

共培养体系中石莼和江蓠对赤潮异弯藻生长的影响

王悠, 俞志明*, 宋秀贤, 张善东

(中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071)

摘要: 研究共培养体系中 2 种大型海藻石莼 (*Ulva pertusa*) 和江蓠 (*Gracilaria lemaneiformis*) 的鲜组织和培养液滤液对赤潮异弯藻 (*Heterosigma akashiwo*) 生长的影响。结果发现: ①石莼和江蓠均能明显影响赤潮异弯藻生长, 鲜组织的作用更明显, 能在短时间内完全灭杀共培养的赤潮异弯藻; 石莼对微藻的影响强于江蓠的作用。②除菌作用和补充充足的碳酸盐不能消除或缓解石莼和江蓠对赤潮异弯藻生长的影响, 说明细菌和碳限制不是导致大藻对微藻作用的原因。③对共培养体系中硝酸盐和磷酸盐的跟踪测定结果显示, 营养盐限制不是造成石莼对赤潮异弯藻影响的原因, 但却在江蓠的作用中起重要作用。当向江蓠体系中补充 f/2 营养盐后发现, 充足的营养盐能够减轻但不能完全消除江蓠对赤潮异弯藻生长的影响。另一方面, 石莼的起始浓度与其对赤潮异弯藻的生长影响之间存在明显的相关性, 石莼的起始浓度越高, 对赤潮异弯藻的影响越明显。④实验初步说明, 石莼可能通过相生相克作用影响共培养体系中赤潮异弯藻的生长, 而相生相克和营养竞争的共同作用是导致江蓠作用的根本原因。

关键词: 石莼; 江蓠; 赤潮异弯藻; 相生相克; 营养竞争; 有害赤潮

中图分类号: X17 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2006)02-0246-07

Effects of *Ulva pertusa* and *Gracilaria lemaneiformis* on Growth of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in Co-Culture

WANG You, YU Zhiming, SONG Xiuxian, ZHANG Shandong

(Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract: We studied the effects of fresh tissue and culture medium filtrate of two species of macroalgae, *Ulva pertusa* (Chlorophyta) and *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) on growth of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in co-culture. Both *U. pertusa* and *G. lemaneiformis*, and especially their fresh tissues, significantly impede the growth of *H. akashiwo*. Carbonate limitations and the presence of environment bacteria are not necessary for the negative effects of macroalgal on *H. akashiwo*. The simultaneous nutrient assays show that nitrate and phosphate are almost exhausted in the *G. lemaneiformis* co-culture system, but remain at acceptable levels in the *U. pertusa* system, when all cells of *H. akashiwo* are completely dead. When f/2 medium is supplied daily to *G. lemaneiformis* culture, the growth of *H. akashiwo* is greatly inhibited but not completely terminated. Furthermore, different amounts of fresh seaweed tissue, and culture medium filtrate prepared from different macroalgal concentrations are analyzed to determine their effects on the growth of *H. akashiwo*. The results show a positive correlation between the initial macroalgal concentration and the negative effects they exert on the co-cultured microalgae. Results suggest that the allelopathic effects of *U. pertusa* may be essential for negative effects on *H. akashiwo*; however, the combined roles of allelopathy and nutrient competition may be responsible for the negative effect of *G. lemaneiformis* the release of allelochemicals by *U. pertusa*.

Key words: *Ulva pertusa*; *Gracilaria lemaneiformis*; *Heterosigma akashiwo*; allelopathy; nutrition competition; harmful algal bloom (HAB)

赤潮是一种严重的海洋灾害, 能够对近岸水域的生态环境和沿岸水产业的可持续发展造成极大的威胁, 采取切实有效的赤潮防治措施是赤潮研究的重要内容之一。利用物理^[1]和化学方法^[2,3]治理赤潮的研究较多, 由于外来添加物质可能对海洋生态系统产生可知或不可预见的影响, 利用存在于海洋环境中的天然生物因子进行赤潮的生物调控已经越来越引起人们的重视, 大型海藻是其中一类重要的生物调控因子^[4]。它不仅能够净化水质, 防止水体的富营养化^[5], 还能与赤潮微藻进行营养竞争, 抑

制赤潮生物的爆发性繁殖与增长^[6]; 同时, 它们还能向环境中分泌相生相克类化合物, 影响微藻的生长^[7]。单一的相生相克和营养竞争的作用机制在高等植物的相互作用中已经了解得比较清楚, 但是鲜

收稿日期: 2005-03-05; 修订日期: 2005-05-25

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (863) 青年基金项目 (2004AA639770); 国家自然科学基金重点项目 (50339040); 国家重点基础研究发展规划 (973) 项目 (2001CB409710)

