

水环境中微藻与细菌相互关系研究进展

崔龙波¹, 吴雪¹, 王琛¹, 刘冉¹, 冯继兴¹, 马家好²

(1. 烟台大学生命科学学院, 烟台山东 264005; 2. 利洋水产科技有限公司, 广州广东 518518)

摘要 综述了目前水环境中微藻和细菌间相互促进、相互抑制作用的研究进展, 以期为进一步探讨构建以藻-菌生物技术为核心的水生生态调控提供参考依据, 同时还提出了今后藻-菌关系研究需要解决的问题。

关键词 微藻; 细菌; 相互关系; 水环境

中图分类号 S181.3 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2015)26-249-04

Research Progress of the Relationship between Microalgae and Bacteria in Aquatic Environment

CUI Long-bo, WU Xue, WANG Chen et al (College of Life Science, Yantai University, Yantai, Shandong 264005)

Abstract The research progress of mutual promotion and inhibition between microalgae and bacteria in aquatic environment was summarized. The purpose is to provide the reference for the further study on construction of aquatic ecological regulation by microalgae-bacteria biological technology as the core. Meanwhile, some problems need to be solved for the future research on the relationship between bacteria and microalgae were put forward.

Key words Microalgae; Bacteria; Interrelationship; Aquatic environment

微藻和细菌是自然界水环境中广泛存在的两种微小生物, 也是水生生态系统中调节各环境因子最重要的生物种类, 对促进水体中的物质循环与营养再生, 维持水环境的生态平衡起着非常关键的作用。然而, 水环境内生物多样性和生物间相互作用关系是生态平衡的基础, 因而探明微藻和细菌之间的相互关系以及对水体中各种物质的转化机制, 对于利用其进行水质调控、赤潮或水华防治、水生动物病害防控等都具有重要的意义。自 20 世纪六十年代以来, 学者们从不同角度研究了微藻和细菌之间的关系, 包括化学过程、物理过程、环境过程以及生物过程^[1]。目前, 对微藻和细菌间关系的研究正逐渐深入, 许多研究者尝试分析微藻周围的细菌菌落或细菌周围的微藻群落及其复杂的相互关系, 并将它们间的协同、共生、抑制、竞争关系应用于水质调控。笔者综述了目前水环境中微藻和细菌的行为及相互关系方面的相关研究, 以期为进一步探讨藻-菌在水生态系统中的物质循环与营养再生的作用过程及机制, 构建以藻-菌生物技术为核心的水生生态调控提供参考依据。

1 水环境中微藻与细菌的相互促进

1.1 微藻对细菌的促进作用 相对而言, 关于微藻对细菌促进作用方面的研究相对较少。微藻主要通过营养物质交换, 气体、酸碱度调节等促进细菌生长。沈南南等研究表明, 小球藻 (*Chlorell a pyrenoidosa*) 通过直接吸收和利用水体的 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 及提高溶解氧, 能够促进好氧异养芽孢杆菌 (*Bacillus licheniformis*) 的生长^[2]。铃木聪等指出, 细小聚球蓝藻 (*Synechococcus* sp.) 能够促进鳗弧菌 (*Vibrio anguillarum*) 增殖, 从而加重了鳗弧菌对香鱼的感染程度^[3]。从中肋骨条藻 (*Skeletonema costatum*) 培养液中分离而来的假单胞菌 HNY,

在微藻培养液中的生长增殖情况显著好于在普通海水中^[4], 同时微藻培养液中存在无法人工培养的细菌, 也意味着某些特定细菌的生长增殖对微藻的依赖性^[5]。翟春梅等从太湖水华蓝藻铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 的藻际环境中分离出一株甲基营养芽孢杆菌 (*B. methylotrophicus*, Ma-B1), 并研究藻与菌之间的相互作用机理, 表明铜绿微囊藻与 Ma-B1 之间存在复杂的相互促进或抑制关系, 共同影响着藻、菌在水生态系统中的消长, 它们之间的相互作用由其分泌的代谢产物介导, 铜绿微囊藻能够合成 Ma-B1 生长需要的物质从而促进其生长, 而藻际细菌则通过分泌次生代谢产物抑制铜绿微囊藻的生长^[6]。

