张海艳, 李晓东, 杨桂琴, 等. 平潭海域夜光藻对几种饵料藻的利用与生长[J]. 海洋学报, 2022, 44(8): 133–141, doi:10.12284/hyxb2022156
Zhang Haiyan, Li Xiaodong, Yang Guiqin, et al. Different growth of red *Noctiluca scintillans* from Pingtan coast waters feeding on several diet algae[J]. Haiyang Xuebao, 2022, 44(8): 133–141, doi:10.12284/hyxb2022156

平潭海域夜光藻对几种饵料藻的利用与生长

张海艳[1]，李晓东[1*]，杨桂琴[1]，路玮静[1]，常阳[1]，王紫阳[1]

(1. 福建农林大学 海洋研究院 福建省海洋生物技术重点实验室, 福建 福州 350002)

摘要: 夜光藻（*Noctiluca scintillans*）藻华是我国近海常见的生态灾害, 其暴发机制尚不明确。为探究营养条件在其形成机制中的作用, 本文分析了几种常见饵料藻与同海域硅藻培养下夜光藻的种群增长, 同时探究模拟海水混合与营养盐水平对其种群增长的影响。结果发现, 不同饵料藻培养下, 夜光藻种群增长有着显著差异, 其中亚心形扁藻（*Platymonas subcordiformis*）组中夜光藻的平均增长率为（0.151±0.001）d^{-1}, 远高于其他饵料藻。海水混合对夜光藻种群增长有一定的促进作用, 模拟海水混合时, 部分实验组中夜光藻增长率显著高于静置实验组, 其中微小海链藻（*Thalassiosira minima*）培养下的夜光藻种群增长率为（0.136±0.001）d^{-1}, 远高于除亚心形扁藻以外的其他实验组。随着营养盐水平的增加, 与亚心形扁藻共培养的夜光藻种群增长出现明显的先增强后减弱的趋势, 拟合结果表明, 其种群增长符合 Boltzmann 模型, 并与营养盐水平相关。结果表明, 海水混合与营养盐输入引起的平潭海域微藻的快速繁殖在当地夜光藻藻华的形成机制中可能起着重要的作用。

关键词: 夜光藻; 种群增长; 藻华机制; 营养盐水平

中图分类号: X55；Q949.2　　**文献标志码:** A　　**文章编号:** 0253−4193(2022)08−0133−09

1　引言

有害藻华(Harmful Algal Blooms, HABs)指因微藻等生物大量繁殖, 导致水生生物死亡, 生态系统功能被破坏, 甚至威胁人类健康和生命安全的一种生态灾害[1], 其频发与人类社会发展导致的海洋富营养化与全球气候变化有着密切的联系[2–3]。夜光藻(*Noctiluca scintillans*)藻华是目前世界上分布最为广泛的有害藻华之一, 各大洋近岸都有夜光藻暴发的记录, 对当地环境与经济造成了不同程度的负面效应[4–5]。依据是否与夜光柄胞藻(*Pedinomonas noctilucae*)共生, 夜光藻藻华分为红色与绿色两种, 其中绿色藻华主要分布在中东–南亚沿岸, 而红色藻华则分布在各大洋近岸海域, 尤其以墨西哥湾、欧洲近海与东亚近海最为严重[4, 6]。

夜光藻藻华同样是我国近岸常见的有害藻华之一[7–8], 相关报道最早能够追述到 1933 年, 20 世纪 80 年代之后更是每年都有夜光藻藻华暴发的记录, 其中渤海与东海近岸海域暴发最为频繁, 并有暴发区域逐年扩大的趋势[7, 9–11]。虽然在部分地区, 如福建平潭与厦门, 夜光藻形成的“蓝眼泪”现象已成为当地知名旅游景点, 但是高密度夜光藻对沿岸环境与养殖业有着明显的不利影响, 如 1988 年南海大鹏湾夜光藻藻华暴发, 导致大量养殖鱼类死亡[12–13]; 2002−2003 年, 渤海与东海近岸夜光藻藻华导致水产养殖业损失总计超过 1.3 亿元[8]。国外也有夜光藻藻华暴发导致珊瑚缺氧死亡的报道[14]。但是现今对夜光藻藻华的形成机制认识尚不清楚。

收稿日期: 2021−11−19; **修订日期:** 2022−04−13。
基金项目: 国家自然科学基金(42106203); 平潭科技研究院科技创新项目(PT2021002)。
作者简介: 张海艳(1998—), 女, 云南省弥勒市人, 从事平潭夜光藻藻华形成机制相关的研究。E-mail: 2484313403@qq.com
*** 通信作者:** 李晓东, 男, 副教授, 主要研究有害藻华形成机制及对海洋生态环境及水产养殖业的毒性效应与机制。E-mail: lixiaodong11@163.com

目前对夜光藻藻华相关研究主要集中于对藻华现象的原位分析，重点关注现场气象、水文等条件对藻华形成与发展的影响[5, 15−18]。万艳[19]认为，较高的水温（20.7～22.8℃）、弱风与低日照有利于平潭海域夜光藻藻华的发生；Xiang 等[20]认为，盐度低、温度高、光照弱的环境，结合海水辐散上升的水文条件，更有利于夜光藻在海洋表层形成藻华；田达玮等[21]发现，胶州湾夜光藻密度除与水温呈显著负相关之外，还与水体叶绿素浓度呈显著正相关，说明该藻藻华和水体中食物丰度有关，这与尹翠玲等[22]对渤海湾夜光藻藻华生消过程与叶绿素浓度关系的研究结果相吻合。但目前对于夜光藻营养相关的研究较少，并且多集中在现场调查上，如 Nishitani 等[23]利用单细胞测序分析夜光藻食物泡中食物组成，Kitatsuji 等[24]在显微镜下观察夜光藻食物泡中的藻类。实验室内定量的相关研究较少，仅有几种常见饵料藻（如扁藻、金藻等）或者甲藻（如链状裸甲藻 *Gymnodimium catenatum* 等）被探究是否能够被夜光藻摄食或利用[25−29]，其中关于我国海洋中夜光藻对常见硅藻的摄食研究鲜见报道。

