

## 铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 与三种丝状蓝藻间的相互作用\*

张 婷<sup>1,2</sup>, 宋立荣<sup>1\*\*</sup>

(1: 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘 要:**研究了单细胞铜绿微囊藻和三种丝状蓝藻(水华束丝藻、水华鱼腥藻及土生席藻)间的相互作用,包括以下两个方面的内容:①铜绿微囊藻细胞滤出液对水华束丝藻、水华鱼腥藻及土生席藻生长的影响;②水华束丝藻、水华鱼腥藻及土生席藻细胞滤出液对铜绿微囊藻生长的影响.研究发现,当滤出液浓度为60%(滤出液与BG11的体积比为3:2)时,铜绿微囊藻细胞滤出液对水华束丝藻、水华鱼腥藻的生长有显著促进效果,尤其对水华束丝藻的作用更加明显;对土生席藻的生长却起着微弱的抑制作用,仅表现于100%细胞滤出液中.对铜绿微囊藻而言,土生席藻细胞滤出液对其的生长起着显著抑制作用,浓度越高、抑制作用越强;而水华束丝藻、水华鱼腥藻仅在100%细胞滤出液中才表现出微弱的抑制作用.为验证营养盐浓度差异是否影响滤出液的作用效果,进行了无机营养盐( $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ )干扰的消除试验.结果表明,无机营养盐( $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ )的改变并不影响滤出液的作用效果,从而我们推测水华蓝藻之间存在着化感作用.本研究为解释自然水体中藻类种群演替的原因,深入认识水华蓝藻的动力学机制提供了新的实验证据.

**关键词:**化感作用;铜绿微囊藻;水华束丝藻;水华鱼腥藻;土生席藻

## Allelopathic effect between *Microcystis aeruginosa* and three filamentous cyanobacteria

ZHANG Ting<sup>1,2</sup> & SONG Lirong<sup>1</sup>

(1: State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China)

(2: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, P. R. China)

**Abstract:** Allelopathy, the release of extracellular compounds that have an effect on the growth of other microorganisms, may be one factor contributing to formation and/or maintenance of cyanobacterial blooms. In this paper, the allelopathic effect between single-cell *Microcystis aeruginosa* and three filamentous cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *Phormidium mucicola* was investigated. The experiment was conducted to find out the allelopathic effects of cell-free filtrate on the growth of different target organisms: 1. the cell-free filtrate of *M. aeruginosa* on *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* and *P. mucicola*; 2. the cell-free filtrate of *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* and *P. mucicola* on *M. aeruginosa*. The results demonstrated that *M. aeruginosa* could accelerate the growth of *Aphanizomenon flos-aquae* and *Anabaena flos-aquae*, and slightly inhibited *P. mucicola*. On the other hand, the growth of *M. aeruginosa* was slightly suppressed by *Aphanizomenon flos-aquae* and *Anabaena flos-aquae*, but heavily inhibited by *P. mucicola*. The inhibition by *P. mucicola* was enhanced with the increase of concentration of cell-free filtrate. Furthermore, the allelopathic effect between single-cell *M. aeruginosa* and three filamentous cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *P. mucicola* was not influenced by the change of the concentration of inorganic nutrients in cell-free filtrates. It suggests that the inter-species competition existed in cyanobacteria. The present study is implicated in illustrating dynamics of the cyanobacterial bloom.

\* 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-1-10)、国家重点基础研究发展规划项目(2002CB412306)资助. 2005-05-30 收稿;2005-07-13 收修稿稿. 张婷,女,1981年生,硕士研究生;E-mail: tingzh@ihb.ac.cn.

\*\* 通讯作者;E-mail: lrsong@ihb.ac.cn.

