

沿岸海域富营养化与赤潮发生的关系

徐 宁, 段舜山*, 李爱芬, 刘振乾

(暨南大学水生生物研究所, 广东广州 510632)

摘要:综述了赤潮的发生与沿岸海域富营养化的关系。近几十年来,人类活动使得天然水体的富营养化进程大大加速。营养负荷的增加与高生物量水华的增多相联系。控制营养输入后,浮游植物生物量或有害藻类水华事件也相应减少。营养的组成与浮游植物的种类组成及水华的形成有密切联系。有机营养对有害藻类水华的促进作用受到关注。营养输入时机影响浮游植物种间竞争的结果,因而对浮游植物的群落演替具有深远影响。由于浮游植物存在生理差异,因而对营养加富的反应因种而异。营养在调控某些有毒藻类的毒素产量方面也发挥着重要作用。此外,营养输入与藻类水华之间存在复杂的间接联系。当然,营养状况并非浮游植物群落演替的唯一决定因素。研究结果提示,控制营养输入、减缓水域富营养化是减少有害藻类水华发生的有效途径,而深入研究典型有害藻类的营养生理对策则为防治并最终消除有害藻类水华提供了理论基础。

关键词:有害藻类水华;富营养化;营养

文章编号:1000-0933(2005)07-1782-06 **中图分类号:**Q178 **文献标识码:**A

The relationships between the occurrences of red tides (HABs) and eutrophication in coastal waters

XU Ning, DUAN Shun-Shan*, LI Ai-Fen, LIU Zhen-Qian (*Institute of Hydrobiology, Ji'nan University, Guangzhou 510632, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1782~1787.

Abstract: This paper summarizes the relationships between the occurrences of harmful algal blooms and the eutrophication in coastal waters. In recent years, eutrophication in coastal waters has increased rapidly because of human activities. The main sources of nutrients potentially stimulating algal blooms (HABs) include terrestrial runoff, aquaculture self-pollution and atmospheric deposition. Numerous evidences from all over the world reveal the linkage between the increases in nutrient loading and the occurrences of high biomass blooms. Lots researches suggest that nutrient composition could affect the species composition of phytoplankton as well as the development of some HABs. The changes in nutrient supply ratios, primarily N: P, often result in shifts in species composition. It has been further recognized that the organic nutrients could promote the growth of some HABs species, such as that dissolved organic nitrogen (DON) especially Urea played an important role in stimulating some HABs. Thus the nutrient ratios concept has been extended to include organic forms, and an elevation in the ratio of dissolved organic carbon to dissolved organic nitrogen (DOC: DON) has been observed during several recent blooms in the Chesapeake Bay, US. Phytoplankton has the physiological capability of responding rapidly to nutrient pulses, so the timing of nutrient delivery may be of critical importance in determining the success of certain species. Furthermore, because the physiological response to nutrients enrichment could be species specific, the dominant species would represent the nutritional characteristics of the phytoplankton community. There are also some evidences suggest that nutrients can play a major role regulating the toxicity of some HAB species. In some cases, toxicity can vary dramatically with the concentration and composition of limiting nutrients. However, the occurrence of HABs are also related to other trophic levels in the aquatic ecosystem through top-down control, so nutrient itself state is not the determining factor for the succession of phytoplankton

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30270231, 30370231); 国家科技部“973”资助项目(2001CB4097)

收稿日期:2005-03-14; **修订日期:**2005-06-25

作者简介:徐宁(1971~), 女, 湖北孝感人, 博士生, 助研, 主要从事水域生态学研究。

* 通讯作者 Author of correspondence

Foundation item: National Natural science Foundation of China(No. 30270231, 30370231); National Key Basic Research Project(No. 2001CB4097)

Received date: 2005-03-14; **Accepted date:** 2005-06-25

Biography: XU Ning, Ph. D. candidate, Assistant researcher, mainly engaged in limnology

community. This paper suggests that the nutrient management could be an effective way to reduce the occurrences of HABs. However, understanding of the physiological response of HAB species to nutrients input is necessary for prevention and ultimate elimination of HAB incidents.

