远远高于无壳纤毛虫 *Strombidium spiralis*;而鳃鱼幼鱼所摄食的原生动动物主要是大型种类鼎形虫(*Peridinium* sp.)<sup>[25]</sup>;Park 等<sup>[26]</sup>的研究却认为,鳃鱼开口饵料中的原生动动物主要是拟铃虫(*Tintinnopsis* sp.)。因此,原生动动物种群数量和群落结构的改变必定会影响其摄食者的种群数量和群落组成。

综上所述,有害赤潮可以通过改变原生动动物的

群落结构而对更高级营养者施加影响,进而改变其种群数量和群落结构,最终对整个海洋生态系统的结构和功能产生影响。

## 2 原生动动物摄食对赤潮的影响

浮游植物在水团中的密度由一些关键过程所控制,光照、温度和营养盐等环境因素是控制浮游植物生长的重要因素,而沉降、病原性裂解和被浮游动物摄食是浮游植物消亡的主要方式,尤其是小型浮游动物(原生动动物)的摄食在其中起重要作用<sup>[27]</sup>。因此,原生动动物的摄食在一定程度上能影响赤潮的发生。

### 2.1 原生动动物摄食浮游植物的特点

浮游动物的摄食作为控制浮游植物生物量的重要方式,其影响作用与两方面的因素相关:一是摄食者的滤水率,二是摄食者的生物量。一般来讲,摄食者的滤水率不能无限制的提高,总有一个极值,因此,靠提高滤水率来控制浮游植物的生物量是非常有限的。与中大型浮游动物相比,小型浮游动物因具有生长速率快,生物量大等特点,在一定条件下可以大量摄取浮游植物。

#### 2.1.1 生长迅速

浮游植物的生长一般是指数的,当条件适宜浮游植物爆发性生长时,生长速率较慢的中大型浮游动物是不能控制其生物量的;而原生动动物对此可以做出非常迅速的反应,有些种类的生长速率甚至超过了浮游植物<sup>[28]</sup>。Heinbokel<sup>[29]</sup>测得 5 种砂壳纤毛虫生长率为 1~2 d 加倍一次;Miller<sup>[30]</sup>的研究表明,在太平洋的亚北极海区浮游植物的生长率可以达到每天加倍 2 次,而原生动动物的生长率却可以达到每天加倍 5 次。

### 2.1.2 生物量大

仅仅有较大的生长率,对于控制浮游植物生物量来说还是远远不够的,必须有一定的生物量作保证。张武昌等就世界各海区原生动物的丰度和生物量进行了详细的总结,结果表明原生动物在全球分布广泛,生物量也比较大<sup>[31]</sup>,如在挪威近海砂壳纤毛虫的最大丰度约  $10^6$  个/L<sup>[32]</sup>,这个密度接近于浮游植物发生水华的密度。另外,在胶州湾的调查发现,砂壳纤毛虫和无壳纤毛虫的丰度也很高,最大密度分别为 21 300 和 1 720 个/L<sup>[33]</sup>。

### 2.2 原生动物对浮游植物的摄食压力

表 6 总结了小型浮游动物(主要优势类群是原生动物中的纤毛虫<sup>[31]</sup>)和中型浮游动物对浮游植物

表 6 小型浮游动物和中型浮游动物对浮游植物的摄食压力比较

实验地点	对初级生产力的摄食压力 (%)	参考文献
小型浮游动物		
Subarctic Pacific	18~77	[34]
Baffin Bay	37~88	[35]
Northeast Atlantic	50~88	[36]
Arabian Sea	67	[37]
Northeast Atlantic	39~115	[38]
南极普里兹湾	34~100	[39]
Northeast Atlantic	37~100	[40]
胶州湾	53~93	[41]
Subarctic Pacific	5~158	[42]
香港近海	79	[43]
Northeast Atlantic	81~100	[44]
Logy Bay	64~118	[45]
Jones Sound	40~144	[35]
渤海	85~101	[46]
Coast of New Zealand	20~194	[47]
厦门水域	37~194	[48]
东海	74~203	[49]
台湾海峡	71~281	[50]
胶州湾	32~467	[51]
San Francisco Bay	44~722	[52]
中型浮游动物		
丹麦近海	1~5	[53]
东北大西洋	5	[54]
西班牙近海	5	[55]
西班牙加利西亚省	6	[56]
英吉利海峡	3~7	[57]
北海	3~14	[58]
东海	<10	[59]
秘鲁近海	18	[60]
渤海	53	[61]