**Keywords:** Allelopathy; *Microcystis aeruginosa*; *Aphanizomenon flos-aquae*; *Anabaena flos-aquae*; *Phormidium mucicola*

浮游植物是水生态系统中初级生产力的主要贡献者之一,与其他生物种群有着密不可分的作用与联系。少数鱼类,以及许多浮游动物可以捕食的方式直接作用于浮游植物;同属初级生产者的大型水生植物,以分泌化学物质来调节浮游植物的生长,如穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)、沉水金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)可以有效抑制铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)的生长<sup>[1]</sup>;菹齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus* L.)种植水抽滤液对铜绿微囊藻的生长也有抑制作用,其抑制作用强弱与种植水抽滤液浓度呈明显线性正相关<sup>[2]</sup>。

1978年,Keating<sup>[3]</sup>提出:有些浮游植物间的相互作用是通过分泌胞外有机物的方式实现的,这一类作用方式是影响浮游植物种群演替的重要因子之一。目前,有关此类化感作用的研究,在赤潮藻类中主要集中在甲藻门的多甲藻、亚历山大藻,硅藻门的拟菱形藻、骨条藻及金藻门的定鞭金藻<sup>[4,5]</sup>。其中,关于多甲藻、亚历山大藻的研究又相对深入一些。2004年,Fistarol从挪威的特隆赫姆海峡的Hopavagen海湾中发现一株塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*),它可以影响所在地的整个浮游植物群落,还对纤毛虫产生相克作用。在实验室条件下,该藻对威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)和红细胞藻(*Rhodomonas* sp.)也产生抑制作用,其抑制作用与PSP毒素是否产生无关<sup>[6]</sup>。在淡水水体中,能分泌化感物质的蓝藻大多为附生丝状藻类,浮游种类却不多见。这些附生丝状藻类分泌的活性物可抑制多种蓝藻、真核藻类的生长,对异氧细菌、真菌却不起作用。如林氏念珠藻(*Nostoc linckia*)<sup>[7]</sup>、颤藻(*Oscillatoria* sp.)<sup>[8-10]</sup>、贺氏伪枝藻(*Scytonema hofmanni*)<sup>[11-13]</sup>、土生侧生藻(*Fischerella muscicola*)<sup>[14]</sup>。其中特别的是,侧生藻(*Fischerella* sp.)可分泌12-epi-hapalindole E isonirile,不仅可以作用于蓝、绿藻,还可作用于G<sup>+</sup>菌、G<sup>-</sup>菌、真菌和哺乳动物细胞<sup>[15]</sup>。从这些附生丝状藻中也分离出相应的化感物质,如nostocine A<sup>[16]</sup>、tenuencyclamides<sup>[17]</sup>、raocyclamides<sup>[18,19]</sup>、fischerellin A、fischerellin B<sup>[15,20,21]</sup>等。

本文主要对淡水藻类铜绿微囊藻与水华束丝藻、水华鱼腥藻、土生席藻之间的相互作用进行了初步探讨,以解释自然水体中藻类种群演替的原因,为深入认识水华蓝藻的动力学机制提供新的实验证据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

实验藻种为铜绿微囊藻、水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquae*)、水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)和土生席藻(*Phormidium mucicola*),来自中国科学院水生生物研究所淡水藻种库(FACHB-Collection, CAS)。培养基为BG11,光源为冷白荧光灯,光照强度20  $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,光周期12L:12D,培养温度23℃。

### 1.2 藻细胞滤出液的制备

取生长处于对数后期的实验藻株(接种初始浓度为OD<sub>665</sub> 0.3左右,静置培养20d),4000 r/min离心10-20 min,收集上清液。将收集到的上清液先通过0.45  $\mu\text{m}$ 混合纤维滤膜真空抽滤,再用0.22  $\mu\text{m}$  Millex<sup>®</sup> RP针孔滤器无菌过滤,所得滤出液4℃条件下保存备用。

### 1.3 滤出液对目标藻株生长的作用

将目标藻株暴露于另外几种所挑选出的藻细胞滤出液,监测其生长变化,以探求它们之间是否存在化感作用。实验前,测定各种藻株细胞滤出液的主要无机营养盐(NO<sub>3</sub>-N、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N、PO<sub>4</sub>-P)浓度。

1.3.1 藻细胞滤出液浓度梯度试验 实验分为6组:①为对照,培养液为完全的BG11;②、③、④、⑤的培养液均为藻细胞滤出液与BG11的混合液,其混合体积比分别为1:4、2:3、3:2、4:1;⑥培养液为藻细胞滤出液。

