

# 影响赤潮的化学因素研究进展

## Research progress in the chemical factors affecting red tide

贺鸿志<sup>1</sup>, 黎华寿<sup>1</sup>, 向文洲<sup>2</sup>

(1. 华南农业大学 农业部生态农业重点开放实验室, 广东省高等学校 农业生态与农业环境重点实验室, 广东 广州 510642; 2. 中国科学院 南海海洋研究所, 广东 广州 510301)

中图分类号: X55

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2008)11-0069-05

赤潮是海洋中某些微藻、细菌或原生动物爆发性增殖引起的生态异常现象。近年来, 赤潮发生率不断升高、范围不断扩大、有毒有害赤潮不断增加, 已成为严重的世界性海洋环境灾害<sup>[1]</sup>。其中, 有害赤潮不仅恶化海洋生态环境、破坏海洋渔业资源和生产、严重影响滨海旅游业, 而且还会危害人类健康。赤潮产生的原因与机理非常复杂, 其发生和发展的外因是合适的水文、气象、物理、化学和生物等条件。一般认为, 水体富营养化(即海水中植物性营养物质的不断增加)为赤潮的发生创造了条件, 化学因素在赤潮发生、发展和消亡的过程中具有重要作用。研究化学因素在赤潮生消过程中的作用对揭示赤潮爆发机制、预防和控制有害赤潮具有重要意义。

### 1 常量营养元素的影响

#### 1.1 碳

多数赤潮藻需吸收海洋溶解无机碳进行光合作用。海洋中溶解二氧化碳浓度较低(约  $10 \mu\text{mol/L}$ ), 但许多赤潮藻能利用“碳浓缩机制”提高细胞内二氧化碳浓度, 使其在外界二氧化碳浓度很低时仍能维持正常的光合作用效率<sup>[2]</sup>。另外, 有些赤潮藻类也能利用溶解有机物作为碳源进行异养或混养<sup>[3]</sup>。这些策略可能使赤潮藻类增殖在多数情况下免受碳源限制。

#### 1.2 氮

赤潮藻对不同形态氮的利用存在差异。研究发现某些赤潮藻只能利用溶解无机氮(DIN)作为氮源, 如环状异甲藻(*Heterocapsa circularisquama*)<sup>[4]</sup>。一般认为藻类利用还原态的铵态氮较经济, 如硝酸盐、铵盐和尿素均能促进塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)的生长, 其中以铵盐的促进作用最大<sup>[5]</sup>。Fan等<sup>[6]</sup>的研究表明微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)更有效地吸收铵态氮。但亦有相反报导: 硝酸盐是8种赤潮藻类最好的氮源, 而铵盐抑

制其中多数藻的生长<sup>[7]</sup>。这说明不同藻类对DIN的需求和利用能力存在差异。同时, DIN之间也存在竞争, 链状亚历山大藻(*A. catenella*)对硝酸盐的吸收受到铵盐的强烈抑制<sup>[8]</sup>。另外, Clerk等<sup>[9]</sup>研究发现赤潮异弯藻(*Heterosigma carterae*)在黑暗条件下吸收利用硝酸盐的能力很差, 而许多甲藻和硅藻都在同化硝酸盐时释放亚硝酸盐, 说明赤潮藻类对DIN的吸收和同化能力存在差异。

溶解有机氮(DON)也是赤潮藻的重要氮源。研究表明尸胺、腐胺和去亚精胺促进微小亚历山大藻(*A. minutum*)的生长<sup>[10]</sup>。Stolte等<sup>[11]</sup>研究则发现, 河流水体中的高分子溶解含氮有机物也能被塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)作为氮源有效利用, 陆源DON的输入可能是沿海赤潮爆发的原因之一。但有也有不同的报导。例如, 研究表明环状异甲藻不能以尿素或尿酸作为唯一氮源<sup>[4]</sup>, 而半胱胺酸和亚精胺分别抑制利玛原甲藻(*P. lima*)和微小亚历山大藻的生长<sup>[12]</sup>。

