

文章编号: 1000-0615(2002)06-0561-08

·综述·

有害赤潮藻对鱼类影响的研究进展

谭志军^{1,2}, 颜天¹, 周名江¹

(1. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

关键词: 有害赤潮藻; 藻毒素; 鱼类; 影响

中图分类号: S963.21 文献标识码: A

Current status of studies on the effects of harmful algae on fish

TAN Zhi-jun^{1,2}, YAN Tian¹, ZHOU Ming-jiang¹

(1. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China;

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: This paper presents the effects of harmful algae on fish based on the studies in recent years. The results show that the harmful algae can affect the survival, enzyme, cell, tissue and behavior of fish directly or indirectly, also the phycotoxin can be accumulated in the tissue and organ of fish, and influence the organisms of higher level. At last, we have discussed the elements that affect the toxicity of harmful algae.

Key words: harmful algae; phycotoxin; fish; effects

赤潮灾害的多发性和普遍性极大危害了海产养殖业和渔业资源, 严重破坏了正常的海洋生态系统, 直接威胁着人类的生存环境和健康水平^[1,2]。在赤潮灾害中, 鱼类的大量死亡带来的危害和损失占相当大的比重^[3], 在我国, 1998 年春季南海的一次特大赤潮造成了大规模的养殖鱼死亡, 直接经济损失超过 3 亿元。在这类赤潮灾害中不仅渔业资源和鱼类养殖业遭受了极大的破坏, 海洋生物的种群结构乃至整个海洋生态系统也受到了影响, 毒素在鱼类体内的累积威胁着食用者的生命安全^[4]。因此, 科学家们针对有害赤潮藻及其毒素对鱼类的影响开展了一些调查和研究工作。本文对这些研究结果进行了综述, 以期为我国在赤潮危害研究、减灾和应急处置措施方面提供科学依据。

1 有害赤潮藻与海洋鱼类

鱼类是我国乃至世界上重要的海水养殖生物, 在海洋生态系统中占有重要地位, 但近十年来, 有害赤潮越来越频繁, 对海洋生物危害的事件不断发生^[5-7]。研究发现, 对鱼类等海洋渔业资源有毒害作用的赤潮藻的种类越来越多。到目前为止, 共发现有 70 种以上的赤潮藻能以直接或间接的方式对鱼类产生影响, 甚至导致鱼类大量死亡, 藻种名见表 1。受到过有害赤潮藻的影响的鱼类种名见表 2。

2 有害赤潮藻及其毒素对鱼类的影响

有害赤潮藻及其毒素对鱼类的影响包括急性毒性和对酶活性、细胞、组织及行为等亚急性毒性的影响。

收稿日期: 2001-11-26

资助项目: 国家自然科学基金项目(49906007, 39950001, 20177023, 40076030); 国家重点基础研究项目(2001CB4097), 中国科学院知识创新工程项目(KZCX2-206); 山东省科技攻关项目资助

作者简介: 谭志军(1978-), 男, 山东鄄城人, 硕士研究生, 主要从事赤潮的生态毒理学研究。Tel: 0532-2898649, E-mail: tanzhijun@

ms.qliao.ac.cn

表1 对鱼类有潜在危害的有害赤潮藻

Tab.1 Currently recognized toxic estuary and marine algae having potential harmful effect on fish

藻类 species of algae	文献 references	藻类 species of algae	文献 references
链状亚历山大藻 <i>Alexandrium catenella</i>	[8, 9, 24]	米氏裸甲藻 <i>Gymnodinium mikimotoi</i>	[9, 22, 30]
亚历山大藻 <i>A. excavatum</i>	[10- 12]	裸甲藻 <i>G. nagasakii</i>	[22]
多纹亚历山大藻 <i>A. polygramma</i>	[20]	裸甲藻 <i>G. polyanna</i>	[22]
塔玛亚历山大藻 <i>A. tamarensis</i>	[13- 16]	裸甲藻 <i>G. sp.</i>	[16, 22, 38]
亚历山大藻 <i>A. fundyense</i>	[13]	沟环裸甲藻 <i>G. veneficum</i>	[9, 20, 31]
微型亚历山大藻 <i>A. minutum</i>	[9, 13]	裸甲藻 <i>G. pulchellum</i>	[22, 23]
股状亚历山大藻 <i>A. cohortula</i>	[9]	金黄环多沟藻 <i>Gyrodinium f. aureolum</i>	[32]
亚历山大藻 <i>A. monilatum</i>	[13]	多沟藻 <i>G. aureolum</i>	[6]
强壮前沟藻 <i>Amphidinium carterae</i>	[9]	赤潮异湾藻 <i>Heterosigma akashiwo</i>	[16, 30, 38]
前沟藻 <i>A. carteri</i>	[17]	强壮异湾藻 <i>H. carterae</i>	[9]
前沟藻 <i>A. kechii</i>	[9]	微囊藻 <i>Microcystis aeruginosa</i>	[33]
克氏前沟藻 <i>A. klebsii</i>	[14, 18]	夜光藻 <i>Noctiluca scintillans</i>	[9, 16, 32]
衫叶蕨藻 <i>Caulerpa taxifolia</i>	[19]	泡沫节球藻 <i>Nalularia spumigena</i>	[38]
梭角藻 <i>Ceratium fusus</i>	[9]	牡蛎甲藻 <i>Ostreopsis lenticularis</i>	[4, 13, 34, 38]
叉状角藻 <i>Ceratium furca</i>	[8]	牡蛎甲藻 <i>O. ovata</i>	[4, 34]
角管藻 <i>Cerataulina pedagiaca</i>	[7]	暹罗牡蛎甲藻 <i>O. siamensis</i>	[4, 13, 27, 34]
角刺藻 <i>Chaetoceros concavicornis</i>	[21, 38]	* <i>Pfiesteria piscicide</i>	[3, 23, 35]
角刺藻 <i>C. concolutus</i>	[21]	* <i>Pfiesteria piscicide</i> -like	[3, 23, 35]
古老卡盾藻 <i>Chattonella antiqua</i>	[9, 22, 38]	球状棕囊藻 <i>Phaeocystis f. globosa</i>	[9]
卡盾藻 <i>C. globosa</i>	[9]	棕囊藻 <i>Phaeocystis</i> spp.	[9, 38]
卡盾藻 <i>C. pulchellum</i>	[23]	凹形原甲藻 <i>Prorocentrum concavum</i>	[4, 34, 38]
海洋卡盾藻 <i>C. marina</i>	[9, 22, 25, 38]	利玛原甲藻 <i>P. lima</i>	[4, 27, 38]
定鞭藻 <i>Chrysochromulina leadbeateri</i>	[9, 26]	原甲藻 <i>P. hoffmannianum</i>	[34, 38]
定鞭藻 <i>C. polylopsis</i>	[9, 38, 39]	海洋原甲藻 <i>P. mexicanum</i>	[38]
剧毒纲比甲藻 <i>Gambierdiscus toxicus</i>	[4, 13, 27, 38]	定鞭藻 <i>Prymnesium minutum</i>	[36]
短膝沟藻 <i>Gonyaulax breve</i>	[20]	定鞭藻 <i>P. czosnauskii</i>	[36]
链状膝沟藻 <i>G. catenella</i>	[20]	定鞭藻 <i>P. zebrium</i>	[36]
膝沟藻 <i>G. excavata</i>	[20, 28, 29]	定鞭藻 <i>P. annuliferum</i>	[36]
膝沟藻 <i>G. monilata</i>	[20]	定鞭藻 <i>P. calathiferum</i>	[9, 36]
多边膝沟藻 <i>G. polyedra</i>	[20]	小定鞭藻 <i>P. parvum</i>	[9, 17, 36, 38]
塔玛膝沟藻 <i>G. tamarensis</i>	[20]	定鞭藻 <i>P. papillarum</i>	[36]
裸甲藻 <i>Gymnodinium atenatum</i>	[22]	定鞭藻 <i>P. saltans</i>	[36]
短裸甲藻 <i>G. breve</i>	[9, 20, 22, 38]	定鞭藻 <i>P. paelliferum</i>	[36, 38]
链状裸甲藻 <i>G. catenatum</i>	[9, 22, 38]	巴哈马犁甲藻 <i>Pyrodinium bahamense</i>	[38]
裸甲藻 <i>G. galacheanum</i>	[9, 22]	红海束毛藻 <i>Trichodesmium erythraeum</i>	[38]