Key words: harmful algal blooms; eutrophication; nutrients

最近 20a 来,世界各地发生的有害藻类水华(Harmful Algal Blooms, 简称为 HABs)事件更加频繁,对人类社会经济发展、公众健康、环境保护所造成的影响不断扩大,因而受到各国学者、政府机构及公众的广泛关注。其中,有害藻类水华的发生与沿岸海域富营养化的关系更是人们关注的焦点问题之一。

“富营养化”最初是用于描述泥炭沼形成过程中营养状态发生的一系列变化,1919 年湖沼学家 Einar Naumann 引入这一术语并重新定义后用来描述湖泊的特征^[1]。过去,富营养化用于描述湖泊的自然变化过程:一个大而深的贫营养湖泊逐渐变为营养丰富、生产力高的富营养湖泊,并慢慢淤积为池塘、沼泽。近年来,这一术语被用来描述水体的人为加速富营养化过程,即由营养输入增加而引起的水域生态系统的有机加富过程。

20 世纪 90 年代,Smayda 在总结世界各地数据资料的基础上,得出一个结论:某些有害藻类水华的增加是沿岸水域富营养化的结果^[2,3]。此后十多年,随着研究工作日益深入,二者之间的内在联系也逐渐清晰。本文综述了赤潮(有害藻华)与富营养化之间的关系,指出该领域研究的发展方向和热点问题,以期今后赤潮的研究以及防治工作提供新的思路。

1 近岸海域富营养化的主要诱因

人类活动通过各种方式向水域生态系统输入营养,导致了加速富营养化。在淡水、河口和海洋等天然水域生态系统中,氮和磷是浮游植物最常见的限制因子。另外,硅和铁也对浮游植物的群落结构具有显著影响。因此,输入水体的氮、磷、硅、铁等营养元素的组成、数量和相对比率是决定富营养化进程的关键因素。

最近几十年,人类活动对全球沿岸水体的营养循环产生了巨大影响,输入水域生态系统的营养物质总量以惊人的速度上升。输入海洋的磷与工业化之前相比增长了 3 倍,输入美国东北部沿海水域及切萨皮克湾(Chesapeake Bay)的氮增加了 6~8 倍^[4]。

具体而言,陆源污染、养殖业自身污染以及大气沉降是近岸海域营养的主要来源^[5]。随着全球人口的迅速增长、城市化步伐的不断加快,通过陆源污染输入水体的营养物质总量明显上升。进入 21 世纪,陆源污染中化肥的使用对富营养化的贡献也逐渐受到重视。据统计,最近几十年来全球氮肥和磷肥的使用量已经分别增加了 8 倍和 3 倍,而且,这一数据仍在不断上升^[4]。一个引人注目的现象是,尿素的产量增长迅速,目前已占全球氮肥产量的 40%。各种化肥通过地表径流、河流汇入海洋,不仅抬升了沿岸海域的营养输入总量,而且可能改变水体营养的组成和比率,进而对浮游植物群落组成产生影响。

养殖业自身污染是另一重要的营养来源。众所周知,养殖场管理者为了获取最大产量,往往过量投放饵料、肥料等,使水产养殖区成为高生物量水域。因此,养殖水域是一个营养加富的系统,频繁发生藻类水华。而未及分解的残余饵料沉入水底,形成庞大的内部营养负荷,在相当长的时间内仍将对周围水体产生持续影响。

大气沉降包括干的尘埃颗粒以及湿的降水,尘埃颗粒中的营养盐比一般雨水中的含量高 10 倍^[6]。由于人类活动引起大气污染日趋严重,大气沉降已成为近岸海域一个增长迅速的营养来源。统计显示,输入河口和沿海水域的氮源中,大约有 20%~40%来源于大气^[7]。通过大气输入水体的营养不仅数量巨大,而且是混合营养,可能有利于某些特定藻类的生长。有证据显示,降雨比仅添加一种氮源更能促进水体生产力。张经研究了我国黄海发生水华的相关因素,认为除了直接的营养输入外,与大气沉降有密切关联^[8]。大气沉降也是关键痕量金属(如铁)的重要来源^[9]。

