

浮游植物的化感作用

杨 斌 ,董俊德* ,吴 军 ,张 偲 ,王友绍 ,王汉奎 ,龙丽娟

(1. 中国科学院南海海洋研究所 ,广州 510301 2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站 ,三亚 572000)

摘要 :生物化感作用研究是近年来兴起的交叉学科 ,是化学生态学研究的重要领域。研究水域浮游植物化感作用对了解浮游植物之间、浮游植物与其他生物之间的相互作用及作用机理具有重要意义 ,对了解赤潮和水华的发生机制及其生态控制等具有非常重要的作用。综述了海洋和湖泊浮游植物化感作用和化感物质的内涵 ,讨论了水体浮游植物化感作用的特点、研究化感作用的基本方法、化感物质的种类以及影响化感物质作用的生物和非生物因素 ,详细介绍了浮游植物化感物质的作用机理以及逃避和拮抗化感作用的方式 ,同时对目前研究的热点问题及未来研究的方向做了简要概述。

关键词 :化感作用 ;化感物质 ;浮游植物

文章编号 :1000-0933 (2007)04-1619-08 中图分类号 :Q178 文献标识码 :A

Allelopathy in phytoplankton

YANG Bin ,DONG Jun-De* ,WU Jun ,ZHANG Si ,WANG You-Shao ,WANG Han-Kui ,LONG Li-Juan

1 South China Sea Institute of Oceanology ,Chinese Academy of Sciences ,Guangzhou 510301 ,China

2 Tropical Marine Ecosystem and Environment National Key Research Station ,Sanya 572000 ,China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1619 ~ 1626.

Abstract : Allelopathy may be one of factors contributing to the formation and/or maintenance of harmful algal blooms (HABs) , which are a serious ecological and socioeconomic problem facing the planet today. Because phytoplankton allelochemicals have the potential to deal with HABs , more attention are paid to the allelopathy in phytoplankton. Progress and achievements are getting in this field and more and more allelochemicals are successfully purified and identified in cyanobacteria , dinoflagellate , green alga and diatoms. Most studies have observed and described the phenomenon of the allelopathy , but further detailed studies on the mode of action of allelochemicals are limited. The allelochemicals are capable of interrupting or stimulating many essential functions of prokaryotic and eukaryotic cells , cause the death of other algae , bacteria , viruses , and fungi. The allelochemical producer thereby have an adaptive advantage over other species.

Authors focus on allelopathic interactions in marine and freshwater phytoplankton. Discussf the characteristics of

基金项目 :中国科学院知识创新资助项目 (KSCX2-SW-132 ; KZCX3-SW-214) ;中国科学院生态系统研究网络台站研究基金资助项目 ;国家自然科学基金青年基金资助项目 (40676091 ,40006009) ;中国科学院南海海洋研究所创新课题资助项目 (LYQY200303) ;广东省科技计划资助项目 (2004B60302004 ,2005B60301032) ;重大基础研究前期研究专项 (2005CCA04800) ;广东省海洋药物重点实验室开放课题资助项目 ;中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室开放基金资助项目

收稿日期 2006-03-13 ; **修订日期** 2006-11-28

作者简介 :杨斌 (1980 ~) ,男 ,湖南岳阳人 ,硕士生 ,主要从事海洋生态、微藻培养及生态生理与生化技术研究。 E-mail :yb525@hotmail. com.

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail :zlongjunde@vip. 163. com

Foundation item :The project was financially supported by National Nature Science Fund (Grant No. 40006009) ,the Innovation Foundation of South China Sea Institute of Oceanology ,Chinese Academy of Science (grant :LYQY200303) ;National Key Station in Field Observation Fund ,the Science and Technology Program of Guangdong Province (No. 2004B60302004 ,2005B60301032) ;the Major basic research project of China (No. 2005CCA04800) and The Open Fund of Key Laboratory of Marine Materia Medica ,South China Sea Institute of Oceanology and Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Science ,Institute of Oceanology ,CAS.

Received date 2006-03-13 ; **Accepted date** 2006-11-28

Biography :YANG Bin , Master candidate , mainly engaged in marine ecology , algae physiology and biochemistry. E-mail :yb525@hotmail. com

allelopathy in phytoplankton , the basic approaches on allelopathy research , the chemical properties of allelochemicals and the factors affecting their production , particularly discuss the mode of action of allelochemicals and the defence mechanism to resist allelochemicals.