1.3.2 无机营养盐(NO<sub>3</sub>-N、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N、PO<sub>4</sub>-P)干扰的消除试验 实验分为4组:①为对照,培养液为完全的BG11;②培养液为添加了N、P的藻细胞滤出液,使藻细胞滤出液的N、P含量与BG11相同;③培养液为减少了N、P的BG11,其N、P含量与藻细胞滤出液相同;④培养液为藻细胞滤出液。

实验均设3个平行,3次重复,接种初始浓度均为OD<sub>665</sub> 0.1左右。培养条件为:光源为冷白荧光灯,光照

强度  $20\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 光周期 12L: 12D, 培养温度  $23^\circ\text{C}$ . 每隔两天取样一次, 测定藻细胞的生长变化.

#### 1.4 生长测定

自接种当日起每隔两天于同一时间取样一次, UV3000 分光光度计下测定藻样在  $665\text{nm}$  下的光吸收值.

#### 1.5 无机营养盐 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ ) 的测定

N、P 的测定方法参照“中华人民共和国国家标准”(GB11893-89、GB11894-89).

#### 1.6 统计分析

采用软件 Origin6.1 对数据进行统计分析.

## 2 结果分析

### 2.1 不同稀释梯度的藻株细胞滤出液对目标藻株生长的影响

2.1.1 铜绿微囊藻细胞滤出液对三种蓝藻的作用 将水华束丝藻、水华鱼腥藻、土生席藻作为目标藻株, 分别暴露于不同稀释梯度的铜绿微囊藻细胞滤出液中, BG11 作为稀释液, 其生长变化结果如图 1 所示.

由图 1 可以看出, 铜绿微囊藻细胞滤出液对固氮蓝藻水华束丝藻、水华鱼腥藻的生长有促进作用, 当滤出液的浓度为 60% (滤出液与 BG11 的体积比为 3:2) 时其生长最好, 其次为 80% (4:1)、40% (2:3)、20% (1:4)、100% 相对较弱, 但均快于对照组; 而对土生席藻仅表现出轻微的抑制作用, 除 100% 滤出液中的生长较差外, 其他稀释梯度下生长情况与对照组差异不明显.

2.1.2 三种蓝藻细胞滤出液对铜绿微囊藻的作用 将铜绿微囊藻作为目标藻株, 分别暴露于不同稀释梯度的水华束丝藻、水华鱼腥藻、土生席藻细胞滤出液中, 其生长变化结果如图 2 所示.

结果表明: 对铜绿微囊藻而言, 土生席藻细胞滤出液对其的生长有着显著的抑制作用, 且抑制作用与滤出液含量相关; 而在固氮蓝藻水华束丝藻、水华鱼腥藻细胞滤出液中, 当其滤出液浓度达到 100% 时, 才表现出微弱的抑制作用(图 2).

### 2.2 无机营养盐 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ ) 对藻间作用效果的影响

为验证营养盐浓度差异是否影响滤出液的作用效果, 进行了无机营养盐 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ ) 干扰的消除试验. 以水华束丝藻、水华鱼腥藻、土生席藻作为目标藻株, 分别暴露于经不同 N、P 处理的铜绿微囊藻细胞滤出液中.

结果显示: 无论无机营养盐 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ ) 浓度是否发生变化, 生长于铜绿微囊藻细胞滤出液中的水华束丝藻、水华鱼腥藻的长势始终好于生长于 BG11 中的, 此现象在水华束丝藻中表现得更加明显(图 3(a)、(b)). 对土生席藻而言, BG11 中 N、P 含量相对减少使其生长迅速到达平台期, 从第 5 d 开始表现明显(图 3(c)), 但从整体看来, 生长在铜绿微囊藻细胞滤出液中不如生长在 BG11 中的快. 上述结果与 2.1.1 结果一致, 这说明铜绿微囊藻细胞滤出液中 N、P 这两个主要营养盐含量的变化对水华束丝藻、水华鱼腥藻及土生席藻的生长并不产生影响.

以铜绿微囊藻作为目标藻株, 分别暴露于水华束丝藻、水华鱼腥藻、土生席藻的细胞滤出液中, 其生长变化结果如图 4 所示.