综上所述, 由于不同藻类利用各种氮源的能力存在差异, 海水中不同化学形态的氮可能决定了藻类群落的演替方向<sup>[8]</sup>, 赤潮藻对氮源吸收方式的多样性使其在应对海水中氮素形态变化时占据优势。另外, 某些赤潮藻类具有对氮源的“超前消费”能力(即在某些情况下, 藻细胞可以过量储存某些营养物质, 以备环境中此类物质缺乏时维持其生长)<sup>[13]</sup>, 可能使其在氮缺乏条件下与其它藻类竞争时处于优势。

#### 1.3 磷

溶解磷与赤潮藻的增殖有直接关系。例如, 翁焕新等<sup>[14]</sup>研究认为沉积铁-磷的富集是导致珠江口

收稿日期: 2008-05-09; 修回日期: 2008-07-06

作者简介: 贺鸿志(1977-), 男, 湖南娄底人, 博士, 讲师, 主要从事环境生态方面的研究, E-mail: scauhhz@scau.edu.cn

赤潮频发的关键因素。某些赤潮藻也能利用溶解有机磷(DOP),如 Yamaguchi 等<sup>[4]</sup>研究发现环状异甲藻,能利用 15 种有机磷化合物,而 Huang 等<sup>[15]</sup>研究表明,东海原甲藻(*P. donghaiense*)能利用葡萄糖 6-磷酸、三磷酸酰苷和核糖核酸。这种能力是通过藻细胞合成碱性磷酸酶来实现的,可能使甲藻在与其它藻类竞争时具有优势<sup>[4]</sup>。另外,某些赤潮藻类对磷源也具有很强的“超前消费”能力<sup>[13]</sup>。

#### 1.4 硅

与一般藻不同,硅藻需要硅来构筑细胞外壳。由于硅在海洋环境中大量存在,硅藻赤潮在海洋中经常发生,但绝大多数都是无害的。海洋中经常会出现硅藻赤潮后接着发生甲藻赤潮的现象,甲藻生长不需要硅,但硅可能影响甲藻与硅藻种群之间的竞争<sup>[11]</sup>。

#### 1.5 营养组成

各种营养盐的浓度固然影响赤潮藻的生长和赤潮的形成,但各营养物质的比值也是非常重要的因素。氮磷比是判断藻类受到何种营养限制的重要依据。但是,不同赤潮藻的最适宜氮磷比存在差异。研究发现新月菱形藻(*Nitzschia closterium*)、旋链角毛藻(*Chaetoceros Curvisetus*)和中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)的最适宜氮磷比分别为 20、19 和 32<sup>[16]</sup>,而假微型海链藻(*Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdalh)和裸甲藻(*Gymnodinium* sp.)的最适宜氮磷比分别为 16 和 6<sup>[17]</sup>。同时,营养元素组成结构还能影响不同赤潮藻类之间的竞争<sup>[17]</sup>。

为降低海水的富营养化程度,可采取撒布生石灰和改性黏土、底泥曝气、栽种大型海藻等措施,以达到促进有机物分解、抑制磷释放、改善底质、灭菌消毒等效果<sup>[18]</sup>。

## 2 微量营养物质的影响

除常量营养物质外,微量营养物质也可能是诱发赤潮和促进赤潮发展的重要因素。这些物质主要为金属元素和某些藻类自身无法合成而需要从外界摄取的有机物等。

### 2.1 微量金属元素

许多金属元素具有重要的生物作用,它们对赤潮藻类的增殖也具有重要影响。

铁参与藻类叶绿素合成、电子传递和氮素同化等过程。低浓度铁限制赤潮藻类的生长<sup>[19]</sup>。由于开放海域中溶解铁浓度很低,使其成为除氮、磷以外限制海洋初级生产力的重要因素<sup>[20]</sup>。翁焕新等<sup>[14]</sup>研

究认为沉积铁-磷的富集是导致珠江口赤潮频发的关键因素。也有研究表明,通过添加微生物铁配体来调控铁的生物可利用度可能控制某些藻类赤潮的发生<sup>[21]</sup>。

锰在藻类光合作用中具有关键作用。外海溶解锰的浓度很低,也常成为浮游植物生长的限制因子。梁舜华等<sup>[22]</sup>对大鹏湾盐田水域一次赤潮的研究发现溶解锰浓度变化与赤潮生物分布和赤潮消长趋势具有很强的相关性。