Key Words : allelopathy , allelochemicals , phytoplankton

人类对化感作用现象观察已经有悠久的历史了 ,但直到 1890 年以后才开始真正意义上的科学研究^[1] ,浮游植物化感作用的研究始于 20 世纪初对蓝细菌化感作用的研究。随着对化感作用在生态系统中的作用认识的不断深入 ,化感作用也成为近年来生态学和环境科学研究的热点之一^[2] ,而其在农业生态系统中潜在巨大应用价值使陆生植物化感作用的研究更为广泛和深入 ,并取得了丰硕的成果。与陆生生态系统相比 ,水生生态系统具有不同的物理和化学因素的限制 ,给这方面的研究带来了许多的困难^[3] ,因此过去大部分的研究都只停留在现象的观察和描述上 ,近年来随着先进技术的引入和创新的实验设计的提出 ,开始有更多的研究集中到对化感作用机理的研究和应用上^[4]。

赤潮和水华是当今社会所面临的一个严重的生态和社会经济问题^[5~7] ,研究显示浮游植物化感作用可能是引起海洋和淡水有害藻类相对于其他浮游藻类取得生长优势的一个关键因素 ,因而在赤潮和水华形成过程中发挥了重要的作用。通过分析各种环境因素来建立化感作用的数学模型 ,以便对赤潮和水华的发生提供早期预警^[8~12] ,同时通过对化感物质的研究 ,可以为湖泊和海洋富营养化的生态治理探索切实可行的方法。

1 化感作用

Allelopathy 这个词是由德国科学家 Molish 于 1937 年提出 ,1984 年 Rice 在《Allelopathy》第 2 版中做了比较完整的定义 :一种植物 ,包括微生物通过产生化学物质对其他植物产生直接或间接的刺激或抑制影响^[3]。生物间的化感作用普遍存在 ,从高等植物到大型藻类、微藻、细菌和病毒都曾观察到化感现象。从广义来说化感作用包括 : (1) 抑制作用 :指一种植物分泌某些化感物质抑制或杀死其他植物。人们通过观察抑制作用开始化感作用的研究 ,一些学者也直接把抑制作用定义为化感作用 ,所以过去也把化感作用称为克生作用。抑制作用一直都是化感作用的研究重点 ,关于绿藻^[4]、蓝细菌^[5,16]、硅藻和甲藻^[17]等浮游植物间的抑制作用的报道也很多。 (2) 刺激作用 :一种生物分泌的化学物质能促进自身或其他生物的生长 ,从而获得竞争优势。Berglund 曾纪录绿藻 *Enteromorpha linza* 刺激自身和 *Enreromorpha* 其他种类的生长^[18]。Monahan 和 Trainor 也发现绿藻 *Hormotila blemista* 刺激自身的生长也刺激 *Scenedesmus* 的生长^[19,20]。 (3) 同时产生刺激作用和抑制效应 :指某些植物分泌的物质随浓度的变化产生不同的作用效果 ,即在某一浓度范围内发挥刺激作用 ,在另一浓度范围内具有抑制效应^[2]。不过这种现象只在陆生植物内有发现 ,水生环境下还没有发现类似的报道。 (4) 产生自体抑制作用 :指某些植物产生一些化学物质抑制自身的发展和种群的扩大 ,从而使群体保持平衡 ,有利于自身的生长繁殖^[1,2]。单细胞绿藻 *Chlorella oulagaris* 产生的毒素是一种自体毒素 ,不仅抑制浮游藻类 *Asterionella formosa* 和 *Nitzschia frustulum* 的生长 ,而且也限制他们自己群体的数量^[21,22]。

近年来化感作用的研究发展迅速 ,分离和鉴定化感物质的方法不断成熟 ,许多新的实验方法也在不断的提出 ,然而多数研究都很难清晰的确定发生在浮游植物群落中的化感作用 ,这包含了多方面的原因^[23] : (1) 使用混合培养和野外观察实验过程中 ,由于水体环境条件复杂 ,影响因素难以控制 ,观察到的现象可能是多种竞争机制共同作用的结果 ,所以难以将化感作用同其他作用机制区分开来^[24]。 (2) 在验证化感作用的实验中将浮游植物的细胞溶解物或提取物加入到培养基中时 ,这些物质中就包含了在野外条件下并不释放到环境中的细胞内化合物 ,这些化合物可能会引起化感作用从而产生误差^[25]。 (3) 在检验潜在的化感物质对某一生物种的生长抑制实验时 ,这个种的生长条件的控制常常是很困难的 ,特别是营养的控制 ,这些都可能对实验结果的曲解 ,例如 :在自然条件下化感物质会不断的释放 ,而在实验室中化合物会被光和细菌不断的降解掉^[15]。 (4) 在水生环境中 ,化感物质可能在很低的浓度范围里释放 ,在不同的生长阶段以不同的浓度释放 ,或者是由

竞争者引起一些潜在的反应,这些都给化感物质的分离和纯化带来了困难。

在高的营养、高细胞浓度、实验体积小的实验室条件下两个种间竞争的结果,不能真实的反应野外环境情况^[26]因此在研究化感作用一种反映显示环境中化感作用的更为严格的检验应该具有以下特征:(1)从已知的具有化感作用的生物种中分离到单一的化感物质,(2)在现实的环境中,分离的化合物引起目标生物种产生效应的能力水平,(3)通过目标种来描述特征性的症状,(4)化感效应机制必须反应现实环境情况,考虑传递率 and 在水生环境的扩散等因素的影响^[22]。

