DOI: 10.5846/stxb201306081458

刘艳,赵卫红,苗辉.不同营养盐条件下赤潮高发区围隔生态系内多胺的变化.生态学报,2015,35(8):2659-2666. Liu Y, Zhao W H, Miao H. Effects of nutrient on polyamines variation in the mesocosm in the East China Sea. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2659-2666.

不同营养盐条件下赤潮高发区围隔生态系内多胺的 变化

刘 艳^{1,2,3},赵卫红^{1,*},苗 辉¹

1 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
 2 中国科学院大学,北京 100049
 3 临沂大学,资源环境学院,临沂 276005

摘要:在东海赤潮爆发区域运用围隔生态系实验方法,研究了不同营养盐条件下围隔生态系内多胺浓度变化。结果表明:2010 年选用东海原甲藻赤潮爆发处海水,东海原甲藻是各围隔生态系内主要优势种,没有种群演替现象发生。两种营养盐添加方式 下各围隔内精胺浓度维持较高水平,都呈现先波折下降后波折上升的趋势,与东海原甲藻的生长变化正好相反;各围隔内腐胺 浓度水平较高,变化起伏较大,其中有两个实验组腐胺整体变化趋势与东海原甲藻生长趋势类似;所有围隔内亚精胺浓度最低, 波动较小。2011 年取用中肋骨条藻赤潮爆发处海水,所有围隔生态系内优势种都发生了从中肋骨条藻到东海原甲藻的演替。 各围隔生态系内腐胺浓度最高,在中肋骨条藻生长初期腐胺浓度下降,随着中肋骨条藻的生长有所上升,实验后期随着东海原 甲藻的生长又整体呈现出下降趋势;各实验组精胺浓度较低,在中肋骨条藻消亡东海原甲藻出现的种群演替期间,都呈现出较 大波动;各围隔内亚精胺浓度较低,在整个种群演替过程中没有明显的变化。围隔生态系中补充营养盐,通过对浮游植物生长 的影响,间接影响围隔生态系内的多胺变化。

关键词:围隔生态系;营养盐;中肋骨条藻;东海原甲藻;多胺

Effects of nutrient on polyamines variation in the mesocosm in the East China Sea

LIU Yan^{1,2,3}, ZHAO Weihong^{1,*}, MIAO Hui¹

1 Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 College of Resource and Environment, Linyi University, Linyi 276005, China

Abstract: We investigated the effects of different nutrients on the concentration of polyamines by mesocosm experiment in an area of frequent red tide occurrence in the East China Sea. As essential components of cellular regulation, polyamines are synthesized by algae and secreted into the surrounding waters, particularly during the decomposition period following a bloom, and may thus drive the succession of future blooms. In 2010, where blooms of the dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* occurred, it was the dominant species, the nutrient content of the water was low, and there was no evidence of species succession in any of the mesocosms. According to our results, *P. donghaiense* growth period length and maximal biomass would be enhanced with increased levels of nutritive salt, specifically PO_4 . Polyamines were significantly higher in mesocosms to which nutritive salt was added than in the control mesocosm. Spermine levels showed a wavelike, inverse trend decreasing with *P. donghaiense* growth and increasing with its decline. Putrescine concentrations were higher than

基金项目:国家重点基础研究发展计划资助项目(2010CB428701);国家自然科学基金项目(40976047,41276118)

