

赤潮期间藻类的化感效应

Allelopathic effects in algal blooms

彭喜春¹, 杨维东², 刘洁生²

(1. 暨南大学 食品科学与生物工程系, 广东 广州 510632; 2. 暨南大学 生命科学技术学院, 广东 广州 510632)

中图分类号: Q93

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2007)02-0084-05

海洋环境条件的变化导致浮游生物(微藻、原生动物或细菌)爆发性增殖或高度聚集使局部水体改变颜色产生赤潮。海洋浮游微藻是引发赤潮的主要生物,在4 000多种浮游微藻中有260多种能形成赤潮,中国沿海的赤潮生物有148种,其中43种曾引发过赤潮。赤潮的暴发是海洋生物、营养物质、各种自然环境条件等内、外部因素综合作用的结果,其内因是海水中存在赤潮生物^[1]。非赤潮期间与赤潮发生时浮游植物的种类不同,发生赤潮时,并不完全是由浮游植物群落中平时的优势种群增殖而成为赤潮生物,而是赤潮生物的聚集或增殖^[2]。两次赤潮发生期间的优势种不一定相同,赤潮发生前后存在藻种的演变,一次赤潮期间也经常存在这种变化,关于这种演变目前主要有两种观点:一种观点认为是水体中营养盐含量的变化引起藻种的变化;另一种观点认为藻类之间的相互作用——化感效应引起藻种的更替^[2]。化感效应广泛存在于自然界中。化感作用是生物在进化过程中产生的一种对环境的适应性机制,是生态系统中自然的化学调控现象。一般认为,化感物质的产生和释放是生物在环境胁迫的选择压力下形成的^[3~5]。

1 赤潮藻的化感效应

赤潮发生前的海域中生活着较丰富的浮游植物的种群,各种群间以一定的比例构成该区域海洋浮游植物的群落,但在赤潮形成的过程中,种类将朝着单一化的方向发展,个别种类的异常增殖,使它成为该海域的绝对优势种,并经常伴随对其它各类的排除作用(exclusion),虽然这种现象是十分复杂的,但种间的化感效应显然是重要原因之一^[6]。研究表明,

赤潮藻由于细胞外有机物质(化感物质)的分泌而导致的浮游生物间的交互作用被认为是一种影响浮游植物继发的因素^[7], Keating^[8]报道 cyanobacteria 分泌的有毒物质抑制硅藻的生长;同样,定鞭藻纲(Prymnesiophyceae)及双鞭藻纲(Dinoflagellate)的藻类也有报道分泌一些物质抑制与其共存的其它浮游生物。Pratt^[9]报道了硅藻中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)和黄藻中的金黄滑盘藻(*Olisthodiscus luteus*)的相互作用实验发现,金黄滑盘藻的滤液明显地阻碍了中肋骨条藻的增殖。在定鞭藻中, Myklestad 等人^[10]报道了产毒 *Chrysochromulina polylepis* 和海洋硅藻中肋骨条藻之间的一种强烈的化感相互作用。Schmidt 等^[11]也发现 *C. polylepis* 对双鞭藻(*Heterocapsa triquetra*)有一种强烈的化感作用,但是这种作用是在一定的 pH 值下发生。如果有毒物质的释放会抑制赤潮藻竞争者的生长,那么对其它浮游生物就有一种选择性的竞争优势。Windust 等^[12]发现微量的双鞭藻毒素 OA(okadaic acid)及 DTX-1(dinophysistoxin-1)也能有效地抑制几种微藻的生长。作者在研究球形棕囊藻溶血毒素时也发现,微量的球形棕囊藻的溶血毒素也能有效地抑制几种可能共存的微藻生长。这表明,毒素的产生可能是一种压制或

收稿日期:2004-08-20;修回日期:2004-10-20

基金项目:国家自然科学基金项目(30470321);国家重点基础研究发展规划项目(2001CB409709);广东省自然科学基金项目(06300551);广东省科技计划项目(2004B20501007)