1.2 细菌对微藻的促进作用 细菌作为水生生态系统中重要的分解者, 通过复杂的代谢活动参与水环境中多种物质的分解与转化过程, 从而作为微藻营养物质的提供者与加工者; 同时细菌还可以通过产生或分泌对微藻有益的代谢物质或胞外产物, 从而呈现对微藻的促进作用。研究表明, 水体中的氨化细菌和硝化细菌能够将含氮有机物质分解并进一步通过硝化作用将其转化为 $\text{NH}_3^+ \text{-N}$, 为藻类生长提供无机氮^[7]; 好氧细菌通过利用微藻周围水体中高浓度的溶解氧, 为藻类提供还原性较强的生存环境^[8]。某些细菌通过产生如胞内磷脂或胞外糖肽等特定的有机物质以及维生素 (如 VB_{12}), 从而促进微藻的生长^[9]。Maruyama 等发现, 与单纯培养的微藻相比, 在藻-菌共生体系中的细菌能产生更多的植物细胞苗长素和分裂素^[10]。此外, 某些细菌通过与其他细菌的竞争作用而呈现对微藻的有益作用。如 Mayali 等发现甲藻 (*Karenia brevis*) 藻株 NOAA1 共栖细菌群落中的某种细菌与一种杀藻的细菌 41-DBG2 竞争营养物质并占有优势, 因而间接地保护了微藻免受杀藻细菌的攻击^[11]。正是由于与某些细菌的特定依存关系, 使得一些微藻在缺乏这些特殊细菌的条件下, 无法进行正常的增殖。Sakami 等研究发现, 在无菌条件下培养时具毒冈比甲藻 (*Gambierdiscus toxicus*) 藻细胞不能增殖, 而当与甲藻共栖的 4 株细菌共同培养时,

基金项目 山东省科技发展计划项目(2014GSF117010); 山东省现代农业产业技术体系建设专项资金(SDAIT-19)。

作者简介 崔龙波(1962-), 男, 山东蓬莱人, 教授, 博士, 从事海洋动物细胞生物学研究。

收稿日期 2015-07-27

藻细胞又恢复增殖;若在藻培养液中加入从细菌发酵液中提取的一种高分子物质时,也能促进藻细胞的增殖^[12]。林伟等在三角褐指藻及球等鞭金藻的藻际细菌中同样发现了促进微藻生长的细菌菌株^{[13]79}。学者们在研究赤潮或水华时特别关注微藻与细菌的相互关系。Kimura等指出,细菌的存在对于一种引起赤潮的金藻(*Uroglena american*)的增殖非常关键,细菌释放的类维生素物质可能是金藻生长的促进剂^[14]。在发生星杆藻(*Asterionella glacialis*)赤潮时,Riquelm等分离到一株假单胞菌022,该菌所分泌的一类糖蛋白可以明显刺激星杆藻的生长,同时星杆藻产生的溶解态氨基酸胞外物质对菌株022形成专一性的吸引,形成一种互利的关系^[15]。

