

有毒亚历山大藻对卤虫存活率和摄食率的影响

吴振兴^{1,2}, 邹迎麟^{1,2}, 朱明远^{1,2}, 王宗灵^{1,2}, 王丹^{3,4}

(1. 国家海洋局第一海洋研究所, 青岛 266061; 2. 海洋生态环境科学与工程国家海洋局重点实验室, 青岛 266061;
3. 中国科学院海洋研究所, 青岛 266071; 4. 海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071)

摘要:研究了有毒亚历山大藻对卤虫存活率和摄食率两方面的影响, 得出以下结论: 在卤虫存活率实验中, 有毒亚历山大藻在 2000 cells/ml 的密度下, 对卤虫具有致死效应, 卤虫在 24~168 h 内全部死亡; 在摄食实验中, 有毒亚历山大藻对卤虫的摄食产生明显的抑制作用, 卤虫对有毒藻的平均摄食率明显低于无毒藻组和混合实验组。在加入无毒藻东海原甲藻的混合培养状态下, 卤虫存活率上升, 30~60min 摄食率增加, 东海原甲藻在一定程度上可以减轻塔玛亚历山大藻对卤虫的毒害作用。有毒藻产生的 PSP 毒素并非导致卤虫死亡的主要原因, 毒害作用可能与出现在卤虫体外的黏附物质有关。通过对 3 个不同生长期卤虫的研究发现, 后无节幼体卤虫对有毒亚历山大藻的毒害作用最为敏感。

关键词:亚历山大藻; 卤虫; 存活率; 摄食率; 东海原甲藻; PSP

文章编号:1000-0933(2006)12-3942-06 **中图分类号:**Q178 **文献标识码:**A

The effects of toxic *Alexandrium* species on the survival and feeding rate of brine shrimp *Artemia salina*

WU Zhen-Xing^{1,2}, ZOU Ying-Lin^{1,2}, ZHU Ming-Yuan^{1,2}, WANG Zong-Ling^{1,2}, WANG Dan^{3,4} (1. First Institute of Oceanography, SOA, Qingdao 266061, China; 2. Key Laboratory of Science and Engineering for Marine Ecological Environment, SOA, Qingdao 266061, China; 3. Institute of Oceanography, CAS, Qingdao, 266071, China; 4. Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Science, CAS, Qingdao, 266071, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12): 3942~3947.

Abstract: Zooplankton is an important link between phytoplankton and higher consumers. In order to investigate the harmful effects of toxic dinoflagellate *Alexandrium* species on zooplankton, four strains of *Alexandrium* spp., isolated from the Chinese coast, were used to test the species' effects on survival and feeding rate of the brine shrimp, *Artemia salina*. The experiment was designed to assess the *A. salina*'s response in each of its life cycle stages: nauplii, metanauplii and adult. Each experiment was conducted in a 500 ml treatment was added. The toxic treatments consisted of single strains of *A. minutum*, *A. catenella* and *A. tamarense* (Nanhai and Donghai strain), while non-toxic species (dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* and diatom *Chaetoceros minutissimus*) were used as control treatments. An additional phytoplankton treatment consisted of a mixture of *A. tamarense* (Nanhai strain) and *P. donghaiense*. *Alexandrium* species were found to have lethal effects on the brine shrimp at a density of 2000 cells/ml. All of the brine shrimps died within 24~168 hours of inoculation with the four treatments containing single toxic *Alexandrium* species. During the feeding experiment, toxic *Alexandrium* spp. inhibited feeding rates in all three stages of *A. salina*, while this response was not obvious in the non-toxic *P. donghaiense* treatment. The body surface of those brine shrimp fed *Alexandrium* species was consistently covered by a sticky floc. *A. salina* mortality was observed to increase with the occurrence of the floc. Toxicity of the paralytic shellfish poisoning (PSP) toxin produced by the *Alexandrium* species was not significantly correlated with the survival or feeding rate of the brine shrimp. When mixed with *P. donghaiense*, the lethal effect of *A.*

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(2001CB409709)

收稿日期:2005-10-27; **修订日期:**2006-05-10

作者简介:吴振兴(1980~),男,满族,黑龙江阿城人,硕士,主要从事赤潮毒素研究. E-mail: zhxwoo@yahoo.com.cn

Foundation item:This work was financially supported by the national key programming item of basic research development (No. 2001CB409709)