摄食压力的实验结果。可以看出,一般情况下,小型浮游动物对浮游植物的摄食压力要高于中型浮游动物,小型浮游动物的摄食是控制浮游植物生物量的一个重要因素。

### 2.3 原生动物摄食对赤潮藻种类型的影响

由于浮游植物细胞种类、形态和大小的不同,原生动物对其的摄食速率也不尽相同。这种对食物的偏好会改变浮游植物群落的粒径组成和种类组成<sup>[62]</sup>。所以原生动物不但会在一定程度上影响赤潮的发生,而且更重要的是可以改变浮游植物群落的演替方向,从而影响赤潮的类型。

有研究认为,在挪威近海规律性爆发的春季藻华也和小型浮游动物的摄食密切相关。尽管小细胞的浮游植物在营养竞争方面要优于大细胞的浮游植物,更容易形成藻华,但由于较高的小型浮游动物摄食压力的存在,小细胞的浮游植物很难出现爆发性的增长,从而使得网采浮游植物有较充足的营养盐可利用,可以快速生长,进而形成藻华<sup>[63]</sup>。曾祥波等<sup>[50]</sup>在台湾海峡的现场实验表明,小型浮游动物对初级生产力的摄食压力较大,其对甲藻的避食行为是造成实验期间由硅藻藻华向硅藻-甲藻藻华演替的重要因素。

## 3 结论

有害赤潮和原生动物的关系密切,二者相互作用。一方面有害赤潮藻影响原生动物的生命活动,改变原生动物群落结构,进而影响整个海洋生态系统的结构和功能。另一方面,原生动物通过摄食作用在一定程度上可以影响赤潮的发生及藻种的类型。

#### 参考文献:

- [1] Hallegraeff G M. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase [J]. *Phycologia*, 1993, 32: 79-99.
- [2] Hansen P J. The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense*; effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1989, 53: 105-116.
- [3] Hansen P J, Cembella A D, Moestrup Ø. The marine dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii*; paralytic shellfish toxin concentration, composition, and toxicity to a tintinnid ciliate [J]. *Journal of Phycology*, 1992, 28: 597-603.
- [4] Rosetta C H, McManus G B. Feeding by ciliates on two harmful algal bloom species, *Prymnesium parvum* and *Prorocentrum minimum* [J]. *Harmful Algae*, 2003, 2: 109-126.
- [5] 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 alga [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1995, 121: 65-72.

