

磷酸盐胁迫对造礁石珊瑚共生虫 黄藻光合作用的影响

时 翔^{1,2,3}, 谭烨辉^{1,2}, 黄良民^{1,*}, 黄小平¹, 李元超^{1,2,3}, 董志军^{1,2,3}

(1. 中国科学院南海海洋研究所, 广东 广州 510301; 2. 中国科学院海南热带海洋生物实验站, 海南 三亚 572000;
3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:以佳丽鹿角珊瑚(*Acropora pulchra*)和多孔鹿角珊瑚(*Acropora millepora*)两种造礁石珊瑚为材料研究磷酸盐浓度对共生虫黄藻光合作用的影响。研究表明,佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)和多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)在对照组磷酸盐浓度下,共生虫黄藻的叶绿素荧光参数 F_v/F_m 值处于稳定状态,在 $15\mu\text{mol/L}$ 和 $30\mu\text{mol/L}$ 磷酸盐浓度下,虫黄藻的 F_v/F_m 值很快受到抑制,分别经过 2d 和 5d 开始慢慢恢复,但是最终只能恢复到比对照组较低的水平。同时两种珊瑚的共生虫黄藻密度也有所降低,尤其佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)降低更加明显, $15\mu\text{mol/L}$ 和 $30\mu\text{mol/L}$ 浓度下共生虫黄藻密度分别比对照组下降 5.59% 和 14.69%。因此,佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)和多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)最大可以忍受 $30\mu\text{mol/L}$ 的磷酸盐浓度,但是在 $30\mu\text{mol/L}$ 浓度的耐受范围内,随着磷酸盐浓度的不断提高,珊瑚共生虫黄藻 F_v/F_m 值显著下降,珊瑚共生虫黄藻密度显著降低。

关键词:磷酸盐胁迫; 鹿角珊瑚; F_v/F_m 值; 共生虫黄藻密度;

文章编号:1000-0933(2008)06-2581-06 中图分类号:Q143, Q178, Q945, Q948 文献标识码:A

Effects of phosphate stress on the photosynthesis of symbiotic algae on the hermatypic corals

SHI Xiang^{1,2,3}, TAN Ye-Hui^{1,2}, HUANG Liang-Min^{1,*}, HUANG Xiao-Ping¹, LI Yuan-Chao^{1,2,3}, DONG Zhi-Jun^{1,2,3}

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

2 Tropical Marine Biological Research Station in Hainan, Chinese Academy of Sciences, Sanya 572000, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2581 ~ 2586.

Abstract: Two species of *Acropora* corals (*A. pulchra* and *A. millepora*) were used to study the effects of phosphate stress on the photosynthesis of symbiotic algae. The F_v/F_m of the symbiotic algae was stable at the control level of phosphate concentration, but was depressed at under $15\mu\text{mol/L}$ and $30\mu\text{mol/L}$ of phosphate during the initial culture state compared with the control, and then increased after 2 and 5 days respectively, but to lower levels than that of the control. The density of the symbiotic algae at $15\mu\text{mol/L}$ and $30\mu\text{mol/L}$ concentration 5.59% and 14.69%. The symbiotic algae of *A. pulchra* and *A. millepora* were able tolerate phosphate concentration $< 30\mu\text{mol/L}$, but their F_v/F_m and density were reduced significantly.

基金项目:国家基金面上资助项目(40576052, 40676092); 中国科学院方向性资助项目(KSCX2-SW-132)

收稿日期:2007-03-19; **修订日期:**2007-11-07

作者简介:时翔(1982~),男,江苏常州人,硕士生,主要从事海洋生态学研究. E-mail: dumbo@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hlm@scsio.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40576052, 40676092) and Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-132)

Received date: 2007-03-19; **Accepted date:** 2007-11-07

Biography: SHI Xiang, Master candidate, mainly engaged in marine ecology. E-mail: dumbo@126.com

Key Words: phosphate stress; *Acroporidae*; Fv/Fm ; the density of the symbiotic algae