锌在碳和磷的代谢中起着重要作用。藻类对碳酸根离子的吸收受到锌可利用度的影响,低浓度锌可能限制海洋初级生产力。胡晗华等<sup>[23]</sup>的研究表明,随着锌离子浓度增加,微小原甲藻细胞的光饱和和光合作用速率和效率均增大。

微量的硒和钴能参与藻细胞的酶代谢和蛋白质合成。较低浓度的硒或钴都可以促进赤潮藻类的生长<sup>[24]</sup>。另外,研究发现环境中氮浓度的增加能促进藻类对硒、镉和锌等微量元素的吸收,说明常量元素与金属营养元素的吸收存在协同作用<sup>[25]</sup>。

微量铜是藻类所需元素,但较高浓度的溶解铜抑制赤潮藻类的生长<sup>[19]</sup>。其它重金属,如汞、镉、铅、银等,也对藻类产生毒性。除抑制吸收、诱导排出和转化为低毒或无毒物等手段外,产生植物金属螯合剂是赤潮藻类应对重金属毒性的重要策略,如研究发现在铜毒性条件下,多纹拟菱形藻(*Pseudonitzschia multiseries*)和澳洲拟菱形藻(*P. australis*)细胞分泌的记忆丧失毒素浓度增加,而该小分子有机物可有效控制环境中铜的生物可利用度<sup>[19]</sup>。

金属对藻类的毒性可以用于赤潮治理,硫酸铜法是最早用于实践的,虽然该法易产生二次污染并可能危害非目标生物,但铜制剂依然是当前最重要的化学除藻剂,为了避免上述危害和减少用量,该法已有很多改进<sup>[26]</sup>。

### 2.2 溶解有机物

溶解有机物(DOM)包括维生素、嘌呤、嘧啶和植物激素等。DOM 能通过改变营养盐或微量金属的可利用度而影响藻类生长<sup>[3, 21]</sup>。Purina 等<sup>[27]</sup>研究发现来自陆源的 DOM 能够明显改变 Riga 湾的甲藻种类组成,DOM 可能是触发沿海甲藻赤潮的重要因素。

维生素是许多藻类的发育因子,许多自养甲藻都属于维生素 B<sub>12</sub> 营养缺陷型藻。某些维生素能促进赤潮藻类的生长,如维生素 B<sub>1</sub> 和维生素 B<sub>12</sub> 能促进海洋原甲藻(*Prorocentrum micans* Ehrenberg)的生长<sup>[28]</sup>。而据大鹏湾的现场监测结果推测,海水中高

浓度维生素 B<sub>1</sub> 可能触发了夜光藻赤潮<sup>[29]</sup>。另外,多数抗生素抑制赤潮藻类的生长<sup>[30]</sup>。

### 2.3 各种生物代谢物质

藻类相互作用非常复杂,有时表现为抑制<sup>[31]</sup>,有时为促进<sup>[32]</sup>。化学相互作用(即化感作用)在的藻类关系中发挥重要作用,可能影响赤潮发生过程中藻类群落的演替。藻类化感作用的产生可能与营养限制等逆境条件有关,如赤潮藻小三毛金藻(*Prymnesium parvum*)只有在氮或磷限制条件下才产生化感作用物质<sup>[33]</sup>。另外,其它微生物、浮游植物和动物与藻类之间可能也存在化感作用。例如, Kim 等<sup>[34]</sup>从海水中分离到一株能杀死赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo* Hada)的海洋荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)。由于多数化感作用物质在含量极微的条件下就可以产生显著的杀藻效果,因此,深入研究克藻化感物质的化学结构和性质,可能为合成既高效又环保的杀藻剂提供重要依据。

对于上述微量物质的研究往往受到研究手段的限制,分析方法的准确性直接影响研究结果的可靠性,因此,今后必须加强对海洋微量物质分析方法的研究。

## 3 营养盐对赤潮藻类毒素产生的影响

许多赤潮藻类能产生毒素,形成的有毒赤潮对海洋生态环境危害极大。藻类毒素的产生可能与增强竞争有利性和减少被捕食有关<sup>[31, 35]</sup>。研究表明光照、温度、盐度和营养物质等均可影响藻类毒素的产生,而其中营养盐可利用度是影响毒素产生和调控的重要因素。

