

褐潮藻 *Aureococcus anophagefferens* 的危害研究进展Advance in study of the impacts of *Aureococcus anophagefferens*公 晗^{1,2}, 颜 天¹, 周名江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, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

中图分类号: X55 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2014)06-0078-07
doi: 10.11759/hyxx20130418001

褐潮(Brown tide)是一种有害藻华, 目前已知的主要藻种为 *Aureococcus anophagefferens* 及 *Aureoumbra lagunensis*, 由于藻华期间海水呈褐色, 因此被称为褐潮^[1]。褐潮的爆发严重危害到海洋资源和贝类养殖业, 并且影响到海洋生物的种群结构乃至整个海洋生态系统。在美国东海岸, 褐潮导致当地海湾扇贝资源崩溃、硬壳蛤资源衰退和海草床生境退化等^[2]; 在南非萨尔达阿尼亚湾, 褐潮导致牡蛎和扇贝产量急剧下降^[3]。我国是继美国、南非发生褐潮的第3个国家, 自2009年起, 渤海秦皇岛沿岸海域连续4年发生褐潮, 导致养殖贝类大量滞长甚至死亡, 给当地贝类养殖造成了巨大危害^[4]。作者针对褐潮对海洋生态系统危害已有的研究结果, 综述了褐潮对海洋生态系统的危害, 以期了解褐潮对海洋生态系统各生物类群的危害形式与机制, 为我国褐潮的危害、防治等研究提供基础。

1 世界上发生的褐潮与藻种 *Aureococcus anophagefferens*

褐潮现象最早在美国发现。1985年夏, 在纽约长岛大南湾、罗得岛州纳拉甘西特湾和新泽西州巴尼加特湾首次形成褐潮, 其优势种为 *Aureococcus anophagefferens*^[5]。 *Aureococcus anophagefferens* 中 *Aureococcus* 的含义为“金球”, *anophagefferens* 的含义为“抑制摄食”^[6], 因此将其中文名定为“抑食金球藻”。该藻隶属于棕鞭藻门(Ochrophyta)、海金藻纲(Pelagophyceae)^[7]、海胞藻目(Pelagomonadales), 单细胞, 呈球形或椭球形, 金色, 直径为 1.5~2.0 μm , 无细胞壁, 无鞭毛^[6]。纳拉甘西特湾褐潮暴发期间, *A. anophagefferens* 的细胞密度超过 10^6 个/mL^[8], 生物

量占浮游植物总生物量的95%以上^[9]。20世纪80年代至今, 褐潮现象在美国东海岸频频出现。20世纪90年代以来, 褐潮现象在美国东海岸呈现出由北向南逐渐扩展的趋势, 目前已在特拉华州、马里兰州和弗吉尼亚州沿岸海域出现^[10]。自1997年夏季, 南非萨尔达尼亚湾也发生了以 *A. anophagefferens* 为优势种的褐潮^[3]。1990年到1996年, 美国德克萨斯州暴发了以 *Aureoumbra lagunensis* 为优势种的褐潮^[11]。

近40年以来, 中国近海的藻华问题渐趋严峻, 有害藻华发生频率不断提高, 藻华类型明显增多^[12]。藻华类型有以硅藻或甲藻为优势藻种的赤潮, 以及浒苔形成的大规模绿潮。2009年以来, 渤海秦皇岛沿岸海域连续4年发生了一类新的藻华。藻华区海水呈黄褐色, 藻华优势种为一种国内罕见的微微藻, 其细胞密度高达 10^6 个/mL, 因此最初称之为“微微型赤潮”^[13]。藻华面积大、周期长, 藻华期间, 养殖扇贝等海产品出现大规模滞长甚至死亡现象。秦皇岛近岸旅游资源十分丰富, 藻华使得滨海旅游休闲受到了一定的影响。2010年, 藻华规模最大时面积达 $3\ 350\ \text{km}^2$, 河北省直接经济损失达2亿元^[14]。藻华严重破坏了海洋生态系统, 给旅游业、渔业和水产养殖业造成了巨大损失, 影响了社会稳定^[13], 引起了广泛关注。