作者简介: 王悠 (1972~), 女, 博士, 主要研究方向为海洋生态毒理学。

* 通讯联系人, E-mail: zyu@ms.qdio.ac.cn

有研究区分二者在影响植物间的相互作用中究竟起多大的作用^[8],而在海藻间相互影响中的作用还未见报道。

赤潮异弯藻是 1 种广泛分布的赤潮原因藻,它能够分泌鱼毒素,危害海水养殖事业和人类健康^[9]。本文以该藻为实验对象,在实验室条件下研究 2 种大型海藻:石莼和江蓠对赤潮异弯藻生长的影响,初步探讨其相互作用机制,以期为研究赤潮的生物防控措施提供基础的实验依据。

1 材料与方法

1.1 藻类培养

赤潮异弯藻取自中国科学院海洋研究所藻种库,在 f/2 培养液中培养^[10]。培养温度为 (20 ± 0.1) °C,光照 3 500 lx,光暗比为 12: 12(以下实验如无特别说明均采用此培养条件)。

石莼采自青岛汇泉湾,采回后在实验室中用消毒海水洗去附着在藻体表面的杂藻及其它物质,然后转至另一培养瓶中充气培养,暂养 48 h 后用以后续试验。江蓠取自中国科学院海洋研究所藻种库,在实验室条件下长期培养。培养液中每天补充营养盐,使终浓度为 NaNO₃-N: 100 μmol/L; NaH₂PO₄-P: 7 μmol/L。其它培养条件同前。

1.2 共培养体系中石莼和江蓠对赤潮异弯藻生长的影响

1.2.1 石莼和江蓠的鲜组织对赤潮异弯藻生长的影响

(1) 共培养体系中赤潮异弯藻细胞密度以及营养盐的变化 本实验采用 1 种大藻和 1 种微藻的共培养体系,实验总体积为 150 mL。将处于指数生长期的赤潮异弯藻溶液接种至 f/2 加富的消毒海水中,调节微藻起始密度至 1.0×10^4 cells/mL,然后分别接入 0.5 g 石莼或江蓠的鲜组织[浓度约 3.4 g/L (FW)],光照培养箱中培养。实验以相同条件下单独培养于 f/2 加富消毒海水中的微藻为对照组。每隔 24 h 取样,血球计数板计数,观察微藻细胞密度的变化。

同时跟踪共培养体系中营养盐的变化。实验总体积为 800 mL,每天从培养体系中取 10 mL 水样,经 0.45 μm 醋酸纤维素膜抽滤后用硝酸盐^[11]和磷酸盐^[12]的测定。

(2) 石莼鲜组织对不同起始密度的赤潮异弯藻生长的影响 实验总体积为 150 mL。在起始密度为 1.0×10^4 cells/mL, 10×10^4 cells/mL 和 25×10^4

cells/mL 的赤潮异弯藻溶液中分别接入 0.5 g 石莼鲜组织[约 3.4 g/L (FW)],每隔 24 h 取样,观察微藻细胞密度的变化。

(3) 不同起始浓度的石莼和江蓠鲜组织对相同起始密度赤潮异弯藻生长的影响 实验总体积为 150 mL。在石莼共培养体系中,分别将 0.05 g, 0.10 g, 0.25 g 和 0.5 g 的石莼鲜组织接种至起始密度为 6.0×10^4 cells/mL 的赤潮异弯藻溶液中;在江蓠共培养体系中,分别将 0.05 g, 0.25 g 和 0.5 g 江蓠的鲜组织接种至起始密度为 1.0×10^4 cells/mL 的赤潮异弯藻溶液中。每天向上述 2 个体系中补充 f/2 营养盐以消除可能产生的营养盐限制。实验以相同条件下单独培养于 f/2 加富消毒海水中的微藻为对照组。每隔 24 h 取样,观察微藻细胞密度的变化。

1.2.2 大藻的培养液滤液对赤潮异弯藻生长的影响

(1) 石莼和江蓠的培养液滤液对赤潮异弯藻生长的影响 将初始浓度为 3.4 g/L (FW) 的石莼和江蓠鲜组织接种至 f/2 加富的消毒海水中,光照培养箱中培养 48 h 后将培养液经 0.45 μm 的醋酸纤维素膜抽滤,补充 f/2 营养盐,该溶液即为大藻的培养液滤液。将处于指数生长期的赤潮异弯藻溶液接至上述培养液滤液中,调节赤潮异弯藻的起始密度为 1.0×10^4 cells/mL。以相同条件下单独培养于 f/2 加富消毒海水中的微藻为对照组,每隔 24 h 取样,观察微藻细胞密度的变化。