收稿日期:2013-06-08; 网络出版日期:2014-05-16

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: whzhao@ qdio.ac.cn

spermine, fluctuated significantly, and were positively associated with growth of P. donghaiense in every mesocosm except the control. Spermidine had the lowest concentration of all the polyamines and fluctuated the least in all mesocosms. In 2011, we detected a succession in species from Skeletonema costatum to P. donghaiense in all mesocosms where S. costatum blooms occurred. The nutrient content of the seawater, specifically PO_4 , was sufficient to sustain dinoflagellate populations. However, our results suggest that the addition of NO₃ and SiO₃ would prolong the S. costatum growth period, and increase its maximal biomass. When just NO_3 concentrations were increased, the absorption of PO_4 increased significantly, and S. costatum died off more quickly. This suggests that an influx of NO₃ could initiate an earlier turnover to P. donghaiense. When more NO₃ was added, the maximal biomass of P. donghaiense was higher. If nutrients are added before S. costatum die-off, the rate of turnover might be slower, delaying the appearance of P. donghaiense. In every mesocosm in the second year, putrescine concentration was the most abundant polyamine. In the early growth stages of S. costatum, the level of putrescine initially decreased. Levels then increased with S. costatum growth, and fell again with P. donghaiense growth in the later stages of the experiment. We suggest that S. costatum and P. donghaiense absorb exogenous putrescine, causing it to decrease in the mesocosms. In every mesocosm, spermine concentrations were low and fluctuated greatly during the succession. Similarly, the level of spermidine was low in all microcosms; however, it had no obvious fluctuation during succession. Variation in nutrients affected concentrations of polyamines indirectly by influencing phytoplankton growth. From this 2-year mesocosm experiment, we found that as both S. costatum and P. donghaiense decompose, they release polyamines. We refer to this as the dispersion period. We also found that during growth periods both species metabolize and secrete polyamines. In conditions of lower nutrient availability, exogenous polyamines could stimulate P. donghaiense growth. Algal enzymes catalyze the conversion of polyamines, and thus the growth and decomposition of these dinoflagellates during times of bloom results in significant polyamine fluctuations.

Key Words: mesocosm; nutrient; Prorocentrum donghaiense; Skeletonema costatum; polyamine

近年来海洋污染日趋严重,我国东海赤潮频发,并且每年春季存在着从硅藻赤潮向甲藻赤潮的演替过程^[1-3]。由于赤潮生物的多样性和环境因素的复杂性,对于赤潮爆发与演替机制还不是很明确,一般认为无机氮、磷酸盐和硅酸盐等营养盐含量增加为赤潮的爆发提供了充足的营养条件,某些特定种类的营养盐输入海域或是海区营养盐比例发生改变时,一些赤潮原因种可能因而具备竞争优势形成赤潮^[4-5]。此外,研究发现多胺作为一类具有生物活性的低分子量脂肪族含氮碱,与赤潮的爆发可能有一定的关系。多胺是生理代谢过程中如细胞分裂^[6-9]、胁迫反应^[10-15]、生长发育^[16-20]等的重要调节物,其中最为常见的多胺有腐胺(Putrescine,Put)、亚精胺(Spermidine,Spd)和精胺(Spermine,Spm)等。藻类代谢、消亡和分解会产生多胺类物质,并且会影响到浮游植物种群的演替。在挪威 Ofotfjord-Vestford 湾报道里氏金色藻赤潮的发生可能是 星硅藻赤潮的消亡分解产生的腐胺促进了米氏凯伦藻赤潮的生长率,导致赤潮的爆发^[22],因此研究多胺与赤 潮的关系是非常有意义的。为了研究不同营养盐条件下东海海域典型赤潮藻的生长及多胺的浓度变化,并进 一步探讨富营养化程度、多胺与有赤潮发生之间可能存在的关系。本文分别于 2010 年 5 月和 2011 年 5 月在 长江口海域开展了围隔生态实验^[23]。

1 材料与方法

1.1 围隔实验设计

2010年5月11日至5月20日在东海原甲藻爆发区域(123.30 E,30.00 N)取表层水,水样分别加入5个 围隔培养袋 M1—M5,营养盐浓度设计见表1,围隔实验装置采用由钢骨架支撑的透明聚乙烯材料塑料袋,直 径为1m,深度为1m,为顶部开放式船基围隔,外部为钢质支架与帆布袋构成的循环水槽。实验期间利用水

2661

泵将现场海水抽入帆布袋内作为循环水,以保持围隔袋内水温与现场海水一致。2011 年 5 月 13 日至 5 月 30 日在舟山群岛朱家尖岛附近海域(122.48 E,29.55 N),拉取中肋骨条藻赤潮爆发处海水进行海洋围隔实验。围隔材料为聚乙烯塑料袋,直径 1 m,深度 1 m,容积 750 L。为研究不同营养盐条件下赤潮藻生长状况,本次围隔实验共设计 5 个围隔装置进行研究,营养盐浓度添加情况见表 1。每天 8:30 取样,取样前搅拌混合均匀,样品经 GF/F 膜(450 ℃灼烧 5 h)过滤,于-20 ℃冷冻保存水样带回陆地实验室分析。

