

# 海洋微藻间竞争研究进展

## Progress on study of competition among marine microalgae

潘克厚, 王金凤, 朱葆华

(中国海洋大学 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003)

中图分类号: X171

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096 (2007) 05-0058-05

微藻是海洋生态系统中最主要的初级生产者,也是引发赤潮的主要生物<sup>[1-2]</sup>。微藻之间的竞争作用是海洋生态系统的重要组成部分,对竞争机理的探讨,可进一步解释群落结构演替和赤潮发生原因,为赤潮治理提供新的思路,对海洋生态系统的修复和保护具有重要意义,竞争机理在微藻开发利用上的应用,将取得重大的经济效益和社会效益<sup>[3]</sup>。目前,藻类竞争研究多限于对竞争现象的描述,其作用机理还不完全清楚。关于微藻与其它生物如大型海藻、细菌、浮游动物等之间的竞争已有报导,微藻之间竞争研究也逐渐开展<sup>[3-5]</sup>。作者综述了影响微藻间竞争作用的环境因素以及微藻自身一系列适应环境变化的竞争策略,探讨了微藻间竞争作用机理,对以后的研究工作进行了展望。

### 1 竞争概念

竞争可以分为资源利用性竞争(exploitation competition)和相互干扰性竞争(interference competition)。资源利用性竞争是指利用共同有限资源的生物之间的妨害作用,两种生物之间没有直接干涉,只有因资源总量减少而产生的对竞争对手的存活、生殖和生长的间接影响;相互干扰性竞争为一个个体以行为上直接对抗影响另一个个体。从生物类群角度划分,竞争还可分为种间竞争(interspecific competition)和种内竞争(intraspecific competition)。种间竞争一般是指两种或更多种生物共同利用同一资源而产生的相互妨碍作用;种内竞争指同种生物之间的竞争<sup>[6, 7]</sup>。

### 2 影响竞争的环境因素

影响微藻之间竞争作用的环境因素很多,包括光

照、营养、温度、水流和 pH 等,其中营养和光照被认为是影响群落结构的决定性因素<sup>[8, 9]</sup>。

#### 2.1 光照

光是植物进行光合作用的能量来源,对光的竞争是影响浮游植物群落组成的决定性因素之一,能耐受或者适应最低光照强度的物种能排除其它物种而成为优势种<sup>[10]</sup>。光是变量,不同水层,不同季节,一天当中不同时间段都在变化。处在水面上层的植物比处在下层的植物对光的利用占优势,但浑浊度低和水体搅动利于下层植物对光的竞争。一些下沉藻类如硅藻对光照竞争能力强,在低光下也能很好的生长,所以在光照弱但水体搅动较大的冬季和早春,能经常观察到硅藻在水域中占据优势<sup>[11]</sup>。

#### 2.2 营养

微藻对营养的竞争也是影响浮游植物群落结构的决定性因素之一。营养盐比例假说认为,环境中微藻的种类组成与水体中的营养盐成分相关<sup>[12, 13]</sup>。一个物种能取代其它物种而成为优势种,取决于该物种营养盐利用特性和营养盐供应形式。近年来,由于 N、P 的输入,使得 N/Si 和 P/Si 比值增加,从而改变了原有藻类的组成<sup>[14]</sup>。在自然水域经常观察到从硅藻到鞭毛藻的种群演替,硅藻赤潮发生后随之发生鞭毛藻赤潮<sup>[15]</sup>。研究发现,磷、硅含量与种群结构变化存在相互关系。硅藻大量繁殖后,硅含量减少,同时鞭毛藻

收稿日期: 2006-06-08; 修回日期: 2006-08-19

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(7037040); 科技部软科学项目(2001 DG000043)

作者简介: 潘克厚(1963-),男,博士,教授,电话: 0532-82032938, E-mail: khpan@mail.ouc.edu.cn

生物量增加,磷含量开始减少。硅减少增加鞭毛藻对磷的利用率,间接助于鞭毛藻赤潮发生<sup>[16]</sup>。

Kuwata 等<sup>[17]</sup>通过微囊藻(*Microcystis novacekii*)和四尾栅藻(*Scenedesmus quadricauda*)竞争试验认为培养液中铵浓度只影响优势种最终的生物量,对哪种藻形成优势种以及一种藻逐渐代替另一种藻而成为优势种的时间(displacement time)没有影响。