造礁石珊瑚作为海洋珊瑚礁生态系统的主要建造者,与其共生的虫黄藻是典型的互利共生关系,虫黄藻利用珊瑚虫产生的代谢和排泄的废物和 CO_2 等,而珊瑚虫的主要能源则靠共生虫黄藻的光合作用提供^[1]。珊瑚的正常生长需要一定的条件,包括适当的温度、良好的水质以及充足的光照等^[2]。珊瑚白化是指珊瑚失去或减少共生虫黄藻或它们的色素,或同时失去共生虫黄藻和色素而变白的现象。伴随着珊瑚白化的过程,共生虫黄藻的光合作用效率也逐渐降低^[3~5]。国内外的专家学者,已经对环境因子对珊瑚的影响做了研究。Costa 等对位于巴西 Bahia 州北部海岸将近 20km 的珊瑚礁进行了 15a 的研究。受城市化进程带来的污水所污染的珊瑚礁海区的营养盐浓度超过其他普通海区的 10 倍,并且具有高活性的有机物和细菌活性,以及高密度的大型海藻和异养型生物。这些大型海藻的大量繁殖,导致珊瑚接受到的光照减少,影响了珊瑚的生存与繁殖^[6]。国内做这方面研究的比较少。朱葆华等在通过形态观察和显微镜计数研究了 24h 内温度、缺氧、氨氮和硝氮对三亚湾的鹿角、钮扣、茉莉石 3 种珊瑚的影响。他们的结果表明随着温度的升高和溶氧的降低,3 种珊瑚释放的共生虫黄藻数目均逐渐增多,白化程度加重^[5]。

叶绿素 a 荧光是指叶绿素分子(PS II 天线系统)吸收光量子(主要指蓝光和红光)后,由受激态通过再发射而产生的一种主要光信号^[6~8]。它的强度与叶绿素 a 激发分子的浓度成正比^[9]。叶绿素荧光诱导动力学又称 Kautsky 效应,是指把经过暗适应的叶片,叶绿体或者藻类置于一适当的激发光下,就能诱导产生 Kautsky 效应。 F_0 指初始荧光,是在暗适应状态下,当 PS II 的所有反应中心处于完全开放状态并且所有的非光化学过程处于最小时的荧光产量。 F_m 指最大荧光,是指暗适应状态下当 PS II 的所有反应中心处于完全关闭状态并且所有的非化学过程处于最小时的荧光产量。 F_v 是指暗适应状态下当所有的非光化学过程处于最小时的最高可变荧光, $F_v = F_m - F_0$ 。 F_v/F_m 值是 PS II 的最大光化学量子产量,或者称为开放的 PS II 反应中心捕获激发能的效率,是个稳定的研究植物胁迫反应常用的参数。 F_v/F_m 值降低表示胁迫使 PS II 受到伤害,降低了 PS II 原初光能转化效率,使 PS II 潜在活性中心受损,光合作用原初反应过程受到抑制^[10~12]。

三亚湾鹿回头半岛的珊瑚礁属于岸礁,这里是海南岛珊瑚岸礁发育非常典型和研究程度最高的珊瑚礁岸段,珊瑚以鹿角珊瑚科(*Acroporidae*)、杯形珊瑚科(*Pocilloporidae*)和滨珊瑚科(*Poritidae*)等为主^[13~15]。随着旅游活动的增多以及人口的不断增长,已经给三亚湾的生态环境带来了一定的影响,特别是外源输入的增加。三亚湾海区磷酸盐平均浓度并不大,秋季平均为 $0.17 \mu\text{mol/L}$,冬季平均为 $0.27 \mu\text{mol/L}$ 。但是河口等近岸水域的磷酸盐浓度却远远超过这个平均水平,比如三亚河口达到 $2.05 \mu\text{mol/L}$ ^[16]。在一定水文动力条件下,磷酸盐很可能扩散到附近的珊瑚,所以本实验就是磷酸盐胁迫下模拟培养该海区的两种鹿角珊瑚,通过观察测定珊瑚共生虫黄藻光合作用叶绿素荧光参数,和共生虫黄藻密度的变化来间接反映鹿角珊瑚对磷酸盐胁迫的作出的响应。

1 实验准备与实验方法

1.1 材料与方法

实验所用的鹿角珊瑚采自三亚湾鹿回头海域。本实验主要是采用室内水族箱模拟培养鹿角珊瑚,实验室位于中国科学院海南省热带海洋生物实验站。

磷酸盐胁迫实验就是在三套水族箱系统中进行的,即一个对照组, $1 \mu\text{mol/L}$, 两个实验组, 浓度分别为 15 、 $30 \mu\text{mol/L}$ 。实验条件都控制在 26°C , 光照 12h ($9:00 \sim 21:00$), 每天上午, 下午和晚上各取样 1 次。实验期间, 对照组与两个添加磷酸盐实验组磷酸盐浓度变化如图 1。实验采用了佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)和多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)两种造礁石珊瑚作为研究对象。