以上共计 70 种 (Total 70 species in above table): 带* 为未见文名的藻类 (the algae with * has no Chinese name or we didn't find it)

2.1 有害藻对鱼类的急性影响及其作用方式

鱼类对有害赤潮是比较敏感的^[20], 因此赤潮发生时常导致大量鱼类的死亡^[8]。有害赤潮藻对鱼类的致死作用主要通过毒素、氨、粘液、缺氧及机械损伤等方式。研究表明, 对鱼类有毒害作用的藻类毒素主要有: 麻痹性贝毒 (paralytic shellfish poison, PSP)、短裸甲藻毒素 (brevitoxin, BTX, 也可称之为神经性贝毒, NSP)、溶血性毒素 (hemolytic toxin)、细胞性毒素 (cytolytic toxin) 等^[9]。PSP 主要由甲藻亚历山大藻 (*Alexandrium* spp) 和裸甲藻 (*Gymnodinium* spp) 等产生, PSP 毒素作用机制与河豚毒素相似, 都是通过选择性阻断电压门控 Na^+ 通道, 导致动作电位无法形成^[13], 短裸甲藻产生较多 BTX, 其作用与 PSP 毒素相反, 诱导 Na^+ 内流, 从而导致神经和肌肉细胞的去极化^[13], 亚历山大藻 (*A. tamarensis*) 和克氏前沟藻 (*A. klebsii*) 等可以产生溶血性毒素^[14, 18], 其毒素作用红细胞使之溶解破裂, 还可能损害鱼类鳃组织^[9], 与溶血性毒素相类似的细胞毒素在米氏裸甲藻 (*G. mikimotoi*)、链状亚历山大藻 (*A. catenella*) 等赤潮藻中产生^[9]; 夜光藻 (*N. scintillans*) 产生的氨则通过损伤鱼类鳃组织的呼吸上皮对鱼类造成危害, 而且由于氨在碱性条件下能形成毒性较强的非离子氨 (NH_3), 因而碱性条件下夜光藻等对鱼类的危害更大^[9]; 通过分泌粘液的方式造成鱼类的死亡是一些藻的主要作用方式: 粘液可以由赤潮藻或受害鱼类产生, 从而导致鱼类鳃部分粘液过多或者水体粘液滞力增强从而导致鱼类的窒息死