作者简介:彭喜春(1976-),男,江西丰城人,博士研究生,主要从事生物毒素研究,电话:020-85226635, E-mail:hopingpeng@163.com

清除其它藻类竞争者的一种策略,因而在几种浮游植物中体现出化感作用。

赤潮藻对浮游动物的生长也有抑制或毒害作用,主要包括降低浮游动物的存活率、抑制生长、抑制繁殖和摄食以及改变其正常行为等,进而影响到浮游动物种群数量,甚至整个生态系统的结构。一些赤潮藻能使一些浮游动物存活率降低,生长受到影响,某些藻在低密度下就可以造成浮游动物的死亡,如金黄环多沟藻(*Gyrodinium aureolum*)藻细胞密度>200个/mL时,就能使埃氏网纹虫(*Favella ehrenbergii*)存活率降低^[13]。一些赤潮藻对浮游动物繁殖过程和幼体发育的影响主要分为对卵受精的影响、对浮游动物产卵力和胚胎孵化的影响以及对幼体发育的影响。赤潮藻危害着浮游动物的产卵前至产卵后发育的整个生殖过程,这包括减弱浮游动物配子的受精力、降低产卵能力和胚胎孵化率,有的胚胎虽能孵化但幼体发育减慢、畸形甚至在短时间内死亡。例如红色裸甲藻(*Gymnodinium sanguineum*),闪光原甲藻(*Prorocentrum micans*)都可以降低柱形宽水蚤(*Temora stylifera*)雄体的授精率^[14]。赤潮藻也对浮游动物摄食产生影响,如某些桡足类对有毒藻类表现在拒绝摄食或摄食率降低^[15]。有些有害赤潮藻可以影响一些浮游动物的运动,使其表现出异于常态下的一些动作^[15]。赤潮藻可能通过抑制浮游动物的繁殖以减少其数量从而减轻对自己的捕食压力,为自身的存活和发展创造有利条件。

因此单一种群赤潮的形成,显然不能归究于赤潮原因藻自身生长速率的优势,因为许多原因藻在一定的环境条件下其生长速率适中。赤潮发生期间共存的非赤潮浮游生物的减少显然表明赤潮藻的强竞争能力,同时也暗示赤潮暴发期间赤潮藻对其它浮游生物存在一种竞争机制——化感效应,以抑制它种生物对同种资源的竞争。

2 赤潮藻化感效应的激活

一般认为,植物在营养充足的条件下不会释放化感物质。化感效应是由于植物自身生存环境受到压迫时,为保证自身生存繁殖所需要的养分而激发的一种抑制其它竞争生物生长繁殖的功能^[16]。

研究表明,在营养条件受到限制时很多赤潮藻会产生(或释放)一些化感物质。Myklestad等^[10]报道了P缺乏时*C. polylepis*,硅藻*Skeletonema costatum*的生长受到强烈的抑制。Grané发现^[17]在N,P盐限制时*Prymnesium parvum*所产毒素的量增加,其无细胞过滤液对*Thalassiosira weissflogii*,*Prorocentrum minimum*和*Rhodomonas cf. baltica*的生长也产生抑制,而营养盐充足时这几种藻的生长并未受到影响。这暗示当有毒鞭藻生长的营养条件受到限制时,分泌有毒代谢物可能是一种常见机制。当营养条件受到限制时,浮游生物为获取营养在生理上可能发生一些变化以增加其竞争能力。毫无疑问,就化感效应而言,利用毒素对产毒藻来说可能是最为有利的,因为这有助于在其它更为高级的竞争者(如其它藻)存在的环境中繁殖,否则就有可能被清除。据报道,不仅浮游生物,一些其它微生物组织中,营养条件的限制与化感活性的增强也有着密切关系^[18]。显然,在没有营养限制条件下以其最优生长率生长时组织并不产生化感物质,但是如果由于营养条件受到限制而导致生长率下降,其次生代谢过程就被激活,这样如果组织因其迅速的生长能有效地参与竞争的话,就不产生毒素,但是如果组织由于受到营养限制而不能有效地竞争的话,其毒素的产生机制就被激活了^[17]。

