

光照在东海近海东海原甲藻赤潮发生中的作用

孙百晔^{1,2,3}, 王修林^{1,2 *}, 李雁宾^{1,2,3}, 王长友^{1,2}, 王爱军⁴, 梁生康^{1,2}, 张传松^{1,2}

(1. 中国海洋大学化学化工学院海洋化学理论与工程技术教育部重点实验室, 青岛 266100; 2. 中国海洋大学海洋污染生态化学实验室, 青岛 266100; 3. 中国海洋大学环境科学与工程学院, 青岛 266100; 4. 国家海洋标准计量中心, 天津 300112)

摘要: 利用船基现场培养实验和模型计算的方法, 通过对东海原甲藻生长的光照效应和海水中光照最适宜生长水层的分析, 研究了光照在东海近海东海原甲藻赤潮孕育和发生中的作用。结果表明, 东海原甲藻生长与光照的关系可用 Steele 方程描述, 其生长的最适光照强度 (I_{opt}) 为 $(38.2 \pm 3.8) \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, 比其它几种常见赤潮藻的 I_{opt} ($40 \sim 133 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$) 低, 适应低光照的能力使东海原甲藻在高混浊海水中形成赤潮更具优势。东海近海光照最适宜东海原甲藻生长的水层厚度, 由近岸向远岸逐渐增加, 在赤潮高发区一般在 $5 \sim 10 \text{ m}$, 而且位于水深 $3 \sim 15 \text{ m}$ 的次表层水层内。赤潮在“赤潮高发区”这个特定海域发生是水体光照和营养盐权衡的结果, 而次表层光照最适的特性是导致春季次表层孕育赤潮的重要因素之一。

关键词: 东海原甲藻; 赤潮; 光照; 东海

中图分类号: X55; Q949.27 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2008)02-0362-06

Effects of Irradiance on Blooms of the Dinoflagellate *Prorocentrum Donghaiense* Lu in the Coastal Area in East China Sea

SUN Bai-ye^{1,2,3}, WANG Xiu-lin^{1,2}, LI Yan-bin^{1,2,3}, WANG Chang-you^{1,2}, WANG Ai-jun⁴, LIANG Sheng-kang^{1,2}, ZHANG Chuan-song^{1,2}

(1. Key Laboratory of Marine Chemistry Theory and Technology, Ministry of Education, College of Chemistry and Chemical Engineering, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 2. Marine Pollution Eco-Chemistry Laboratory, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 3. College of Environment Science and Engineering, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 4. National Center of Ocean Standard and Metrology, Tianjin 300112, China)

Abstract: With field culture experiments and model calculations, the natural-light-dependent growth and the optimal light layers in sea water for growth of red tide dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* Lu were studied in order to analyze the role of light on algal blooms in the coastal area in East China Sea in spring. The results show that the relationship of growth and light can be well described by Steele's equation, and the optimal light intensity (I_{opt}) of *P. donghaiense* is $(38.2 \pm 3.8) \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, which is lower than I_{opt} for several other red tide algae ($40 \sim 133 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$), meaning that *P. donghaiense* may have an advantage when developing blooms in turbid environments where solar irradiance is easily attenuated. The optimal light layers for *P. donghaiense* growth are thicker offshore than inshore, and the thickness of optimal light layers in the subsurface water usually in $3 \sim 15 \text{ m}$ in depth is about $5 \sim 10 \text{ m}$ in the red tide area. The trade-off of light and nutrient fitness results in blooms in the so-called red tide area, and the light-optimum characteristic of the subsurface water is an important factor for the subsurface bloom development in spring.

Key words: *Prorocentrum donghaiense*; red tides; irradiance; East China Sea

近海赤潮已经成为制约海洋可持续发展的严重环境问题之一^[1,2], 在我国东海近海海域每年春夏之交均发生大规模的东海原甲藻 (*Prorocentrum donghaiense* Lu) 赤潮^[3,4], 已造成严重的环境问题和经济损失。国内外研究均表明光照是影响赤潮, 尤其是高混浊海域 (如东海近海) 赤潮发生的关键环境因子之一^[3,5~11]。然而目前只能定性地分析光照在海区赤潮发生中的作用, 尚不能比较精确地给出光照适宜赤潮藻生长的海域和水层, 从而限制了对赤潮孕育及发生机制的深入认识和对赤潮危害的防治工作。为此, 本研究通过多次现场培养实验, 系统探讨了东海原甲藻生长与光照强度的关系, 并结合生长

