

# 大型海藻与赤潮微藻以及赤潮微藻之间的相互作用研究

王悠, 俞志明\*, 宋秀贤, 张善东

(中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071)

**摘要:** 研究了 2 种大型海藻石莼(*Ulva pertusa*)和江蓠(*Gracilaria lemaneiformis*)对 2 种赤潮微藻: 东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)和塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)生长的影响以及 2 种微藻之间的相互作用, 结果发现: ①在大藻(石莼或江蓠)-微藻(东海原甲藻或塔玛亚历山大藻)的共培养体系中, 石莼和江蓠均能明显影响与其共培养的微藻的生长, 石莼对微藻生长的影响强于江蓠的作用。②在东海原甲藻-塔玛亚历山大藻的双藻培养体系中, 东海原甲藻的生长受到明显的抑制作用, 最终被完全灭杀; 体系中塔玛亚历山大藻的生长未受到明显的影响。另外, 塔玛亚历山大藻的培养液滤液能明显抑制东海原甲藻的生长, 但东海原甲藻滤液对塔玛亚历山大藻的生长几乎没有影响。实验室条件下模拟二者相互作用的结果显示, 塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的抑制作用是其被后者抑制作用的 17 倍左右。③在大藻(石莼或江蓠)-东海原甲藻-塔玛亚历山大藻的多藻培养体系中, 东海原甲藻和塔玛亚历山大藻的生长变化与它们在共培养体系中的变化非常类似。半数致死时间(LT<sub>50</sub>)法的检测结果显示: 多藻培养体系对东海原甲藻的联合作用是协同作用, 而对塔玛亚历山大藻的作用是相加作用。

**关键词:** 有害赤潮; 微藻; 大型海藻; 相生相克作用; 联合作用; 共培养体系

中图分类号: X17 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2006)02-0274-07

## Effects of Macroalgae on Growth of 2 Species of Bloom Microalgae and Interactions Between These Microalgae in Laboratory Culture

WANG You, YU Zhiming, SONG Xiuxian, ZHANG Shandong

(Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Sciences, Institute of Oceanography, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

**Abstract:** We studied the effects of fresh tissue and culture medium filtrate of *Ulva pertusa* (Chlorophyta) and *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) on growth of 2 causative bloom species: *Prorocentrum donghaiense* and *Alexandrium tamarense*, in laboratory conditions. Both *U. pertusa* and *G. lemaneiformis*, especially their fresh tissues, significantly interfered with the growth of the co-cultured microalgae. *P. donghaiense* could be completely killed in the bialgal culture, but growth of *A. tamarense* in it was little affected. Simultaneous assay on the effects of culture medium filtrates showed that the culture filtrate of *A. tamarense* had algicidal effect on *P. donghaiense*, while that of *P. donghaiense* had little effect on growth of *A. tamarense*. We simulated the interactions between *P. donghaiense* and *A. tamarense* in the bialgal culture by using a mathematical model. Results show that the effect of *P. donghaiense* inhibited by *A. tamarense* is about 17 times larger than the inhibitory effect of *P. donghaiense* exerted on *A. tamarense*. The joint effects of multialgal cultures on microalga were analyzed. Results present that the multialgal cultures of either *U. pertusa* or *G. lemaneiformis* on *P. donghaiense* are synergism, and the joint effect of *U. pertusa* and *P. donghaiense* on *A. tamarense* is additional. However, it was difficult to determine the joint effects of *G. lemaneiformis* and *P. donghaiense* on *A. tamarense*. Results suggest that allelopathy is the most likely reason responsible for the results obtained in this paper.

**Key words:** harmful algal bloom (HABs); microalga; macroalga; allelopathy; joint effect; co-culture

赤潮是一种严重的海洋灾害。自上世纪 90 年代以来, 我国赤潮的发生呈现出“大范围、高频率、多种类、快节奏”的特点, 并有连年增加的态势, 这对原本已经非常严峻的近岸水域生态环境和沿岸水产业的可持续发展造成了极大的威胁。采取切实有效的赤潮防治措施是赤潮研究的重要内容之一。

利用物理方法<sup>[1,2]</sup>和化学方法<sup>[3,4]</sup>治理赤潮的研究较多。鉴于外来添加物质可能对海洋生态系统产生可知或不可预见的影响, 利用海洋环境中的生

物因子进行赤潮的防控已经越来越引起人们的重视<sup>[5]</sup>。其中利用大型海藻与微藻间的相互作用来预防或控制赤潮是一个新的研究方向<sup>[6,7]</sup>。大型海藻

收稿日期: 2005-01-24; 修订日期: 2005-04-28

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863)青年基金项目(2004AA639770); 国家自然科学基金重点项目(50339040); 国家重点基础研究发展规划(973)项目(2001CB409710)

