

# 硅藻对桡足类生长和生殖的作用\*

张光涛<sup>1,2</sup> 孙松<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, 青岛 266071; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039

**摘要** 将海洋生态学中的两个热点问题——硅藻对桡足类生殖的抑制作用和桡足类的食物选择性联系在一起, 分别总结了它们研究进展的现状, 指出这两个问题是紧密相关的. 硅藻的次级代谢产物或其本身的营养缺陷能对桡足类的生长、生殖和发育造成伤害, 包括幼体死亡率和坏卵率升高, 产卵率和生长率降低等. 但在自然条件下桡足类会选择多样性的食物来适应环境的变化, 从而保证了种群的延续. 因此, 在实验室或硅藻水华期间观察到的伤害作用只是桡足类摄食调控策略失效的特例. 研究桡足类在自然界的摄食策略是了解硅藻造成伤害的条件和机制的前提, 也为了解生态系统的物质循环和能量流动提供帮助.

**关键词** 硅藻 桡足类 摄食策略 产卵率 孵化率 胚胎发育

浮游植物是海洋中的初级生产者, 是整个海洋生态系统的基础, 硅藻是其中最主要的组分. 能被浮游动物直接利用的小型浮游植物中, 无论在细胞个数还是种数上, 硅藻都占绝对优势. 浮游动物则担负着把初级生产传递到鱼类等高级捕食者的重任, 在整个生态系统中起着承上启下的作用, 而桡足类是其中最受关注的类群. 食物链节数多和能量传递效率高一直被认为是海洋生态系统的特点, 因此在 20 世纪 90 年代以前至少 60 年的时间里, 硅藻—桡足类—鱼类的传统食物链作为整个生态系统的主导受到了极大的重视, 并对它进行了大量的研究. 但近十几年来, 很多的实验研究发现用硅藻培养桡足类会对产卵和孵化造成负面影响, 而且这种抑制作用涉及全球的很多种桡足类<sup>[1]</sup>. 很多人开始怀疑这条食物链的主导地位, 甚至有人认为这可能会推翻已经建立的海洋生态系统的物质和能量流动模型. Irigoien 等指出<sup>[2]</sup>, 实验室进行的毒性试验结果并不能直接外推到自然条件中去. 他们综合世界各地很多种类的现场调查结果, 发现孵化成功率和硅藻生物量或者硅藻在桡足类食物中所占的比例并没有明显的相关性.

硅藻影响桡足类生长和生殖的问题还远没有解决. 首先, 造成人们置疑传统食物链主导地位的原

因并非只是在实验室发现了硅藻对桡足类生殖的毒性. 在此之前, 随着微食物环的发现, 越来越多的研究表明很少有桡足类种类是完全的植食者, 它们的食谱中都或多或少地包含原生动、碎屑等<sup>[3]</sup>. 即便是硅藻水华期间, 桡足类的食物中仍然包括大量的非硅藻, 甚至是非植物成分, 而且非植物性食物可能在生长和生殖过程中起着至关重要的作用. 其次, 硅藻对桡足类的抑制作用除了产卵和孵化外, 还能影响到胚后发育甚至成体发育, 这些进而会影响到整个生态系统的物质循环和能量流动.

综上所述, 关于硅藻和桡足类的相互关系问题应当从两方面入手: 一方面是硅藻对桡足类生长和生殖的影响, 即硅藻或其次级代谢产物是怎样影响桡足类和影响到什么程度, 对于一些赤潮种类则与硅藻毒素(如: 软骨藻酸)能否通过桡足类富集和传递等有关. 另一方面是桡足类在自然界的摄食习惯, 即对硅藻、其他藻类、碎屑和原生动物等的选择性. 桡足类不同的摄食习性反映了它的营养需求, 是研究硅藻对桡足类的影响必需的参考和对照. 因此, 作者认为要理解硅藻和桡足类的相互作用不能孤立研究两者在实验室或者现场条件下互相影响的情况, 应当从生态系统的角度, 同时研究两者在整个系统中的作用.

2003-01-07 收稿, 2003-03-10 收修改稿

\* 国家重点基础研究发展规划(批准号: G1999043708)和中国科学院海洋研究所创新领域前沿项目资助课题

\*\* 联系人, E-mail: sunsong@ms.qdio.ac.cn

下面分别介绍硅藻对桡足类的伤害作用和桡足类的摄食策略这两方面研究的进展,希望通过分析能为今后的研究提供一些帮助.