竞争是构建包括海洋浮游生物群落在内的生物群落的一个重要因素,浮游生物通过不同的生理和生化适应来实现对光和营养的竞争,作为一种竞争方式,化感作用使某一个生物获得对其他生物的生长优势,而影响生物的生长、繁殖和演替。这种优势完全区别于捕食与被捕食和对环境的适应能力,它依赖于向环境中释放的化学物质的作用,这种化学物质与目标生物发生相互作用后显示刺激或抑制效应^[27],通过有毒物质的释放来杀死或抑制竞争者以便最大的获得必需的营养和光照,保持对其他生物种的优势^[17]。

2 化感物质

2.1 化感物质的内涵及作用方式

化感物质是次级代谢过程中释放的小分子化合物,与目标生物作用而产生化感效应。一种化合物在自然界中可能发挥包括化感作用在内的不同的作用,这是由于生物体和影响生物体的特殊的环境因素引起的^[28]。相同的化合物在不同的生物体中或者在不同的环境条件下具有不同的作用,*Anabaena flos-aquae* 和 *Anabaena* spp. 在波罗的海中通常是不产生毒素,然而在淡水环境中这两个种产生毒素^[15]。

一种化合物可能在特定情况下才作为化感物质,这可能与化合物的浓度、作用时间、被降解的速度等因素有关^[21]。当化感物质的浓度、作用时间达不到引起化感作用所需要的最低限制水平时,就不能产生化感作用或引起的作用无法被观察到。影响化感物质释放和在环境中累积的因素很多,营养限制^[29,30]、pH、温度等环境因素都能影响化感物质的释放,在水体环境中分子的迁移依靠扩散作用和水平对流,化感物质会被不断的被稀释。一种化感物质引起的化感作用的程度与其释放率、毒素活性、目标生物种的敏感度有关^[28]。

已研究的多数浮游生物化感物质是直接释放到环境中产生作用的,但有些是通过直接接触来作用的,例如 Gross 观察到来自于蓝细菌 *Fischerella muscicola* 的化感物质直接通过细胞与细胞接触来转移而不是释放到媒介中^[28]。

对化感物质的研究大多基于实验室而不是在现实环境中的实验,这种结果可能会产生一些偏差,一些化学物质在实验室条件下可能具有化感作用而在现实环境中没有类似的现象产生,过去一直认为毒素也是一种化感物质而研究表明毒素的产生与化感作用没有直接的联系,化感物质是在生长过程中释放的,并非在细胞死亡或融解后释放的^[13],所以确定一种化学物是不是化感物质,首先需要考虑是否这种物质直接释放到环境中,其次化合物在自然中能否达到生物活性的浓度,还有就是产生的任何影响是否能持续足够的时间^[14]。

2.2 化感物质的种类

与其他真核生物(高等动植物,也包括原核生物)的研究相比,对浮游藻类次生代谢物的研究很少,但许多在高等植物中发现的具有化感作用活性的物质在浮游植物中也有发现。高等植物产生的化感物质主要来自于:(1) Acetate,它是碳水化合物代谢的产物,例如:长链脂肪酸、倍半萜类、内脂和有机酸;(2)莽草酸,它是氨基酸代谢的产物,例如:生物碱、多肽、嘌呤和丹宁酸^[3]。目前浮游植物化感物质的分离主要采用直接从植物体本身提取的方法,但这样发现的物质可能并不释放到环境中,因此无法在水体中检测到^[31]。由于水是浮游植物化感作用的媒介,多数浮游植物释放化感物质到水体中,所以从水体中提取分离化感物质更具实际意义,而水体中的化感物质的浓度很低,也给富集、分离、鉴定带来了困难。在实验室中观察到赤潮蓝细菌培养液对绿藻的抑制作用,但将培养液经浓缩、提取的化合物并没有化感作用,对从这种蓝细菌 95% 乙醇提取物进行测定也没有检测到化感作用,分析其中的原因就是由于我们富集的化感物质浓度不足。

3 研究化感作用的方法

交叉培养是研究两个藻种之间化感作用相互作用的一个经典的方式,就是将待检验的生物种在富含有其

他生物种的细胞渗出液的培养基中生长,来研究培养基中的化感物质对其的影响。这种方法只能够了解两个物种间是否具有化感作用。研究化感作用的另一种方法是将未知组分的细胞提取物,单独的分泌物(常根据大小分离)或纯化的已知的化感物质加入到某种浮游生物的培养基中来检验其是否对该生物有化感作用现象发生。采用这种方法也存在一个问题,有些生物只有在多种化感物质的共同作用下才会产生明显的化感作用,因此单一物质的检测产生的化感作用的现象不明显而无法被观察到,因此采用这种方法可能会产生误差^[32~36]。