本实验选取福建平潭海域分离的夜光藻，在几种常见饵料藻和当地海域常见的硅藻作为单一食物来源的培养条件下，探究夜光藻增长速率的差异以及模拟海水混合对其增长速率的影响。同时探究在不同的营养盐水平下，夜光藻和扁藻共培养时种群动态的变化，并通过拟合初步构建夜光藻的种群增长模型。实验结果将会为东海近岸海域夜光藻暴发原因的探究提供科学依据。

2 材料与方法

2.1 藻类培养

夜光藻（*N. scintillans*）于 2021 年 6 月分离自福建平潭实验区（25°37′33″N, 119°47′17″E，站位见图 1），实验室条件下灭菌海水保存。亚心形扁藻（*Platymonas subcordiformis*）、三角褐指藻（*Phaeodactylum tricornutum*）、球等鞭金藻（*Isochrysis galbana*）、微小海链藻（*Thalassiosira minima*）、小球藻（*Chlorella* sp.）、骨条藻（*Skeletonema* sp.）由福建农林大学海洋研究院藻种库提供。以上藻种均使用 f/2 海水培养基[30]单种培养，海水 pH 为 8.09±0.05，盐度为 30±1，藻类培养环境温度为（20±1）℃，光照强度为（2 650±100）lx，光暗比为 14 h : 10 h。自然海水使用 0.45 μm 混合纤维滤膜过滤，经 121℃，25 min 高温高压灭菌后用于藻类培养与后期实验。玻璃器皿使用蒸馏水冲洗 3 遍后经 121℃，25 min 高温高压灭菌后备用，量筒与塑料器皿经超纯水冲洗 3 遍后备用。

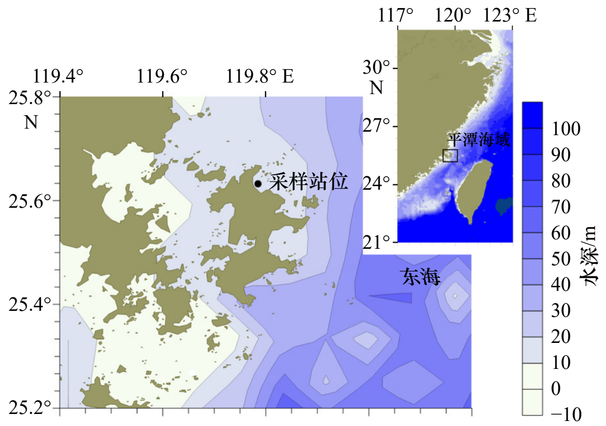

图 1 夜光藻采样站位

Fig. 1 The sampling position of *Noctiluca scintillans*

2.2 不同藻类培养条件下夜光藻种群增长

实验分别设置对照组以及实验组，其中除夜光藻之外的 6 种微藻培养至指数生长后期，显微镜下计数后使用灭菌海水稀释并转移至 24 孔板中（实验体积为 1 mL）作为实验组，每孔一种藻，每种藻终密度（生物量，以碳计）均为 5.0×10^7 pg/mL[31]；亚心形扁藻液氮速冻 10 min 灭活后解冻，作为冷冻扁藻组（与实验组终密度相同）；等体积的灭菌海水作为对照组；解剖镜下用吸管将夜光藻随机加入到以上各孔板中，每孔 10 个。每组设置 3 个平行。培养条件分别设置静置培养和模拟海水混合培养两种培养方式。上述实验组与对照组放置于培养环境下进行静置培养；制备相同实验组与对照组，将平板置于小型摇床上（120 r/min）培养，使得海水充分混匀从而模拟海水混合的情况，其他条件同静置培养组。每天在解剖镜下对夜光藻进行计数，持续 20 d。藻类平均增长率采用 Hallegraeff 等[25]的公式：

$$\mu=\frac{\ln(N_t/N_0)}{t}, \tag{1}$$

式中，μ 为平均增长率；t 为培养时间；N_t 为第 t 天的藻种密度；N_0 为实验开始藻种密度。

2.3 不同营养盐条件下的微藻种群动态分析

夜光藻与扁藻分别在解剖镜和显微镜下计数，无菌海水稀释后置入 150 mL 锥形瓶中（实验体积为 50 mL），终密度分别为 1 cells/mL 与 1×10^4 cells/mL，实验组设置营养盐浓度分别为 f/2、f/4、f/8、f/16、f/32 海水培养基，无菌海水作为对照。每组设置 3 个平行，放置于藻类培养环境下进行培养，每 2 d 分别在显微镜与解剖镜下对两种藻类的密度进行计数，持续 20 d。

2.4 夜光藻种群动态模拟

将 2.3 节中所得夜光藻种群动态数据导入到 Origin pro 中进行非线性曲线拟合，初步比较后选取 Boltzmann 拟合（式（2）），拟合采取 Levenherg-Marquardt 优化算法，最大迭代 400 次。对拟合得到的结果进行进一步的分析，分别采用高斯拟合（式（3））与线性拟合（式（4），式（5））探究营养盐水平与夜光藻种群动态参数之间的关系。

$$y=\frac{D_0-K}{1+\mathrm{e}^{(t-t_0)/\mathrm{d}t}}-K, \tag{2}$$

$$K=B+\frac{A}{w\sqrt{\pi/2}}\mathrm{e}^{-2\frac{(x-x_c)^2}{w^2}}, \tag{3}$$

$$t_0=a+bx, \tag{4}$$

$$\mathrm{d}t=c+dx, \tag{5}$$

式中，y 为夜光藻密度（单位：cells/mL）；D_0 为夜光藻初始密度（1 cells/mL）；K 为环境容纳量（单位：cells/mL）；t 为培养时间；t_0 为达到 $K/2$ 的培养时间；$\mathrm{d}t$ 为时间系数；B 为基线值；A 为曲线下面积；w 为 σ 置信区间；x 为营养盐稀释系数；x_c 为 K 最大时 x 的取值；a，c 为直线截距；b，d 为直线斜率。

