

光照与东海近海中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)赤潮发生季节的关系

孙百晔^{1,2}, 梁生康¹, 王长友¹, 王晓波³, 王修林^{1*}, 李雁宾^{1,2}

(1. 中国海洋大学海洋化学理论与工程技术教育部重点实验室, 青岛 266100; 2. 中国海洋大学环境科学与工程学院, 青岛 266100; 3. 国家海洋局宁波海洋环境监测中心站, 宁波 315040)

摘要:利用船基现场培养实验和模型计算的方法,研究了光照与东海近海春夏季均能发生中肋骨条藻赤潮的关系.结果表明,中肋骨条藻生长的最适光照强度(I_{opt})随水温(t)的增加呈“慢升快降”的不对称“倒V”形变化特征,在 25℃ 左右 I_{opt} 最大,为 $121.6 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, $I_{\text{opt}}-t$ 曲线符合 Blanchard 方程;由东海海水水温计算的中肋骨条藻 I_{opt} 的季节变化特征与东海海面光照强度、海水透明度的季节变化基本同步($R^2 = 0.907 \pm 0.115$, $p < 0.001$),且滞后于海面光照强度 2 个月左右,这使春夏季海水中光照最适宜生长的水层均为全年最厚(6 m 左右).可见,中肋骨条藻对光照的适应性很强,海区海水光照的适宜性是春夏季均能形成大规模中肋骨条藻赤潮的重要原因之一.

关键词:中肋骨条藻; 赤潮; 季节变化; 光照; 东海

中图分类号: X55 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2008)07-1849-06

Role of Irradiance on the Seasonality of *Skeletonema costatum* Cleve Blooms in the Coastal Area in East China Sea

SUN Bai-ye^{1,2}, LIANG Sheng-kang¹, WANG Chang-you¹, WANG Xiao-bo³, WANG Xiu-lin¹, LI Yan-bin^{1,2}

(1. Key Laboratory of Marine Chemistry Theory and Technology, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 2. College of Environment Science and Engineering, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 3. Ningbo Marine Environment Monitoring Center, State Oceanic Administration, Ningbo 315040, China)

Abstract: With field culture experiments and model calculations, the role of light on why in both spring and summer *Skeletonema costatum* Cleve blooms can occur in the coastal area in East China Sea were studied. The results show that the growth optimal light intensity (I_{opt}) of *S. costatum* increases gradually to a maximum of $121.6 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ with temperature (t) up to 25℃, and a rapid decline in I_{opt} accompanies further increases in t beyond 25℃. Such an asymmetric inverse V-shape $I_{\text{opt}}-t$ curve can be well described by Blanchard's equation. By this equation, I_{opt} of each month was calculated based on monthly sea surface temperature, and though changes about 2 months later than light intensity above sea surface (I_0), I_{opt} is closely correlated with seasonal I_0 and transparency of sea water ($R^2 = 0.907 \pm 0.115$, $p < 0.001$), which indicates that *S. costatum* adapts to the seasonality of light in sea water in the coastal area by varying I_{opt} seasonally. Such an adaptive strategy leads to thick (about 6 m) light-optimal water layers for growth from early spring to late summer. The high adaptability to light and light optimum characteristics in sea water is one of the important reasons for *S. costatum* blooms in the both seasons in the coastal area in ECS.

Key words: *Skeletonema costatum*; red tides; seasonality; irradiance; East China Sea

赤潮已成为制约海洋可持续发展的严重环境问题之一^[1,2],在我国东海近海中肋骨条藻一般从初春到夏末均能形成生长高峰和暴发赤潮^[3~6].国内外研究均表明光照是影响赤潮发生的关键环境因子之一^[7~14].而赤潮藻只在特定光照下才能生长繁殖,过高或过低的光照均抑制生长^[15].东海初春到夏末海面光照升高近 1 倍,对中肋骨条藻如何适应海区光照变化并形成赤潮的原因,目前国内外相关报道多为生长最适光照的模型研究^[16],或是光照生长效应的培养实验研究^[17,18],鲜有结合这 2 种方法并对海区光照适应性的定量研究,从而限制了对赤潮发生

机制的深入认识.为此,本研究结合现场培养实验和模型计算的方法,探讨了中肋骨条藻对海水光照季节特征的适应策略和光照对其赤潮发生季节的影响作用,以期为分析和解决东海近海赤潮的发生和防治工作提供科学依据.