化感效应的研究不仅仅是验证和描述现象,更重要的是解释机理和比较物种间相互作用的相同点和不同点。可是受到多种条件的制约,在浮游藻类中关于化感物质代谢的分子遗传学研究很少,很难从文献中了解到化感物质在细胞中的合成位置和过程,以及相应的结构基因表达和调控。Juttner 教授曾运用定向突变技术研究化感物质缺失突变体的产生来研究化感物质和毒素的功能^[3]。随着检验基因差异的 DNA 测序和基于分子的基因检测在生物学和生态学上的普遍运用,在未来化感作用的研究中将会扮演着重要角色。随着科学技术的发展,许多先进技术也不断的运用到化感作用的研究中来,例如数字成像技术和信息技术^[37,38],这些技术的运用将会极大的促进这一领域的研究和发展。

4 化感作用的作用机理

化感物质对目标生物种的作用方式是复杂和多样的。常常通过细胞形状和结构的改变来观察和表示化感物质对目标生物代谢过程的影响,这些影响包括植物激素的产生和发生作用的过程、膜的透性、营养的摄取和酶的功能和活性,这些功能的改变进一步影响到光合作用、呼吸作用和营养消化等代谢过程^[32]。

4.1 改变细胞膜的透性,影响植物对养分的吸收

目前,对化感作用机理的研究多集中在生理学上,化感物质能影响细胞膜的结构、功能和渗透性,然后通过细胞膜来影响激素和离子的吸收。这类化感物质通过酶水解或破坏质膜上离子通道而形成孔道引起细胞膜不可逆转的破坏^[39]。*Prymnesium parvum* 产生的毒素 Prymnesin 2 可能直接在真核细胞膜上形成孔道,而破坏膜的透性^[40]。

4.2 影响光合作用和呼吸作用

化感物质引起的最具代表性的植物毒素机制之一是通过与 PS II 成分的相互作用而抑制光合作用和氧的生成。PS II 成分和其他成分连接成网络用来捕获、传递、利用光能,把光能转化成电能。许多蓝细菌产生化感物质通过直接与 PS II 位点连接而抑制电子传递^[41,42]。来自 *Fischerella muscicola* 的 Fischerellin 可能与多个 PS II 位点发生作用,*Scytonema* 产生的 cyanobatratin 与 Q_B 电子受体的氧化位点结合^[43]。

某些化感物质通过破坏叶绿素来影响光合作用从而影响植物生长。如 *Fischerella muscicola* (Thuret) Gomont 产生的化感物质:fischerellin A 是一种自然的 PS II 抑制剂,从 *Microcystis aeruginosa* 中萃取的 microcystin-LR 通过改变色素的方式抑制光合作用,最终导致 *Nostoc muscorum* C. Agardh 和 *Anabaena Bory* BT1 中国氮酶活性的丧失^[44]。

其他一些化感物质通过抑制参与光合作用的组织来毒害靶细胞,最后导致靶细胞死亡,例如:*Fischerella muscicola* 产生的次级代谢产物 Fischerellin 影响鱼腥藻和绿藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 的荧光传递和氧的形成^[45]。相同的影响也可由来自淡水蓝细菌 *Oscillatoria laetevirens* Crouan ex Gomont^[46]、*Scytonema hofmanni*^[47]和 *Trichormus doliolum* (Bharadw) Komarek & Anagnostidis^[48]、绿藻 *Pandorina morum* Bory^[49]、海洋甲藻 *Coolia monotis*^[50]产生的化感物质所引起。能量是伴随光合作用过程而产生的,对参与光合作用的元件的破坏影响能量的产生。

4.3 破坏蛋白质的合成和基因表达 影响植物激素和所需的关键酶类的作用

在核酸水平,化感作用可能对 DNA 和 RNA 合成的时间和合成量产生毒害性影响,从而影响生命周期的转变^[20]。例如生物碱可能通过插入 DNA 中或通过其杂环氮的正离子与核酸磷酸基团的负离子形成离子键来直接与 DNA 作用^[22,51]。与生物碱长时间接触,或高敏感剂量可能对基因结构产生重大的影响和导致高的

突变率。Doan 等人研究了从蓝细菌 *Fischerella* 中分离的生物碱 12-epihapalindole E 和从 *Calothrix* sp. 中分离的 Indolophenanthridine calothrixin A 显示这两种化合物抑制 RNA 和蛋白质的合成,但这种影响的水平强烈的依赖聚合酶的浓度,后者也能抑制 DNA 复制^[44-52]。附生植物甲藻 *Prorocentrum lima* 和一些浮游藻产生的 Okadaic acid 是一种有效丝氨酸羟丁氨酸蛋白磷酸酶抑制剂,在真核细胞中,丝氨酸羟丁氨酸蛋白磷酸酶在铁循环信号传导和蛋白质合成中起作用^[53]。