3　结果

3.1　不同藻类培养条件下夜光藻种群增长

如图 2 所示，静置条件下夜光藻在亚心形扁藻组中生长最为快速，在 20 d 的培养期内，夜光藻由（10±0）个上升到（205±4）个，平均增长率为（0.151±0.001）d^{-1}（表 1），显著高于其他实验组。而冷冻扁藻和骨条藻组中夜光藻在相同的时间内分别增加至（84±8）个与（86±5）个，平均增长率分别为（0.106±0.005）d^{-1} 与（0.108±0.003）d^{-1}，显著低于亚心形扁藻培养组（$p<0.01$）。而在其他微藻作为唯一食物来源的情况下，夜光藻基本没有增长，和空白对照组之间没有显著的差异（$p>0.05$）。这表明静置条件下，夜光藻并不能够利用球等鞭金藻、三角褐指藻、小球藻、微小海链藻这 4 种藻作为唯一食物来源。

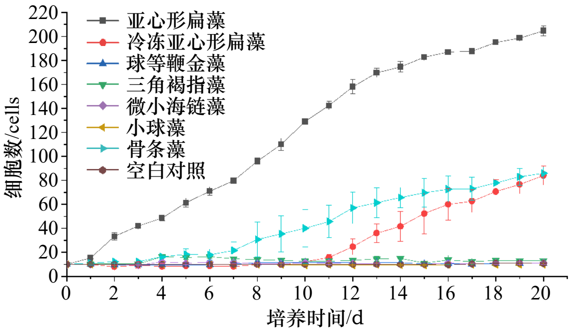

图 2　静置条件下不同藻类培养的夜光藻种群增长

Fig. 2　Population growth of *Noctiluca scintillans* feeding by different algae in a standing situation

表 1　不同培养条件下夜光藻种群平均增长率

Table 1　Mean growth rate of *Noctiluca scintillans* feeding by different algal in standing and mixing simulated situation

饵料藻类	静置条件下增长率/d^{-1}	海水混合条件下增长率/d^{-1}
亚心形扁藻	0.151 ± 0.001^{d}	0.152 ± 0^{d}
冷冻亚心形扁藻	0.106 ± 0.005^{b}	0.105 ± 0.004^{b}
球等鞭金藻	0.003 ± 0.003^{a}	0.101 ± 0.002^{b}
三角褐指藻	0.013 ± 0.006^{a}	0.101 ± 0.004^{b}
微小海链藻	0.005 ± 0.005^{a}	0.137 ± 0.001^{c}
小球藻	-0.002 ± 0.003^{a}	-0.002 ± 0.003^{a}
骨条藻	0.108 ± 0.003^{b}	0.105 ± 0.002^{b}
空白对照（灭菌海水）	0.003 ± 0.003^{a}	0.000 ± 0.005^{a}

注：上标字母不同表示差异显著，$p<0.05$ 为显著。

如图 3 所示，在模拟海水混合的条件下，夜光藻对不同饵料藻的利用出现了明显的变化。虽然夜光藻在亚心形扁藻培养组的生长仍然最快，但和静置条件下并没有显著的差异（$p>0.05$）。冷冻亚心形扁藻培养组和骨条藻培养组与静置条件下的没有显著差异（$p>0.05$）。但微小海链藻培养组中夜光藻在 20 d 内上升至（153±4）个，平均增长率为（0.137±0.001）d^{-1}，显著高于除亚心形扁藻组之外其他实验组（$p<0.01$）。在海水混合条件下，三角褐指藻和球等鞭金藻同样能够作为夜光藻的食物支持其生长，这和静置条件下有着显著区别（$p<0.01$）。这表明海水混合可能在夜光藻摄食利用浮游藻类的过程中起着重要作用。与此同时，海水混合条件下，小球藻培养组中夜光藻的种群数量依然没有增长，这说明夜光藻可能不能够利用小球藻。

3.2　不同营养盐条件下的微藻种群动态

如图 4 所示，夜光藻和亚心形扁藻的种群增长曲线在不同营养盐条件下有着明显的差异。在 f/2 培养基

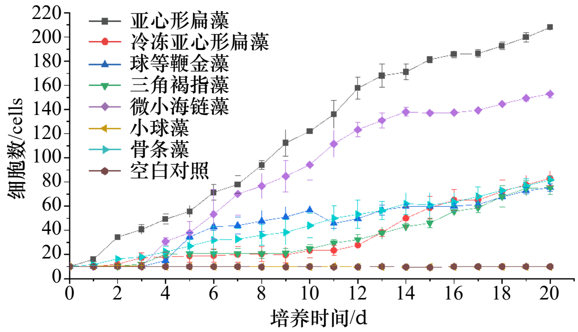

图 3　海水混合条件下不同藻类培养的夜光藻种群增长

Fig. 3　Population growth of *Noctiluca scintillans* feeding by different algal in a seawater mixing simulated situation

培养的情况下，扁藻在 10 d 内迅速生长至 $(1.38\pm0.09)\times10^6$ cells/mL，期间平均增长速率为 $(0.493\pm0.006)\ d^{-1}$，显著高于其他实验组（$p<0.01$），但是该营养盐条件下夜光藻生长缓慢，20 d 内密度由（1±0）cells/mL 增长至（37±2）cells/mL，和对照组夜光藻密度（（39±6）cells/mL）之间并没有显著差异（$p>0.05$）。随着营养盐浓度的下降，亚心形扁藻种群平均增长速率显著降低（$p<0.01$），低于 f/2 营养盐水平的实验组中，除 f/4 实验组中扁藻最高密度达到 $(5.83\pm0.32)\times10^5$ cells/mL，其余实验组中扁藻密度都在短暂上升之后迅速回落到 1×10^5～2×10^5 cells/mL 的水平。夜光藻则在除 f/2 组的其他组中逐渐占据优势。