收稿日期: 2007-07-06; 修订日期: 2007-10-18

基金项目: 国家重点基础研究发展规划(973)项目(2001CB409703); 青岛市科技发展项目(06-2-2-7-nsh); 国际科技合作重点项目(2004DFA03600)

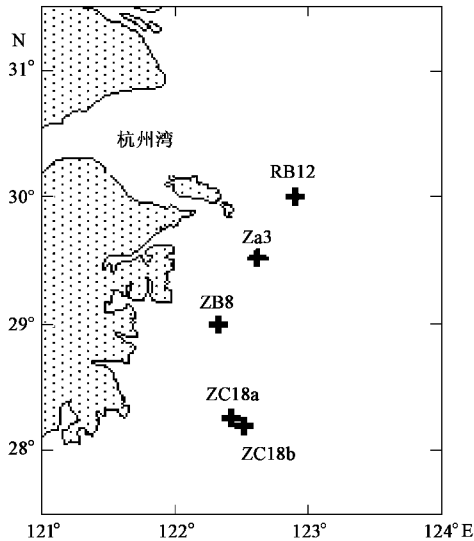
作者简介: 孙百晔(1977~),男,博士研究生,讲师,主要研究方向为赤潮发生的生态学机制, E-mail: bys298@yahoo.com.cn

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

1 材料与方法

1.1 实验藻种和实验海水

为使培养的生物及理化环境与海区一致,实验所用的中肋骨条藻藻种和海水均采自东海赤潮高发区现场表层海水. 各次培养的取水站位如图 1.



图中“+”为站位位置,字母(数字)为站位名称

图 1 各次培养的取水站位

Fig.1 Stations collecting surface water for cultures

1.2 实验方法

于 2005 年 3~6 月在东海赤潮高发区先后进行了 5 次现场培养实验,各次培养的海面光照及水温等环境条件如表 1. 培养过程如下:在中肋骨条藻为优势种时取表层海水,海水经 200 μm 的筛网过滤后,添加 NaH_2PO_4 和 NaNO_3 ,使磷、氮的最终浓度分别为 2 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ 和 32 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$. 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海面光强的 100%、80%、60%、40%、20%和 0%,置于调查船甲板上海水流水浴(4 m $\times$ 2 m $\times$ 1.5 m)中,以自然光为光源进行培养,之后每隔 24 h 在样品摇匀后取样.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.

1.3 数据处理

各光照强度处理下中肋骨条藻生长的终止生物量(final biomass, B_f)根据文献[19]的方法求得.培养期间及 2000~2006 年东海海面各月平均太阳总辐射数据由 NCEP 再分析资料[20]提供.文中的光照强度(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^[21].海区各月份平均海表水温(sea surface temperature, SST)由文献[22]中引水船、嵊山、大陈、南麂与文献[23]的 8、9 站 SST 的平均值求得,各月的海水透明度(Secchi disc depth, SDD)使用文献[24]中 f 站的数据.数据的非线性拟合使用 Origin 7.0 软件(OriginLab Corporation, U.S.A.).

表 1 各次现场培养实验的 PAR、盐度和水温(均值 $\pm$ SD)

Table 1 PAR, salinity and water temperature of culture experiments				
培养站位	培养时间 /年-月	海面 PAR / $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$	盐度 /‰	水温 / $^{\circ}\text{C}$
Za3	2005-03	102 $\pm$ 27	29	10.3 $\pm$ 1.7
ZC18b	2005-03	106 $\pm$ 25	33	12.7 $\pm$ 1.8
ZC18a	2005-05	105 $\pm$ 25	30	19.9 $\pm$ 2.8
ZB8	2005-05	113 $\pm$ 20	30	20.0 $\pm$ 2.5
RB12	2005-06	122 $\pm$ 10	31	23.3 $\pm$ 1.6

