

必需脂肪酸在海洋食物链中的作用

Roles of the essential fatty acids in marine food chains

张 乐^{1,2}, 蒲新明², 梁彦娟¹, 李洛娜¹, 李 捷¹

(1. 青岛理工大学 环境学院, 山东 青岛 266033; 2. 国家海洋局 第一海洋研究所, 山东 青岛 266061)

中图分类号: Q14

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2009)04-0066-06

“硅藻-桡足类-鱼类”是海洋生态系统中物质循环和能量流动的主要环节^[1]。在海洋食物链中, 饵料的数量和营养价值是各营养级海洋动物生长和繁殖的主要制约因素^[2]。影响饵料营养价值的化学组分包括蛋白质、脂类、糖类、矿物质、维生素等, 其中脂类物质作为浮游植物营养成分的重要组成部分, 在动物的细胞膜、视网膜、脑、神经组织和某些激素的合成中具有不可替代的作用^[3]。脂类中的必需脂肪酸(Essential fatty acids, EFA), 是指营养型生物体内不能合成, 或者即使能合成也不能满足自身需要, 因此必须通过食物获取的多元不饱和脂肪酸^[4], 海洋中必需脂肪酸主要包括 n3 和 n6 系列的多元不饱和脂肪酸。

由于海洋动物的脂肪酸组成很大程度上取决于其摄食饵料中的脂肪酸, 而不同的饵料种类具有各自特征的脂肪酸组成。海洋动物的脂肪酸组成和含量不仅可以反映出海洋动物的营养状态, 还可以反映其食物选择性及生活史。因此, 浮游植物的脂肪酸含量和组成对海洋食物链的传输效率、浮游动物乃至鱼类的摄食策略和种群补充具有重要影响。鉴于食物链中脂肪酸的这种特性, 作者以必需脂肪酸作为营养传递的标志物, 探讨了藻类与海洋动物的营养动力学关系以及必需脂肪酸在传递过程中所反映出来的生态学信息。

1 海洋脂肪酸的来源

海洋中脂肪酸主要来源于浮游植物、细菌、原生动物和海洋动物自身合成等几个方面。浮游植物的脂肪酸丰富多样, 主要包括 C₁₄~C₂₂ 饱和脂肪酸(Saturated fatty acids, SAFA)、单不饱和脂肪酸(Monounsaturated fatty acids, MUFA)和多元不饱和脂肪酸(Polyunsaturated fatty acids, PUFA)^[5,6]; 细菌能合成 C₁₀~C₂₀ 大部分饱和脂肪酸和单不饱和脂肪酸, 只有一些少数深海的和从鱼

类肠道分离出来的细菌可以合成多元不饱和脂肪酸^[7~10]; 原生动物如纤毛虫除了本身具有一些常见的饱和脂肪酸、单不饱和脂肪酸和多元不饱和脂肪酸外^[11], 还能将饵料中的一些前体脂肪酸转化合成成为二十碳五烯酸(Eicosapentaenoic acid, EPA; 20:5n-3)和二十二碳六烯酸(Docosahexaenoic acid, DHA; 22:6n-3)^[12]等必需脂肪酸; 海洋动物也能通过延长碳链和去饱和作用合成一部分脂肪酸, 一些桡足类能合成 C₁₈、C₂₀ 和 C₂₂ 单不饱和脂肪酸和某些饱和脂肪酸^[13,14], 一些海洋鱼类能合成 20:4n-6、EPA 和 DHA^[15,16]。

大量研究表明, 浮游动物中桡足类的脂肪酸特征与它们摄食藻类的脂肪酸特征相似^[17,18]。另外, 由于合成必需脂肪酸的能力不能满足自身需要, 桡足类所需要的必需脂肪酸还得从外界获取^[19]。具有丰富脂肪酸含量的浮游植物是海洋食物链的主要初级生产力, 决定了它们才是浮游动物以至整个食物链脂肪酸的主要来源。然而, 处于次级生产力地位的浮游动物获取脂肪酸的种类和数量就取决于它们所摄食藻的种类, 因为不同藻类的脂肪酸组成特征是不一样的(表 1)。海洋鱼类将一些前体脂肪酸转化为如 DHA 和 EPA 等必需脂肪酸的能力非常有限^[20], 这些必需脂肪酸就只有从食物中得到, 而桡足类哲水蚤又是海洋鱼类脂肪酸的重要天然来源^[21]。