的光照效应模型, 对东海近海东海原甲藻生长的光照环境进行了定量分析, 以期对深入分析和解决我国东海近海春季东海原甲藻赤潮的发生提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验藻种和实验海水

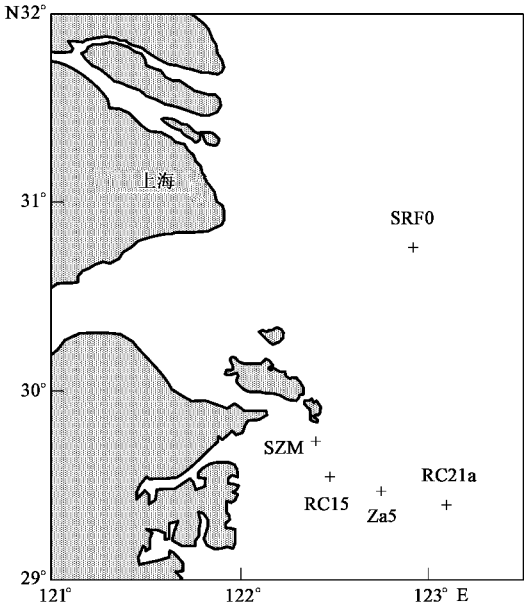
收稿日期: 2007-03-30; 修订日期: 2007-06-13

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (973) 项目 (2001CB409703); 国家自然科学基金项目 (40376033); 国际科技合作重点项目 (2004DFA03600)

作者简介: 孙百晔 (1977~), 男, 博士研究生, 讲师, 主要研究方向为赤潮发生的生态学机制, E-mail: bys298@yahoo.com.cn

* 通讯联系人, E-mail: xlwang@mail.ouc.edu.cn

为使培养的生物及理化环境与海区一致,实验所用的东海原甲藻藻种和培养基均采自现场表层海水.2004~2006年春季先后在东海赤潮高发区进行了5次现场培养实验,取水站位如图1.



“+”为站位位置,附近的字母(数字)为站位名称

图1 各次培养的取水站位

Fig.1 Stations collecting sea water for cultures

1.2 实验方法

在目标藻为优势种时取水培养,海水经 200 μm 的筛网过滤后,添加 NaH₂PO₄ 和 NaNO₃,使磷、氮的最终浓度分别为 2 μmol·dm⁻³和 32 μmol·dm⁻³.混匀后分装入 5 L 无色 PET 瓶中,分别套白色、黑色纱布袋或锡纸调节透光率为水面光强的 100%、80%、60%、40%、20% 和 0(2006 年春季的培养为 100%、60%、20% 和 0),封住瓶口,置于甲板上海水流水浴(4 m×2 m×1.5 m)中,以自然光为光源进行培养,每天摇瓶 3~4 次,以保持气体溶解量和防止藻体凝结.之后每隔 24 h 在样品摇匀后取样,培养至浮游植物生长的下降期.各次培养的环境因子如表 1.浮游植物样品用 Lugol 碘液固定,在光学显微镜下用 0.5 mL 的计数框进行定量计数.

表 1 各次现场培养实验的 PAR、盐度和水温

Table 1 PAR, salinity and water temperature of culture experiments

培养站位	培养时间/年.月	I/W·m ⁻²	盐度/‰	水温/℃
RC15	2004-05	109±26	30	20.8±2.1
RC21a	2004-05	109±26	31	20.8±2.1
SZM	2005-04	123±22	29	22.4±1.9
SRF0	2005-05	126±21	29	23.0±1.1
Za5	2006-05	115±21	29	21.1±2.2

1.3 数据处理

各光照强度处理下东海原甲藻生长的终止生物量(final biomass, B_f)根据王修林等^[12]的方法求得.培养期间及 2000~2006 年春季东海海面平均太阳总辐射数据由 NCEP 再分析资料^[13]提供.本研究中的光照强度(light intensity, I)指 400~700nm 的光合有效光(photosynthetically active radiation, PAR)的强度,PAR 强度占太阳总辐射的比例系数取 0.47^[14].数据的非线性拟合使用 Origin 7.0 软件(OriginLab Corporation, U.S.A.).

