

综述

海洋微生物在赤潮生消过程中的作用

郑天凌 苏建强

(厦门大学生命学院 厦门 361005)

THE ROLE OF MARINE MICROORGANISMS IN THE OCCURRENCE AND DECLINATION OF RED-TIDE

ZHENG Tian-Ling and SU Jian-Qiang

(School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005)

关键词 : 海洋微生物 赤潮 生物防治

Key words : Marine microbes ; Red-tide ; Biological control

中图分类号 : X55 文献标识码 : A 文章编号 : 1000-3207(2003)03-0291-05

赤潮是指在一定环境条件下,海水中某种浮游植物、原生动物或细菌在短时间内突发性繁殖或高度聚集而引发的一种生态异常,使海水变色并造成危害的现象。随着人口和经济的快速增长,人类活动的加强改变了沿海生态系统的结构和功能,增加了海水中营养盐的含量、改变了气候条件及其他环境因子,赤潮则是这种转变的结果。有害赤潮已经成为当今全球性的海洋灾害,与沙尘暴并列为我国目前面临的、由于人类活动而造成的两大自然灾害之一,严重制约沿海经济的发展、破坏海洋生态环境、威胁人类健康。据不完全统计,近二十年来,我国的有害赤潮事件就达300多起,仅1998年全年发生赤潮22起,直接经济损失达10亿元以上^[1]。

有毒赤潮产生的毒素往往经由贝类、鱼类等传递媒介造成分类中毒,这些毒素通常称为贝毒、鱼毒。近年来,随着有毒赤潮发生频繁,我国沿海地区由于有毒赤潮藻造成的贝毒中毒事件也经常发生,据七十年代后的不完全统计,已造成几百人中毒,其中30余人死亡。藻类毒素影响着海洋环境、沿海养殖、以及人类的生命安全。其中麻痹性贝类毒素(PSP)是一类在世界范围内分布最广、对人类生命健康危害最大的海洋生物毒素,广东大亚湾受PSP危害较大,已经发生多起食用该海域的贝类而中毒死亡的不幸事件^[2],因此开展贝毒研究具有重要的现实及理论意义。

目前国际上对赤潮研究的主要进展和发展趋势是:(1)全球规模的赤潮现象研究,从宏观尺度上研究赤潮灾害的扩大与全球变化的关系,特别是受气候变化的影响所发生

的赤潮。(2)区域性的赤潮研究。分析赤潮种群的种类组成、分布、大规模地扩展的特征以及影响赤潮发生的因素。(3)实验室水平的赤潮发生机理研究,主要研究赤潮藻细胞的生物学及生理学特征,如赤潮藻生长的营养需求、产毒生理生态、藻-菌、藻-藻竞争关系等。(4)人类活动对赤潮发生的影响研究。(5)赤潮源-甲藻孢囊的研究。(6)藻毒素的研究,如其类型、来源、转移途径、致毒效应、检测、提取、毒效与生物累积等。

水生态系统中,微型藻类与细菌的关系越来越引起人们的重视^[3-9]。细菌对藻类的影响主要体现在,一方面细菌吸收藻类产生的有机物质,并为藻类的生长提供营养盐和必要的生长因子,从而调节藻类的生长;另一方面,细菌也可以通过直接或间接的作用抑制藻类的生长,甚至裂解藻细胞,从而表现为杀藻效应。而藻类对细菌也有相似的两方面作用。由于这些错综复杂的关系,使人们在研究浮游植物水华和赤潮的发生、发展、衰落与消亡机理时,不能不考虑细菌的重要性,其中细菌杀藻现象更为利用微生物防治赤潮提供了可能的途径。除细菌外,其他一些微生物主要是病毒等对微型藻类也有类似的作用。以下就海洋微生物在赤潮生消过程中的作用进行综述。

