

# 微藻化感作用及化感物质在赤潮演替中的作用

## Effects of allelopathy and allelochemicals in algal succession

冀晓青<sup>1,2</sup>, 韩笑天<sup>2</sup>, 白洁<sup>1</sup>, 郑立<sup>3</sup>, 俞志明<sup>2</sup>

(1. 中国海洋大学 环境科学与工程学院, 山东 青岛 266100; 2. 中国科学院 海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 3. 国家海洋局 第一海洋研究所 海洋生态研究中心, 山东 青岛 266061)

中图分类号: Q178.53

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2011)02-0092-07

近年来,随着海洋微藻群落生态和种群生态研究的深入,微藻群落组成的演替及种间关系愈来愈受到重视,成为现代海洋浮游植物生理生态学和化学生态学研究的热点<sup>[1-3]</sup>。微藻群落演替是一个比较复杂的动态变化过程,涉及的驱动因素比较多,因素之间的关系比较复杂,而不同微藻种类对胁迫环境的适应能力又有差别,需要应用新的技术方法进行研究。过去,由于人们大都从外部环境因素角度,采用传统的短期或长期的定点、定期生态调查方法和辅以生物测试法,研究分析介质中营养盐变化与微藻种类更替的相关性,忽视微藻本身内部环境的作用<sup>[4-5]</sup>,故难以从机理上阐明其演替的本质。了解微藻群落内部种内和种间关系的变化规律和作用机制是阐明微藻群落演替和赤潮爆发机制及其演替机制的关键科学问题。

种间关系是微藻生物种群、群落研究的核心内容,也是海洋环境生态学和赤潮科学研究最关注和最受关注的热点问题<sup>[2,6]</sup>。微藻间的种间关系主要是种间竞争、互利共生等,大量研究显示,种间竞争是决定微藻群落形成的多样性和稳定性的主要因素,也是研究微藻种群更替、赤潮爆发机制的关键科学问题<sup>[7-8]</sup>。但迄今为止,微藻优势种在浮游植物群落里完全占优势的机制尚没有一个完整的解释。近些年的研究表明<sup>[9-11]</sup>,微藻化感作用的种间竞争已成为其群落结构变化和赤潮演替最为重要的因素。

### 1 我国微藻种间关系研究概况

广阔的海洋中生活着无数的浮游植物群落,当一种或多种浮游植物在群落中占据绝对优势时,往

往会爆发赤潮灾害。赤潮是当今人类社会所面临的极其严峻的生态灾害和社会经济问题之一<sup>[12-13]</sup>。20世纪70年代末,我国对赤潮的研究逐渐系统起来<sup>[14]</sup>,继1978年中国科学院海洋研究所主持的关于渤海湾赤潮专项研究后,由国家科技部通过的重点基础研究项目(973)“我国近海有害赤潮发生的生态学、海洋学机制及预测防治”,也取得了巨大成就,基本阐明了东海春季大规模东海原甲藻赤潮形成的机制,并发现东海长江口及其邻近海域的重要赤潮原因种逐渐由无毒的东海原甲藻赤潮,发展为有毒的亚历山大藻赤潮和米氏凯伦藻赤潮<sup>[15]</sup>。而在1999年6月8日至6月19日胶州湾赤潮发生过程中,亦出现了赤潮优势种聚生角刺藻(*Chaetoceros socialis*)和浮动弯角藻(*Eucampia zodiacus*)种群演替现象<sup>[16]</sup>。2005年4月东海米氏凯伦藻(*Karewnia mikimotoi* Hansen)在中肋骨条藻赤潮消散后成为优势种<sup>[15]</sup>。赤潮灾害的发生是一个复杂的生态变化过程<sup>[17-18]</sup>,关于赤潮的发生机制,邹景忠等<sup>[19-20]</sup>、周成旭等<sup>[21]</sup>研究认为富营养化是形成赤潮的重要因素。黄晓航等<sup>[22]</sup>研究海洋原甲藻的N营养生理特征时,认为海洋原甲藻的特殊生理特性使其易于形成赤潮造成危害。李瑞香等<sup>[5]</sup>研究东海两种赤潮生物的围隔实验时得出结论,认为营养盐丰富情况下,中肋骨条藻在竞争中取得

收稿日期: 2010-01-12; 修回日期: 2010-04-22

基金项目: 国家自然科学基金(40806053); 国家基础研究规划 973 项目(2010CB428706); 国家创新研究群体科学基金(40821004); 国家海洋局海洋生态环境科学与工程重点实验室开放基金(MESE-2008-02)