(2) 不同起始浓度的石莼的培养液滤液对赤潮异弯藻生长的影响 同上方法制备起始浓度分别为 4 g, 10 g, 20 g 和 40 g/L (FW) 的石莼培养液滤液,接入处于指数生长期的赤潮异弯藻溶液,调节赤潮异弯藻的起始密度为 1.0×10^4 cells/mL。每隔 24 h 取样,观察细胞密度的变化。

1.2.3 环境因子对赤潮异弯藻生长的影响

(1) 碳酸盐对赤潮异弯藻生长的影响 海水中的平均碳浓度大约为 27.3 μg/g^[13],据此,每日向石莼和江蓠的鲜组织共培养体系中加入 NaHCO₃ 溶液,使碳元素的终浓度为 0.031 mol/L;体系中同时补充充足的 f/2 培养液^[10]以消除可能的营养盐限制作用。赤潮异弯藻溶液的起始密度为 1.0×10^4 cells/mL。实验以相同条件下未补充 NaHCO₃ 的微藻为对照组,每隔 24 h 取样,观察细胞密度的变化。

(2) 除菌作用对赤潮异弯藻生长的影响 将起始浓度为 3.4 g/L (FW) 的石莼和江蓠的培养液滤液经 GF/F (0.20 μm) 膜抽滤,以消除滤液中的细菌

和原生生物,然后接入处于指数生长期的赤潮异弯藻,调节其起始密度为 0.8×10^4 cells/mL. 同时每天向体系中补充 $f/2$ 营养盐以消除可能的营养盐限制作用. 实验以相同条件下培养于未除菌的培养液滤液中的微藻为对照组,每隔 24 h 取样,观察细胞密度的变化.

1.3 数据统计

微藻细胞密度的变化以细胞密度平均值 $\pm$ 标准误差给出 ($n = 3$). t -test 检验试验组与对照组之间的差异显著性, $p < 0.05$ 被认为是在 $\alpha = 0.05$ 水平上差异显著.

2 结果与分析

2.1 石莼对赤潮异弯藻生长的影响

石莼的鲜组织能在短时间内完全灭杀共培养体系中的赤潮异弯藻,由直线内插法得到其半数有效致死时间 (median lethal time, LT_{50}) 约为 45.9 h; 其培养液滤液在 168 h 内不能明显影响赤潮异弯藻生长 ($p > 0.05$); 168 h 后则能明显促进微藻的生长 (图 1).

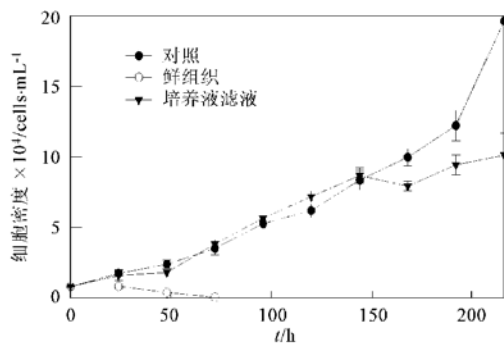


图 1 石莼的鲜组织和培养液滤液对赤潮异弯藻生产的影响

Fig. 1 Effects of fresh tissue and culture filtrate of *U. pertusa* on growth of *H. akashiwo*

当在相同起始密度的赤潮异弯藻溶液中接入不同质量的石莼鲜组织时, 0.50 g, 0.25 g 和 0.10 g 组中的赤潮异弯藻细胞均能在短时间内被完全灭杀, 其 LT_{50} 分别为 35.9 h, 57.9 h 和 83.0 h. 0.05 g 组中的赤潮异弯藻的生长受到明显的抑制, 但不能被灭杀, 216 h 时的细胞密度与初始相比下降了约 53%, 与对照组相比差异显著 ($p < 0.05$). 根据以上的实验结果, 由直线内插法得到石莼鲜组织对赤潮异弯藻的 96 h 半数有效抑制浓度 EC_{50} 约为 0.074 g/150 mL (FW), 即 0.50 g/L (FW), 见图 2.

将 0.5 g 的石莼鲜组织接入不同起始密度的赤

潮异弯藻溶液时, 各组中的微藻细胞均能在短时间内被完全灭杀; 微藻的起始密度分别为 1.0×10^4 cells/mL, 10×10^4 cells/mL 和 25×10^4 cells/mL 时, 其 LT_{50} 分别为 44.6 h, 62.9 h 和 65.2 h, 即微藻的起始密度越大, 被完全灭杀所需的时间越长, 二者之间显示出明显的相关性 (图 3).