1 微生物对赤潮发生的促成作用

1.1 细菌为浮游生物提供营养盐

细菌广泛存在于藻类生活的水体和沉积物中,是生物地

球化学循环的一个重要环节。细菌为浮游生物提供无机氮，在海洋深层，硝化细菌使氨态氮转化为硝态氮，供浮游生物利用。在混合层中，细菌通过氨化作用产生的氨态氮是再生生产力的重要物质基础^[3]。除了无机氮，细菌还为藻类的生长提供无机磷，磷在很多海区是浮游植物生长的限制因子，磷的主要来源是细菌活动使磷酸盐再生。海水受污染后所含的有机质及动植物残骸等，经细菌分解后所产生的维生素类物质和微量有机成分（如嘌呤、嘧啶等核酸成分）可以促进浮游植物繁殖。除此之外，细菌还在其他元素的生物地球化学循环中起着重要作用，一定浓度的铁、锰元素对某些赤潮藻类的生长均有不同程度的促进作用，表明微量元素铁、锰是触发赤潮发生的重要因子之一^[10]，而细菌可把三价铁还原为易溶性的二价铁，为藻类的生长提供必需的铁元素。细菌还可以合成藻类必需的生理活性物质如维生素B₁₂，它在藻类的生理生活中起着极其重要的作用。

浮游植物与细菌量变化关系密切^[11]，大量的细菌所产生的某些代谢物质可能是赤潮的诱因。此外，细菌在分解有机质的过程中，能够产生对某些藻类生长起抑制作用的有毒物质，从而使另一些藻类生长旺盛，成为优势种，这样就有助于这些藻类的爆发性增殖并且形成赤潮。曾活水等对厦门港赤潮发生区进行微生物调查^[12]，研究了赤潮发生前后细菌量的变化及其与环境因子的关系，结果表明，在赤潮发生前后，该区域的细菌量比正常时期高出近一倍，并且细菌量较高的海域，污染越严重，赤潮发生的年份，其细菌量高于正常年份，既赤潮发生在细菌量较高和污染越严重的地方。而赤潮生物对细菌亦有类似的促进作用，浮游植物的分泌物与排泄物是细菌的食物，赤潮衰败之后，赤潮生物死亡，又反过来为细菌的繁殖提供营养物质，是细菌有机营养的主要来源。

1.2 细菌与藻类的共生关系

1.2.1 细胞外共生 Riquelme 和 Ishida 研究了海水细菌和微型藻类的相互作用，他们发现当海水发生硅藻 *Asterionella glacialis* 赤潮期间，细菌优势种群为假单胞菌 *Pseudomonas* 022，且细菌量与叶绿素浓度之间存在着正相关关系。实验室研究发现 *A. glacialis* 的生长在外加 *Pseudomonas* 022 时受到显著促进。进一步研究发现 *Pseudomonas* 022 分泌的一类糖蛋白是促进 *A. glacialis* 生长的物质。而细菌 *Pseudomonas* 022 的生长也受到 *A. glacialis* 产生的细胞外有机碳主要是溶解态氨基酸的促进。细菌和藻类之间的这种互惠互利关系，有时可达到相当专一的程度甚至可称为“细胞外共生”。例如固氮藻和他们的共生细菌就存在这种关系。

1.2.2 细胞内共生 细菌即可存在于藻细胞核中，也可存在于细胞质和细胞器。Silva^[13]认为，内生细菌和藻细胞之间保持平衡的生长速率维持了二者之间的共存。Silva 和 Franca 发现甲藻染色体中的 DNA 纤丝似乎通过围绕于细菌周围的电子透明区域与细菌表面相联系，它们之间可能存在遗传信息的交换，他们发现在甲藻的指数生长期，细菌主要限于细胞核内，进入稳定期后，核内的细菌更加丰富，生长似乎不受外界环境的影响，并可通过类似于反胞饮的过程离开细胞核游移到细

胞质中形成一批由核被膜包围的细菌，然后其中一些在细胞质中被消化掉，另外一些在细胞分裂时进入周围的培养基中。内生细菌在一些有毒藻类的毒素产生中起着一定的作用。目前，人们对内生细菌只是有了初步了解，对很多现象如共存方式、维持机制、内生意义、产毒机制等，还需进一步研究。