2 水环境中微藻与细菌的相互抑制

2.1 微藻对细菌的抑制作用

微藻具有产生活性次生代谢产物的基本机制,这些代谢产物包括脂肪酸、酚类、多糖等种类,它们具有抑制或消灭某些细菌的作用,同时这些抗菌代谢产物的功能具有选择性。Naviner等指出,中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)具有抑制鳃弧菌等多种水产养殖动物病原菌生长的能力,其他一些海洋微藻如角毛藻、三角褐指藻、日本星杆藻等也具有抗菌的能力,起抗菌作用的都属于脂肪酸类物质,如顺二十碳五烯酸等^[16]。Ohta等从海洋微藻*Chlorococcum*中提取的产物能够抑制副溶血弧菌、金黄色葡萄球菌和枯草芽孢杆菌等多种细菌的生长,该成分是一种对碱、热稳定的非蛋白类物质^[17]。Vairappan等发现,源自红藻(*Laurencia majuscula*)的高特异性卤代化合物,当红藻性病害爆发时增加了1.2倍,它们对多种病原菌具有显著的抑制作用^[18]。李卓佳等分别研究了地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*)与微绿球藻(*Nannochloropsis oculata*)、隐藻(*Cryptomonas erosa*)和颤藻(*Oscillatoria* sp.)的相互作用,指出颤藻对地衣芽孢杆菌的抑制是通过其胞外产物而非通过营养物质的竞争而产生的^[19]。藻类的抑菌作用也可以通过影响共生环境来实现,如藻类直接与细菌竞争营养物质而起到间接抑制作用。左新宇等研究发现,高种群密度微囊藻(*Microcystis* sp.)的生长对硝化细菌的生长有明显的抑制作用,其主要原因并非微囊藻内溶物释放,而是由于微囊藻与硝化细菌之间对 NH_4^+ -N等存在竞争性利用^[20]。有的微藻还能够直接摄食和消化细菌,微藻与细菌之间形成捕食者-被捕食者的关系。如Kirchner等在由夜光藻(*Noctiluca scintillans*)引发的赤潮期间发现,该藻在指数生长期能够消化和吸收水体中的细菌及其他可食的有机体;冬季夜光藻以捕食细菌为生,导致海洋中细菌的密度降低^[21]。

病原菌对水产养殖动物形成很大威胁,因此抑制病原菌的生长是保证水产养殖健康发展的有效手段。郑天凌发现,标志星杆藻(*A. notata*)和小定鞭金藻(*Prymnesium parvum*)对粪链球菌(*Streptococcus faecalis*)、金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)、大肠菌群以及细菌总数具有抑制作用,海洋微藻在海水环境自净中可能发挥重要的作用^[22]。杨立平研究了对虾育苗常用藻类等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)、三角

褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)、扁藻(*Tetraselmis chuii*)对对虾育苗期间致病菌鳃弧菌(*Vibrio anguillarum*)、哈维氏弧菌(*Vibrio harveyi*)、假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)的抑菌效果,发现3种微藻的分泌物和水溶性抽提物及扁藻的脂溶性抽提物对鳃弧菌有抑制作用;等鞭金藻、三角褐指藻的水溶性抽提物及3种微藻的脂溶性抽提物对假单胞菌有抑制作用;对于哈维氏弧菌,只有等鞭金藻的脂溶性抽提物对其有抑制作用^[23]。弧菌是大多数海水养殖动物体内外常见的致病菌,因此学者们对微藻抑制弧菌等致病菌的研究较多。王瑞旋等和郑莲等分别研究了波吉卵囊藻(*Oocystis boreisnow*)和微绿球藻(*Nannochlorop sisoculata*)对对虾养殖水体及虾体中异养菌和弧菌数量的影响,结果表明,引入波吉卵囊藻和微绿球藻能有效地抑制细菌的生长,养殖水体、对虾肌肉及肝脏脏中的异养菌和弧菌数量都明显降低;微藻不同生长时期对细菌的抑制作用也不同,微藻生长达到高峰时抑菌能力最强,说明微藻对异养菌和弧菌的抑制能力与微藻种群的增长时期、生理活性及其代谢物质的积累有关,其抑制效果与时间不呈正相关关系^[24-25]。林伟指出,4种水产养殖中常用饵料微藻(金藻、扁藻、小球藻及三角褐指藻)均可抑制弧菌生长,在生长对数后期至稳定期排斥弧菌的能力最强^{[13]79}。