Received date:2005-10-27; **Accepted date:**2006-05-10

Biography:WU Zhen-Xing, Master, mainly engaged in the toxin of the red tide. E-mail: zhxwoo@yahoo.com.cn

tamarense decreased as shown by an increase in the survival and feeding rate of the brine shrimp. *A. salina* metanauplii were found to be the life stage most sensitive to the toxic algae and hunger. In summary, toxic *Alexandrium* spp. Were found to have lethal effects on *A. salina*, and also to restrain the brine shrimp's feeding rate. Non-toxic *Prorocentrum* mitigated the toxicity of *Alexandrium* to a certain extent. The results also imply that the sticky material on the surface of the brine shrimp body may have been an important lethal factor, rather than the PSP toxins.

Key words: *Alexandrium*; *Artemia salina*; survival rate; feeding rate; *Prorocentrum donghaiense*; PSP

在海洋生态系统中,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,它们直接摄食藻类,与赤潮的发生及其生态效应有密切关系。一方面浮游动物可以通过累积的方式将赤潮藻毒素沿食物链传递,另一方面有毒赤潮藻也能够直接对某些浮游动物造成不同程度的危害^[1]。已有的研究结果发现有毒赤潮藻对浮游动物的毒害作用主要包括降低浮游动物的存活率、摄食率、抑制生长、繁殖以及改变其正常行为等。亚历山大藻(*Alexandrium* spp.)在我国南方和北方海域都有分布^[2],是有毒赤潮的主要原因藻,其产生的麻痹性贝类毒素(PSP)可以影响桡足类、贝类以及其他海洋生物的生命活动^[3]。卤虫(*Artemia salina*)是一种鳃足类甲壳动物,可以直接滤食和接触有毒藻,是海洋污染物毒性测试的标准生物之一^[4],同时也是有毒藻毒性研究的理想实验生物^[5]。本实验以亚历山大藻和卤虫为研究对象,探讨了有毒赤潮藻对海洋浮游动物存活率和摄食率的影响。

1 实验材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 藻类的培养 本实验所采用的4株产PSP毒素的亚历山大藻为:塔玛亚历山大藻东海株 *A. tamarense* (Donghai strain),塔玛亚历山大藻南海株 *A. tamarense* (Nanhai strain),链状亚历山大藻东海株 *A. catenella* (Donghai strain)和微小亚历山大藻台湾株 *A. minutum* (Taiwan strain)。实验还选择了连续几年在东海引发春季大规模赤潮的东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)进行混合实验,另外采用无毒硅藻小角毛藻(*Chaetoceros minutissimus*)作为对照。

藻类培养液为f/2培养液的改良配方^[6];海水采用GF/C膜过滤的青岛近岸自然海水,*A. minutum* (Taiwan strain)采用半海水半蒸馏水方式培养,温度为22℃;其余藻采用全海水方式培养,温度为20℃。海水与蒸馏水都进行煮沸灭菌处理。培养所用的容器为1000 ml三角烧瓶,置于LRH 250 G光照培养箱,光源为白色冷日光灯管,光周期L:D=12:12。

1.1.2 卤虫的培养 将卤虫卵置于浓度200 mg/L的福尔马林溶液中浸泡30 min消毒,再用灭菌海水冲洗至无气味投入经过灭菌处理的自然海水中;培养温度21℃;pH在8~9之间;连续光照,强度约为1000 lx,大约36 h后孵出,将孵出的幼体移入新鲜海水中,投喂*C. minutissimus*。本实验中将卤虫生长周期大致分为无节幼体期(nauplii),后无节幼体期(metanauplii)和成体期(adult),在时间上大体界定为生长至1d,4d,10d大小的卤虫,本实验对这3个时期的卤虫分别进行存活率和摄食率研究。