2 结果与分析

2.1 东海原甲藻生长与光照强度的关系

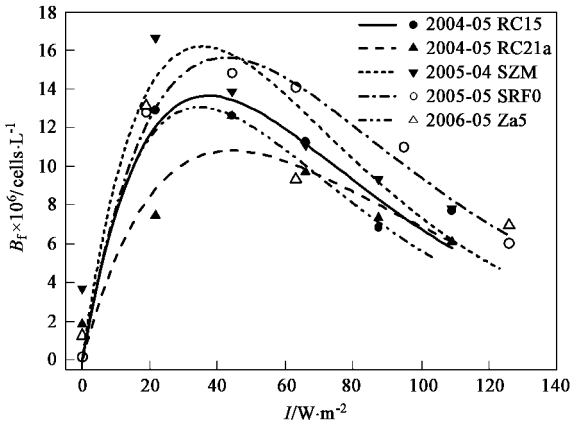
春季 5 次现场培养实验表明,随光照强度的增加,东海原甲藻的终止生物量(B_f)均呈先升高后降低的不对称倒“V”形变化特征(图 2),即 I 在生长的最适光照强度(optimal light intensity, I_{opt})左右时 B_f 最大,在低于 I_{opt} 时, B_f 随 I 的增强而迅速升高,在高于 I_{opt} 时, B_f 则随 I 的增强而缓慢下降.

浮游植物生长的 B_f 和 I 的关系一般符合 Steele 方程^[15,16]:

$$B_f = B_{f(max)} \frac{I}{I_{opt}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{opt}}\right) \tag{1}$$

式中, B_f 和 I_{opt} 分别为生长的终止生物量(10^3 cells·L⁻¹)和最适光照强度(W·m⁻²), $B_{f(max)}$ 为 I_{opt} 时的终止生物量(10^3 cells·L⁻¹), I 为 PAR 强度(W·m⁻²).

根据方程(1)应用非线性拟合技术,可得到各次



数据点为实验数据,曲线为方程(1)拟合结果;

图例所示为 5 次培养的时间和站位

图2 东海原甲藻在不同光照强度(I)下的终止生物量(B_f)

Fig.2 Final biomass (B_f) of *P. donghaiense* under a variety of PAR intensities (I)

培养实验条件下,东海原甲藻生长的 B_f/I 曲线(图 2),与实验数据存在显著的线性相关关系($R^2 = 0.92 \pm 0.05$, $p < 0.05$),进而可得到相应最适光照强度(表 2).结果表明,5 次培养实验东海原甲藻生长的 I_{opt} 在 $34.5 \sim 44.1 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 之间,平均为 $(38.2 \pm 3.8) \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$.

表 2 用方程(1)对各次培养实验 B_f/I 曲线拟合得到的 I_{opt} 及 R^2 、 p 值

Table 2 I_{opt} , R^2 , and p values obtained after fitting B_f/I data to equation (1)

参数	RC15	RC21a	SZM	SRF0	Za5
$I_{opt}/\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$	37.2	44.1	35.4	39.6	34.5
R^2	0.942	0.887	0.845	0.982	0.927
p	0.001	0.005	0.010	0.000 1	0.037

2.2 光照适宜度计算模型

如图 2 所示,光照强度变化,东海原甲藻终止生物量(B_f)随之变化, I_{opt} 附近的 B_f 最大,高于或低于 I_{opt} 的 B_f 均降低.这样,用 B_f 的相对变化,即任意光照强度下的 B_f 占 I_{opt} 时 B_f 的比例,可以定量表征水下光照强度对生长的适宜程度:

$$LF = \frac{B_f}{B_{f(\max)}} = \frac{I}{I_{opt}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{opt}}\right) \quad (2)$$