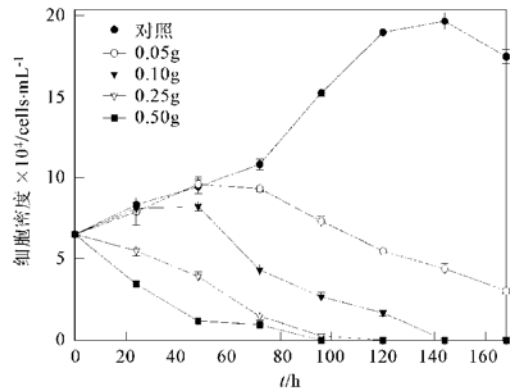


图 2 不同起始浓度的石莼鲜组织对赤潮异弯藻生长的影响

Fig. 2 Effect of different *U. pertusa* initial concentrations on growth of *H. akashiwo*

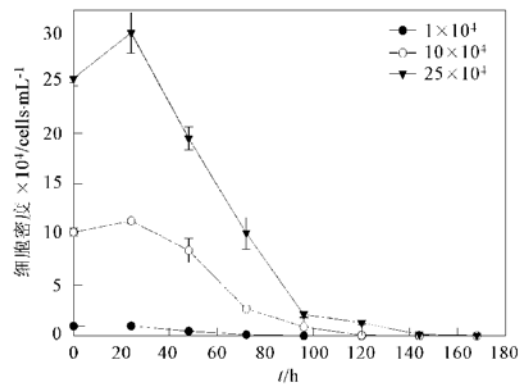


图 3 石莼鲜组织对不同起始浓度赤潮异弯藻生长的影响

Fig. 3 Effect of *U. pertusa* fresh tissue on different initial densities of *H. akashiwo*

不同起始密度的石莼培养液滤液同样能对赤潮异弯藻的生长产生不同的影响. 当石莼的起始浓度分别为 4 g/L (FW), 10 g/L (FW) 和 20 g/L (FW) 时, 其培养液滤液均能明显抑制共培养体系中赤潮异弯藻的生长 ($p < 0.05$), 216 h 时各组的细胞密度由高至低依次为: 对照组 $>$ 4 g 组 $>$ 10 g 组 $>$ 20 g 组; 培养于 40 g/L (FW) 组的赤潮异弯藻细胞则能被完全灭杀, 其 LT_{50} 约为 33.1 h (图 4). 结果显示, 石莼鲜组织的起始浓度愈高, 其对赤潮异弯藻生长的抑制作用愈明显, 二者之间呈正相关关系.

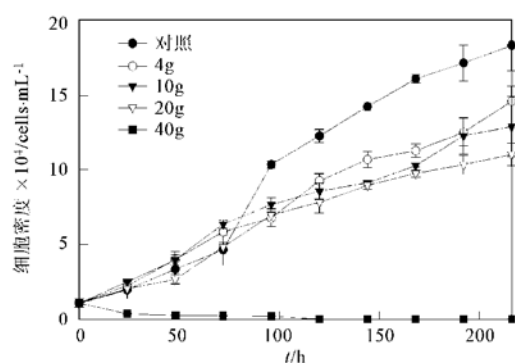


图 4 不同起始浓度的石莼培养液滤液对赤潮异弯藻生长的影响

Fig. 4 Effect of culture medium filtrate prepared from different *U. pertusa* initial concentrations on growth of *H. akashiwo*

2.2 江蓠对赤潮异弯藻生长的影响

江蓠的鲜组织能完全灭杀共培养体系中的赤潮异弯藻, 其 LT_{50} 为 132.1h; 但是江蓠的培养液滤液在 168 h 内并不能明显影响共培养体系中赤潮异弯藻的生长 ($p > 0.05$), 168 h 后, 则能明显抑制微藻的生长 ($p < 0.05$), 见图 5.

与石莼类似, 江蓠鲜组织的起始浓度与其对赤潮异弯藻生长的影响之间同样存在明显的相关性. 0.05 g 的江蓠鲜组织能明显促进共培养的赤潮异弯藻的生长 ($p < 0.05$); 当江蓠的接入量为 0.25 g 时, 赤潮异弯藻的生长受到显著抑制 ($p < 0.05$); 0.5 g 组的赤潮异弯藻则在 216 h 时被完全灭杀, 见图 6.