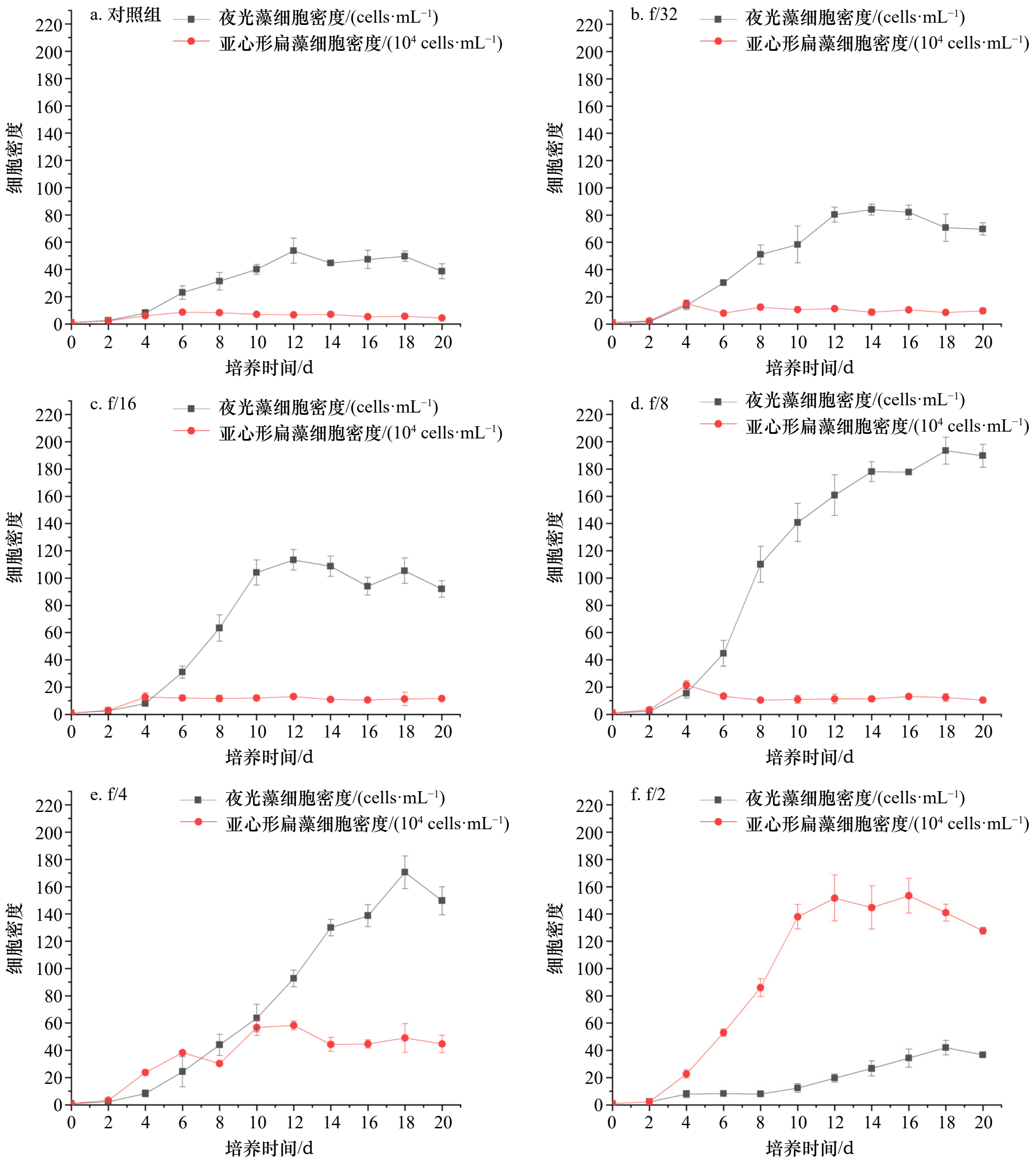

图 4　夜光藻和亚心形扁藻在不同营养条件下的种群增长曲线

Fig. 4　Population growth curves of *Noctiluca scintillans* and *Platymonas subcordiformis* under different nutritional conditions

结合拟合结果（图 5），各实验组中夜光藻种群的动态变化较好地符合 Boltzmann 增长模型，各实验组与对照组 R^2 都在 0.9 以上（表 2）。随着营养盐水平下降，夜光藻的种群增长出现先增强后减弱的趋势，其中最大环境容纳量 K 的峰值（（184.65±3.19）cells/mL）出现在 f/8 组，和实际情况下夜光藻密度的最大值（（193±10）cells/mL）并没有显著性的差异（$p>0.05$）。拟合结果还表明，夜光藻种群增长最快时间 t_0 与时间系数 dt

都随着营养盐水平的降低而出现降低的趋势。进一步对 Boltzmann 增长模型中各参数与营养盐稀释系数进行相关性拟合之后，结果表明 K、t_0 与 dt 与其有着较强的相关性，分别符合高斯分布、线性分布与线性分布，R^2 分别为 0.994 0、0.941 7、0.863 0(表 3)。这表明在与亚心形扁藻的共培养体系中，夜光藻的种群增长表现为受单一因素(即营养盐水平)影响的函数，两种藻类表现出互相抑制的特点，其抑制能力与营养盐水平相关，高营养盐水平反而不利于共培养条件下夜光藻的生长。