作者简介: 冀晓青(1983-),女,山东泗水人,硕士研究生,主要从事微藻化感作用研究, E-mail: jixiaoqing1216@163.com; 韩笑天,通信作者, 副研究员, E-mail: xthan@qdio.ac.cn

优势地位,而具齿原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)赤潮在营养盐限制条件下也可以维持较长时间。王宗灵等<sup>[23]</sup>实验室条件下模拟东海原甲藻和中肋骨条藻种群生长过程与种间竞争现象时,也证实了中肋骨条藻在营养盐充足的环境里具有竞争优势,东海原甲藻更能适应营养盐限制环境,实验结果与东海原甲藻赤潮爆发现场的环境调查结果基本一致。也有学者提出海水的富营养化是赤潮发生的物质基础,光照则是影响赤潮发生的关键环境要素之一<sup>[18,24-25]</sup>。周名江等<sup>[15]</sup>认为营养盐、关键物理海洋过程、环境条件及冲淡水、锋面等各因子间的综合作用是导致东海赤潮产生的主要因素。

随着我国沿海赤潮灾害的日益严重,赤潮的治理和防治需求更加迫切,对赤潮爆发机制的研究也日趋完善。

前期的研究主要是从外界环境、营养盐等因子来探讨赤潮的爆发机制,但赤潮藻种间竞争的存在也是不容忽视的。海洋环境中各群落之间及群落内部之间存在着各种形式的竞争现象,这种竞争现象对微藻种群数量的消长、群落的组成、稳定及演替均有重要作用。邹景忠等<sup>[1]</sup>调查渤海湾赤潮发生状况时,发现夜光藻(*Noctiluca scintillans*)与骨条藻种群之间可能是一种捕食与被捕食的关系,骨条藻与微型原甲藻之间可能是刺激与被刺激生长的关系。由希华等<sup>[26]</sup>研究发现营养盐组成比例不同对东海原甲藻和塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)种间竞争过程有一定影响,但并不会影响两者最后的竞争结果。刘洁生等<sup>[27]</sup>证实了塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的化感作用,并认为营养盐的限制可能刺激了这种化感作用的产生。董云伟等<sup>[28]</sup>研究认为塔玛亚历山大藻和赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)种群竞争的结果不仅受营养盐的限制,种间化感作用对竞争结果也有重要影响。也有报道说微藻种群间的相互作用导致了赤潮的产生,由化感作用产生的化感物质被认为是引起海洋中有害藻类相对于其他藻类取得生长优势地位的一个关键因素<sup>[29]</sup>。但由于微藻的化感作用是一种极为复杂的生理、生态学现象,对微藻的化感机制及产生的具体化感物质仍是目前研究的重点和难点。

## 2 微藻种间化感作用主要研究进展

研究认为,海洋微藻在生长过程中会不断地向

“微环境”中释放多种化学物质,这些物质对其他藻类、细菌及高等植物产生抑制或促进作用,影响群落的组成、演替及平衡,最终使竞争中的优势种得以持续占据优势地位。

### 2.1 微藻化感作用研究

国外对微藻化感作用的研究开始很早,1917年Harder<sup>[30]</sup>首次记录了微藻的化感现象;Akehurst<sup>[31]</sup>最先在1931年提出了这样一种假定:微藻化感作用是造成微藻种群演替的一个重要因素。直到1994年Inderjit等<sup>[32]</sup>首次对微藻化感作用进行了定义,认为藻类分泌的胞外产物不仅能影响自身(自体毒性, autotoxicity),还能影响微环境中其他藻类、微生物及高等植物的生长,或者影响营养盐离子的聚集和利用以干扰其他藻类、微生物或高等植物对营养盐的利用。

邹景忠等<sup>[1]</sup>研究表明,中肋骨条藻对微型原甲藻的生长具有促进作用。Honjo等<sup>[33]</sup>研究发现,赤潮异弯藻能够强烈抑制中肋骨条藻的增殖。Myklestad等<sup>[34]</sup>报道了产毒的定鞭藻 *Chrysochromulina polylepis* 能够抑制海洋硅藻中肋骨条藻的生长。Uchida等<sup>[35]</sup>报道微藻 *Heterocapsa circularisquama* 能够抑制或杀死共培养的鞭毛藻。陈德辉等<sup>[36]</sup>研究微囊藻和栅藻共培养表明,微囊藻对栅藻的抑制能力明显强于栅藻对微囊藻的抑制能力。Uchida等<sup>[37]</sup>发现米氏凯伦藻(*Gymnodinium mikimotoi*)能够抑制与其共培养的圆鳞异囊藻(*Heterocapsa circularisquama*)的生长。张冬鹏等<sup>[4]</sup>认为,链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)和锥状施克里普藻(*Scrippsiella trochoidea*)的存在可能对拟菱形藻的生长有促进作用,拟菱形藻反而抑制亚历山大藻和锥状施克里普藻的生长。王悠等<sup>[9]</sup>对东海原甲藻-塔玛亚历山大藻进行双藻培养,发现东海原甲藻的生长受到明显的抑制作用,最终被完全灭杀;而塔玛亚历山大藻的生长未受到明显的影响。郝雯瑾等<sup>[10]</sup>研究共培养的强壮前沟藻与青岛大扁藻(*Platymonas helgolandica* var. *tsingdaoensis*)发现,青岛大扁藻对强壮前沟藻具有强烈的生长抑制作用,而青岛大扁藻只是被轻微抑制。