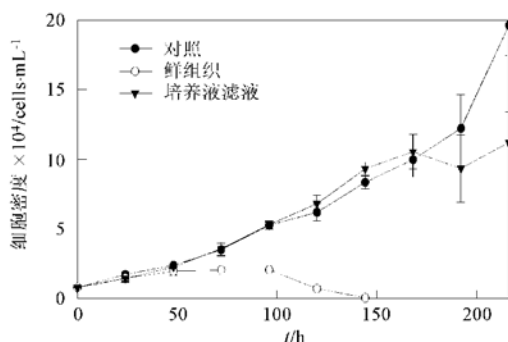


图 5 江蓠的鲜组织和培养液滤液对赤潮异弯藻生长的影响

Fig. 5 Effects of fresh tissue and culture filtrate of *G. lemaneiformis* on growth of *H. akashiwo*

2.3 石莼和江蓠鲜组织共培养体系中营养盐的变化

在起始浓度为 3.4 g/L (FW) 的石莼和江蓠鲜组织共培养体系中同时跟踪了硝酸盐和磷酸盐的变化. 在石莼体系中, 赤潮异弯藻细胞能在 48 h 内被

完全灭杀, 体系内磷酸盐的浓度也从起始的 35.63 $\mu\text{mol/L}$ 降至 17.72 $\mu\text{mol/L}$, 下降了约 50.3%; 硝酸盐的浓度从起始的 865 $\mu\text{mol/L}$ 降至 470 $\mu\text{mol/L}$, 消耗了约 45.7%. 此时, 体系中仍有足够的营养盐剩余 (图 7a). 江蓠共培养体系中的赤潮异弯藻在 144 h 时被完全灭杀, 此时体系中的硝酸盐和磷酸盐也几乎消耗殆尽 (图 7b); 当每天向体系中补充 f/2 培养液后发现, 赤潮异弯藻的生长得到了明显的

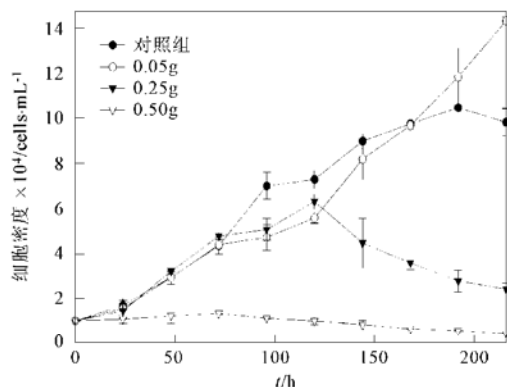


图 6 不同浓度的江蓠鲜组织对赤潮异弯藻生长的影响

Fig. 6 Effect of different initial concentrations of *G. lemaneiformis* fresh tissue on growth of *H. akashiwo*

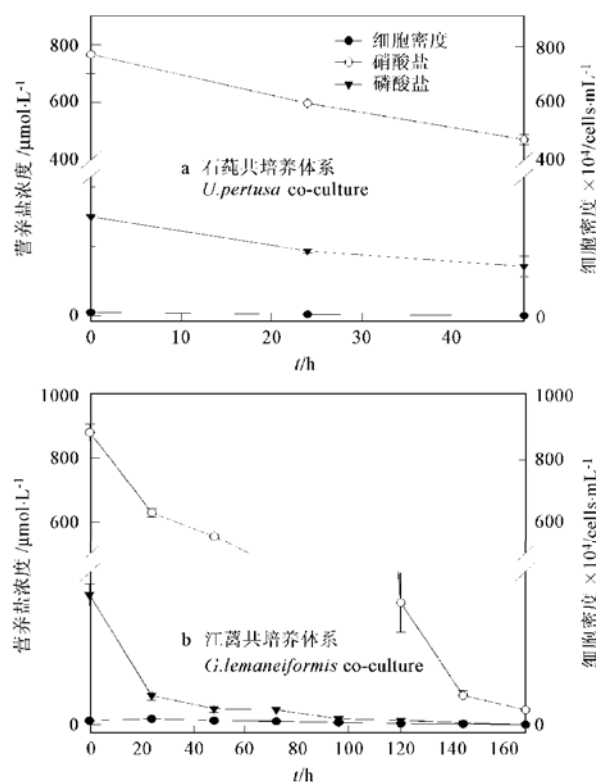


图 7 石莼和江蓠共培养体系中硝酸盐和磷酸盐的变化

Fig. 7 Nitrate and phosphate concentration changes in co-culture

缓解, 表现为其生长虽然受到了明显的抑制, 但没有灭杀现象发生 (图 8).