2 结果与分析

2.1 中肋骨条藻生长与光照强度的关系

5 次现场培养实验表明,随光照强度的增加,中肋骨条藻的终止生物量(B_f)均呈先升高后降低的不对称“倒 V”形特征(图 2),即 I 在生长的最适光照(optimal light intensity, I_{opt})左右时 B_f 最大,在低于 I_{opt} 时,其 B_f 随 I 的增强而迅速升高,而在高于 I_{opt} 时 B_f 则随 I 的增强缓慢下降.浮游植物生长的 B_f 和 I 的关系一般符合 Steele 方程^[15,25]:

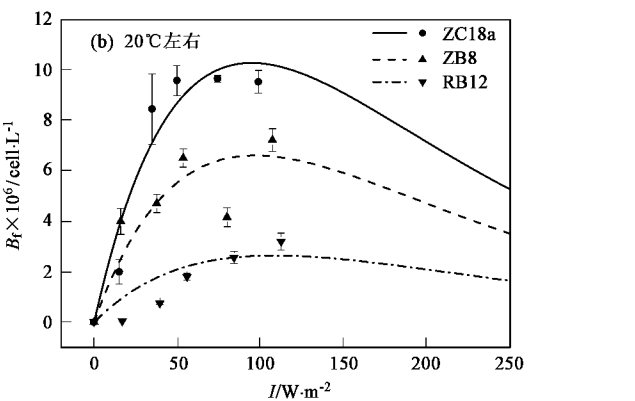
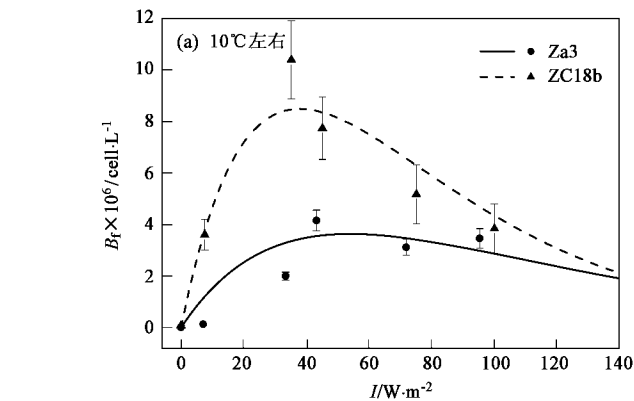
$$B_f = B_{f(\text{max})} \frac{I}{I_{\text{opt}}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{\text{opt}}}\right) \quad (1)$$

式中, B_f 和 I_{opt} 分别为生长的终止生物量($10^3 \text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$)和生长的最适光照($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$), $B_{f(\text{max})}$ 为 I_{opt} 时的终止生物量($10^3 \text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$), I 为 PAR 强度($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$).

根据方程(1),应用非线性拟合技术,得到的各次培养实验条件下中肋骨条藻生长的 B_f - I 曲线(图 2),与实验数据有显著的线性相关关系($R^2 = 0.84 \pm 0.08$, $p < 0.05$),进而可得到相应 I_{opt} (表 2).结果表明,中肋骨条藻的 I_{opt} 在不同水温条件下表现出较大的差异(相差 69%):培养水温在 10 $^{\circ}\text{C}$ 左右的 2 次培养(Za3、ZC18b)的 I_{opt} 平均为(45.9 $\pm$ 11.4) $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$;而培养水温在 20 $^{\circ}\text{C}$ 左右的 3 次培养(ZC18a、ZB8、RB12)的 I_{opt} 平均为(99.9 $\pm$ 7.2) $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$.