由于藻华优势种个体十分微小(2 μm 左右), 其鉴定存在很大的困难。国家海洋局2010年中国海洋环境质量公报报道, 河北省藻华优势种为隐藻^[15],

收稿日期: 2013-10-25; 修回日期: 2014-02-22

基金项目: 国家重点基础研究规划项目 (2010CB428705)

作者简介: 公晗(1990-), 女, 汉族, 山东平邑人, 硕士研究生, 主要从事褐潮生态毒理学研究, 电话: 0532-82898649, E-mail: gonghan11@mailsucas.ac.cn

2011年中国海洋灾害公报报道,河北省藻华优势种为“微型鞭毛藻”^[16];也曾有研究认为,河北省微型赤潮生物为偏绿海球藻(*Pelagococcus subviridis*),或为一种金藻。孔凡洲等^[17]通过色素分析得出,高含量的丁酰氧基岩藻黄素是藻华原因种的特征色素,推断藻华原因种可能为海金藻类、定鞭藻类或硅鞭藻类藻种。张清春等^[18]利用分子生物学技术,得出渤海藻华区一个优势种的18S rRNA 基因序列信息与美国东海岸褐潮藻种 *A. anophagefferens* 基本一致。以上研究表明,渤海河北沿岸海域不同时期、不同站位可能存在多个藻华优势种,且存在抑制贝类摄食的褐潮藻种 *A. anophagefferens*。*A. anophagefferens* 可能是中国发生的微型赤潮——褐潮的主要危害藻种之一,应该引起重视。

2 褐潮藻种 *A. anophagefferens* 的危害

2.1 *A. anophagefferens* 对滤食性贝类的危害

如前所述,褐潮最明显的效应表现为其对滤食性贝类的危害。在1982年,纽约州 Peconic 湾的海湾扇贝收获量可达50万磅,产值达180万美元,占美国海湾扇贝总收获量的28%;1985年褐潮现象出现后,海湾扇贝种群数量急剧下降,Peconic 湾的海湾扇贝资源几近崩溃^[19]。据估计,褐潮造成纽约州的

经济损失达到每年200万美元^[20]。滤食性贝类是浅海海洋生态系统中的一个重要的生态类群,由于具有较强的摄食(滤食浮游生物、有机碎屑)、排粪(产生较大颗粒形成生物沉积)等生理活动能力,是浮游和底栖生态系统连接的纽带,也是海湾生态系统能流、物流的重要环节^[21]。

研究表明,*A. anophagefferens* 会降低贝类的存活率、抑制贝类生长和摄食。表1总结了 *A. anophagefferens* 对贝类存活、生长和摄食的危害效应。

A. anophagefferens 的不同藻株对贝类有不同的效应,例如1995年分离自 Peconic 湾的两株 *A. anophagefferens*(CCMP 1707、1708)导致硬壳蛤清滤率明显下降,而同等密度的1986年分离自大南湾的藻株(CCMP 1784)对硬壳蛤的清滤率没有明显效应;同一株藻在不同生长时期对贝类的效应也不同,Bricelej 等^[28]研究发现,处于稳定后期的 *A. anophagefferens* 毒性明显高于处于指数早期的藻细胞的毒性。此外,不同贝类对 *A. anophagefferens* 的敏感性具有显著差异:*A. anophagefferens* 密度为 $1.0 \times 10^5 \sim 3.0 \times 10^5$ 个/mL 时,与硬壳蛤(*M. mercenaria*)相比,紫贻贝(*M. edulis*)的生长受到的抑制效应更强^[5];*A. anophagefferens* 密度为 1.0×10^6 个/mL 时,会导致某些贝类(硬壳蛤 *M. mercenaria*, 紫贻贝 *M. edulis*,

