

N、P 营养盐对海洋卡盾藻 (*Chattonella marina*) 生长的影响

袁美玲, 王朝晖*, 李友富

(暨南大学水生生物研究所, 广东 广州 510632)

摘要:在实验室条件下, 设置不同的 N、P 浓度, 研究 N、P 双因子限制 ($N: 5 \sim 500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $P: 0.74 \sim 74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $N:P = 15$) 及单因子限制 ($N: 500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $P: 0.74 \sim 74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $P: 74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $N: 5 \sim 500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) 对海洋卡盾藻生长的影响。结果表明: 在高 N、P 浓度 ($N: 500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $P: 74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) 条件下海洋卡盾藻具有相对较高的比生长率 ($0.788/\text{d}$), 稳定期持续时间较长, 最大细胞密度可达 8850 cells/ml 。N、P 限制能明显抑制海洋卡盾藻的生长, 而 N 限制对海洋卡盾藻生长影响更大, N 限制组的比生长率和稳定期细胞密度均明显低于 P 限制组和 N、P 双因子限制组。结果说明海洋卡盾藻生长对 N 变化更为敏感, 但随着海洋污染的加剧, 海水中 N 含量持续上升, 卡盾藻可迅速爆发性增长并引发赤潮, 这也许是近年来我国沿海卡盾藻赤潮频繁发生的重要原因之一。

关键词: 海洋卡盾藻; N; P; 生长

文章编号: 1000-0933(2008)01-0430-06 中图分类号: Q142, Q178 文献标识码: A

Effects of nitrogen and phosphorus limitation on the growth of *Chattonella marina*

YUAN Mei-Ling, WANG Zhao-Hui, LI You-Fu

Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0430 ~ 0435.

Abstract: In order to study the effects of nutrient limitation on growth of *Chattonella marina*, five sets of nitrogen (N) and phosphorus (P) co-limitation ($N: 5 \sim 500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $P: 0.74 \sim 74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $N:P = 15$) and nine sets of N or P limitation ($P: 74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $N: 500 \sim 5 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ or $N: 500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $P: 74 \sim 0.74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) experiments were conducted under laboratory conditions. Results showed that growth rate of *C. marina* was maximum ($0.788/\text{d}$) in high N and P concentrations ($N: 500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, $P: 74 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$). The growth rate was significantly reduced when N and P concentrations were $100 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ and $15 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ respectively; however further reduction of N and P did not significantly reduce the growth of *C. marina*. P did not influence the growth significantly, while N limited the growth of *C. marina* evidently. The special growth rate and maximum cell density were obviously lower in N limitation experiments than that of P limitation experiments. The results suggested that *C. marina* was sensitive to N limitation. Nitrogen loading to coastal waters has increased over recent decades, which might contribute to the frequent occurrence of the *C. marina* blooms in Chinese coastal waters recently.

Key Words: *Chattonella marina*; N; P; growth

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40773063)

收稿日期: 2006-11-04; 修订日期: 2007-07-03

作者简介: 袁美玲 (1980 ~), 女, 山东青岛人, 硕士生, 主要从事水域生态学研究. E-mail: yuanml1980@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: twzh@jnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 40773063)

Received date: 2006-11-04; **Accepted date:** 2007-07-03

Biography: YUAN Mei-Ling, Master candidate, mainly engaged in aquatic ecology. E-mail: yuanml1980@163.com

海洋卡盾藻(*Chattonella marina*)隶属于针胞藻纲(Raphidophyceae)卡盾藻属,是世界上危害最为严重的有害赤潮原因种之一,其赤潮已经频繁地在日本、加拿大、澳大利亚、中国、香港等国家和地区发生,造成大量鱼、虾、贝类死亡,给水产养殖业带来极大危害和巨大经济损失^[1~4]。卡盾藻赤潮自1991年春在我国南海大鹏湾首次爆发以来,随后又多次在我国南海、黄海、渤海等海域发生,且近年来呈增加趋势^[5~8]。卡盾藻赤潮对我国海产养殖业及海洋生态系统带来了极大危害,但目前国内对卡盾藻属的研究十分有限,仅少数几篇研究报道了卡盾藻赤潮发生过程的种群动态以及环境因子的变化^[5~8],而对卡盾藻的实验生态学研究尚无研究报道。