## 1 硅藻的伤害作用

关于硅藻对桡足类的伤害作用虽然只是最近10年来才受到关注,但这些研究几乎涉及全球所有海区、各种不同体型大小的种类,而且这些种类也往往是各调查海区的优势种.目前最受关注的是几种温带优势桡足类,包括柱形宽水蚤(*Temora stylifera*)、典型背针胸刺水蚤(*Centropages typicus*)和荷兰氏哲水蚤(*Calanus helgolandicus*).

### 1.1 作用类型

硅藻对桡足类的抑制作用并非只限于发育的某个阶段或者某项指标.现有的研究表明它可能在生长发育的任何阶段对各种不同的生理过程发生作用.

**1.1.1 产卵和孵化** 最初是通过产卵率和孵化率的研究发现了硅藻对桡足类的伤害作用,迄今为止对它们研究的最多. Ban 等<sup>[4]</sup>总结了4种不同情况,即只抑制产卵率和孵化率其中的一个而另一个不受影响,还有两者同时受抑制或同时不受任何影响.在他们调查的16种桡足类中,产卵率受影响最大的从201个/(雌体·天)降低到只有1个/(雌体·天),而另一些则并没受影响,甚至略有提高;孵化率的情况也类似,最大时从100%降低到0,而另一些情况下却没有明显的变化.其他作者的结果也类似,如最常见的硅藻圆海链藻(*Thalassiosira rotula*),用它培养荷兰氏哲水蚤,有时只是抑制产卵或只是抑制孵化,另一些时候对两者同时有抑制作用;而 Chaudron 等<sup>[5]</sup>发现在浓度高的时候产卵率增加但孵化却受到抑制,在浓度低的时候则是产卵减少而孵化成功率增加.同一种硅藻对于不同的桡足类的影响作用也各不相同,如上述的圆海链藻,它同时还能抑制其他桡足类的产卵率和孵化率,但也有试验显示它能够促进柱形宽水蚤和典型胸刺水蚤产卵(表1).

不仅在实验室,在围隔中人工制造的硅藻水华期间也发现了上述的伤害作用,而且在不同情况下所受的影响也不尽相同.桡足类的产卵率和(或)孵化率都可能受到抑制,或者怀卵量和产卵率都没受影响但却出现了一定比例的畸形胚胎(表1).

**1.1.2 胚胎和胚后发育** 这方面的报道相对于于产

卵率和孵化率要少得多,而且主要集中在柱形宽水蚤和典型胸刺水蚤身上.前者在单独以硅藻为饵料时,几乎不能完成从卵到成体的生活史,而在以甲藻为饵料时成功的几率要高得多<sup>[6]</sup>.而对于后者,不同的试验者都证明硅藻饵料能够诱导产生畸形胚胎<sup>[7]</sup>.其他的研究中还观察到寿命缩短、生长率和性比降低等<sup>[8, 9]</sup>.与产卵率和孵化率一样,胚胎和胚后发育不仅在实验室以单种培养的硅藻为饵料时发生,在硅藻水华期间现场调查也发现了这种情况(表1).

虽然硅藻导致胚胎畸形的例子并不很多,但它却是硅藻伤害最直接的证据.在以前的研究中,紫外线和高温都会诱导产生畸形胚胎<sup>[22, 23]</sup>,而且它们同时也会伴随着孵化率降低.以上3种因素造成的胚胎畸形都没有什么特异性,大体上包括以下几种情况:胚胎发育过程异常终止、无节幼体身体残缺或者不对称等.这说明硅藻在特定情况下会产生和紫外线一样致命的伤害.

**1.1.3 其他** 硅藻对桡足类的抑制作用还表现在其他方面,如摄食、粪便产生率、同化效率等. Malej 和 Harris<sup>[12]</sup>观察到硅藻在对数生长期以后,胞外分泌高分子聚合物(主要是多糖)增多,会造成食物颗粒的聚集对桡足类摄食不利,因此会抑制桡足类的摄食率.随后研究发现不仅是聚合物的作用,这和硅藻本身的一些特性有关,汤氏纺锤水蚤(*Acartia tonsa*)摄食硅藻时粪便颗粒的产生率增加、颗粒的体积也增大,而且同化效率降低,而这些现象在生态学上是促进了硅藻固定的碳向底层转移<sup>[13]</sup>.