表1 *A. anophagefferens* 对贝类存活、生长、摄食的危害效应

滤食性贝类	藻细胞密度(个/mL)	危害效应	参考文献
硬壳蛤 (<i>Mercenaria mercenaria</i>)	$2.0 \times 10^5 \sim 8.0 \times 10^5$	幼体存活率低	[22]
	1.0×10^6	幼贝存活率低	[23]
	$\geq 5.0 \times 10^4$	幼体生长速率低	[22, 24]
	$\geq 2.0 \times 10^4$	幼贝生长速率低	[25]
	1.0×10^6	成贝生长速率低	[26]
	4.0×10^5	幼体清滤率低	[22]
	$\geq 3.5 \times 10^4$	幼贝清滤率、摄食率、吸收率、吸收效率低	[10, 27-28]
海湾扇贝 (<i>Argopecten irradians</i>)	$2.5 \times 10^5 \sim 5 \times 10^5$	成贝清滤率低	[29, 30]
	$1.9 \times 10^5 \sim 7.5 \times 10^5$	面盘幼体存活率低, 生长速率低	[31]
	$0.8 \times 10^6 \sim 1.1 \times 10^6$	成贝存活率低	[5]
紫贻贝 (<i>Mytilus edulis</i>)	$\geq 1.0 \times 10^6$	成贝存活率低	[29]
	$1.7 \times 10^5 \sim 4.0 \times 10^5$	幼贝生长速率低	[5, 25]
	1.0×10^6	幼贝清滤率低	[28]
大西洋舟螺 (<i>Crepidula fornicata</i>)	$2.5 \times 10^5 \sim 5 \times 10^5$	成贝清滤率低	[29]
	1.0×10^6	清滤率低	[30]
太平洋牡蛎 (<i>Crassostrea gigas</i>)	2×10^5	清滤率低	[3]

偏顶蛤 *Modiolus modiolus* 及欧洲牡蛎 *Ostrea edulis*、美洲牡蛎 *Crassostrea virginica* 的纤毛摆动速率不同程度地下降, 但对其他种类[如罗纹贻贝(*Geukensia demissa*) 及海湾扇贝(*A. irradians*)] 没有明显影响^[32]。不同发育阶段的贝类——早期浮游幼体、幼贝、成贝对 *A. anophagefferens* 的敏感性不同: *A. anophagefferens* 密度为 1.0×10^5 个/mL 时, 幼贝的死亡率高达 67%^[23], 而对成贝无影响^[26]。*A. anophagefferens* 对贝类的危害效应与藻密度和暴露时间有关, 一般说来, 藻密度越高, 暴露时间越长, 对贝类的危害效应越强^[23, 29]。

2.2 *A. anophagefferens* 对浮游动物的危害效应

浮游动物在海洋食物链中的藻类和较高消费者之间起着重要的枢纽作用, 由于浮游动物可以直接摄食浮游植物, 因此与赤潮的发生及其生态效应有密切的关系^[33]。目前的研究涉及了 *A. anophagefferens* 对纤毛虫、桡足类等浮游动物的影响。*A. anophagefferens* 对浮游动物的危害效应主要包括降低浮游动物的存活率, 抑制生长、摄食, 影响生殖等, 进而影响到浮游动物种群数量甚至整个生态系统的结构。