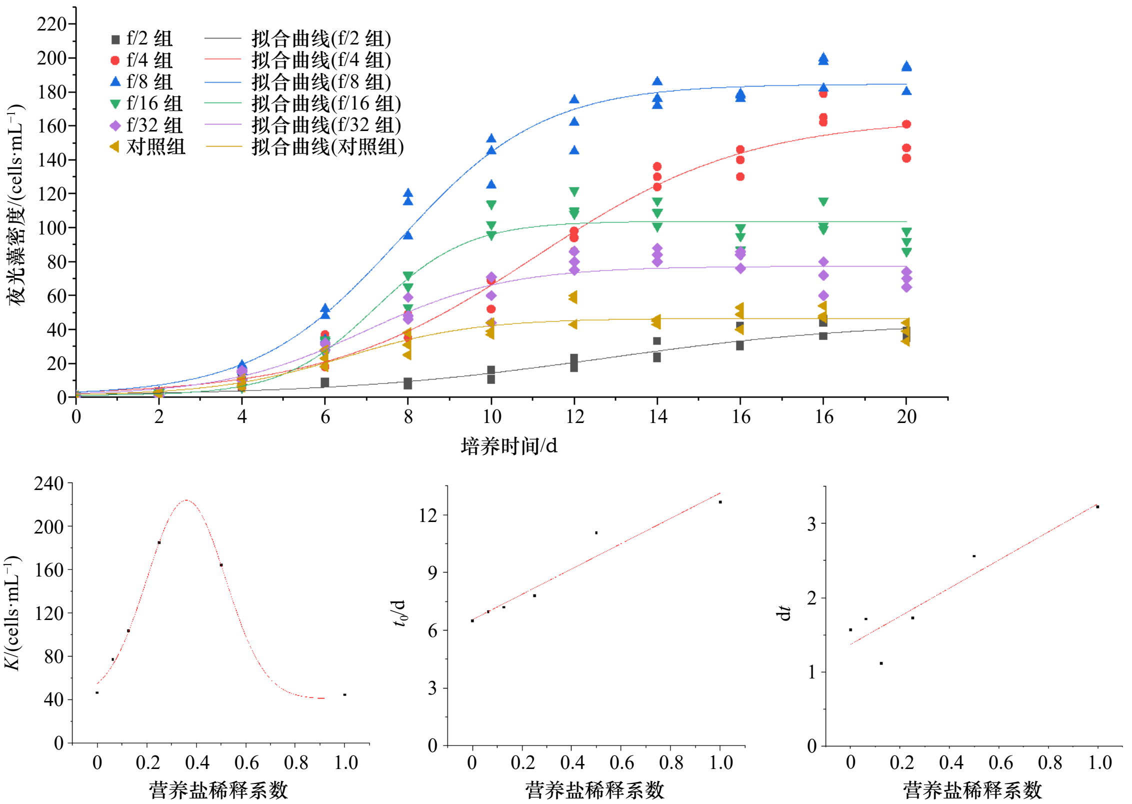

图 5　夜光藻种群动态拟合

Fig. 5　Fitting of population dynamics of *Noctiluca scintillans*

表 2　夜光藻种群动态 Boltzmann 拟合参数

Table 2　Parameters of Boltzmann fitting on population dynamics of *Noctiluca scintillans*

	f/2组	f/4组	f/8组	f/16组	f/32组	对照组
K/(cells·mL^{-1})	44.61±4.11	164.56±5.43	184.65±3.19	103.74±2.38	77.22±2.29	46.53±1.61
t_0/d	12.67±0.88	11.05±0.31	7.79±0.17	7.19±0.20	6.96±0.31	6.48±0.36
dt	3.23±0.53	2.56±0.23	1.73±0.15	1.12±0.17	1.71±0.27	1.57±0.31
R^2	0.929 3	0.979 1	0.983 3	0.961 9	0.942 9	0.912 5

表 3　夜光藻种群动态 Boltzmann 拟合参数与营养盐稀释倍数的拟合

Table 3　Fitting of dilution ratio with parameters of Boltzmann fitting on population dynamics of *Noctiluca scintillans*

拟合方式		拟合参数				R^2
K	高斯	B=41.00±6.69	x_c=0.36±0.01	w=0.32±0.02	A=72.76±5.76	0.994 0
t_0	线性	a=6.57±0.39	b=6.57±0.82			0.941 7
dt	线性	c=1.38±0.18	d=1.90±0.38			0.863 0

4 讨论

夜光藻生长和其食物来源有着明显的关系，Hallegraeff 等[25] 发现不同藻类喂养下，夜光藻平均增长率差异（0～0.69 d^{-1}）显著，但不同实验组之间饵料生物量差异较大，横向比较较为困难。本实验结果表明，即使在相同生物量情况下，不同微藻培养的夜光藻种群增长之间依然存在显著差别。较于其他微藻，亚心形扁藻组中夜光藻平均增长率更高，说明该藻可能是夜光藻较好的食物。这与之前的研究结果相似[27–28, 32]。相较于活细胞，冷冻死亡的亚心形扁藻投喂下的夜光藻增长率显著下降，说明死亡藻体（或其滋养的细菌）并不是夜光藻较好的食物。海水混匀条件下的微小海链藻同样能够支持夜光藻较高的增长率，这和当前已有的海链藻能够培养夜光藻的结论相符[33]，如 Hallegraeff 等[25] 发现，伪矮海链藻（*Thalassiosira pseudonana*）培养下夜光藻的平均增长率为 0.16～0.23 d^{-1}，与本实验微小海链藻组夜光藻的增长率较为相似。骨条藻、球等鞭金藻与三角褐指藻在一定条件下虽然能够维持夜光藻种群增长，但是增长率较低，且相互之间并没有显著的差别。这说明夜光藻在食物质量较差的情况下也能够维持低水平的种群增长，这同样与现有结果相吻合[28, 33–34]。但 Gomes 等[35] 发现，绿色夜光藻在三角褐指藻培养下增长率比等生物量威氏海链藻（*Thalassiosira weissflogii*）培养下的增长率要高，这与本实验结果和之前其他的研究结果相差较大，说明混合营养的绿色夜光藻和完全异养的红色夜光藻对食物的选择和利用可能存在差别。

夜光藻对饵料利用上的差异有着多种解释。Nakamura[34] 认为，夜光藻在不同饵料投喂下增长率的差异与饵料藻大小（等效直径 ESD）有关，ESD 小于 5 μm 的衣藻（*Chlamydomonas parkeae*）与球等鞭金藻不能支持夜光藻生长，而较大的饵料（ESD>10 μm）投喂下夜光藻增长率较高，这同样与本文的结果相符，亚心形扁藻与微小海链藻直径均大于 10 μm，而其他藻类都比较小。徐韧等[32] 发现，种群增长率高的实验组中夜光藻食物泡多而充盈，而增长率低的实验组中夜光藻食物泡较少，认为增长率差异可能与其摄食偏好相关。但现有研究表明，虽然夜光藻对不同食物的摄食率存在显著差异，但高摄食率并不等同于高增长率[26–27, 36]，如夜光藻对海洋丝尾虫（*Uronema marinum*）摄食率显著高于其他食物，但其增长率反而是负值[27]。本实验也发现，静置条件下球等鞭金藻组中夜光藻在解剖镜下能观察到多而充盈的食物泡，但种群几乎没有增长，这说明夜光藻的生长和其对食物的利用更为相关。Zhang 等[36] 发现夜光藻在混合营养的情况下，短期摄食率和饵料生物量呈正相关，但长期更趋近于摄取营养价值更高的食物，而且营养条件充足的藻类培养下夜光藻的增长率显著高于其在等密度的营养缺乏（氮磷不足）的同种藻类培养下的增长率。这表明食物的营养价值在很大程度上决定了夜光藻的生长。