赤潮藻化感效应的理论基础仍然是植物的次生代谢。关于次生代谢物质随环境条件变化的生理机制方面,有以下几个假说^[4]:(1)碳素/营养平衡(Carbon/ Nutrient Balance, CNB)假说;(2)生长/分化平衡(Growth/ Differentiation Balance, GDB)假说;(3)最佳防御(Optimum Defense, OD)假说;(4)资源获得(Resource Availability, RA)假说。这些假说都从各自的角度说明环境胁迫条件下,植物次生代谢物质的数量是增加的。赤潮藻化感物质作为其次生代谢物质的一部分,其变化必然会受到藻体内次生代谢物质变化的影响。尽管人们很难说明藻体内次生代谢物质含量增加,其释放的化感物质就一定会增加,但这至少从一个侧面反映了环境胁迫条件下,藻类增强向环境释放化感物质的可能性。

赤潮藻化感物质在环境胁迫条件下产生变化的内在生理机制问题,目前尚未见报道。用以上假说来认识环境胁迫条件下赤潮藻化感物质产生和释放的诱导机制是有意义的。

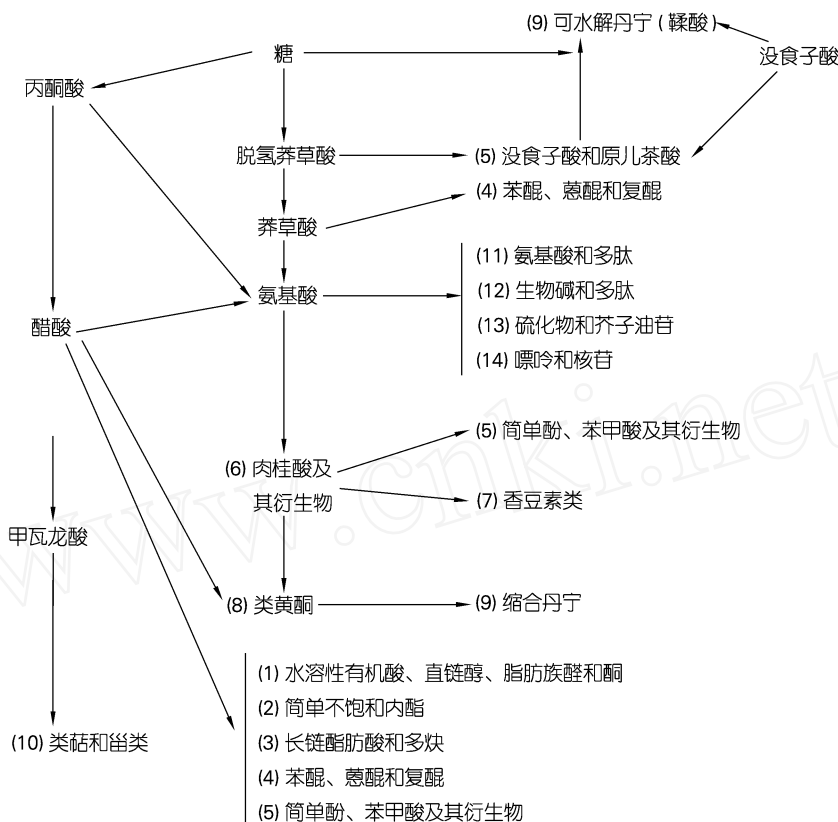


图 1 各类化感化合物及其可能合成的途径^[23]