作者简介: 王悠(1972~), 女, 博士, 主要研究方向为海洋生态毒理学。

\* 通讯联系人, E-mail: zyu@ms.qdio.ac.cn

不仅能够净化水质,还能与赤潮微藻进行营养竞争<sup>[8]</sup>,防止赤潮生物的爆发性繁殖与增长;它们还能向环境中分泌相生相克类化合物,抑制赤潮微藻的生长<sup>[3,9,10]</sup>.另一方面,不同微藻间的相互作用也能影响赤潮的消长<sup>[11]</sup>.微藻间的相互作用存在明显的个体大小依赖性(size dependent)<sup>[12]</sup>,即个体较小但具有较大的表面积/体积比的微藻具有更强的竞争优势.有关不同微藻对营养盐和光源的竞争性研究目前已经广泛开展,但有关微藻间的相生相克作用及其与大型海藻之间相互作用的研究还未见报道.

2002-05,在我国东海地区发生了大面积的赤潮.此次赤潮持续了近1个月,影响面积超过1 000 km<sup>2</sup>,引起本次赤潮的原因种为东海原甲藻和塔玛亚历山大藻.本文以我国常见的2种大型海藻:石莼和江蓠为对象,在实验室条件下研究其对上述2种赤潮原因藻生长的影响;同时在实验室条件下模拟研究了2种赤潮微藻间的相互作用,以期为探讨赤潮的生物防控措施提供基础的实验依据.

## 1 材料与方法

### 1.1 藻类培养

东海原甲藻和塔玛亚历山大藻均取自中国科学院海洋研究所藻种库,在f/2培养液中培养<sup>[13]</sup>.培养温度为(20±0.1)℃,光照3 500 lx,光暗比为12:12.

石莼采自青岛汇泉湾.采回后在实验室中用消毒海水洗去附着在藻体表面的杂藻及其它物质,然后转至另一培养瓶中充气培养,暂养48 h后用以后续试验.江蓠取自中国科学院海洋研究所藻种库,在实验室条件下长期培养.培养液中每天补充营养盐,使终浓度为NaNO<sub>3</sub>-N:100 μmol/L; NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>-P:7 μmol/L.其它培养条件同前.

### 1.2 实验体系

#### 1.2.1 共培养体系(co-culture)中大藻对2种微藻生长的影响

本实验采用1种大藻和1种微藻的共培养体系.将50 mL处于指数生长期的东海原甲藻和塔玛亚历山大藻溶液分别接种100 mL f/2加富的消毒海水中<sup>[13]</sup>,使总的实验体积为150 mL.调节微藻起始密度:东海原甲藻1.0×10<sup>4</sup>个/mL,塔玛亚历山大藻0.31×10<sup>4</sup>个/mL.然后在上述微藻溶液中分别接入0.5 g石莼或江蓠(约3.4 g·L<sup>-1</sup>)的鲜组织,光照培养箱中培养.实验以相同条件下单独培养

于f/2消毒海水<sup>[10]</sup>中的微藻(亦称单独培养体系,monoalgal culture)的一组为对照组.每试验设3个平行组,每隔24 h取样,血球计数板计数,观察微藻细胞密度的变化.

#### 1.2.2 双藻培养体系(bialgal culture)中2种微藻生长的变化

微藻的体积在海洋浮游生物群落的结构、组成以及相互作用中起重要作用,个体较小而具有较大的表面积/体积比的微藻在作用中占据优势地位<sup>[12]</sup>.东海原甲藻(15~22 μm)的大小是塔玛亚历山大藻(55~70 μm)的约1/3左右,因此在双藻培养体系中采取密度/大小比为1:1的原则设定微藻的起始密度,即东海原甲藻和塔玛亚历山大藻的起始密度比为3:1.将指数生长期的东海原甲藻和塔玛亚历山大藻共同接种到f/2培养液中<sup>[13]</sup>,使其初始密度分别为1.0×10<sup>4</sup> cells/mL和0.28×10<sup>4</sup> cells/mL.实验总体积为150 mL,每天补充f/2营养盐<sup>[13]</sup>,以消除培养体系中营养盐的限制.实验以相同条件下单独培养体系中的微藻作为对照,每试验设3个平行组.每24 h取样,观察微藻细胞密度的变化.