2.2 中肋骨条藻 I_{opt} 与温度(t)的关系

为了找到中肋骨条藻 I_{opt} 与 t 之间的确切关系,



图中数据点为实验数据, 曲线为方程(1)拟合结果; 图例所示为各次培养的网站

图 2 10℃左右和 20℃左右水温下中肋骨条藻终止生物量(B_f)随光照强度(I)的变化特征

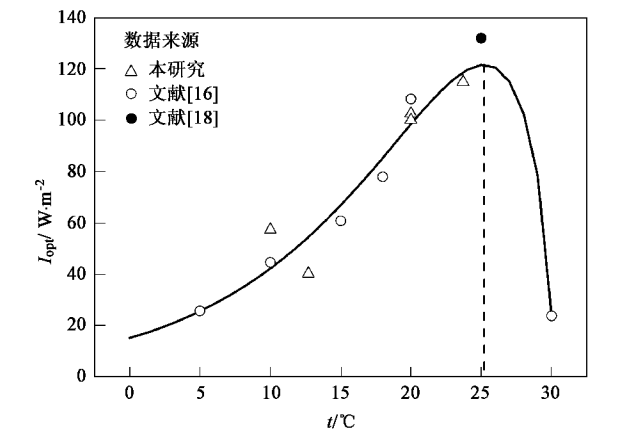
Fig.2 Final biomass (B_f) of *Skeletonema costatum* under a variety of light intensities (I) under about 10℃ and 20℃

这里综合本研究 and 文献[16, 18]对中肋骨条藻 I_{opt} 的研究发现(图 3), 中肋骨条藻的 I_{opt} 随 t 的升高, 表现出“慢升快降”的不对称“倒 V”形特征. 具体讲, 当 t 小于最适温度(optimal temperature, t_{opt})时, I_{opt} 随 t 的升高而升高, 当 $t > t_{opt}$ 时, I_{opt} 则急剧下降.

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)

项目	Za3	ZC18b	Zc18a	ZB8	RB12
$I_{opt}/W\cdot m^{-2}$	54.0	37.9	94.7	96.8	108.1
R^2	0.808	0.916	0.934	0.756	0.801
p	0.015	0.003	0.002	0.025	0.016
$t/^\circ C$	10.3 ± 1.7	12.7 ± 1.8	19.9 ± 2.8	20.0 ± 2.5	23.3 ± 1.6



图中数据点为实验数据, 曲线为方程(2)拟合结果

图 3 中肋骨条藻在不同温度(t)下的最适光照(I_{opt})

Fig.3 Optimal light intensity(I_{opt}) of *S. costatum* under a variety of temperature (t)

为了用数学模型描述 I_{opt} 与 t 之间的关系, Cloern^[16]曾经采用多项式方程成功拟合了其变化趋势, 为此关系的数学描述奠定了重要基础, 但其方程参数不具有实际的物理意义, 在模型的理解和应用上尚存在局限性. 这里笔者根据 Blanchard 等^[26]提出的描述藻类最大光合速率与温度关系的方程形式, 修改如下:

$$I_{opt}(t) = I_{OPT} \left(\frac{t_{max} - t}{t_{max} - t_{opt}} \right)^\beta \exp \left[\beta \left(1 - \frac{t_{max} - t}{t_{max} - t_{opt}} \right) \right] \quad (2)$$

式中, $I_{opt}(t)$ 为温度 t (°C) 时的 I_{opt} ($W\cdot m^{-2}$), I_{OPT} 为生长最适温度(t_{opt})时的 I_{opt} , t_{max} (°C) 为生长的温度上限, β 是无量纲的曲线形状参数. 根据方程(2)对 I_{opt} - t 曲线进行非线性拟合, 结果表明拟合曲线与实验数据之间存在极显著的线性相关关系($R^2 = 0.953$, $p < 0.001$), 说明方程(2)能很好地描述中肋骨条藻 I_{opt} 与 t 之间的关系, 拟合得到的参数见表 3.

表 3 用方程(2)对中肋骨条藻 I_{opt} - t 曲线的拟合结果

Table 3 Parameters obtained after fitting I_{opt} - t data to equation (2)

$I_{OPT}/W\cdot m^{-2}$	$t_{opt}/^\circ C$	$t_{max}/^\circ C$	β	R^2	p
121.6	25.2	30.1	0.632	0.953	< 0.001

拟合结果表明在 t 逐渐升高到 25℃ 的过程中, 中肋骨条藻 I_{opt} 可从 20 $W\cdot m^{-2}$ 左右逐渐升高到 120 $W\cdot m^{-2}$ 左右, 而当 t 超过 25℃ 后, I_{opt} 便迅速下降, 在 30℃ 附近降到 20 $W\cdot m^{-2}$ 左右. 中肋骨条藻的 t_{opt} 在 25℃ 左右, 与 Yan 等^[18]的研究结果一致, 此时 I_{opt} 达到最大(即 I_{OPT}), 为 121.6 $W\cdot m^{-2}$.