海水混合可能对夜光藻的生长有着重要作用，模拟海水混合条件下，部分实验组中夜光藻平均增长率显著上升，以微小海链藻组最为明显。观察发现静置条件下三角褐指藻和微小海链藻有明显的沉淀，而海水混合条件下则处于悬浮状态，这表明海水混合可能通过增加藻之间接触几率从而提高夜光藻的摄食率。观察还发现混合条件下夜光藻更容易形成集群。集群的夜光藻能够分泌黏性物质形成黏液网，更容易黏住食物，提高摄食率，从而获得更高的增长率[37–38]。海水混合导致夜光藻增长率的变化可能有助于解释平潭海域多发的藻华现象，该地区海流较强，海水混合较为强烈，为夜光藻利用海洋中硅藻等作为食物提供了良好条件。环境检测数据表明，夜光藻藻华多发的时间（3 月底至 5 月中旬）与该海域硅藻藻华发生的时间互相重叠，同区域可能同时出现夜光藻藻华与微小海链藻藻华（福建政府数据 https://hyyyj.fujian.gov.cn/xxgk/tzgg/），而夜光藻藻华和前期硅藻藻华有着密切的关系[5, 20, 39–40]，Kitatsuji 等[24] 对藻华发生区的夜光藻镜检发现，其食物泡里面主要为角毛藻属、海链藻属等硅藻。结合本文实验结果表明，微小海链藻等硅藻在平潭海域春季的大量繁殖可能是导致该海域夜光藻藻华暴发的原因之一。

近海海水富营养化是导致浮游植物大量繁殖的主要原因之一，为了探究营养盐水平对夜光藻藻华的贡献，本文探究了在不同营养盐条件下，夜光藻与最佳饵料亚心形扁藻的种群动态变化。结果表明，在共培养体系下，夜光藻的种群增长与营养盐水平有关，周成旭等[29] 同样发现，添加较低浓度营养盐的培养基（f/40）能够促进夜光藻–扁藻共培养体系中夜光藻的种群增长。拟合结果表明，夜光藻种群动态符合 Boltzmann 增长模型，其各参数都与营养盐水平有较强的相关性，这说明无机营养水平能够影响夜光藻种群的增长速度与环境容纳量。但是作为完全异养性的藻类，夜光藻种群动态与营养盐水平的相关性属于间接相关，Zhang 等[36] 认为，夜光藻种群增长率随饵料密度上升而上升，但同时存在边际效应。实验中夜

光藻只有在扁藻种群增长趋近于 0 的时候开始增长, 说明高增长率与高密度的饵料藻对夜光藻增长可能有抑制作用, 这可能是与亚心形扁藻快速生长时产生他感作用有关。这表明夜光藻的种群动态可能是亚心形扁藻的营养价值与抑制能力共同作用的结果, 而这两个因素都与营养盐水平相关, 这就导致最终夜光藻种群动态表现为受营养盐单一因素影响的函数。这种现象可能为微藻–夜光藻藻华演替提供一个可能的解释, 很多原位观察表明, 夜光藻藻华往往跟随在硅藻等浮游植物大量繁殖之后[20, 24, 41], 这可能是夜光藻的生长在硅藻大量繁殖的时候受到一定的抑制, 直到硅藻繁殖进入后期之后才开始大量繁殖。营养盐的变化可能显著改变微藻–夜光藻的种群动态关系, 从而对夜光藻藻华的形成起到重要的作用, 而陆源无机营养输入可能在夜光藻藻华形成机制中有着重要的地位。

5　结论

本文探究了福建平潭海域夜光藻在几种饵料藻与硅藻培养条件下的生长情况, 结果表明不同饵料投喂下夜光藻的增长率有显著差异, 其中亚心形扁藻培养下的夜光藻生长最快。海水混合对夜光藻生长有着重要的作用, 模拟混合条件下, 夜光藻能够利用微小海链藻等硅藻快速生长。营养盐水平对“夜光藻–亚心形扁藻”共培养体系中两种藻类的种群动态有着显著的影响, 其中夜光藻种群增长符合 Boltzmann 模型, 其各项参数与营养盐水平显著相关。实验结果表明, 夜光藻对不同饵料藻的利用存在显著的差异, 营养盐水平可能在夜光藻藻华形成机制中起着重要的作用。

参考文献:

[1] GEOHAB. Global ecology and oceanography of harmful algal blooms science plan[Z/OL]. [2021−10−19]. http://www.jodc.go.jp/info/ioc_doc/Other/124638e.pdf.

[2] Glibert P M. Harmful algae at the complex nexus of eutrophication and climate change[J]. Harmful Algae, 2020, 91: 101583.

[3] Xiao Xi, Agustí S, Pan Yaoru, et al. Warming amplifies the frequency of harmful algal blooms with eutrophication in Chinese coastal waters[J]. Environmental Science & Technology, 2019, 53(22): 13031−13041.

[4] Harrison P J, Furuya K, Glibert P M, et al. Geographical distribution of red and green *Noctiluca scintillans*[J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2011, 29(4): 807−831.

[5] Piontkovski S A, Serikova I M, Evstigneev V P, et al. Seasonal blooms of the dinoflagellate algae *Noctiluca scintillans*: Regional and global scale aspects[J]. Regional Studies in Marine Science, 2021, 44: 101771.

[6] Zhang Shuwen, Xia Xiaomin, Ke Ying, et al. Population dynamics and interactions of *Noctiluca scintillans* and *Mesodinium rubrum* during their successive blooms in a subtropical coastal water[J]. Science of the Total Environment, 2020, 755: 142349.