为方便表述,可将 LF 称作光照适宜度(light fitness, LF), $LF \in [0, 1]$, 其中 LF 值越接近 1 表示光照强度越适宜生长,越接近 0 表示光照的限制越强.水下光照强度和深度的关系可用下式描述^[17,18]:

$$I = I_0 \exp(-kZ) \quad (3)$$

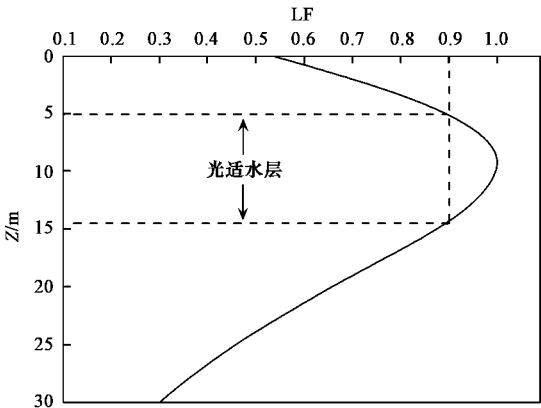
$$k = \frac{1.51}{SDD} \quad (4)$$

式中, I 为水深 Z (m) 处的 PAR 强度 ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$), I_0 为海面吸收的 PAR 强度 ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$), k 为水体的光衰减系数(extinction coefficient, m^{-1}), SDD 为海水的透明度(secchi disc depth, m).

这样,结合方程(3)和(4),方程(2)可以转化为:
$$LF(Z) = \frac{I_0}{I_{opt}} \exp \times \left[1 - \frac{I_0}{I_{opt}} \exp\left(-1.51 \frac{Z}{SDD}\right) - 1.51 \frac{Z}{SDD} \right] \quad (5)$$

可见在特定时间特定站位,某种藻的光照适宜度 LF 是水深 Z 的函数,随水深的增加,LF 先升高后降低(图 3).鉴于 LF 越接近 1,水层光照越适宜浮游植物生长,这里将 B_f 不低于 90% $B_{f(\max)}$ (即 $LF \geq 0.9$) 的水层视为最适宜生长的水层,为了便于表述,将此水层称作光适水层(optimal light layer),如图 3

所示.而水深 Z 处 LF 值的大小又由 I_0 、 I_{opt} 和 SDD 决定.



实线表示 LF, 计算参数为: $I_0 = 98.7 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$,
 $I_{opt} = 38.2 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, $SDD = 15 \text{ m}$

图 3 光照适宜度(LF)随水深(Z)的变化曲线

Fig.3 Changes of light fitness (LF) with water depth (Z)

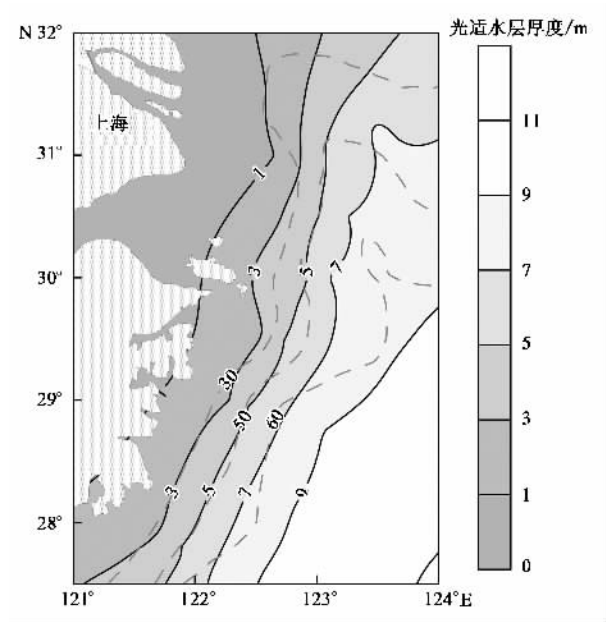
2.3 春季光照适宜东海原甲藻生长的水层分布

根据东海春季太阳辐射和海水透明度^[19],结合东海原甲藻生长的 I_{opt} ,利用方程(5)计算的光适水层厚度平面分布(图 4)和光照适宜度(LF)的断面分布(图 5)表明,光适水层厚度近岸薄、远岸厚,等值线走向基本上与等深线走向一致(图 4),而且在 30 m 等深线以西海域一般在 1 m 左右,且不超过 3 m,在 50 m 等深线以东海域厚度一般 $> 5 \text{ m}$.结合断面分布(图 5)可以发现,海水表层的光照抑制东海原甲藻生长,光照适宜度的高值一般在次表层.具体讲,在赤潮高发区内(大致为 $122^\circ 30' \sim 123^\circ 30' \text{ E}$)光适水层较厚,一般超过 5 m,最大的海域甚至超过 10 m,而且一般在水深 3 ~ 15 m 之间的次表层/中层.