为探讨微藻与细菌之间相互关系以及微藻对弧菌抑制的机制,林伟以海洋微藻的除菌藻株、带菌藻株及与藻共栖细菌为材料进行研究,发现试验所用的海洋微藻-细菌系统普遍具有抑制弧菌生长的作用;除菌藻株、带菌藻株以及与藻共栖细菌的代谢产物对弧菌几乎没有排斥或限制效果;与藻共栖细菌的单菌株回接除菌藻株,其共培养物仍然没有抑制弧菌的作用,而与藻共栖细菌的多菌株回接除菌藻株,其共培养物重新出现抑制弧菌的效果,表明排斥弧菌的作用是在除菌藻株及其藻际细菌的协同作用下才表现出来;海洋微藻-共栖细菌系统抑制弧菌的作用机理是,与微藻共栖的细菌群落因优先占有生态空间从而对弧菌菌群具有排它性^{[13]80}。

2.2 细菌对微藻的抑制作用

细菌对微藻的抑制或拮抗作用表现在多个方面,但是不同的细菌对微藻的抑制程度不同,还有的细菌能够强烈地抑制微藻而导致其快速死亡或杀死藻细胞。目前,国内外已有许多关于细菌以直接或间接方式抑制微藻生长或杀死藻类的报道。林伟研究发现,扁藻除菌后老化程度明显降低,表明与藻共栖菌群中可能存在促使微藻老化的细菌;再将分离后的单菌株加入到无菌的藻培养液中培养,证实存在抑制微藻生长的细菌^{[13]80}。王爱丽等发现,与芽孢杆菌混合培养的铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*),其生长受到明显的抑制,至第6天时已经逐渐死亡^[26]。高杨等通过菌藻共同培养,研究在不同环境条件下硝化细菌对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)生长的影响,结果表明硝化细菌对微藻产生一定的抑制作用,且随着细菌数量的增加其抑制效果逐渐加强;但在不同环境条件(光照、温度、盐度、DO和pH)下,细菌对铜绿微囊藻的抑制作用有所差异^[27]。

已有的研究表明,细菌对微藻的抑制作用主要通过营养竞争、产生化学毒素、释放溶藻酶等方式实现。在特定的水环境中,当没有外源营养物质补充时,通过对营养的竞争,细菌就会抑制微藻的生长。在甲藻-变形杆菌共生环境中,Haaber 等发现当细菌数量增加 1 倍时,由于变形杆菌对营养物质的竞争,甲藻对营养物质的捕获能力降低 1/3^[28]。郑天凌等研究了营养竞争条件下某些细菌对赤潮藻的影响,发现不同的海洋细菌及其浓度抑制赤潮藻生长与增殖的效果存在着种属特异性和差异性^[29]。细菌能够释放对微藻有害的胞外化学毒素,目前已报道的有蛋白质、多肽、氨基酸、抗生素、抗菌蛋白、色素、生物碱和含氮化合物等抑藻活性物质。研究表明,假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)、蛭弧菌(*Bdellovibrio* sp.)、芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)、腐螺旋菌(*Saprospira* sp.)等细菌均可产生化学毒素释放于水体中,进而抑制某些微藻如甲藻和硅藻的生长,甚至杀死藻细胞^[30]。Chen 等发现,刚比亚藻(*Gambier discus*)在培养后期会出现自亡现象,这可能与共生菌 *Aquimarina* sp. 释放的吩嗪类毒素有关^[31]。Yoshikawa 等研究了 37 株海洋细菌,它们均能产生抑制颤藻(*Oscillatoria amphibia*)的物质,其中 36 株细菌能够产生 β -氨基-L-丙氨酸,该物质对一些蓝藻敏感,但并不抑制细菌、酵母菌和真核微藻的生长,因此推测该物质可能是影响海洋藻类种群动力学的一个重要原因^[32]。Daft 等发现,从淡水中分离出的 9 种粘细菌均能溶解微囊藻(*Microcystis* sp.)、鱼腥藻(*Anabaena* sp.)、颤藻(*Oscillatoria* sp.)及束丝藻(*Aphanizomenon* sp.),其溶解机制是粘细菌与微藻细胞直接接触,通过释放纤维素酶破坏微藻细胞壁,进而溶解消化整个微藻细胞^[33]。Daft 等从苏格兰海域分离到一株细菌 CP-I,通过光镜和电镜观察到该菌能够靠近并附着到微藻的表面,0.5 h 后微藻细胞崩解破裂,细菌与微藻细胞接触时可能分泌出类似溶藻酶的物质,从而迅速裂解微藻细胞^[34]。Lee 等分离获得了假交替单胞菌(*Pseudoalteromonas* spp.) A28,其培养液上清能有效杀死中肋骨条藻,所提纯出的溶藻活性成分为分子量约为 50 kD 的一种蛋白类物质,经进一步鉴定属于丝氨酸蛋白酶^[35]。