[7] 胡翠林, 金海卫, 李振华, 等. 赤潮生物夜光藻的研究进展[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2015, 34(4): 379−386.
Hu Cuilin, Jin Haiwei, Li Zhenhua, et al. Research advance of *Noctiluca scintillans*[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2015, 34(4): 379−386.

[8] 自然资源部. 中国海洋灾害公报(1989–2020)[EB/OL]. [2021–10–01]. http://www.nmdis.org.cn/hygb/zghyzhgb/2020nzghyzhgb/, 1990–2021.
Ministry of Natural Resources. Bulletin of China marine disaster 1989–2020[EB/OL]. [2021–10–01]. http://www.nmdis.org.cn/hygb/zghyzhgb/2020nzghyzhgb/, 1990–2021.

[9] 梁玉波. 中国赤潮灾害调查与评价(1933–2009)[M]. 北京: 海洋出版社, 2012.
Liang Yubo. Investigation and Evaluation of Red Tide in China 1933–2009[M]. Beijing: China Ocean Press, 2012.

[10] Qi Lin, Tsai S F, Chen Yanlong, et al. In search of red *Noctiluca scintillans* blooms in the East China Sea[J]. Geophysical Research Letters, 2019, 46(11): 5997−6004.

[11] Wang Weicheng, Sun Song, Sun Xiaoxia, et al. Seasonal phenology of the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney) in Jiaozhou Bay and adjacent coastal Yellow Sea, China[J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2018, 36(4): 1280−1293.

[12] Liu Lusan, Zhou Juan, Zheng Binghui, et al. Temporal and spatial distribution of red tide outbreaks in the Yangtze River Estuary and adjacent waters, China[J]. Marine Pollution Bulletin, 2013, 72(1): 213−221.

[13] 钱宏林. 广东沿海的赤潮生物与赤潮研究[C]//第一届中国赤潮研究与防治学术研讨会论文集. 北京: 中国海洋学会, 2005.
Qian Honglin. The red tide organisms and red tide study of the coastal waters of Guangdong[C]//Proceedings of the First Symposium of Red Tide Research and Control of China. Beijing: Chinese Society of Oceanography, 2005.

[14] Raj K D, Mathews G, Obura D O, et al. Low oxygen levels caused by *Noctiluca scintillans* bloom kills corals in Gulf of Mannar, India[J]. Scientific Reports, 2020, 10: 22133.

[15] 马继先, 于学颖, 李丽芳, 等. 钦州湾海域夜光藻赤潮发生区水文气象因子变化研究[J]. 广东化工, 2017, 44(7): 90−92.
Ma Jixian, Yu Xueying, Li Lifang, et al. Study on the change of environmental factors during *Noctiluca scintillans* red tide in Qinzhou Bay[J]. Guangdong Chemical Industry, 2017, 44(7): 90−92.