有研究微藻 *Hormotia bleunista* 的滤液能刺激自身的生长<sup>[38-39]</sup>。四尾栅藻(*Scenedesmus quadricauda*)的去藻滤液抑制板星藻(*Pediastrum boryanum*)的生长。在Scandinavian水体中,小定鞭金藻(*Prymnesium parvum*)经常在春季硅藻赤潮之后、蓝绿藻赤潮之前

爆发<sup>[40-41]</sup>,说明小定鞭金藻滤液对硅藻的抑制作用远比对蓝绿藻的强烈,小定鞭金藻的化感作用使群落出现由硅藻向蓝绿藻演替的现象。Fistarol等<sup>[42]</sup>通过实验也发现小定鞭金藻的滤液能在几天之内改变赤潮群落的结构,说明化感作用是改变群落结构的重要生态过程。化感作用对生态系统内种群动态和种类分布的形成起着至关重要的作用。塔玛亚历山大藻的培养液滤液能明显抑制东海原甲藻的生长。Tameishi等<sup>[43]</sup>研究认为微型原甲藻低密度的培养滤液能刺激中肋骨条藻的生长,高密度的滤液则相反,且微型原甲藻的培养滤液对其本身没有显著影响。

微藻的化感作用会对细胞分裂、离子和水分的吸收、水分子平衡、生长素的新陈代谢、呼吸作用、光合作用、酶的功能、信息传递以及基因表达等产生重要的影响<sup>[44-47]</sup>。Harris等<sup>[48]</sup>报道在实球藻(*Pandorina morum*)滤液中,球团藻(*Volvox globator*)会出现光合作用降低的现象,这种光合作用被抑制的现象在Harris等<sup>[49]</sup>的研究中也有报道。微囊藻属(*Microcystis* sp.)产生的化感物质具有抑制细胞生长、抑制光合作用和细胞致死效应。小定鞭金藻产生的小定鞭素Prymnesin也有抑制或促进细胞生长、导致细胞肿胀及致死效应<sup>[42]</sup>。关于化感作用的机制问题,还急需做大量的研究工作。

## 2.2 化感物质

化感物质被认为是微藻在生长过程中向环境释放的次级代谢产物<sup>[50-51]</sup>,赤潮藻分泌的毒素很多具有化感作用<sup>[52]</sup>。随着化学分析技术的不断进步,有关化感物质种类鉴定的研究正在逐渐展开。

目前,对高等植物及大型浮游植物的化感物质报道较为详细。韩丽梅等<sup>[53]</sup>研究大豆地上部水浸液化感物质包括酸、酚、苯醇、醛、酮、萜等。邓思娟等<sup>[54]</sup>确定了青蒿化感物质主要为青蒿酸、青蒿素B、香豆素、棕榈酸、豆甾醇等。Nakai等<sup>[55]</sup>证实穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)能释放多酚类化感物质。褐藻昆布(*Ecklonia kurome*)产生的抑藻活性物质间苯三酚类单宁质具有“溶藻”效应<sup>[56]</sup>。而关于微藻化感物质的分离和鉴定,国内外学者证明了“不同种类的微藻会产生不同的化感物质”<sup>[57-60]</sup>。Guillard<sup>[61]</sup>发现棕囊藻能够分泌抑藻物质丙烯酸。Honjo<sup>[33]</sup>研究认为,赤潮异弯藻释放的多糖-蛋白质复合物抑制其他微藻的生长。颜天等<sup>[62]</sup>鉴定赤潮异弯藻毒素得知其内含有糖类物质,Tsune等<sup>[63]</sup>也发现