碳可能在赤潮藻类产生毒素的次级代谢中发挥作用。由于多数藻类毒素分子均以碳链为骨架,充足的碳源对于毒素的产生非常重要,如 Wang 等<sup>[36]</sup>研究发现添加碳酸氢盐使塔玛亚历山大藻的麻痹性贝类毒素(PSP)的产量增加。

充足的 DIN 对分子结构中含氮较多的毒素的产生非常重要,如 PSP 毒素。而 DON 也能影响藻类毒素的产生,如 Souto 等<sup>[12]</sup>研究发现,亮氨酸等 6 种氨基酸能促进利玛原甲藻(*Prorocentrum lima*)的软海绵酸的产生,同时改变毒素的组成。而丝氨酸、苏氨酸和赖氨酸等则可能直接参与了腹泻性贝类毒素的生物合成。但也有相反的报导,如研究发现尸胺、腐胺、去亚精胺和亚精胺不影响藻类 PSP 毒素的产生,而精胺使细胞毒性减弱,并降低 PSP 毒素中 GTX2 和 GTX3 的比例<sup>[10]</sup>;甚至有研究发现氮限制能促进藻类毒素的产生<sup>[31, 33]</sup>。

磷源对毒素生物合成的影响也很复杂,藻类在细胞分裂时需要磷,似乎低浓度磷能刺激毒素的产生,即在高氮磷比时毒素产率较高,如 Wang 等<sup>[37]</sup>研究发现当氮磷比增加时,细胞中的 C2 毒素(PSP 毒素的一种)浓度迅速增加。磷限制促进 PSP 毒素的产生,可能与细胞内精胺的可利用度的增加有关。对于其它毒素也有相似的情况,如研究表明磷限制能促进小三毛金藻产生外泌的溶血性毒素,且随磷限制增强,细胞毒素含量增加<sup>[33]</sup>。

关于微量元素影响赤潮藻类毒素的产生, Maldonado 等<sup>[19]</sup>研究发现在铁限制和铜毒性条件下,多纹拟菱形藻;和澳洲拟菱形藻细胞中记忆丧失毒素浓度分别约为正常生长条件下的 8 倍和 21 倍。刘洁生等<sup>[38]</sup>的研究也发现铁或锰限制均显著增强球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)的溶血活性。但也有不同报导,如 Mitrovic 等<sup>[24]</sup>研究发现硒、铁和钴对网状原角藻(*Protoceratium reticulatum*)的虾夷扇贝毒素(yessotoxin)的产生没有影响。

综上所述,对于多数产毒赤潮藻类而言,当由于营养限制而使其生长受到抑制时毒素产量增加,这说明营养盐的可利用度在调节赤潮藻类的毒素产生方面具有重要作用,在营养限制生长条件下的某些代谢策略可能是藻类毒素产生的基础。

## 4 总结与展望

以氮、磷等常量营养物质的大量积累为基础,以微量元素和溶解有机物等为辅助条件或激发因子,是赤潮爆发的基本前提。海水中各种化学物质(包括营养物质和非营养物质)的数量和组成对赤潮生物生长、繁殖、竞争、群落演替和毒素产生等方面都可能产生影响。赤潮生物对营养物质需求的种间差异和不同化学物质的生长(或产毒)效应的种内差异是造成这些影响的主要原因。同时,不同赤潮生物在不同营养条件下吸收营养物质的策略也具有明显差异,某些赤潮生物在某一营养条件下采取的某些策略可能使其具有竞争有利性而成为优势种群<sup>[39]</sup>。当前,对赤潮藻类的营养策略更多的是停留在实验室隔离研究的水平,对于在现场环境下,这些策略在受到海洋物理、水文、生物等因素影响下能产生多大作用和它们与赤潮藻类的其它生活策略相比贡献究竟有多大,仍有待在群落和生态系统层次的深入研究来确定。

由于人类活动输入海洋的化学物质的种类和数量的增加,对于化学因素影响有害赤潮生消方面的研究面临复杂的局面。今后,应该继续加强对赤潮生物营养生理生态的研究和赤潮多发海域化学物质