4.4 影响细胞的运动、细胞分裂和生长

一些海洋和淡水甲藻释放的物质对其他甲藻具有生长抑制的潜力,因为它们能破坏这些受抑制的甲藻膜表面的附属物例如最外层膜、鞘、鞭毛,使它们发生脱落。*Anabaena flos-aquae* Brebisson 产生的 Anatoxin-a 和 Microcystin-LR 使得能运动的绿藻 *Chlamydomonas Ehrenberg* 丧失运动的能力^[54]。

4.5 导致微藻抗病力减弱

化感物质可能导致微藻的继发性感染,使它们对病毒、细菌或真菌更加敏感,这些化感物质本身对目标生物没有明显的直接的影响,只是使这些生物更容易受到病毒、细菌或真菌的攻击,而这种作用对它们来说是致命的^[22]。

5 生物逃避和拮抗化感作用的方式

在植物群落中,生物体之间相互作用通过长期的进化过程而紧密联系,一些生物产生毒素对某些生物具有毒害作用,但对其他生物没有害,而且有些种类还能分解和利用这些有毒物质,所有化感作用植物的伴生种类往往对这些植物释放的化感物质具有耐受性。一种浮游生物对不同的化感物质有不同的敏感性,Fistarol 分别用蓝细菌 *Alexandrium tamarense* 和 *P. parvum* 的释放物处理硅藻时发现硅藻对 *A. tamarense* 的释放物有一些敏感,但对 *P. parvum* 就特别的敏感^[5-55]。Suikkanen 也在实验中观察到蓝细菌能刺激自身、与自身相近的蓝细菌,以及甲藻的生长,抑制绿藻的生长^[20]。

在化感作用过程中,那些不受化感物质影响的种类很可能通过一些逃避或抵抗策略而在这种条件下存活,甲藻 *Herero capsula circularisquama* 产生的一种暂时的包裹来避免被其他的硅藻和甲藻杀死^[56],有些种类通过一种行为上的策略作为抵抗化感物质的机制,这种反应可能是目标种临时逃避化感作用竞争者的一种方式,这种逃避策略在许多浮游植物种被发现用于避免被捕食者的摄取,例如有些种类能在空间和时间上对某一化学物梯度做出反应,而采取运动方式来逃避^[15-57],有些种类自身能释放另一种化合物与他感物质结合或对其修饰而使其失去活性,从而保护自己,*T. weissflogii* 与 *P. parvum* 共存是因其能对 *P. parvum* 产生的他感物质进行修饰^[58-59],有研究指出细菌可能在终止浮游植物间的化感相互作用中发挥重要作用,一些共生的细菌可以改变和修饰化感物质或者释放自身的抗生素或其他刺激性物质来与化感物质发生反应而使其失活^[60],但是目前对细菌在浮游植物化感作用中发挥的作用了解有限,有待进一步的研究。这些逃避或抵抗策略可能是在长期的共同进化过程中演变而来的,是对自身生存环境的一种适应。由于生存环境的多样性,生物会利用自身的环境来逃避和拮抗这种威胁,所以在逃避和拮抗化感作用方式上应该也存在多样化。

6 研究展望

植物化感作用是一种自然现象,是植物对环境适应的一种化学表现形式。植物化感作用研究就是为了揭示其本质,阐明为什么和在什么条件下产生并释放化感物质,同种或异种植物是怎样识别相互作用的化学物质,通过生理、生化和生态学机理以及相应的分子生物学来解释化感作用的作用过程。通过对这些本质问题的了解,以便更好的利用这些自然的化学调控规律进行生物调控。化感物质一般为生物体的次级代谢产物,具有不同的生物活性和化学结构,影响到细胞内的许多生物化学过程。从浮游植物中分离纯化的具有化感作用的化合物不仅具有作为生物调控工具,除草剂或生物防治的潜力,同时某些化合物还具有药用开发价值^[5-61-64]。

在未来的研究应该包括以下几个方面:(1)化感物质生物合成的途径与关键酶的特性研究;(2)具有化感作用物种资源的调查评价及利用研究;(3)化感作用在自然生态系统中的演变规律;(4)化感作用的生化机制

及克生途径 ; (5) 具有应用前景的化感物质的基因克隆和转基因 , 并对受体植物基因表达与调控进行研究 ; (6) 化感作用在可持续发展应用上的研究和开发^[2, 65]。

References :