赤潮异弯藻能分泌一种多糖,抑制其他硅藻的生长,而对其本身的生长则有促进作用。法国水域中硅藻赤潮消亡时分泌的化感物质刺激了米氏凯伦藻的生长,这类物质被鉴定为聚胺类物质<sup>[64]</sup>。Singh等<sup>[65]</sup>实验发现铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)释放的肝毒素抑制了某些蓝绿藻的生长。小定鞭金藻能产生小定鞭素Prymnesin<sup>[42]</sup>。Gniazdowskad等<sup>[66]</sup>研究化感物质时也指出,化感物质主要是由萜类化合物、酚类化合物,有机氰化物和长链脂肪酸等组成。Reiko等<sup>[67]</sup>从强壮前沟藻细胞中萃取得到的5种具有抗真菌和还原血红蛋白类似物的物质。Lesley等<sup>[68]</sup>研究认为强壮前沟藻萃取得到的西加鱼毒对小鼠具有致死效应。

## 3 化感作用在赤潮研究中的意义

化感作用之所以能够影响浮游植物群落结构的组成,是因为它使得化感藻种在竞争中获得优势并对其他藻产生化感效应,或抵御被化感(by selecting the resistant ones)<sup>[69]</sup>。微藻化感作用对于解释赤潮优势种的演替现象、赤潮的生物防治以及外来种入侵等提供了有利证据,特别地解决了为什么有害赤潮藻能够在赤潮爆发中占据优势地位的现象。

### 3.1 群落演替

对于赤潮发生过程中种群的演替现象有两种不同的解释。一种观点认为营养盐结构的改变和被消耗,使赤潮优势种随之发生更迭<sup>[70-72]</sup>;另一种观点认为赤潮生物的自我调节物质(自体毒素)和化感作用是引起优势种演替的主要因素<sup>[73-75]</sup>。研究认为化感物质对不同目标种的不同化感效应导致了浮游植物群落结构的改变<sup>[76]</sup>。化感藻种选择性地抑制或促进目标藻,将影响浮游植物群落在水生环境中的进化和竞争能力。Fistarol等<sup>[42,77]</sup>发现硅藻能被小定鞭金藻强烈抑制,而在塔玛亚历山大藻去藻滤液中却只表现出轻微的被抑制现象。东海原甲藻对锥状斯氏藻没有产生生长影响,而对眼点拟微绿球藻(*Nannochloropsis oculata*)具有强烈的化感抑制作用<sup>[78]</sup>。不同微藻对特定目标藻的化感效应以及目标藻对化感作用的反应差异可能决定了浮游植物群落的演化发展方向。例如,当小定鞭金藻对硅藻的化感作用大于对蓝绿藻的化感作用时,小定鞭金藻的存在便可能会使群落由硅藻向蓝绿藻方向演替<sup>[40-41]</sup>;而当鞭毛藻对硅藻产生强烈化感抑制作用时,便可能会出现硅

藻到鞭毛藻的种群演替现象<sup>[15,79]</sup>。微藻的化感作用对种群结构的形成、稳定以及赤潮藻种的演替具有重要的生态学意义。

### 3.2 外来种入侵

外来种入侵(exotic species)具有化感作用早已为人们所认识,化感作用作为外来种的一种入侵机制也越来越引起人们的重视。齐雨藻等<sup>[79]</sup>在南海发现了目前只分布在东南亚国家的有毒甲藻——巴哈马梨甲藻(*Pyrodinium bahamense*)的孢囊;李炳乾等<sup>[80]</sup>从福建外来船舶压载水中分离出外来藻种(网甲藻属 *Woloszynskia* sp.),并在研究其与厦门港常见赤潮藻(中肋骨条藻)之间的相互作用时发现网甲藻与中肋骨条藻之间的干扰抑制作用是相互的。Kremp 等<sup>[81]</sup>也报道说,网甲藻属是波罗的海(Baltic Sea)春季发生甲藻赤潮的主要原因种之一。Callaway 等<sup>[82-83]</sup>在研究植物群落的基础上提出了化感作用“NW”假说(Novel weapons),认为一些外来入侵植物之所以入侵成功是由于给自然群落带来了一种新的相互作用机制即化感作用。这种假说应用到浮游植物群落中即由于存在化感作用,使入侵的外来藻种或者受到当地藻种的化感作用,其生长被抑制甚至死亡,当地种的化感作用有力地维护了本海域浮游植物群落结构的稳定性和多样性;或者外来藻种的“入侵”对当地藻种产生强烈抑制,外来藻将得到发展,并取代原来的群落<sup>[84]</sup>,那么,一旦入侵种得到发展,就会导致本海域的生物多样性降低、生态系统发生改变。