野外研究表明, 褐潮暴发后, 小型浮游动物的丰度、摄食率及产卵率下降, 中型浮游动物的种群丰度下降^[5]。1985 年纳拉干西特海湾褐潮暴发时, 夏季

常见种——包括诺氏僧帽溞 (*Evadne nordmanni*) 及大眼溞 (*Podon* sp.) 等枝角类明显消失, 当 1986 年海湾恢复至正常状况时, 枝角类的丰度恢复至褐潮暴发前的水平^[8]。1991 年 West Neck 湾褐潮暴发后, 与褐潮暴发前相比, 纤毛虫的种类组成有显著变化: 纤毛虫几乎全部为小的(约 30~40 μm) 无壳纤毛虫, 而没有褐潮暴发前的常见种——挺挺虫^[5]。1995 年 West Neck 湾褐潮暴发, 从暴发初始至褐潮高峰期(藻密度达 1.1×10^6 个/mL), 小型浮游动物种群密度从 $> 10\,000$ 个/L 降至 < 900 个/L^[34]。Durbin 等人发现, 1985 年纳拉干西特海湾褐潮暴发期间, *A. anophagefferens* 藻密度达 7.6×10^5 个/mL 时, 汤氏纺锤水蚤 (*Acartia tonsa*) 的产卵率、生产力都很低^[35]; 汤氏纺锤水蚤 (*A. tonsa*) 的生产力与褐潮藻密度呈负相关, 说明褐潮对次级生产力具有负面效应^[36]。在纳拉干西特海湾, 阶段性浮游幼虫(如多毛类和双壳类的幼体) 的丰度也与褐潮密度呈负相关, 并且低于褐潮暴发前的丰度^[35]。Duguay 等^[36]发现, 1985 年大南湾褐潮暴发时, 双壳类幼体的丰度有所下降。除了降低浮游动物的生物多样性, 大量的研究表明, *A. anophagefferens* 会影响浮游动物的生长, 降低母体的产卵率, 影响幼体的存活、生长、发育及摄食。表 2 归纳了 *A. anophagefferens* 对不同浮游动物的危害效应。

表 2 *A. anophagefferens* 对浮游动物的危害效应

浮游动物	藻密度(个/mL)	危害效应	参考文献
急游虫(<i>Strombidium</i> spp.)	$\geq 2.0 \times 10^6$	生长受到抑制, 种群增长速率下降	[34, 37]
汤氏纺锤水蚤(<i>Acartia tonsa</i>)	$2.0 \times 10^5 \sim 5.0 \times 10^5$ 1.0×10^6	无节幼虫发育速率下降、摄食率下降 产卵率降低	[38] [39]
纺锤水蚤(<i>Acartia hudsonica</i>)	5.0×10^5	桡足幼虫存活率降低	[39]
猛水蚤(<i>Coullana canadensis</i>)	5.0×10^5	无节幼虫存活率降低	[39]

2.3 *A. anophagefferens* 对海草的危害效应

1985~1986 年, 褐潮暴发导致 Peconic-Gardiners 海湾以及大南湾海草生物量显著下降^[39]。研究表明, 在长岛海湾, 褐潮暴发达到高峰时(藻密度达 1.0×10^6 个/mL), 高密度的 *A. anophagefferens* 导致严重的光衰减(海水透明度下降 50%)^[40]。而大叶藻(*Zostera marina*) 可存活的最低光照强度较高(约 20% 入射光)^[41], 可利用的光照强度是限制其在浅河口分布、生物量及生长的主要因素^[42]。褐潮暴发时, 由于光照强度的限制, 海草的生长受到抑制, 生物量降低, 海草床面积减小, 初级生产力下降。

海草是海洋生态系统食物链的重要一环, 它不仅提供很高的生产力, 而且可通过提高海水透明度等为其他海洋生物提供了良好的栖息地, 因此具有重要的生态功能。*A. anophagefferens* 大量繁殖, 对海草床产生了严重的危害, 间接威胁到底栖生态系统的平衡^[5]。

3 *A. anophagefferens* 对海洋生物的影响机制

3.1 藻细胞体积小

有些学者认为, *A. anophagefferens* 之所以对海洋

生物产生不利影响,是由于其藻细胞太小。Riisgård认为,由于微微型藻(0.2~2 μm)细胞小,存留率低,因此会对双壳类产生危害^[43]。Riisgård研究表明,硬壳蛤(*M. mercenaria*)可以完全保留4 μm以上的颗粒,而对于2 μm的颗粒,存留率降至35%~70%;美洲牡蛎(*C. virginica*)与海湾扇贝(*A. irradians*)可以完全保留5~6 μm的颗粒,而对于2 μm的颗粒,存留率分别降至50%和15%^[43]。Smith等^[38]认为,汤氏纺锤水蚤(*A. tonsa*)无节幼虫可以依据藻细胞大小而不是依据藻细胞的物理特征或化学成分选择食物。与*A. anophagefferens*(CCMP 1708)对比,汤氏纺锤水蚤(*A. tonsa*)无节幼虫明显地倾向食用较大的球等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)(4~6 μm);而单独投喂*A. anophagefferens*(CCMP 1708)与单独投喂细小微胞藻(*Micromonas pusilla*)(0.6~1.6 μm)相比,汤氏纺锤水蚤(*A. tonsa*)无节幼虫的摄食率无显著差异;当单独投喂球等鞭金藻(*I. galbana*)时,汤氏纺锤水蚤(*A. tonsa*)无节幼虫的发育速率比单独投喂*A. anophagefferens*或细小微胞藻(*M. pusilla*)时的发育速率都高。