2.3 中肋骨条藻 I_{opt} 与海面光照强度 (I_0)、海水透明度(SDD)及 SST 季节变化的相关性分析

由方程(2)和表 3 中的参数,可以计算得到中肋骨条藻在不同水温下的 I_{opt} . 利用东海长江口及浙江近海海域各月的 SST^[22,23] 计算的中肋骨条藻 I_{opt} 的季节变化特征如图 4. 进一步比较 I_{opt} 、 I_0 、SDD^[24]、SST 的季节特征(图 4)发现,四者的季节变化规律十分相似:春夏季节均为升高期,秋冬季节是下降期,其中只是 I_{opt} 的升降滞后于 I_0 2 个月左右. 具体讲,从初春到夏末, SST 从 10℃ 左右升高到 25℃ 左右, I_{opt} 则随之由 42 W·m⁻² 左右升高到 120 W·m⁻² 左右, 升高约 1.9 倍, I_0 从 69 W·m⁻² 升到 117 W·m⁻², 升幅约 70%, SDD 从 12 m 升到 22 m, 升幅约 83%. 而后秋去冬来四者均回落.

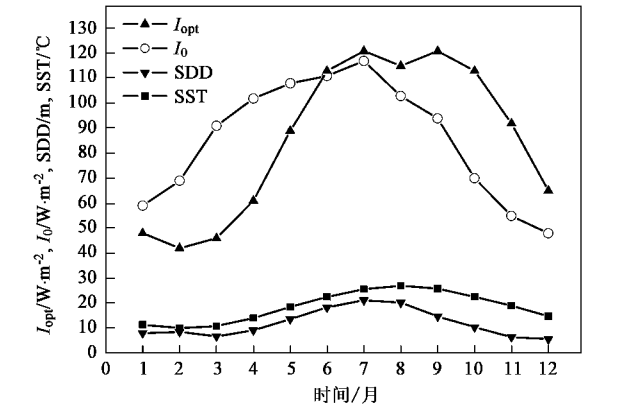


图 4 中肋骨条藻 I_{opt} 及东海赤潮高发区海表太阳辐射 (I_0)、海水透明度(SDD)、海水水温(SST)月变化特征
Fig.4 Seasonality of I_{opt} of *S. costatum*, light intensity above sea surface(I_0), Secchi disc depth(SDD), and sea surface temperature(SST) in the coastal area in ECS

如果用 n 代表月份,则第 n 月的 $I_{\text{opt}}(n)$ 与 SST (n)、SDD(n)、第($n-2$)月的 $I_0(n-2)$ 之间存在极显著的线性相关关系 ($R^2 = 0.907 \pm 0.115$, $p < 0.001$),其线性回归方程及相关系数见表 4. 可见,全年中肋骨条藻 I_{opt} 和海区 I_0 、SDD、SST 的季节变化基本同步. 其季节变化特征的高相关性,似乎反映了中肋骨条藻对海面太阳辐射、海水光照环境的适应.

然而,藻类生长在海水中,其生长的光照环境由到达海面的太阳辐射通量和海水的透明度共同决定,所以,要充分说明上述适应性对海区中肋骨条藻春夏季节均能大量繁殖形成生长高峰的作用,还需要进行如下深入分析:在藻的光照生长特性(I_{opt})和海区光照物理环境(I_0 、SDD)综合作用下,海区海水

中的光照对中肋骨条藻生长适宜性的季节特性.