李瑞香等<sup>[18]</sup>在加磷围隔实验中研究表明,营养盐浓度较高时,中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)的增殖速率比具齿原甲藻(*Prorocentrum dentatum*)快得多,以其快速的繁殖在竞争中取得优势地位,因此,中肋骨条藻形成的赤潮持续时间较短,消亡也快;当营养盐成为限制因子时,具齿原甲藻具有更强的耐受能力,比中肋骨条藻存活时间长,形成的赤潮持续时间也较长。

另外,当光成为限制因子时,营养增加会使浮游植物迅速生长;当营养成为限制因子时,一定范围内,光照增加也会使浮游植物生物量增加。这些现象或许能很好的解释有些赤潮在春末或夏季暴发的原因。

### 2.3 水体中的金属元素

有些微藻对铁浓度的改变较为敏感。铁能促进藻细胞叶绿素、蛋白质以及碳水化合物的合成,铁含量适宜的情况下,有些微藻能迅速生长,成为优势种<sup>[19]</sup>。锗对微藻生长的影响与种类有关。锗可特异性地抑制硅藻生长,影响硅的代谢系统,抑制叶绿素和相关酶的合成<sup>[20]</sup>。

### 2.4 水体交换

水体交换程度影响物种对光和营养的利用,所以也影响物种之间的竞争作用。不同微藻对水体交换程度要求不同。微囊藻经常在水交换差的自然水域中成为优势种。Kuwata 等<sup>[17]</sup>通过竞争试验发现,在每天水体交换率小于 65%时,微囊藻占优势;当每天水体交换率大于 65%时,四尾栅藻占优势。

### 2.5 pH

水体 pH 影响营养盐的存在形式,而不同物种对营养盐的不同存在形式利用效率不同,所以水体 pH 间接影响微藻对营养盐的竞争。例如,硅在 pH 较高的海水中以溶解态形式存在,在 pH 较低的河流中以颗粒形式存在,颗粒态硅不能被微藻利用<sup>[16]</sup>。

## 3 微藻自身竞争策略

微藻间竞争作用除受环境条件影响外,还与自身

一系列适应环境的竞争策略有关。

### 3.1 他感作用

他感作用(Allelopathy)也称为克生作用或植化相克。Rice<sup>[21]</sup>把他感作用定义为“植物通过产生化学物质释放到环境中,从而对别的植物产生影响”,这些化学物质称为他感物质。Fogg<sup>[22]</sup>研究发现,海洋藻类在生长过程中会不断向周围环境释放多种物质,如碳水化合物、氨基酸、酶、脂类、维生素、有机磷酸、毒素、挥发性物质以及抑制和促进因子等。广义的他感作用包括正面效应和负面效应,正面效应指促进作用或共生性,负面效应指抑制作用或克生性,目前,多数学者所研究的他感作用指的是其负面效应。

他感物质被认为是影响浮游植物相互作用的重要因素<sup>[21,23]</sup>。如金黄滑盘藻(*Olisthodiscus luteus*)能分泌抑制中肋骨条藻生长的物质<sup>[24]</sup>;微囊藻能分泌藻毒素(microcystin, MC)抑制栅藻的生长<sup>[25]</sup>;小球藻(*Chlorella vulgaris*)能分泌一种抗生素叫小球藻素(Chlorellin)抑制菱形藻(*Nitzschia frustulum*)的生长;多甲藻(*Peridinium polonicum*)能分泌一种抗生素(glenodin)抑制杜氏藻(*Dunaliella sp.*)的生长<sup>[26]</sup>。

逆境如营养缺乏会促进他感物质的产生,且不同的营养条件,他感物质产生的量也不同。室内研究发现,塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)在磷限制条件下产生的毒素(sacitoxin)比氮限制条件下高 5-10 倍<sup>[27]</sup>;渐尖鳍藻(*Dinophysis acuminata*)在氮限制条件下产生的毒素(okadaic acid)比磷限制条件要高 6 倍<sup>[28]</sup>;拟多纹菱形藻仅在硅限制条件下积累多莫酸(domoic acid)<sup>[29]</sup>。