- [1] Peng S L, Shao H. Research significance and foreground of allelopathy. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12 (5) : 780 – 786.
- [2] Wang H Y, Jiang Z P. Allelopathy and its use in environmental protection. Techniques and Equipment for Environmental Pollution Control, 2002, 3 (6) : 86 – 89.
- [3] Legrand Catherine, Rengefors Karin, Fistarol Giovana O, et al. Allelopathy in phytoplankton-biochemical, ecological and evolutionary aspects. Phycologia, 2003.
- [4] Xian Q M, Chen H D, Zou H X, et al. Research advances in allelopathy of aquatic macrophytes. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24 (6) : 664 – 669.
- [5] 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? Harmful Algae, 2005, 4 (5) : 805 – 809.
- [6] Wang Y, Yu Z R, Song X X, Zhang S D. Effects of Microalgae on Growth of 2 Species of Bloom Microalgae and Interactions Between These Microalgae in Laboratory Culture. Environmental Science, 2006, 27 (2) : 274 – 280.
- [7] Xu Y, Dong S L, Yu X M. The allelopathic effects of *Enteromorpha linza* on *Heterosigma akashiwo*. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25 (10) : 2681 – 2685.
- [8] Liu Z J, Chen L S. Positive periodic solution of a general discrete non-autonomous difference system of plankton allelopathy with delays. Journal of Computational and Applied Mathematics, 2006, 197 : 446 – 456.
- [9] Fergola P, Beretta E, Cerasuolo M. Some new results on an allelopathic competition model with quorum sensing and delayed toxicant production. Nonlinear Analysis : Real World Applications, 2006, 7 : 1081 – 1095.
- [10] Tapaswi P K, Mukhopadhyay A. Effects of environmental fluctuation on plankton allelopathy. Journal of Mathematical Biology, 1999, 39 : 39 – 58.
- [11] Mukhopadhyay B, Bhattacharyya R. Modelling phytoplankton allelopathy in a nutrient-plankton model with spatial heterogeneity. Ecological Modeling, 2006, 198 : 163 – 173.
- [12] Jordi Solé, Marta Estrada, Emilio Garcia-Ladona. Biological control of harmful algal blooms : A modelling study. Journal of Marine Systems, 2006, 61 : 165 – 179.
- [13] Rice E L. Allelopathy, 2nd ed. London : Academic Press, 1984. 1 – 2.
- [14] Haseeb Md. Irfanullah, Brian Moss. Allelopathy of filamentous green algae. Hydrobiologia, 2005, 543 : 169 – 179.
- [15] Sanna Suikkanen, Giovana O Fistarol, Edna Granéli. Allelopathic effects of the Baltic cyanobacteria *Nodularia spumigena*, *Aphanizomenon flos-aquae* and *Anabaena lemmermannii* on algal monocultures. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 308 : 85 – 101.
- [16] Mulderij G, Mooij W M, Smolders A J P, et al. Allelopathic inhibition of phytoplankton by exudates from *Stratiotes aloides*. Aquatic Botany, 2005, 82 (4) : 284 – 296.
- [17] Julia Kubanek, Melissa K Hicks. Does the red tide dinoflagellate *Karenia brevis* use allelopathy to outcompete other phytoplankton? Limnol. Oceanogr, 2005, 50 (3) : 883 – 895.
- [18] H. Berglund. Stimulation of growth of two marine algae by organic substances excreted by *Enteromorpha linza* in unialgal and axenic cultures. Physiol. Plant, 1969, 22 : 1069.
- [19] Monahan T J, Trainor F R. Stimulatory properties of filtrate from the green alga, *Hormotila blennista* I. Description, J. Phycol., 1970, 6 : 263 – 269.
- [20] Sanna Suikkanen, Giovana O. Fistarol, Edna Granéli. Effects of cyanobacterial allelochemicals on a natural plankton community. Marine Ecology Progress Series, 2005, 287 : 1 – 9.
- [21] Florence D, Hulot, Peter J Morin, Michel Loreau. Interactions between algae and the microbial loop in experimental microcosms. Oikos, 2001, 95 : 231 – 238.
- [22] Pratt R. Studies on *Chlorella vulgaris* V. Some properties of the growth-inhibitor formed by *Chlorella* cells. Am. J. Bot., 1942, 29 : 142 – 148.
- [23] Cembella, Allan D. Chemical ecology of eukaryotic microalgae in marine ecosystems. Phycologia, 2003.
- [24] Mulderij G, Mooij W M, Smolders A J P. Allelopathic inhibition of phytoplankton by exudates from *Stratiotes aloides*. Aquatic Botany, 2005, 82 : 284 – 296.
- [25] Carolyn W Burns, Allison Dodds. Food limitation, predation and allelopathy in a population of *Daphnia carinata*. Hydrobiologia, 1999, 400 : 41 – 53.

[26] Mukhopadhyay A , Tapaswi P K , Chattopadhyay J. A space-time state-space model of phytoplankton allelopathy ?Nonlinear Analysis : Real World Applications ,2003 ,4 (4) :437 – 456.