在水华束丝藻的四种培养液中, 铜绿微囊藻的生长没有明显差异(如图 4(a)); 在图 4(b) 中, 生长于水华鱼腥藻细胞滤出液中的铜绿微囊藻却比对照组慢; 在图 4(c) 中, 生长于 BG11 中的铜绿微囊藻一直呈逻辑斯谛曲线趋势增长, 而生长于土生席藻细胞滤出液中的则在第 5 d 后开始衰亡, 并且在添加了 N 和 P 营养盐的滤出液中这种生长的抑制程度亦相同. 这表明: 可以消除 N、P 营养盐浓度变化对其藻间相互作用中的干扰效应.

## 3 讨论

在富营养化水体中, 往往会发生水华频频出现又消退的现象, 甚至某些优势种会随着季节而周期性交替变化. 在 Galilee 海域, 近十几年来, 一直出现着多甲藻 (*Peridinium gatunense*) 与微囊藻 (*Microcystis* sp.) 交替占优势的现象<sup>[22]</sup>. 而对于上述浮游植物种群演替现象, 还没有一个合理的解释. 目前, 大量研究主要集中于

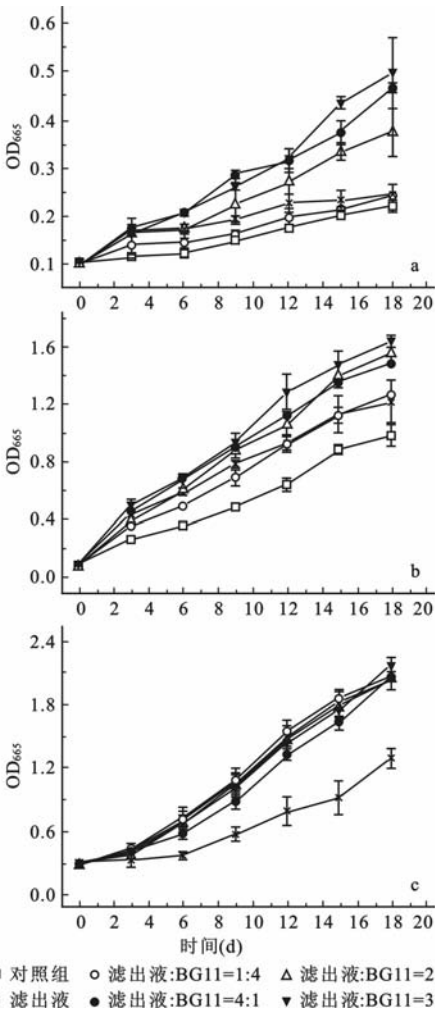
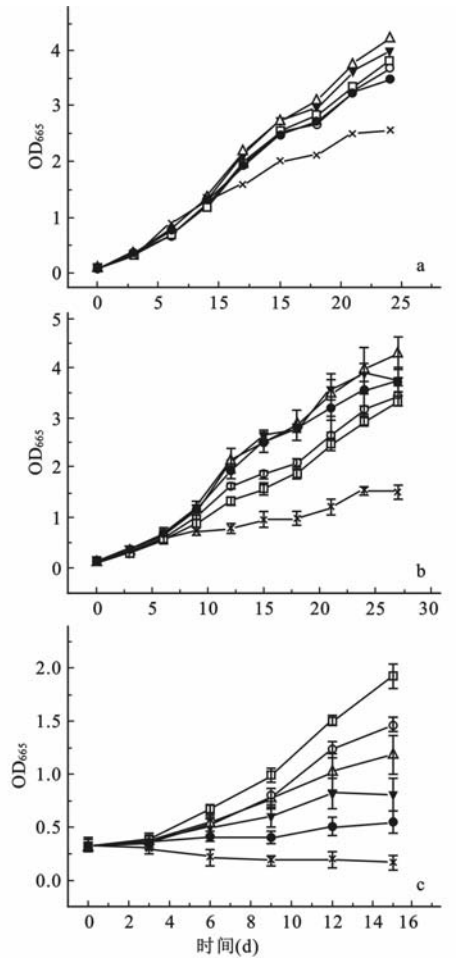