Table 1 Nutrient concentrations added in mesocosm 2010 and 2011											
	2	2010 年船基	围隔营养盐	梯度		2011年围隔装置中营养盐浓度设计					
Nutrient concentrations added in mesocosm 2010					Nutrient concentrations added in mesocosm 2011						
	初始实测浓度										
围隔	Initial concentration			设计添加方案	围隔	Initial concentration			设计添加方案		
Mesocosm	硝酸盐	磷酸盐	硅酸盐	Design scheme	Mesocosm	硝酸盐	磷酸盐	硅酸盐	Design scheme		
	NO3-N	PO ₄ -P	SiO ₃ -Si			NO ₃ -N	PO ₄ -P	SiO ₃ -Si			
M1	9	0.04	10	对照组无添加	M1	10	1.5	7	对照组无营养盐添加		
M2	42	1.18	10	5月11日添加 32 µmol/L NO ₃ -N, 1 µmol/L PO ₄ -P	M2	10	1.5	15	5月13日, M2 NO ₃ -N和PO ₄ -P无添加, SiO ₃ -Si添加到15 µmol/L; 5月24日, NO ₃ -N和SiO ₃ -Si都添加到起始水平, PO ₄ -P添加到0.5 µmol/L		
М3	42	1.91	10	5月11日添加 32 µmol/L NO ₃ -N, 2 µmol/L PO ₄ -P	М3	40	1.5	15	5月13日, M3 添加 NO ₃ -N 到40 μmol/L,SiO ₃ -Si 添加到15 μmol/L; 5 月24日, NO ₃ -N和 SiO ₃ -Si 都添加到 起始水平, PO ₄ -P 添加到0.5 μmol/L		
M4	11	0.048	10	5月11日开始每天添加 2 µmol/L NO ₃ -N,每天 添加 0.1 µmol/LPO ₄ -P	M4	20	1.5	15	5月 13 日, M4 添加 NO ₃ -N 到 20 μmol/L, PO ₄ -P 无添加, SiO ₃ -Si 添加 到 15 μmol/L; 5月 20 日, 磷耗尽时 添加到 0.5 μmol/L, 同时添加 NO ₃ -N 和 SiO ₃ -Si 到起始水平		
М5	11	0.063	10	5月11日开始每天添加 2μmol/LNO ₃ -N,每天添 加0.2μmol/LPO ₄ -P	M5	20	1.5	15	5月13日, M5一次性添加 NO ₃ -N 到 20 μmol/L, SiO ₃ -Si 添加到 15 μmol/ L, PO ₄ -P 无添加		

表1	2010 和 2011 年围隔装置中营养盐浓度设计(μmol/L)
.1.1. 1	N

1.2 分析方法

多胺的测定方法:样品测定前进行化冻,取1 mL 的海水样品,加入1,6-己二胺作为内标物,使其浓度达到 1.0×10^{-7} mol/L,然后加入 12 μL 的 70% 的高氯酸,冰箱密封放置 30 min,再加入 90 μL 的 2 mol/L 的 NaOH 和 pH 值 9.18 的硼酸缓冲液 70 μL 调节 pH 值,加入 1 mL 的 5 mg/mL 的丹磺酰氯丙酮溶液进行衍生,40 ℃反应 45 min,再加入 40 μL 的 25% 的浓氨水中止反应,最后加入 60 μL 的乙腈,过滤进样。衍生物采用 Waters e2695 高效液相色谱仪和 Waters e2475 荧光检测器进行测定,色谱柱为 C₁₈(150 mm×4.6 mmi.d., 5 μm particle size, Agilent);荧光检测激发波长(Ex) 340 nm,发射波长(Em) 515 nm;柱温 40 ℃,流动相 A 为乙腈, B 为 0.1 mol/L 的醋酸铵。梯度为 0—10 min,35% A-60% A;10—15 min, 60% A-80% A;15—20 min,80% A-100% A; 20—30 min,100% A-35% A。此方法可以很好的检测出海水中游离态腐废、精胺和亚精胺的浓度^[24]。营养盐(NO₃-N、PO₄-P、SiO₃-Si)现场用 GF/F 玻璃纤维滤膜(经 450 ℃灼烧 5 h)过滤后用聚丙烯瓶贮存, -20 ℃ 冷冻保存带回陆地实验室,用 AA3 营养盐自动分析仪测定。Chl-a 现场用 GF/F 玻璃纤维滤膜(经 450 ℃灼烧 5 h) 过滤后,采用 Turner 荧光计现场测定。浮游植物水样直接用卢哥氏碘液固定,带回实验室在倒置显微镜下计数。运用 SPSS10.0 统计软件分析各组数据之间的差异性。