1.2 实验方法

1.2.1 有毒亚历山大藻对卤虫存活率的影响实验 实验容器为500 ml烧杯,每个烧杯中培养卤虫50个。温度控制在(21±0.5)℃。为防止水分过分蒸发及污染,实验过程中所有的烧杯都以铝箔覆盖。根据卤虫在无节幼体,后无节幼体和成体时期分3次实验;每次实验都设8组进行:4株有毒亚历山大藻实验组,*A. tamarense* (Nanhai strain)与*P. donghaiense* 混合实验组,*P. donghaiense* 实验组,无毒藻*C. minutissimus* 作为对照组,另设饥饿组不投喂任何饵料。

按初始设定浓度添加藻液至各组烧杯中,亚历山大藻实验组细胞浓度为2000个/ml,*P. donghaiense* 实验组细胞浓度为10000个/ml,*C. minutissimus* 实验组细胞浓度为30000个/ml。每隔24 h检查烧杯中的藻细胞密度并添加藻细胞使之保持初始浓度;每隔12 h检查烧杯内卤虫死亡的情况,计算卤虫存活率,同时取出死亡

个体。

1.2.2 有毒亚历山大藻对卤虫摄食率的影响实验 本实验组卤虫培养条件和藻细胞浓度设定与存活率实验相同。每次实验设7组进行,较之存活率实验少一饥饿实验组。实验开始前在澄清海水中培养卤虫12 h,然后分别在投喂藻饵料0 min,30 min,60 min时刻,以筛绢滤出卤虫,用蒸馏水反复冲洗去虫体上以及筛绢上黏附的藻细胞等附着物,然后以GF/C膜将干净的虫体滤出。置于盛有90%丙酮的玻璃匀浆器中研磨,将GF/C膜彻底磨碎后定容至10 ml丙酮中萃取叶绿素,24 h后,离心沉降,采用特纳(Turner Designs)荧光计测出荧光值求出卤虫体内(包括消化道和组织中)色素含量。

依据王荣等^[7]所作改进,即用叶绿素a与脱镁叶绿酸a的绝对含量(ng/ind)来定量卤虫体内色素。将卤虫摄食率定义为:

$$F(\text{ng}/(\text{ind} \cdot \text{min})) = \{[\text{Chl a}(t) + \text{Pha. a}(t)]t - [\text{Chl a}(t_0) + \text{Pha. a}(t_0)]\} / t$$

式中, F 为 t 时间内卤虫平均摄食率;Chla(t)和Pha.a(t)为 t 时刻每个卤虫体内叶绿素a和脱镁叶绿酸a含量;Chla(t₀)和Pha.a(t₀)为 t_0 时刻每个卤虫体内叶绿素a和脱镁叶绿酸a含量。

2 结果

2.1 有毒亚历山大藻对卤虫存活率的影响

无节幼体卤虫存活率见图1(a)所示,无毒藻对照组 *P. donghaiense* 和 *C. minutissimus* 中卤虫基本未受到不利影响,可以正常存活,在实验进行到240 h时存活率仍保持在80%以上;无节幼体卤虫在浓度为2000个/ml的有毒亚历山大藻中存活率急剧下降,120 h内全部死亡,死亡速率明显快于饥饿组;在无毒藻 *P. donghaiense* 与有毒藻 *A. tamarensis* (Nanhai strain)的混合组中卤虫存活率下降趋势与饥饿组大体相仿。有毒亚历山大藻中无节幼体卤虫存活率下降趋势明显高于饥饿组。