图1 三种丝状蓝藻在不同稀释梯度的铜绿微囊藻细胞滤出液中的生长

(a: 水华束丝藻;b:水华鱼腥藻;c:土生席藻)

Fig.1 The growth of three filamentous cyanobacteria in the cell-free filtrates of *M. aeruginosa* at different dilution (a: *Aphanizomenon flos-aquae*; b: *Anabaena flos-aquae*; c: *P. mucicola*)



2 铜绿微囊藻在不同稀释梯度的水华束丝藻(a)、水华鱼腥藻(b)和土生席藻(c)细胞滤出液中的生长

Fig.2 The growth of *M. aeruginosa* in the cell-free filtrates of *Aphanizomenon flos-aquae* (a), *Anabaena flos-aquae* (b) and *P. mucicola* (c) at different dilution

其它生物和非生物因子的影响<sup>[5]</sup>,而忽视了浮游植物之间的相互作用,这成为研究浮游植物生态学一个瓶颈。

我们的研究结果表明,铜绿微囊藻细胞滤出液对不同蓝藻表现出不同的作用效应:对水华束丝藻、水华鱼腥藻的生长起促进作用,对土生席藻则表现出轻微的抑制作用.另一方面,不同蓝藻的细胞滤出液对铜绿微囊藻也表现出各自不同的化感作用效应:土生席藻细胞滤出液对铜绿微囊藻的生长有着显著的抑制作用,且浓度越高抑制作用越强;水华束丝藻、水华鱼腥藻仅微弱的抑制作用.在实验条件下,目标藻株的可利用营养物质是相当充足的,营养盐浓度差异并不影响受试藻细胞滤出液对目标藻株的作用效果.能够出现不同的藻间相互作用,我们推测主要是细胞滤出液中蓝藻分泌的某些化感物质起作用。

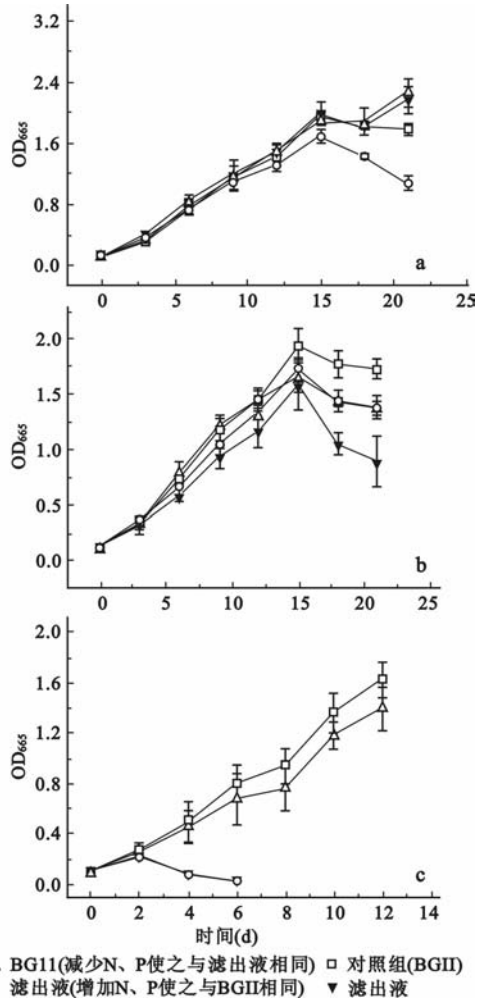
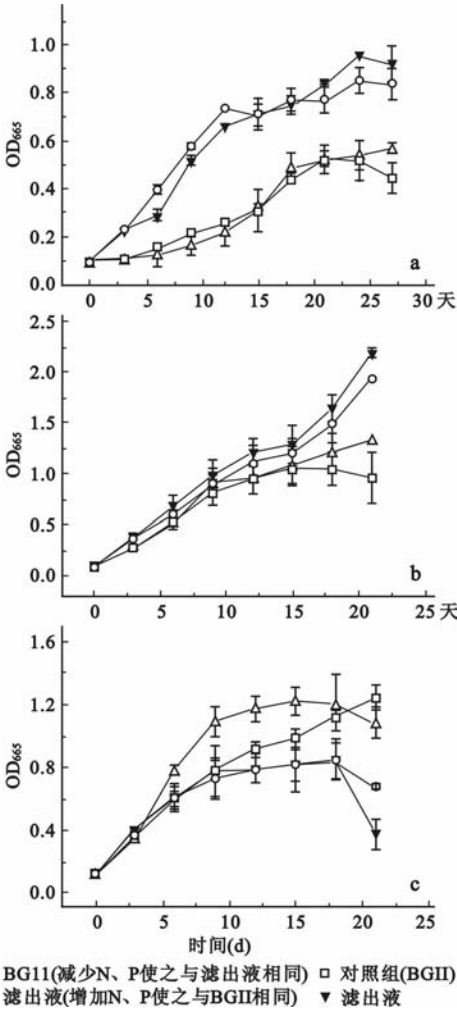