2 结果与讨论

2.1 2010年围隔浮游植物生物量和多胺的变化

2010年选用东海原甲藻爆发处海水,海水中 NO,-N 和 SiO,-Si 浓度均为 10 µmol/L,PO4-P 浓度较低仅为

0.04 μmol/L。围隔生态系中浮游植物生物量的变化用叶绿素 a 的浓度变化描述。此次实验围隔用水为东海 原甲藻赤潮爆发处海水,整个实验过程中发现所有实验组都是以东海原甲藻为主要优势种,没有明显的演替 现象。M2 叶绿素-a 在第5天达到峰值后下降,M3 叶绿素-a 一直到第7天达到最高峰值后下降,M3 叶绿素-a 要高于 M2。两个实验组叶绿素-a 都要高于对照组 M1。M4 叶绿素-a 第4天达到最高值后下降,第7天后又 呈现上升趋势,M5 叶绿素-a 生长期要长于 M4,第5天达到峰值后下降,第7天同样呈现明显的上升趋势。与 一次性添加营养盐实验组相比,M4 和 M5 实验组东海原甲藻可以达到的最大生物量要小,生长速率较慢,但 生长期较长,两个实验组的叶绿素-a 值都要高于对照组 M1。各个围隔实验组中腐胺和精胺的浓度较高,变化 起伏较大,亚精胺的浓度最低,波动较小。

2.1.1 一次添加营养盐方式下围隔内多胺的变化

M2 和 M3 实验组添加相同浓度的 NO₃-N, M3 实验组添加的 PO₄-P 浓度要高于 M2。M2(图 1) 腐胺的整 体变化趋势与叶绿素-a的变化趋势类似,先波折上升然后波折下降;整个实验过程中亚精胺基本呈现波折上 升的趋势;精胺在叶绿素-a上升初期呈现下降趋势,第3天之后一直呈现上升趋势,说明东海原甲藻在生长过 程中代谢分泌出部分多胺,这与东海现场调查结果具有一致性(数据未发表),赤潮爆发处多胺的浓度相对较 高^[25],Hofle 也早在 1984 年就提到过赤潮爆发区的浮游生物量较大的透光层处多胺的浓度较高^[26]。M3(图 1) 腐胺整体呈现波动变化;精胺变化趋势与 M2 相似;亚精胺维持比较低的浓度,无明显变化。M2 和 M3 腐 胺都明显高于对照组 M1(图 1)(P_{M2/M1}=0.0178;P_{M3/M1}=0.0198);M2 腐胺略高于 M3,但是差异性并不显著 (P_{M2/M3}=0.3134);M2 亚精胺在5月18日出现峰值,达到20.3 nmol/L,致使M2 亚精胺平均浓度要高于对照 组和 M3; M2、M3 和对照组 M1 精胺浓度相近, M2 和 M3 围隔生态系内累积的生物量较大, 所以体系内累积 的多胺浓度要比对照组高。M3 围隔生态系内虽然生物量较大,但是整体多胺浓度要略低于 M2,这可能是东 海原甲藻生长过程中吸收利用的多胺要多于代谢分泌出的多胺,导致围隔生态系内多胺浓度下降。文献也曾 报道赤潮藻在生长过程中可以吸收利用多胺。Iwasaki研究发现不同的微藻可以吸收利用不同的外源多胺化 合物[27]。微小亚历山大藻可以吸收利用低浓度的腐胺和降亚精胺[20];米氏凯伦藻生长过程中会吸收利用腐 胺[22];实验室发现,东海甲藻赤潮生长过程中会吸收利用精胺、腐胺和亚精胺,其中对精胺的吸收作用最为明 显^[28]。M2 和 M3 在叶绿素-a 下降期间,两个实验组腐胺都呈下降趋势,精胺都表现出上升趋势,可能是部分 腐胺转化成精胺的缘故,研究发现腐胺经过两次丙胺基转移反应生成精胺^[13]。 2.1.2 连续添加营养盐方式下围隔内多胺的变化