2 营养输入总量与藻类水华的关系

来自世界各地的大量研究数据证明,营养负荷的增加与高生物量水华的增多相联系。而控制水域生态系统的营养输入后,浮游植物生物量或有害藻类水华事件也相应减少。Marchetti 等调查分析了意大利亚得里亚海在最近 100a 发生的赤潮事件,发现:河流输入营养物质的不断增多引起亚得里亚海的富营养化现象,而富营养化的不断加剧正是赤潮频发的重要原因^[5]。日本濑户内海最近 60a 的环境变迁是一个先污染后治理的典型范例。二战后,濑户内海由于工业化和随之而来的城市化,给当地造成了严重污染,使濑户内海的水质急剧恶化,水华现象不断发生。从 20 世纪 60 年代中期开始,日本政府采取措施治理濑户内海,附近海域水质明显改善。当水体富营养化程度降低后,大生物量水华事件明显减少,浮游植物的种类组成也发生了变化^[5]。

营养输入对水华的促进作用可以从两个方面来解释。首先,营养加富会有利于某些浮游植物的增殖,使其密度增大。另外,营养输入会引起水体原有的营养状况发生改变,而特别有利于某种或某类浮游植物的增殖。当然,营养输入对水域生态系统的影响还受到水深、水循环状况等因素的制约。高生物量水华会导致水体缺氧,对渔业资源、生态系统、人类健康、旅游业产生有害影响。

值得注意的是,控制营养输入虽然能减少水华的发生次数,但并不能完全消除有害藻华造成的危害。这是由于,水体营养状况发生改变以后,或许适合其它有毒、有害藻类的生长,并可能在合适的环境条件下引发水华。例如,能产生 PSP 毒素的亚历山大藻(*Alexandrium* spp.)即发生于未受污染的水体。这一类浮游植物可能与营养无明显联系,但也可能存在某种未知的内在联系,有待于对其营养生理特征进行深入研究。

3 营养组成与藻类水华的关系

Tilman 的资源竞争理论认为,浮游植物对限制性营养的竞争是决定浮游植物群落组成的重要因素;在营养限制条件下,那些对限制性资源需求最低或者利用能力最强的浮游植物种类会在竞争中胜出^[10~12]。资源竞争理论的延伸是对资源比率的假设:共同生存的生物种类的相对丰度取决于限制性资源的比率,而不是绝对浓度^[11,12]。依据这一理论,处于最适营养比率的浮游植物在群落中占据优势,而营养比率改变后,则由别种浮游植物取代。即营养比率决定浮游植物群落的演替方向。

营养比率在浮游植物的营养竞争中发挥着关键作用。研究表明,在高 Si : N 比率(氮限制)和高 Si : P 比率(磷限制)条件下,硅藻胜过非硅藻而占据优势^[13,14];当硅的含量较少时,蓝藻在低 N : P 比率条件下占据优势,而绿藻在高 N : P 比率时胜出^[15,16];淡水硅藻在高 N : P 比率时占优势,而淡水绿藻适于生长在中等 N : P 比率条件下^[17]。

人类活动引起的营养输入增加(或减少)改变了原有的营养供应比率,必然影响天然浮游植物群落结构,其结果可能有利于有害或潜在有害的种类。香港吐露港(Tolo Harbor)的长期(近 30a)监测数据清晰地揭示出营养比率对浮游植物群落结构的重要调控作用^[18,19]等。Hodgkiss 的研究发现^[20,21],由于排入吐露港的污水中的氮、磷、硅相对比率不同,引起水体 N : Si 和 P : Si 比率上升,刺激了非硅藻种类的生长。不仅如此,无论长期的或是相对短期的 N : P 比率的变化都伴随着不含硅的浮游植物群体的增加。随着 N : P 比率从 20 : 1 降至 11 : 1,浮游植物群落中的赤潮生物(主要是甲藻)代替硅藻成为优势种。实验数据也支持现场调查结果:吐露港的优势甲藻的最适 N : P 比率均在 4~15 之间。对世界各地湖泊及沿海水域的调查结果均显示,氮、磷、硅相对供应量的改变对浮游植物群落演替具有显著影响^[2,3]。