然而,也有学者认为*A. anophagefferens*的危害效应并不能归因于藻细胞体积小。Tracey^[29]研究表明,当暴露于*A. anophagefferens*中时,与暴露于同样大小的高岭土颗粒(2~2.5 μm)中相比,紫贻贝(*M. eduli*)的清滤率要低十倍。因此他认为,*A. anophagefferens*抑制贝类摄食与藻细胞大小无关。

因此,*A. anophagefferens*的危害效应是否归因于藻细胞大小还存在争议。

3.2 营养物质不完全

有学者认为,对一些生物,尤其是浮游动物来说,*A. anophagefferens*的营养物质可能不完全。Smith等人认为,*A. anophagefferens*抑制汤氏纺锤水蚤(*A. tonsa*)无节幼虫发育是由其营养物质不完全造成的^[38]。仅用*A. anophagefferens*(5.0×10^5 个/mL; CCMP 1784)投喂水蚤时,纺锤水蚤(*A. hudsonica*)的桡足幼虫和猛水蚤(*C. canadensis*)的无节幼虫不能正常存活和生长;但是当在*A. anophagefferens*中添加其他浮游植物时,不会产生显著的危害效应^[39]。当混合饵料中*A. anophagefferens*的比例低于80%时,急游虫(*Strombidium* spp.)的生长不会受到抑制^[37]。Castagna等^[44]研究表明,摄食球等鞭金藻(*I. galbana*)的硬壳蛤(*M. mercenaria*)幼体都有黄色脂滴,而摄食*A. anophagefferens*的幼体都无此类液滴^[24]。这说明摄

食*A. anophagefferens*的幼体可能营养供给不足。

但是,也有学者认为,*A. anophagefferens*并不存在营养物质不完全的问题。有研究表明,*A. anophagefferens*的脂类包括诸如20:5n-3及22:6n-3的必需多不饱和脂肪酸,其含量与那些营养丰富的藻种相当^[19]。

因此,*A. anophagefferens*的危害效应是否归因于营养物质不完全,尚无定论。

3.3 藻毒素

除了以上两种观点,还有学者认为,*A. anophagefferens*之所以抑制贝类生长主要是因为细胞产生抑制贝类摄食的毒素导致贝类饥饿^[25]。这一点可以通过*A. anophagefferens*“有毒藻株”对贝类有毒害效应而“无毒藻株”无毒害效应来证明。硬壳蛤(*M. mercenaria*)暴露于“有毒藻株”(CCMP 1708)中,摄食率及生长率明显降低^[25];但可以正常摄食“无毒藻株”(CCMP 1784),并且具有相当高的吸收效率(91%~92%)^[19],即“无毒藻株”(CCMP 1784)促进硬壳蛤(*M. mercenaria*)幼贝的生长。Robbins等^[45]证明,“有毒藻株”(CCMP 1708)会导致硬壳蛤(*M. mercenaria*)鳃部肌肉收缩、滤水间断性停止,降低颗粒的流速、腹沟传送速度及单位时间捕获到的颗粒数目;而“无毒藻株”(CCMP 1784)不会产生上述效应。“有毒藻株”与“无毒藻株”对贝类的影响不同,可以排除上述*A. anophagefferens*藻细胞小或营养物质不完全这两种原因,因此很多学者将*A. anophagefferens*的毒害效应归咎为细胞产毒。

有研究表明,*A. anophagefferens*产生的毒素存在于藻细胞中而不分泌到藻细胞液中。Tracey发现,*A. anophagefferens*的藻细胞滤液对贝类的清滤率没有影响,而贝类与藻细胞的直接接触会引起清滤率下降^[29]。此外,通过离心去除藻细胞后的*A. anophagefferens*培养液对海湾扇贝变态没有毒性效应^[19]。