1.3 实验方法

1.3.1 共生虫黄藻光合作用的表示方法

本实验用 PS II (光系统 II) 的最大光化学效率 F_v/F_m 值由样品经过 20min 的暗适应后, 用德国 Walz 公

司生产的超便携调制荧光仪 (MINI-PAM) 进行测定, F_v/F_m 值可以在 MINI-PAM 的液晶显示屏上直接读出^[17]。

1.3.2 鹿角珊瑚共生虫黄藻密度的计算

用过滤海水冲刷鹿角珊瑚的 2~3 分支, 用血球计算法计算冲洗后海水中的共生虫黄藻的总数量, 然后用锡箔纸法计算冲洗的这几个珊瑚分支的总表面积, 计算该珊瑚样品的共生虫黄藻的密度^[18]。

1.4 数据处理

试验数据用 Excel 2003 处理, 用 Sigmaplot 10.0 作图, 用 SPSS 11.0 进行显著性比较。

2 结果与分析

2.1 磷酸盐胁迫对佳丽鹿角珊瑚 (*A. pulchra*) 共生虫黄藻的 F_v/F_m 值的影响

下午, 晚上和早上的结果可以看出, 对照组的 F_v/F_m 值处于稳定状态, 而实验组 1 和 2 的 F_v/F_m 值在添加磷酸盐后, 很快受到了抑制, 在 24h 内 F_v/F_m 值降低到 0.7 以下, 并且在 48h 内都处于较低的水平; 随着时间的增加, F_v/F_m 值逐渐恢复到大于 0.7 的水平, 但是仍然比正常水平要低 (图 2)。经过 t 检验, 对照组与实验组 1 和 2 之间 F_v/F_m 值的差异显著 ($P < 0.05$), 但是实验组 1 和 2 之间差异不显著 ($P > 0.05$)。

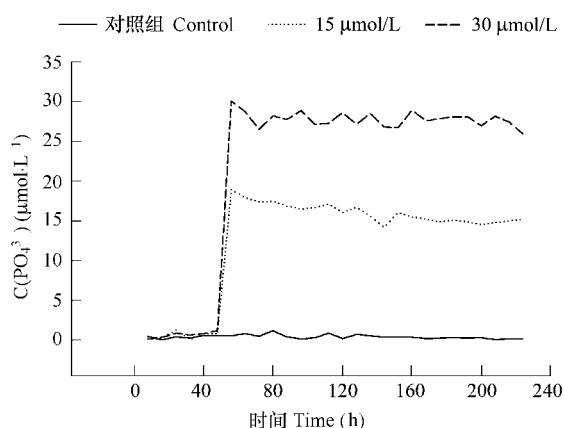


图 1 各组磷酸盐浓度随时间变化曲线

Fig. 1 Concentrations of phosphate over time for the experimental and control groups