表 4 中肋骨条藻 I_{opt} 与 SST、SDD、 I_0 的线性回归结果¹⁾

因变量 y	自变量 x	线性回归方程	R^2	p
$I_{\text{opt}}(n)$	SST(n)	$y = 4.9861x - 6.4905$	0.971	< 0.001
$I_{\text{opt}}(n)$	SDD(n)	$y = 0.1212x - 4.41$	0.775	< 0.001
$I_{\text{opt}}(n)$	$I_0(n-2)$	$y = 1.2879x - 24.483$	0.976	< 0.001

1) n 表示月份

2.4 海区中肋骨条藻生长的光适水层的季节特征

为了分析海水中光照对中肋骨条藻生长的适宜程度,使用 B_f 的相对变化,即任意光照强度下的 B_f 占最适光照时 $B_{f(\text{max})}$ 的比例,来定量表征水下光照强度对生长的适宜程度:

$$LF = \frac{B_f}{B_{f(\text{max})}} = \frac{I}{I_{\text{opt}}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{\text{opt}}}\right) \quad (3)$$

为方便表述,可将 LF 称作光照适宜度(light fitness), $LF \in [0, 1]$, 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^[27,28]:

$$I = I_0 \exp(-kZ) \quad (4)$$

$$k = \frac{1.51}{\text{SDD}} \quad (5)$$

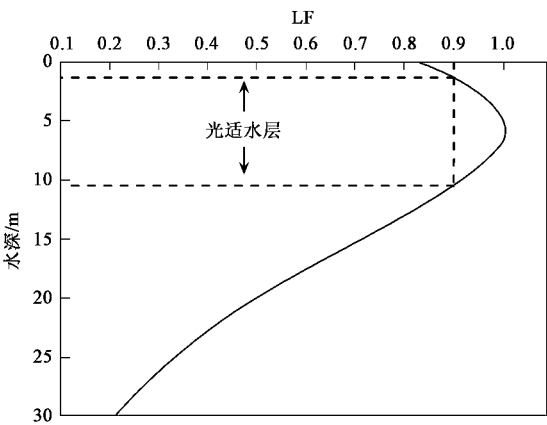
式中, I 为水深 Z (m)处的 PAR 强度(W·m⁻²), I_0 为海面吸收的 PAR 强度(W·m⁻²), k 为水体的光衰减系数(extinction coefficient, m⁻¹).

这样,结合方程(4)和(5),方程(3)可以转化为:

$$LF(Z) = \frac{I_0}{I_{\text{opt}}} \times \exp\left(1 - \frac{I_0}{I_{\text{opt}}} \exp\left(-1.51 \frac{Z}{\text{SDD}}\right) - 1.51 \frac{Z}{\text{SDD}}\right) \quad (6)$$

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,而水深 Z 处 LF 值的大小又由 I_0 、SDD 和 I_{opt} 共同决定. LF 随 Z 的变化特征如图 5. 水下光照适宜度随水深的增加先升高后降低,在 LF 趋向 1 的水层光照最适宜浮游植物生长,这里将 $LF \geq 0.9$ (即 B_f 不低于 90% $B_{f(\text{max})}$)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). 这样,光适水层的厚度便可以定量反映水柱中海水光照对生长的适宜性.

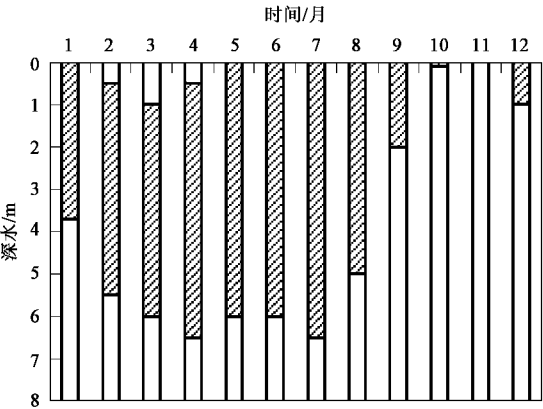
利用方程(6),计算的光适水层厚度和所处水层位置的季节变化特征(图 6)表明,一方面,光适水层的位置大都从海表开始(2~4 月除外),向下延伸的深度各月份有所差异. 另一方面,光适水层的厚度在春夏季节为全年最大,一般在 6 m 左右,光