M4 和 M5 两个实验组每天添加相同浓度的 NO₃-N, M5 每天添加的 PO₄-P 浓度要比 M4 高。在整个实验 过程中, M4(图 2)围隔生态系内腐胺整体呈现波动上升的趋势; 亚精胺在第 3 天出现最高峰值, 为 25 nmol/ L, 明显高于其他数值(*P*<0.0001); 精胺在叶绿素 a 上升期间呈现下降趋势, 随着叶绿素-a 下降又呈现波折上 升趋势; 说明在东海原甲藻消亡过程中可能会降解释放出部分精胺。Gentien 也曾报道在法国沿岸春天硅藻 赤潮爆发后海水中较高浓度的多胺是由于硅藻赤潮消亡分解释放所致^[22]。M5(图 2)腐胺整体呈现出先波动 上升后又波动下降的趋势, 亚精胺一直维持着较低浓度, 精胺与 M4 有着类似的变化趋势。M4 和 M5 腐胺都 明显高于对照组 M1(*P*_{M4/M1}=0.0391; *P*_{M5/M1}=0.0391); M4 腐胺浓度要略高于 M5, 两者的变化趋势类似, 差异 性不显著(*P*_{M4/M5}=0.4839)。M4 亚精胺在第 3 天出现峰值导致 M4 亚精胺平均浓度要明显高于对照组和 M5。 M4 和 M5 精胺平均浓度都略低于对照组 M1, 并且第 7 天叶绿素-a 再次上升后, 腐胺下降, 精胺上升, 与 M2、 M3 变化趋势类似, 亦可能是部分腐胺转化成精胺的缘故。

2.2 2011年围隔浮游植物生物量和多胺的变化

2011年围隔实验所用海水本底营养盐值较高,实验第4天各实验组(包括对照组 M1)中肋骨条藻的密度 均超过了 10⁷个/L,最高为 1.08×10⁸个/L,达到了赤潮爆发密度;所有实验组在中肋骨条藻达到最大生物量后 开始消亡,至实验第9天各实验组密度都降到了 10⁴个/L。实验第9天左右各实验组可以检测到东海原甲藻, 并且其密度均呈现上升趋势,至实验第12天东海原甲藻成为所有实验组的演替优势种,其中 M3 实验组的东



图 1 M1、M2 和 M3 围隔叶绿素 a 及多胺变化 Fig.1 Chlorophyll-a and polyamines variation in M1, M2 and M3



图 2 2010 年 M4 和 M5 围隔叶绿素 a 及多胺变化 Fig.2 Chlorophyll-a and polyamines variation in M4 and M5

海原甲藻密度近 10^{6} 个/L,基本达到了赤潮爆发的密度。M2、M3、M4 和 M5 实验组中肋骨条藻最大生物量相 似,都略高于对照组($P_{M2/M1}$ =0.0526; $P_{M3/M1}$ =0.0506; $P_{M4/M1}$ =0.0515; $P_{M5/M1}$ =0.0945)。各围隔生态系内腐胺 的浓度最高,精胺和亚精胺的浓度都较低。