值得注意的是,人类活动引起的水体富营养化经常伴随着有机营养的增加。近年来,越来越多的证据表明,溶解有机物(DOM)与有害藻类水华密切相关^[22~24]。美国学者 Glibert 等观测到微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)水华发生前水体尿素浓度明显升高,而实验证据显示,比之无机氮,微小原甲藻和 *Aureococcus anophagefferens* 更乐于摄取尿素,因此认为尿素与水华的暴发关系密切^[25]。随着研究工作的不断深入,营养比率的概念已延伸至有机形式的营养对浮游植物群落演替的贡献。研究发现,微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)和 *Pfiesteria piscicida*、*Aureococcus anophagefferens* 水华高峰期水体 DOC : DON 比率均明显升高^[25,26]。具体机理尚待进一步研究。

事实上,大约一半鞭毛藻类具有混合营养(mixotrophic)或异养(heterotrophic)倾向,使其在无机营养或光线不足时得以生存^[27]。例如常见的有害赤潮种类赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)、塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)以及 *Karlodinium micrum* 均是混合营养的^[28~30]。而有毒赤潮藻类 *Pfiesteria* spp. 是混合营养的特例。它本身不能进行光合作用,但其动孢子能保留藻类捕获物的叶绿体,使其能进行几小时至几天的混合营养,既可吸收无机营养,又可摄食藻类^[31,32]。显然,对于那些具有混合营养倾向的藻类而言,营养库中的有机成分比无机成分更为重要。

4 营养输入时机(timing)与藻类水华的关系

营养输入的时机对于刺激某些藻类的生长也是十分重要的。浮游植物对于跳跃式的营养输入方式——营养脉冲(nutrient pulses)能作出迅速反应。一次突然的营养输入事件可能引起浮游植物种类组成和相对丰度发生逆转。

降雨中携带的营养即是以脉冲方式输入水体的。众所周知,降雨经常与水华事件相联系。美国切萨皮克(Chesapeake)附近的支流经常发生微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)水华,而水华的发生与春夏季节的大雨密切相关。进一步的研究显示,雨水中携带的氮为微小原甲藻水华提供了营养来源,而来自地表径流的有机物也促进了水华的发生^[25]。

Turpin 和 Harrison^[33]比较了角毛藻(*Chaetoceros* sp.)和中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)在不同营养输入方式下的竞争能力,结果表明:在氮限制的连续培养条件下角毛藻占优势;如果每日添加 1 次氮,中肋骨条藻占据优势;如果每日添加 8 次氮,则两种藻类共存。由此可见,中肋骨条藻更易于受到营养脉冲的刺激。营养输入时机可能改变浮游植物种间竞争的结果,因而对浮游植物的群落演替具有深远影响。

5 富营养化与浮游植物的种类敏感性

尽管在一般情况下水体富营养化能够刺激浮游植物的增殖,但对某些种类而言,营养输入增加对其并无明显影响。因此,浮游植物对富营养化的反应具有种类敏感性。

一般认为,如果水体的 N : P 比率偏离 Redfield ratio,则表明对初级生产力有潜在的限制作用。Lagus 等在波罗的海(Baltic Sea)北部的爱琴海(Archipelago Sea)进行现场营养加富实验,结果表明,按照叶绿素 a 和总生物量计算,浮游植物群落整体上是氮限制的,但不同种类对于营养添加的反应并不相同^[34]。

不难理解,不同种类的浮游植物氮磷组成不同,营养需求各异,在营养吸收、同化、储存能力上也不尽相同。不仅如此,各个种类的最适营养比率可能随多种环境因素而改变:生长率、温度、光照、二氧化碳及营养浓度等等。那么,在一个包含多种藻类的群落中,不同种类的生长率很可能被不同的营养所限制。即浮游植物的生理差异引起不同种类对营养加富的反应因种而异。Redfield ratio 仅仅是整个浮游植物群落的平均最适营养比率,浮游植物群落对营养加富的综合反应只能体现浮游植物优势种类的营养特性。