图中实线表示 LF, 计算参数为: $I_0 = 98.7 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, $I_{\text{opt}} = 60 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, $\text{SDD} = 15 \text{ m}$

图 5 光照适宜度(LF)随水深(Z)的变化曲线

Fig.5 Changes of light fitness (LF) with water depth (Z)



阴影表示光适水层所处位置

图 6 中肋骨条藻在东海赤潮高发区(123°E, 30°N)的光适水层(LF≥0.9)季节变化特征

Fig.6 Seasonality of light optimal layers (LF≥0.9) for *S. costatum* in the coastal area (123°E, 30°N) in ECS

照适宜生长的水柱空间较大;而秋冬季节,尤其是10~12月的最薄,不足1 m.

到此可以发现,中肋骨条藻 I_{opt} 的季节变化特性很好地适应了东海海面太阳辐射和海水透明度的季节特性,使得春夏季节光适水层厚度均较厚、海水光照适宜性较高:春季,由于 $I_{\text{opt}} < I_0$,海面易发生强光抑制,光适水层没有从海表开始,但是由于此时海水透明度很低,使过强的光照进入海水后迅速衰减,光适水层仍然厚达6 m左右(图6);夏季, I_{opt} 与 I_0 相当,所以海表光照恰好最适宜生长,而此时海水透明度也为全年最大,所以光适水层自海表开始而且很厚(6 m左右,图6);然而,在秋季由于 $I_{\text{opt}} > I_0$,而海

水透明度又逐月降低,所以此时光照不足以满足生长需要,海水中的光适水层很薄(不足1 m,图6),不适宜生长.

3 讨论

3.1 中肋骨条藻对东海光照环境的适应

中肋骨条藻对光照的适应性很强,本研究在多次现场培养实验中发现其 I_{opt} 随温度变化而变化, Cloern^[16]也发现中肋骨条藻具有这种光适应特性. 由于海水水温具有季节变化特性,所以中肋骨条藻的 I_{opt} 也具有季节变化特性.

通过方程(2)计算的中肋骨条藻 I_{opt} 季节特性可知(图4),随着海表水温的季节性变化,在初春海面光照强度和海水透明度低的时候 I_{opt} 也低,光适水层较厚,能够充分利用较低的光能进行生长繁殖;在夏季海面光照强度和海水透明度高的时候, I_{opt} 也升高,这样既充分利用了光照又没有造成强光抑制,光适水层仍较厚.可见,中肋骨条藻对光照的适应性很强,采用生长的最适光照季节性变化的策略,适应了东海初春到夏末光照强度的大幅变化和海水透明度的季节规律,使春夏季节光适水层较厚(图6),海区的光照适宜其生长繁殖的水柱空间较大.

3.2 光照与中肋骨条藻生长及赤潮季节特征的关系

中肋骨条藻在长江口及浙江近海海域生长特点是:春夏季节均能形成密度高峰,秋冬季节为低谷^[3],而赤潮的多发期与生长高峰期基本一致,多在春夏季^[4~7].

浮游植物生长高峰和赤潮的形成是多因子综合作用的结果.光作为浮游植物光合作用的能量来源决定了能够在海水中生长的水柱空间大小,营养盐是生长的物质基础,温度和盐度是影响生长的重要条件.首先,春夏季节中肋骨条藻在海区的光适水层为全年最厚(6 m左右),为光合作用提供了较大的水柱空间;另外,春夏季节的水温和盐度也均适宜中肋骨条藻生长:海区水温和盐度在春夏季节分别为10~27℃^[22,23]和29~33^[23],而中肋骨条藻的适生温度和适生盐度分别为8~32℃^[29]和10~35^[18];最后,在营养盐方面,冬季营养盐的积累(浮游植物生物量低,对营养盐的消耗就少)导致春季营养盐相对丰富,而夏季长江径流量增加带来大量的营养盐,这使得春夏季节营养盐均较丰富.