- [6] Verity P G, Stoecker D. Effects of *Olisthodiscus luteus* on the growth and abundance of tintinnids [J]. **Marine Biology**, 1982, 72: 79-87.
- [7] Granéli E, Johansson N. Effects the toxic haptophyte *Prymnesium parvum* on the survival and feeding of a ciliate; the influence of different nutrient conditions [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2003, 254: 49-56.
- [8] Kamiyama T. Growth and grazing responses of tintinnid ciliates feeding on the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* [J]. **Marine Biology**, 1997, 128: 509-515.
- [9] 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.
- [10] Strom S, Wolfe G, Holmes J, et al. Chemical defense in the microplankton I: Feeding and growth rates of heterotrophic protists on the DMS-producing phytoplankton *Emiliania huxleyi* [J]. **Limnol Oceanogr**, 2003, 48(1): 217-229.
- [11] Clough J, Strom S. Effects of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) on protest grazers; laboratory experiments with ciliates and heterotrophic dinoflagellates [J]. **Aquat Microb Ecol**, 2005, 39: 121-134.
- [12] Tillmann U, John U. Toxic effects of *Alexandrium* spp. on heterotrophic dinoflagellates: an allelochemical defence mechanism independent of PSP-toxin content [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2002, 230: 47-58.
- [13] Buskey E, Hyatt C J. Effects of the Texas (USA) brown tide alga on planktonic grazers [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1995, 126: 285-292.
- [14] Kamiyama T. Change in the microzooplankton community during decay of a *Heterosigma akashiwo* bloom [J]. **Journal in Oceanography**, 1995, 51: 279-287.
- [15] Kamiyama T, Matsuyama Y. Temporal changes in the ciliates assemblage and consecutive estimates of their grazing effect during the course of *Heterocapsa circularisquama* bloom [J]. **J Plankton Res**, 2005, 27(4): 303-311.
- [16] 张利永, 颜天, 韩刚, 等. 东海原甲藻 (*Prorocentrum donghaiensis*) 对原生动物群落结构影响的现场船基实验 [J]. **生态学报**, 2007, 27(5): 1926-1936.
- [17] Froneman P W, Pakhomov E A, Perissinotto R, et al. Role of microzooplankton in the diet and daily ration of Antarctic zooplankton species during austral summer [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1996, 143: 15-23.
- [18] Merrell J R, Stoecker D K. Differential grazing on protozoan microplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eugytemora affinis* Poppe [J]. **J Plankton Res**, 1998, 20(2): 289-304.
- [19] Stoecker D K, Capuzzo J M. Predation of protozoa; its importance to zooplankton [J]. **J Plankton Res**, 1990, 12: 891-908.
- [20] Berk S G, Brownlee D C, Heinle D R, et al. Ciliates as a food source for marine planktonic copepods [J]. **Micro Ecol**, 1977, 4: 27-40.
- [21] Stoecker D K, Verity P V, Michaels A E, et al. Feeding by larval and post-larval ctenophores on microzooplankton [J]. **J Plankton Res**, 1987, 9(4): 667-683.
- [22] Batten S D, Fileman E S, Halvorsen E. The contribution of microzooplankton to the diet of mesozooplankton in an upwelling filament off the north west coast of Spain [J]. **Progress in Oceanography**, 2001, 51: 385-398.
- [23] Liu H, Dagg M J, Wu C J, et al. Mesozooplankton consumption of microplankton in the Mississippi River plume, with special emphasis on planktonic ciliates [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2005, 286: 133-144.
- [24] Broglio E, Johansson M, Jonsson P R. Trophic interaction between copepods and ciliates; effects of prey swimming behavior on predation risk [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2001, 220: 179-186.
- [25] 孟田湘. 黄海中南部鳀鱼各发育阶段对浮游动物的摄食 [J]. **海洋水产研究**, 2003, 24(3): 1-9.
- [26] Park K J, Cha S S. Food organisms of postlarvae of Japanese anchovy in Kwsangyang Bay [J]. **J Korean Fish Res**, 1995, 28(3): 247-252.
- [27] Banse K. Grazing and zooplankton production as key controls of phytoplankton production in the open ocean [J]. **Oceanography**, 1994, 7: 13-20.
- [28] Banse K. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates and the role of ciliates in the marine pelagical [J]. **Limnol Oceanogr**, 1982, 27: 1059-1071.
- [29] Heinboel J F. Studies on functional role of tintinnids in the southern California Bight. I Grazing and growth rates in laboratory cultures [J]. **Mar Biol**, 1978, 47: 177-189.
- [30] Miller C B. Pelagic production processes in the Subarctic Pacific [J]. **Progress in Oceanography**, 1993, 32: 1-15.
- [31] 张武昌, 王荣. 海洋微型浮游动物的丰度和生物量 [J]. **生态学报**, 2001, 21(11): 1893-1908.
- [32] Dale T, Dahl E. Mass occurrence of planktonic oligotrichous ciliates in a bay in southern Norway [J]. **J Plankton Res**, 1987, 9: 871-879.
- [33] 张武昌, 王荣. 胶州湾桡足类幼虫和浮游生纤毛虫的丰度与生物量 [J]. **海洋与湖沼**, 2001, 32(3): 280-287.
- [34] Strom S L, Welschmeyer N A. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific ocean [J]. **Limnology and Oceanography**, 1991, 36: 50-63.
- [35] Paranjape M A. Grazing by microzooplankton in the