### 3.2 混合营养

在光照或无机营养盐不能满足需要时,有些微藻可通过混合营养方式获得能量。当无机营养盐成为限制因子时,微型原甲藻(*Prorocentrum minimum*)和米氏裸甲藻(*Gymnodinium mikimotoi*)可通过摄食来补充营养<sup>[30]</sup>;当铁成为限制因子时,赤道太平洋棕鞭藻(*Ochromonas sp.*)通过摄食细菌,一方面获取铁以维持光合作用,另一方面获取碳源以减少光合作用的压力<sup>[31]</sup>;当光成为限制因子时,短丝金色藻(*Chrysochromulina brevifilum*)和嗜寒裸甲藻(*Gymnodinium cryophilum*)能够吞噬其竞争对手来获得碳源<sup>[32]</sup>。由于混合营养生物要消耗部分能量以维持光合作用的细胞器、同化无机营养的酶系统以及吞噬器官,所以在生长不受限制时,混合营养型生物相对

于自养生物并没有竞争优势,但在光、营养盐及食物成为限制因子时,混合营养生物则具有很大的竞争优势,能够更有效的生存与繁殖<sup>[33]</sup>。

### 3.3 形成孢囊

有些微藻在不良环境(如寒冷的冬季、营养缺乏等)下形成孢囊来保护自身从而增加了耐受能力,比其它生物更容易度过不良时期,且待条件合适时萌发<sup>[34, 35]</sup>。室内研究也发现,当竞争者米氏裸甲藻存在时,环状异甲藻(*Heterocapsa circularisquama*)可暂时形成孢囊<sup>[36]</sup>。

### 3.4 生理和生态行为

有些微藻为适应生态环境发展了相应的生理和生态行为机制。如有鞭毛的微藻可以主动迁移到光照适宜、营养丰富的水层<sup>[15]</sup>;有些微藻能产生粘液,形成链状结构来适应水流<sup>[37]</sup>。

## 4 竞争机理

竞争的实质是竞争者对资源的竞争或通过相互作用来达到抑制其它竞争者的目的。

### 4.1 资源竞争

微藻都需要相同的环境资源(空间、光、营养、二氧化碳等),当必需的一种或多种资源可利用量不足时,物种之间就面临着竞争<sup>[10]</sup>。在资源相同的条件下,谁能更有效的利用资源,谁就能排除其它物种占据优势;当资源处于较低水平时,谁能利用有限的资源得以生存,那么谁就将占据主导地位,且对有限资源耐受能力越强,生存的几率越大。因此,有关研究的重点是确定物种对资源因子的利用速率、效率,以及因子的最低限度,以便对微藻的生长进行调控。

当物种的限制因子不是同一种资源时,如一种是光限制,一种是营养限制,两者就可在一定程度上共存,共存的状况又决定于光和营养限制的程度;如果限制因子一种是硅,一种是磷,那两者竞争状况就决定于硅/磷比及硅磷的最低含量。有关研究的重点是找到关键的限制因子,通过控制限制因子调控微藻的生长。

### 4.2 他感作用机制

他感作用是藻类适应逆境、抵御捕食者、维持自身生长、与其它生物建立相互作用的途径,释放的胞外物质(他感物质)是藻类之间相互作用的媒介<sup>[36, 38]</sup>。

目前,从微藻中分离出了一些他感物质包括一些赤潮毒素等,但对其作用机制还不十分清楚。微囊藻

产生的毒素是一种单环七肽,该毒素能诱导细胞凋亡、氧化应激和线粒体功能的改变<sup>[39]</sup>,可特异性地抑制丝氨酸和苏氨酸蛋白磷酸合成酶 1 和 2A (PP1 和 PP2A)<sup>[40]</sup>;赤潮异湾藻(*Heterosigma akashiwo*)胞外物质能促进昆虫 *Spodoptera frugiperda* (Sf9) 细胞内  $Ca^{2+}$  浓度增高,抑制  $Ca^{2+}$ -ATPase 的转运,最终导致细胞死亡<sup>[41]</sup>。关于他感物质作用机理,有的学者认为是有机毒物的产生,也有的学者认为是由于过氧化物、过氧化氢、羟基自由基等活性氧(ROS)的产生和释放<sup>[42, 43]</sup>。