收稿日期: 2008-05-22; 修回日期: 2008-07-26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40706054, 40706049); 国家海洋局海洋生态环境科学重点实验室(SOA)基金资助项目(MESE-2007-03)

作者简介: 张乐(1984-), 男, 湖北荆门人, 硕士研究生, 主要从事环境生物学和海洋生态学研究, E-mail: zhangle0227@yahoo.com.cn; 蒲新明, 通讯作者, 博士, 电话: 0532-88961625, E-mail: xmpu@fio.org.cn

表 1 海洋藻类的主要脂肪酸组成特征^[5,22]

种类	主要脂肪酸
硅藻纲	14:0,16:0,16:1n-1, 16:3n-4,20:5n-3
甲藻纲	16:0,18:4n-3,18:5n-3, 20:3n-6,22:6n-3
绿藻纲	16:0,16:4n-3,18:3n-3
金藻纲	14:0,16:0,18:1n-9, 18:4n-3,22:6n-3
红藻纲	16:0,20:4n-6,20:5n-3
褐藻纲	16:0,18:1n-9, 20:4n-6,20:5n-3

表 2 一些必需脂肪酸的生理功能

脂肪酸种类	生理功能
亚油酸(LA;18:2n-6)	合成 n3/n6-PUFAs 的前体 ^[2]
α -亚麻酸(ALA;18:3n-3)	合成 n3-PUFAs 的前体 ^[2]
十八碳四烯酸(STD;18:4n-3),二十碳四烯酸(ETA;20:4n-3)	合成 20:5(n-3)和 22:6(n-3)的前体 ^[25]
花生四烯酸(AA;20:4n-6)	与海洋动物精子的生存能力和功能有关 ^[26] ;磷脂生物膜的重要组分 ^[4]
二十碳五烯酸(EPA;20:5n-3),二十二碳六烯酸(DHA;22:6n-3)	与细胞膜的结构与功能 ^[27] ;神经组织、眼的结构以及脑的发育 ^[2,3] ;浮游动物的产卵和孵化等有关 ^[28,29]

2.2 必需脂肪酸对浮游动物繁殖与发育的影响

Ban 等^[30]联合全球 15 个实验室就高浓度的硅藻对桡足类的生殖反应做了研究,发现大部分“硅藻-桡足类”组合对桡足类的产卵和孵化都存在负面效应。宁修仁等^[31]在淡水生态系统中也发现高浓度硅藻对桡足类卵的孵化率有明显的负面影响。另有实验证实:高浓度的硅藻由于缺乏一些重要的多元不饱和脂肪酸组分(如 18:4n-3,18:5n-3,18:3n-6,22:6n-3),而使桡足类的生长和产卵受到了限制^[32,33,34]。Arendt 等^[29]通过在北海进行野外现场试验,也证实了 EPA 和 DHA 能提高桡足类长角宽水蚤(*Temora longicornis*)的孵化率。对繁殖产生影响的原因可能是由于浮游动物无法合成 n3 和 n6 的多元不饱和脂肪酸,这样就容易使 PUFAs 成为营养物中的限制因子,而这些脂肪酸对生物膜^[35]和生殖腺^[36]的功能起着重要作用,因此缺乏这类营养必然会影响到浮游动物的产卵和孵化^[28]。

此外,脂肪酸对浮游动物的发育也起到了至关重要的作用。汤氏纺锤水蚤(*Acartia tonsa*)的无节幼体摄食 EPA 和 DHA 含量较低的定鞭藻类(*Phaeocystis globosa*)后出现了较高的死亡率,并且大部分个体都没能完成无节幼体期的最终发育,而摄食

2 必需脂肪酸对海洋动物的影响

2.1 必需脂肪酸的生理功能

脂肪酸在海洋动物的生长和繁殖过程中发挥着重要的作用,然而对海洋动物来说,不同脂肪酸所表现出来的重要性是不一样的。多元不饱和脂肪酸在器官的形成、组织结构的发育和繁殖力等方面表现出尤为重要的作用(表 2)。同时,饱和脂肪酸和单不饱和脂肪酸也表现出了一定程度的影响作用。一些饱和脂肪酸(如 14:0)对桡足类的繁殖表现出了重要的作用^[23];20:1n-9 和 22:1n-11 这两种单不饱和脂肪酸有利于鱼类配子的发育^[24]。