### 3.3 赤潮的生物防治

赤潮的生物防治大都是利用某些微生物<sup>[85-86]</sup>、海藻<sup>[9,87]</sup>和大型水生植物<sup>[88-89]</sup>的抑藻效应来达到治理赤潮的目的。根据赤潮藻的化感作用,利用不同化感藻种对特定目标藻种的化感效应以使各种微藻的数量保持相对的稳定,也能达到防治赤潮发生和赤潮的生物治理的目的<sup>[90]</sup>。但是关于这方面的报道并不多见。

## 4 展望

微藻化感作用是当今科学研究的前沿之一,化感作用对海洋微藻以及赤潮的爆发、消退具有重要的生态学意义,海洋微藻间化感作用的研究将会为赤潮发生、演替机理的阐明和赤潮的生态调控提供

新的思路,对海洋生态系统的保护和修复具有重要意义。但是,目前关于微藻化感作用的研究并没有突破性的进展,对化感物质的产生机制和作用机理并不太清楚,不同的微藻产生不同的化感物质,其作用机制也会有所差异,以此来进行生物治理赤潮的对象也具有限定性。今后的研究个人认为应该注重以下方面:(1)具有化感作用的藻种的广泛筛选,建立化感藻种库;(2)选取代表性化感藻种重点研究其化感物质,作用对象,作用机制等;(3)外界环境胁迫,特别是与其他藻种共培养时会产生化感物质;(4)化感作用与生产实践的结合,赤潮的生物治理。

#### 参考文献:

- [1] 邹景忠,董丽萍. 中国近海赤潮生物研究 I. 渤海湾赤潮生物种类演替及其增殖竞争[C]//朱明远. 赤潮研究学术讨论会论文集. 北京: 海洋出版社, 1989: 10-11.
- [2] 潘克厚,王金凤,朱葆华. 海洋微藻间竞争研究进展[J]. 海洋科学, 2007, 5: 58-62.
- [3] 杨小茹,苏建强,郑天凌. 化感作用在赤潮调控中的意义及前景[J]. 环境科学学报, 2008, 28(2): 219-226.
- [4] 张冬鹏,武宝玙. 几种赤潮藻对温度、氮、磷的响应及藻间相互作用的研究[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 2000, 21(5): 82-87.
- [5] 李瑞香,朱明远,王宗灵,等. 东海两种赤潮生物种间竞争的围隔实验[J]. 应用生态报, 2003, 14(7): 1049-1054.
- [6] Roy S. Do phytoplankton communities evolve through a self-regulatory abundance-diversity relationship? [J]. BioSystems, 2009, 95: 160-165.
- [7] Keating K I. Blue-green algal inhibition of diatom growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure[J]. Science, 1978, 199: 971-973.
- [8] 郭羽丰,段舜山,陈洁,等. 绿色巴夫藻和四列藻种间竞争机制研究[J]. 生态学杂志, 2002, 21(6): 11-14.
- [9] 王悠,俞志明,宋秀贤,等. 大型海藻与赤潮微藻以及赤潮微藻之间的相互作用研究[J]. 环境科学, 2006, 27(2): 274-280.
- [10] 郝雯瑾,王悠,唐学玺. 两种海洋微藻——强壮前沟藻与青岛大扁藻之间的相互作用研究[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2008, 47(增刊): 98-105.
- [11] Tameishi M, Yamasaki Y, Nagasoe S, et al. Allelopathic effects of the dinophyte *Prorocentrum minimum*