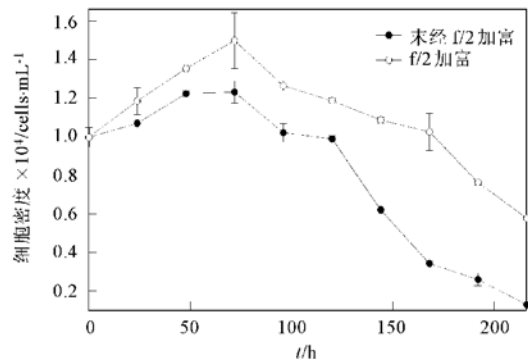


图 8 充足的 f/2 营养盐对江蓠鲜组织共培养体系中赤潮异弯藻生长的影响
Fig. 8 Effect of *G. lemaneiformis* on growth of *H. akashiwo* with and without f/2 enrichment in co-culture

2.4 碳酸盐对石莼和江蓠共培养体系中赤潮异弯藻生长的影响

赤潮异弯藻在补充 NaHCO_3 的试验组与未补充 NaHCO_3 的对照组中的生长趋势几乎完全一致, 说明充足的 NaHCO_3 并不能缓解大藻对微藻生长的影响, 即环境中的碳限制不是导致大藻对微藻生长影响的原因 (图 9).

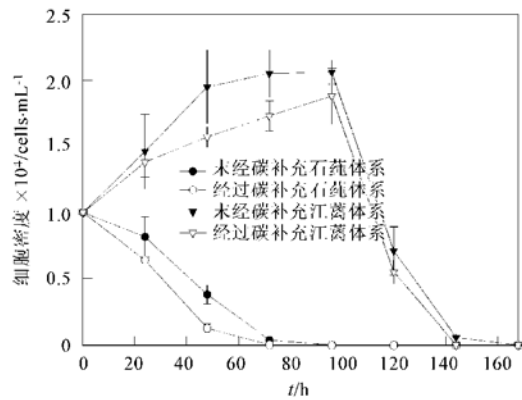


图 9 补充 NaHCO_3 对共培养体系中赤潮异弯藻生长的影响
Fig. 9 Effects of NaHCO_3 enrichment on growth of *H. akashiwo* in *U. pertusa* and *G. lemaneiformis* coexisting system

2.5 除菌作用对石莼和江蓠共培养体系中赤潮异弯藻生长的影响

石莼 (图 10a) 和江蓠 (图 10b) 的培养液滤液在除菌前后对赤潮异弯藻生长的影响几乎没有差别 ($p > 0.05$), 说明环境微生物在大藻对赤潮异弯藻的作用中影响不大.

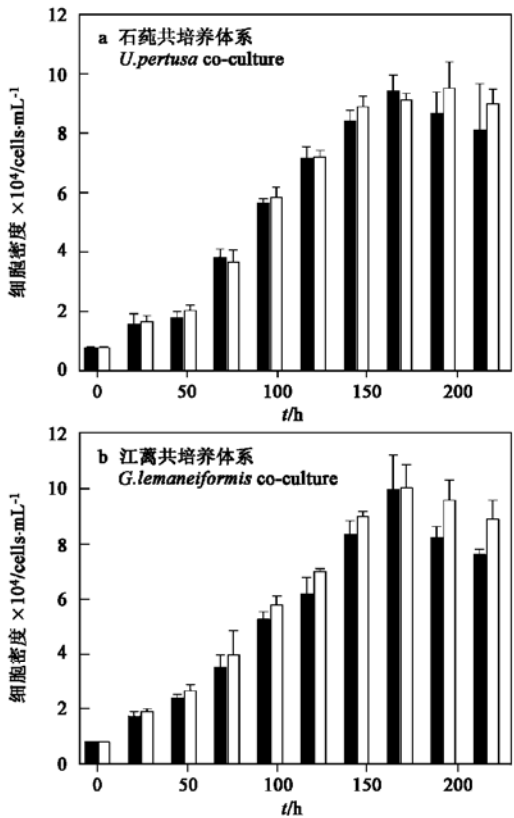


图 10 除菌和未除菌的培养液滤液对赤潮异弯藻生长的影响
Fig. 10 Effect of sterilized and unsterilized culture medium filtrates of *U. pertusa* and *G. lemaneiformis* on growth of *H. akashiwo*

3 讨论

本研究是在实验室控制条件下进行的, 排除了温度、光照变化等环境因素可能对试验结果产生的影响. 结果发现, 石莼和江蓠的鲜组织能够显著抑制甚至灭杀共培养的赤潮异弯藻; 其培养液滤液也能影响微藻的生长, 但是作用强度明显弱于鲜组织的作用. 通过比较石莼和江蓠的鲜组织对赤潮异弯藻的 LT_{50} 发现, 石莼的作用强于江蓠 (表 1).