2 微生物在赤潮消亡过程中的作用

2.1 细菌在赤潮消亡中的作用

细菌对藻类的抑制作用有较强的种属特异性。如 Fukami 等^[14]研究细菌的抑藻作用时发现，黄杆菌 *Flavobacterium* sp. 对裸甲藻 *Gymodinium nagaeskienense* 具有强烈的抑制和杀灭作用，而对 *Chattonella*，*Heterosigma akashiwo* 和骨条藻 *Skeletonema costatum* 均无效。这表明该细菌对 *Gymodinium nagaeskienense* 的杀灭作用是专一的。

粘细菌可溶解很多种类的蓝藻。Shilo^[15]用几种从水塘中分离出来的粘细菌做溶藻实验，测试的 10 种蓝藻中有 8 种被溶解。真核藻类对粘细菌不敏感。Daft 等^[16]研究发现 9 种从废水中分离出的粘细菌可溶解鱼腥藻 *Anabaena*，束丝藻 *Aphnizomeon*，微囊藻 *Microcystis* 及颤藻 *Oscillatoria* 的不少种。其溶藻机理是粘细菌直接与宿主细胞接触，通过分泌可溶解纤维素的酶消化掉宿主的细胞壁，进而逐渐溶解整个藻细胞。

Middelboe 等研究富营养化的湖水发生的水华时发现，随着水华的发展，水体中细菌的细胞外分泌物的量增加一倍以上，而细菌胞外酶的活性也有显著的增强^[17]，这表明细菌可能是通过细胞外分泌物和特殊的胞外酶而杀藻的。

假单胞菌^[18]，杆菌^[19]，蛭弧菌 *Bdellovibrio* 黄杆菌和 *Saprospiral* sp.^[14]可分泌有毒物质释放于水环境中，抑制某些藻类如甲藻和硅藻等的生长。已知铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 可产生大量的抗生素类物质如扩散性吩嗪色素物质。对其他细菌和藻类的生长都有抑制作用^[17]。最近有人从这种细菌中提取了几种特异性杀藻的抗生素物质，其中有些物质如 1-羟基吩嗪和氧氯菌素强烈抑制蓝藻和绿藻的生长。*Pseudomonas stutzeri* 可分泌高活性的抑藻物质^[20]。这些物质是已知的对藻类杀伤力最强的细菌产物，它可杀死顽固的赤潮藻类 *Chattonella antiqua*。Imai 等在日本 Hiroshima 海湾发现四株 *Aheromonas* 属的细菌也可以杀死 *C. antiqua*^[21]。从 *P. stutzeri* 中提取出的一种“甲藻生长抑制剂（DGI）”不仅活性较高，且毒性较稳定（4℃时 3 个月保持不变），并且对鱼类无害，所以看来这是比较理想的杀藻物质^[22]。关于杀藻机理，一般认为它通过作用于生理过程如阻断呼吸链、抑制细胞壁合成、抑制孢子的形成等方面，以达到抑制藻细胞生长或杀灭藻细胞的结果。细菌对藻类的这些抑制作用使人们开始考虑细菌防治赤潮可能途径^[23, 24]。

郑天凌等对细菌同赤潮藻类之间的关系作过研究。他们从赤潮多发区、易发区厦门西海域分离筛选的三株细菌（S₅、S₇、S₁₀）进行 16S rDNA 的 PCR 扩增，通过序列分析和树图构建鉴定 S₅ 属于鞘氨醇单胞菌属（*Sphingomonas*），但基因库中尚未发现与之相符的种，很可能为一新种。S₇ 与细菌基

因库中巨大芽孢杆菌 *Bacillus megaterium* 基本一致(仅有 2 个核苷酸差异),是 *Bacillus megaterium* 的同种不同株系 *S₁₀* 为芽孢杆菌的一种,与 *Bacillus halmapalus* 的 16S rDNA 差异仅为 2%。进而对三株分离菌同有毒赤潮藻类塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 之间的生态关系进行研究,结果表明:在实验室条件下, *A. tamarense* 可以较好地生长并保持自然状态下的若干特性,其生长曲线与微型生物的生长曲线相同;从厦门海域筛选的海洋细菌 (*S₅, S₇, S₁₀*) 与 *A. tamarense* 共同培养表现出不同生态关系差异。分别在藻细胞生长的延滞期和指数期加入细菌过滤液,发现三种海洋细菌的过滤液对 *A. tamarense* 有明显不同的抑制作用效果。总体上看,这三株细菌对藻细胞的作用大小依次为 *S₁₀ > S₅ > S₇*。