营养盐是海洋浮游植物生长繁殖的基础,营养盐水平以及营养盐之间的比例对浮游植物种群动态和群落结构起着重要的调控作用^[9~13]。丰富的氮(N)、磷(P)营养盐和微量元素是卡盾藻赤潮发生的物质基础^[14,15],20世纪90年代中期以来,随着经济的高速发展,大量含氮、磷污染物排入大海,使近岸海域富营养化程度加剧,特别是氮污染,自1990年以来我国四大海区无机氮平均浓度全部超标^[16]。而与此同时,包括海洋卡盾藻在内的有害赤潮发生频率、范围、危害程度也呈增加趋势。因此,有必要充分了解卡盾藻对氮、磷营养元素的响应,以揭示我国沿海海域富营养化与卡盾藻种群增殖、赤潮爆发关系。

1 材料与方法

1.1 藻种来源及培养

海洋卡盾藻采自南海大亚湾海域,并在实验室进行分离培养。实验前,将藻细胞在对数生长期连续接种、培养3~4个周期,使细胞达到同步生长。

藻种驯化培养和扩大培养所用培养基中的N、P浓度均采用了实验所设置的最高浓度($500\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ N, $74\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ P),其余元素与f/2培养基中相同。培养基所用人工海水由Red coral Sea牌海盐配制,pH值为 7.9 ± 0.1 ,盐度为31~33,经孔径为 $0.25\mu\text{m}$ 的混合纤维滤膜过滤灭菌后,添加营养元素备用。培养温度为 $(20\pm1)^\circ\text{C}$,光照强度为4000 lx,光暗比为L:D=12:12。

实验时,在100ml三角瓶内盛40ml培养基,接种0.5ml处于对数期的藻细胞,使实验培养液里初始细胞密度为100 cells/ml左右,整个实验为一次性培养,各实验组均设3个重复。

1.2 实验设置

1.2.1 N、P双因子限制对海洋卡盾藻生长的影响

在N:P=15:1(原子比)时,设置5个N、P浓度梯度,各组N、P浓度含量见表1。其中N、P分别用 NaNO_3 和 KH_2PO_4 配制,其余元素与f/2相同。

1.2.2 单因子限制对海洋卡盾藻生长的影响

单因子限制实验分别是在P浓度为 $74\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 或N浓度为 $500\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 固定不变的条件下,设置不同的N、P浓度,详见表2。

表1 N、P双因子限制实验不同组别的N、P含量

Table 1 N and P contents in different treatments ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)

组别 Groups	N	P
I	500	74
II	100	15
III	50	7.4
IV	10	1.5
V	5	0.74

表2 N、P单因子限制实验组中的N、P浓度及N:P(原子比)

Table 2 N and P concentrations and N:P under N or P limited conditions ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)

组别 Groups	N	P	N:P	组别 Groups	N	P	N:P
对照 C (control)	500	74	15	对照 C (control)	500	74	15
N1	100	74	3.0	P1	500	15	75
N2	50	74	1.5	P2	500	7.4	150
N3	10	74	0.30	P3	500	1.5	750
N4	5	74	0.15	P4	500	0.74	1500

1.3 实验观察

实验共进行了45d,双因子限制实验的前13d每隔2d计数1次;13d~22d每隔3d计数1次;22~45d每

海洋卡盾藻(*Chattonella marina*)隶属于针胞藻纲(Raphidophyceae)卡盾藻属,是世界上危害最为严重的有害赤潮原因种之一,其赤潮已经频繁地在日本、加拿大、澳大利亚、中国、香港等国家和地区发生,造成大量鱼、虾、贝类死亡,给水产养殖业带来极大危害和巨大经济损失^[1~4]。卡盾藻赤潮自1991年春在我国南海大鹏湾首次爆发以来,随后又多次在我国南海、黄海、渤海等海域发生,且近年来呈增加趋势^[5~8]。卡盾藻赤潮对我国海产养殖业及海洋生态系统带来了极大危害,但目前国内对卡盾藻属的研究十分有限,仅少数几篇研究报道了卡盾藻赤潮发生过程的种群动态以及环境因子的变化^[5~8],而对卡盾藻的实验生态学研究尚无研究报道。