表2 受到有害藻危害的鱼类

Tab.2 Currently recognized fish being affected by harmful algae

鱼类 species of fish	文献 references	鱼类 species of fish	文献 references
赫虾鱼 <i>Acanthogobius flavimanus</i>	[38]	约氏笛鲷 <i>L. jocu</i>	[4]
刺尾鱼 <i>Acanthurus coeruleus</i>	[4]	单斑笛鲷 <i>L. momostigma</i>	[4]
海鲇 <i>Arius felis</i>	[23]	蓝点笛鲷 <i>L. riulatus</i>	[4]
魮鳞 <i>Balistes vetula</i>	[4]	千年笛鲷 <i>L. sebæ</i>	[4]
<i>Caranx bartholomæi</i>	[4]	弱刺鱼 <i>Malaacanthus plumieri</i>	[4]
<i>C. latus</i>	[4]	毛鳞鱼 <i>Mallotus villosus</i>	[10, 12, 37]
<i>C. lessonii</i>	[4]	日本鰹鲷 <i>Mobula japonica</i>	[27]
阔步 <i>C. lugubris</i>	[4]	单列齿鲷 <i>Monotaxis grandoculis</i>	[4]
黑尻 <i>C. mdampyngus</i>	[4]	鲷 <i>Mugil cephalus</i>	[23, 31]
<i>C. ruber</i>	[4]	海鲷 <i>Muraenesox cinereus</i>	[27]
黑印真鲨 <i>Carcharhinus menisorrhah</i>	[4]	尼罗罗非鱼 <i>Nilotica</i>	[38]
沙丁鱼 <i>Cetengraulis edentulus</i>	[38]	大马哈鱼 <i>Oncorhynchus keta</i>	[38]
波纹唇鱼 <i>Cheilinus undulatus</i>	[4]	银大马哈鱼 <i>Oncorhynchus kisutch</i>	[38]
鲱鱼 <i>Clupea harengus</i>	[14, 20, 28, 37]	条石鲷 <i>Oplegnathus fasciatus</i>	[38]
露珠盔鱼 <i>Coris gaimardi</i>	[4]	真鲷 <i>Pagrus major</i>	[22, 24, 25, 37]
栉齿刺尾鱼 <i>Aenochætes striatus</i>	[4]	鲈鱼 <i>Pneumatophorus japonicus</i>	[38]
草鱼 <i>Ctenopharyngodon godonidellus</i>	[33]	豹纹鳃棘鲈 <i>Plectropomus leopardus</i>	[4]
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	[23]	鳃棘鲈 <i>P. maculatus</i>	[4]
日本 <i>Engraulis japonica</i>	[31, 37]	线点鳃棘鲈 <i>P. oligacanthus</i>	[4]
石斑鱼 <i>Epiplatys adscensionis</i>	[4]	多须石首鱼 <i>Pogonias cromis</i>	[23]
赤点石斑鱼 <i>E. akaara</i>	[4, 16]	青鳉 <i>Pollachius virens</i>	[20]
褐点石斑鱼 <i>E. fuscoguttatus</i>	[4]	大眼鲷 <i>Priacanthus macrphthalmus</i>	[4]
云纹石斑鱼 <i>E. mario</i>	[4]	冬鲈 <i>Pseudopleuronectes americanus</i>	[20, 37]
石斑鱼 <i>E. striatus</i>	[4]	黄盖鲈 <i>P. platessoides</i>	[10]
巨石斑鱼 <i>E. tawini</i>	[4]	虹鳟 <i>Salmo gairdneri</i>	[38]
红鲷鱼 <i>Etelis oculatus</i>	[4]	逆沟 <i>Scomberoides lyscon</i>	[4]
星点东方 <i>Fugu niphobles</i>	[38]	大西洋鲑 <i>Salmo salar</i>	[20, 21]
大西洋鳕鱼 <i>Gadus morhua</i>	[10, 20]	小吻鹦嘴鱼 <i>Scarus gibbus</i>	[4]
食蚊鱼 <i>Gambusia affinis</i>	[38]	鹦嘴鱼 <i>S. vetula</i>	[4]
食蚊鱼 <i>Gambusia</i> sp. <i>minnows</i>	[20]	似石首鱼 <i>Sciaenops ocellatus</i>	[23]
金带齿颌鲷 <i>Gnathodentex aurolineatus</i>	[4]	鲭鱼 <i>Scomber japonicus</i>	[15]
裸胸鲈 <i>Gymnothorax meringa</i>	[4]	大西洋鲭鱼 <i>S. scombrus</i>	[10, 11]
裸胸鲈 <i>G. funebris</i>	[4]	康氏马鲛 <i>Scomberomorus commersoni</i>	[4]
爪哇裸胸鲈 <i>G. javanicus</i>	[4]	马鲛 <i>S. commersonianus</i>	[4]
斑点裸胸鲈 <i>G. mdeagris</i>	[4]	马鲛 <i>S. munori</i>	[4]
波纹裸胸鲈 <i>G. undulatus</i>	[4]	马鲛 <i>S. queenslandicus</i>	[4]
刺鲈鱼 <i>Holacanthus</i> sp.	[4]	蝎尾鱼 <i>Scorpaena porcus</i>	[19]
东方斑点 <i>Leteolabrax japonicus</i>	[27]	杜氏 <i>Seriola dumerili</i>	[4]
长吻裸颊鲷 <i>Lethrinus minatus</i>	[4]	* <i>S. quinquevittata</i>	[29]
杂色裸颊鲷 <i>L. variegatus</i>	[4]	大 <i>Sphyræna barracuda</i>	[4]
赫氏黄盖鲈 <i>Limanda herzensteini</i>	[38]	斑条 <i>S. jello</i>	[4]
鲷 <i>Liza richardsoni</i>	[8]	<i>S. piada</i>	[4]
笛鲷 <i>Lujanus analis</i>	[4]	丝鳍粗单角 <i>Stephanolepis cirrhifer</i>	[38]
笛鲷 <i>L. apodus</i>	[4]	曳丝笛鲷 <i>Symphorus nematophorus</i>	[4]
白斑笛鲷 <i>L. bohar</i>	[4]	细鳞 <i>Therapon jarbua</i>	[38]
笛鲷 <i>L. buccanella</i>	[4]	日本竹鱼 <i>Trachurus japonica</i>	[38]
驼背笛鲷 <i>L. gibbus</i>	[4]	侧牙鲈 <i>Variola louti</i>	[4]

以上共计 94 种 (Total 94 species in above table); 带* 为未见中文名的鱼类 (the fish with * has no Chinese name or we didn't find it)

亡, 如定鞭藻 (*C. polylepis*)、金黄环多沟藻 (*G. aureolum*)、夜光藻 (*N. scintillanea*)、米氏裸甲藻 (*G. mikimotoi*) 等^[26, 30, 32], 另外鱼类窒息死亡也可能是因为藻类的过度繁殖或死亡分解时大量消耗水中氧气的结果^[2]或因此造成鱼类寻找氧气发

生搁浅死亡^[2]；机械损伤方式是一些具有尖刺的有害藻的主要作用方式，如角刺藻(*C. concolutus*)等因为具有尖利的刺状物而使鱼类受到损伤^[21]，多纹亚历山大藻(*A. polygramma*)可以堵塞鱼类鳃部^[8]。赤潮异湾藻(*H. akashivo*)使鳃、肠道表面细胞坏死、脱落^[30]，都可造成鱼类的死亡。

藻类还可以通过其它生物作为媒介对鱼类造成影响，一般来说，这种方式主要是通过食物链传递藻毒素。以膝沟藻(*G. excavata*)为例，有害藻可以通过以下直接或间接途径对鱼类造成影响^[20]。