2.2 食菌蛭弧菌在赤潮消亡中的作用

大量研究表明蛭弧菌广泛分布于近海洋环境,是以海洋微型生物为寄主的寄生菌,由于它可“吃掉”有害宿主细胞而具有很大应用潜力。研究表明蛭弧菌也可进入藻细胞内而溶藻,这种侵入引起了宿主细胞的自溶。有人从水华铜绿微囊藻中分离出蛭弧菌,这种特殊的细菌能够进入铜绿微囊藻的细胞并使其溶解。其侵染过程与嗜菌体感染细菌在某种程度上有相似之处。据推测,铜绿微囊藻水华的迅速消失,可能与这类特殊细菌的专性感染有关^[25]。

2.3 病毒在赤潮消亡中的作用

海洋环境中存在着大量病毒,它们在某些情况下表现出对微食物环中的 C、N 流有显著影响^[26-27],通过引起细胞溶解,他们将流向高营养级的有机物质转向,以颗粒有机物和溶解有机物的形式返回到最低营养级。此外,病毒在海洋生态系统中还起着基因转移的作用。

病毒同藻类和细菌的关系表明,病毒是由这些微型生物体产生的,同时,又能对细菌及浮游植物的数量产生特异性影响。病毒类似颗粒(VLP)在 12—14 个属的 50 种真核藻类中都有发现^[28]。此外在自然水中绿色鞭毛藻也曾发现病毒^[29]。Bratbak 等研究表明病毒在由海洋藻类 *Emiliania huxleyi* 引起的赤潮消亡过程中起着重要作用^[30],他们在溶解细胞内和周围发现自由病毒颗粒和病毒类似颗粒存在,同时,赤潮在消退过程中伴随着病毒数量的增多。Nagasaki 等也从日本 Nomi 海湾分离到一种病毒,这种病毒能够感染赤潮引发种 *Heterosigma akashiwo*,该病毒颗粒可以感染并裂解两株 *H. akashiwo* 对 *H. akashiwo* 具有较高的特异性,不会感染 *Chattonella antiqua*、*C. verruculosa*、*Fibrocapsa japonica* 等 15 种其他种类的浮游植物。而且,三株从日本 Hiroshima 湾分离到的 *Heterosigma akashiwo* 具有对该病毒的抗性,表明这种病毒并非种特异性而是具有株特异性^[31]。由此可见,病毒在赤潮生物种群动态、赤潮发生和消亡以及对宿主遗传基因组的变化都起着特殊的作用。

3 微生物与藻毒素形成的关系

20 年来,赤潮问题已经成为世界性的问题。一方面表现在有害赤潮发生的范围不断扩大,另一方面,能够形成赤

潮的有害藻种类数也在不断增加。已有的资料表明,能够形成赤潮的微藻约在 84—267 种,其中有毒的在 60—78 种,约占海洋种浮游植物的 1.8%—1.9%^[32]。常见的赤潮毒素有麻痹性贝毒(Paralytic Shellfish poisoning, PSP)、腹泻性贝毒(Diarrhetic Shellfish poisoning, DSP)、神经性贝毒(Neurotoxic Shellfish poisoning, NSP)、记忆丧失性贝毒(Amnesic Shellfish poisoning, ASP)、西加鱼毒(Ciguatera Fish Poisoning, CFP)等。其中麻痹性贝毒是世界范围内分布最广、危害也最严重的一类毒素。目前不同学者从各个领域或侧面对毒素进行了研究,涉及到麻痹性毒素的化学性质、成分、毒力及来源,藻毒素和细菌间的关系,麻痹性毒素致毒效应和机制以及更为快速、简便和有效分析方法的确立等^[33-37]。