的现场调查监测等工作,以明确各种化学物质的生长(或产毒)效应、了解化学相互作用在赤潮生物竞争和群落演替等方面扮演的角色,摸清海水中各种化学物质的时空分布差异与动态变化在赤潮发生过程中的实际作用等,进而阐明各种化学物质影响赤潮生消的机理。由于影响赤潮因素的多样性和复杂性,单纯研究化学因素的影响是远远不够的,必须结合海洋物理、水文、气候、生物等因素,综合运用各相关学科的新理论和新方法进行深入研究,才可能最终从本质上揭示赤潮发生的原因和机理。

#### 参考文献:

- [1] 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.
- [2] Rost B, Richter K U, Riebesell U, et al. Inorganic carbon acquisition in red tide dinoflagellates [J]. **Plant Cell Environ**, 2006, 29: 810-822.
- [3] Doblin M A, Blackburn S I, Hallegraef G M. Growth and biomass stimulation of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Graham) by dissolved organic substances [J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 1999, 236: 33-47.
- [4] Yamaguchi M, Itakura Shigeru, Uchida T. Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the ‘novel red tide’ dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) [J]. **Phycologia**, 2001, 40: 313-318.
- [5] Leong S C Y, Taguchi S. Response of the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* to a range of nitrogen sources and concentrations: growth rate, chemical carbon and nitrogen, and pigments [J]. **Hydrobiologia**, 2004, 515: 215-224.
- [6] Fan C L, Gibert P M, Burkholder J M. Characterization of the affinity for nitrogen, uptake kinetics, and environmental relationships for *Prorocentrum minimum* in natural blooms and laboratory cultures [J]. **Harmful Algae**, 2003, 2: 283-299.
- [7] Yan T, Zhou M J, Qian P Y. Effects of four nitrogen substrates on growth of several red tide species [J]. **Acta Oceanol Sin**, 2002, 21(3): 461-467.
- [8] Collos Y, Gagne C, Laabir M, et al. Nitrogenous nutrition of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in cultures and in Thau Lagoon, Southern France [J]. **J Phycol**, 2004, 40: 96-103.
- [9] Clerk D R, Flynn K J. N-assimilation in the noxious flagellate *Heterosigma carterae* (Raphidophyceae): dependence on light, N-source, and physiological state [J]. **J phycol**, 2002, 38: 503-512.
- [10] Hwang D F, Lu Y H, Noguchi T. Effects of exogenous polyamines on growth, toxicity, and toxin profile of dinoflagellate *Alexandrium minutum* [J]. **Shokuhin Eiseigaku Zasshi**, 2003, 44(1): 49-53.
- [11] Stolte W, Panosso R, Gisselson L, et al. Utilization efficiency of nitrogen associated with riverine dissolved organic carbon (> 1 kDa) by two toxin-producing phytoplankton species [J]. **Aquat Microb Ecol**, 2002, 29: 97-105.
- [12] Souto M L, Fernandez J J, Norte M, et al. Influence of amino acids on okadaic acid production [J]. **Toxicol**, 2001, 39: 659-664.
- [13] 吕颂辉,李英. 我国东海4种赤潮藻的细胞氮磷营养储存能力对比[J]. 过程工程学报, 2006, 6(3): 439-444.
- [14] 翁焕新,孙向卫,陈静峰,等. 珠江口沉积铁-磷的富集对赤潮频发的潜在作用[J]. 中国科学D辑: 地球科学, 2006, 36(12): 1122-1130.
- [15] Huang B Q, Ou L J, Hong H S, et al. Bioavailability of dissolved organic phosphorus compounds to typical harmful dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* Lu [J]. **Mar Pollut Bull**, 2005, 51: 838-844.
- [16] 王修林,邓宁宁,祝陈坚,等. 磷酸盐、硝酸盐组成对海洋赤潮藻生长的影响[J]. 中国海洋大学学报, 2004, 34(3): 453-460.
- [17] 康燕玉,梁君荣,高亚辉,等. 氮、磷比对两种赤潮藻生长特性的影响及藻间竞争作用[J]. 海洋学报, 2006, 28(5): 117-122.
- [18] 齐雨藻. 中国沿海赤潮[M]. 北京: 科学出版社, 2003, 308.
- [19] Maldonado M T, Hughes M P, Rue E L, et al. The effect of Fe and Cu on growth and domoic acid production by *Pseudonitzschia multiseries* and *Pseudonitzschia australis* [J]. **Limnol Oceanogr**, 2002, 47: 515-526.
- [20] Morel F M M, Price N M. The biogeochemical cycles of trace metals in the oceans [J]. **Science**, 2003, 300: 944-947.
- [21] Naito K, Imai I, Nakahara H. Complexation of iron by microbial siderophores and effects of iron chelates on the growth of marine microalgae causing red tides [J]. **Phycol Res**, 2008, 56: 58-67.
- [22] 梁舜华,张红标. 大鹏湾盐田水域赤潮期间水质锰的变化规律[J]. 海洋通报, 1993, 12(2): 13-16.
- [23] 胡晗华,石岩峻,丛威,等. 微小原甲藻的生长及其对锌限制的响应[J]. 应用生态学报, 2003, 14(7): 1140-1142.
- [24] Mitrovic S M, Amandi M F, McKenzie L, et al. Effects of selenium, iron and cobalt addition to growth and yessotoxin production of the toxic marine dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* in culture [J]. **J Exp Mar Biol Ecol**, 2004, 313: 337-351.
- [25] Wang W X, Dei R C H. Effects of major nutrient additions on metal uptake in phytoplankton [J]. **Environ Pollut**, 2001, 111: 233-240.
- [26] 李灏,缪锦来,刘晓光,等. 谷氨酸铜和表面活性剂