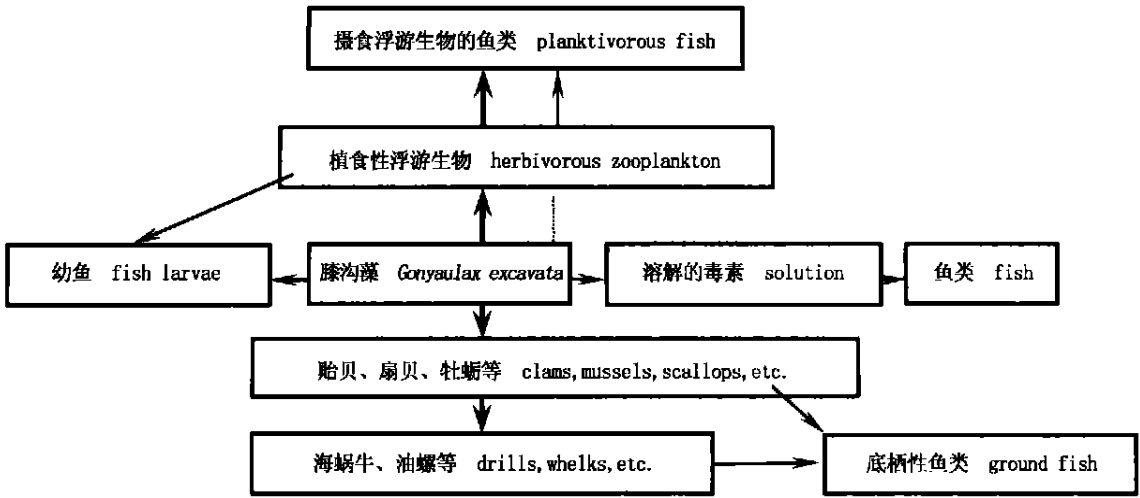


图1 膝沟藻在食物链中造成鱼类死亡的可能途径
(实箭头表示已确定的途径, 虚箭头表示可能存在的途径)

Fig. 1 Some food chain routes through which *G. excavata* toxins may cause fish deaths
(solid arrows represent known routes, broken arrows represent possible routes)

在以上途径中, White^[28]认为, 植食性的浮游动物对鱼类的死亡具有重要的作用, 因为这类动物摄食有毒藻后, 每克动物累积的藻毒素可以达到 60μgSTX, 而这些毒素就能导致 100g 重的鱼类死亡, 如 1979 年的一次赤潮中, 累积了膝沟藻(*G. excavata*)毒素(18μg·g⁻¹wet plankton)的浮游生物 *Evalne nordmanni* 就导致大西洋鲱的大量死亡。而鲭也可能是因为摄食富集塔玛亚历山大藻(*A. tamarensis*)的浮游生物而死亡^[15]。

2.2 有害赤潮藻对鱼类的毒性效应及作用机制

有害赤潮藻对鱼类的急性影响主要是对鱼类酶活性、细胞、组织超微结构和鱼类器官活动的影响。可以导致酶类失活^[13, 19, 34], 细胞坏死和脱落^[9]、肝等组织出血^[33]以及心脏等器官活动的失调^[22, 24], 表 3 概括列举了一些鱼类在有害赤潮藻作用下所受到的影响。

2.2.1 有害藻对鱼类酶活性的影响

大田软海绵酸(Okadaic acid)、鳍藻毒素、微囊藻毒素等能抑制蛋白磷酸酶 1 和 2A (PP1 和 PP2) 的活性^[13, 34], 导致蛋白质过磷酸化, 从而对生物的多种生理功能造成影响, 大田软海绵酸作为强烈的致癌因素的原因就可能来自其对磷酸酶的抑制, 同时, 由于对磷酸酶的抑制, 可能影响到 DNA 复制和修复过程中的酶活性, 从而带来致畸效应^[13]。

大部分生物在长期的进化中为了抵制化学抑制因子, 形成了几种解毒系统。解毒系统过程包括三个阶段: (1) 激活或活化, 主要由细胞色素 P-450 来完成; (2) 偶联, 执行因子为谷胱甘肽 S-转移酶、葡聚糖转移酶和葡聚糖醛酸转移酶; (3) 排毒。 *Caulerpa taxifolia* 是地中海中一种能产生排斥性毒性物质的热带有毒藻, Uchimura 等^[19]研究了其对地中海一种蝎尾状鱼 *Scorpaena porcus* 肝细胞谷胱甘肽 S-转移酶和细胞色素 P-450 单氧化酶活性的影响。结果表明, 这种藻的存在能影响这种鱼肝小叶的细胞色素 P-450 的羟酰立体特异性向类固醇底物转变, 因此影响 P-450 在肝中的含量水平; 并且, 这种藻对鱼类的影响还有时间相关性, 随时间的变化而不同。

2.2.2 有害赤潮藻和藻毒素对鱼类细胞的影响

某些有害赤潮藻及其分泌物可以对鱼类细胞产生影响, 使鱼类肠道、鳃等部位细胞肿大、溃烂、脱落^[23], 或使血细胞发生溶血现象^[9], 最后导致鱼类的死亡。赤潮藻对鱼类细胞有危害的毒素主要有细胞性毒素和溶血性毒素, 细胞性毒素主要是破坏细胞膜的结构, 而溶血性毒素则使红细胞溶解破裂及破坏鳃组织。这两种毒素在某些方面是相似的, 许多赤潮藻在分泌溶血性毒素的同时也分泌一些具有细胞性毒素的成分, 如小定鞭藻(*P. parvum*)分泌的毒素除了能溶解红细