#### 1.2.3 1种微藻的培养液滤液对另1种微藻生长的影响

将处于对数生长期、起始密度为1.0×10<sup>4</sup> cells/mL的东海原甲藻溶液经0.45 μm的醋酸纤维素膜抽滤后补充f/2营养盐<sup>[13]</sup>,该溶液即为东海原甲藻的培养液滤液.在该滤液中接入指数生长期的塔玛亚历山大藻,调节其初始密度为0.28×10<sup>4</sup> cells/mL.同样方法制备塔玛亚历山大藻(0.28×10<sup>4</sup> cells/mL)的培养液滤液用以培养东海原甲藻,调节东海原甲藻的起始密度至1.0×10<sup>4</sup> cells/mL.实验总体积为150 mL,以单独培养体系中的微藻为对照,每24 h取样,观察微藻细胞密度的变化.

#### 1.2.4 大藻-微藻多藻培养体系(multialgal culture)中微藻生长的变化

将0.5 g石莼和江蓠的鲜组织(约3.4 g·L<sup>-1</sup>)分别接种到双藻培养体系中(同1.2.2),组成大藻-微藻的多藻培养体系,每24 h取样,观察体系中微藻细胞密度的变化.实验以相同条件下单独培养体系中的微藻作为对照.

### 1.3 数据统计

微藻细胞密度的变化以细胞密度平均值±标准误(mean ± SD)给出(n=3).t-test检验试验组与对照组之间的差异显著性,p<0.05被认为是在

$\alpha = 0.05$  水平上差异显著。

## 2 结果与分析

### 2.1 共培养体系中2种微藻生长的变化

在石莼和江蓠共培养体系中, 东海原甲藻的生长均受到明显的抑制, 细胞密度随着培养时间的延长而不断下降, 最终被完全灭杀, 由直线内插法得到其半数致死时间(median lethal time, LT<sub>50</sub>) 分别为 37.9 h 和 138.6 h(图 1)。

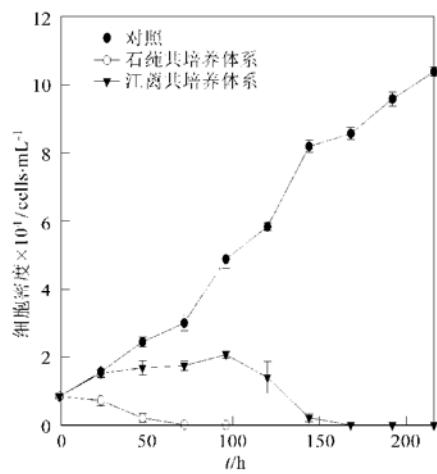


图 1 石莼和江蓠培养体系中东海原甲藻生长的变化

Fig. 1 Growth of *P. donghaiense* in *U. pertusa* and *G. lemaneiformis* co-cultures

石莼共培养体系中的塔玛亚历山大藻的生长同样受到明显的抑制作用, 并能在 144 h 内被完全灭杀, 其 LT<sub>50</sub> 为 63.6 h。但是在江蓠共培养体系中, 塔玛亚历山大藻的生长只能被显著抑制, 并不能被完全灭杀。*t*-test 显示, 对照组与实验组的细胞密度差异显著( $p < 0.05$ ), 见图 2。

### 2.2 双藻培养体系中 2 种微藻生长的变化

在双藻培养系统中, 塔玛亚历山大藻的生长未受到明显的影响( $p > 0.05$ ); 但东海原甲藻的生长受到明显的抑制, 216 h 的细胞密度与初始相比下降了约 60%, 与对照组相比, 差异显著( $p < 0.05$ ), 见图 3。

东海原甲藻的培养液滤液在 120 h 内对塔玛亚历山大藻的生长几乎没有影响( $p > 0.05$ ), 120 h 后, 则能明显促进其生长( $p < 0.05$ ); 但塔玛亚历山大藻的培养液滤液能明显抑制并最终灭杀东海原甲藻的生长, 其 LT<sub>50</sub> 约为 63.2 h。该试验结果与在双藻培养体系中所得到的结果非常类似(图 4)。

### 2.3 多藻培养体系中 2 种微藻生长的变化

在石莼或江蓠的多藻培养体系中, 东海原甲藻

的生长均受到明显的抑制作用, 细胞密度随着培养时间的延长而不断降低, 并最终被完全灭杀, 其 LT<sub>50</sub> 分别为 33.7 h 和 68.6 h。在石莼的多藻培养体系中, 塔玛亚历山大藻的生长被显著抑制( $p < 0.05$ ), 其半数有效抑制时间 ET<sub>50</sub> 为 99.6 h。江蓠多藻培养体系中的塔玛亚历山大藻同样能被明显抑制( $p < 0.05$ ), 但其作用程度小于石莼体系, 216 h 时的密度与初始相比下降了 35.6%, 但未出现半数有效抑制现象(图 5)。