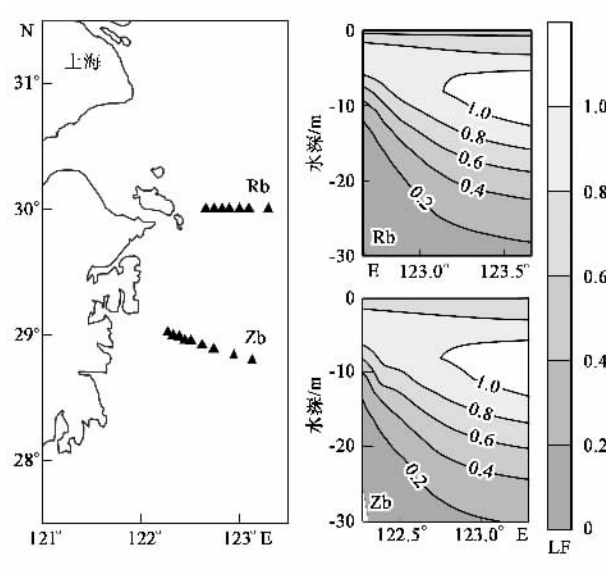
3 讨论

3.1 东海原甲藻是适应低光照的赤潮藻

结合前人对常见赤潮藻生长光照效应的研究表明,表 3 所列的 11 种赤潮甲藻 I_{opt} 基本相当,在 $38.2 \sim 55.0 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 之间,平均 $45.4 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$,明显低于几种赤潮硅藻的 I_{opt} [$(113.7 \pm 33.5) \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$],这与甲藻生长所需的光照通常低于硅藻的规律一致^[20].进一步比较几种甲藻的 I_{opt} 发现,东海原甲藻的 I_{opt} ($38.2 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$) 在甲藻中仍处于较低水平,比其它几种甲藻的 I_{opt} ($40.0 \sim 50.0 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$) 低 17% 左右,说明东海原甲藻更适应低光环境,属低光照生态型的浮游植物.



实线表示光适水层厚度,虚线表示海区等深线
图 4 春季东海原甲藻的光适水层(LF≥0.9)厚度平面分布
Fig.4 Thickness of optimal light layer (LF≥0.9)
for *P. donghaiense* in spring



Rb 和 Zb 为断面名称
图 5 东海原甲藻春季的光照适宜度(LF)的断面分布特征
Fig.5 Distribution of the light fitness (LF) for
P. donghaiense in spring

对原甲藻属植物光合生理的研究^[21,22]发现,在低光照环境中,原甲藻细胞内叶绿体体积、类囊体数量、光合色素含量增加,对光能的捕捉和利用能力提高,光合效率反而在一定范围内随光照强度的降低而增加.说明生理上对低光照的适应决定了东海原甲藻最适光照较低,进而使其在光透射率低的混浊

水体中的生长会比其它浮游植物具有优势,所以常在较混浊($k \geq 0.5 \text{ m}^{-1}$)的近岸水域浮游植物群落中占绝对优势地位^[21],进而就更易形成赤潮.

表 3 几种赤潮藻的最适光照(I_{opt})		
Table 3 Optimal light intensity (I_{opt}) of some red tide algae		
赤潮藻种类		$I_{\text{opt}}/\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$
甲藻 Pyrrophyta	塔玛亚历山大藻 <i>Alexandrium tamarense</i> ^[23]	45.0
	长崎凯伦藻 <i>Karenia mikimotoi</i> ^[23]	55.0
	克莱前沟藻 <i>Amphidinium klebsii</i> ^[24]	45.0
	冈比亚毒藻 <i>Gambierdiscus toxicus</i> ^[24]	45.0
	七角蛎甲藻 <i>Ostreopsis heptagona</i> ^[24]	40.0
	暹罗蛎甲藻 <i>Ostreopsis siamensis</i> ^[24]	40.0
	凹形原甲藻 <i>Prorocentrum concavum</i> ^[24]	55.0
	东海原甲藻 <i>Prorocentrum donghaiense</i> ¹⁾	38.2
	霍氏原甲藻 <i>Prorocentrum hoffmannianum</i> ^[25]	46.5
	利马原甲藻 <i>Prorocentrum lima</i> ^[24]	45.0
硅藻 Bacillariophyta	墨西哥原甲藻 <i>Prorocentrum mexicanum</i> ^[24]	45.0
	浮动弯角藻 <i>Eucampia zodiacus</i> ^[26]	75.0
	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i> ^[27]	133.0
	赤潮异弯藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> ^[28]	133.0

1) 本研究

3.2 光照适宜度与生态位理论

生态位(niche)是现代生态学中的一个非常重要的概念,它表现了物种生长繁殖所需要的生态因子的总和.为了定量衡量环境实际生态因子满足生物需要的程度,生态学家又提出了“生态位适宜度”(niche fitness)的概念^[29],即定义种的生态位适宜度是其最适生态位与现实资源位之间的贴近度,来描述生境对生物的适宜程度.