[27] Ellen van Donk , Wouter J van de Bund. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities : allelopathy versus other mechanisms ?Aquatic Botany ,2002 ,72 261 – 274.

[28] Inderjit Stephen O Duke. Ecophysiological aspects of allelopathy. Planta ,2003 217 529 – 539

[29] Edna Granéli , Niclas Johansson. Increase in the production of allelopathic substances by *Prymnesium parvum* cells grown under N- or P-deficient conditions. Harmful Algae ,2003 2 (2) :135 – 145.

[30] Havens K E , Hauxwell J , Tyler A C , *et al.* Complex interactions between autotrophs in shallow marine and freshwater ecosystems : implications for community responses to nutrient stress ?Environmental Pollution ,2001 ,113 (1) 95 – 107.

[31] Yan F , Yang Z M , Han L M. Review on research methods for allelopathy and allelochemicals in plants. Acta Ecologica Sinica ,2000 20 (4) 692 – 696.

[32] Jordi Sole , Emilio Garcia-Ladona , Piet Ruardij , *et al.* Modelling allelopathy among marine algae. Ecological Modelling 2005 ,183 373 – 384.

[33] Inderjit , Ragan M , Callaway. Experimental designs for the study of allelopathy. Plant and Soil 2003 256 :1 – 11.

[34] Shin-Hong Cheng , Shigeru Aoki , Masachika Maeda , *et al.* Competition between the rotifer *Brachionus rotundiformis* and the ciliate *Euplotes vannus* fed on two different algae. Aquaculture ,2004 ,241 (1) 331 – 343.

[35] Windust A J , Quilliam M A , Wright J L C. *et al.* Comparative toxicity of the diarrhetic shellfish poisons , okadaic acid , okadaic acid diol-ester and dinophysistoxin-4 , to the diatom *Thalassiosira weissflogii*. Toxicon. ,1997. 35 :1591 – 1603.

[36] Michael J Twiner , Jeffrey Dixon S , *et al.* Extracellular organics from specific cultures of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) irreversibly alter respiratory activity in mammalian cells. Harmful Algae ,2004 ,3 (2) :173 – 182.

[37] An M , Johnson I R , Lovett J V. Mathematical modelling of residue allelopathy : the effects of intrinsic and extrinsic factors. Plant and Soil. ,2002 , 256 :11 – 22.

[38] Zhen J , Ma Z E. Periodic solutions for delay differential equations model of plankton allelopathy. Computers & Mathematics with Applications , 2002 44 (3-4) 491 – 500.

[39] Schmitt C K , Meysick K C , O'brien A D. Bacterial toxins : friends or foes ?Emerging Infectious Diseases ,1999 5 (2) :1 – 6.

[40] Igarashi T , Satake M , Yasumoto T. Prymnesin-2 : a potent ichthyotoxic and hemolytic glycoside isolated from the red tide alga *Prymnesium parvum*. Journal of the American Chemical Society ,1996 ,118 :479 – 480.

[41] Smith G D , Doan N T. Cyanobacterial metabolites with bioactivity against photosynthesis in cyanobacteria , algae and higher plants. J. Appl. Phycol. ,1999 ,11 ,337 – 344.

[42] Sanna Suikkanen , Jonna Engstroˆ M-Oˆ ST , Jouni Jokela. Allelopathy of Baltic Sea cyanobacteria : no evidence for the role of nodularin. Journal of Plankton Research 2006 ,28 (6) :543 – 550.

[43] Tiffany L Weir , Sang-Wook Park , Horge M Vivanco. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. Current Opinion in Plant Biology ,2004 7 472 – 479.

[44] Peng S L , Wen J , Guo Q F. Mechanism and Active Variety of Alleochemicals. Acta Botanica Sinica ,2004 46 (7) 757 – 766.

[45] Srivastava a , Juttner F , Strasser R J. Action of the allelochemical , fisherellin A , on the photosystem II. Biochimica et Biophysica Acta ,1998 , 1364 :326 – 336.

[46] Bagchi S N , Chauhan V S , Marwah J B. Effect of an antibiotic from *Oscillatoria late-virens* on growth , photosynthesis , and toxicity of *Microcystis aeruginosa*. Current Microbiology ,1993 26 :223 – 228.

[47] Mason C P , Edwards K R , Carlson R E , *et al.* Isolation of a chlorine-containing antibiotic from the freshwater cyanobacterium *Scytonema hofmanni*. Science ,1982 ,215 :400 – 402.

[48] Von Elert E , Juttner F. Phosphorus limitation and not light controls the extracellular release of allelopathic compounds by *Trichormus doliulum* (Cyanobacteria). Limnology and Oceanography ,1997 ,42 :1796 – 1802.

[49] Harris D O , Caldwell C D. Possible mode of action of a photosynthetic inhibitor produced by *Pandorina morum*. Archives of Microbiology ,1974 , 95 :193 – 204.