图3 三种丝状蓝藻在铜绿微囊藻细胞滤出液中的生长(a:水华束丝藻;b:水华鱼腥藻;c:土生席藻)

Fig. 3 The growth of three filamentous cyanobacteria in the cell-free filtrate of *M. aeruginosa*

(a: *Aphanizomenon flos-aquae*; b: *Anabaena flos-aquae*; c: *P. mucicola*)

图4 铜绿微囊藻在水华束丝藻(a)、水华鱼腥藻(b)和土生席藻(c)细胞滤出液中的生长

Fig. 4 The growth of *M. aeruginosa* in the cell-free filtrate of *Aphanizomenon flos-aquae* (a), *Anabaena flos-aquae* (b) and *P. mucicola* (c)

淡水蓝藻种类繁多,分布广泛。到目前为止,已发现能分泌化感物质的蓝藻大多为附生丝状藻类,其分泌的生物活性物质(如对微量金属元素的螯合剂、毒素、抗生素、异味物质等)可以干扰其它藻类的生长。分离自稻田的海绵状态念珠藻(*Nostoc spongiaforme* TISTR 8169)释放一种新的紫罗兰色素 Nostocine A,抑制六种蓝藻和六种绿藻的生长<sup>[16]</sup>;艳绿颤藻(*Oscillatoria late-virens*)分泌亲脂低分子抑制物,作用于PS II<sup>[9,10]</sup>;土生飞氏藻产生的次生代谢产物 fischerellin A (FS)强烈地抑制蓝藻和其他光合生物体的生长,在不同的作用时期有四个不同的作用位点<sup>[21]</sup>;飞氏藻(*Fischerella* sp.)和眉藻(*Calothrix* sp.)的胞外分泌物 fischerellin、calothrin 直接抑制 RNA 聚合酶活性,其抑制程度与 RNA 聚合酶浓度有关,且 calothrin 还可抑制 DNA 复制<sup>[15]</sup>;多变鱼腥藻(*Anabaena variabilis* 1058)和小单歧藻(*Tolypothrix tenuis*)均能分泌出胞外致死或抑制生长的活性物质,来相互抑制生长<sup>[23]</sup>。

有关浮游藻类化感作用的研究,赤潮种类相对较多,尤其是多甲藻和亚历山大藻.如将二角多甲藻(*Peridinium bipes*)的细胞滤出液添加到铜绿微囊藻中,导致铜绿微囊藻内囊体膜损坏、藻蓝素(包括藻蓝素和异藻蓝素)严重渗漏<sup>[24]</sup>;波兰多甲藻(*Peridinium polonicum*)分泌的 *glenodin* 可分别抑制杜氏藻(*Dunaliella* sp.)、碎片菱形藻(*Nitzschia frustulum*)的生长<sup>[25]</sup>;三种亚历山大藻(*Alexandrium minutum*、*A. tamarense*、*A. catenella*)均可抑制角毛藻(*Chaetoceros gracile*)、米氏裸甲藻(*Gymnodinium mikimotoi*)和锥形施克里普藻(*Scripsiella trochoidea*)的生长<sup>[26]</sup>.淡水种类却相对较少,仅见于以下研究:莱因衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)的胞外产物可使水华鱼腥藻 *anatoxin* 分泌增强,而水华鱼腥藻产生的微囊藻毒素(*Microcystin*)却使衣藻生长受抑制<sup>[27]</sup>;在铜绿微囊藻和斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz) 共培养体系中,微囊藻对栅藻的抑制能力是栅藻对微囊藻抑制能力的7倍<sup>[28]</sup>;微囊藻毒素能显著抑制细长聚球藻的生长,降低聚球藻的可溶性蛋白与可溶性、不可溶碳水化合物含量,改变 PC/Chl 比值,抑制光合作用 PS II 活性<sup>[29]</sup>. 早在本世纪五、六十年代,藻类学工作者就认识到,藻类胞外活性产物对群落的组成和演替有着重要作用.某些藻类产生并释放出强烈的自抑或他抑物质,不仅可以调节不同浮游植物对资源的竞争,而且可以改变浮游植物群落中种群数量的消长和种群演替<sup>[3,22,30-33]</sup>.由此可见,研究浮游植物间的化感作用,不仅在理论上具有深远的意义,而且在探索浮游植物种群演替过程中也具有重要的生态学实践意义.故本文着眼于此,对其展开相关研究.