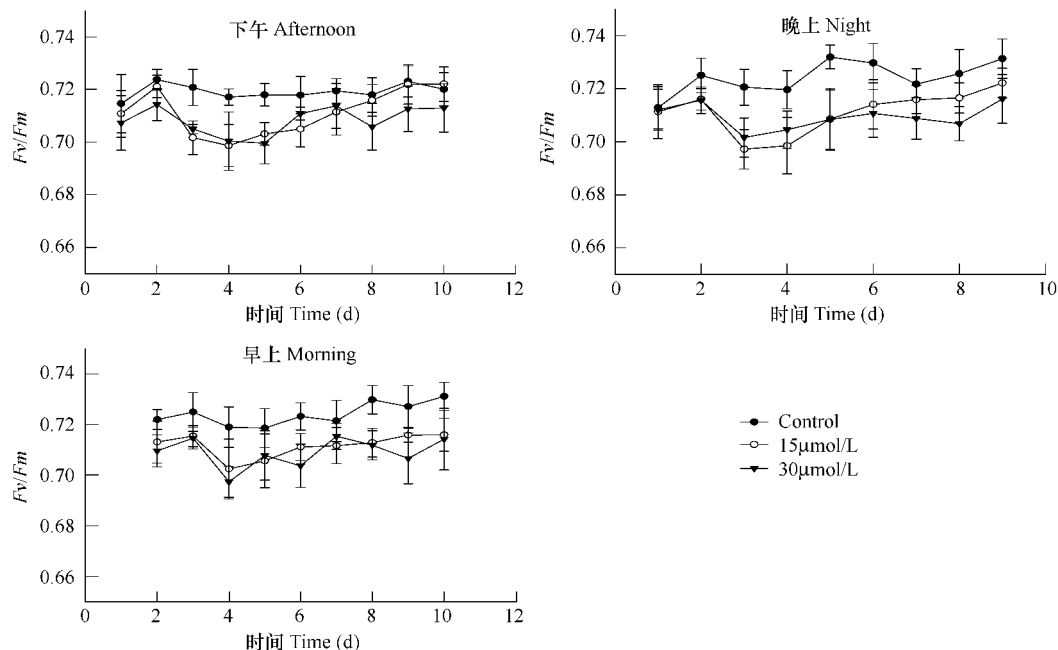


图 2 各磷酸盐浓度梯度下 F_v/F_m 值随时间的变化曲线 (*A. pulchra*)

Fig. 2 Time curves of F_v/F_m under different phosphate concentration (*A. pulchra*)

实验结束后, 对照组与实验组佳丽鹿角珊瑚 (*A. pulchra*) 共生虫黄藻密度变化如图 3。通过对比各组的佳丽鹿角珊瑚 (*A. pulchra*) 共生虫黄藻密度可以发现, 实验组 1 的共生虫黄藻密度为 $2.70 \times 10^{-6} \text{ ind/cm}^2$, 比对照组 $2.86 \times 10^{-6} \text{ ind/cm}^2$ 仅仅小了 5.59%, 而实验组 2 组的共生虫黄藻密度为 $2.44 \times 10^{-6} \text{ ind/cm}^2$, 比对照组密度小了 14.69% 左右。

2.2 磷酸盐胁迫对多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)共生虫黄藻的 F_v/F_m 值的影响

从图4可以看出,对多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)来说,对照组的 F_v/F_m 值处于稳定状态,而实验组1和2的 F_v/F_m 值在添加磷酸盐后受到的抑制现象更加明显,实验组1下午的 F_v/F_m 值在24h内降低到小于0.7的水平,然后逐渐恢复。而实验2下午的 F_v/F_m 值在48h内下降到最低的水平,持续5d内都处于较低的水平;实验组1和2晚上的 F_v/F_m 值结果显示,在处理后24h内处于较低的水平;实验组1早上的 F_v/F_m 值在24h内降低到小于0.7的水平,而实验组2早上的 F_v/F_m 值在24h内下降到最低的水平,然后在4d内都处于较低的水平(图4)。经过 t 检验后,对照组、实验组1和2之间 F_v/F_m 值的差异显著($P < 0.05$)。

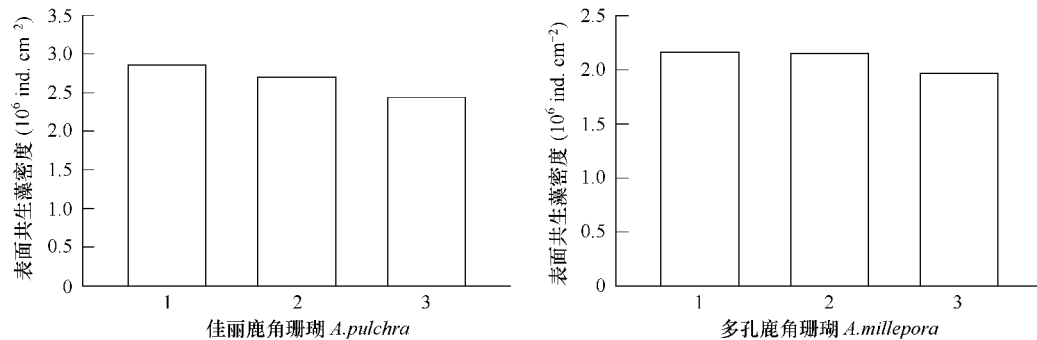


图3 实验结束,不同磷酸盐浓度下共生虫黄藻的密度

Fig. 3 The density of the symbiotic algae under different phosphate concentrations after this experiment