随着对麻痹性贝毒认识的增加,已逐步确定了多种产生麻痹性贝毒的生物。除甲藻之外,红藻 *Jania* sp. 和蓝绿藻 *Aphanizomenon flos-aquae* 也可以产生麻痹性贝毒。在对产毒藻进行研究的过程中发现,在同一地区、同一种藻中有毒和无毒的品系可以同时共存,实验室培养的有毒藻会突然失去产毒的特征,在自然海域中,尽管没有明显的赤潮,但贝类仍然表现出毒素的累积,这些现象都说明毒素可能并非只来自有毒藻本身。对其他毒素,如河豚毒素的研究表明,毒素产生往往同细菌存在一定的联系。因而在对有毒藻毒素产生机制的研究中,藻菌关系研究成为一个热点^[38]。

早在 1982 年,Silva 就提出了甲藻内共生细菌产毒的假说,并对内共生细菌进行了研究^[39],但一直没有确切的细菌产毒证据。直到 1987 年,Kodama 实验组才首次从一株高毒的 *A. tamarense* 中分离到一株产毒细菌。它可以在独立培养的条件下产生麻痹性贝毒毒素,但产量相对较低^[40]。对这株细菌的生理生化研究表明,这株细菌是 *Moraxella* 属,其产毒量在磷元素缺乏条件下升高,这同培养的产毒藻在磷缺乏条件下产毒量增加类似。在此之后,该实验组又从其他地区的产毒藻中分离出了产毒细菌。Doucette 等^[41]应用生物化学和分子生物学技术研究了分离出的细菌,认为它们都应属于 *Alteromonas/Pseudomonas* 类中的一种,它们产生的毒素组成相对稳定,毒素含量在磷缺乏条件下上升。这些证据表明,与产毒甲藻共存的细菌中有的可以产生麻痹性贝毒。但到目前为止,还只有 Kodama 实验组成功分离了产毒细菌。

那么甲藻本身是否可以产生毒素呢?研究表明,在培养条件一致时,甲藻的毒素组成是相对稳定的,也就是说不同种甲藻,甚至在不同的地理区域中分离出的不同品系,它们的毒素组成可能存在差别,而这种差别可以保持稳定,毒素组成是伴随染色体稳定遗传的^[42]。最近的研究结果也表明,在两种有毒藻 *A. tamarense* 和 *G. catenatum* 中存在催化毒素转化的酶。由此可以得出这样的结论:细菌可以产生麻痹性贝毒,麻痹性贝毒组成与有毒藻的染色体有关,可以稳定遗传。此外,细菌是否对赤潮毒素的产生有促进或抑制作用,其作用机理及作用的效应如何,目前的研究还较少,作者研究组正准备开展有关方面的工作,旨在阐明其机理并寻找赤潮灾害生物防治的有效途径。

4 赤潮生物法防治的今后任务

目前对赤潮的防治主要是采取化学方法。化学方法防治虽可迅速有效的抑制赤潮,但所施用的化学药剂给海洋带来了新的污染。因此,越来越多的人将目光投向了生物防治技术。关于生物防治,有人建议投放食植性海洋动物如贝类以预防或清除赤潮,但有毒赤潮的毒素也可能因此而富集在食物链中并产生令人担忧的后果。而利用微生物如细菌的抑藻作用使海洋环境保持长期的可靠的生态平衡,从而达到防治赤潮的目的,就可以避免这些缺陷,这也是细菌防治独特的优越性。

在运用以菌治藻同时需要考虑以下因素:首先是杀藻作用与细菌的种属特异性有关,在以菌治藻中,菌种的选择对防治效果而言是关键所在,要选择抑藻效果强烈且专一性的菌种,这样才能在有效抑藻的同时避免给鱼类等水生生物造成不良影响;其次是投放细菌的数量要恰到好处,必须要达到阈值才能达到预期的杀藻效果;然后是细菌投放的时间,在赤潮发生和演替的过程中,自然菌群的组成也发生着巨大的变化,对赤潮藻也有着不同的作用,要定期监测海洋菌群的组成,适时投放适量的细菌以达到防治效果;最后是要注意海水的营养程度,诸多研究表明,细菌的抑藻作用与水环境营养物浓度有密切关系,有些细菌的抑藻作用是通过与藻类进行营养竞争来实现的,因此,在营养很贫乏的海域就不能采用这种方法。对于细菌和有毒赤潮藻关系的研究,建议从以下几个方面开展:

4.1 赤潮生物种群和生态的结构解析 使用经典手段和分子生物学手段研究赤潮发生期间细菌的时间和空间分布特点,从而描述细菌与这些藻类在生态系统和功能上的关系。

4.2 赤潮微藻基因的分析及分子鉴定 90年代以来,西方各发达国家都已投入大量资金和人力开展赤潮生物分子水平的研究^[43]。大分子 rRNA 及其基因 rDNA,是作为生物物种核酸分子标记的一个很好的基因,除了具有高的检测灵敏度外,还可以被用来研制不同层次专一性(如种或属的专一性)的核酸分子探针。选择关键赤潮藻种,确定其快速鉴定方法及低浓度赤潮藻细胞分子标记及自动化检测方法。从分子水平揭示藻菌间的关系,并探讨藻菌共生及其产毒的分子机制,是探索有害赤潮发生机理,确立防治方法的分子水平依据。

4.3 分离出对赤潮藻类有特异杀灭效果的菌株 在实验室检测其杀藻效果,测量其最低杀藻浓度等有关指标,建立档案以备使用。分离并鉴定细菌与藻类的生物活性代谢物质,分别研究他们对细菌和藻类生长的效应或毒性。探明其杀藻活性物质基因,进行杀藻细菌或细菌杀藻因子的大量生产。利用基因工程手段,将抑藻因子基因引入工程菌进行大量生产。

4.4 探明产毒基因在细菌或其他细胞中的分布(例如质粒、病毒等) 进一步揭示微生物的种属特异性与合成某种特殊的藻毒的内在原因,以及产毒基因转移的可能机制。探索产毒细

菌对毒素进入水生食物网和在食物网中转移的意义,以及在渔业资源感染毒素过程中,这些微生物所起的作用。探索细菌与有毒藻类藻毒产生的关系,寻求赤潮毒素生物防治的方法。

参考文献:

- [1] Sun L, Huang C Y. Red tide and its impacts [J]. *Journal of catastrophology*, 1999, 14(2):51—54. [孙冷, 黄朝迎. 赤潮及其影响. 灾害学, 1999, 14(2):51—54]
- [2] Lin Y T, Yang M L, Chen R W. Study on paralytic shellfish poison in shellfish from GuangDong coast [J]. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 1994, 25(2):220—224. [林燕棠, 杨美兰, 陈瑞雯. 广东沿海麻痹性贝类毒素的研究. 海洋与湖沼, 1994, 25(2):220—224]
- [3] Zheng T L, Xue X Z, Li F D. The function of microorganisms in marine ecologic environment [J]. *Marine Sciences*, 1994, (3):35—38. [郑天凌, 薛雄志, 李福东. 海洋微生物在环境生态中的作用. 海洋科学, 1994, (3):35—38]
- [4] Zheng T L. A study of the antibacterial activity of *Prymnesium parvum* [J]. *Journal of Xiamen University Natural Science*, 1988, 27(2):220—223. [郑天凌. 小定鞭金藻的抗菌活性研究. 厦门大学学报自然科学版, 1988, 27(2):220—223]
- [5] Zheng T L. The role of micro-algae in the self-purification of marine environment [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 1990, 10(2):95—100. [郑天凌. 微藻在海洋环境自净中的作用. 环境科学学报, 1990, 10(2):95—100]
- [6] Kirchner M, Sahling G, Uhling G, et al. Does the red-tide-forming dinoflagellate *Notiluca scintillans* feed on bacteria? [J]. *Sarsia*, 1996, 81:45—46
- [7] Zheng T L, Xu J S, Su J Q. Control harmful alga bloom by microbiological method. Proceeding of 2nd international conference on the management and abatement of red-tide. 2002, in press
- [8] Zheng T L, M. Aubert. The contribution of some microbes in the de-contamination of shellfish [J]. *Revue International D' Oceanographe Medicale*, 1989, 93:3—14
- [9] Zheng T L, Tian Y S, Su J Q. Study on the ecological relationship between a red-tide causative alga and three of bacteria isolated from Xiamen harbor [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2002, 22(12):41—48. [郑天凌, 田蕴, 苏建强. 海洋赤潮生物与厦门海域几种细菌的生态关系研究. 生态学报, 2002, 22(12):41—48]
- [10] Huang B Q, Xu P, Hu H Z. Effects of Fe and Mn on growth and cell size of *Alexandrium tamarense* under different culture conditions [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2000, 20(5):537—541. [黄邦钦, 徐鹏, 胡海忠. 单种及混合培养条件下 Fe, Mn 对赤潮生物塔玛亚历山大藻生长的影响. 环境科学学报, 2000, 20(5):537—541]
- [11] Zheng T. L. Studies on the role of marine bacteria biomass in the upwelling ecosystem [J]. *Acta sinica Oceanologica*, 1993(2):261—272
- [12] Zeng H S, Lin Y S, Yao R H. Distribution characteristics of bacterial counts from red tide occurring area in Xiamen harbour. Collected papers on red tide survey and study in Xiamen Harbour [M]. Beijing: China Ocean Press 1993:60—65. [曾活水, 林燕顺, 姚瑞海. 厦门港赤潮发生区细菌量的分布特征. 厦门港赤潮调查研究论