本实验所用藻种铜绿微囊藻、水华束丝藻能够产生毒素,土生席藻也产生异味物质 MIB.实验中所发现的藻种间的相互作用,是否与毒素或异味物质有关,或存在其他的化感物质,目前还有待进一步探讨.可以预期,在现有研究基础上,可望分离、鉴定出蓝藻间的化感物质,以深入探讨其作用途径和机理.

#### 4 参考文献

- [1] Nakai S, Inoue Y, Hosomi M, *et al.* Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes. *Wat Sci Tech*, 1999, **39**(8): 47-53.
- [2] 陈德辉,刘永定,宋立荣. 菹齿眼子菜对栅藻和微囊藻的他感作用及其参数. *水生生物学报*, 2004, **28**(2): 163-168.
- [3] Keating K I. Blue-green algal inhibition of diatom growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure. *Science*, 1978, **199**: 971-973.
- [4] Gross E M. Allelopathy of aquatic autotrophs. *Crit Rev Plant Sci*, 2003, **22**: 313-339.
- [5] Legrand C, Rengefors K, Fistarol G O, *et al.* Allelopathy in phytoplankton - biochemical, ecological and evolutionary aspects. *Phycologia*, 2003, **42**(4): 406-419.
- [6] Fistarol G O, Legrand C, Selander E, *et al.* Allelopathy in *Alexandrium* spp.: effect on a natural plankton community and on a monocultures. *Aquat Microb Eco*, 2004, **35**: 45-56.
- [7] Gromov B V, Vepritskiy A A, Titova N N, *et al.* Production of the antibiotic cyanobacterin LU-1 by *Nostoc linckia* Calu 892 (Cyanobacterium). *J Appl Phycol*, 1991, **3**: 55-59.
- [8] Chauhan V S, Marwah J B, Bagchi S N. Effect of an antibiotic from *Oscillatoria* sp. on phytoplankters, higher plants and mice. *New Phytol*, 1992, **120**: 251-257.
- [9] Bagchi S N, Chauhan V S, Marwah J B. Effect of an antibiotic from *Oscillatoria laete-virens* on growth, photosynthesis, and toxicity of *Microcystis aeruginosa*. *Curr Microbiol*, 1993, **26**: 223-228.
- [10] Bagchi S N. Structure and site of action of an algicide from a cyanobacterium, *Oscillatoria late-virens*. *J Plant Physiol*, 1995, **146**: 372-374.
- [11] Gleason F K, Paulson J L. Site of action of the natural algicide, cyanobacterin in the blue green alga, *Synechococcus* sp. *Arch Microbiol*, 1984, **138**: 273-277.
- [12] Gleason F K, Baxa C A. Action of the natural algicide, cyanobacterin, on eukaryotic microorganisms. *FEMS Microbiol Lett*, 1986, **33**: 85-88.
- [13] Gleason F K, Case D E. Activity of the natural algicide cyanobacterin on angiosperms. *Plant Physiol*, 1986,