3 赤潮藻化感物质及其分离鉴定

化感物质是在植物次生代谢过程中通过醋酸途径或莽草途径生成的,根据其性质大体上可分为 4 类^[3,16,19,20]: (1) 脂肪族化合物: 指水溶性的醇和酸, 如草酸、乙醇等; (2) 脂肪酸、类酯物以及不饱和内酯: 如苹果酸、柠檬酸等; (3) 萜类化合物: 如单萜烯、桉树脑等; (4) 芳香族化合物: 如酚、单宁等。这些物质的可能生物合成途径如图 1 所示。化感物质是化学性质极不相同的各种植物次生代谢物质。

化感物质的分离方法目前常用的有萃取法、重结晶法、柱色谱法、高压液相层析法、硅胶柱层析法、Sephadex L H-20 柱层析法、硅胶薄膜层析法和微晶纤维素薄膜层析法等, 这些方法可适时结合使用。化感物质分子结构鉴定的主要方法有原子吸收法、红外光谱 (IR) 法、核磁共振法 (NMR) 法、质谱法、气相色谱法以及用 MT-3 型元素分析仪进行元素分析法等^[21]。

目前对已经分离鉴定的赤潮藻化感物质的报道还很少。Suzuki 等人^[22]从赤潮藻 *Neodilsea yendoana* 中分离鉴定出一种多不饱和脂肪酸——5,8,11,14,17-cicosapent- aenoic 酸, 后者抑制绿藻 *Monostroma oxyspermum* 的生长并阻碍孢子的沉积。其最小抑制浓度是 1 mg/L。Uchida 等^[23]从一种双鞭藻 *Peridinium bipes* 中分离出一类抑藻物质 (antialgal substances), 经鉴定可能是不饱和脂肪酸或光氧化叶绿素 c, 该物质能抑制 *Microcystis aeruginosa* 的生长。赤潮暴发期间, 除赤潮藻间存在化感及化感物质外, 其它浮游生物也对赤潮藻产生化感作用。其中研究得比较多的对赤潮藻具有抑制或杀灭作用的化感物质有蓝细菌 *Nostoc licnckia*, *Oscillatoria late-virens*, 及 *Scytonema hofmanni* 分泌的蓝细菌素 (cyanobacterin) 和蓝细菌 *Fischerella muscicola* 分泌的 fischerellin (包括 A、B 两种组分), 其中 fischerellin 的分子结构如图 2 所示^[24~27]。