文集. 北京: 海洋出版社, 1993. 60—65]

- [13] Silva E S. Marine algae in pharmaceutical science [M]. New York: W. De Gruyter & Co, 1982, 2: 269—288
- [14] Fukami K. Isolation and properties of a bacterium inhibiting the growth of *Gymnodinium Nagasakiense* [J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1992, 58(6): 1073—1077
- [15] Shio M. Lysis of blue-green algae by myxobacter [J]. *J. Bacteriol.* 1970, 140: 453—461
- [16] Daft M. J Stewart W D. Ecological studies on algal-lysing bacteria in fresh waters [J]. *Freshwat. Bio.*, 1975 (5): 577—596
- [17] Middleboe M., Sondergaard M., Letarte Y. Attached and free-living bacteria: Production and polymer hydrolysis during a diatom bloom [J]. *Microbial Ecology*, 1995, 29: 231—248
- [18] Dakhama A. Isolation and identification of antialgae substances produced by *Pseudomonas aeruginosa* [J]. *J. Appl. Phycol.*, 1993, (5): 297—306
- [19] Reim R L. The characterization of a Bacillus capable of blue-green bactericidal activity [J]. *Can. J. Microbiol.*, 1974, 20: 981—986
- [20] Dakhama A. Stimulatory and inhibitory effects of *Pseudomonas* on the growth of algae [J]. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1989, 1714: 46—51
- [21] Imai I, Ishia Y, Sakaguchi K, et al. Algicidal marine bacteria isolated from northern Hiroshima Bay [J]. *Japan. Fisheries Science*, 1995, 61(4): 628—636
- [22] Hayashida S. Isolation of anti-algal *Pseudomonas Stutzeri* strains and their lethal activity for *Chattonella antiqua* [J]. *Agric. Biol. Chem.*, 1991, 55(3): 787—790
- [23] Zhao Y J, Liu Y D. Possible microbial control on the adverse impacts of algae—current information about the relationship between algae and microbes. [J]. *Acta Hydrobiological Sinica*, 1999, 20(2): 173—181. [赵以军, 刘永定. 有害藻类及其微生物防治的基础——藻菌关系的研究动态. 水生生物学报, 1996, 20(2): 173—181.]
- [24] Lian Y W, Wang Y L, Zheng Y L. Advance in the research on interaction between red tide algae and bacteria. [J]. *Marine Sciences*, 1999, 1: 30—35. [连玉武, 王艳丽, 郑天凌. 赤潮生物科学中藻菌关系研究的若干进展. 海洋科学, 1999(1): 30—35.]
- [25] Caioia M G, Peilegrinis. Lysis of *Microcystis aeruginosa* by Bdellovibrio-like bacteria [J]. *J. Phycol.*, 1984, 20: 471—475
- [26] Hong H S, Xu L. Study of Contaminated Sediment in Hong Kong and Xiamen Harbours [M]. Xiamen: Xiamen University Press, 1997, 165—170. [洪华生, 徐立. 香港与厦门港湾沉积物研究. 厦门: 厦门大学出版社, 1997, 165—170.]
- [27] Wang F, Zheng T L, Hong H S. The important role of marine viruses in microbial loop [J]. *Marine Science*, 1998 (4): 41—43. [王斐, 郑天凌, 洪华生. 海洋病毒在微食物环中的重要作用. 海洋科学, 1998 (4): 41—43.]