- 80**: 834 – 838.
- [14] Flores E, Wolk C P. Production, by filamentous, nitrogen-fixing cyanobacteria, of a bacteriocin and of other antibiotics that kill related strains. *Arch Microbiol*, 1986, **145**: 215 – 219.
- [15] Doan N T, Rickards R W, Rothschild J M, *et al.* Allelopathic actions of the alkaloid 12-epi-hapalindole E isonitrile and calothrixin A from cyanobacteria of the genera *Fischerella* and *Calothrix*. *J Appl Phycol*, 2000, **12**: 409 – 416.
- [16] Hirata K, Yoshitomi S, Dwi S, *et al.* Bioactivities of Nostocine A produced by a freshwater cyanobacterium *Nostoc spongiaeforme* TISTR 8169. *J Biosci Bioeng*, 2003, **95**: 512 – 517.
- [17] Banker R, Carmeli S. Tenucyclamides A-D, cyclic hexapeptides from the cyanobacterium *Nostoc spongiaeforme* var. *tenue*. *J Nat Prod*, 1998, **61**: 1248 – 1251.
- [18] Admi V, Afek U, Carmeli S. Raocyclamides A and B, novel cyclic hexapeptides isolated from the cyanobacterium *Oscillatoria raoi*. *J Nat Prod*, 1996, **59**: 396 – 399.
- [19] Freeman D J, Pattenden G. Total synthesis and assignment of stereochemistry of raocyclamide cyclopeptides from cyanobacterium *Oscillatoria raoi*. *Tetrahedron Lett*, 1998, **39**: 3251 – 3254.
- [20] Hagemann L, Juttner F. Fischerellin A. a novel photosystem. II -inhibiting allelochemical of the cyanobacterium *Fischerella muscicola* with antifungal and herbicidal activity. *Tetrahedron Letters*, 1996, **37**: 6539 – 6542.
- [21] Srivastava A, Juttner F, Strasser R J. Action of the allelochemical, fischerellin A, on photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1998, **1364**: 326 – 336.
- [22] Vardi A, Schatz D, Beeri K, *et al.* Dinoflagellate-Cyanobacterium Communication May Determine the Composition of Phytoplankton Assemblage in a Mesotrophic Lake. *Curr Biol*, 2002, **12**: 1767 – 1772.
- [23] 刘世枚, 黎尚豪. 两种蓝藻种群间的相互作用. *植物学报*, 1991, **33**: 110 – 117.
- [24] Wu J T, Kuo-Huang L L, Jensen Lee. Algicidal Effect of *Peridinium bipes* on *Microcystis aeruginosa*. *Curr Microbiol*, 1998, **37**: 257 – 261.
- [25] Perez E, Martin D E, Padilla M. Rate of production of APONINs by *Nannochloris oculata*. *Biomedical Letters*, 1999, **59**: 83 – 91.
- [26] Arzul G, Seguel M, Guzman L, *et al.* Comparison of allelopathic properties in three toxic *Alexandrium* species. *J Exper Mar Biol Ecol*, 1999, **232**: 285 – 295.
- [27] Kearns K D, Hunter M D. Green algal extracellular products regulate antialgal toxin production in cyanobacterium. *Environ Microbiol*, 2000, **2**: 291 – 297.
- [28] 陈德辉, 刘永定, 袁峻峰等. 微囊藻和栅藻共培养实验及其竞争参数的计算. *生态学报*, 1999, **19**(6): 908 – 913.
- [29] 胡智泉, 刘永定. 微囊藻毒素对细长聚球藻生长及生理生化特性的影响. *水生生物学报*, 2004, **28**(2): 155 – 158.
- [30] Pratt D M. Competition between *Skeletonema costatum* and *Olithodiscus luteus* in Narragansett Bay and in culture. *Limnol Oceanogr*, 1966, **11**: 447 – 455.
- [31] Keating K I. Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake. *Science*, 1977, **196**: 885 – 886.
- [32] Vance B D. Composition and succession of Cyanophycean water blooms. *J Phycol*, 1965, **II**: 81 – 86.
- [33] Carmichael W W. Cyanobacteria secondary metabolites: the cyanotoxins. *J Appl Bacteriol*, 1992, **72**: 445 – 459.