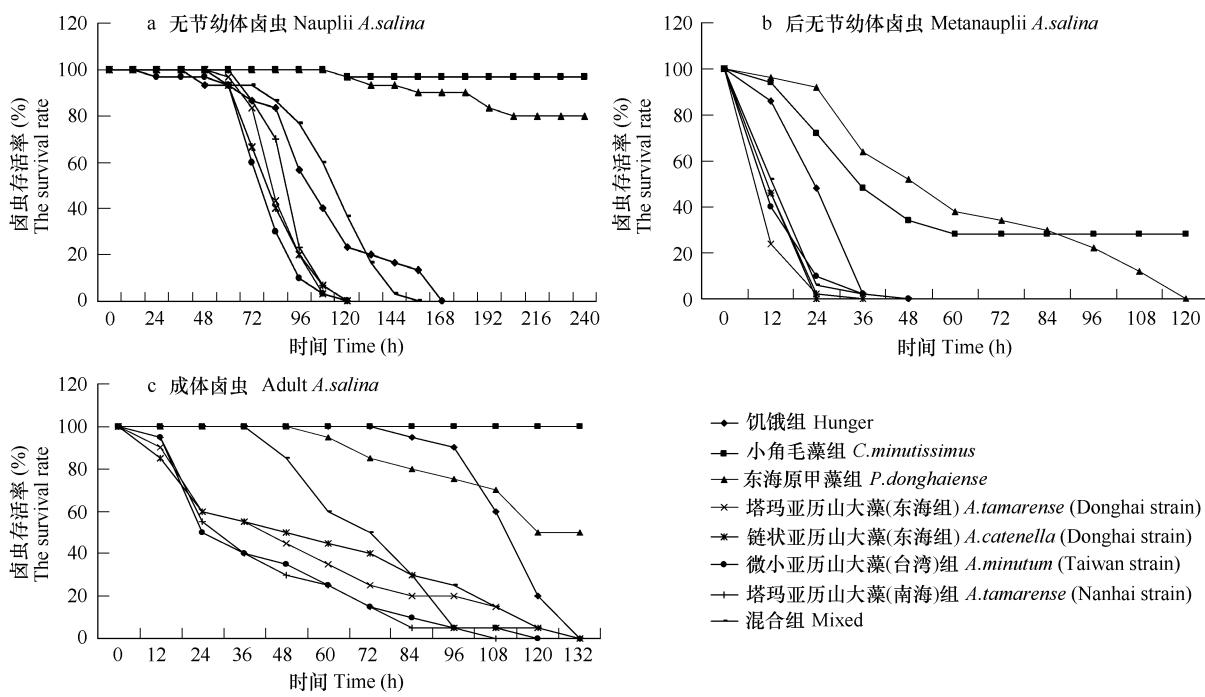


图1 有毒亚历山大藻对各生长期卤虫存活率的影响

Fig. 1 The effects of the toxic *Alexandrium* on the survival rate of the *A. salina*

后无节幼体时期卤虫在各实验组中存活率都较低,如图1(b)所示,无毒藻对照组 *C. minutissimus* 中卤虫在实验开始60 h后存活率维持在28%,而 *P. donghaiense* 实验组中卤虫在120 h全部死亡;亚历山大藻实验组中后无节幼体卤虫在24~48 h时间里全部死亡;混合组和饥饿组中的卤虫都在48 h全部死亡。

成体卤虫存活率如图1(c)所示,无毒藻 *C. minutissimus* 组中卤虫在实验132 h内未出现死亡情况,在实验

结束时 *P. donghaiense* 实验组中成体卤虫存活率保持在 50%; 饥饿组在 72 h 前未出现死亡情况, 而后由于饥饿作用存活率快速降低, 在 132 h 全部死亡; 混合组中卤虫也在 132 h 全部死亡。有毒亚历山大藻和混合组中成体卤虫在 108~132 h 内全部死亡, 存活率下降趋势都明显高于饥饿组, 而且有毒亚历山大藻组又要高于混合组。

根据图 2 显示, 后无节幼体卤虫在各培养环境中存活率下降最快; 在有毒藻存在环境中, 无节幼体卤虫存活率下降趋势要低于成体卤虫。各生长期卤虫在塔玛亚历山大藻中存活率下降最快, 无节幼体卤虫、后无节幼体卤虫、成体卤虫分别在 36、108、120 h 全部死亡, 明显快于其他实验组。