生态位适宜度多在农田等陆地生态系统中应用^[29],本研究将生态位适宜度的思想应用于海洋浮游植物生态系统中,并对其计算方法进行了改进.传统生态位适宜度计算思想是:使用生态因子的实际值与最适值的比例衡量其生态位适宜度(若在这里应用就是实际光照强度与最适光照强度的比值).而本研究考虑到光照因子对生长影响的非线性特点(不对称的倒“V”形),结合光照生长效应模型[方程(1)]来计算光照适宜度[方程(2)],这样就能更准确地反映对生长的适宜程度.生态位适宜度这一概念是对经典生态位理论的一个重要发展,光照适宜度是生态位适宜度在海洋生态系统中的改进和运用.它能定量的描述海区光照对浮游植物生长的限制作用,使以往对近岸海水浊度较高、透光性差、

光照限制生长等定性描述精确化。

3.3 光照在决定东海原甲藻赤潮平面位置中的作用

连续多年的现场调查^[3]发现,东海原甲藻赤潮在东海的平面分布有明显的规律:基本分布在 $27^{\circ} \sim 31^{\circ}\text{N}$ 沿水深 $30 \sim 50 \text{ m}$ 等深线的海底地形陡变区(基本在 $122^{\circ}30' \sim 123^{\circ}30'\text{E}$)海域。那么,为何总是在这个所谓的“赤潮高发区”内发生呢?

该海区始终受河流,尤其是长江冲淡水(具高悬浮物浓度、高营养盐浓度和低温低盐度)以及来自南部和外海的台湾暖流等黑潮支流水(具低悬浮物浓度、低营养盐浓度和高温高盐度)等水团混合的影响。其物理、化学环境参数均呈现显著的空间区域化特征。

首先,长江口近岸海域,在河口-冲淡水界面水体的强烈混合、长江悬浮泥沙的输入和海底沉积物的再悬浮形成了长江口和杭州湾的最大混浊带,水体悬浮物的浓度往往大于 $1\,000 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$,造成透明度小、真光层浅^[30],本研究计算该区适宜东海原甲藻生长的水层厚度仅为 1 m 左右(图 4),所以光照便成为东海原甲藻种群大规模增值的主要限制因子,尽管营养盐很丰富^[7],东海原甲藻也不能有效地利用,不会发生赤潮。

其次,在等深线 $30 \sim 50 \text{ m}$ 的中部海区($122^{\circ}30' \sim 123^{\circ}30'\text{E}$),一方面由于悬浮泥沙迅速沉降,另一方面长江冲淡水与台湾暖流在 123°E 附近交汇形成羽状锋面的屏障效应较强,使得冲淡水携带的大量泥沙难于逾越锋面,舟山附近海域的浑浊度大幅下降,该区光照适宜东海原甲藻生长的水层厚度超过 5 m ,最大超过 10 m (图 4、图 5),光合作用不受光的限制,又有河口较丰富的营养盐补充^[7],东海原甲藻便可在足够厚的水层快速增长形成赤潮,使得该区成为“赤潮高发区”。

最后,在离岸再远的外部海域,尽管水体悬浮体浓度极小^[7],光照适宜生长的水层厚度往往超过 10 m ,但由于向外海方向陆源营养盐被稀释和浮游植物消耗出现营养盐的限制^[7],导致该区东海原甲藻生物量迅速下降。

因此,东海原甲藻在“赤潮高发区”内易形成赤潮主要是光和营养盐浓度最佳权衡的结果。另外值得一提的是,也正是近岸高混浊海水的光照限制作用,使得东海原甲藻赤潮没有向近岸的高营养盐水域进一步蔓延,从而在一定程度上降低了赤潮对近岸养殖业和人类活动的直接危害。

3.4 光照在东海原甲藻赤潮次表层孕育中的作用

海区调查发现东海原甲藻密集区往往处在次表层/中层,赤潮前也在次表层增殖、孕育^[3,6]。那么,为何东海原甲藻在次表层大量繁殖生长和孕育形成赤潮呢?