- eastern Canadian arctic in summer 1983 [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1987, 40: 239-246.
- [36] Harrison W G, Head E J H, Horne E P W. The western North Atlantic bloom experiment [J]. *Deep-Sea Res II*, 1993, 40: 279-305.
- [37] Landry M R, Brown S L, Campbell L, *et al.* Spatial patterns in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the Arabian Sea during monsoon forcing [J]. *Deep-Sea Research II*, 1998, 2 353-2 368.
- [38] Burkill P H, Edwards E S, John A W G, *et al.* Microzooplankton and their herbivorous activity in the northeast Atlantic Ocean [J]. *Deep-Sea Res II*, 1993, 40: 479-494.
- [39] 李超轮, 孙松, 吉鹏, 等. 南极普里兹湾边缘浮冰区小型浮游动物的摄食及其氮的排泄 [J]. *海洋与湖沼*, 2000, 31(6): 657-663.
- [40] Verity P G, Stoecker D K, Sieracke M E, *et al.* Abundance, biomass and distribution of heterotrophic dinoflagellates during the North Atlantic spring bloom [J]. *Deep-Sea Research*, 1993, 40: 227-244.
- [41] 孙军, John D, 刘东艳. 夏季胶州湾微型浮游动物摄食初步研究 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15(7): 1 245-1 252.
- [42] Landry M R, Monger B C, Selph K E. Time-dependency of microzooplankton grazing and phytoplankton growth in the subarctic Pacific [J]. *Progress in Oceanography*, 1993, 32: 205-222.
- [43] 孙军, 宋秀贤, 殷克东, 等. 香港水域夏季微型浮游动物摄食研究 [J]. *生态学报*, 2003, 23(4): 712-724.
- [44] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, *et al.* Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47°N, 18°W [J]. *Deep-Sea Res II*, 1993, 40: 1 793-1 814.
- [45] Putland J N. Microzooplankton herbivory and bacterivory in Newfoundland coastal waters during spring, summer and winter [J]. *Journal of Plankton Research*, 2000, 22(2): 253-277.
- [46] 张武昌, 王荣. 渤海微型浮游动物及其对浮游植物的摄食压力 [J]. *海洋与湖沼*, 2000, 31(3): 252-258.
- [47] James M R, Hall J A. Microzooplankton grazing in different water masses associated with the Subtropical Convergence round the South Island, New Zealand [J]. *Deep-Sea Research I*, 1998, 45: 1 689-1 707.
- [48] 沈锦兰, 林元烧, 杨圣云, 等. 厦门杏林虾池夏冬季小型浮游动物对浮游植物的摄食压力 [J]. *台湾海峡*, 2002, 21(1): 31-36.
- [49] 孙军, 刘东艳, 王宗灵, 等. 春季赤潮频发期东海微型浮游动物摄食研究 [J]. *应用生态学报*, 2003, 14(7): 1 073-1 080.
- [50] 曾祥波, 黄邦钦, 陈纪新, 等. 台湾海峡小型浮游动物的摄食对夏季藻华演替的影响 [J]. *海洋学报*, 2006, 28(5): 108-116.
- [51] Zhang Liyong, Sun Jun, Liu Dongyan, *et al.* Studies on growth rate and grazing mortality rate by microzooplankton of size-fractionated phytoplankton in spring and summer in the Jiaozhou Bay, China [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2005, 24(2): 85-101.
- [52] Murrell M C, Hollibaugh J T. Microzooplankton grazing in northern San Francisco Bay measured by the dilution method [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1998, 15: 53-63.
- [53] Nicolajsen H, Mohlenberg F, Kiorboe T. Algal grazing by the planktonic copepods *Centropages hamatus* and *Pseudocalanus* sp.: diurnal and seasonal variation during the spring phytoplankton bloom in the Oresund [J]. *Ophelia*, 1983, 22: 15-31.
- [54] Morales C E, Bedo A, Harris R P, *et al.* Grazing of copepod assemblages in the north-east Atlantic: the importance of the small size fraction [J]. *J Plankton Res*, 1991, 13: 455-472.
- [55] Isla J A, Ceballos S, Anadon R. Mesozooplankton metabolism and feeding in the NW Iberian upwelling [J]. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 2004, 61(1): 151-160.
- [56] Bode A, Alvarez-Ossorio MT, Barquero S, *et al.* Seasonal variations in upwelling and in the grazing impact of copepods on phytoplankton off A Coruna (Galicia, NW Spain) [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, 297(1): 85-105.
- [57] Bautista B, Harris R P, Tranter P, *et al.* In situ copepod feeding and grazing rates during a spring bloom dominated by *Phaeocystis* sp. in the English Channel [J]. *J Plankton Res*, 1992, 14: 591-703.
- [58] Baars M A, Fransz H G. Grazing pressure of copepods in the phytoplankton stock of the central North Sea [J]. *Neth J Sea Res*, 1984, 18: 120-142.
- [59] Wang R, Fan C. Gut pigment and evacuation rates of copepod assemblages in the East China Sea [A]. Japan National Committee for the IGBP. Global Fluxes of Carbon and Its Related Substances in the Coastal Sea Ocean-Atmosphere System. Proceeding of the 1994 Sapporo IGBP Symposium [C]. Hokkaido: Hokkaido University, 1995. 95-106.
- [60] Dagg M, Cowles T, Whitledge T, *et al.* Grazing and excretion by zooplanktonic in the Peru upwelling system during April 1977 [J]. *Deep Sea Res*, 1980, 27: 43-59.
- [61] Li C L, Wang R, Sun S. Grazing impact of copepods on phytoplankton in the Bohai Sea [J]. *Estuarine Coastal And Shelf Science*, 2003, 58(3): 487-498.
- [62] 孙军, 刘东艳, 王宗灵, 等. 浮游动物摄食在赤潮生消过程中的作用 [J]. *生态学报*, 2004, 24(7): 1 514-1 522.
- [63] Archer S D, Verity P G, Stefels J. Impact of microzooplankton on the progression and fate of the spring bloom in fjords of northern Norway [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2000, 22(1): 27-41.

(本文编辑:张培新)