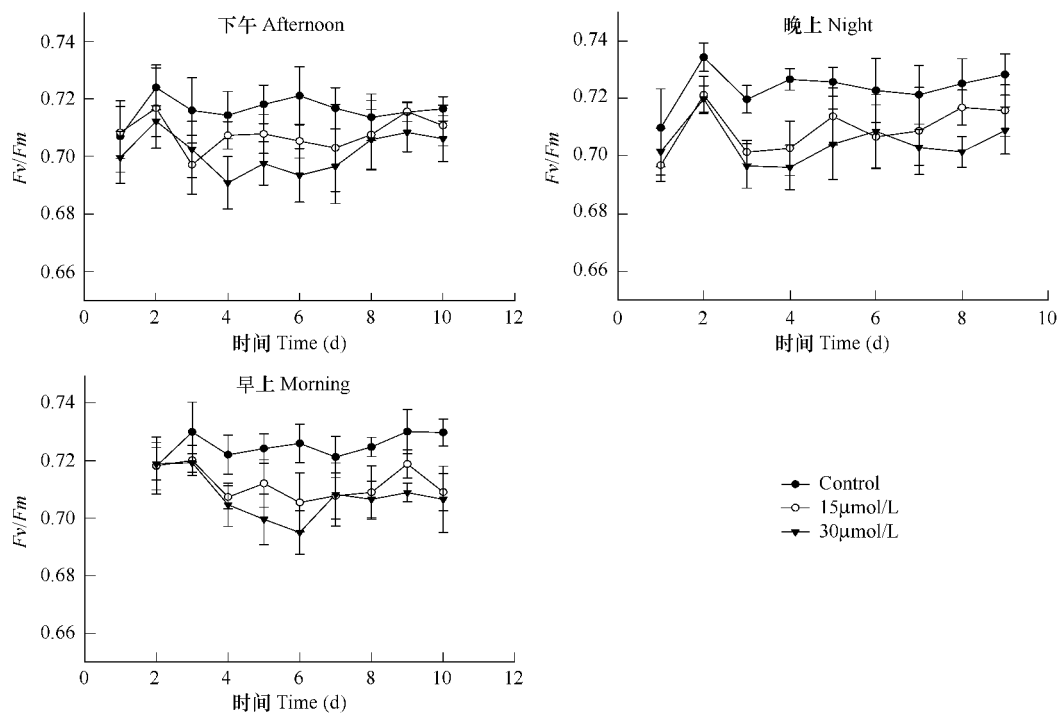


图4 各磷酸盐浓度梯度下 F_v/F_m 值随时间的变化曲线(*A. millepora*)

Fig. 4 Time curves of F_v/F_m under different phosphate concentration (*A. millepora*)

实验结束后分别测定了的多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)共生虫黄藻密度(图3)。实验组1的多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)共生虫黄藻密度为 2.15×10^{-6} ind/cm², 比对照组 2.16×10^{-6} ind/cm² 仅仅小0.46%, 而实验组的共生虫黄藻密度为 1.97×10^{-6} ind/cm², 比对照组小8.80%左右。

3 讨论

实验结果表明,两种鹿角珊瑚共生虫黄藻均可以耐受不超过 $30\mu\text{mol/L}$ 的磷酸盐浓度,在这一浓度范围内,随着磷酸盐浓度提高,会使共生虫黄藻的叶绿素荧光参数发生变化,最明显的表现就是 F_v/F_m 值受到了抑制,其次就是共生虫黄藻的密度降低。虽然同是鹿角珊瑚,佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)和多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)对磷酸盐的耐受力也有所不同,主要表现为,在 F_v/F_m 值受到了抑制后,两种珊瑚的 F_v/F_m 值恢复程度与恢复时间的不同。从下午、晚上和早上的结果可以看出,佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)在磷酸盐胁迫后受到的抑制程度较小,恢复的时间也短,最终恢复的程度也比较高。而从虫黄藻密度来说,佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*)的共生虫黄藻密度降低的程度却比多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)要降低的程度稍微大一点,这可能是由于两种珊瑚共生虫黄藻的种类差异,也可能两种珊瑚不同的适应机理有关,佳丽鹿角珊瑚(*A. pulchra*) F_v/F_m 值恢复较快,可以很快达到一定的光合作用,即使失去的共生藻类多,也满足共生系统正常生长发育。而多孔鹿角珊瑚(*A. millepora*)由于 F_v/F_m 值恢复慢,光合效率降低,但是失去的虫黄藻数量少,刚好可以弥补 F_v/F_m 值恢复慢而造成的固定物质能量减少这一损失。由此,看出珊瑚对环境胁迫有不同的适应机制,在不同的环境压力下,总能找到适合自己的最佳生存方式。总之,在一定的磷酸盐浓度范围内,磷酸盐胁迫对造礁石珊瑚的影响是可以恢复的,但是可能无法恢复到原来的状态。