关于*A. anophagefferens*产生的毒素在藻细胞中存在的位点,也有一些推测。有些学者认为,*A. anophagefferens*产生的抑制物质可能存在于胞外多糖聚合物(EPS)层中,而且只有当EPS层被淀粉酶水解消化后才释放到外界溶液中^[32]。Sieburth等^[6]在透射电子显微镜下观察到*A. anophagefferens*的细胞表面有糖类的黏液外衣,该物质可能阻碍贝类摄食或者含有贝类敏感的某种刺激物或毒性物质^[29]。

目前还未查明该藻产生的毒素具体为何种物质,

有学者推测, *A. anophagefferens* 对敏感种侧纤毛活动的抑制作用可能是类似 DA 的物质引起的^[19,32]。在贝类中, 神经递质多巴胺(DA) 与血清素(5HT) 分别抑制和激活侧纤毛的摆动^[46], 而 *A. anophagefferens* 对侧纤毛的抑制作用与 DA 的作用相似, 因此有专家推断 *A. anophagefferens* 产生的毒素为 DA 类似物。Gainey 等^[32]通过实验表明, 用 DA 拮抗剂麦角新碱对紫贻贝(*M. edulis*)的鳃进行前处理, 可以阻止 *A. anophagefferens* 对侧纤毛的抑制作用, 这进一步说明了 *A. anophagefferens* 产生的毒素可能与 DA 有关。

但由于尚未真正检测到藻毒素的存在, 因此 *A. anophagefferens* 是否产生毒素以及产生何种毒素仍有待研究。

4 结语

综上所述, 国外关于褐潮藻种 *A. anophagefferens* 危害的研究工作已经比较多。但是, 由于 *A. anophagefferens* 存在诸多株系, 不同株系具有不同的毒性特点, 因此我国褐潮藻株的毒性特点仍然未知。*A. anophagefferens* 的危害机制尚不明确, 目前并未发现 *A. anophagefferens* 产生的具体毒素。鉴于国内褐潮毒理的研究仍为空白, 针对我国褐潮暴发期间 *A. anophagefferens* 藻细胞密度极高、暴发面积大、持续时间长、对扇贝等养殖危害大的特点, 开展我国褐潮藻株的毒性特点、危害途径及机制等方面的研究是非常必要的。

致谢: 暨南大学吕颂辉教授在分类学上给予了指导与帮助, 特此致谢!

参考文献:

- [1] Cosper E M, Dennison W, Milligan A, et al. An examination of the environmental factors important to initiating and sustaining "brown tide" blooms[J]. *Novel Phytoplankton Blooms*, 1989: 317-340.
- [2] Cosper E M, Dennison WC, Carpenter E J, et al. Recurrent and persistent brown tide blooms perturb coastal marine ecosystem[J]. *Estuaries and Coasts*, 1987, 10(4): 284-290.
- [3] Probyn T, Pitcher G, Pienaar R, et al. Brown tides and mariculture in Baldanha Bay, South Africa[J]. *Marine pollution bulletin*, 2001, 42(5): 405-408.
- [4] 国家海洋局. 2012 年中国海洋环境状况公报[R]. 北京: 国家海洋局, 2013.
- [5] Bricelj V M, Lonsdale D J. Causes and ecological consequences of brown tides[J]. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42(5): 1023-1038.
- [6] Sieburth J M, Johnson P W, Hargraves P E, et al. Ultrastructure and ecology of *Aureococcus anophagefferens* gen. et sp. nov. (Chrysothrixaceae) the dominant picoplankton during a bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, summer 1985[J]. *J Phycol*, 1988, 24: 416-425.
- [7] Andersen P A, Saunders G W, Paskind M P, et al. Ultrastructure and 18S rRNA gene sequence for *Relagomonas calceolate* gen. et sp. nov. and the description of a new algal class the *Pelagophyceae* class nov.[J]. *J. Phycol*, 1993, 29: 701-715.
- [8] Smayda T J, Villareal T A. The 1985 "brown-tide" and the open phytoplankton niche in Narragansett Bay during summer[J]. *Coastal and Estuarine Studies*, 1989, 35: 159-187.
- [9] Tracey G A, Johnson P W, Steele R W, et al. Shift in Photosynthetic picoplankton composition and its effect on bivalve mollusc nutrition: The 1985 "brown tide" in Narragansett Bay, Rhode Island[J]. *Journal of Shellfish Research JSRDA*, 1988, 7(4): 211-215.
- [10] Wazniak C E, Glibert P M. Potential impacts of brown tide, *Aureococcus anophagefferens*, on juvenile hard clams, *Mercenaria mercenaria*, in the Coastal Bays of Maryland, USA[J]. *Harmful Algae*, 2004, 3(4): 321-329.
- [11] Landon A W, Paul A M, Richard D K, et al. Sublethal effects of Texas brown tide on *Streblospio lychaeta* larvae[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, 248: 121-129.
- [12] 范丽, 程金平, 郭广勇. 我国东海海域赤潮发生年际变化趋势及其影响因素分析[J]. *上海环境科学*, 2009, 28(1): 15-23.
- [13] 河北省海洋局. 2010 年河北省海洋质量公报[R]. 石家庄: 河北省海洋局, 2013.
- [14] 国家海洋局. 2010 年中国海洋灾害公报[R]. 北京: 国家海洋局, 2011.
- [15] 国家海洋局. 2010 年中国海洋环境质量公报[R]. 北京: 国家海洋局, 2011.