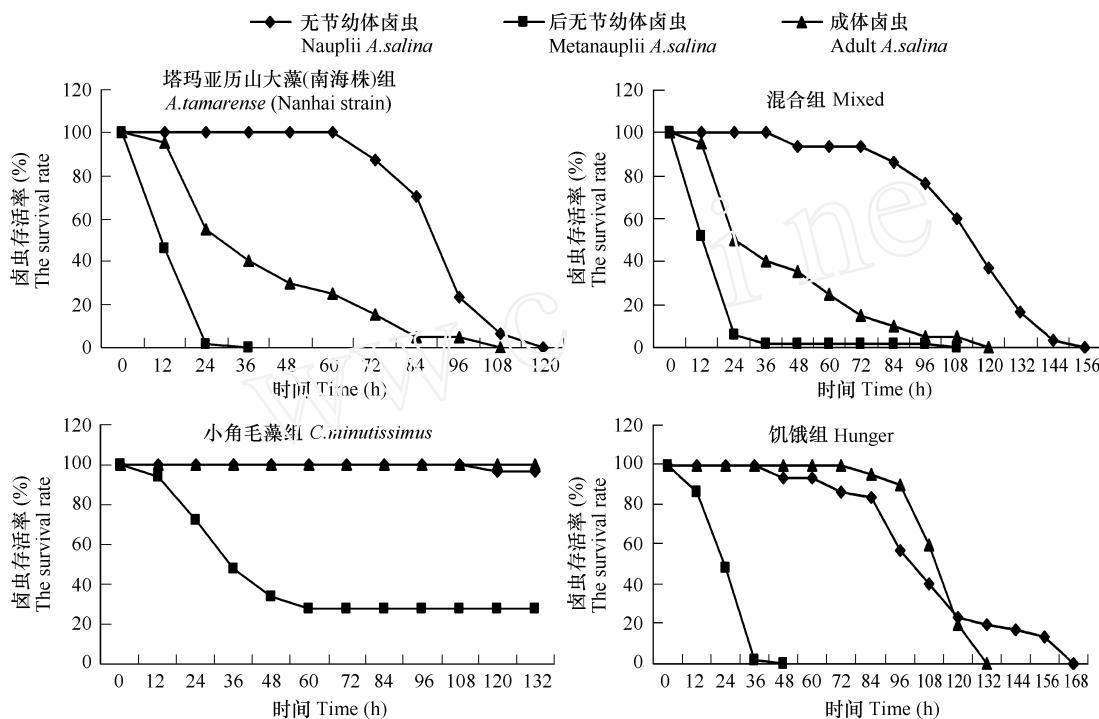


图 2 投喂同种藻饵料下不同生长期卤虫的存活率比较

Fig. 2 The comparison of survival rate of different life cycle stages *A. salina* feeding on the same algae

2.2 有毒亚历山大藻对卤虫摄食率的影响

根据图 3(a) 所示, 在摄食实验的前 30 min 内, 3 种不同生长期卤虫相比较, 后无节幼体卤虫对大部分藻的摄食率最高; 图 3(b) 所示, 在 30~60 min 内, 总体来看, 卤虫对有毒藻的平均摄食率明显低于无毒藻组和混合实验组, 其中 *A. catenella* (Donghai strain) 和 *A. minutum* (Taiwan strain) 组摄食率趋近于 0, *A. tamarensis* (Nanhai strain) 组中卤虫幼体的平均摄食率都为负值; 混合组中卤虫摄食率与混合的两个单种藻实验组中相比较, 介于两者之间, 高于有毒藻组而低于无毒藻组。

根据四株亚历山大藻的细胞毒素含量将其毒性大小排序为: *A. minutum* (Taiwan strain) > *A. tamarensis* (Nanhai strain) > *A. tamarensis* (Donghai strain) > *A. catenella* (Donghai strain)^[8], 而各生长期卤虫对各有毒藻的平均摄食率下降幅度, 与藻毒素毒性大小并未表现出明显的相关性。而且通过对图 1 中各数据点折线的趋势预测分析, 也未发现各期卤虫存活率与藻毒素毒性大小之间具有相关性: 无节幼体卤虫在 *A. minutum* (Taiwan strain) 实验组中存活率下降最快; 后无节幼体卤虫在 *A. tamarensis* (Donghai strain) 实验组中存活率下降最快; 成体卤虫在 *A. tamarensis* (Nanhai strain) 实验组中存活率下降最快, 三期卤虫在有毒藻中的死亡率没有表现出明显的规律性。

P. donghaiense 和 *A. tamarensis* (Nanhai strain) 混合实验组与单种 *P. donghaiense* 组相比较, 其 30~60 min 平均摄食率明显低于后者, 有毒藻 *A. tamarensis* (Nanhai strain) 对卤虫的摄食产生了抑制作用; 然而, 将该混合组