营养盐是海洋浮游植物生长繁殖的基础,营养盐水平以及营养盐之间的比例对浮游植物种群动态和群落结构起着重要的调控作用^[9~13]。丰富的氮(N)、磷(P)营养盐和微量元素是卡盾藻赤潮发生的物质基础^[14,15],20世纪90年代中期以来,随着经济的高速发展,大量含氮、磷污染物排入大海,使近岸海域富营养化程度加剧,特别是氮污染,自1990年以来我国四大海区无机氮平均浓度全部超标^[16]。而与此同时,包括海洋卡盾藻在内的有害赤潮发生频率、范围、危害程度也呈增加趋势。因此,有必要充分了解卡盾藻对氮、磷营养元素的响应,以揭示我国沿海海域富营养化与卡盾藻种群增殖、赤潮爆发关系。

1 材料与方法

1.1 藻种来源及培养

海洋卡盾藻采自南海大亚湾海域,并在实验室进行分离培养。实验前,将藻细胞在对数生长期连续接种、培养3~4个周期,使细胞达到同步生长。

藻种驯化培养和扩大培养所用培养基中的N、P浓度均采用了实验所设置的最高浓度($500\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ N, $74\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ P),其余元素与f/2培养基中相同。培养基所用人工海水由Red coral Sea牌海盐配制,pH值为 7.9 ± 0.1 ,盐度为31~33,经孔径为 $0.25\mu\text{m}$ 的混合纤维滤膜过滤灭菌后,添加营养元素备用。培养温度为 $(20\pm1)^\circ\text{C}$,光照强度为4000 lx,光暗比为L:D=12:12。

实验时,在100ml三角瓶内盛40ml培养基,接种0.5ml处于对数期的藻细胞,使实验培养液里初始细胞密度为100 cells/ml左右,整个实验为一次性培养,各实验组均设3个重复。

1.2 实验设置

1.2.1 N、P双因子限制对海洋卡盾藻生长的影响

在N:P=15:1(原子比)时,设置5个N、P浓度梯度,各组N、P浓度含量见表1。其中N、P分别用 NaNO_3 和 KH_2PO_4 配制,其余元素与f/2相同。

1.2.2 单因子限制对海洋卡盾藻生长的影响

单因子限制实验分别是在P浓度为 $74\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 或N浓度为 $500\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 固定不变的条件下,设置不同的N、P浓度,详见表2。

表1 N、P双因子限制实验不同组别的N、P含量

Table 1 N and P contents in different treatments ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)

组别 Groups	N	P
I	500	74
II	100	15
III	50	7.4
IV	10	1.5
V	5	0.74

表2 N、P单因子限制实验组中的N、P浓度及N:P(原子比)

Table 2 N and P concentrations and N:P under N or P limited conditions ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)

组别 Groups	N	P	N:P	组别 Groups	N	P	N:P
对照 C (control)	500	74	15	对照 C (control)	500	74	15
N1	100	74	3.0	P1	500	15	75
N2	50	74	1.5	P2	500	7.4	150
N3	10	74	0.30	P3	500	1.5	750
N4	5	74	0.15	P4	500	0.74	1500

1.3 实验观察

实验共进行了45d,双因子限制实验的前13d每隔2d计数1次;13d~22d每隔3d计数1次;22~45d每

隔 4d 计数 1 次;单因子限制实验的前 21d 每隔 2d 天计数;21d ~ 27d,每隔 3d 计数 1 次;27d ~ 45d,每隔 6d 计数 1 次。藻细胞计数时,吸取藻培养液 0.1ml,置于 1ml 计数框内,加入适量蒸馏水稀释,并用 1 滴福尔马林固定,在 OLYMPUS BH-2 显微镜下计数藻细胞数目。

比生长率用以下公式^[17]进行计算:

$$\mu(d^{-1}) = (\ln(N_2/N_1)) / (t_2 - t_1)$$

式中, N_2 和 N_1 分别为 t_2 和 t_1 时的细胞数量。

2 结果和分析

2.1 N、P 双因子限制对海洋卡盾藻生长的影响

不同 N、P 双因子限制下,海洋卡盾藻的生长曲线如图 1。I 组藻细胞生长明显优于其他组($P < 0.01$),接种后第 4 天进入对数生长期,而且细胞密度一直保持持续增长,直至第 22 天才进入稳定生长期。其他组藻细胞的生长趋势相近($P > 0.05$),接种后数天藻细胞一直生长缓慢,第 10 天左右进入对数生长期,第 19 天后进入稳定生长期,稳定生长期各组细胞密度相差不大,而且明显低于 I 组。