- 国家海洋局, 2011.
- [16] 国家海洋局. 2011年中国海洋灾害公报[R]. 北京: 国家海洋局, 2012.
- [17] Kong F Z, Yu R C, Zhang Q C, et al. Pigment characterization for the 2011 bloom in Qinhuangdao implicated “brown tide” events in China[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2012, 30(3): 361-370.
- [18] Zhang Q C, Qiu L M, Yu R C, et al. Emergence of brown tides caused by *Aureococcus anophagefferens* Hargraves et Sieburth in China[J]. Harmful Algae, 2012, 19: 117-124.
- [19] Bricelj V M, Kuenster S H. Effects of the “brown tide” on the feeding physiology and growth of bay scallops and mussels[J]. Coastal and Estuarine Studies, 1989, 35: 491-509.
- [20] Kahn J R. Measuring the economic effects of brown tides[J]. Journal of Shellfish Research, 1988, 7(1): 165.
- [21] 张继红, 方建光, 孙松, 等. 胶州湾养殖菲律宾蛤仔的清除率、摄食率、吸收效率的研究[J]. 海洋与湖沼, 2005, 36(6): 548-555.
- [22] Bricelj V M, MacQuarrie S P. Effects of brown tide *Aureococcus anophagefferens* on hard clam *Mercenaria mercenaria* larvae and implications for benthic recruitment[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 331: 147-159.
- [23] Greenfield D, Lonsdale D. Mortality and growth of juvenile hard clams *Mercenaria mercenaria* during brown tide[J]. Marine Biology, 2002, 141(6): 1045- 1050.
- [24] Padilla D K, Doall M H, Gobler C J, et al. Brown tide alga, *Aureococcus anophagefferens*, can affect growth but not survivorship of *Mercenaria mercenaria* larvae [J]. Harmful Algae, 2006, 5(6): 736-748.
- [25] Bricelj, MacQuarrie, Smolowitz. Concentration- dependent effects of toxic and non-toxic isolates of the brown tide alga *Aureococcus anophagefferens* on growth of juvenile bivalves[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2004, 282: 101-114.
- [26] Laetz C A, Cerrato R. Reconstructing the growth of hard clams, *Mercenaria mercenaria*, under brown tide conditions[J]. Journal of Shellfish Research, 2003, 22(1): 339.
- [27] Greenfield D I, Lonsdale D J, Cerrato R M, et al. Effects of background concentrations of *Aureococcus anophagefferens* (brown tide) on growth and feeding in the bivalve *Mercenaria mercenaria*[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2004, 274: 171-181.
- [28] Bricelj V M, MacQuarrie S P, Schaffner R A. Differential effects of *Aureococcus anophagefferens* isolates (brown tide) in unialgal and mixed suspensions on bivalve feeding[J]. Mar Biol, 2001, 139:605-615
- [29] Tracey G A. Feeding reduction, reproductive failure, and mortality in *Mytilus edulis* during the 1985 brown tide in Narragansett Bay, Rhode Island[J]. Marine ecology progress series, 1988, 50(1): 73-81.
- [30] Harke M J, Gobler C J, Shumway S E. Suspension feeding by the Atlantic slipper limpet (*Crepidula fornicata*) and the northern quahog (*Mercenaria mercenaria*) in the presence of cultured and wild populations of the harmful brown tide alga, *Aureococcus anophagefferens*[J]. Harmful Algae, 2011, 10(5): 503- 511.
- [31] Gallager S, Stoecker D, Bricelj V. Effects of the brown tide alga on growth, feeding physiology and locomotory behavior of scallop larvae (*Argopecten irradians*)[J]. Coastal and Estuarine Studies, 1989, 35: 511- 541.
- [32] Gainey, Shumway. The Physiological Effect of *Aureococcus anophagefferens* (brown tide) on the Lateral Cilia[J]. Biol Bull, 1991, 181: 298-306.
- [33] 王丽平, 颜天, 谭志军, 等. 有害赤潮藻对浮游动物影响的研究进展[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1191-1196.
- [34] Reyhan M. Effects of *Aureococcus anophagefferens* on microzooplankton grazing and growth rates in the Peconic Bays system, Long Island, NY[D]. New York :State University of New York at Stony Brook, 1996.
- [35] Durbin A G, Durbin E G. Effect of the “brown tide” on feeding, size and egg laying rate of adult female *Acartia tonsa*[J]. Novel Phytoplankton Blooms Springer, 1989. 625-646.
- [36] Duguay L, Monteleone D. Abundance and distribution of zooplankton and ichthyoplankton in Great South Bay,