EPA 和 DHA 含量较高的隐藻(*Rhodomonas salina*)后大部分个体完成了无节幼体期的发育^[37]。另外,桡足类从第 5 桡足幼体期蜕皮发育到成体的过程是一个高能量消耗的过程^[13],处于第 5 桡足幼体期的海岛哲水蚤(*Calanus helgolandicus*)和飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)个体代谢掉体内一半左右的蜡脂用于该过程^[38,39]。

2.3 必需脂肪酸对鱼类生长与繁殖的影响

PUFAs 在保障幼鱼的发育、能量储存、组织以及细胞膜的形成等方面,具有举足轻重的作用^[3,40]。鱼类对这类脂肪酸的需求量很大,特别是在鱼的幼体和仔稚鱼阶段^[3,41]。相关研究表明,一些鱼类在发育的早期阶段对多元不饱和脂肪酸具有优先富集现象^[40]。DHA 等脂肪酸对神经组织的形成、眼、视网膜和脑的发育起着至关重要的作用^[3]。此外,DHA 还能影响鱼类对环境压力的承受能力^[42]和学习能力^[43]。对于卵巢正处于发育期的鱼类,脂肪酸用来合成卵黄蛋白原^[20]。另一方面,由于体长小于临界尺寸的仔稚鱼会遭到其他海洋动物的捕食,如果提供这些营养就可以提高仔稚鱼的生长速度,缩短其突破临界尺寸的时间,从而减轻被捕食压力,降低死亡率。例如,某些虾类大量地捕食比目鱼的幼体,但是比目鱼幼体长度达到 20~30 mm 时,它们就可

以逃避这种捕食^[44]。因此,鱼类在幼体阶段对必需脂肪酸的积累是海洋鱼类得到补充的一个关键因素。

3 以脂肪酸为标志物的生态学意义

3.1 反映浮游植物群落结构变化

由于不同浮游植物种类具有不同脂肪酸特征^[2,19],可根据某海域脂肪酸的组成和含量分析推测出该海域的浮游植物群落组成的大致情况。例如,一些学者在对不同试验海域的脂肪酸调查中,发现引起 14:0、18:1n-9 和 18:4n-3 脂肪酸含量高的原因是定鞭藻类构成了主要的浮游植物生物量^[13,40]。当然,在水华或赤潮过程中,一定程度的特征脂肪酸变化可以反应出水华或赤潮过程中浮游植物群落的组成变化。Reuss 等^[45]在赤潮的调查过程中发现:16:1n-7/16:0 高比值反映了此时浮游植物以硅藻为优势种,随着赤潮过程的进行,16:1n-7/16:0 比值的急剧下降和 C₁₈脂肪酸含量的相对升高又反映了浮游植物已发展到以腰鞭毛藻为主。不仅如此,某些脂肪酸的变化还可反应出赤潮过程所处的阶段。例如,在实验室和封闭的水体中,藻类在对数生长期时 18:3n-3 三元不饱和脂肪酸的含量高,发展到衰退期时 n3-PUFA 量相对减少^[46]。

3.2 指示海洋动物的摄食选择性

由于浮游植物和浮游动物具有不同的脂肪酸组成(例如,哲水蚤体内 DHA 含量较高,EPA 含量较低;而枝角类体内 EPA 含量较高,DHA 含量较低^[47]),并且浮游动物的脂肪酸组成很大程度取决于其摄食饵料的脂肪酸特征^[13],所以可以脂肪酸作为营养传递的标志物研究生物之间的摄食关系,浮游动物的脂肪酸组成和含量可指示它们的食物选择性。例如,脂肪酸 18:1n-7/18:1n-9 的比值可将肉食性浮游动物和植食性浮游动物区分开来^[48,49];浮游动物体内高含量的 16:1n-7 和 22:6n-3 脂肪酸意味着它们的饵料主要是以硅藻和甲藻为主^[13]。

对高营养级杂食性鱼类来说,鉴于饵料来源的复杂化和多样化,其体内脂肪酸的这种食物指示能力可能要差一些。然而对于某些食性较单纯的鱼类来说,脂肪酸标志物还是具有一定指示能力的。Gatten 等^[50]通过改变鲱鱼饵料的试验(饵料由藻类或哲水蚤的幼体转变到哲水蚤成体),喂养一段时间后发现鲱鱼分别呈现了与其饵料相似的脂肪酸特征。另外,Rossi 等^[40]通过地中海的现场试验发现:尺寸比较小且体内脂肪酸 18:1n-9 和 18:4n-3 含量比较高的凤尾鱼幼体,其主要以纤毛虫为食,然而,对于尺寸比较大而体内脂肪酸 18:1n-9 和 18:4n-3 含量