[16] 付仲, 侯雁彬, 郗艳娟, 等. 秦皇岛海域夜光藻种群密度与环境因子的关系[J]. 河北渔业, 2015(10): 31−35, 82.
Fu Zhong, Hou Yanbin, Xi Yanjuan, et al. Study on the relationship between population density of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Qinhuangdao[J]. Hebei Fisheries, 2015(10): 31−35, 82.
[17] 黄长江, 齐雨藻. 南海大鹏湾夜光藻种群生态及其赤潮成因分析[J]. 海洋与湖沼, 1997, 28(3): 245−255.
Huang Changjiang, Qi Yuzao. The population ecology and causative mechanisms of red tide of *Noctiluca scintillans* in Dapeng Bay, the South China Sea[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1997, 28(3): 245−255.
[18] Sarma V V S S, Patil J S, Shankar D, et al. Shallow convective mixing promotes massive *Noctiluca scintillans* bloom in the northeastern Arabian Sea[J]. Marine Pollution Bulletin, 2019, 138: 428−436.
[19] 万艳. 适宜平潭海域夜光藻赤潮发生的水温和气象条件统计分析[J]. 海洋预报, 2020, 37(6): 65−73.
Wan Yan. Statistical analysis of water temperature and meteorological conditions favorable for the occurrence of *Noctiluca scintillans* red tide in Pingtan sea area[J]. Marine Forecasts, 2020, 37(6): 65−73.
[20] Xiang Chenhui, Tan Yehui, Zhang Huangchen, et al. The key to dinoflagellate (*Noctiluca scintillans*) blooming and outcompeting diatoms in winter off Pakistan, northern Arabian Sea[J]. The Science of the Total Environment, 2019, 694: 133396.
[21] 田达玮, 宋书群, 陈田田, 等. 胶州湾夜光藻种群动态及其大量繁殖的生态机制[J]. 海洋与湖沼, 2017, 48(2): 276−284.
Tian Dawei, Song Shuqun, Chen Tiantian, et al. *Noctiluca scintillans* blooming in the Jiaozhou Bay: population dynamics and ecological mechanism[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2017, 48(2): 276−284.
[22] 尹翠玲, 张秋丰, 邹涛, 等. 渤海湾天津近岸海域夜光藻赤潮生消过程初探[J]. 海洋湖沼通报, 2013(2): 99−104.
Yin Cuiling, Zhang Qiufeng, Zou Tao, et al. Analysis for *Noctiluca scintillans* red tide in Bohai Bay[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2013(2): 99−104.
[23] Nishitani G, Shiromoto M, Sato-Okoshi W, et al. Molecular approach for analysis of *in situ* feeding by the dinoflagellate *Noctiluca scintillans*[J]. Harmful Algae, 2020, 99: 101928.
[24] Kitatsuji S, Yamaguchi H, Asahi T, et al. Does *Noctiluca scintillans* end the diatom bloom in coastal water?[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2019, 510: 10−14.
[25] Hallegraeff G M, Albinsson M, Dowdney J, et al. Prey preference, environmental tolerances and ichthyotoxicity by the red-tide dinoflagellate *Noctiluca scintillans* cultured from Tasmanian waters[J]. Journal of Plankton Research, 2019, 41(4): 407−418.
[26] Stauffer B A, Gellene A G, Rico D, et al. Grazing of the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* on dinoflagellate and raphidophyte prey[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2017, 80(2): 193−207.
[27] Zhang Shuwen, Liu Hongbin, Guo Cui, et al. Differential feeding and growth of *Noctiluca scintillans* on monospecific and mixed diets[J]. Marine Ecology Progress Series, 2016, 549: 27−40.
[28] 吴玉霖, 周成旭, 张永山. 夜光藻的室内培养[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 165−167.
Wu Yulin, Zhou Chengxu, Zhang Yongshan. Laboratory culture of *Noctiluca scintillans* (Macartney)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1994, 25(2): 165−167.
[29] 周成旭, 吴玉霖, 邹景忠. 夜光藻的营养动力学[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 152−157.
Zhou Chengxu, Wu Yulin, Zou Jingzhong. Nutrient dynamics of *Noctiluca scintillans* (Macartney)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1994, 25(2): 152−157.
[30] Guillard R R, Ryther J H. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella Nana* Hustedt, and *Detonula Confervacea* (Cleve) Gran[J]. Canada Journal of Microbiology, 1962, 8: 229−239.
[31] 孙军, 刘东艳. 浮游植物生物量研究: I. 浮游植物生物量细胞体积转化法[J]. 海洋学报, 1999, 21(2): 75−85.
Sun Jun, Liu Dongyan. Study on phytoplankton biomass I. Phytoplankton measurement biomass from cell volume or plasma volume[J]. Haiyang Xuebao, 1999, 21(2): 75−85.
[32] 徐韧, 沈竑, 王桂兰, 等. 夜光藻的实验室培养及对其带触手二分裂现象的观察[J]. 水产学报, 1995, 19(3): 268−271.
Xu Ren, Shen Hong, Wang Guilan, et al. Laboratory culture and observation of equal binary fission with tentacle in *Noctiluca scintillans* (Macartney)[J]. Journal of Fisheries of China, 1995, 19(3): 268−271.
[33] Buskey E J. Growth and bioluminescence of *Noctiluca scintillans* on varying algal diets[J]. Journal of Plankton Research, 1995, 17(1): 29−40.
[34] Nakamura Y. Growth and grazing of a large heterotrophic dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*, in laboratory cultures[J]. Journal of Plankton Research, 1998, 20(9): 1711−1720.
[35] Gomes H D R, McKee K, Mile A, et al. Influence of light availability and prey type on the growth and photo-physiological rates of the mixotroph *Noctiluca scintillans*[J]. Frontiers in Marine Science, 2018, 5: 374.
[36] Zhang Shuwen, Liu Hongbin, Chen Bingzhang, et al. Effects of diet nutritional quality on the growth and grazing of *Noctiluca scintillans*[J]. Marine Ecology Progress Series, 2015, 527: 73−85.
[37] Uhlig G, Sahling G. Long-term studies on *Noctiluca scintillans* in the German Bight population dynamics and red tide phenomena 1968–1988[J]. Netherlands Journal of Sea Research, 1990, 25(1/2): 101−112.
[38] Omori M, Hamner W M. Patchy distribution of zooplankton: Behavior, population assessment and sampling problems[J]. Marine Biology, 1982, 72(2): 193−200.

[39] 董婧, 王文波, 刘海映. 辽宁近海浮游植物与夜光藻赤潮的关系[J]. 水产科学, 2000, 19(1): 17−20.
Dong Jing, Wang Wenbo, Liu Haiying. Relation between red tide caused by *Notiluca scienllans* and phytoplankton at sea near Liaoning[J]. Fisheries Science, 2000, 19(1): 17−20.
[40] Sato N E, Hernández D, Viñas M D. Feeding habits of *Noctiluca scintillans* in coastal waters off Buenos Aires Province, Argentina[J]. Latin American Journal of Aquatic Research, 2010, 38(3): 403−412.
[41] Zhang Shuwen, Harrison P J, Song Shuqun, et al. Population dynamics of *Noctiluca scintillans* during a bloom in a semi-enclosed bay in Hong Kong[J]. Marine Pollution Bulletin, 2017, 121(1/2): 238−248.

Different growth of red *Noctiluca scintillans* from Pingtan coast waters feeding on several diet algae

Zhang Haiyan [1], Li Xiaodong [1], Yang Guiqin [1], Lu Weijing [1], Chang Yang [1], Wang Ziyang [1]

(1. *Key Laboratory of Marine Biotechnology of Fujian Province*, *Institute of Oceanology*, *Fujian Agriculture and Forestry University*, *Fuzhou* 350002, *China*)

Abstract: Blooms of red *Noctiluca scintillans* is an annual eco-disaster in coastal waters of China, but the mechanism of outbreak of *N. scintillans* is still unclear. To explore the role of nutrient conditions in the formation of *N. scintillans* blooms, the population growth of *N. scintillans* feeding several diet algae, including common diet algae and local diatoms, were investigated under standing water, mixing water and different inorganic nutrient levels. Results showed that there were significant differences in population growth of *N. scintillans* under different diets. Population growth of *N. scintillans* was fastest in *Platymonas subcordiformis* treatment, with growth rate of (0.151±0.001) d^{-1}. *N. scintillans* growth significantly increased in mixing water when feeding on some diet algae. The population growth rate of *N. scintillans* in *Thalassiosira minima* treatment was (0.136±0.001) d^{-1}, which was much higher than growth rate of *N. scintillans* in other algae treatment except in *P. subcordiformis* treatment. Growth rate and maximum population of *N. scintillans* cultured with *P. subcordiformis* firstly increased and then decreased with increasing inorganic nutrient levels, and results suggested that its growth fitted the Boltzmann model, with parameters were highly related to inorganic nutrients. Results indicated that proliferation of local diet algae, such as *Thalassiosira* species, leading by nutrients input in spring, combined with mixing of seawater, might play an important role in the formation of massive *N. scintillans* bloom in Pingtan coastal waters.

Key words: *Noctiluca scintillans*; population growth; bloom mechanism; inorganic nutrient levels