赤潮和水华是由近海海域、内陆湖泊及水产养殖池塘中有害藻类或蓝藻引发的,而某些赤潮和水华的突然消亡可能就与抑藻细菌有关,因此国内外对抑制赤潮和水华有害藻类的细菌进行了大量研究,特别是在细菌对微藻的营养竞争和细菌胞外产物对微藻的抑制方面。徐金森等研究了巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)和枯草芽孢杆菌(*B. halmapulus*)对赤潮藻塔马亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)细胞生物量的影响,结果表明两种细菌对藻细胞增殖的影响与细菌浓度和藻细胞自身的生长阶段有关,只有在较高的细菌浓度(2×10^{10} ind/ml)时才对藻细胞的增殖具有明显的抑制作用,因此这种抑制作用是由于细菌对微藻形成了营养竞争性抑制而发生的,但细菌在自然环境中很难达到如此之高的浓度,因而用这两种细菌治理由塔马亚历山大藻引发的赤潮实际意义不大^[36]。郑立等研究了 15 株海洋生物共栖细菌对微藻生长的抑制作用,结果表明有 3 株海洋细菌的代谢产物对

两种赤潮微藻的生长都具有抑制作用,并表现出一定的选择性^[37]。鉴于细菌对微藻的抑制作用,以生物方法抑制赤潮和水华发生的关键是分离具有较强抑制有害藻类活性的细菌。为寻找抑制藻类水华的新途径,阚振荣等研究了菌-藻、藻-藻间的相互抑制作用,但所选取的 12 种细菌均未对水华微藻呈现明显的抑制作用,表明自然界中对微藻具有明显抑制作用的细菌种类较少^[38]。Fukami 等从长崎裸甲藻(*Gymnodinium mikimotoi*)赤潮发生海域分离到一株黄杆菌(*Flavobacterium* sp.),该菌虽然对赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)、卡盾藻(*Chattonella antiqua*)及中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)没有任何作用,但却对长崎裸甲藻呈现强烈的抑制和杀灭作用,可在 4 d 内使藻细胞密度下降 99% 以上,结果表明黄杆菌对长崎裸甲藻的抑制作用很可能是特异的,建议在赤潮发生地可通过提高该菌的生长密度,进而呈现抑(杀)藻效应^[39]。Yoshinaga 等发现了能够杀死赤潮异弯藻和长崎裸甲藻的细菌 γ -proteobacteria,该菌在赤潮异弯藻赤潮达到高峰期时密度明显上升,赤潮随之消亡;该菌群中一株交替单胞菌(*Alteromonas* sp.)释放的杀藻物质能够强烈杀死微藻,因此赤潮异弯藻是赤潮消亡的主要作用者^[40]。

3 需要解决的问题

目前,学者们越来越重视对微藻与细菌相互关系方面的研究,并取得一定的成果,但是仍然存在一些问题有待解决,具体表现为以下几个方面:

(1) 目前,虽然对多种微藻与细菌的相互关系展开了研究,但更多的仅是关注其促进或抑制的现象,而缺乏深入的作用机制方面的研究。特别是由于水环境内在的复杂性,在解释微藻与细菌相互作用时无法排除其他生物的影响,结果导致某些试验结果间存在矛盾。