图 2 显示了不同 N、P 浓度条件下,海洋卡盾藻的最大比生长率以及前 19d 平均比生长率。最大比生长率能反映藻细胞生长的最大潜力;而前 19d 的平均比生长率则可反映细胞在进入稳定生长期前的一段时间内(19 ~ 22d),藻细胞平均生长潜力。I 组的最大比生长率明显高于其他各组($P < 0.01$),可达 $0.788d^{-1}$,而且接种后第 2 天比生长率就达到最大值;而其他各组的最大比生长率相差不大,出现时间也延迟至接种后 10d 左右。虽然 I 组前 19d 的平均比生长率仅略高于其他组($P > 0.05$),但直至第 22 天,细胞数量仍保持持续增长(图 1),致使该组稳定生长期细胞密度远远高于其他各组。

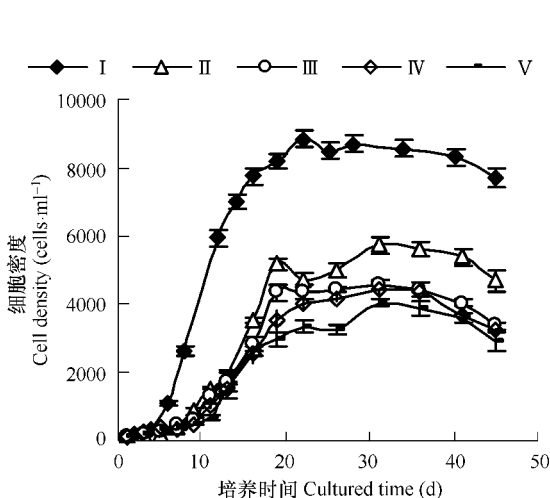


图 1 海洋卡盾藻在不同 N、P 浓度下的生长曲线

Fig. 1 Growth of *Chattonella marina* under different N and P concentrations

各组 N、P 浓度见表 1 the same Table 1

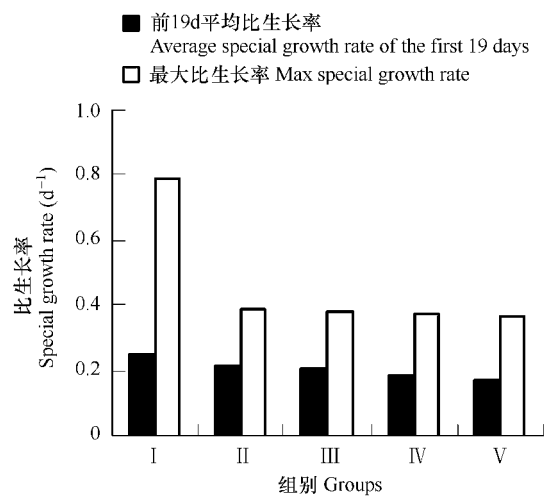


图 2 海洋卡盾藻在不同 N、P 浓度下的比生长率

Fig. 2 Special growth rate of *Chattonella marina* under different N and P concentrations

各组 N、P 浓度见表 1 the same Table 1

2.2 N、P 单因子限制对海洋卡盾藻生长的影响

N 限制明显影响卡盾藻的生长(图 3a),N1 ~ N4 各 N 试验组生长态势明显劣于 C 组和各 P 限制组($P < 0.01$),甚至还劣于 N、P 双因子限制试验组(图 1)。具体表现为迟滞期较长、稳定期细胞密度降低、最大比生长率和平均比生长率降低(图 3a,图 4)。P 限制组和 C 组前 12d 的生长趋势基本一致,但第 13 天左右各 P 限制组细胞开始进入稳定生长期,而 C 组细胞仍保持持续增长,从而导致 C 组最高细胞密度较高(图 3b)。P 限制组的最大比生长率略低于 C 组,而前 19d 的比生长率则相差不大(图 4)。此外,结果还表明,N、P 单因子极度限制(N3、N4 以及 P3、P4 组)和中度限制(N1、N2 以及 P1、P2 组)对卡盾藻生长的影响差别不大($P > 0.05$)。