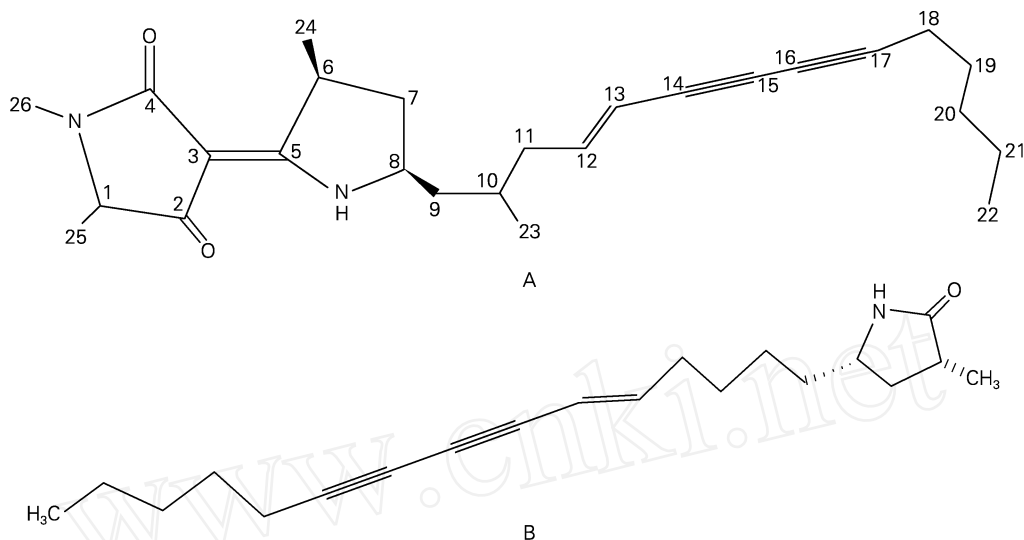


图3 Fischerellin A ,B 的结构

4 赤潮藻化感效应及化感物质的研究前景

随着赤潮暴发的频率增加,赤潮藻相关的化感效应正逐渐地引起研究者的关注。自1966年Pratt报道了金黄滑盘藻的滤液阻碍骨条藻的增殖后近半个世纪以来,尽管大量的研究表明化感效应及化感物质的存在,有关赤潮藻化感物质的研究仍然很少。这主要是由于赤潮暴发过程中发生化感效应的整个过程极其复杂,研究化感效应及化感物质需要面对许多困难。首先化感物质自藻体分泌出体外后在对化感受体(其它浮游生物)起作用的过程中,由于海洋中复杂的生态系统,很可能会发生一些物理、化学及生物作用而发生改变,因而难以分辨出化感物质是原初的还是经改变后的结果;其次,化感物质除具有化感功能外,还有许多其它多方面的作用,难以对其专一性进行区分。许多化学物质(如有机酸类、碱类)也具有化感作用,但却不一定是化感物质,因为多数的酸类和碱类物质在一定浓度下都能抑制生物的生长;第三,实验室的研究很难对复杂的海洋生态系统进行再现;第四,难以在其它各种化学物质存在的情况下,确定出化感作用物质;第五,赤潮藻化感效应具有隐蔽性和多态性。隐蔽性即化感作用、竞争作用和海洋微生物的作用交织存在,多态性即化感作用受环境条件和基因型的影响很大,这种隐蔽性和多态性以及化感物质种类繁多且作用机制不尽相同等因素都给藻类化感作用的研究增加了难度。

赤潮藻的化感效应是一个非常新的研究领域,化感作用未来的研究重点应该是继续寻找与赤潮藻相关的化感物质,验证某些次生代谢物质是否具有专一的化感特性;采用放射性同位素标记方法追踪化感物质由供体(donor)产生并最终作用于受体(receptor)的整个过程;测定供体能够提供的化感物质的浓度、化感物质作用的有效浓度和临界浓度;模拟海洋生态系统中多种化感物质对受体的交互作用;外界环境如海水温度、紫外线辐射等发生变化时化感物质释放后所发生的变化;对赤潮藻化感物质作用机制的研究,应彻底揭示赤潮藻化感物质的主要作用和一系列次要效应,这有助于全面理解化感作用现象以及赤潮暴发的相继性;全面深入地研究化感效应的遗传基础,对控制化感性状的基因进行基因定位,找到其主要基因和辅助基因,并探索控制化感作用的基因,为寻找高效、安全的生物除藻剂奠定基础。

对化感效应及化感物质的研究不仅极具生物学意义,而且对化感物质的研究具有非常大的应用潜力。

参考文献:

- [1] 全先庆,曹善东. 赤潮的危害、成因及防治[J]. 山东教育学院学报,2002,90(2):87-88.
- [2] 张建新,夏新,刘雪芹,等. 赤潮的研究的现状与展望[J]. 中国环境监测,2002,18(2):20-25.
- [3] 孔垂华. 植物化感作用研究中应注意的问题[J]. 应用生态学报,1998,9(3):332-336.