- on the growth of the bacillariophyte *Skeletonema costatum*[J]. Harmful Algae, 2009, 8: 421-429.
- [12] Marcel J W Veldhuis, Paul Wassmann. Bloom dynamics and biological control of a high biomass HAB species in European coastal waters: A *Phaeocystis* case study[J]. Harmful Algae, 2005, 4 (5): 805-809.
- [13] Zingone A, Enevoldsen. The diversity of harmful algal blooms: a challenge for science and management [J]. Ocean and coastal management, 2000, 43: 725-748.
- [14] Zhang Cheng, Zou Jingzhong. Recent progress in the study of Harmful algae blooms in China: an overview[M]//Shou Y. Source, Transfer and Environmental Impact of pollutants in the Coastal and Estuarine Areas of China. Beijing: Ocean Press, 1997: 105-110.
- [15] 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.
- [16] 霍文毅, 俞志明, 邹景忠, 等. 胶州湾浮动弯角藻赤潮生消动态过程及其成因分析[J]. 水产学报, 2001, 25(3): 222-226.
- [17] Andersson A, Hajdo S, Haecky P, et al. Succession and growth limitation of phytoplankton in the Gulf of Bothnia (Baltic Sea) [J]. Marine Biology, 1996, 126: 791-801.
- [18] Rita B D, Ana B, Helena G. Nutrients, light and phytoplankton succession in a temperate estuary (the Guardians, south-western Iberia)[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2005, 64: 249-260.
- [19] 邹景忠, 董丽萍, 秦保平. 渤海湾富营养化和赤潮问题初步探究[J]. 海洋环境科学, 1983, 2(2): 41-45.
- [20] Zou Jingzhong, Dong Liping, Qin Baoping. Preliminary studies on eutrophication and red tide problems in the Bohai Bay[J]. Hydrobiologia, 1985, 127: 27-30.
- [21] 周成旭, 马斌, 汪飞雄, 等. 海洋原甲藻与三角褐指藻混合培养条件下的种群生长与氮磷营养盐变化[J]. 海洋科学, 2006, 30(12): 58-61.
- [22] 黄晓航, 史冬梅, 张京浦, 等. 赤潮发生机理研究-海洋原甲藻的氮营养生理特征[J]. 海洋与湖沼, 1997, 28(7): 33-38.
- [23] 王宗灵, 李瑞香, 朱明远, 等. 半连续培养下东海原甲藻和中肋骨条藻种群生长过程与种间竞争研究[J]. 海洋科学进展, 2006, 4(4): 495-503.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] 由希华, 王宗灵, 郝彦菊, 等. 东海原甲藻与塔玛亚历山大藻种群增长过程与种间竞争研究[J]. 海洋科学进展, 2006, 24(4): 504-510.
- [27] 刘洁生, 谢瑾, 杨维东, 等. 营养盐限制条件下塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的化感作用研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(3): 207-212.
- [28] 董云伟, 董双林, 刘相义. 同起始浓度对塔玛亚历山大藻和赤潮异弯藻种群竞争的影响[J]. 中国海洋大学学报, 2004, 34(6): 964-968.
- [29] Mallik A U, Inderjit. Problems and prospects in the study of plant allelochemicals: a brief introduction[M]//Inderjit, Mallik A U, Birkhäuser Verlag. Chemical ecology of plants: Allelopathy in aquatic and terrestrial ecosystems. Baser-Boston-Berlin, 2002: 1-5.
- [30] Harder R. Ernahnngsphysiologische untersuchungen an cyanophycean, haptisch demendophytischen Nostoc-punctiforme[J]. Z Bot, 1917, 9: 154-242.
- [31] Akehurst S C. Observations on pond life with special reference to the possible causation of swarming of phytoplankton[J]. R Microsc Soc J, 1931, 51: 237-265.
- [32] Inderjit, Dakshini K M M. Algal allelopathy[J]. Botanical Reviews, 1994, 60(2): 182-196.
- [33] Honjo T. Overview on bloom dynamics and physiological ecology of *Heterosigma akashiwo* [M]//Smayda T J, Shimizu Y. Toxic Phytoplankton bloom in the sea Amsterdam. Elsevier Science Publishers, 1993: 33-41.
- [34] Mykkestad S M, Ramlo B, Hestmann S. Demonstration of strong interaction between the flagellate *Chrysochromulina polylepis* (Prymnesiophyceae) and a marine diatom[M]// Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, et al. Harmful Marine Algal Blooms. Paris, France: Lavoisier, 1995: 633-638.
- [35] Uchida T, Matsuyama Y, Yamaguchi M, et al. Growth interactions between a red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and some other phytoplankton species in culture [M] //Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y. Harmful and Toxic Algal Blooms, Intergovernmental Oceanographic. Paris: Commission of UNESCO, 1996: 369-372.