- New York during the brown tide outbreaks of 1985 and 1986[J]. *Coastal and Estuarine Studies*, 1989, 35: 599-623.
- [37] Caron D A, Gobler C J, Lonsdale D J, et al. Microbial herbivory on the brown tide alga, *Aureococcus anophagefferens*: results from natural ecosystems, mesocosms and laboratory experiments[J]. *Harmful Algae*, 2004, 3(4): 439-457.
- [38] Smith J K, Lonsdale D J, Gobler C J, et al. Feeding behavior and development of *Acartia tonsa nauplii* on the brown tide alga *Aureococcus anophagefferens*[J]. *Journal of Plankton Research*, 2008, 30(8): 937-950.
- [39] Lonsdale D J, Coper E M, Kim W S, et al. Food web interactions in the plankton of Long Island bays, with preliminary observations on brown tide effects[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1996, 134: 247-263.
- [40] Dennison W C, Marshall G J, Wigand C. Effect of “brown tide” shading on eelgrass (*Zostera marina* L.) distributions [C]//Coper E M, Bricelj V M, Carpenter E J. *Novel Phytoplankton Blooms*. Online: Springer, 2003. 675-692.
- [41] Dennison W C, Orth R J, Moore K A, et al. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation[J]. *BioScience*, 1993, 43(2): 86-94.
- [42] Dennison W C. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution[J]. *Aquatic Botany*, 1987, 27(1): 15-26.
- [43] Riisgård H. Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves[J]. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 1988, 45(3): 217-223.
- [44] Kraeuter J N, Castagna M. *Biology of the hard clam*[M]. Amsterdam: Elsevier Science, 2001: 31.
- [45] Robbins H M, Bricelj V M, Ward J E. In vivo effects of brown tide on the feeding function of the gill of the Northern Quahog *Mercenaria mercenaria* (Bivalvia Veneridae)[J]. *Biological Bulletin*, 2010, 219: 61-71.
- [46] Aiello E L. Factors affecting ciliary activity on the gill of the mussel *Mytilus edulis*[J]. *Physiological Zoology*, 1960, 33(2): 120-135.

(本文编辑: 梁德海)