表3 有害赤潮藻对鱼类的毒性效应

Tab.3 A summary of the effects of harmful algae on fish

毒性效应 harmful effects	有害赤潮藻 harmful algae	受影响鱼类的种类 species of fishes	文献 references
抑制酶活性(depressed enzyme)	<i>Caulerpa taxifolia</i> (衫叶蕨藻)	<i>Scorpaena porcus</i> (蝎尾鱼)	[19]
鳃丝坏死或腐烂(necrosis and sloughing of gill lamellae)	<i>Distephanus spedum</i> Ehrenberg (六异刺硅鞭藻)	<i>Salmo salar</i> (大西洋鲑鱼)	[39]
鳃细胞丧失选择透性(loss of selective cell permeability)	<i>Chrysodranulina polylopsis</i> (定鞭藻)	多种鱼类如 <i>Etelis oculatus</i> (红鲑鱼)	[42]
上皮细胞水肿(edema and degenerative change of the epithelium)	<i>Heterosigma akashiwo</i> (赤潮异湾藻)	<i>Salmo salar</i> (鲑鱼)	[43]
白细胞减少, 脾淋巴减少等(depressed white blood cell count, diffuse splenic lymphoid depletion)	<i>Pfiesteria piscicida</i>	<i>Pseudopleuronectes mericanus</i> (冬鲈)	[44]
鳃丝融合, 肝出血, 肠道细胞坏死脱落(pathological changes in gill, liver and intestines)	<i>Gymnodinium pulchellum</i> (裸甲藻); <i>Microcystis aeruginosa</i> (微囊藻)	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> (草鱼), <i>Pagrus major</i> (真鲷)	[23, 33]
鳃, 肝, 肠道等器官的病变(hepatic disease)	<i>Gambierdiscus toxicus</i> (剧毒纲比甲藻); <i>Microcystis aeruginosa</i> (微囊藻)	多种鱼类如 <i>Ctenopharyngodon idellus</i> (草鱼)	[33, 45]
身体机能病变: 心律降低, 血循环减少(depressed heart rate and reduced blood circulation)	<i>Chattonella marina</i> , <i>C. antiqua</i> (卡盾藻); <i>Alexandrium excavatum</i> (亚历山大藻); <i>Microcystis aeruginosa</i> (微囊藻)	<i>Pagrus major</i> (真鲷), <i>Scomber scombrus</i> (大西洋鲭鱼) 等	[10, 22, 23]
昏迷(coma)	<i>Pfiesteria piscicida</i>	多种鱼类如 <i>Scomber scombrus</i> (大西洋鲭鱼)	[3]
对行为产生影响: 失去平衡, 下沉, 游向岸边, 鳍剧烈摆动, 不摄食(impaired swimming behavior, loss of balance, loss of appetite)	<i>Gymnodinium breve</i> (短裸甲藻); <i>Alexandrium</i> spp (亚历山大藻); <i>Gonyaulax polyadra</i> (膝沟藻); <i>Pfiesteria piscicida</i> ; <i>Gambierdiscus toxicus</i> (剧毒纲比甲藻)	<i>Scomber scombrus</i> (鲭鱼) 等多种鱼类, <i>Pagrus major</i> (红海鲷)	[3, 10, 20, 22]
体色发生改变(blanching of shin)	<i>Chattonella marina</i> (海洋卡盾藻)	<i>Scomber scombrus</i> (毛鳞鱼) 等	[37]
毒素在鱼体内的累积和排出(toxin accumulation and elimination)	<i>Protogonyaulax tanarensis</i> (原膝沟藻); <i>Alexandrium tanarensis</i> (塔玛亚历山大藻); <i>Chattonella marina</i> (海洋卡盾藻)	<i>Pagrus major</i> (真鲷), <i>Pseudopleuronectes platessoides</i>	[38, 25]

胞外, 还对肝细胞、羊膜细胞、腹水细胞、肿瘤细胞等有影响, 使其溶解, 因而具有细胞毒性^[9, 27], 链状亚历山大藻的分泌物可以使鱼卵卵膜的弹性下降, 也具有细胞毒性^[29]。

2.2.3 有害赤潮藻对鱼类组织器官超微结构的影响

微囊藻毒素和大田软海绵酸的结构类似, 可以影响组织的超微结构。周炳升等^[33]采用腹腔注射藻毒素的方法研究了微囊藻毒素 LR 对草鱼肝脏、鳃、心肌、肾脏超微结构的影响, 发现随微囊藻毒素 LR 对草鱼肝细胞作用时间的延长, 肝细胞的变化依次为: 少量细胞质丢失, 细胞解离, 肝出血, 部分肝细胞崩解, 到 24h 时的细胞核浓缩、崩解, 整个肝细胞发生病变, 细胞间微丝和细胞膜都被破坏, 低倍下整个肝脏成网状结构; 鳃、心肌、肾脏在 6h 时之前无变化, 在 24h, 鳃部上皮细胞、柱细胞等全部死亡, 而鳃丝保持完整, 心肌细胞质间腔隙变大, 肾脏无显著变化^[33]。因此, 这类毒素很可能以肝脏为靶器官, 并且首先破坏鱼肝细胞之间的连接。

2.2.4 有害赤潮藻对鱼类器官活动的影响

Endo 等^[22, 24]分别在 1988 及 1992 年发现暴露于海洋卡盾藻的鱼类发生因心律减慢而死亡的现象: 在 *C. marina* 赤潮海水中暴露 130min 的红海鲷其心率显著降低 ($P > 0.01$), 而且心电图出现一个 PQ、ST 和一个长的 TP 间隔, 随后死亡^[22]。Endo 等^[22]认为心律的降低可能限制了循环支路的血液流动, 从而使鳃表面血液和水流的逆交换系统不通畅, 因此导致氧的含量过少。经过进一步的实验证明, 阿托品可以使降低的心律恢复, 所以海洋卡盾藻导致鱼类心律降低的原因是由于藻类中的神经性毒素的作用使鱼类心肌中的迷走神经发生去极化, 从而发生心搏紊乱^[22]。另外, 暴露于裸甲藻和海洋卡盾藻中的鲤等鱼类也出现心律降低的现象^[22]。

2.2.5 有害赤潮对鱼类行为的影响

鱼类在受到有害藻的危害时表现出各种各样的症状,这些症状主要表现在游泳、呼吸、体色等的改变上^[15, 20, 22, 23, 29, 30, 35, 37]。如毛鳞鱼和鲱鱼暴露在亚历山大藻之后,表现出游泳不稳定,下沉到池底,除个别在惊动之后出现最后一次挣扎外,其余的全部不动^[37],*Pfiesteria*-like 种类也可使鱼游泳不稳定、失去平衡^[35],受海洋卡盾藻影响的真鲷在不动之前,其尾鳍还剧烈摆动^[22]。一般认为,鱼类在受到毒素的危害时的游动是比较平缓的,但大西洋鲑等鱼类在膝沟藻中,游动剧烈,范围广,而且在沉到水底之前常绕着一个固定的圈子游动。另外同种有害藻毒素的不同成分对同种鱼类的影响也是不相同的,将真鲷暴露在从裸甲藻中提取出来的三种不同成分中,表现出来的症状有所不同:在0.02%的神经毒素中,真鲷出现麻痹、体色改变、呼吸困难或停止等症状,然后在4min后死亡;在0.02%的溶血毒素中的状况与在红血球凝集素中的状况相似:剧烈痉挛、失去平衡、呼吸困难、水肿、出血等现象,35~49min内死亡,说明不同成分的作用是不相同的^[23]。