(2) 在分离、鉴定微藻和细菌的胞外产物及其活性方面,还缺乏有效的技术与手段,因而更难以分析这些成分对细菌或微藻的作用机理。

(3) 尽管现已鉴定了多种藻际细菌,但对藻际细菌中微藻与细菌之间相互作用的研究相对较少,况且藻菌之间复杂的作用因微藻和细菌的不同而异,并受到水环境多种因素的影响。

(4) 需进一步探讨研究不同水环境中微藻与细菌的群落组成及结构特点,选育和改良具有高效净化能力、营养价值高的微藻,筛选能促进有益藻生长或抑制有害藻增殖并具有净化水质功能的细菌。

(5) 将微藻与细菌之间共生或竞争关系的研究成果进一步转化到实际应用中,建立不同具有稳定结构与功能的藻-菌组合,通过人工控制技术,应用于各种水环境水质的生态调控。

参考文献

- [1] 周进,陈国福,朱小山,等. 赤潮过程中“藻-菌”关系研究进展[J]. 生态学报,2014,34(2):269-281.
- [2] 沈南南,李纯厚,贾晓平,等. 小球藻与芽孢杆菌对对虾养殖水质调控作用的研究[J]. 海洋水产研究,2008,29(2):48-52.
- [3] 铃木聪,楠田理一. アエの大量へい死:アエのピブリオ病に及ぼすピコプランクトンの影响[J]. Nippon Suisan Gakkaishi,1995,61(6):948-