- [28] Weissner W, Schneppf E, Starr R C. Algae, environment and human affairs. Bristol: Biopress Ltd, 1995, 143—158
- [29] Nagasaki K, Ando M, Imai I. Virus-like particles in *Heterosigma akashiwa* (*Raphidophyceae*): a possible red-tide disintegration mechanism [J]. *Marine Biology*, 1994, 119: 307—312
- [30] Bratbak G, Egge J K, Heldal M. Viral mortality of the marine alga *Emiliania Huxleyi* (*Haptophyceae*) and termination of algal blooms [J]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1993, 83: 273—280
- [31] Nagasaki K, Yamaguchi M. Isolation of a virus infections to the harmful bloom causing microalgae *Heterosigma akashiwa* (*Raphidophyceae*) [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1997, 13: 135—140
- [32] Lassus P. Harmful Marine Algal Blooms [M]. Paris: Technique et Documentation-Lavoisier, intercept Ltd, 1995: 103—112
- [33] Hallegraeff G M, Anderson D M. Manual on Harmful Marine Microalgae [R]. UNESCO, 1995, 557
- [34] Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y. Harmful and Toxic Algal Blooms [R]. UNESCO, 1996, 586
- [35] Lin Y S. A study on eutrophication and red tide in the offshore area [M]. Beijing: Science press, 1997, 115. [林永水. 近海富营养化与赤潮研究. 北京: 科学出版社, 1997, 115.]
- [36] Zhu M Y, Li R X, Wang F. Proceedings of the second meeting of Chinese committee of SCOR-IOC HAB working group [M]. Qingdao: Qingdao press, 1996, 121. [朱明远, 李瑞香, 王飞. 中国赤潮研究. 青岛: 青岛出版社, 1996, 121.]
- [37] V. Monica Bricelj, Sandra E Shumway. PSP in *Bivalve Molluscs*. Occurrence, transfer kinetics, and biotransformation [J]. *Fisheries Science*, 1998, 64(4): 315—383
- [38] Doucette G J. Interactions between bacteria and harmful algae: a review [J]. *Nat Toxin*, 1995, 3: 65—74
- [39] Silva E S. Relationship between dinoflagellate and intracellular bacteria [M]. Maine Algae in Pharmaceutical Science. New York: Walter de Gruyter and Co, 1982: 269—288
- [40] Kodama M, Ogata T, Sato S. Bacterial production of saxitoxin [J]. *Agric. Biol. Chem.*, 1988, 52(4): 1075—1077
- [41] Lassus P. Harmful Marine Algal Blooms [M]. Paris: Technique et Documentation-Lavoisier, intercept Ltd, 1995
- [42] Chen Y Q, Zhuan L, Qu L H. Sequence analysis and comparison of rDNA ISR regions of *Microcystis* species from red tide and normal regions [J]. *Marine Science*, 1999, 1(1): 48—52. [陈月琴, 庄丽, 屈良皓. 赤潮铜绿微囊藻 rDNA 基因隔区序列分析以及与淡水微囊藻的比较. 海洋科学, 1999 (1): 48—52.]