20 世纪中期的的大量研究指出,磷酸盐浓度对珊瑚藻生长的影响,其研究结果指出磷酸盐浓度的大量提高明显的抑制了珊瑚虫和软体动物的钙化作用^[19~22]。Donald 等就曾在堡礁附近的一块珊瑚礁区做了提高总 N 和总 P 浓度对珊瑚礁生长的影响的研究,结果表明长期的 $2\mu\text{mol/L}$ 的磷酸盐浓度和 $20\mu\text{mol/L}$ 的高总 N 浓度下,抑制了超过 50% 的珊瑚虫的钙化作用,这主要原因归结于高磷酸盐浓度^[23]。McClanahan 等在伯利兹城的 Glover 礁所进行的关于无机磷酸盐与有机物质在控制珊瑚礁群落方面的交互作用的研究中也指出,在实验过程中没有对珊瑚礁产生致死的影响^[24]。

珊瑚的共生虫黄藻属于共生甲藻属(*Symbiodinium* sp.)的不同种^[25~27]。高等植物和藻类的 PS II 是对环境胁迫比较敏感的部位,因为一般认为环境胁迫的第一个作用位点就是 PS II 复合体和 PS II 的反应中心^[28~30]。韩志国等研究了环境胁迫对两种海洋浮游植物单角刺藻(*Chaetoceros gracilis*)和小球藻(*Chlorella minutissima*)的叶绿素荧光的影响。不同的是,他使用的环境胁迫是盐度胁迫与热胁迫。盐度胁迫实验的结果表明,盐度带来的渗透胁迫导致叶绿素荧光参数法发生明显变化,且随着盐度梯度的增大而降低。热胁迫实验表明热胁迫可以使单角刺藻和小球藻的 PS II 光合活性下降,表现就是 F_v/F_m 值随着温度的升高而降低。这与本次的实验的结果也是相符的。

本文在磷酸盐胁迫对造礁石珊瑚共生虫黄藻光合作用影响的研究还仅仅是一个初步结果,还有大量更深入的研究需要做,比如磷酸盐对造礁石珊瑚共生虫黄藻 PS II 的作用机理等。另一个重要的研究内容是探讨胁迫影响的珊瑚,如果回到自然最佳环境状态中,经过长期观测后,是否恢复到胁迫前状态,需要多长的时间恢复到原来的状态。

References:

- [1] Muscatine L. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. In: Dubinsky Z ed. Ecosystems of the world; coral reefs. Elsevier Amsterdam, 1990. 75—87.
- [2] Yentsch C S, Yentsch C M, Cullen J J, et al. Sunlight and water transparency: Cornerstones in coral research. J Exp Mar Biol Ecol, 2002, 268: 171—183.
- [3] Hoegh-Guldberg O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. Mar. Freshw. Res, 1999, 50: 839—866.
- [4] Zhu B H, Wang G C. Effects of temperature, hypoxia, ammonia and nitrate on the bleaching among three coral species. Chinese Science Bulletin, 2004, 49(17): 1743—1748.
- [5] Goedheer J. C. Fluorescence in relation to photosynthesis. Ann Rev Plant Physiol, 1972, 23: 87—112.
- [6] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis, The Basis. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 42: 313—349.
- [7] Krause G H, Weis E. The photosynthetic apparatus and chlorophyll fluorescence, An introduction. In: Lichtenthner H K ed. Application of

chlorophyll fluorescence. Kluwer Academic Publishers, 1988. 3 — 11.