从许多实验结果来看,他感作用效果与微藻的密度有关。环状异甲藻和米氏裸甲藻混合培养,环状异甲藻起始密度为 200 个/mL,当米氏裸甲藻起始密度为 2 000 个/mL 时,米氏裸甲藻生长受影响不大;当米氏裸甲藻起始密度降至 200 个/mL 时,2 d 后米氏裸甲藻的生长被严重抑制,4 d 后全部死亡<sup>[36]</sup>。微藻密度越大,在适合的条件分泌的他感物质越多,如果暴露在其中的生物越少,则每个生物相应分得的毒物就越多,毒性作用总体效果就越强<sup>[44]</sup>。从生态生理学角度分析,他感物质浓度低时,生物可能对其产生适应性,故在低浓度时他感作用不明显;但在微藻密度增大时,他感作用也不是无限增强,由于回馈作用可能会抑制代谢物质的进一步产生<sup>[45, 46]</sup>。

### 4.3 细胞接触

当微藻生长到一定密度,引起空间资源竞争,就不可避免地产生高频率的细胞接触。研究发现,很多竞争抑制现象仅从资源竞争和他感作用方面难以解释。环状异甲藻对米氏裸甲藻具有较强的抑制作用,但用高密度环状异甲藻的滤液培养米氏裸甲藻,其生长并不受限制,这说明环状异甲藻分泌的物质不能或不足以抑制米氏裸甲藻的生长,推测其抑制作用主要由细胞频繁接触引起,并估算米氏裸甲藻与环状异甲藻接触 19 次即被杀死<sup>[36]</sup>。环状异甲藻通过细胞接触也能杀死条纹环沟藻(*Gyrodinium instriatum*)<sup>[47]</sup>。三角褐指藻低密度情况下接种赤潮异湾藻,赤潮异湾藻能顺利生长,而在三角褐指藻高密度的情况下接种赤潮异湾藻,即使生长条件适宜,赤潮异湾藻也难以生长并迅速消亡,推测赤潮异湾藻的消亡除受他感作用影响外,与三角褐指藻频繁接触也有关系。另外, Gross<sup>[48]</sup>发现他感物质能通过细胞接触起作用,即生物分泌的他感物质能通过细胞接触直接传递至目标生物,从而引起抑制作用。

#### 4.4 小结

从根本上讲,微藻间的竞争最终体现在对资源的竞争,归纳到竞争的机理表现为主动的获取资源(资源利用性竞争)和压制竞争对手获取资源(相互干扰性竞争)。资源利用性竞争即“资源竞争”;相互干扰性竞争包括“他感作用机制”和“细胞接触”。他感作用机制表现为主动或被动的压制竞争对手获取资源,而细胞接触体现为最直接的“肉搏式”压制竞争对手。在多数情况下,各种竞争并存,甚至互为条件、互为结果。

#### 5 展望

目前微藻竞争作用研究,多限于对竞争现象的描述,仍需投入大量研究工作。对竞争作用机理的探讨,有助于揭示赤潮暴发原因,并从根本上解决赤潮问题。考虑到一些饵料藻具有较大的表面积/体积比、易于高密度培养、短期内可迅速繁殖、具有较强的竞争优势等优点,如果找到抑制赤潮藻生长的饵料藻用来治理赤潮,既可净化修复水体,又可作为其它生物的饵料,将是一种较为理想的生态防治赤潮的方法。此外,对他感物质进行分离、鉴定,生物活性确定,可制成新型杀藻剂。