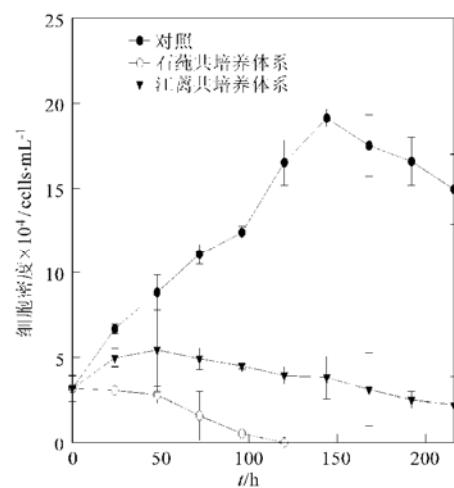


图 2 石莼和江蓠培养液体系中塔玛亚历山大藻生长的变化

Fig. 2 Growth of *A. tamarensis* in *U. pertusa* and *G. lemaneiformis* co-cultures

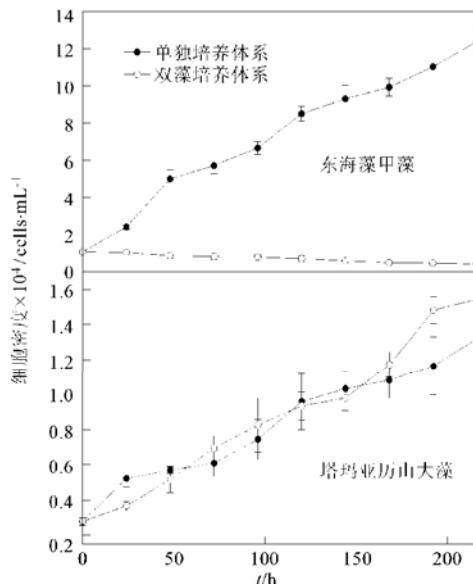


图 3 东海原甲藻和塔玛亚历山大藻在双藻培养系统中的生长

Fig. 3 Growth of *P. donghaiense* and *A. tamarensis* in bialgal cultures

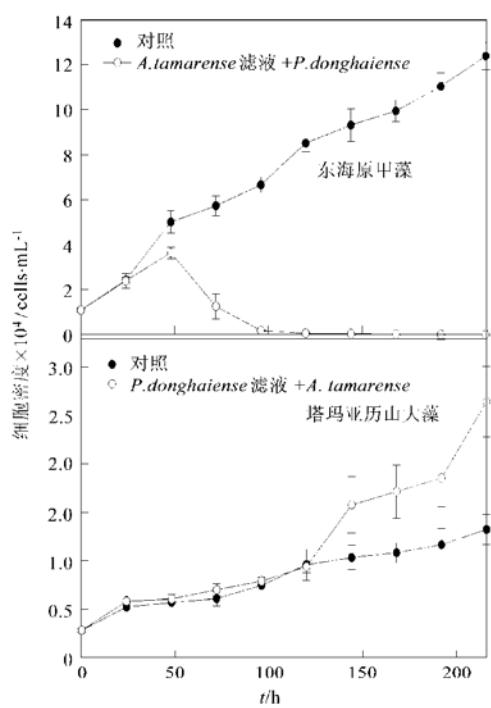


图 4 1 种微藻的培养液滤液对另 1 种微藻生长的影响  
Fig. 4 Effect of microalgal culture medium filtrate on growth of other species of microalgae

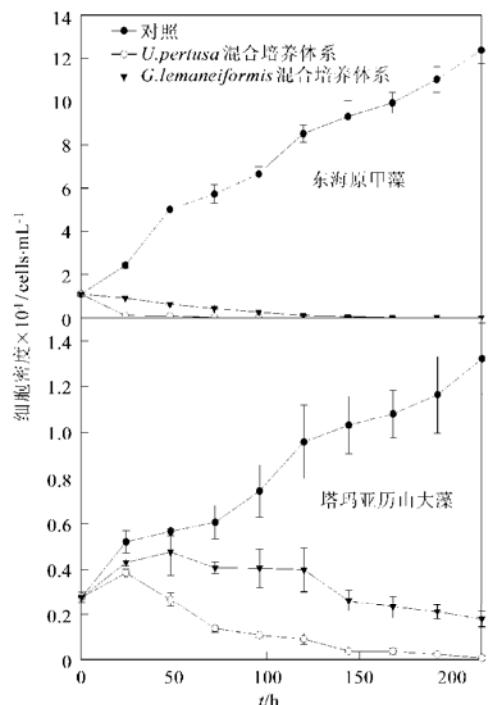


图 5 东海原甲藻和塔玛亚历山大藻在多藻培养系统中的生长  
Fig. 5 Growth of *P. donghaiense* and *A. tamarensis* in multialgal cultures of *U. pertusa* and *G. lemameiformis*