- 949.
- [4] BELL W H, LANG J M. Selective stimulation of marine bacteria by algal extracellular products[J]. *Limnol oceanogr*, 1974, 19(5): 833-839.
- [5] SCHAFFER H, ABBAS B, WITTE H, et al. Genetic diversity of "satellite" bacteria present in cultures of marine diatoms [J]. *FEMS microbiology ecology*, 2002, 42: 25-35.
- [6] 翟春梅, 刘宏宏, 吕路. 铜绿微囊藻与藻际细菌 Ma-B1 菌株的相互作用[J]. *环境科学研究*, 2014, 27(7): 704-710.
- [7] SAWADA H, KUYKENDALL L D, YOUNG J M. Changing concepts in the systematics of bacterial nitrogen-fixing legume symbionts[J]. *J general applied microbiology*, 2003, 49(3): 155-179.
- [8] MOUGET J L, DAKHAMA A, LAVOIE M C, et al. Algal growth enhancement by bacteria: Is consumption of photosynthetic oxygen involved [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 1995, 18: 35-44.
- [9] CARRILLO P, VILLAR-ARGAIZ M, MEDINA-SÁNCHEZ J M. Does microorganism stoichiometry predict microbial food web interactions after a phosphorus pulse[J]. *Microbial ecology*, 2008, 56(2): 350-363.
- [10] MARUYAMA A, MAEDA M, SIMIDU U. Distribution and classification of marine bacteria with the ability of cytokinin and auxin production [J]. *Bull Jap Soc Microb Ecol*, 1990, 5(1): 1-8.
- [11] MAYALI X, DOUCETTE G J. Microbial community interactions and population dynamics of an algicidal bacterium active against *Karenia brevis* (Dinophyceae) [J]. *Harmful Algae*, 2002, 1: 277-293.
- [12] SAKAMI T, NAKAHARA H, CHINAIN M, et al. Effects of epiphytic bacteria on the growth of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae) [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1999, 233: 231-246.
- [13] 林伟. 海洋微藻与细菌相互关系的研究: 正负相互作用的几个例证[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005: 79-80.
- [14] KIMURA B, ISHIDA Y, KADOTA H. Effect of naturally collected bacteria on growth of *Uroglena Americana*, a freshwater red tide Chrysophyceae [J]. *Bull Japan Soc Sci Fish*, 1986, 52(4): 691-698.
- [15] RIQUELM C E, FUKAMI K, ISHIDA Y. Effects of bacteria on the growth of a marine diatom, *Asterionella gracialis* [J]. *Bull Jap Soc Microb Ecol*, 1988, 3: 29-34.
- [16] NAVINER M, BERGÉ J P, DURAND P, et al. Antibacterial activity of the marine diatom *Skeletonema costatum* against aquacultural pathogens [J]. *Aquaculture*, 1999, 174: 15-24.
- [17] OHTA S, CHANG, T, IKEGAMI N, et al. Antibiotic substance produced by a newly isolated marine microalga, *Chlorococcum HS 101* [J]. *Bull Environ Contem Toxicol*, 1993, 50: 171-178.
- [18] VAIRAPPAN C S, SUZUKI M, MOTOMURA T, et al. Pathogenic bacteria associated with lesions and thallus bleaching symptoms in the Japanese kelp *Laminaria reli-giosa* Miyabe (*Laminariales*, *Phaeophyceae*) [J]. *Hydrobiologia*, 2001, 445(1/2/3): 183-191.
- [19] 李卓佳, 王少沛, 曹煜成, 等. 地衣芽孢杆菌与 3 种微藻生长的相互影响[J]. *农业环境科学学报*, 2009, 28(4): 839-844.
- [20] 左新宇, 梁运祥. 微囊藻与硝化细菌在不同种群密度条件下的相互作用[J]. *环境科学与技术*, 2013, 36(12): 65-70.
- [21] KIRCHNER M, SAHLING G, UHLING G, et al. Does the red tide forming dinoflagellate *Notiluca scintillans* feed on bacteria? [J]. *Sarsia*, 1996, 81(1): 45-46.
- [22] 郑天凌. 微型藻类在海水环境自净中的作用[J]. *环境科学学报*, 1990, 10(2): 195-200.
- [23] 杨立平. 半封闭式中国明对虾育苗池细菌生态与微藻抑菌作用研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2003: 23-28.
- [24] 王瑞旋, 黄翔鹤, 陈毕生. 固定化微藻对养殖对虾细菌数量的影响[J]. *南方水产*, 2005, 1(2): 41-45.
- [25] 郑蓬, 黄翔鹤, 刘楚吾, 等. 两种微藻对凡纳滨对虾养殖环境中细菌数量变化的影响[J]. *台湾海峡*, 2005, 24(2): 78-82.
- [26] 王爱丽, 宋志慧, 王福明. 藻菌混合固定化及其对污水的净化[J]. *环境污染与防治*, 2005, 27(9): 654-657.
- [27] 高杨, 宋志文. 硝化细菌对铜绿微囊藻生长的影响[J]. *河北渔业*, 2011(1): 9-12.
- [28] HAABER J, MIDDELBOE M. Viral lysis of *Phaeocystis pouchetii*: Implications for algal population dynamics and heterotrophic C, N and P cycling [J]. *ISME journal*, 2009, 3(4): 430-441.
- [29] 郑天凌. 赤潮控制微生物学[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2011.
- [30] WU J J, MAK Y L, CHAN W H, et al. Purification and quantification of ciguatera toxin in moray eels from Republic of Kiribati[C]//The 6th International Conference on Marine Pollution and Ecotoxicology. Hong Kong SA, China, 2010.
- [31] CHEN W M, SHEU F S, SHEU S Y. Novel L-amino acid oxidase with algicidal activity against toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* synthesized by a bacterium *Aquimarina* sp [J]. *Enzyme microbial technology*, 2011, 49(4): 372-379.
- [32] YOSHIKAWA K, ADACHI K, NISHIJIMA M, et al. β -cyanoalanine production by marine bacteria on cyanide-free medium and its specific inhibitory activity toward cyanobacteria [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66(2): 718-722.
- [33] DAFT M J, SUSAN B M, STEWART W D P. Ecological studies on algae-lysing bacteria in fresh waters [J]. *Freshwater biology*, 2006, 5(6): 577-596.
- [34] DAFT M J, STEWART W D P. Light and electron microscope observations on algal lysis by bacterium CP-I [J]. *New phytologist*, 1973, 72(4): 799-808.
- [35] LEE S O, KATO J, TAKIGUCHI N, et al. Involvement of an extracellular protease in algicidal activity of the marine bacterium *Pseudoalteromonas* sp. Strain A28 [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66(10): 4334-4339.
- [36] 徐金森, 郑天凌, 郭清华, 等. 两种海洋细菌对赤潮藻的细胞生物量的影响研究[J]. *海洋科学*, 2002, 26(12): 57-60.
- [37] 郑立, 韩笑天, 严小军, 等. 海洋生物共栖细菌抑藻活性的初步研究[J]. *海洋科学进展*, 2006, 24(4): 511-519.
- [38] 阙振荣, 王欣伊, 李彦芹, 等. 菌-藻、藻-藻-藻间化感作用初探[J]. *微生物学杂志*, 2006, 26(5): 14-18.
- [39] FUKAMI K, YUZAWA A, NISHIJIMA T, et al. Isolation and Properties of a bacterium inhibiting the growth of *Gymnodinium nagasakiense* [J]. *Nippon suisan gakkaiishi*, 1992, 58(6): 1073-1077.
- [40] YOSHINAGA I, ISHIDA Y, KIM M, et al. Dynamics and population analysis of algicidal bacteria targeting marine microalgae during red tides, by RFLP of 16S ribosomal RNA gene [M]//REGUERA B, BLANCO J, FERNÁNDEZ M L, et al. Paris: Xunta de Galicia and Intergovernmental oceanographic Commission of UNESCO, 1998: 398-401.