这样,春夏季节海水中较厚的光适水层使中肋骨条藻能够在较大的水柱空间内利用丰富的营养盐

进行光合作用生长繁殖,加之适宜的温度和盐度条件,所以形成了春夏季的生长高峰,乃至暴发赤潮。可见,中肋骨条藻利用 I_{opt} 季节性变化的策略,适应了初春到夏末东海海水光照的大幅变化,是春夏季均能形成生长高峰和暴发赤潮一个重要原因。

4 结论

(1) 现场培养实验表明,随光照强度的增加,中肋骨条藻的生长表现出“快升慢降”的不对称“倒 V”形特征,即 I 在 I_{opt} 左右时中肋骨条藻的 B_f 最大,高于或低于 I_{opt} 的光照均使 B_f 降低。其 B_f - I 曲线符合 Steele 方程。

(2) 中肋骨条藻的 I_{opt} 随温度有明显的变化规律。随温度的增加, I_{opt} 呈“慢升快降”的不对称“倒 V”形特征。当 $t < 25^\circ\text{C}$ 时, I_{opt} 随 t 的升高而逐渐升高,当 $t > 25^\circ\text{C}$ 时, I_{opt} 则急剧下降。 I_{opt} 在 25°C 左右最大,为 $121.6 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 。 I_{opt} - t 曲线可用 Blanchard 方程描述。

(3) 中肋骨条藻对光照季节变化的适应性很强,通过生长最适光照季节变化的策略适应了东海海面光照和海水透明度的变化特征。在春夏季海水中的光适水层均为全年最厚(6 m 左右),海水光照的适宜性是春夏季均能形成生长高峰和暴发大规模中肋骨条藻赤潮的重要原因之一。

致谢:感谢国家海洋标准计量中心的王爱军硕士在培养实验的实施和藻种计数方面所做的工作。NCEP 再分析数据由 NOAA/OAR/ESRL PSD, Boulder, Colorado, USA 提供,在此一并致谢。

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**(4):401-406.
- [3] 郭玉洁,杨则禹. 长江口区浮游植物的数量变动及生态分析 [J]. *海洋科学集刊*, 1992, **33**: 167-189.
- [4] 周名江, 颜天, 邹景忠. 长江口邻近海域赤潮发生区基本特征初探 [J]. *应用生态学报*, 2003, **14**(7): 1031-1038.
- [5] 国家海洋局. 2005 年中国海洋灾害公报 [EB/OL]. 2006. <http://www.soa.gov.cn/hygb/2005hyzh/3.htm>.
- [6] 国家海洋局. 2001 年中国海洋环境质量公报 [EB/OL]. 2002. <http://www.soa.gov.cn/bbs/2002hjzb/3.htm>.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] Lee Y S. Factors affecting outbreaks of high-density *Cochlodinium polykrikoides* red tides in the coastal seawaters around Yeosu and Tongyeong, Korea [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2006, **52**(10): 1249-1259.
- [14] 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.
- [15] Steele J H. Environmental control of photosynthesis in the sea [J]. *Limnology and Oceanography*, 1962, **7**(2): 137-150.
- [16] Cloern J E. Empirical model of *Skeletonema costatum* photosynthetic rates with applications in the San Francisco Bay estuary [J]. *Advances in Water Resources*, 1978, **1**(5): 267-274.
- [17] 王爱军, 王修林, 王江涛, 等. 光照对东海赤潮高发区春季硅藻生长的影响 [J]. *中国海洋大学学报*, 2006, **36**(增刊): 173-178.
- [18] 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.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] 郭伟其, 沙伟, 沈红梅, 等. 东海沿岸海水表层温度的变化特征及变化趋势 [J]. *海洋学报*, 2005, **27**(5): 1-8.
- [23] 海洋图集编委会. 渤海黄海东海海洋图集——水文 [M]. 北京: 海洋出版社, 1991.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] Blanchard G F, Guarini J M, Richard P, *et al.* Quantifying the short-term temperature effect on light-saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, **134**: 309-313.
- [27] Jerlov N G. *Marine Optics* [M]. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company, 1976. 231.
- [28] 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.
- [29] 金德祥, 陈贞奋, 刘师成, 等. 温度和盐度对三种海洋浮游硅藻生长繁殖的影响 [J]. *海洋与湖沼*, 1965, **7**(4): 373-384.