### 3 讨论

#### 3.1 大藻-微藻共培养系统中微藻的生长

本研究是在试验室控制条件下进行的,排除了温度、光照变化等环境因素可能对试验结果产生的影响。另外,本实验室前期研究的结果表明,环境中的细菌、碳限制等因素对试验结果几乎没有影响(数据未发表)。有研究认为,大藻可能通过改变介质中的 pH 来影响共培养体系中微藻的生长<sup>[14]</sup>,还有的研究则认为大藻对介质 pH 的改变对微藻的生长几乎没有影响<sup>[15]</sup>。因此,大藻对微藻的相生相克作用可能是导致本试验结果的最终原因。通过比较微藻的半数致死时间 LT<sub>50</sub>发现,石莼鲜组织的作用要明显强于江蓠的作用(表 1)。

表 1 共培养体系中石莼和江蓠对东海原甲藻和塔玛亚历山大藻生长的影响<sup>1)</sup>

Table 1 Effect of *U. pertusa* and *G. lemameiformis* on growth of *P. donghaiense* and *A. tamarensis* in co-culture

| 种类      | 石莼   |       | 江蓠    |       |
|---------|------|-------|-------|-------|
|         | 鲜组织  | 培养液滤液 | 鲜组织   | 培养液滤液 |
| 东海原甲藻   | 37.9 | ND    | 138.6 | —     |
| 塔玛亚历山大藻 | 63.6 | —     | —     | ND    |

1) 数值为半数致死时间 (LT<sub>50</sub>) ; - 为抑制作用; ND 为在  $\alpha = 0.05$  水平上差异不明显

Inderjit 和 Dakshin<sup>[16]</sup>首次定义了水生环境中,特别是针对于藻类的相生相克作用,认为藻类分泌的化合物不仅能影响其自身的生长能力(自体毒性, autotoxicity)以及临近的其它藻类,同时能够影响相关的微生物以及高等植物和动物等。能够导致相生相克作用的化合物称为相生相克类化合物(allelochemical)。Hogetsu 等<sup>[9]</sup>的研究发现,大藻分泌的相生相克类化合物能够抑制其它藻类的生长,并首次提出利用大藻的克生作用作为微藻生长控制手段的观点; Keating<sup>[17]</sup>的研究证明,相生相克类化合物能够明显抑制浮游植物的演替; Jin 和 Dong<sup>[15]</sup>发现石莼可能分泌一些相生相克类化合物抑制共培养体系中 *Heterosigma akashiwo* 和 *Alexandrum tamarensis* 的生长。

本试验中,石莼和江蓠的鲜组织能够显著抑制甚至灭杀东海原甲藻和塔玛亚历山大藻;其培养液滤液也能影响微藻的生长,但是作用强度明显弱于鲜组织的作用。可能的原因在于,在共培养体系中,大藻的鲜组织能够持续向周围环境中分泌相生相克类化合物,当化合物累计到一定的浓度时就会对共培养的微藻产生强烈的影响;但在大藻的培养液滤液中,这类化合物的浓度较低,因此对微藻生长的影响程度较低。

另外, Gross<sup>[6, 18]</sup>的研究认为,细菌 *Fischerella*

*muscicola* 分泌的相生相克类化合物是通过细胞间的直接接触传递至目标生物的, 而不是分泌至介质中; Uchida 等<sup>[19]</sup>同样发现微藻间的直接接触对于其相互作用具有重要影响。本试验所得到的试验结果与上述结果不同, 石莼或江蓠分泌的相生相克类化合物能够分泌至周围环境中, 从而对共培养的微藻生长产生影响, 细胞间的直接接触对于其相互作用并不是必须的。

### 3.2 双藻培养系统中东海原甲藻和塔玛亚历山大藻生长的变化

*Heterocapsa circularisquama* 能够分泌一些相生相克类化合物抑制或灭杀共培养的鞭毛藻, 以确保其在共培养体系中的优势地位<sup>[20]</sup>; 甲藻 *Gymnodinium mikimotoi* 同样能够分泌一些相生相克类物质抑制 *H. circularisquama* 的生长<sup>[19]</sup>。在双藻培养体系中, 东海原甲藻与塔玛亚历山大藻能够相互影响, 但东海原甲藻受塔玛亚历山大藻的影响程度比其对后者的影响程度要强的多。在微藻的培养液滤液实验中发现, 东海原甲藻的培养液滤液不能抑制塔玛亚历山大藻的生长; 但塔玛亚历山大藻的培养液滤液能够完全灭杀东海原甲藻。结果说明, 塔玛亚历山大藻能够分泌相生相克类化合物抑制共培养的东海原甲藻; 但是东海原甲藻或者不能分泌, 或者分泌此类物质的量较少, 因此对塔玛亚历山大藻生长构成影响。同时, 微藻细胞的直接接触在东海原甲藻与塔玛亚历山大藻的相互作用中同样不是必须的。