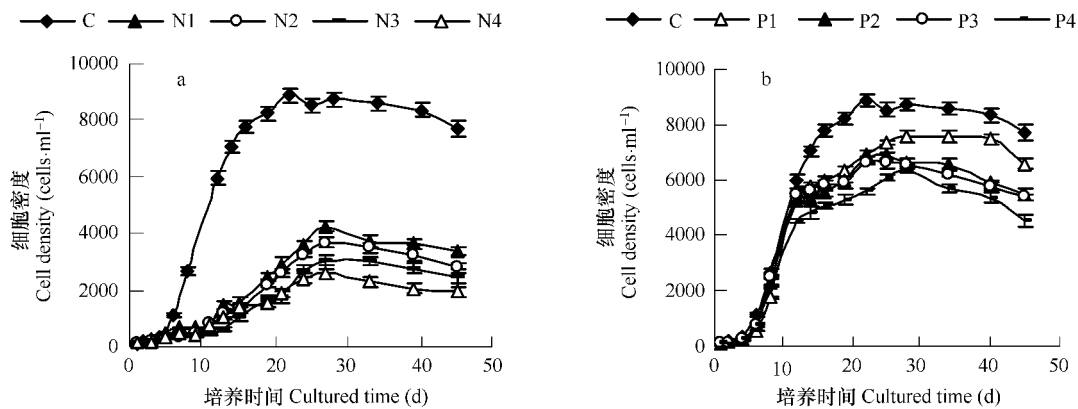


图3 N、P 限制条件下海洋卡盾藻的生长曲线

Fig. 3 Growth of *Chattonella marina* under N limitation and P limitation

a: N 限制条件下海洋卡盾藻的生长曲线, b: P 限制条件下海洋卡盾藻的生长曲线 a: Growth of *Chattonella marina* under N limitation, b: Growth of *Chattonella marina* under P limitation; 各组 N、P 浓度见表 2 the same Table 2

3 讨论

营养盐含量及其比例被认为是影响浮游植物生长和种群竞争的重要因素^[9,10]。一般认为,硅藻对 Si 和 N 的需求较高,而 P 和 N:P 则对鞭毛藻类的种群变动起着重要作用^[11~13,18]。适应于海洋微藻生长的 N:P 为 16:1 (Redfield 比值)^[19],许多微藻生长的适宜 N:P 也在 10~20 范围内,但不同的微藻表现的 N、P 需求特征不同^[20]。微小亚历山大藻适应的 N:P 范围为 15~25, P 限制明显抑制其生长^[21]; Escaravage 等通过围格实验也证实,随着 P 浓度的上升、N:P 值的下降,甲藻、棕囊藻等鞭毛藻类取代硅藻占据优势^[22];而在大亚湾海域, P 水平的高低是决定甲藻等鞭毛藻类的数量变化的重要因素^[18]。

与其他鞭毛藻类不同,卡盾藻对 N 的需求较高, N 限制能明显抑制其生长。在各 N 限制组(N1~N4 组), 虽然 N 含量分别与相应的 N、P 浓度试验组(Ⅱ~Ⅴ)相同,但由于 N:P 较低,海洋卡盾藻生长远远劣于相应的 N、P 浓度组。同时, N 也是海洋卡盾藻赤潮发生的重要的物质基础。齐雨藻等对 1991 年 3 月发生在南海大鹏湾的海洋卡盾藻赤潮成因进行分析,结果也说明大量营养盐尤其是硝酸盐浓度的增加是海洋卡盾藻赤潮形成的基础^[5]。此外,李涛等通过对 2003 年 8 月发生在大亚湾海域的锥状斯氏藻和海洋卡盾藻混合赤潮进行了调查,发现海洋卡盾藻赤潮爆发前 DIN 为 $296.8 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, DIP 为 $18.6 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$,但海洋卡盾藻赤潮爆发后大量营养盐被消耗, DIN 下降到 $28 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, DIP 也有所下降,但下降幅度远小于 DIN^[7],说明海洋卡盾藻对 N 的需求大于 P。

海洋卡盾藻能够利用磷酸盐等 P 源,而且能以正磷酸盐的形式在细胞内储存 P 源,形成 P 库,使其可利用体内储存的 P 源进行代谢,这也有利于其在营养物质缺乏的水体中与硅藻竞争^[23]。本实验中, P 限制的作用不甚明显,可能是因为实验用的藻未经 P 饥饿培养,卡盾藻细胞内储存的 P 源能维持细胞在 P 限制条件下的生长。