2.2.1 不同 NO₃-N 浓度下围隔生态系内多胺的变化

M2、M3 和 M5 实验组 PO₄-P 和 SiO₃-Si 具有相同的起始浓度,其中 PO₄-P 浓度较高,为 1.5 μmol/L,NO₃-N 的浓度 M3 >M5 >M2。在中肋骨条藻生长期间,各围隔体系内多胺的浓度都维持较高的浓度水平,达到 24 noml/L 左右,其中腐胺的浓度最高,亚精胺和精胺的浓度较低。在中肋骨条藻生长初期,各实验组腐胺都呈现出下降的趋势,随着中肋骨条藻生长达到最大生物量以及后期消亡过程中,腐胺又呈现上升趋势,M2、M3 和 M5(图 3)精胺也都呈现出波动变化,说明在中肋骨条藻生长初期可能会利用环境中的部分多胺,而在生长过程中又会代谢分泌出多胺,这与实验室培养中肋骨条藻研究结果一致^[29]。实验第 8、9 天左右围隔生态系内营养盐浓度都维持在很低的浓度水平(PO₄-P 低于检测限),M2、M3、M5 和对照组 M1(图 3)都检测到东海原甲藻,可能是围隔体系内的多胺刺激了东海原甲藻的生长,Gemer 曾报道多胺作为类激素物质通过与 DNA

和 RAN 相结合调节调节植物的发育及细胞的分裂、分化等生物进程而参与调节细胞的生长^[30]。Lee 和 Jøgensen^[31]也研究发现外源多胺可以刺激浮游植物的生长,实验研究发现,多胺的加入能影响赤潮藻的生长, 精胺、腐胺和亚精胺浓度在 5—100 nmol/L 范围内总体上对东海甲藻赤潮生长有促进作用。实验第 11 天 M2

精胺、腐胺和亚精胺浓度在 5—100 nmol/L 范围内总体上对东海甲藻赤潮生长有促进作用。实验第 11 天 M2 和 M3 实验组进行营养盐补充,促进了东海原甲藻的进一步生长,M3 补充的 NO₃-N 浓度高,东海原甲藻达到 的最大生物量较大,明显高于 M2、M5 以及对照组 M1。在东海原甲藻生长期间,M2、M3 和 M5 实验组精胺以 及 M3 实验组腐胺都呈现明显的波动变化,可能是中肋骨条藻降解和东海原甲藻代谢分泌所致。

2.2.2 营养盐后期补充对围隔内多胺的变化影响

M4 和 M5 有相同的营养盐起始浓度,在中肋骨条藻生长期间,M4(图 3)和 M5 实验组多胺的浓度及变化 趋势类似,差异性不大,腐胺浓度都略高于对照组 M1。实验第 7 天 M4 和 M5 实验组营养盐浓度都很低,尤其 是 PO₄-P 和 SiO₃-Si 都降低到检测限以下,此时 M4 补充 NO₃-N 和 SiO₃-Si 到起始浓度,PO₄-P 仅补充 0.5 μmol/L,M5 没有营养盐补充,M4 中肋骨条藻仍然消亡,但是消亡的速度要比 M5 实验组慢,实验第 10 天检测 到东海原甲藻,时间要比 M5 和对照组 M1 要晚。由于营养盐补充的缘故 M4 实验组东海原甲藻生长较快,最 大生物量也要高于 M5 和对照组 M1,在东海原甲藻生长期间,M4 围隔生态系内累积的多胺浓度较高,波动较 大,尤其是腐胺和精胺的浓度都要高于 M5,这可能是 M4 体系内累积的生物量较大,新陈代谢产生的多胺 较多。

M2 和 M3 实验组在实验第 11 天中肋骨条藻完全消亡时进行了营养盐补充,补充时间要比 M4 实验组要 晚,而东海原甲藻可以检测到的时间要比 M4 早,特别是 M2 在营养盐浓度很低的条件下检测到的(NO₃-N:



图 3 2011 年各围隔实验组种群演替与多胺浓度变化 Fig.3 Algal species succession and polyamines variation concentration in mesocosm 2011

0.71 μmol/L, PO₄-P: 低于检测限, SiO₃-Si:0.13 μmol/L),可能是前期围隔生态系内累积的多胺刺激了东海 原甲藻的出现。M2 和 M3 补充营养盐的时间较晚,维持东海原甲藻的生长时间较长,而 M4 实验组由于补充 时间较早,东海原甲藻在第 14 天达到最大生物量后开始消亡。在东海原甲藻生长期间,M2 和 M3 围隔体系 内多胺浓度要低于 M4,变化波动较小,这可能是东海原甲藻生长过程中吸收利用的多胺要高于其代谢分泌出 的多胺。