## 2 机制

抑制作用的机制非常复杂,到目前为止还没有一个准确的解释.一般认为伤害的方式有以下两种:

第一是营养缺乏,指硅藻不能完全提供生长发育所必需的营养物质,如:脂类、脂肪酸或氨基酸等,使得正常生理过程无法完成.最初人们多倾向于这种解释,因为(1)桡足类的卵通常含有较多的脂类物质<sup>[14]</sup>,所以必需脂肪酸很容易成为限制因素;(2)在其他海洋生物,包括甲壳类中曾经发现缺乏必需脂肪酸能导致产卵能力和孵化率降低以及胚胎畸形<sup>[15]</sup>.随后的研究虽然发现了营养缺乏的证据,但始终没有找到一种普遍适用的“必需营养物质”. Laabir 等<sup>[16]</sup>证明硅藻并不是通过缺乏氨基酸

才导致孵化失败的,他又证明也并非某种脂肪酸<sup>[17]</sup>.最关键的一点是,很多的研究发现不需要摄食硅藻,仅仅在饵料中添加硅藻的胞外分泌物或提取液也能抑制产卵或孵化,这种情况更像是化学物质伤害.

第二种是化学伤害,即硅藻次级代谢产物,如醛类、软骨藻酸和多糖,能够抑制桡足类的产卵或生长.表1中大多数的作者都倾向于这种作用机制.Miralto等<sup>[1]</sup>从3种硅藻圆海链藻、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)和优美伪菱形藻(*Pseudo-nitzschia delicatissima*)中分离鉴定了3种醛类,并且通过实验证实了它们对桡足类卵的孵化、海胆胚

胎发育时卵裂和某种细胞系的增殖有抑制作用.但这种伤害是以达到一定的浓度为前提的,至于在现实条件下能否达到这样的浓度还值得怀疑.软骨藻酸也是作为一种毒素出现的,在赤潮出现的时候这种毒素会被动物富集,并有可能危及人类的健康.研究显示加拿大有一种产生该毒素的硅藻尖刺伪菱形藻(*Pseudo-nitzschia pungens*),和不产毒素硅藻相比并没有对产卵率、孵化率等造成伤害<sup>[18]</sup>.多糖多数情况下出现在胞外分泌物中,而胞外分泌物在最近的研究中被证明对产卵和孵化没有毒性<sup>[19]</sup>.多糖的作用更多是对食物颗粒起聚集作用,使得桡足类无法摄食.

表1 10年来关于硅藻对桡足类伤害作用的主要研究结果

桡足类	食物类型	对照食物类型	影响作用类型	地点
<i>Temora stylifera</i>	<i>Thalassiosira rotula</i>	<i>Isochrysis galbana</i>	硅藻饵料幼体死亡率增加,不能完成生活史;雌体长时间摄食硅藻后产出的卵易发育畸形 <sup>[6]</sup>	室内
	<i>Skeletonema costatum</i>	<i>Prorocentrum minimum</i>		
	<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	<i>Oxryrhis marina</i>		
	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	甲藻	同时抑制产卵和孵化 <sup>[20][4]</sup>	室内
	<i>S. costatum</i>			
	<i>P. tricornutum</i>			
	<i>T. rotula</i>	<i>P. minimum</i>	硅藻使卵的发育能量和成体寿命降低,同时粪便产生率升高 <sup>[8]</sup>	室内
	<i>S. costatum</i>	<i>P. minimum</i>	抑制产卵率,但孵化率不受影响 <sup>[4]</sup>	室内
	<i>T. rotula</i>	甲藻	抑制孵化率,产卵率不受影响 <sup>[4]</sup>	室内
	<i>T. rotula</i>	<i>P. minimum</i> 、两种混合或间隔	硅藻喂养时产卵率高,孵化率低;混合或间隔喂养能减缓但不能消除硅藻对孵化率的抑制 <sup>[21]</sup>	室内
<i>Centropages typicus</i>	<i>P. tricornutum</i>	甲藻	同时抑制产卵和孵化 <sup>[4]</sup>	室内
	<i>T. rotula</i>			
	<i>P. tricornutum</i>	<i>P. minimum</i>	硅藻饵料降低孵化率,但产卵率只和藻类细胞大小有关;高浓度硅藻提取液同样抑制孵化 <sup>[22]</sup>	室内
	<i>T. rotula</i>	<i>Gonyaulax polyedra</i>		
	<i>T. weissflogii</i>	<i>Hymenomonas elongata</i>	硅藻饵料导致生长率和降低性比;混合饵料能够提高产卵率和孵化率 <sup>[9]</sup>	室内
<i>Calanus helgolandicus</i>	<i>T. rotula</i>	<i>P. minimum</i>	产卵量和孵化率都受硅藻抑制;硅藻提取液能够抑制胚胎发育 <sup>[7]</sup>	室内
	<i>T. rotula</i>	<i>P. minimum</i>	硅藻浓度高时,产卵增加孵化受抑制;反之则产卵减少孵化成功率增加;孵化抑制和粪便产生率成正比 <sup>[5]</sup>	室内
	<i>P. tricornutum</i>			
	<i>T. rotula</i>	甲藻	硅藻或包含高浓度硅藻的饵料抑制产卵率和孵化率;单独硅藻比甲藻培养时卵被雌体捕食的概率增加 <sup>[4][23]</sup>	室内
	<i>P. tricornutum</i>			
	<i>Coscinodiscus curvatulus</i>			
	<i>S. costatum</i>	甲藻	抑制产卵,孵化率不受影响 <sup>[4]</sup>	室内
	<i>Cylindrotheca closterium</i>			
	<i>T. rotula</i>	甲藻	抑制孵化 <sup>[4]</sup>	室内
	<i>T. weissflogii</i>			
<i>T. rotula</i>				
	<i>P. tricornutum</i>	<i>P. minimum</i>	硅藻饵料降低孵化率 <sup>[5]</sup>	室内
	硅藻水华期的自然食物组合	甲藻-微型浮游动物水华期的食物组合	食物中硅藻占主导时生长率受到抑制,硅藻浓度高时,孵化率也降低 <sup>[24]</sup>	Mesocosm
	浮游植物水华期的食物组合	不同季节对比	孵化率降低,畸形胚胎发生频率升高 <sup>[25]</sup>	Off Roscoff
	硅藻	自然食物组合	硅藻并没有降低产卵率,反而甲藻有抑制作用 <sup>[2]</sup>	English Channel