本试验同时模拟了双藻培养体系中微藻的相互作用<sup>[19]</sup>:

$$\begin{aligned} dx/dt &= r_x x (1 - x/K_x) - Axy \\ &= r_x x (1 - (x + ay)/K_x) \end{aligned} \quad (1)$$

$$\begin{aligned} dy/dt &= r_y x (1 - y/K_y) - Bxy \\ &= r_y y (1 - (bx + y)/K_y) \end{aligned} \quad (2)$$

$x, y$  分别是东海原甲藻和塔玛亚历山大藻的起始密度;  $r_x, r_y$  和  $K_x, K_y$  分别是东海原甲藻和塔玛亚历山大藻在单独培养体系中的最大生长率 (growth rate) 和承载能力 (carrying capacity);  $A$  是塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的抑制程度,  $B$  是东海原甲藻对塔玛亚历山大藻的抑制程度。当假定  $A = ar_x/K_x$ ,  $B = br_y/K_y$  时, 方程(1)和(2)即成为 Iwasa<sup>[21]</sup>的资源竞争过程中不同种群的生长模型。参数  $a$  和  $b$  没有单位, 分别指示相对于微藻的自我影响 (self-interference) 的 1 种微藻对另 1 种微藻的

抑制程度。

在一定条件下方程(1)和(2)与方程(3)和(4)是对等的<sup>[19]</sup>:

$$\begin{aligned} (\ln x_{i+1} - \ln x_{i-1})/(t_{i+1} - t_{i-1}) \\ = r_x - r_x x_i/K_x - r_x a y_i/K_x \end{aligned} \quad (3)$$

$$\begin{aligned} (\ln y_{i+1} - \ln y_{i-1})/(t_{i+1} - t_{i-1}) \\ = r_y - r_y b x_i/K_y - r_y y_i/K_y \end{aligned} \quad (4)$$

此时,  $x$  和  $y$  分别指东海原甲藻和塔玛亚历山大藻在  $t$  时刻的细胞密度; 在微藻单独培养体系即对照组中, 假设  $a = b = 0$ , 利用公式(3)和(4)并根据单独培养体系中的数据可以得到一些计算数据;  $a$  和  $b$  的值可以根据双藻培养体系中的有关数据从公式(3)和(4)中直接得到。通过计算得到, 东海原甲藻 ( $K_x$ ) 和塔玛亚历山大藻 ( $K_y$ ) 的承载能力分别为 93 433 cells/mL 和 41 200 cells/mL; 二者的生长率分别为 1.85 ( $r_x$ , 东海原甲藻) 和 0.22 ( $r_y$ , 塔玛亚历山大藻); 由公式计算可得  $a$  (东海原甲藻) 和  $b$  (塔玛亚历山大藻) 分别为 9.97 和 2.45。根据以上参数计算  $A$  和  $B$  分别为  $1.97 \times 10^4 \text{ mL} \cdot (\text{cell} \cdot \text{s})^{-1}$  和  $1.18 \times 10^5 \text{ mL} \cdot (\text{cell} \cdot \text{s})^{-1}$  (表 2),  $A$  是  $B$  的约 17 倍, 即东海原甲藻受到塔玛亚历山大藻的抑制作用大约是其抑制后者作用的 17 倍左右。

表 2 从公式中得到的单独培养体系和双藻培养体系中东海原甲藻和塔玛亚历山大藻的一些参数

Table 2 Estimated parameters from equations in monoalgal and bialgal cultures of *P. donghaiense* and *A. tamarensis*

| 赤潮微藻    | 承载能力   | 生长率   | 相互作用率      |   |
|---------|--------|-------|------------|---|
|         |        |       | $a$ or $b$ | $A$ or $B$<br>$\text{mL} \cdot (\text{cell} \cdot \text{s})^{-1}$ |
| 东海原甲藻   | 93 433 | 1.85  | 9.97       | $1.97 \times 10^{-4}$   |
| 塔玛亚历山大藻 | 41 200 | 0.215 | 2.26       | $1.18 \times 10^{-5}$   |

### 3.3 多藻培养体系中东海原甲藻和塔玛亚历山大藻的生长变化

多藻培养体系中东海原甲藻和塔玛亚历山大藻的生长变化十分类似于其在共培养体系中的变化, 大藻对微藻生长的影响在多藻培养体系中占主导地位, 与之相比, 微藻间的相互作用比较小。