表 1 共培养体系中石莼和江蓠对赤潮异弯藻生长的影响

Table 1 Effects of *U. pertusa* and *G. lemaneiformis* on growth of *H. akashiwo* in co-culture

样品	LT_{50}/h	
	石莼	江蓠
	(<i>U. pertusa</i>)	(<i>G. lemaneiformis</i>)
鲜组织 (fresh tissue)	45.9	132.1
培养液滤液 (culture filtrate)	抑制作用	抑制作用

3.1 石莼对赤潮异弯藻生长的影响

1 种植物对另 1 种植物的影响是多种作用机制相互耦合的结果^[14], 相生相克和资源竞争是其中的

2种重要机制. 因此, 在石莼共培养体系中, 首先考虑体系中营养盐的限制可能对微藻生长产生的影响, 结果发现, 当赤潮异弯藻被完全灭杀时, 体系中的磷酸盐和硝酸盐的浓度还较高, 因此, 营养盐限制不是导致石莼对赤潮异弯藻生长影响的原因. 碳元素是海水中的主要元素, 当向共培养体系中加入 HCO_3^- 时发现, 赤潮异弯藻的生长抑制现象并没有因此得到缓解, 说明碳限制也不是导致上述结果的原因. 细菌是天然水体中具有调节藻类种群动态平衡的重要潜在因子, 能够影响环境中微藻的生长. 本实验的结果显示, 在除菌前后石莼的培养液滤液对赤潮异弯藻生长的影响几乎没有差别. 另外, Jin 和 Dong^[15] 的研究认为共培养体系中大藻对 pH 的改变对微藻生长的影响很小. 从以上的分析发现, 营养盐限制, 碳限制, 环境细菌以及 pH 变化等因素都不是导致石莼对赤潮异弯藻抑制作用的原因. 因此, 相生相克作用是导致上述实验结果的最可能原因.

大型海藻 *Myriophyllum spicatum* 能够持续向环境中分泌 1 种不稳定的、对蓝藻生长具有抑制作用的相生相克类化合物^[4]; 另有研究发现石莼的鲜组织对赤潮异弯藻和塔玛亚历山大藻生长的影响明显强于培养液滤液, 其主要原因是滤液中的相生相克类化合物浓度太低, 不足以影响微藻的生长^[15]. 本试验中, 同样发现石莼的鲜组织对赤潮异弯藻生长的影响明显强于培养液滤液的作用, 可能因为大藻的鲜组织能够持续向周围环境中分泌相生相克类化合物, 当化合物累计到一定的浓度时就会对共培养的微藻产生强烈的影响; 但在培养液滤液中, 这类化合物的浓度较低, 对微藻生长的影响程度也比较弱. 另外, Gross^[16] 和 Uchida^[17] 的研究认为, 相生相克类化合物是通过细胞间的直接接触传递至目标生物的, 本试验所得到的试验结果与上述结果不同, 石莼能够向周围环境中分泌相生相克类化合物, 细胞间的直接接触对于石莼和赤潮异弯藻间的相互作用不是必须的.

实验同时发现, 石莼的起始浓度与其对赤潮异弯藻的影响之间存在明显的正相关性; 而石莼赤潮异弯藻的作用强度与赤潮异弯藻的起始密度之间也存在相关性, 即微藻的起始密度越高, 其达到半数致死的时间也越长. 影响相生相克类化合物作用强度的因素很多, 比如活性物质的浓度以及在环境中的存留时间等^[18]. 高浓度的石莼鲜组织能分泌更多的相生相克类化合物, 因此对微藻的影响越明显.

3.2 江蓠对赤潮异弯藻生长的影响

与石莼类似, 碳限制和细菌等环境因素也不是导致江蓠对赤潮异弯藻生长影响的原因. 另一方面, 江蓠的鲜组织和培养液滤液同样能影响共培养的赤潮异弯藻, 并且在大藻的起始浓度与其对微藻的作用强度之间存在正相关性. 试验中同时发现, 低浓度的江蓠鲜组织 (0.05 g) 能够促进赤潮异弯藻的生长, 可能原因是在该浓度条件下江蓠分泌的相生相克类化合物较少, 因而能对微藻的生长产生类似于“毒物的兴奋效应”^[19] 的结果. 对体系的营养盐跟踪调查显示, 当赤潮异弯藻被完全灭杀时, 体系中的硝酸盐和磷酸盐也几乎消耗殆尽, 而充足的 f/2 营养盐会缓解共培养体系中赤潮异弯藻的生长, 因此, 营养盐限制可能只在江蓠对赤潮异弯藻的影响中起到部分作用. 以上的分析说明, 相生相克和营养竞争的共同作用可能是江蓠影响赤潮异弯藻生长的根本原因.