比较低的凤尾鱼幼体来说,其饵料以桡足类幼体为主。因此,脂肪酸的这种食物指示功能对某些鱼类等高营养级生物也是适用的。

3.3 指示生活史策略

除了浮游藻类,一些异养型原生动物也是桡足类的一个重要食物来源^[51],而且一些原生动物还可以通过“营养升级(Trophic upgrading)”过程,使体内的必需脂肪酸含量增加从而具有更高的营养价值^[52]。研究表明,作为低营养质量藻类和桡足类之间营养连接的异养型原生动物,对桡足类的产卵率、孵化率^[37]以及幼体生长率^[52]有积极的促进作用。这就可能诱导营养状况较差的桡足类改变摄食策略,通过选择摄食更多原生动物来加强食物营养质量。为了获取更多的必需脂肪酸,鱼类也有自己的摄食策略,它们可能选择摄食肉食性的浮游动物,因为肉食性浮游动物要比植食性浮游动物含有更多的 PUFAs^[47]。

脂肪酸除了可以指示摄食策略以外,还可以指示其他的生活史策略。Thorisson^[53]提出飞马哲水蚤在第 5 桡足幼体期体内脂类的含量将决定其是否向下迁移到深水中进行休眠。

3.4 食物链传输途径

由于浮游植物和海洋动物脂肪酸特征都存在差异,脂肪酸的种类与含量反映海洋动物的食物选择,那么可以脂肪酸为标志物,根据海洋动物的脂肪酸特征以及其生活环境周围浮游植物的脂肪酸组成和含量,建立海洋生物之间的食物传递关系,以便更好地了解物质与能量在海洋食物链中的传输途径。一些长链的单不饱和脂肪酸(如 20:1n-11 和 22:1n-11)可反映哲水蚤与其他桡足类的区别^[13],这对于研究鱼类等高营养级生物和桡足类之间的摄食关系是至关重要的。Falk-Petersen 等^[54]通过对北极一些深海鱼群的脂肪酸调查发现,它们体内大量的单不饱和脂肪酸表明了它们主要摄食两种哲水蚤。此外,Pendersen 等^[55]在某海域的不同站点对海洋鱼类(*Liparis* sp.)和中型浮游动物(主要是哲水蚤)体内的脂肪酸分别进行了调查,他们认为:这两种海洋动物体内同时出现高 16:1n-7/16:0 比值的现象,意味着该食物链传输途径为“硅藻-中型浮游动物-海洋鱼类(*Liparis* sp.)”。

4 研究展望

阐明脂肪酸在食物链传递过程中的作用有利于推动对海洋生物群落的上下行效应、近海生物资源衰退机制等问题的研究。关于脂肪酸生产、传递和

利用等方面的问题以及其在海洋食物链传递过程中所反映出来的生态学信息还需进一步研究,今后的工作将主要集中在以下几个方面。

4.1 浮游植物脂肪酸的生产过程

不同浮游植物类群存在脂肪酸组成上的差异,主要是因为浮游植物脂肪酸组成不仅受种类差异的影响,而且还受营养盐、光强和温度^[56,57]等因素的影响。需要深入探讨海洋浮游植物随环境条件的变化规律。

4.2 脂肪酸在食物链中的利用、传递和损失情况

了解海洋动物的不同种类或不同发育阶段对脂肪酸的需求是否具有特殊性,对于认识海洋动物的食物选择是至关重要的。另外,考虑到脂肪酸在食物链传递过程中具有多种转移途径:有的被直接新陈代谢;有的被转化为其他脂肪酸^[47];有的用于能量储存^[58]。因此很有必要调查脂肪酸在食物链传递过程中的利用和损失情况,以便了解脂肪酸在海洋食物链中的传输效率。

4.3 利用脂肪酸研究海洋食物链中生物之间的营养传递关系

鉴于脂肪酸具有食物指示的能力,可以脂肪酸为标志物,来研究海洋食物链中生物之间的营养关系。这种方法与其他传统的肠道研究方法(肠道解剖法、肠道色素法等)相比,不仅具有省时、准确等特点,而且还可以反映过去较长一段时间的摄食历史^[48]。根据各类海洋生物体的特征脂肪酸组成的变化,有助于在复杂的食物网中建立生物之间的营养传递关系。