续表 1

桡足类	食物类型	对照食物类型	影响作用类型	地点
<i>C. finmarchicus</i>	<i>T. nordenskioldii</i> <i>Navicula spp</i>		卵的发育能力降低, 或者不能孵化或者发育畸形; 坏卵率与硅藻浓度和对硅藻的摄食率成正比 <sup>[26]</sup>	室内
	<i>S. costatum</i>	<i>P. minimum</i>	对产卵和孵化都没有影响 <sup>[4]</sup>	室内
	<i>T. weissflogii</i>	自然食物和过滤海水	孵化率降低 <sup>[27]</sup>	Northwest Atlantic
<i>Acartia tonsa</i>	<i>S. costatum</i> 水华 <i>Chaetoceros debilis</i>	<i>Coccolithophore</i> 水华	产卵率明显降低 <sup>[28]</sup> 产卵和孵化都受到抑制, 但提取液只有高浓度时才有抑制作用 <sup>[29]</sup>	Mesocosm 室内
	<i>T. weissflogii</i> <i>T. rotula</i> <i>P. tricornutum</i> 提取液		对产卵和孵化都没有影响 <sup>[19]</sup>	室内
	<i>Pseudo-nitzschia multiseriis</i>	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	对产卵和孵化都没有影响 <sup>[18]</sup>	室内
<i>C. pacificus</i>	<i>C. difficilis</i> <i>Ditylum brightwelli</i> <i>T. weissflogii</i>	<i>P. minimum</i>	硅藻导致产生不能发育的卵, 产生畸形胚胎, 降低孵化率 <sup>[30]</sup>	室内
	<i>A. clausi</i>	<i>T. rotula</i>	<i>P. minimum</i>	产卵率、孵化率和粪便产生率均受硅藻抑制; 高浓度的提取液降低孵化率 <sup>[31]</sup>
<i>T. rotula</i> <i>P. tricornutum</i> <i>S. costatum</i>		甲藻	同时抑制产卵率和孵化率 <sup>[4]</sup>	室内
<i>Pseudocalanus newmani</i>		硅藻水华期	对怀卵量和孵化都没有影响, 产生畸形无节幼体 <sup>[32]</sup>	Funka Bay
<i>T. longicornis</i>	<i>Pseudo-nitzschia multiseriis</i>	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	对产卵和孵化都没有影响 <sup>[18]</sup>	室内

注: 室内表示被试种类为室内培养种群或原文中未明确实验地点. 拉丁名/中文名对照(按字母顺序排列)

*Acartia clausi* 克氏纺锤水蚤; *Calanus finmarchicus* 飞马哲水蚤; *Calanus pacificus* 太平洋哲水蚤; *Chaetoceros debilis* 柔弱角毛藻; *Chaetoceros curvisetus* 旋链角毛藻; *Coscinodiscus curvatulus* 弓束圆筛藻; *Cylindrotheca closterium* 新月筒柱藻; *Ditylum brightwelli* 布氏双尾藻; *Gonyaulax polyedra* 多边膝沟藻; *Gymnodinium sanguinium* 红色裸甲藻; *Hymenomonas elongata* 鞭毛藻; *Isochrysis galbana* 球等鞭金藻; *Lingulodinium polyedra* 多边化石涡鞭毛藻; *Navicula spp* 舟形藻属; *Oxyrrhis marina* 海洋尖尾藻; *Phaeodactylum tricornutum* 三角褐脂藻; *Prorocentrum minimum* 小型原甲藻; *Pseudocalanus newmani* 纽氏伪哲水蚤; *Pseudo-nitzschia multiseriis* 多列伪菱形藻; *Skeletonema costatum* 中肋骨条藻; *Strombidium sulcatum* 具沟急游虫; *Temora longicornis* 长角宽哲水蚤; *Thalassiosira rotula* 圆海链藻; *T. nordenskioldii* 诺登海链藻; *T. weissflogii* 威氏海链藻