Nelson^[20] 发现陆生植物 *Empertrum hermaphroditum* 对 *Pinus sylvestris* 幼苗生长的影响是相生相克作用和营养竞争的共同作用结果; 生禾草 *Centaurea* 对 *Festica* 的相生相克作用及其对资源的优势竞争是导致其在环境中占据优势地位的主要原因^[21]. 本实验结果说明, 在海洋生态系统中可能存在与陆地生态类似的作用机制, 即相生相克和营养竞争的共同作用在海藻间相互作用中同样具有重要意义.

4 结论

石莼和江蓠能够对赤潮异弯藻的生长产生明显的影响, 但二者对赤潮异弯藻的作用机制有所不同, 石莼主要通过相生相克作用影响赤潮异弯藻的生长, 而相生相克和营养竞争的共同作用可能是导致江蓠对赤潮异弯藻生长影响的根本原因.

参考文献:

- [1] Sugawara T, Taguchi S, Hamasaki K, et al. Response of natural phytoplankton assemblages to solar ultraviolet radiation (UV-B) in the coastal water, Japan [J]. *Hydrobiologia*, 2003, **493**: 17~26.
- [2] Anderson D M. Turning back the harmful red tide [J]. *Nature*, 1997, **388**: 513~514.
- [3] 俞志明, 邹景忠, 马锡年. 一种提高粘土矿物去除赤潮生物能力的新方法[J]. *海洋与潮沼*, 1994, **25**(2): 226~232.
- [4] Nakai S, Inoue Y, Hosomi M, et al. Growth inhibition of blue green algae by allelopathic effects of macroalgals [J]. *Water Science Technology*, 1999, **39**: 47~53.
- [5] Ahn O, Petrell R J, Harrison P J. Ammonium and nitrate uptake by *Laminaria saccharina* and *Nereocystis leutkeana* originating from a Salmon sea cage farm [J]. *Journal of Applied Phycology*, 1998, **10**: 333~340.

- [6] Fitzgerald G P. Some factors in the competition of antagonism among bacteria, algae, and aquatic weeds [J]. Journal of Phycology, 1969, **5**: 351~ 359.
- [7] Jeong J H, Jin H J, Sohn C H. *et al.* Algicidal activity of the seaweed *Corallina pilulifera* against red tide microalgae [J]. Journal of Applied Phycology, 2000, **12**: 37~ 43.
- [8] Mahall B E, Callaway R M. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave Desert shrubs [J]. Ecology, 1992, **73**: 1180~ 1186.
- [9] Khan S, Arakawa O, Onoue Y. Neurotoxin in a toxic red tide of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in Kagoshima Bay [J]. Japanese Aquatic Research, 1997, **28**: 9~ 14.
- [10] Guillard R R L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates [A]. In: Smith W L, Chanley M H. Culture of marine animals[C]. New York: Plenum Press, 1975. 26~ 60.
- [11] Jones M N. Nitrate reduction by shaking with cadmium, alternative to cadmium columns [J]. Water Research, 1984, **18**: 643~ 646.
- [12] Hager S W, Gordon L I, Par P K. A practical manual for the use of Technicon Autoanalyzer in seawater nutrient analysis [R]. A final report to B. C. F. Contract 1-1-17-0001-1759, October 1968.
- [13] 姚南瑜. 藻类生理学[M]. 大连: 大连工学院出版社, 1987. 255~ 266.
- [14] Callaway R M. Positive interactions among plants[J]. Botanical Review, 1995, **61**: 306~ 349.
- [15] Jin Q, Dong S L. Comparative studies on the allelopathic effects of two different strains of *U. pertusa* on *Heterosigma akashiwo* and *Alexandrium tamarense* [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2003, **293**: 41~ 55.
- [16] Gross E M. Allelopathy in benthic and littoral areas: case studies on allelochemicals from benthic cyanobacteria and submerged macrophytes [A]. In: Inderjit D, Dakshini K M M, Foy C L. Principles and practices in plant ecology: Allelochemical interactions[C]. CRC, Boca Raton: 1999. 179 ~ 199.
- [17] Uchida T, Toda S, Matsuyama Y, *et al.* Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory culture [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, **241**: 285~ 299.
- [18] Inderjit D, Weiner J. Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? [J]. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2001, **4**: 3~ 12.
- [19] Stebbing A R D. Hormesis - the stimulation of growth by low levels of inhibitions[J]. Scientific Total Environment. 1982, **22**: 213~ 234.
- [20] Nelson, M C. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* [J]. Oecologia, 1994, **98**: 1~ 7.
- [21] Ridenour W M, Callaway R M. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass [J]. Oecologia, 2001, **126**: 444~ 450.