首先,由于东海原甲藻 I_{opt} 只有春季海面太阳总辐射(约 $420 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$)的 10% 左右,所以,海水表层过强的光照对生长产生光抑制,在赤潮高发区内光照适宜生长的水层($\text{LF} \geq 0.9$)一般在水深 $3 \sim 15 \text{ m}$ 之间的次表层/中层,说明春季次表层的光照环境最适宜东海原甲藻生长。

其次,水体中长江冲淡水带来的营养盐丰富,加之台湾暖流底层上升对营养盐特别是磷的补充,使次表层/中层的营养盐浓度和结构均满足东海原甲藻的需要^[6]。

再者,由于春季赤潮高发区东南外测“暖水团”的入侵,使次表层的水温、盐度等条件比表层更适宜东海原甲藻生长^[3]。

可见,春季赤潮高发区次表层水体中的光照、营养盐浓度和结构、温度、盐度等环境因子均适宜其生长,诸多适宜的因子综合作用下,使得次表层的东海原甲藻得以大量繁殖、形成高密集区、最终孕育形成大规模赤潮。

4 结论

(1) 现场培养实验表明,随光照强度 I 的增加,东海原甲藻的终止生物量 B_t 表现出先增加后降低的不对称“倒 V”形特征,此 B_t/I 曲线可用 Steele 方程描述。东海原甲藻生长的最适光照为 $(38.2 \pm 3.8) \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$,低于其他赤潮藻。东海原甲藻适应低光照的能力使其在高混浊海水中形成赤潮更具优势。

(2) 应用生态位适宜度理论,结合光照生长效应模型,用光照适宜度可以定量描述海区光照对浮游植物生长的适宜程度。在特定时间特定站位,光照适宜度是水深的函数,光适水层的深度和厚度由海面太阳辐射强度、海水混浊程度和藻的最适光照共同决定。此方法使东海近岸海水混浊、光照限制生长的模糊描述由定性进入定量。

(3) 春季东海近海东海原甲藻的光适水层厚度,由近岸向远岸逐渐增加,在 30 m 等深线以西仅为 1 m 左右,在赤潮高发区一般在 5 m 以上,最厚超过 10 m ,而且位于水深 $3 \sim 15 \text{ m}$ 的次表层水层内。光照和营养盐的权衡使东海原甲藻在赤潮高发区这一特定海域形成赤潮;而东海赤潮高发区次表层光照

最适的特性,是导致东海原甲藻赤潮往往在次表层孕育的重要因素之一.

致谢: NCEP 再分析数据由 NOAA/OAR/ESRL PSD, Boulder, Colorado, USA 提供,特此致谢.

参考文献:

[1] Zingone A, Enevoldsen H O. The diversity of harmful algal blooms: a challenge for science and management [J]. Ocean and Coastal Management, 2000, **43**: 725-748.

[2] Batoreu M C C, Dias E, Pereira P, *et al.* Risk of human exposure to paralytic toxins of algal origin [J]. Environmental Toxicology and Pharmacology, 2005, **19**: 401-406.

[3] 周名江,朱明远,“我国近海有害赤潮发生的生态学、海洋学机制及预测防治”研究进展[J]. 地球科学进展,2006, **21**(7): 673-679.

[4] Lu D, Goebel J, Qi Y, *et al.* Morphological and genetic study of *Prorocentrum donghaiense* Lu from the East China Sea, and comparison with some related *Prorocentrum* species [J]. Harmful Algae, 2005, **4**(3): 493-505.

[5] Cloern J E. The relative importance of light and nutrient limitation of phytoplankton growth: a simple index of coastal ecosystem sensitivity to nutrient enrichment [J]. Aquatic Ecology, 1999, **33**: 3-16.

[6] 陈翰林,吕颂辉,张传松,等. 2004 年东海原甲藻赤潮爆发的现场调查和分析[J]. 生态科学, 2006, **25**(3): 226-230.

[7] 韩秀荣,王修林,孙霞,等. 东海近海海域营养盐分布特征及其与赤潮发生关系的初步研究[J]. 应用生态学报, 2003, **14**(7): 1097-1101.