4.4 赤潮生消过程中浮游植物脂肪酸质与量的特殊变化

富营养化是河口和近海面临的普遍现象,随着营养盐的输入,引起浮游植物种类组成、生物量和关键营养成分的一系列变化。在赤潮或水华的不同发展阶段,细胞脂肪酸含量和组成有显著的变化,尤其是不饱和脂肪酸^[59,60]。另外,Rontani^[61]指出脂肪酸在藻细胞死亡后会氧化和分解,脂肪酸的不饱和性越高,降解的速度就越快。因此,在赤潮或水华的后期,藻细胞死亡后产生的一些碎屑物质中,多元不饱和脂肪酸减少了,营养价值也就随之降低了。因此,很有必要调查赤潮的起始、快速增长、高峰和消散等发展阶段中脂肪酸含量和组成的变化,以便更好地认识赤潮过程对浮游动物和高营养级生物的影响。

参考文献:

[1] Lebour M V. The food of plankton organism [J]. **Mar**

Biol Assoc UK, 1922,12: 644-677.

- [2] Brett M T, Müller-Navarr D C. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes [J]. **Freshwater Biol**, 1997, 38: 483-499.
- [3] Bell M V, Sargent J R. Lipid nutrition and fish recruitment [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1996, 134: 315-316.
- [4] Spector A A. Essentiality of fatty acids [J]. **Lipids**, 1999, 34, S1-S3.
- [5] 李宪瑾, 范晓, 韩丽君, 等. 中国黄、渤海常见大型海藻的脂肪酸组成 [J]. **海洋与湖沼**, 2002, 33(2): 215-224.
- [6] Morris R J, McCartney M J, Robinson G A. Studies of a spring phytoplankton bloom in an enclosed experimental ecosystem. I. Biochemical changes in relation to the nutrient chemistry of water [J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 1983, 70: 249-262.
- [7] Pond D W, Dixon D R, Bell M V, *et al.* Occurrence of 16:2n-4 and 18:2n-4 fatty acids in the lipids of the hydrothermal vent shrimps *Rimicaris exoculata* and *Alvinocaris markensis*: Nutritional and trophic implications [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1997, 156: 167-174.
- [8] Johns R B, Perry G J. Lipids of the marine bacterium *Flexibacter polymorphus* [J]. **Archives of Microbiology**, 1997, 114: 267-271.
- [9] DeLong E F, Yayanos A A. Biochemical function and ecological significance of novel bacterial lipids in deep-sea prokaryotes [J]. **Applied and Environmental Microbiology**, 1986, 51: 730-737.
- [10] Nichol D W, Mcmeekin T A. Biomarker techniques to screen for bacteria that produce polyunsaturated fatty acids [J]. **Journal of microbiological methods**, 2002, 48: 161-170.
- [11] Desvillettes C H, Bourdier G, Amblard C H, *et al.* Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae [J]. **Freshwater Biology**, 1997, 38: 629-617.
- [12] Park S, Brett M T, Müller-Navarr D C, *et al.* Heterotrophic nanoflagellates and increased essential fatty acids during *Mycrocystis* decay [J]. **Aquat Microb Ecol**, 2003, 33: 201-205.
- [13] Daalsgard J, St-John M, Kattner G, *et al.* Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment [J]. **Adv Mar Biol**, 2003, 46: 225-340.
- [14] Kattner G, Hagen W. Polar herbivorous copepods-different pathways in lipid biosynthesis [J]. **ICES Journal of Marine Science**, 1995, 52: 329-335.
- [15] Sargent J R, Bell J G, Bell M V, *et al.* Requirement criteria for essential fatty acids [J]. **Journal of Applied Ichthyology**, 1995, 11: 183-198.
- [16] Sargent J, McEvoy L, Estevez A, *et al.* Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions [J]. **Aquaculture**, 1996,