事实上, 以上两种机制目前都只停留在假设的阶段, 还有一些现象用以上两种假设都不能解释, 例如硅藻提取液对汤氏纺锤水蚤孵化率的影响可以在充气的条件下消失<sup>[33]</sup>, 这种抑制很可能是溶解氧降低的结果. 要想证明化学或者营养缺乏伤害的发生, 观察到母体身上发生的组织结构变化是最直接的证据, 这也是目前最缺乏的. Laabir 等<sup>[17]</sup>以 3 种甲藻闪光原甲藻(*Prorocentrum micans*)、*Lingulodinium polyedra* 和 *Gymnodinium sanguinium* 和两种硅藻圆海链藻和三角褐脂藻(*Phaeodactylum tricornutum*)培养柱形宽水蚤时, 尽管产卵率和孵化率都受到影响, 却没有观察到雌、雄性的生殖腺出现微结构上的变化. 但 Buttino 等<sup>[34]</sup>观察到三角褐脂藻的水溶性提取液能影响海胆胚胎发育时微管蛋白的组装. 同时 Lacoste 等<sup>[29]</sup>也在海兰氏哲水蚤身上找到了证据, 硅藻抑制产卵和孵化的同时观察到卵母细胞的发育受到阻滞, 停留在 OS2 和 OS3 阶段,

作者把这种阻滞作用归结为缺乏某种营养元素.

### 3 桡足类的摄食策略

硅藻的伤害作用多数是实验室内的结果, 而生态学家真正关心的是如何将这种作用推广到自然条件下, 圆满地解释其现实的和潜在的影响. 实际上, 硅藻的次级代谢产物不容易在自然生态系统中造成伤害, 因为产毒硅藻的种类较少, 而且即便产毒也很难达到实验室研究的水平. 人们更重视硅藻导致营养缺陷的可能性及其对生态系统物质循环和能量流动的影响.

从摄食的角度, 浮游植物的影响作用包括营养缺陷 (nutritional insufficiency)、抑制摄食 (deterrence) 和产生毒素 (toxicity) 3 种<sup>[35]</sup>. 避免营养缺陷最有效的方法就是食物的多样化, 而且很可能桡足类就是这样做的. 桡足类不仅能够摄食浮游植物、微型浮游动物和碎屑等多种食物类型, 而且能够根

据食物的粒径和营养质量进行选择。野外研究发现桡足类对食物的选择性会随着季节变化或发育时期而改变<sup>[36, 37]</sup>, 实验室用特定的食物组合喂养桡足类, 发现它们在不同的发育期有不同的嗜好<sup>[9]</sup>。抑制摄食和产生毒素两种作用方式往往很难准确区分, 因为一些次级代谢产物, 如软骨藻酸, 可以只是抑制摄食并不产生其他伤害, 而特定情况下对于特定种类也可能既抑制摄食又能作为毒素富集<sup>[38]</sup>并影响一些生理功能。而桡足类能否主动选择或拒绝这些食物, 它是通过化学感应还是物理感应, 迄今尚无定论<sup>[39]</sup>。能够肯定, 以上作用在现实情况下出现的频率都相当小。

现有的研究表明: (1) 桡足类食物的多样性是一条必然的规律; (2) 对某种食物类型摄食的比例和该类型食物现场的丰度并没有固定关系。这样一种进化的摄食策略使桡足类可以通过改变食谱来适应各种条件, 即便是食物极度缺乏, 摄食的总数量受到限制, 仍然可以获得完善合理的营养供应, 不会因为缺少某种成分而阻碍生长和生殖。同时, 桡足类的食物选择并不是随心所欲的, 它是环境中食物数量与质量以及它们自身的生理需求共同作用的结果。以汤氏纺锤水蚤为例, 当食物颗粒中有机氮含量增加时, 它的摄食率和产卵率会相应地增加, 而且它对蛋白质的吸收速率要比其他物质快; 另一个方面, 桡足类对不同营养物质的需求会随着年龄、季节和生理状态的不同而改变。它在幼体时期因为身体生长需要摄入大量的蛋白质, 但到成体期可能需要将大量的碳转化成脂类的形式<sup>[40]</sup>。食物浓度高的时候桡足类可以选择食物, 但食物稀少的时候最大可能的摄食成了它们惟一的选择<sup>[41]</sup>。例如, 单独用三角褐脂藻培养汤氏纺锤水蚤时并没有发现它具有毒性, 但当将此时的和用混合饵料培养时的摄食率相比较就会发现它其实是一种摄食抑制剂<sup>[35]</sup>。也就是说它的摄食策略应当同时满足两点: 最大可能地获取那些数量稀少但非常重要的营养成分, 和同时满足自身生理和当前的营养需要<sup>[42]</sup>。