[8] Gao X, Song J. Phytoplankton distributions and their relationship with the environment in the Changjiang Estuary, China [J]. Marine Pollution Bulletin, 2005, **50**(3): 327-335.

[9] Tada K, Morishita M, Hamada K, *et al.* Standing stock and production rate of phytoplankton and a red tide outbreak in a heavily eutrophic embayment, Dokai Bay, Japan [J]. Marine Pollution Bulletin, 2001, **42**(11): 1177-1186.

[10] Lee Y S. Factors affecting outbreaks of high-density *Cochlodinium polykrioides* red tides in the coastal seawaters around Yeosu and Tongyeong, Korea [J]. Marine Pollution Bulletin, 2006, **52**(10): 1249-1259.

[11] 李云,李道季,唐静亮,等. 长江口及毗邻海域浮游植物的分布与变化[J]. 环境科学, 2007, **28**(4): 719-729.

[12] 王修林,邓宁宁,祝陈坚,等. 磷酸盐、硝酸盐对赤潮藻生长的影响[J]. 中国海洋大学学报, 2004, **34**(3): 453-460.

[13] Kalnay E, Kanamitsua M, Kistlera R, *et al.* The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project [J]. Bulletin of the American Meteorological Society, 1996, **77**(3): 437-471.

[14] 王炳忠,汤洁. 用 Lowtran 7 进行分光辐射的计算研究(I)——不同波段分光总日射比例份额的计算研究[J]. 太

阳能学报, 2002, **23**(4): 504-508.

[15] Steele J H. Environmental control of photosynthesis in the sea [J]. Limnology and Oceanography, 1962, **7**(2): 137-150.

[16] Nakata K, Doi T, Taguchi K, *et al.* Characterization of Ocean Productivity Using a New Physical-Biological Coupled Ocean Model Global [A]. In: Shiyomi M, Kawahata H, Koizumi H, *et al.* Environmental Change in the Ocean and on Land [C]. Tokyo: Terrapub, 2004. 1-44.

[17] Jerlov N G. Marine Optics [M]. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1976. 231.

[18] 费尊乐. 近海水域漫衰减系数的估算[J]. 黄渤海海洋, 1984, **2**(1): 26-29.

[19] 朱兰部,赵保仁. 渤、黄、东海透明度的分布与变化[J]. 海洋湖沼通报, 1991, **3**: 1-11.

[20] Kirk J T O. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. 219-253.

[21] Harding L W Jr. The time-course of photoadaptation to low-light in *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) [J]. Journal of Phycology, 1988, **24** (2): 274-281.

[22] Coats D W, Harding L W Jr. Effect of light history on the ultrastructure and physiology of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) [J]. Journal of Phycology, 1988, **24**(1): 67-77.

[23] Nagasoe S, Kim D I, Shimasaki Y, *et al.* Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the red tide dinoflagellate *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee [J]. Harmful Algae, 2006, **5**(1): 20-25.

[24] Morton S L, Norris D R, Bomber J W. Effect of temperature, salinity and light intensity on the growth and seasonality of toxic dinoflagellates associated with ciguatera [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1992, **157**(1): 79-90.

[25] Morton S L, Bomber J W, Tindall P M. Environmental effects on the production of okadaic acid from *Prorocentrum hoffmannianum* Faust I: temperature, light, and salinity [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1994, **178** (1): 67-77.

[26] Nishikawa T. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the diatom *Eucampia zodiacus* caused bleaching of seaweed *Porphyra* isolated from Harima-Nada, Seto Inland Sea, Japan [J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 2002, **68** (3): 356-361.

[27] Yan T, Zhou M, Qian P. Combined effects of temperature, irradiance and salinity on growth of diatom *Skeletonema costatum* [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2002, **20**(3): 237-243.

[28] 颜天,周名江,钱培元. 赤潮异弯藻 *Heterosigma akashiwo* 的生长特性[J]. 海洋与湖沼, 2002, **33**(2): 209-214.

[29] Li Z, Lin H. The niche—fitness model of crop population and its application [J]. Ecological Modeling, 1997, **104**(2): 199-203.

[30] 宁修仁,史君贤,蔡昱明,等. 长江口和杭州湾海域生物生产力锋面及其生态学效应[J]. 海洋学报, 2004, **26**(6): 96-106.