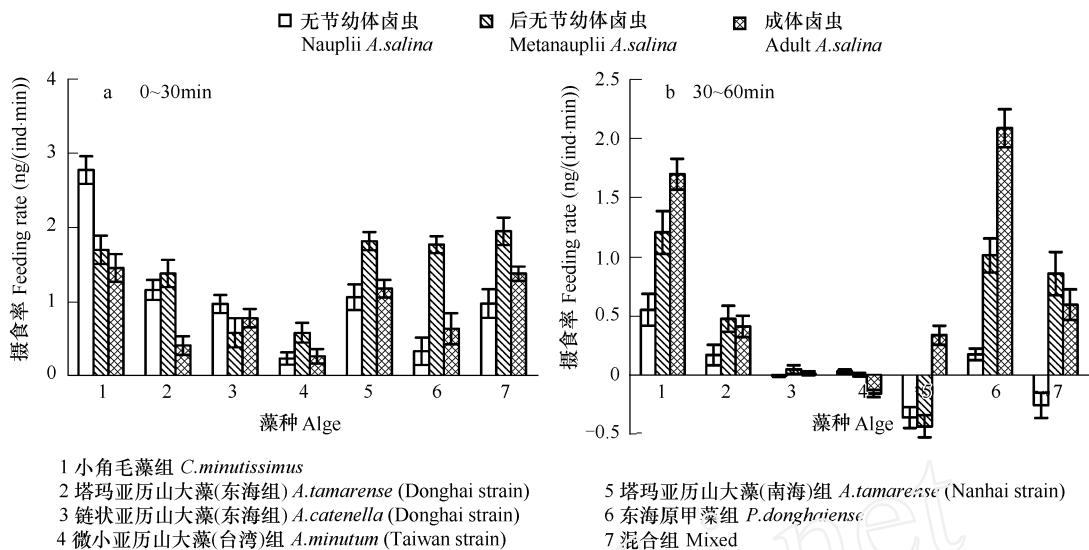


图 3 投喂同种藻饵料下不同生长期卤虫摄食率比较

Fig. 3 The comparison of feeding rate of different life cycle stages of *A. salina* feeding on the same algae

与其中的亚历山大藻单种相比较时,混合组 30~60 min 平均摄食率却明显高于有毒的 *A. tamarensis* (Nanhai strain),显然无毒藻的加入一定程度上提高了卤虫的摄食率。这 3 个实验组在摄食实验前 30min 内摄食率相仿,后 30min 才出现明显的差异,由此推测卤虫在饥饿状态下对食物的选择性较差。

3 讨论

目前有关赤潮藻对浮游动物的影响研究表明有毒赤潮藻对浮游动物有多种毒害作用。如塔玛亚历山大藻在 3000 个/ml 的密度下,埃氏网纹虫 (*Favella ehrenbergii*) 不能存活^[9];太平洋海链藻 (*Thalassiosira rotula*) 能导致克氏纺锤水蚤 (*Acartia clausi*) 产卵力和孵化率降低、胚胎发育受到抑制^[10],而微小亚历山大藻使其幼体发育减慢^[11]。同为产 PSP 的甲藻,有的可以被某些浮游动物摄食而没有明显的毒害作用^[12,13];有的则使一些浮游动物不能存活^[14,15];还有的藻细胞能够对浮游动物产生摄食抑制作用^[16,17]。

实验结果发现,有毒亚历山大藻在 2000 个/ml 的密度下,对卤虫可产生致死效应,并且抑制卤虫的摄食。另外在实验中观察到,有毒亚历山大藻实验组中的卤虫体外常会出现一些黏附物质,有时会使两只卤虫缠绕在一起,卤虫不能正常活动,而且这种黏附现象越明显,此组中的卤虫存活率降低速度越快,这种运动限制作用可能是影响卤虫存活主要原因之一;此外,4 株有毒亚历山大藻对各生长期卤虫的致死效应并未表现出明显的规律性,有毒藻对卤虫的致死效应与藻细胞毒性大小没有明显相关性。颜天等^[18]曾报道塔玛亚历山大藻(ATHK)产生一种非 PSP 毒素的能抑制栉孔扇贝受精卵孵化的未知毒素,这种未知毒素位于藻细胞表面,并发现这种未知毒素在亚历山大藻中普遍存在。所以本实验中有毒藻产生 PSP 毒素并非导致卤虫死亡的主要原因。在摄食率实验中,30~60min 内卤虫对有毒藻的平均摄食率显著降低。在 Alstyne 等^[19]和 Tomas 等^[20]的研究中,异弯藻 (*Heterosigma carterae*) 对纺锤水蚤 (*A. hudsonica*)、汤氏纺锤水蚤 (*A. tonsa*) 和胸刺水蚤 (*Centropages hamatus*) 也产生明显的摄食抑制作用。此外,亦没有发现有毒藻毒性的大小与其对卤虫摄食的抑制作用具有直接关联。