6 营养与毒素的关系

潜在有毒藻类的产毒机制一直是各国学者关注的热点和难点。最近的研究发现,营养能够有效地调控某些有毒藻类的毒素产量^[35]。

限制性营养与毒素含量有密切关系。在磷限制条件下塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)产生的 saxitoxin 毒素比氮限制条件下多 5~10 倍^[36]。类似的,拟多纹菱形藻(*Pseudo-nitzschia multiseries*)仅在硅限制条件下才开始积累多莫酸(domoic acid),磷限制和铁限制条件均可促进毒素的生成^[37,38]。不同藻类对于不同营养限制的反应及程度并不一样。例如,Johansson 的研究发现,与塔玛亚历山大藻不同,渐尖鳍藻(*D. acuminata*)在氮限制条件下的毒素(okadaic acid)产量比磷限制条件要高出 6 倍^[39]。另外,营养组成对有毒藻类的毒性也会产生影响。Shimizu 等的研究显示,尿素能使短凯伦藻(*K. brevis*)的毒素(brevetoxin)产量增加 6 倍^[35]。

目前,营养与毒素的关系研究仍处于起步阶段,但由于研究结果有助于揭示有毒藻类毒素的产生机制,并与水产养殖生产密切相关,已引起广泛关注。

7 营养与藻类水华的间接联系

浮游植物与水域生态系统的其它营养级之间存在千丝万缕的联系。而富营养化可能通过其它生物对浮游植物的种类组成和群落演替产生间接影响。

最近,Burkholder 等的研究发现,有害藻类 *Pfiesteria* 的暴发与水体叶绿素浓度具有显著相关性,往往在叶绿素达到高峰时暴发^[40]。因而推测,*Pfiesteria* 的增殖受到其摄食藻类的促进。由此可见,*Pfiesteria* 的增殖既能直接由无机或有机营养所促进,也可能间接受到摄食藻类数量的刺激。

有证据显示,水体富营养化可能对捕食动物(浮游动物、贝类等)产生不利影响,反过来促进有害藻类的增殖^[4]。例如,淡水硅藻分泌的脂类对浮游动物的有性繁殖十分重要,河口水域某些浮游植物释放的代谢产物能激发海胆和贻贝产卵。随着水体富营养化程度的增加,硅藻等有益浮游植物数量下降,而微型浮游生物(nanoplankton)及鞭毛藻数量增加,从而影响了捕食动物的繁殖。富营养化也会引起有根植物的减少直至消失,破坏动物的栖息场所,进而削弱动物的捕食行为。另外,伴随着营养输入水域生态系统的重金属、毒素等有害物质均可能引起捕食动物不良的生理反应,甚至引起疾病和死亡。

水体富营养化过程也伴随着有机物浓度的增加,可能对浮游细菌的数量和种类产生重大影响。研究显示,细菌与浮游植物的生长有着密切联系。因此水体中细菌数量和种类的大幅变动可能会以间接的方式影响浮游植物群落演替。

8 结论

水体富营养化原本是一个缓慢的自然变化过程,人类活动由于输入了营养物质,使得天然水域的富营养化进程大大加速了。在过去几十年间,输入水体的营养物质总量不断上升。陆源污染、养殖业自身污染以及大气沉降是近岸海域营养的主要来源。研究表明,营养负荷的增加与高生物量水华的增多相联系,控制营养输入后,浮游植物的生物量或有害藻类水华事件也相应地减少。

营养的组成以及主要营养元素的相对供应量与浮游植物的种类组成及水华的形成有密切联系。甚至对于某些藻类而言,营养组成与营养总量同样重要。有机营养对有害藻类水华的促进作用受到关注。营养输入时机影响浮游植物种间竞争的结果,因而对浮游植物的群落演替具有深远影响。由于浮游植物存在生理差异,因而对营养加富的反应因种而异。营养输入除了对浮游植物的增殖产生直接刺激作用,还会以间接的方式影响藻类的生长。此外,营养在调控某些有毒藻类的毒素产量方面也发挥着重要作用。当然,营养状况并非浮游植物群落演替的唯一决定因素。藻类的生长和繁殖还与水交换程度、气候条件、捕食者数量等许多因素相关。然而,富营养化只是赤潮的发生频率、持续时间增加的机制之一。尽管十分重要,但并非赤潮暴发的唯一解释。赤潮形成的内在机制以及赤潮的防治方法尚需从多角度、多方位进行深入探讨。