#### 参考文献:

- [1] 高亚辉,荆红梅,黄德强,等. 海洋微藻胞外产物研究进展 [J]. 海洋科学, 2002, 26(3): 35-38.
- [2] 彭喜春,刘洁生,杨维东. 赤潮藻毒素生物合成研究进展 [J]. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(1): 81-86.
- [3] 南春容,董双林. 大型海藻与海洋微藻间竞争研究进展 [J]. 海洋科学, 2004, 28(11): 64-66.
- [4] 林伟,陈 翥. 微藻与细菌相互关系研究在海水养殖中的重要意义 [J]. 海洋科学, 1998, 4: 34-37.
- [5] 蒲新明,孙松. 海洋中赤潮藻类与浮游动物的相互作用 [J]. 海洋科学, 2002, 26(11): 14-17.
- [6] 孙濡泳. 动物生态学原理 [M]. 第三版. 北京: 北京师范大学出版社, 2001. 322-345.
- [7] Begon M, Harper J L, Townsend C R. Ecology: Individuals, Populations and Communities [M]. 3rd ed. Oxford: Blackwell Science Press, 1996.
- [8] Turner J T. Planktonic copepods of Boston Harbor, Massachusetts Bay and Cape Cod Bay, 1992 [J]. **Hydrobiologia**, 1994, 292-293: 405-413.
- [9] Huisman J F, Weissing J. Competition for nutrients and light among phytoplankton species in a mixed water column: theoretical studies [J]. **Wat Sci.Tech**, 1995, 4: 143-147.
- [10] Thi N N P, Huisman J, Sommeijer B P. Simulation of three-dimensional phytoplankton dynamics: competition in light-limited environments [J]. **J Computational and Applied Mathematics**, 2005, 174: 57-77.
- [11] Han B P, Virtanen M, Koponen J, et al. Predictors of light-limited growth and competition of phytoplankton in a well-mixed water column [J]. **J theor Biol**, 1999, 197: 439-450.
- [12] Tilman D. Resource competition and community structure [M]. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [13] Sommer U. Comparison between steady state and nonsteady state competition: experiment with natural phytoplankton [J]. **Limnol Oceanogr**, 1985, 30: 335-346.
- [14] Egge J K. Are diatoms poor competitors at low phosphate concentrations? [J]. **Mar Sys**, 1998, 16: 191-198.
- [15] Hickel W, Berg J, Treutner K. Variability in phytoplankton biomass in the German Bight near Helgoland, 1980-1990 [J]. **ICES Marine Science Symposia**, 1992, 195: 249-259.
- [16] Dippner J W. Competition between different groups of phytoplankton for nutrients in the southern North Sea [J]. **Journal of Marine Systems**, 1998, 14: 181-198.
- [17] Kuwata A, Miyazaki T. Effects of ammonium supply rates on competition between *Microcystis nobacekii* (Cyanobacteria) and *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyta): simulation study [J]. **Ecological Modeling**, 2000, 135: 81-87.
- [18] 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]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1 049-1 054.
- [19] 李东侠,丛威,蔡昭铃,等. Fe<sup>3+</sup>对赤潮异弯藻生长和光合作用的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(3): 254-258.
- [20] 朱友芳,王大志. 锗对两种微藻的毒性及其在细胞中的累积 [J]. 海洋科学, 2001, 25(10): 5-7.
- [21] Rice E L(Ed.). Allelopathy [M]. 2nd ed. New York: Academic Press, 1984. 130-138.
- [22] Fogg G E. Extracellular products of algae in freshwater [J]. **Ergebn der Limnol**, 1971, 5: 1-25.
- [23] Honjo T. The biology and prediction of representative red tides associated with fish kills in Japan [J]. **Research of Fish Science**, 1994, 2: 225-253.
- [24] Pratt D M. Competition between *Skeletonema costatum* and *Olisthodiscus luteus* in Narragansett Bay and in culture [J]. **Limnology and Oceanography**, 1966, 11: 447-455.