[50] Donner G , Platt-Rohloff L , Brummer F , Elbrachter M. A calcium dependent allelopathic effect of the dinoflagellate *Coolia monotis* on the chlorophyceae *Dunaliella salina*. In : Abstracts ,9th International Conference on Harmful Algal Blooms ,2000 ,112

[51] Wink M , Twardowski T. Allelochemical properties of alkaloids. Effects on plants , bacteria and protein biosynthesis. In : S. J. H. Rizvi & V Rizvi , eds. Allelopathy : basic and applied aspects ,1992. 129 – 150.

[52] Doan N T , Rickards R W , Rothschild J M. Allelopathic actions of the alkaloid 12-epi-hapalindole E isonitrile and calothrixin A from cyanobacteria of the genera *Fischerella* and *Calothrix*. J Appl Pycol 2000 ,12 409 – 416.

[53] Yasumoto T , Underdal B , Aune T , *et al.* Screening for hemolytic and ichthyotoxic components of *Chrysochromulina polylepis* and *Gyrodinium aureolum* from Norwegian coastal waters. In :E. Graneli ,B. Sundstrom ,L. Edler & D. M. Anderson ,eds. *Toxic Marine Phytoplankton* ,1990. 436 – 440.

[54] Kearns K D , Hunter M D. Toxin-producing *Anabaena flosaquae* induces settling of *Chlamydomonas reinhardtii* , a competing motile alga. *Microbial Ecology* ,2001 ,42 :80 – 86.

[55] Fistarol G O , Legrand C , Grane’li E. Allelopathic effect of *Prymnesium parvum* on a natural plankton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003 , 255 :115 – 125.

[56] Giovana O Fistarol , Catherine Legrand , Karin rengefors , Edna Granell. Temporary cyst formation in phytoplankton : a response to allelopathic competitors ? *Environmental Microbiology* 2004 ,1462 – 2920.

[57] Gordon V Wolfe. The Chemical Defense Ecology of Marine Unicellular Plankton : Constraints , Mechanisms , and Impacts. *Biol. Bull.* ,2000 ,198 : 225 – 244.

[58] Windust A J , Quilliam M A , Wright J L C. Comparative toxicity of the diarrhetic shellfish poisons , okadaic acid , okadaic acid diol-ester and dinophysistoxin-4 , to the diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Toxicon* 1997 ,35 (11) :1591 – 1603.

[59] Grane’li E , Johansson N. Increase in the production of allelopathic substances by *Prymnesium parvum* cells grown under N- or P-deficient conditions. *Harmful Algae* ,2003 ,2 :135 – 145.

[60] Cole J J. Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* ,1982 ,13 :291 – 314.

[61] James E Cloern , Richard Dufford. Phytoplankton community ecology : principles applied in San Francisco Bay. *Mar Ecol Prog Ser.* ,2005 ,285 :11 – 28.

[62] Gary N Ervin , Robert G Wetzel. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Plant and Soil* ,2003 , 256 :13 – 28.

[63] El-Khatib A A. The Ecological Significance of Allelopathy in the Community Organization of *Alhagi Graecorum* Boiss. *Biologia Plantarum* ,2000 , 43 (3) :427 – 431.

[64] Mallik A U. Challenges and Opportunities in Allelopathy Research : A Brief Overview. *Journal of Chemical Ecology* ,2000 ,26 (9) .

[65] He C Q , Zhao K Y. Allelopathic Effect and Its Use in Wetland Study. *Chin J Ecol* ,1999 ,18 (4) :46 – 51.

参考文献：

[1] 彭少麟 ,邵华. 化感作用的研究意义及发展前景. *应用生态学报* ,2001 ,12 (5) :780 ~ 786.

[2] 王海燕 ,蒋展鹏. 化感作用及其在环境保护中的应用. *环境污染治理技术与设备* 2002 ,3 (6) :86 ~ 89.

[4] 鲜鸣 ,陈海东 ,邹惠仙. 淡水水生植物化感作用研究进展. *生态学杂志* 2005 ,24 (6) :664 ~ 669.

[6] 王悠 ,俞志明 ,宋秀贤 ,张善东. 大型海藻与赤潮微藻以及赤潮微藻之间的相互作用研究. *环境科学* 2006 ,27 (2) :274 ~ 280.

[7] 许妍 ,董双林 ,于晓明. 缘管浒苔对赤潮异弯藻的克生效应. *生态学报* 2005 ,25 (10) :2681 ~ 2685.

[31] 阎飞 ,杨振明 ,韩丽梅. 植物化感作用及其作用物的研究方法. *生态学报* 2000 ,20 (4) :692 ~ 696.

[65] 何池全 ,赵魁斗. 植物生化他感效应及其在湿地研究中的应用. *生态学杂志* ,1999 ,18 (4) :46 ~ 51.