- 179; 217-229.
- [17] Graeve M, Kattner G, Hagen W. Diet induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers [J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 1994, 182: 97-110.
- [18] Lee R F, Nevenzel J C, Paffenhiifer G-A. Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods [J]. **Mar Biol**, 1971, 9: 99-108.
- [19] Sargent J R, Whittle K J. Lipids and hydrocarbons in the marine food web. Analysis of marine ecosystems [M]. London: Academic Press, 1981. 491-533.
- [20] Sargent J R, Henderson R J, Tocher D R. The lipids. In Fish nutrition [M]. San Diego: Academic Press, 1989. 153-218.
- [21] Cowey C B, Sargent J R. Lipid nutrition in fish, Comp [J]. **Biochem Physiol** 57B, 1977. 269-273.
- [22] 李荷芳, 周汉秋. 海洋微藻脂肪酸组成的比较研究 [J]. 海洋与湖沼, 1999, 30(1): 34-40.
- [23] Li J, Sun S, Li C L, *et al.* Effect of single and mixed diatom diets on the reproduction of copepod *Calanus sinicus* [J]. **Acta Hydrochim hydrobiol**, 2006, 34: 117-125.
- [24] Henderson R J, Sargent J R, Hopkins C C E. Changes in the content and fatty acid composition of lipid in an isolated population of the capelin *Mallotus villosus* during sexual maturation and spawning [J]. **Mar Biol**, 1984, 78: 255-263.
- [25] Hazzard S E, Kleppel G S. Egg production of the copepod *Acartia tonsa* in Florida Bay: role of fatty acids in the nutritional composition of the food environment [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2003, 252: 199-206.
- [26] Pond D W, Harris R P, Head R, *et al.* Environmental and nutritional factors determining seasonal variability in the fecundity and egg viability of *Calanus helgolandicus* in coastal waters off Plymouth, UK [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1996, 143: 45-63.
- [27] Pond D W, Harris R P. The lipid composition of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* and its possible ecophysiological significance [J]. **J Mar Biol Ass UK**, 1996, 76: 579-594.
- [28] Shin K, Jiang M C, Jiang P K, *et al.* Influence of food quality on egg production and viability of marine planktonic copepod *Acartia omori* [J]. **Progress in oceanography**, 2003, 57: 265-277.
- [29] Arendt K E, Jónasdóttir S H, Hansen P J, *et al.* Effects of dietary fatty acids on the reproductive success of the calanoid copepod *Temora longicornis* [J]. **Mar Biol**, 2005, 146: 513-530.
- [30] Ban S, Burns C, Casteil J, *et al.* The paradox of diatom-copepod interactions [J]. **J Mar Ecol Prog Ser**, 1997, 157: 287-293.
- [31] 宁修仁, 阮积惠, 史军贤, 等. 西湖硅藻对桡足类浮游动物繁殖的影响 [J]. 东海海洋, 1998, 16(1): 25-30.
- [32] Jónasdóttir S H, Kjørboe T. Copepod recruitment and food composition: do diatoms affect hatching success? [J]. **Mar Biol**, 1996, 125: 743-750.
- [33] Kjorsvik E, Mangor-Jense A, Holmefjord I. Egg quality in the fishes [J]. **Adv Mar Biol**, 1990, 26: 71-113.
- [34] Jónasdóttir S H. Effects of food quality on the reproductive success of *Acartia tonsa* and *Acartia hudsonica*: laboratory observations [J]. **Mar Biol**, 1994, 121: 67-81.
- [35] Albers C S, Kattner G, Hagen W. The composition of wax esters, triacylglycerols and phospholipids in Arctic and Antarctic copepods: evidence of energetic adaptations [J]. **Mar Chem**, 1996, 55: 347-358.
- [36] Harrison K E. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: a review [J]. **J Shellfish Res**, 1990, 9: 1-28.
- [37] Tang K W, Jakobsen H H, Visser A W. *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) and the planktonic food web: Feeding, growth and trophic interactions among grazers [J]. **Limnol Oceanogr**, 2001, 46: 1 860-1 870.
- [38] Gatten R R, Sargent J R, Forsberg T E V, *et al.* On the nutrition and metabolism of zooplankton. XIV Utilisation of wax esters by *Calanus helgolandicus* during maturation and reproduction [J]. **J Mar Biol Ass UK**, 1980, 60: 391-399.
- [39] Hopklns C C E, Tande K S, Gronvik S, *et al.* Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: an analysis of growth and overwintering tactics in relation to niche and environment in *Metridia longa* (Lubbock), *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *Thysanoessa inermis* (Kroyer) and *T. raschi* (M. Sars) [J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 1984, 82: 77-99.
- [40] Rossi S, Sabatés A, Latasa M, *et al.* Lipid biomarkers and trophic linkages between phytoplankton, zooplankton and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Nw Mediterranean [J]. **Journal of Plankton Research**, 2006, 28(6): 551-562.
- [41] Watanabe T. Importance of docosahexaenoic acid in marine larval fish [J]. **J world Aquac Soc**, 1993, 24: 152-161.
- [42] Kanazawa A. Effects of docosahexaenoic acid and phospholipids on stress tolerance of fish [J]. **Aquaculture**, 1997, 155: 129-134.
- [43] Ishizaki Y, Masuda R, Uematsu K, *et al.* The effect of dietary docosahexaenoic acid on schooling behaviour and brain development in larval yellowtail [J]. **J Fish Biol**, 2001, 58: 1 691-1 703.
- [44] Ansell A D, Comely C A, Robb L. Distribution,