- [25] 许秋瑾, 高光, 陈伟民. 从种群竞争的角度初步研究微囊藻的产毒机理 [J]. 生物学杂志, 2004, 21(1): 17-19.
- [26] 张冬鹏, 武宝环. 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): 86.
- [27] Anderson D M, Kulis D M, Sullivan J, *et al.* Toxin composition variations in one isolate of the dinoflagellate *Alexandrium fundyense* [J]. **Toxicon**, 1990b, 28: 885-893.
- [28] Johansson N, Granéli E, Yasumoto T, *et al.* Toxin production by *Dinophysis acuminata* and *D. acuta* cells grown under nutrient sufficient and deficient conditions [A]. Harmful and Toxic Algal Blooms [C]. Paris: Intergovernmental Oceanographic Commission of United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 1996. 227-280.
- [29] Pan Y, Subba Rao D V, Mann K H, *et al.* Effects of silicate limitation on production of domoic acid, a neurotoxin, by the diatom *Pseudonitzschia multiseries* [J]. **Mar Eco Prog Ser**, 1996, 131: 225-243.
- [30] Stoeker D K, Coats D W. Mixotrophy in the dinoflagellate, *Prorocentrum minimum* [J]. **Marine Ecology Progress Series**, 1997, 152: 1-12.
- [31] Maranger R, Birds D F, Price N M. Iron acquisition by photosynthetic marine phytoplankton from ingested bacteria [J]. **Nature**, 1998, 396: 248-251.
- [32] Thingstad T F, Haveskum H, Garde K, *et al.* On the strategy of 'eating your competitor': a mathematical analysis of algal mixotrophy [J]. **Ecology**, 1996, 77(7): 39-49.
- [33] 戴聪杰, 何剑锋, 王贵忠, 等. 混合营养型浮游生物生态学研究进展 [J]. 生态学报, 2005, 25(9): 2 400-2 402.
- [34] 潘克厚, 姜广信. 有害藻华(HAB)的发生、生态学影响和对策 [J]. 中国海洋大学学报, 2004, 34(5): 783-784.
- [35] Bu X W, Xu W Y, Zhu D D, *et al.* Discussion about mechanism of harmful algal blooms breakout [J]. **Acta Oceanologica Sinica**, 2005, 24(1): 101-106.
- [36] Uchida T, Toda S, Matsuyama Y, *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.
- [37] 陈炳章, 朱明远, 王宗灵, 等. 赤潮藻类的适应与竞争策略 [J]. 生态学报, 2005, 24(1): 70-73.
- [38] Suikkanen S, Fistarol G O, Graneli E *et al.* Allelopathic effects of the Baltic cyanobacteria *Nodularia spumigena*, *Aphanizomenon flos-aquae* and *Anabaena lemmermannii* on algal monocultures [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2004, 308: 85-101.
- [39] 傅文字, 徐立红. 微囊藻毒素致毒机理的研究进展 [J]. 浙江大学学报(医学版), 2006, 35(3): 342-346.
- [40] 胡智泉, 李敦海, 刘永定, 等. 微囊藻毒素对水生生物地生态毒理学研究进展 [J]. 自然科学进展, 2006, 16(1): 14 -19.
- [41] Twiner M J, Chidiac P, Dixon S J, *et al.* Extracellular organic compounds from the ichthyotoxic red tide alga *Heterosigma akashiwo* elevate cytosolic calcium and induce apoptosis in Sf9 cells [J]. **Harmful Algae**, 2005, 4: 789-800.
- [42] Kim D Y, Oda T, Ishimatsu A, Muramatsu T. Galacturonic-acid-induced increase of superoxide production in red tide phytoplankton *Chattonella marina* and *Heterosigma akashiwo* [J]. **Biosci Biotechnol Biochem**, 2000, 64: 911-914.
- [43] Twiner M J, Dixon S J, Trick C G. Toxic effects of *Heterosigma akashiwo* do not appear to be mediated by hydrogen peroxide [J]. **Limnol Oceanogr**, 2001, 46: 1 400-1 405.
- [44] Weidenhamer J D, Hartnett D C, Romeo J T. Density-dependent phytotoxicity: distinguishing resource competition and allelopathic interference in plants [J]. **J Appl Ecol**, 1989, 26: 613-624.
- [45] Sol'e J, Garc'ia-Ladona E, Ruardij P. Modelling allelopathy among marine algae [J]. **Ecological Modelling**, 2005, 183: 373-384.
- [46] Freedman H I, Shukla J B. Models for the effect of toxicant in single-species and predator-prey systems [J]. **J Math Biol**, 1991, 30: 15-30.
- [47] Uchida T, Yamaguchi Y, Matsuyama Y, *et al.* The red-tide dinoflagellate *Heterocapsa sp.* Kills *Gyrodinium instriatum* by cell contact [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1995, 118: 301-303.
- [48] Gross E M. Allelopathy in benthic and littoral areas: case studies on allelochemicals from benthic cyanobacteria and submerged macrophytes [A]. Inderjit D, Dakshini K M M, Foy C L. Principles and practices in plant ecology: Allelochemical interactions [C]. CRC, Boca Raton, 1999, 179-199.

( 本文编辑 : 梁德海 )