- 协同灭除亚历山大藻的研究[J]. 海洋学报, 2006, 28(3): 127-132.
- [27] Purina I, Balode M, B éhemine C, *et al.* Influence of dissolved organic matter from terrestrial origin on the changes of dinoflagellate species composition in the Gulf of Riga, Baltic Sea [J]. **Hydrobiologia**, 2004, 514: 127-137.
- [28] 朱从举, 齐雨藻, 郭昌弼. 铁、氮、磷、维生素 B<sub>1</sub> 和 B<sub>12</sub> 对海洋原甲藻的生长效应[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(2): 168-172.
- [29] 谢镜明. 大鹏湾维生素 B<sub>1</sub>、B<sub>12</sub> 与赤潮[J]. 生态学杂志, 2000, 19(4): 46-49.
- [30] 张冬宝, 隋正红, 茅云翔, 等. 8 种抗生素对塔玛亚历山大藻生长的影响[J]. 海洋学报, 2007, 29(2): 123-130.
- [31] 刘洁生, 谢瑾, 杨维东. 塔玛亚历山大藻溶血毒素对东海原甲藻的化感作用[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 2007, 28(1): 105-107.
- [32] 王兰刚, 徐姍楠, 何文辉, 等. 海洋大型绿藻条浒苔与微藻三角褐指藻相生相克作用的研究[J]. 海洋渔业, 2007, 29(2): 103-108.
- [33] Gran é E, Johansson N. Increase in the production of allelopathic substances by *Prymnesium parvum* cells grown under N<sup>-</sup> or P<sup>-</sup> deficient conditions [J]. **Harmful Algae**, 2003, 2: 135-145.
- [34] Kim J D, Kim B, Lee C G. Alga-lytic activity of *Pseudomonas fluorescens* against the red tide causing marine alga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) [J]. **Biol Control**, 2007, 41: 296-303.
- [35] Frang pulos M, Guisande C, deBlas E, *et al.* Toxin production and competitive abilities under phosphorus limitation of *Alexandrium* species [J]. **Harmful Algae**, 2004, 3: 131-139.
- [36] Wang C H, Hsieh D D P. Nutritional supplementation to increase growth and paralytic shellfish toxin productivity by the marine dinoflagellate *Alexandrium tamarense* [J]. **Biochem Eng J**, 2002, 11: 131-135.
- [37] Wang D Z, Hsieh D P H. Effects of nitrate and phosphate on growth and C2 toxin productivity of *Alexandrium tamarense* CI01 in culture [J]. **Mar Pollut Bull**, 2002, 45: 286-289.
- [38] 刘洁生, 彭喜春, 杨维东. 营养胁迫下球形棕囊藻 (*Phaeocystis globosa* Scherffel) 的生长行为及溶血活性[J]. 生态学报, 2006, 26(3): 780-785.
- [39] 陈炳章, 朱明远, 王宗灵, 等. 赤潮藻类的适应与竞争策略[J]. 海洋环境科学, 2005, 24(1): 70-75.

(本文编辑:康亦兼)