- movements and diet of macrocrustaceans on a Scottish sandy beach with particular reference to predation on juvenile fishes [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1999, 176: 115-130.
- [45] Reuss N, Poulsen L. Evaluation of fatty acids as biomarkers for a natural plankton community. A field study of a spring bloom and a post-bloom period off-West Greenland [J]. **Mar Biol**, 2002, 141: 423-434.
- [46] Piorreck M, Baasch K H, Pohl P. Biomass production, total protein, chlorophylls, lipids and fatty acids of freshwater green and blue-green algae under different nitrogen regimes [J]. **Phytochemistry**, 1984, 23: 207-216.
- [47] Jonas P, Tobias V. Polyunsaturated fatty acids in zooplankton: variation due to taxonomy and trophic position [J]. **Freshwater Biology**, 2006, 51: 887-900.
- [48] Auel H, Harjes M, da Rocha R, *et al.* Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* [J]. **Polar Biology**, 2002, 25: 374-383.
- [49] Graeve M, Kattner G, Piepenburg D. Lipids in Arctic benthos: does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? [J]. **Polar Biology**, 1997, 18: 53-61.
- [50] Gatten R R, Sargent J R, Gamble J C. Diet-induced changes in fatty acid composition of herring larvae reared in enclosed ecosystems [J]. **Mar Biol Assoc UK**, 1983, 63: 575-584.
- [51] Levinsen H, Turner J T, Nielsen T G, *et al.* On the trophic coupling between protists and copepods in Arctic marine ecosystems [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2000, 204: 65-77.
- [52] Klein Breteler W C M, Schogt N, Baas M, *et al.* Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids [J]. **Mar Biol**, 1999, 135: 191-198.
- [53] Thorisson K. How are the vertical migrations of copepods controlled? [J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 2006, 329: 86-100.
- [54] Falk-Petersen S, Sargent J R, Tande K S. Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-Arctic food web [J]. **Polar Biology**, 1987, 8: 115-120.
- [55] Pedersen L, Jensen H M, Burmeister A D, *et al.* The significance of food web structure for the condition and tracer lipid content of juvenile snail fish (Pisces: *Liparis* spp.) along 65-72°N off West Greenland [J]. **Journal of Plankton Research**, 1999, 21: 1 593-1 611.
- [56] Eva L, Stigfalk-Petersen S, Kwasniewski S, *et al.* Fatty acid dynamics during the spring bloom in a High Arctic fjord; importance of abiotic factors versus community changes [J]. **Can J Fish Aquat Sci**, 2006, 63: 2 760-2 779.
- [57] Renaud S M, Luong-Van T, Lambrinidis G, *et al.* Effect of temperature on growth, chemical composition and fatty acid composition of tropical Australian microalgae grown in batch cultures [J]. **Aquaculture**, 2002, 211: 195-214.
- [58] Arts M T, Wainman B C. Lipids in Freshwater Ecosystems [J]. **Aquatic Ecology**, 1998, 33(2): 1 386-2 588.
- [59] Fraser A J. Formation and transfer of fatty acids in an enclosed marine food chain comprising phytoplankton, zooplankton and herring (*Clupea harengus* L.) larvae [J]. **Mar Chem**, 1989, 27: 1-18.
- [60] Scott C L, Kwasniewski S, Falk-Petersen S, *et al.* Lipids and fatty acids in the copepod *Jaschnovia brevis* (Jaschnov) and in particulates from Arctic waters [J]. **Polar Biol**, 2002, 25(1): 65-71.
- [61] Rontani J F. Visible light-dependent degradation of lipidic phytoplanktonic components during senescence: a review [J]. **Phytochemistry**, 2001, 58: 187-202.

(本文编辑:康亦兼)