- [8] Chen Y Z, Li X P. The application of chlorophyll fluorescence technique in the study of responses of plants to environmental stresses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995, 3(4): 79 — 86.
- [9] Rohacek K, Bartak M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters and some applications. *Photosynthetica*, 1999, 37(3): 339 — 363.
- [10] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444 — 448.
- [11] Bjorkman O. High-irradiance stress in higher plants and interaction with other stress factors. *Prog Photosyn Res.*, 1987, 4: 11 — 18.
- [12] Costa Jr O S, Leão Z M A N, *et al.* Attrill, Nutrification impacts on coral reefs from northern Bahia, Brazil. *Hydrobiologia*, 2000, 440: 307 — 315.
- [13] Zhang Q M. The biodiversity of coral reefs of Luhuitou of Sanya in danger. *Science News*, 2003, 9: 24 — 25.
- [14] Zhao X, Chen X S, Zhen F. Development of the coral reefs and Tombolo of Luhuitou Peninsula, Sanya City, Hainan Province. *Quaternary Sciences*, 1999, 2(1): 48 — 58.
- [15] Zou R L, Ma J F. A preliminary study on the vertical zonation of the coral reef of Hainan Island. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 1966, 8(2): 153 — 162.
- [16] Zhou W H, Wang H K, Dong J D. Phytoplankton and bacterial biomass and their relationship with the environmental factors in autumn and winter in the Sanya Bay, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2635 — 2639.
- [17] Marsh J A. Primary productivity of reef-building calcareous red algae. *Ecology*, 1970, 51: 255 — 265.
- [18] Simkiss K. Phosphates as crystal poisons of calcification. *Biol. Rev.*, 1964, 39: 487 — 505.
- [19] Yamazato K. Calcification in a solitary coral, *Fungia scutaria*, Lamarck, in response to environmental factors. *Bull. Sci. Eng. Div. Univ. Ryukyus, Math. Nat. Sci.*, 13: 59 — 122.
- [20] Wilbur K M, Simkiss K. Calcified shells, In: M. Florkin and E. H. Stotz, eds. *Comprehensive Biochemistry*, 1968, 26: 229 — 295.
- [21] Lambert A E. Measurement of alizarin deposited by coral. *Proc. Int. (2nd). Coral Reef Symp. (Brisbane)*, 1974, 2: 241 — 244.
- [22] Donald W Kinse, Peter J, Davies. Effects of Elevated Nitrogen and Phosphorus on Coral Reef Growth. *Limnology and Oceanography*, 1979, 24(5): 935 — 940.
- [23] McClanahan T R, Steneck R S. Interaction between inorganic nutrients and organic matter in controlling coral reef communities in Glovers Reef Belize. *Marine Pollution Bulletin*, 2005, 50: 566 — 575.
- [24] Blank R J, Trench R K. Speciation and symbiotic dinoflagellates. *Science*, 1985, 229: 656 — 658.
- [25] Santos S R, Taylor D J, Kinzie R A, *et al.* Molecular phylogeny of symbiotic dinoflagellates inferred from partial chloroplast large sub-unit (23S)-rDNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*, 2002, 23: 97 — 111.
- [26] Rowan R, Knowlton N. Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. *Proc Natl Acad Sci USA.*, 1995, 92: 2850 — 2853.
- [27] Berry J A, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu Rev Plant Physio.*, 1980, 31: 491 — 543.
- [28] Aro E-M, Virgin I, Anderson b. Photoinhibition of photosystem II Inactivation, protein damage and turnover. *BBA.*, 1993. 113 — 143.
- [29] Baker N R. A possible role for photosystem II environment perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant*, 1992, 81: 563 — 570.

参考文献:

- [4] 朱葆华, 王广策, 黄勃, 等. 温度、缺氧、氨氮和硝氮对 3 种珊瑚白化的影响. *科学通报*, 2004, 49(17): 1743 ~ 1748.
- [8] 陈贻竹, 李晓萍. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4): 79 ~ 86.
- [10] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444 ~ 448.
- [13] 张乔民. 三亚鹿回头珊瑚礁生物多样性面临威胁. *科学新闻*, 2003, 9: 24 ~ 25.
- [14] 赵希涛, 陈欣树. 海南三亚鹿回头半岛珊瑚礁和连岛坝的发育. *第四纪研究*, 1996, 1: 48 ~ 58.
- [15] 邹仁林, 马江虎, 等. 海南岛珊瑚礁垂直分带的初步研究. *海洋与湖沼*, 1966, 8(2): 153 ~ 162.
- [16] 周伟华, 王汉奎, 董俊德, 等. 三亚湾秋、冬季浮游植物和细菌的生物量分布特征及其与环境因子的关系. *生态学报*, 2006, 26(8): 2635 ~ 2639.