- [36] 陈德辉, 刘永定, 袁峻峰, 等. 微囊藻和栅藻共培养实验及其竞争参数的计算[J]. 生态学报, 1999, 19 (6): 908-913.
- [37] Uchida T, Satorutoda Y, Matsuyama M, et al. Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, 241: 285-299.
- [38] Monahan T J, Trainor F R. Stimulatory properties of filtrate from the green alga, *Hormotila blennista*[J]. I Description J Phycol, 1970, 6: 263-269.
- [39] Monahan T J, Trainor F R. Stimulatory properties of filtrate from green alga, *Hormotila blennista*. II. Fractionation of filtrate[J]. J Phycol, 1971, 7: 170-176.
- [40] Edler L. Phytoplankton succession in the Baltic Sea[J]. Acta Bot Fenn, 1979, 110: 75-78.
- [41] Johnsen G, Volent Z, Tangen K. Time series of harmful and benign phytoplankton blooms in the northwest European waters using the seawatch buoy system[M]// Kahru M, Brown C W. Monitoring algal blooms: new techniques for detecting large-scales environmental change. Landes Bioscience, Austin, TX, 1997: 113-139.
- [42] Fistarol G O, Legrand C, Graneli E. Allelopathic effect of *Prymnesium parvum* on a natural plankton community[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2003, 255: 115-125.
- [43] Tameishi M, Yamasaki Y, Nagasoe S, et al. Allelopathic effects of the dinophyte *Prorocentrum minimum* on the growth of the bacillariophyte *Skeletonema costatum*[J]. Harmful Algae, 2009, 8: 421-429.
- [44] Singh N B, Thapar R. Allelopathic influence of *Canabasis sativa* on growth and metabolism of *Parthenium hysterophorus*[J]. Allelopathy J, 2003, 12: 61-70.
- [45] Inderjit Duke S O. Ecophysiological aspects of allelopathy[J]. Planta, 2003, 217: 529-539.
- [46] Belz R G, Hurler K. A novel laboratory screening bioassay for crop seedling allelopathy[J]. J Chem Ecol, 2004, 3: 175-198.
- [47] 马晓燕, 陈家长. 化感作用与养殖池塘中铜绿微囊藻的防治[J]. 水利渔业, 2006, 148: 75-76.
- [48] Harris D O. Growth inhibitors produced by green algae (Volvocaceae) [J]. Arch Microbiol, 1971a, 76: 47-50.
- [49] Harris D O, Caldwell C D. Possible mode of action of a photosynthetic inhibitor produced by *Pandorina morum*[J]. Arch Microbiol, 1974, 95: 193-204.
- [50] 彭喜春, 杨维东, 刘洁生. 赤潮期间藻类的化感效应[J]. 海洋科学, 2007, 2: 84-88.
- [51] 彭少麟, 邵华. 化感作用的研究意义及发展前景[J]. 应用生态学报, 2001, 12(5): 780-786.
- [52] Turner J T, Tester P A. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers and pelagic food webs[J]. Limnology and Oceanography, 1997, 42: 1 203-1 214.
- [53] 韩丽梅, 沈其荣, 鞠会艳, 等. 大豆地上部水浸液的化感作用及化感物质的鉴定[J]. 生态学报, 2002, 22(9): 1 425-1 432.
- [54] 邓思娟, 李春远, 陈实, 等. 青蒿化感物质的分离与结构鉴定[J]. 华南农业大学学报, 2008, 29(3): 42-46.
- [55] Nakai S, Inoue Y, Hosomi M. Myriophyllum spicatum-released allelopathic polyphenoles inhibiting growth of blue green algae *Microcystis aeruginosa*[J]. Water Research, 2000, 34(11): 3 026-3 032.
- [56] Nagayama K, Shibata T, Fujimoto K, et al. Algicidal effect of phlorotannins from the brown alga *Ecklonia kurome* on tide microalgae[J]. Aquaculture, 2003, 218: 601-611.
- [57] Imada N, Kobayashi K, Tahara K, et al. Production of an Autoinhibitor by *Skeletonema costatum* and Its Effect on the growth of other Phytoplankton[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1991, 57(12): 2 285-2 290.
- [58] Ikawa M, Sasner J J, Haney J F. Inhibition of *Chlorella* growth by degradation and related products of linoleic and linolenic acids and the possible significance of polyunsaturated fatty acids in phytoplankton ecology [J]. Hydrobiologia, 1997, 356: 143-148.
- [59] Chiang I Z, Huang W Y, Wu J T. Allelochemicals of *Botryococcus braunii* (Chlorophyceae) [J]. J Phycol, 2004, 40: 474-480.
- [60] 孙颖颖, 王长海. 球等鞭金藻生长抑制物的抑藻机理[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2009, 35(1): 51-57.
- [61] Guillard R R L, Hellebust J A. Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Phaeocystis Pouchetii*[J]. J Phycol, 1971, 7: 330-338.
- [62] 颜天, 周名江, 傅萌, 等. 赤潮异弯藻毒性及毒性来源的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 2003, 34(1): 50-55.
- [63] Tsuneo H. Growth potential of *Chattonella marina*(Raphidophyceae)collected in Gokasho Bay, Central Japan[J]. Bull Plankton Soc, 1987, 34(2): 119-124.
- [64] Patrick G. Bloom dynamics and ecophysiology of the