以往有关原甲藻危害的研究表明:原甲藻在多数情况下对生物无不利影响。但也有报道原甲藻会通过其他方式对生物造成危害,它可能因营养物质缺乏影响生物的产卵率,有可能影响浮游动物的运动或摄食^[21];也可能对生物的鳃组织造成伤害,导致组织水肿,消化管萎缩等。本研究中的 *P. donghaiense* 可能对卤虫造成了一定的物理伤害,卤虫是一种鳃足类甲壳动物,它的鳃裸露于附肢基部,易于受到外界伤害。但是这种不利影响较之亚历山大藻要小很多。

在混合组实验中,与单种有毒藻塔玛亚历山大藻相比,东海原甲藻减缓了亚历山大藻对卤虫的毒害作用,

究其原因,可能是 *P. donghaiense* 为卤虫提供了无毒饵料,增强了卤虫对外界毒害作用的抵抗能力;与单种无毒藻 *P. donghaiense* 相比,有毒藻的加入对卤虫产生了其它的毒害作用。*P. donghaiense* 和 *A. tamarens* 都是东海赤潮高发区的主要赤潮原因种,通过本实验研究结果表明,这两种藻对海洋浮游动物都具有不同程度的有害作用,后者的毒害作用更强。因此,此类甲藻赤潮对浮游动物的存活和摄食都产生一定的危害,甚至致死作用,从而导致部分食物链中断,进而对海洋生态系统的平衡造成破坏。

此外,在卤虫的3个生长期中,4d左右大小的后无节幼体卤虫对有毒藻的毒害作用和对饥饿作用最为敏感,有毒藻实验组、混合组和饥饿组中的后无节幼体卤虫在48 h内全部死亡,存活率降低速率明显高于其它两期。Delgado等^[22]的研究中,微小亚历山大藻、异弯藻和裸甲藻(*Gymnodinium aeruginosum*)对卤虫幼虫存活的影响是与其生长发育阶段相关的,对刚孵化出的幼虫没有任何影响,但对4d左右大小的后无节幼体有较高的致死率。在Lush等^[14]的实验中也得出同样的结论。这种现象的产生有可能是由于刚孵化出的无节幼体卤虫从卵中汲取了足够的营养,而成体卤虫的抵抗力又要明显强于幼体时期卤虫的原因。

References:

- [1] Turner J T, Tester P A, Hansen P J. Interactions between toxic marine phytoplankton and metazoan and protistan grazers. In: Anderson D M, Cembella A D, Hallegraaff G M eds. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Berlin: Springer-Verlag, 1998. 453~478.
- [2] Li R X, Xia B. The toxic algae —— *Alexandrium tamarens* and *Alexandrium catenella*. In: The red tide research. Qingdao: Qingdao Press, 1995. 36~41.
- [3] Taylor F J R, Cucci T L. The effects of the toxic dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis* on feeding and behavior of bivalve mollusks. Aquatic Toxicol, 1987, 10:9~27.
- [4] Sorgeloos P, Reiche-Van der Wielen C, Persoone G, et al. The use of superoxide anion of *Artemia nauplii* for toxicity tests, a critical analysis. Ecotox Env Safety, 1978, (2):249~255.
- [5] Demaret A, Sohet K, Hbouenaghel G. Effects of toxic dinoflagellates on the feeding and mortality of *Artemia franciscana* larvae. In: Lassns P, Arzul G, Eardle D E, et al eds. Harmful Marine Algal Blooms. Paris: Lavoisier, 1995. 427~4328.
- [6] Guillard R L. Handbook of phycological methods culture methods and growth measurements. In: Stein J R ed. Division Rates. London:Cambridge, 1973. 289~311.
- [7] Wang R. The modifiability of the formular to mensurate phytoplankton pigment by fluorescence method. Marine Science, 1986, 10:1~6.
- [8] Wu Z X, Zou Y L, Zhu M Y. Analysis of Toxin in Four Strains of *Alexandrium* Algae in China Seas. Advances in Marine Science, 2005, 23(2) 205~211.
- [9] Hansen P J. The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarens*: Effects on behavior and growth of a tintinnid ciliate. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1989, 53: 105~116.
- [10] Ianora A, Poulet S A, Miraldo A, et al. The diatom *Thalassiosira rotula* affects reproductive success in the copepod *Acartia clausi*. Mar Biol, 1996, 125: 279~286.
- [11] Frangoulis M, Guiande C, Maneiro I, et al. Short-term and long-term effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* on the copepod *Acartia clausi*. Marine Ecology Progress Series, 2000, 203:161~169.
- [12] Boyer GL, Sullivan J J, Andersen R J, et al. The assimilation of PSP toxins by the *Tigriopus californicus* from dietary *Protogonyaulax catenella*. In: Anderson D M, White A W, Baden D G eds. Toxic dinoflagellates. New York: Elsevier, 1985. 407~412.
- [13] McClatchie S. Functional response of the euphausiid *Thysanoessa raschii* grazing on small diatoms and toxic dinoflagellates. J. Mar. Res., 1988, 46:631~646.
- [14] Lush G J, Hallegraaff G M. High toxicity of the red tide dinoflagellate *Alexandrium minutum* to the brine shrimp *Artemia Salina*. In: Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y eds. Harmful and toxic algal blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 1996. 389~392.
- [15] Hansen P J. The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarens*: Effects on behavior and growth of a tintinnid ciliate. Mar Ecol Prog Ser, 1989, 53:105~116.
- [16] Teegarden G J. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content. Mar Ecol Prog Ser, 1999, 181:163~176.
- [17] Yamamori K, Nakamura M, Matsui T, et al. Gustatory responses to tetrodotoxin and saxitoxin in fish: a possible mechanism for avoiding marine toxins. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1988, 45:2182~2186.
- [18] Yan T, Fu M, Li J, et al. Accumulation, transformation and elimination of PSP in *Mytilus edulis*. Oceanologia et Limnologia Sinica., 2001, 32(4):420~427.
- [19] Alstyne K L. Effects of phytoplankton taste and smell. on feeding behavior of the copepod *Centropages hamatus*. Mar Ecol Prog Ser, 1986, 34:187~190.
- [20] Tomas C R, Deason E E. The Influence of Grazing by Two *Acartia* Species on *Olisthodiscus luteus* Carter. Marine Ecology, 1981, 2: 215~223.
- [21] Wang J H, Huang X Q. Ecological characteristics of *Proorocentrum dentatum* and the cause of harmful algal bloom formation in China Sea. Chin J Appl Eco, 2003, 14(7):1065~1069.
- [22] Delgado M, Alcaraz M. Interactions between red tide microalgae and herbivorous zooplankton: the noxious effect of *Gyrodinium corsicum* (Dinophyceae) on *Acartia grani* (copepoda: Calanoida). J Plankton Res., 1999, 21(12):2361~2371.

参考文献:

- [2] 李瑞香,夏滨.胶州湾的有毒甲藻——塔玛亚历山大藻和链状亚历山大藻.见:中国赤潮研究.青岛:青岛出版社,1995. 36~41.
- [7] 王荣.荧光法测定浮游植物色素计算公式的修正.海洋科学,1986,10:1~6.
- [8] 吴振兴,邹迎麟,朱明远.中国海域四株亚历山大藻的毒素分析.海洋科学进展,2005,23(2) 205~211.
- [18] 颜天,傅萌,李钧,等.麻痹性贝毒PSP在紫贻贝体内的累积、转化与排出.海洋与湖沼,2001,32(4):420~427.
- [21] 王金辉,黄秀清.具齿原甲藻的生态特征及赤潮成因浅析.应用生态学报,2003,14(7):1065~1069.