一些情况下鱼类还出现躲避有害藻的行为^[8],如受定鞭藻毒害的鱼类表现出游向岸边浅水区域,并且头部朝向岸边,这些鱼若被移到新鲜水中还可以存活^[36]。毛鳞鱼的幼鱼可以通过垂直迁移的方式来躲避亚历山大藻的毒害^[12]。

2.3 毒素在鱼体内累积和转化

虽然鱼类对有毒藻毒素较其它海洋生物敏感,毒素累积在很低浓度下就往往造成鱼类死亡^[20]。但鱼类也可以通过摄食藻细胞或累积藻毒素的浮游动物^[15]在一些组织器官如肝脏、胃、鳃中富集少量的毒素。

Montoye等^[15]检测了塔玛亚历山大藻赤潮中鲱鱼体内的PSP毒素,结果发现,在胃内容物、肝脏、肠道和鳃部的PSP含量最高分别达2800、500、361和72 $\mu\text{g STX eq} \cdot 100\text{g}^{-1}$ tissue,但是在肌肉中没有发现毒素的富集。经过HPLC方法分析,胃内容物中的毒素主要是GTX1和GTX4,肝脏中毒素的主要成分是GTX2和GTX3。C1和C2是塔玛亚历山大藻中毒素的主要成分,而鲱鱼富集的毒素中,这两者只占一小部分,因此,毒素在鲱鱼体内的富集过程中发生了排毒和/或毒素转化现象。Sagir Ahmed等^[25]也从古老卡盾藻(*Chattonella marina*)影响的真鲷体内提取PbTx-2和PbTx-3,并且发现在藻的不同生长阶段,真鲷对这两种成分的富集是不相同。

西加鱼毒是近年来研究较多的一种鱼毒性毒素,含有三种成分:西加鱼毒、刺尾鱼毒和鹦嘴鱼毒,主要由剧毒纲比甲藻(*G. toxicus*)等产生,可以造成鱼类的死亡,也可引起人体中毒^[4, 13]。引起人类中毒的西加鱼毒主要是通过累积在鱼体内的毒素造成的,不过累积毒素的量在不同组织器官中并不相同,鱼肝脏中累积较多,在肌肉和骨骼中含量相对较低^[4]。因此,这些在鱼体内富集的毒素有可能在食物链中向更高营养级传递,并危及到人类^[4, 13]。

3 影响有害藻对鱼类毒性大小的因素

一般来说,有害赤潮对鱼类毒性的大小由各个因素所决定,就对鱼类的急性毒性来说,鱼的死亡率取决于藻细胞密度、毒性大小、生长阶段和鱼的大小、摄食的不同等生物因素^[10, 12, 25, 37],另外还有温度、盐度、光照及营养条件等环境因素^[36]。一般来说,同一种有害藻其毒性一般随藻细胞密度的增加而增加,但亚历山大藻对大西洋鲑鱼幼鱼和冬鲱幼鱼的毒性并不随藻细胞密度的增加而增加^[10]。而且大部分有害赤潮藻的毒性随其生长逐渐发生改变,如海洋卡盾藻在生长刚刚达到平台时期对红鲷的毒性最强,而在平台后期几乎没有毒性^[25],而且对植食性和幼鱼阶段较对发育后期和成鱼的影响明显^[5, 10]。

各个生活阶段的鱼类都有可能因有害赤潮藻的毒害而死亡。而鱼类在早期发育阶段则对有毒藻表现出较高的敏感性,如暴露在密度为1500 cells $\cdot \text{mL}^{-1}$ 的亚历山大藻中的毛鳞鱼和鲱鱼幼鱼平均每天的死亡率分别为92%和77%^[37]。Serge等认为鱼类早期敏感程度除与鱼类年龄和藻密度有关外,还与早期个体发育过程中摄食效率和摄食选择性的变化有关,而大部分鱼类发育的早期阶段既是植食性又是肉食性的^[37],Robineau等经过研究发现,幼鱼的植食性阶段和幼鱼发育后期阶段的大西洋鲑鱼在亚历山大藻的作用下,平均每天的死亡率达17.8%~57.9%,而发育后期的幼鱼摄食受亚历山大藻污染的轮虫,其平均死亡率仅为13%~15%,这种情况的出现,Robineau等认为主要是摄食的不同,而且轮虫在一定程度上限制了毒素向更高营养级传递,因为相同体积下,富集毒素的浮游动物毒性比有毒藻毒性低11~18倍^[10]。另外,由于一些鱼类的幼鱼没有躲避有害赤潮藻的行为^[12],所以不可避免地受到其危害而表现出较高的死亡率。因此,若在幼鱼或早期发育阶段有赤潮出现,则会造极大的损失,而且鱼类资源的恢复也更困难^[37]。

外界环境中,光照对一些有毒藻如定鞭藻毒素形成非常重要,而且可以影响鱼类对有害藻的摄食^[36],如大西洋鲑鱼在没有光线的情况下是不摄食膝沟藻的,但毛鳞鱼在黑暗中却可以摄食,因此能够影响鱼类的存活^[37];温度和盐度也可以影响小定鞭藻毒性的大小^[36],低温下小定鞭藻的毒性很低,正常情况下密度在 $3.6 \times 10^6 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ 左右的小定鞭藻就可以导致鱼大量死亡,而在春秋冰层覆盖鱼池的情况下,密度超过 $10^8 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ 时对鱼类还没有影响,而且如果鱼类受小定鞭藻危害,可以通过减少2‰的盐度进行解救^[36]。在藻毒素的形成过程中,营养因子的作用也不可忽视,很多有害藻在