总体而言,人类活动引起的水域富营养化无疑对有害藻类水华的发生起到了推波助澜的作用。但对单个浮游植物种类而言,富营养化带来的影响却不尽相同。研究结果提示,控制营养输入、减缓水域富营养化是减少有害藻类水华发生的有效途径,而深入研究典型有害藻类的营养生理对策及毒素产生机制则为预测、防治并最终消除有害藻类水华的发生提供了必要的理论依据。

References:

- [1] Hutchinson G E. Eutrophication: The scientific background of a contemporary practical problem. *American Scientist*, 1973, **61**: 269~279.
- [2] Smayda T J. Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: A linkage? In Cosper E M, Bricelj V M, and Carpenter E J eds. *Novel Phytoplankton Blooms, Coastal and Estuarine Studies Number 35*. New York: Springer-Verlag, 1989. 449~484.
- [3] Smayda T J. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. In Graneli E, Sundstrom B, Edler L, et al. eds. *Toxic Marine Phytoplankton*. New York: Elsevier, 1990. 29~40.
- [4] Anderson D M, Glibert P M, Burkholder J M. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 2002, **25**(4b): 704~726.
- [5] XU N, LU S H, DUAN S S, et al. The influence of nutrients input on the red tide occurrence. *Marine Environmental Science*, 2004, **23**(2): 20~24.
- [6] Wetzel R G. *Limnology: lake and river ecosystems*, third edition. Boston: Academic press, 2001.
- [7] Driscoll C T, Lawrence G B, Bulger A J, et al. Acidic deposition in the northeastern United States: Sources and inputs, ecosystem effects, and management strategies. *BioScience*, 2001, **51**:180~198.
- [8] Zhang J. Atmospheric wet depositions of nutrient elements: Correlations with harmful biological blooms in the Northwest Pacific coastal zones. *Ambio*, 1994, **23**:464~468.
- [9] Wells M L. Manipulating iron availability in nearshore waters. *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**:1002~1008.
- [10] Tilman D. Resource competition between phytoplanktonic algae: An experimental and theoretical approach. *Ecology*, 1977, **58**: 338~348.
- [11] Tilman D. *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982.
- [12] Tilman D, Kilham S S and Kilham P. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1982, **13**: 349~372.
- [13] Sommer U. Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Arch hydrobiol*, 1983, **96**:399~416.
- [14] Sommer U. The impact of light intensity and day-length on silicate and nitrate competition among marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 1994, **39**(7): 1680~1688.
- [15] Smith V H. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, 1983, **221**: 669~671.
- [16] Sommer U. Nutrient competition experiments with periphyton from the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, **140**(1-3):161~167.
- [17] Tilman D, Kiesling R L, Stetner R, et al. Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon, and nitrogen. *Arch. Hydrobiol.*, 1986, **106**: 473~485.
- [18] Lam C W Y and Ho K C. Red tides in Tolo Harbour, Hong Kong. In Okaichi T, Anderson D M, and Nemoto T eds. *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. New York: Elsevier, 1989. 49~52.
- [19] Yung Y K, Wong C K, Broom M J, et al. Long-term changes in hydrography, nutrients, and phytoplankton in Tolo Harbour, Hong Kong. *Hydrobiologia*, 1997, **352**:107~115.
- [20] Hodgkiss I J and Ho K C. Are changes in N:P ratios in coastal waters the key to increased red tide blooms? *Hydrobiologia*, 1997, **852**: 141~147.
- [21] Hodgkiss I J. The N: P ratio revisited. In: K C Ho and Z D Wang eds. *Prevention and Management of Harmful Algal Blooms in the South China Sea*. Hong Kong: The Open University of Hong Kong, 2001.
- [22] Paerl H W. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnology and Oceanography*, 1988, **33**: 823~847.
- [23] Berg G M, Glibert P M, Lomas M W, et al. Organic nitrogen uptake and growth by the chrysophyte *Aureococcus anophagefferens* during a brown tide event. *Marine Biology*, 1997, **129**:377~387.
- [24] Lomas M W, Glibert P M, Clougherty D A, et al. Elevated organic nutrient ratios associated with brown tide blooms of *Aureococcus anophagefferens* (Pelagophyceae). *Journal of Plankton Research*, 2001, **23**:1339~1344.
- [25] Glibert P M, Magnien R E, Lomas M W, et al. Harmful algal blooms in the Chesapeake Bay and coastal bays of Maryland, USA:

- comparison of 1997, 1998 and 1999 events. *Estuaries*, 2001, **24**(6A): 875~883.
- [26] Glibert P M and Terlizzi K E. Co-occurrence of elevated urea levels and dinoflagellate blooms in temperate estuarine aquaculture ponds. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, **65**:5594~5596.
- [27] Granéli E and Carlsson P. The ecological significance of phagotrophy in photosynthetic flagellates. In: Anderson D M, Cembella A D, and Hallegraeff G M eds. *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Berlin: Springer-Verlag, 1998. 540~557.
- [28] Nygaard K and Tobiesen A. Bacterivory in algae: A survival strategy during nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, 1993, **38**:273~279.
- [29] Li A, Stoecker D K, and Coats D W. Spatial and temporal aspects of *Gyrodinium galatheanum* in Chesapeake Bay: Distribution and mixotrophy. *Journal of Plankton Research*, 2000, **22**:2105~2124.
- [30] Li A, Stoecker D K, and Coats D W. Mixotrophy in *Gyrodinium galatheanum* (Dinophyceae): Grazing responses to light intensity and inorganic nutrients. *Journal of Phycology*, 2001, **36**: 33~45.
- [31] Lewitus A J, Burkholder J M, Glasgow H B, *et al.* Mixotrophy and nitrogen uptake by *Pfiesteria piscicida* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 1999, **35**:1430~1437.
- [32] Lewitus A J, Glasgow H B and Burkholder J M. Kleptoplastidy in the toxic dinoflagellate, *Pfiesteria piscicida* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 1999, **35**:303~312.
- [33] Turpin D H and Harrison P J. Limiting nutrient patchiness and its role in phytoplankton ecology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1979, **39**: 151~166.
- [34] Lagus A, Suomela J, Weithoff G, *et al.* Species - specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N:P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 2004, **26**(7): 779~798.
- [35] Shimizu Y N, Watanabe and Wrensford G. Biosynthesis of brevetoxins and heterotrophic metabolism in *Gymnodinium breve*. In: Lassus P, Arzul G, Erard-Le-Denn E, *et al.* eds. *Harmful Marine Algal Blooms*. Paris: Lavoisier Publishing, 1993. 351~357.
- [36] Anderson D M, Kulis D M, Sullivan J J, *et al.* Toxin composition variations in one isolate of the dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Toxicon*, 1990, **28**:885~893.
- [37] Pan Y, Subba rao D V, Mann K H, *et al.* Effects of silicate limitation on production of domoic acid, a neurotoxin, by the diatom *Pseudo-nitzschia multiseries* I. Batch culture studies. *Marine Ecology Progress Series*, 1996a, **131**:225~233.
- [38] Pan Y, Subba rao D V, Mann K H, *et al.* Effects of silicate limitation on production of domoic acid, a neurotoxin, by the diatom *Pseudo-nitzschia multiseries* II. Continuous culture studies. *Marine Ecology Progress Series*, 1996b, **131**:235~243.
- [39] Johansson N, Granéli E, Yasumoto T, *et al.* Toxin production by *Dinophysis acuminata* and *D. acuta* cells grown under nutrient sufficient and deficient conditions. In: Yasumoto T, Oshima Y and Fukuyo Y eds. *Harmful and Toxic Algal Blooms*. Paris: Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 1996. 227~280.
- [40] Burkholder J M, Glasgow H B, Deamer-melia N J. Overview and present status of the toxic *Pfiesteria* complex. *Phycologia*, 2001, **40**: 186~214.

参考文献:

- [5] 徐宁, 吕颂辉, 段舜山, 等. 营养输入的改变对赤潮发生的影响. *海洋环境科学*, 2004, **23**(2):20~24.