本研究是使用一次性培养,而且在较小的三角瓶中进行实验,实验时间长达 45d。在这种条件下,营养盐

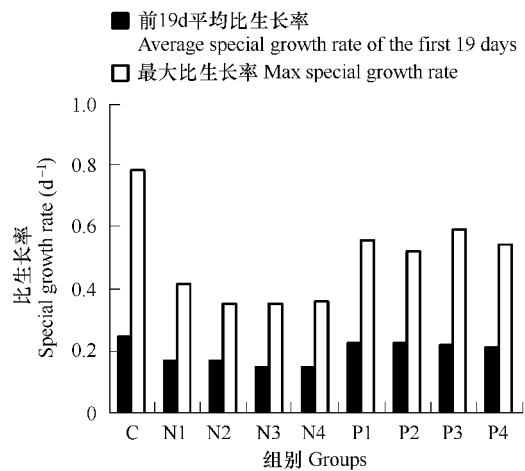


图4 海洋卡盾藻在 N、P 限制下的比生长率

Fig. 4 Special growth rate of *Chattonella marina* under N limitation and P limitation

各组 N、P 浓度见表 2 the same Table 2

很容易被藻类吸收,在实验后期难以避免出现营养盐耗竭;而且也会造成一定的瓶效应。因此,实验结果只能在一定程度上反映海洋卡盾藻对营养盐的需求,尚不能与自然海区的营养盐状况相吻合。虽然如此,但实验结果还是在一定程度上显示海洋卡盾藻对 N 限制的敏感性及其对 P 限制的适应性。

本研究所设置的营养盐浓度是模拟了大亚湾近岸养殖内湾海水中 N、P 水平,结果显示海洋卡盾藻比生长率和稳定期细胞密度均随 N、P 浓度的减小而下降,说明在自然海水营养水平下,营养盐限制对海洋卡盾藻生长具有一定影响。但在沿岸养殖区,由于养殖区本身污染和地表径流所带来的面源污染,营养盐补充十分及时,营养盐限制状况较少出现。特别是近年来海域 N 污染加剧,使卡盾藻这种对 N 限制敏感的有害赤潮生长不再受到限制,为卡盾藻种群增殖、赤潮爆发提供了丰富的物质基础,使其具备了大量增殖并爆发赤潮的能力,同时这也是我国沿海近年来卡盾藻赤潮发生频率迅速上升的重要原因。

随着国际海运业的发展,各种船舶奔忙于世界各个港口。船舶在纳入压舱水时,许多海洋生物也随压舱水一起进入压载舱,当船舶抵港后,其他海域的外来生物随着压舱水的排放,散布到周围水体中。压舱水是海洋生物外来种入侵、同时也是有毒赤潮生物扩散的重要途径。广东沿海海洋卡盾藻赤潮发生的大鹏湾和大亚湾正好分别位于两个大型国际港口深圳港和惠州港所在地,外来物种生态入侵风险较大。因此,控制由远洋运输业所引起的外来生物种生态入侵,也是防止外来有害赤潮生物赤潮发生的重要途径。

References:

- [1] Anderson D M. Toxic algal blooms and red tides: a global perspective. In: Okaichi T, Anderson D M, Nemoto T eds. Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology. New York: Elsevier, 1989. 11—16.
- [2] Hara Y, Doi K, Chihara M. Four new species of *Chattonella* (Raphidophyceae, Chromophyta) from Japan. Jpn. J. Phycol., 1994, 42: 407—420.
- [3] Tiffany M A, Barlow S B, Matey V E, et al. *Chattonella marina* (Raphidophyceae), a potentially toxic alga in the Salton Sea, California. Hydrobiology, 2001, 466:187—194.
- [4] Landsberg J H. The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. Rev. Fish. Sci., 2002, 10: 113—390.
- [5] Qi Y Z, Hong Y, Lu S H, et al. Outbreak of *Chattonella marina* red tide and its relations to ecological parameters in Dapeng Bay, South China Sea. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1994, 25(2):132—137.
- [6] Jiao X Y, Guo H. Twice *Chattonella marina* red tide occurred in the north of the Yellow Sea of China. Marine Environ. Sci., 1996, 15(3):41—45.
- [7] Li T, Liu S, Huang L M, et al. Studies on phytoplankton community change at Daya Bay during a red tide. Journal of Tropical Oceanography, 2005, 24(3):18—24.
- [8] Wang Z H, Qi Y Z, Chen J F, et al. Population dynamics of *Chattonella* in spring in Daya Bay, the South China Sea and the cause of its blooms. Acta Hydrobiologica Sinica, 2006, 30(4):394—398.
- [9] Flynn J K. How critical is the critical N:P ratio? J. Phycol., 2002, 38: 961—970.
- [10] Maguer J F, Wafar M, and Madec C, et al. Nitrogen and phosphorus requirements of an *Alexandrium minutum* bloom in the Penzi estuary, France. Limnol. Oceanogr., 2004, 49:1108—1114.
- [11] Hodgkiss I J, Ho K C. Are changes in N:P ratios in coastal water key to increase red tide blooms? Hydrobiology, 1997, 352: 141—147.
- [12] Hodgkiss I J, Lu S H. The effects of nutrients and their ratios on phytoplankton abundance in Junk Bay, Hongkong. Hydrobiology, 2004, 512: 215—229.
- [13] Yutaka H, Miyahara K, Nagai S, et al. Relationships between the dominant phytoplankton and DIN:DIP ratios in Osaka Bay and Harima-Nada. Nippon Suisan Gakkaishi, 1998, 64(2): 243—248.
- [14] Imai I, Itakura S, Itoch K. Life cycle strategies of red tide causing flagellate *Chattonella* (Raphidophyceae) in the Seto Inland Sea. Mar. Pol. Bull., 1991, 23:165—170.
- [15] Imai I, Yamaguchi M, Watanabe M. Ecophysiology, life cycle, and bloom dynamics of *Chattonella* in the Seto Inland Sea, Japan. In: Anderson D M, Cembella A D, Hallegraeff G M eds. Physiological Ecology of Harmful Algal Bloom. Berlin: Springer-Verlag, 1998. 95—112.
- [16] Jia X P, Cai W G, Lin Q. The effects of major pollutions on mariculture and fishery resource enhancement along the coastal waters of China. Journal of Fishery Science of China, 1997, 4(4):78—81.
- [17] Sun J, Ning X R. Marine Phytoplankton Specific Growth rate. Advances in Earth Science, 2005, 20(9):939—945.

- [18] Wang Z H, Qi Y Z, Chen J F, *et al.* Phytoplankton abundance, community structure and nutrients in cultural areas of Daya Bay, South China Sea. *Journal of Marine Systems*, 2006, 62: 85—94.
- [19] Redfield A C, Ketchum B H, Richards A. The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill M N ed. *The sea*. Vol. 2. New York: Interscience, 1963. 26—27.
- [20] Riegman R. Nutrient related selection mechanisms in marine phytoplankton communities and the impact of eutrophication on the planktonic foodweb. *Wat. Sci. Technol.*, 1995, 32:63—75.
- [21] Ignatiades L, Gotsis-Skretas O, Metaxatos A. Field and culture studies on the ecophysiology of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* (Halim) present in Greek coastal waters. *Harmful Algae*, 2007, 6: 153—165.
- [22] Ecaravage V, Prins T C, Smaal A C, *et al.* The response of phytoplankton communities to phosphorus input reduction in mesocosm experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1996, 198:55—79.
- [23] Kimura T, Watanabe M. Phosphate metabolism during diel vertical migration in the raphidophycean alga, *Chattonella*. *Journal of Applied Phycology*, 1999, 11: 301—311.

参考文献:

- [5] 齐雨藻, 洪英, 吕颂辉, 等. 南海大鹏湾海洋褐胞藻赤潮及其成因. *海洋与湖沼*, 1994, 25(2):132~137.
- [6] 矫晓阳, 郭皓. 中国北黄海发生的两次海洋褐胞藻赤潮. *海洋环境科学*, 1996, 15(3):41~45.
- [7] 李涛, 刘胜, 黄良民, 等. 大亚湾一次赤潮生物期间浮游植物群落变化研究. *热带海洋学报*, 2005, 24(3):18~24.
- [8] 王朝晖, 齐雨藻, 陈菊芳, 等. 大亚湾春季卡盾藻种群动态及其赤潮成因分析. *水生生物学报*, 2006, 30(4):394~398.
- [16] 贾晓平, 蔡文贵, 林钦. 我国沿海水域的主要污染问题及其对海水增殖的影响. *中国水产科学*, 1997, 4(4):78~81.
- [17] 孙军, 宁修仁. 海洋浮游植物群落的比生长率. *地球科学进展*, 2005, 20(9):939~945.