限制营养元素的情况下其毒素含量和毒性大小都有很大的变化^[36]。

在我国,赤潮的频繁发生也导致了多起鱼类死亡的事件。但就目前来说,我国对鱼类有害赤潮的研究主要集中在生态、生理及营养盐的摄取等方面^[16,31,37],或者对有害赤潮对鱼类危害的描述^[16],而未见有对有害赤潮藻对鱼类危害机理及毒性效应的研究报告,因此我们必须加强在这方面的研究。

综上所述,有害赤潮及其毒素能对鱼类的生命活动产生不利的影响。为保护我国海产养殖、渔业资源的可持续发展,针对我国的特点,有必要加强赤潮对鱼类的毒性效应和致毒机制的研究,以了解赤潮的危害,为制订防范和应急措施提供科学依据。

陈本楠副研究员在鱼类方面指导,并进行有关讨论,特此致谢。

参考文献:

- [1] Zhou M J, Zhu M Y, Zhang J. Status of harmful algal blooms and related research activities in China[J]. Chinese Bulletin of Life Science, 2001, 13(2): 54- 59. [周名江,朱明远,张 经.中国赤潮的发生趋势和研究进展[J].生命科学,2001,13(2): 54- 59.]
- [2] Hallegraeff G M. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase[J]. Phycology, 1993, 32: 79- 99.
- [3] Burkholder J M, Howard B G Jr, Cecil W H. Fish kills linked to a toxic ambush predator dinoflagellate: distribution and environmental conditions[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1995, 124: 43- 61.
- [4] Hua Z A. The research status of Ciguatera[J]. Marine Environmental Science, 1994, 13(1): 57- 63. [华泽爱.西加鱼毒的毒素研究概况[J].海洋环境科学,1994,13(1)57- 63.]
- [5] White A W. Paralytic shellfish toxins and finfish[A]. In: Ragelis, E P (ed.) Seafood toxins[M]. ACS symposium series 262. Amer Chem Soc., Washington D C, 1984. 171- 180.
- [6] Jones K J, Ayres P, Bulloch A M, et al. A red tide of *Gyrodinium aureolum* in sea lochs of the Firth of Clyde and associated mortality of pond-reared salmon[J]. J Mar Biol, 1983, (62): 771- 782.
- [7] Taylor F J R, Taylor N J, Walsby J R. A bloom of the planktonic diatom, *Cerataulina pelagica*, off the coast of northeastern New Zealand in 1983, and its contribution to an associated mortality of fish and benthic fauna[J]. Int Revue ges Hydrobiol, 1985, (70): 773- 795.
- [8] Matthews S G, Grant C P. Worst recorded marine mortality on the south African coast [A]. Harm and Toxic Algal Blooms[M]. Japan, by the United Nations Educational, Scientific and Culture Organization, 1996. 89- 92.
- [9] Yin Y W, Wang Z H, Jiang T J, et al. Toxic effects of red tide toxin on fishes[J]. Marine Environmental Science, 2000, 19(4): 62- 65. [尹伊伟,王朝晖,江天久,等.海洋赤潮毒素对鱼类的危害[J].海洋环境科学,2000,19(4): 62- 65.]
- [10] Robineau B, Louis F, Jacques A G, et al. Comparison of the response of five larval fish species to the toxic dinoflagellate *Alexandrium excavatum* (Braarud) Balech[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1991, (152): 225- 241.
- [11] Robineau B, Gagne J A, Fortier L, et al. Potential impact of a toxic dinoflagellate (*Alexandrium excavatum*) bloom on survival of fish and crustacean larvae[J]. Mar Biol, 1991, 108: 283- 301.
- [12] Robineau B, Gagne J A, Fortier L, et al. Co-distribution of the toxic dinoflagellate *Alexandrium excavatum* and fish larvae in the northwest gulf of St. Lawrence [A]. Toxic phyto Blooms in the Sea[M]. Newport, Rhode Island, U. S. A, by Elsevier, 1993. 323- 327.
- [13] Zhou M J, Li J, Yu R C, et al. Advances in research of phycotoxins[J]. Chinese J of Marine Drugs, 1999, 3: 48- 54. [周名江,李 钧,于仁诚,等.赤潮藻毒素研究进展[J].中国海洋药物,1999,3: 48- 54.]
- [14] Simonsen S, Moller B L, Larsen J, et al. Haemolytic activity of *Alexandrium tamarense* cells[A]. Harm Mar Algal Blooms[M], Paris, French, Lavoisier Publishing, 1995. 513- 517.
- [15] Montoya N G, Akselman R, Franco J, et al. Paralytic shellfish toxins and Mackerel (*Scomber Japonicus*) mortality in the Argentine sea[A]. Harm and Toxic Algal Blooms[M]. Japan, by the United Nations Educational, Scientific and Culture Organization, 1996, 417- 410.
- [16] Guo Y J. Studies on *Heterosigma Akashiwo* (Hada) Hada in the Dalian Bight, Liaoning, China[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1994, 25(2): 211- 215. [郭玉洁.大连湾赤潮生物——赤潮异湾藻[J].海洋与湖沼,1994,25(2): 211- 215.]
- [17] He J W, Chen M H, He Z R. Isolation and characterization of toxins from the phytoflagellate *Prymnesium parvum*[J]. Acta hydrobiologica Sinica, 1996, 20(1): 41- 48. [何家莞,陈明惠,何振荣.小定鞭藻毒素的分离与鉴定[J].水生生物学报,1996,20(1): 41- 48.]
- [18] Gopal K P, Nobuaki Matsumori, Keiichi Konoki, et al. Structure of Amphidinol 3 and its cholesterol-dependent membrane perturbation: a strong antifunctional metabolite produced by dinoflagellate, *Amphidinium klebsii* [A]. Harm and Toxic Algal Blooms[M], Japan, by the United Nations Educational, Scientific and Culture Organization, 1996. 503- 506.
- [19] Uchimura M, Sandeaux R, Larroque C. The enzymatic detoxifying system of a native Mediterranean scorpion fish is affected by *Caulepa taxifolia* in its environment[J]. Envie Sci Tech, 1999, 33(10): 1671- 1674.
- [20] White A W. Sensitivity of marine fishes to toxins from the red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* and implications for fish kills[J]. Mar Bio, 1981, (65) 255- 260.
- [21] Rensel J E. Sever blood hypoxia of Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to the diatom *Chaetoceros concavicornis* [A]. Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea[M], Newport, Rhode Island, U. S. A, by Elsevier. 1993. 625- 630.