- [4] 孔垂华,徐涛,胡飞,等. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制[J]. 生态学报[J],2000,20(5):849-854.
- [5] Stout M J, Raymond A B, Sean S D. Effects of nitrogen availability on expression of constitutive and inducible chemical defenses in tomato[J]. **J Chem Ecol**, 1998, 4: 945-963.
- [6] 张水漫. 赤潮及其防治对策[M]. 北京:海洋出版社, 1994.
- [7] Keating K I. Blue-green algal inhibition of diatom growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure[J]. **Science**, 1978, 199: 971-973.
- [8] Keating K I. Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake [J]. **Science**, 1977, 196: 885-886.
- [9] Pratt D M. Competition between *Skeletonema costatum* and *Olisthodiscus luteus* in Narragansett Bay and in culture [J]. **Limnol Oceanogr**, 1966, 11: 447-455.
- [10] Mykkestad S M, Ramlo B, Hestmann S. Demonstration of strong interaction between the flagellate *Chrysochromulina polylepis* (Prymnesiophyta) and a marine diatom [A]. Lassus P, Arzul G, Erardle Denn E, et al. Harmful Marine Algal Blooms[C]. New York: Lavoisier Intercept Ltd, 1995. 633-638.
- [11] Schmidt L E, Hansen P J. Allelopathy in the prymnesiophyte *Chrysochromulina polylepis*: effect of cell concentration, growth phase and pH [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2001, 216: 67-81.
- [12] Windust A J, Wright J L C, McLachlan J L. The effects of the diarrhetic shellfish poisoning toxins okadaic acid and dinophysistoxin-1, on the growth of microalgae [J]. **Mar Biol**, 1996, 126: 19-25.
- [13] Hansen P J. Growth and grazing response of a ciliate feeding on the red tide dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* in monoculture and in mixture with a non-toxic alga [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1995, 121: 65-72.
- [14] Laabir M, Buttino I, Ianora A, et al. Effect of specific dinoflagellate and diatom diets on gamete ultrastructure and fatty acid profiles of the copepod *Temora stylifera*[J]. **Mar Biol**, 2001, 138: 1241-1250.
- [15] Huntley M E, Sykes P, Rohan S, et al. Chemically mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanisms, occurrence significance [J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1986, 28: 105-120.
- [16] 韩路,王海珍,曹新川. 植物化感作用及其在农业生产中的应用[J]. 新疆环境保护,2000,22(2):88-92.
- [17] Gran E, Johansson N. Increase in the production of allelopathic substances by *Prymnesium parvum* cells grown under N-or P-deficient conditions [J]. **Harmful Algae**, 2003, 2: 135-145.
- [18] Vining L. Genetic and environmental control of antibiotic production [A]. Vining L, Stuttard C. Genetics and Biochemistry of Antibiotic Production [C]. London: Butterworth-Heinemann, 1995. 1-8.
- [19] 周志红. 植物化感作用的研究方法及影响因素[J]. 生态科学,1999,18(1):35-38.
- [20] 周志红. 植物化感作用及其在农业中应用的研究进展[J]. 生态科学,1995,14(2):129-133.
- [21] 董章杭,林文雄. 作物化感作用研究现状及前景展望[J]. 中国生态农业学报,2001,9(1):80-83.
- [22] Suzuki M, Wakana I, Denboh T, et al. An allelopathic polyunsaturated fatty acid from red algae [J]. **Phytochemistry**, 1996, 43(1): 63-65.
- [23] Uchida A, Shimada A, Ishida Y. Antibacterial and antialgal substance produced by the dinoflagellate *Peridinium bipes* [J]. **Nippon Suisan Gakkaishi**, 1988, 54: 1941-1945.
- [24] Wu J T, Kuor-Huang L L, Lee J. Algicidal effect of *Peridinium bipes* on *Microcystis aeruginosa* [J]. **Current Microbiology**, 1998, 37:257-261.
- [25] Hagmann L, Jüttner F. Fischerellin A, a novel photosystem-II-inhibiting allelochemical of the cyanobacterium *Fischerella musicola* with antifungal and herbicidal activity [J]. **Tetrahedron Letters**, 1996, 37(36): 6539-6542.
- [26] Papke U, Gross E M, Francke W. Isolation, identification and determination of the absolute configuration of fischerellin B. A new Algicide from the freshwater cyanobacterium *Fischerella musicola* (Thuret) [J]. **Tetrahedron Letters**, 1997, 38(3): 379-382.
- [27] 于占国. 日本赤潮研究概况[J]. 海洋环境科学, 1995,14(1):59-64.

(本文编辑:张培新)