#### 4 讨论与结论

从表1不难看出, 硅藻的伤害作用大部分是实验室内的结果, 现场观察到的抑制作用无论在发生频率还是作用程度都小得多。同时在桡足类摄食的研究中, 食物的选择性和食物组成的多元化越来越明显, 其生态意义也越来越显著, 而实验室内的单

种培养明显和这一趋势相背离。因此, 人们不必担心硅藻会在自然界造成桡足类种群补充率的降低或是密度下降, 实验室观察到的硅藻抑制作用只是摄食调控策略失效的特例。人们在实验室培养桡足类时更应注意食物的多样性。

但这并不是要否定硅藻—桡足类相互作用的生态意义, 相反它还应当受到更进一步的注意。首先, 这种相互作用使我们认识到海洋生态系统的营养结构更加复杂, 甚至一些已经形成的观点也不得不重新审视。其次, 硅藻的营养学特性很可能会提高海洋中有机碳的垂直沉降速度。因为桡足类对硅藻的同化效率较低, 摄食以后很快形成较大的粪便颗粒连同未被消化的硅藻一起沉降到海底<sup>[13]</sup>。这对于研究全球碳通量有着重要的意义。第三, 随着富营养化和硅藻赤潮频增, 我们不仅要研究硅藻赤潮如何影响浮游动物进而影响上层鱼类, 而且必须面对硅藻毒素可能通过桡足类摄食富集的问题。

硅藻—桡足类相互作用的复杂性固然是至今尚无完整结论的重要原因, 同时以前研究中存在的一些问题也是不容忽视的: (i) 没有形成统一的研究方法, 试验的初始条件也不尽相同, 所以结果之间可比性较差。以最常见的产卵率和孵化率为例, 它们本身会受到食物之外的多种因素的制约, 温度、摄食历史和培养方法都会带来一定的误差。作为食物的室内培养硅藻在生长的不同时期其物理、化学性质也大不相同。一般来讲, 指数生长期的细胞比较健康, 相对适合于作为食物, 之后胞外分泌物会增加, 而进入腐败期因酸败产生脂肪酸, 对生殖造成伤害<sup>[43]</sup>。另外培养基中的配方, 如C/N、N/P等含量比都会造成硅藻营养价值上的偏离, 也会影响摄食选择<sup>[44]</sup>。(ii) 研究的水平多数是以某种硅藻为单位研究其作用的性质, 而研究摄食策略时需要从某一种具体的营养物质, 甚至某种元素的水平出发研究其营养动力学。因为不同营养物质的吸收可能存在相互影响, 所以仅仅从种的水平上评价某种硅藻对桡足类的影响就会增加结果的不确定性。(iii) 目前的试验多以甲藻或纤毛虫作为对照在研究硅藻的抑制作用, 很少考虑和实际水平之间的差距。

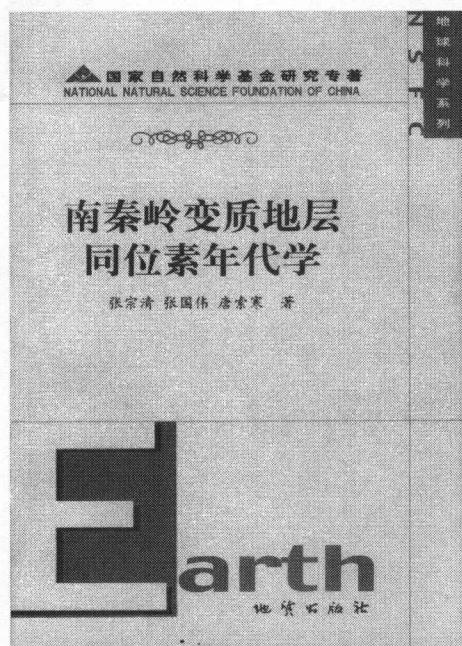
只有严格控制实验条件, 结果才会具有更好的可比性。另外, 深入研究桡足类自身的物质代谢规律和营养动力学是更好进行这方面工作的基础。最近也进行了一些有益的尝试: (i) 毒素(如麻痹性贝毒毒素PSP)在桡足类体内的代谢, 即成体吸收的

毒素有多少被分解代谢, 有多数传递到了卵或幼体当中去<sup>[45]</sup>; (ii) 以特异性脂肪酸为指示物研究摄食的选择性, 因为不同种类的浮游植物具有特异性的脂肪酸, 可以通过监测这些脂肪酸了解桡足类摄食的选择性和营养动力学. 以后应当加强这方面的研究, 因为它事关资源可持续利用、海洋碳循环和生态健康, 将是未来一段时间内海洋生态学研究的热点问题.