- Gynodinium mikimotoi* complex [M] // Anderson D M, Cembella A D, Hallegraeff G M. Physiological Ecology of Harmful Alga Blooms. Berlin: NATOASI Series, Springer-Ver-lag, 1998: 155-173.
- [65] Dhananjaya P, Singh M B, Tyagi Arvind Kumar, et al. Antialgal activity of a hepatotoxin-producing cyanobacterium, *Microcystis aeruginosa*[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2001, 17: 15-22.
- [66] Gniazdowska A, Bogatek R. Allelopathic interactions between plants[J]. Multi site action of allelochemicals, Acta Physiologiae Plantarum, 2005, 27(3B): 395-407.
- [67] Echigoya R, Rhodes L, Oshima Y, et al. The structures of five new antifungal and hemolytic amphidinol analogs from *Amphidinium carterae* collected in New Zealand[J]. Harmful Algae, 2005, 4: 383-389.
- [68] Lesley L Rhodes, Kirsty F Smith, Rex Munday, et al. Toxic dinoflagellates (Dinophyceae) from Rarotonga, Cook Islands[J]. Toxicon, 2009, 5(17): 1-8.
- [69] Hairston N G, Holtmeier C L, Lampert W, et al. Natural selection for grazer resistance to toxic cyanobacteria: evolution of phenotypic plasticity?[J]. Evolution, 2001, 55: 2 203-2 214.
- [70] 林昱, 庄栋法, 陈孝麟, 等. 初析赤潮成因研究的围隔实验结果 II 浮游植物群落演替与甲藻赤潮[J]. 应用生态学报, 1994, 5(3): 314-318.
- [71] 高素兰. 营养盐和微量元素与黄骅赤潮的相关性[J]. 黄渤海海洋, 1997, 15(2): 59-63.
- [72] 王金辉, 黄秀清, 徐韧等. 排列法检测围隔生态实验中加磷对浮游植物结构的影响[J]. 海洋环境科学, 2001, 20(1): 32-54.
- [73] Honjo T. The biology and prediction of representative red tides associated with fish kills in Japan [J]. Review Fish Science, 1994, 2: 225-253.
- [74] Maestrini S Y, Bonin D J. Allelopathic relationships between phytoplankton species[J]. Can Bull Fish Aquat Sci, 1981, 210: 323-338.
- [75] Uchida T, SatoruToda Y, Matsuyama M, et al. Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1999, 241: 285-299.
- [76] Mulderij G, Van Donk E, Roelofs G M. Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from Chara[J]. Hydrobiologia, 2003, 491: 261-271.
- [77] Fistarol G O, Legrand C, Selander E, et al. Allelopathy in *Alexandrium* spp.: effect on a natural plankton community and on algal monocultures[J]. Aquat Microb Ecol, 2004a, 35: 45-56.
- [78] 张珍萍. 四种海洋微藻间的化感作用效应研究[D]. 广州: 暨南大学, 2005: 14-31.
- [79] 齐雨藻. 中国沿海赤潮[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 309-310.
- [80] 李炳乾. 福建外来船舶压载水中的浮游生物及其入侵机制的初步研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2009: 45-60.
- [81] Kremp A, Elbrächter M, Schweikert M, et al. *Woloszynskia halophila* (Biecheler) comb. nov.: A bloom-forming cold-water dinoflagellate co-occurring with *Scrippsiella hangoei* (Dinophyceae) in the Baltic Sea[J]. Journal of Phycology, 2005, 41(3): 629-642.
- [82] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion[J]. Science, 2000, 290: 521-523.
- [83] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability[J]. Frontiers in Ecology and Environment, 2004, 2(8): 436- 443.
- [84] Keating, K L. Blue-green algal inhibition of diatom growth: Transition from mesotrophic to eutrophic community structure[J]. Science, 1978, 199: 971-973.
- [85] 郑天凌, 田蕴, 苏建强, 等. 海洋赤潮生物与厦门海域几种细菌的生态关系研究. 生态学报, 2002, 22(12): 2063-2670.
- [86] Imai I, Ishida Y, Hata Y. Killing of marine phytoplankton by a gliding bacterium *Cytophaga* sp., isolated from the coastal sea of Japan[J]. Marine Biology, 1993, 116: 527-533.
- [87] 王悠, 俞志明, 宋秀贤, 等. 共培养体系种石莼和江篱对赤潮异弯藻生长的影响[J]. 环境科学, 2006, 27(2): 246-252.
- [88] 李锋民, 胡洪营. 大型水生植物浸出液对藻类的化感抑制作用[J]. 中国给水排水, 2003, 12(11): 18-21.
- [89] 洪喻, 胡洪营. 芦竹抑藻物质的初步分离及抑制铜绿微囊藻的效果[J]. 环境化学, 2008, 27(6): 751-755.

(本文编辑: 康亦兼)