(上接第 248 页)

(3) 采用预测的农村非点源污染对半岭水库水体 TN、TP 的贡献浓度与实际监测浓度之比, 来表示农村非点源污染对半岭水库水体营养水平的贡献率。结果表明, 农村非点源污染的 TN 和 TP 对水库营养水平的贡献率分别为 55.4% 和 75.6%, 农村非点源污染是水库水体营养负荷的主要污染源。

参考文献

- [1] 秦伯强, 高光, 朱广伟, 等. 湖泊富营养化及其生态系统响应[J]. *科学通报*, 2013, 58(10): 855-864.
- [2] 许其功, 曹金玲, 高如泰, 等. 我国湖泊水质恶化趋势及富营养化控制阶段划分[J]. *环境科学与技术*, 2011, 34(11): 147-151.
- [3] 赵永宏, 邓祥征, 战金艳, 等. 我国湖泊富营养化防治与控制策略研究进展[J]. *环境科学与技术*, 2010, 33(3): 92-98.
- [4] 秦伯强. 太湖环境面临的主要问题、研究动态与初步进展[J]. *湖泊科学*, 1998, 10(4): 1-7.
- [5] 熊汉锋, 万细华. 农业面源氮磷污染对湖泊水体富营养化的影响[J]. *环境科学与技术*, 2008, 31(2): 25-27.
- [6] 彭畅, 朱平, 牛红红. 农田氮磷流失与农业非点源污染及其防治[J]. *土壤通报*, 2010, 41(2): 508-512.
- [7] 高超, 朱建国, 窦贻俭. 农业非点源污染对太湖水质的影响: 发展态势与研究重点[J]. *长江流域资源与环境*, 2002, 11(3): 260-263.
- [8] 王晓燕, 王晓峰, 汪清平, 等. 北京密云水库小流域非点源污染负荷估算[J]. *地理科学*, 2004, 24(2): 227-231.
- [9] 赵虹, 韩永升. 沈阳市畜禽养殖环境污染分析及防治对策[J]. *环境保护科学*, 2007, 33(4): 118-120.
- [10] 周训华, 姜海萍. 赤田水库饮用水水源保护区划分与保护措施[J]. *水资源保护*, 2009, 25(6): 8-11, 20.
- [11] 刘凌岩, 王红军. 大伙房水库上游禽畜业污染现状及防治对策[J]. *环境保护科学*, 2002, 28(3): 21-22.
- [12] 韩菲, 陈永灿, 刘昭伟. 湖泊及水库富营养化模型研究综述[J]. *水科学进展*, 2003, 14(6): 785-791.