参 考 文 献

- 1 Miralto A, et al. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. *Nature*, 1999, 402: 173
- 2 Irigoien X, et al. The influence of diatom abundance on the egg production rate of *Calanus helgolandicus* in the English Channel. *Limnol Oceanogr*, 2000, 45(6): 1433
- 3 Mauchline J, *Advances in Marine Biology Volume 33, The Biology of Calanoid Copepods*. London: Academic Press, 1998, 149
- 4 Ban S, et al. The paradox of diatom-copepod interactions. *Mar Ecol Prog Ser*, 1997, 157: 287
- 5 Chaudron Y, et al. Is hatching success of copepod eggs diatom density-dependent? *Mar Ecol Prog Ser*, 1996, 144: 185
- 6 Carotenuto Y, et al. Is postembryonic development in the copepod *Temora stylifera* negatively affected by diatom diets? *J Exp Mar Biol Ecol*, 2002, 276(1-2): 49
- 7 Poulet S A, et al. Do diatoms arrest embryonic development in copepods. *Mar Ecol Prog Ser*, 1994, 111: 79
- 8 Ianora A, et al. Egg viability in the copepod *Temora stylifera*. *Limnol Oceanogr*, 1993, 38: 1615
- 9 Bonnet D, et al. Development and egg production in *Centropages typicus* (Copepoda: Calanoida) fed different food types: A laboratory study. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 224: 133
- 10 Naganuma T, et al. Photoreactivation of UV-induced damage to embryos of a planktonic copepod. *J Plankton Res*, 1997, 19: 783
- 11 张光涛, 等. 度夏过程中温带对中华哲水蚤生殖的伤害作用. *海洋与湖沼*, 2002, 浮游动物研究专辑: 85
- 12 Malej A, et al. Inhibition of copepod grazing by diatom exudates—a factor in the development of mucus aggregates. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 96: 33
- 13 Besiktepe S, et al. Coupling of ingestion and defecation as a function of diet in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 229: 151
- 14 Gatten, et al. On the nutrition and metabolism of zooplankton. XIV. Utilization of lipid by *Calanus helgolandicus* during maturation and reproduction. *J Mar Biol Assoc UK*, 1980, 60: 391
- 15 Harrison K E, et al. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: A review. *J Shellfish Res*, 1990, 9: 1
- 16 Laabir M, et al. Effect of diet on levels of amino acids during embryonic and naupliar development of the copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar Biol*, 1999, 134: 89
- 17 Laabir M, et al. Effect of specific dinoflagellate and diatom diets on gamete ultrastructure and fatty acid profiles of the copepod *Temora stylifera*. *Mar Biol*, 2001, 138: 1241
- 18 Lincoln J A, et al. Feeding, egg production, and egg hatching success of the copepods *Acartia tonsa* and *Temora longicornis* on diets of the toxic diatom *Pseudo-nitzschia multiseries* and the non-toxic diatom *Pseudo-nitzschia pungens*. *Hydrobiologia*, 2001, 453(1-3): 107
- 19 Tang K W, et al. Phytoplankton inhibition of copepod egg hatching: test of an exudate hypothesis. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 209: 197
- 20 Ianora A, et al. A comparative study of the inhibitory effect of diatoms on the reproductive biology of the copepod *Temora stylifera*. *Mar Biol*, 1995, 121: 533
- 21 Turner J T, et al. Decoupling of copepod grazing rates, fecundity and egg-hatching success on mixed and alternating diatom and dinoflagellate diets. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 220: 187
- 22 Miralto A, et al. Food type induces different reproductive responses in the copepod *Centropages typicus*. *J Plankton Res*, 1995, 17: 1521
- 23 Kang H K, et al. Reproductive success in *Calanus helgolandicus* as a function of diet and egg cannibalism. *Mar Ecol Prog Ser*, 2000, 201: 241
- 24 Nejtgaard J C, et al. Zooplankton growth, diet and reproductive success compared in simultaneous diatom- and flagellate-microzooplankton-dominated plankton blooms. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 221: 77
- 25 Laabir M, et al. Reproductive response of *Calanus helgolandicus*. 2. *In situ* inhibition of embryonic development. *Mar Ecol Prog Ser*, 1995, 129: 97
- 26 Starr M. et al. Effects of diatom diets on the reproduction of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus*. *Sarsia*, 1999, 84(5-6): 379
- 27 Campbell R W, et al. Viability of *Calanus finmarchicus* eggs *in situ*: does the presence of intact phytoplankton reduce hatching success? *ICES J Mar Sci*, 2000, 57(6): 1780
- 28 Nejtgaard J C, et al. Feeding and reproduction by *Calanus finmarchicus*, and microzooplankton grazing during mesocosm blooms of diatoms and the coccolithophore *Emiliania huxleyi*. *Mar Ecol Prog Ser*, 1997, 147: 197
- 29 Lacoste A, et al. New evidence of the copepod maternal food effects on reproduction. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2001, 259: 85
- 30 Uye S. Induction of reproductive failure in the planktonic copepod *Calanus pacificus* by diatoms. *Mar Ecol Prog Ser*, 1996, 133: 89
- 31 Ianora A, et al. The diatom *Thalassiosira rotula* affects reproductive success in the copepod *Acartia clausi*. *Mar Biol*, 1996, 125: 279
- 32 Ban S H, et al. *In situ* egg production and hatching success of the marine copepod *Pseudocalanus newmani* in Funka Bay and adjacent waters off southwestern Hokkaido, Japan: associated to diatom bloom. *J Plankton Res*, 2000, 22: 907
- 33 Jonasdottir S H, et al. Copepod recruitment and food composition:

- Do diatoms affect hatching success? *Mar Biol*, 1996, 125: 743
- 34 Buttino I, et al. Water soluble extracts of the diatom *Thalassiosira rotula* induce aberrations in embryonic tubulin organization of sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Mar Biol*, 1999, 134: 147
- 35 Colin S P, et al. Testing for toxic effects of prey on zooplankton using sole versus mixed diets. *Limnol Oceanogr*, 2002, 47(5): 1430
- 36 Meyer B, et al. Feeding rates and selectivity among nauplii, copepodites and adult females of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. *Helgoland Mar Res*, 2002, 56(1): 169
- 37 Gasparini S, et al. Mesozooplankton grazing during the *Phaeocystis globosa* bloom in the southern bight of the North Sea. *J Sea Res*, 2000, 43(3-4): 345
- 38 Shaw B A, et al. Feeding deterrent and toxicity effects of apo-fucoanthinoids and phycotoxins on a marine copepod (*Tigriopus californicus*). *Mar Biol*, 1997, 128: 273
- 39 Teegarden G J. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content. *Mar Ecol Prog Ser*, 1999, 181: 163
- 40 Roman M R. Pathway of carbon incorporation in marine copepods: effects of developmental stage and food quality. *Limnol Oceanogr*, 1991, 36: 796
- 41 Cowles T J. The feeding response of copepods from the Peru upwelling system: Food size selection. *J Mar Res*, 1979, 13: 601
- 42 Kleppel G S. On the diets of calanoid copepods. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 99: 183
- 43 Jonasdottir S H, et al. Diet composition and quality for *Calanus finmarchicus* egg production and hatching success off southwest Iceland. *Mar Biol*, 2002, 140: 1195
- 44 Jones R H, et al. Effect of food quality on carbon and nitrogen growth efficiency in the copepod *Acartia tonsa*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 235: 147
- 45 Guisande C, et al. Fate of paralytic shellfish poisoning toxins ingested by the copepod *Acartia clausi*. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 240: 105



### 国家自然科学基金研究专著

《南秦岭变质地层同位素年代学》张宗清等 编著

地质出版社 定价：48.00 元

横亘我国中部的秦岭山脉是我国自然地理的分界线，也是亚洲东部两个最大板块——中朝克拉通华北板块和扬子克拉通板块的结合处，在我国大地构造格局中占着十分重要地位。出露该造山带南部南秦岭的变质地层的形成时代长期争论，是我国地质学界关注而没有彻底解决的基础课题。本书是“八·五”、“九·五”期间，国家自然科学基金资助的多个有关项目的研究成果的总结。全书十六章，系统介绍了南秦岭各变质地层单元不同年代学方法所获得的年龄结果，讨论了南秦岭变质地层形成的年龄特点、地壳增生期次和时间、物质组成特征、秦岭下部岩石圈地幔 Nd 同位素组成和演化、地区遭受重大变质事件时间及对构造演化机制的认识等方方面面，并与北秦岭进行了比较。

本书可供地质、地球化学领域科研工作者和地质类院校有关专业的师生作为工具书参考。