在水生毒理学中, 指数相加法 (AI)<sup>[22]</sup>, 浓度相加法<sup>[23]</sup>以及半数致死时间 ( $LT_{50}$ ) 比较法<sup>[24]</sup>等是评价混合毒物对水生生物生长的影响的常用方法, 其中半数致死浓度比较法中, 主要是通过比较  $LT_{50}$  的变化来评价混合毒物的作用:

$S > A, S > B$ , 拮抗作用;

$S < A, S < B$ , 协同作用;

$B < S < A$ , 或者  $A < S < B$ , 相加作用;  
 $A$  和  $B$  分别表示 2 种毒物单独作用时的  $LT_{50}$  值;  $S$  是 2 种毒物共同作用时的  $LT_{50}$  值。

根据以上原理分析了多藻培养体系中大藻和 1 种微藻的联合作用对另 1 种微藻的影响, 在这里假设了一个前提, 就是将大藻所分泌的化合物看作是三大类物质(但实际的研究发现, 这类相生相克类化合物一般是多种物质的混合物), 并忽略了微藻的自我影响。在石莼和塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的作用中, 将塔玛亚历山大藻滤液对东海原甲藻的  $LT_{50}$  定义为  $A$ , 即塔玛亚历山大藻的克生物质对东海原甲藻的单独作用; 将在共培养体系中的  $LT_{50}$  定义为  $B$ , 即大藻的克生物质对东海原甲藻的单独作用; 将多藻培养体系中东海原甲藻的  $LT_{50}$  定义为  $S$ , 即大藻+塔玛亚历山大藻的联合作用对东海原甲藻的作用。由实验结果可知,  $A = 63.2$  h,  $B = 37.9$  h,  $S = 33.7$  h;  $S < A$ ,  $S < B$ , 石莼和塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的作用是协同作用; 同样的分析发现, 江蓠和塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的作用也是协同作用。

但是, 评价石莼和东海原甲藻的联合作用对塔玛亚历山大藻的生长比较困难, 原因是塔玛亚历山大藻所分泌的克生物质或者毒性太强, 或者分泌量太大而不能被忽略。塔玛亚历山大藻在东海原甲藻滤液中的生长被显著促进, 因此  $A = +\infty$ ; 它在石莼共培养体系中的  $LT_{50}$  即  $B = 63.6$  h。在石莼多藻培养体系中, 塔玛亚历山大藻的生长虽然被抑制, 但在试验周期内未发现半数致死现象, 即  $S > 216$  h,  $B < S < A$ , 即石莼和东海原甲藻对塔玛亚历山大藻的联合作用为相加作用。在该分析中, 同样忽略了塔玛亚历山大藻自身的分泌物, 但由于塔玛亚历山大藻的分泌物作用较强, 它是否会与石莼和东海原甲藻的分泌物发生复杂的变化从而影响其自身的生长还不得而知, 唯一能够得到的结论是石莼多藻培养体系能够对塔玛亚历山大藻产生相加作用。江蓠多藻培养体系对塔玛亚历山大藻生长的影响不能得到类似的推断, 因为其在共培养体系, 培养液滤液以及多藻培养体系中均未出现半数致死现象。

本试验是在特定的试验室条件下进行的, 具有充足的光照、营养盐和适宜的温度。在自然条件下, 不同藻种之间可能会因为竞争有限的资源而发生相互作用, 因此对资源竞争能力的强弱会成为决定其相互作用的重要因素。

#### 4 结论

石莼和江蓠能够分泌相生相克类化合物对东海原甲藻、塔玛亚历山大藻及其混合物产生明显的影响, 是 1 种具有潜在赤潮调控作用的生物因子; 2 种微藻间也能通过相生相克作用而相互影响, 其中塔玛亚历山大藻对东海原甲藻的作用是其受后者作用的约 17 倍左右。该试验结果为今后在养殖区内利用经济海藻进行赤潮的生物学防控提供了基础的试验依据。