- [22] Endo M, Omoue Y, Kuroki A. Neurotoxin- induced cardiac disorder and its role in the death of fish exposed to *Chattonella marina*[J]. Mar Bio, 1992, 112: 371- 376.
- [23] Steidiger K A, Landsberg J H, Eamest W T, et al. First report of *Gymnodinium pulchellum*(Dinophyceae) in north America and associated fish kill in the Indian river, Florida[J]. J Phyco, 1998, 34: 431- 437.
- [24] Endo M, Foscarini R, Kuroki A. Electrocardiogram of a marine fish, *Pagrus major*, exposed to red tide plankton, *Chattonella marina*[J]. Mar Bio, 1988, 97: 477- 481.
- [25] Sagir A M D, Osamu A, Yoshio O. Toxicity of cultured *Chattonella marina*[A]. Ham Mar Algae Blooms[M]. Paris, French, Lavoiser Publishing. 1995. 499- 504.
- [26] Estep K W, Machtyre F. Taxonomy, life cycle, distribution and dasmotrophy of *Chrysochromulina*: a theory accounting for scales, hapronema, bucciferous bodies and toxicity[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1989, 57: 11- 20.
- [27] Zhao R S. The tide algae toxins and its toxicity on fish[J]. Marine Environmental Science, 1987, 6(3): 49- 54. [赵瑞生. 赤潮生物毒素及其对鱼类的毒性[J]. 海洋环境科学, 1987, 6(3): 49- 54.]
- [28] White A W. Recurrence of kills of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) caused by dinoflagellate toxins transferred through herbivorous zooplankton[J]. Can J Fish Aquat Sci. 1980, 37:2262- 2265.
- [29] Ogata T, Kodama M. Ichthyotoxicity found in cultured media of *Protogonyaulax* spp. Mar Biol, 1989, 92(1): 31- 34.
- [30] Jenkinson I R, Genevieve A. Effect of the flagellates *Gymnodinium mikinotoi*, *Heterosigma akashivo* and *Pauloa luhari*, on flow through fish gills[A]. Ham Algae[M]. 1998. 415- 418.
- [31] Huang C J, Dong Q X. Taxonomic and ecological studies on a large scale Phaeocystis pouchetii bloom in the southeast coast of China during late 1997[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1999, 30(6): 581- 590. [黄长江, 董巧香. 1997年底中国东南沿海大规模赤潮原因生物的形态分类与生态特征[J]. 海洋与湖沼, 1999, 30(6): 581- 590.]
- [32] Jenkinson I R. Viscosity and elasticity of *Gyrodinium* cf. *Aureolum* and *Noctiluca santillan* exudates, in relation to mortality of fish and damping of turbulence[A]. Toxi Phyt Blooms in the Sea[M]. Newport, Rhode Island, U. S. A, by Elsevier. 1993. 757- 762.
- [33] Zhou B S, Xu L H, Zhang Y Y, et al. The effect of Microcystin-LR on the liver ultrastructure of grass carp, *Ctenopharyngodon idellus*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1998, 22(1): 90- 93. [周炳升, 徐立红, 张甬元, 等. 微囊藻毒素 LR 对草鱼肝脏超微结构影响研究[J]. 水生生物学报, 1998, 22(1): 90- 93.]
- [34] Zhou M J, Yu R C. Application of new technologies in bio-monitoring if red tide organisms and toxins. In: Marine Biotechnology, (eds.) Tseng C K and Xiang J H. Jinan, Shandong Science & Technology Press. 1998. 416- 419. [周名江, 于仁诚. 赤潮藻及其毒素生物监测新技术[J]. 海洋生物技术[M], 曾呈奎, 相建海. 济南: 山东科学技术出版社, 1998. 416- 419.]
- [35] Burkholder J M, Michael A M, Howard B Glasgow Jr. Fish kills, bottom-water hypoxia toxic *Pfiesteria* complex in the Neuse River and Estuary[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1999, 179: 301- 310.
- [36] Mingxin G, Harrison P J, Taylor F J R. Fish kills related to *Prymnesium parvum* N. Carter(Haptophyta) in the People' s Republic of China[J]. J Appl Phyc, 1996, 8: 111- 117.
- [37] Serge G, Louis F, Jacques A Gagne. Vulnerability of marine fish larvae to the toxic dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis*[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1989, 57: 1- 10.
- [38] Burkholder J M. Implications of harmful microalgae and heterotrophic dinoflagellates in management of sustainable marine fisheries[J]. Harm Micro and Mari Fish, 1998. 37- 62.
- [39] Bruno D W, Dear G, Seaton D D. Mortality associated with phytoplankton blooms among farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Scotland. Aquaculture, 1989, 78: 207- 222.
- [40] Underal B, Skulberg O M, Dahl E, et al. Disastrous bloom of *Chrysochromulina polylepis*(Prymnesiophyceae) in Norwegian coastal waters 1988 - mortality in marine biota Ambio[J], 1989, 18: 265- 270.
- [41] Chang F H, Pridmore R, Boustead N C. First record of a *Heterosigma* (Raphidophyceae) bloom with associated mortality of cage- reared salmon in Big Glory Bay, New Zealand[J]. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 1990, 24: 461- 469.
- [42] Noga E J, Khoo L, Stevens J B, et al. Novel toxic dinoflagellate causes epidemic disease in estuarine fish[J]. Marine Pollution Bulletin, 1996, 32: 209- 224.
- [43] Landsberg J H, Steidinger K A, Blakesley B A. Fish killing dinoflagellates in a tropical marine aquarium[A]. Harmful marine algal blooms [M], Paris, French, Lavoiser Publishing. 1995. 65- 70.
- [44] Piiper J, Scheid P. Model analysis of gas transfer in fish gills[J]. In: Hoar, W, S, Randall, D, J. (eds.) Fish Physi, 1984, (1): 229- 262.
- [45] Qi D, Huang Y J, Wang X F. Toxic dinoflagellate red tide by a *Cochlodinium* sp. along the coast of Fujian, China[A]. Toxi: Phytoplankton Blooms in the Sea[M], Newport, Rhode Island, U. S. A, by Elsevier. 1995. 235- 238.