#### 参考文献:

- [1] Yashushi I, Johichiro T, Zen' ichiro K, et al. Suppression of dinoflagellate *Peridinium bipes* bloom in a reservoir by ultraviolet radiation [A]. In: Proceedings of the International Conference on Hydropower-Waterpower [C], San Francisco 1995, 1265~1273.
- [2] Sugawara T, Taguchi S, Hamasaki K, et al. Response of natural phytoplankton assemblages to solar ultraviolet radiation (UV-B) in the coastal water, Japan [J]. Hydrobiologia, 2003, **493**: 17~26.
- [3] Anderson D M. Turning back the harmful red tide [J]. Nature, 1997, **388**: 513~514.
- [4] 俞志明, 邹景忠, 马锡年. 一种提高粘土矿物去除赤潮生物能力的新方法[J]. 海洋与湖沼, 1994, **25**(2): 226~232.
- [5] Anderson D M, Anderson P, Bricelj V M, et al. Monitoring and management strategies for harmful algal blooms in coastal waters [R]. APEC 201-MR-01. 1, Asia Pacific Economic Program, Singapore, and Intergovernmental Oceanographic Commission Technical Series No. 59, Paris, 2001.
- [6] Gross E M, Meyer H, Schilling G. Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum* [J]. Phytochemistry, 1996, **41**: 133~138.
- [7] Nakai S, Inoue Y, Hosomi M, et al. Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macroalgae [J]. Water Science Technology, 1999, **39**: 47~53.
- [8] Fitzgerald G P. Some factors in the competition of antagonism among bacteria, algae, and aquatic weeds [J]. Journal of Phycology, 1969, **5**: 351~359.
- [9] Hogetsu K, Okanishi R. Studies on the antagonistic relationship between phytoplankton and rooted aquatic plants [J]. Japanese Journal of Limnology, 1960, **21**: 124~130.
- [10] Jeong J H, Jin H J, Sohn C H, et al. Algicidal activity of the seaweed *Corallina pilulifera* against red tide microalgae [J]. Journal of Applied Phycology, 2000, **12**: 37~43.
- [11] Honjo T. The biology and prediction of representative red tide associated with fish kills in Japan [J]. Research of Fish Science, 1994, **2**: 225~253.
- [12] Armstrong R A. A hybrid spectral representation of phytoplankton growth and zooplankton response: The "control rod" model of plankton interaction [J]. Deep-Sea Research,

- 2003, **50**: 2895~ 2916.
- [ 13] Guillard R R L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates [ A ]. In: Smith W L, Chanley M H. Culture of marine animals[ C ]. New York: Plenum Press, 1975, 26~ 60.
- [ 14] Schmidt L E, Hansen P J. Allelopathy in the prymnesiophyte *Chrysochromulina polypis*: effect of cell concentration, growth phase and pH [ J ]. Marine Ecology - Progress Series, 2001, **216**: 67~ 81.
- [ 15] Jin Q, Dong S L. Comparative studies on the allelopathic effects of two different strains of *U. pertusa* on *Heterosigma akashiwo* and *Alexandrium tamarensis* [ J ]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2003, **293**: 41~ 55.
- [ 16] Inderjit D, Dakshini K M M. Algal allelopathy [ J ]. Botanical Review, 1994, **60**: 182~ 196.
- [ 17] Keating K I. Blue-green algal inhibition of diatom-growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure [ J ]. Science, 1978, **199**: 971~ 973.
- [ 18] Gross E M. Allelopathy in benthic and littoral areas: case studies on allelochemicals from benthic cyanobacteria and submerged macrophytes [ A ]. In: Inderjit D, Dakshini K M M, Foy C L. Principles and practices in plant ecology: Allelochemical interactions[ C ]. CRC, Boca Raton, 1999, 179 ~ 199.
- [ 19] Uchida T, Toda S, Matsuyama Y, et al. Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory culture [ J ]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, **241**: 285~ 299.
- [ 20] Uchida T, Matsuyama Y, Yamaguchi M, et al. Growth interactions between a red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and some other phytoplankton species in culture [ A ]. In: Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y. Harmful and Toxic Algal Blooms, Intergovernmental Oceanographic[ C ]. Paris: Commission of UNESCO, 1996, 369~ 372.
- [ 21] Iwasa Y. Suriseibutugaku nyuumon [ M ]. Tokyo: Kyoritu Syuppan, 1998, 352.
- [ 22] Marking L L. A method for assessing additive toxicity of chemical mixtures. Aquatic toxicology and hazard evaluation [ A ]. In: Mayor L L, Hamelink J L. Aquatic toxicology and hazard evaluation. ASTM STP 634 Publication. Phlade[ C ]. Phia: American Society for testing and materials, 1977, **634** : 99~ 108.
- [ 23] Loewe S, Muischnek H. Über Kombinationswirkungen. 1. Mitteilung: Hilfsmittel der Fragestellung. *Nanyn-Schmiedebergs* [ J ]. Archives of Experimental Pathology and Pharmacology, 1926, **114** : 313~ 326.
- [ 24] Sprague J B, Ramsay B A. Lethal levels of mixed copper-zinc solutions for juvenile salmon [ J ]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1965, **22** : 425.