3 结论

(1) 2010年所有围隔生态系内优势种都是以东海原甲藻为主,没有明显的演替现象。2011年围隔实验 组都出现了从中肋骨条藻到东海原甲藻种群演替现象。

(2)围隔生态系中补充营养盐,通过对浮游植物生长的影响,间接影响围隔生态系内的多胺变化,2010 年和2011年围隔实验都发现进行营养盐补充的实验组,由于围隔生态系内累积的生物量较大,体系内新陈代 谢累积的多胺浓度较高。

(3)通过2010年和2011年围隔实验发现,东海原甲藻和中肋骨条藻在消亡过程中都会降解产生多胺, 东海原甲藻和中肋骨条藻在生长过程中也都会代谢分泌出多胺。另外,在营养盐浓度很低的条件下,多胺还 会作为一种类激素物质刺激东海原甲藻的生长,同时腐胺、亚精胺和精胺之间还存在着相互转化,这些因素共 同影响围隔生态系内多胺的浓度变化,导致生态系内多胺变化波动较大。

参考文献(References):

- [1] 周名江,朱明远,张经.中国赤潮的发生趋势和研究进展.生命科学,2001,13(2):53-59.
- [2] 孙霞, 王保栋, 王修林, 祝陈坚, 韩秀荣. 东海赤潮高发区营养盐时空分布特征及其控制要素. 海洋科学, 2004, 28(8): 28-32.
- [3] 张璇, 石晓勇, 张传松, 韩秀荣. 长江口及邻近海域赤潮藻种演替过程中营养盐特征. 海洋环境科学, 2012, 31(6): 817-820.
- [4] Anderson D M, Glibert P M, Burkholder J M. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. Estuaries, 2002, 25(4b): 704-726.
- [5] 杨东方,陈生涛,胡均,吴建平,黄宏.光照、水温和营养盐对浮游植物生长重要影响大小的顺序.海洋环境科学,2007,26(3):201-207.
- [6] Tabor CW, Tabor H. 1,4-Diaminobutane (putrescine), spermidine and spermine. Annual Review of Biochemistry, 1984, 53: 749-790.
- [7] Marton L.J, Pegg A E. Polyamines as target for therapeutic intervention. Annual Review of Pharmacology Toxicology, 1995, 35: 55-91.
- [8] Theiss C., Bohley P., Voigt J. Regulation by polyamines of ornithine decarboxylase activity and cell division in the unicellular green alga Chlamydomonasreinhardtii. Plant Physiology, 2002, 128(4): 1470-1479.
- [9] Evans P T, Malmberg R L. Do polyamines have roles in plant development. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40(6): 235-269.
- [10] Groppa M D, Benavides M P. Polyamines and abiotic stress: recent advances. Amino Acids, 2008, 34(1): 35-45.
- [11] Nayyar H, Chander S. Protective effects of polyamines against oxidative stress induced by water and cold stress in Chickpea. Journal Agronomy & Crop Science, 2004, 190(5): 355-365.
- [12] Bagni N, Tassoni A. Biosynthesis, oxidation and conjugation of aliphatic polyamines in higher plants. Amino Acids, 2001, 20(3): 301-317.
- [13] Alczar R, Marco F, Cuevas J C, Patron M, Ferrando A, Carrasco P, Tiburcio A F, Altabella T. Involvement of polyamines in plant response toabiotic stress. Biotechnology Letters, 2006, 28(23): 1867-1876.
- [14] Kusano T, Yamaguchi K, Berberich T, Takahashi Y. Advances in polyamine research in 2007. Journal of Plant Research, 2007, 120(3): 345-350.
- [15] T.Kusano, T.Berberich, C.Tateda, Y.Takahashi, Polyamines: essential factors for growth and survival. Planta, 2008, 228(3): 367-381.
- [16] Naka Y, Watanabe K, Sagoretal G H M, Niitsu M, Pillai M A, Kusano T, Takahashi Y. Quantitative analysis of plant polyamines including thermospermine during growth and salinity stress. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(7): 527-533.
- [17] Nishibori N, Fujihara S, Nishijima T. Changes in intracellular polyamine concentration during growth of *Heterosigmaakashiwo* (Raphidophyceae).
 Fisheries Science, 2006, 72(2): 350-355.
- [18] Igarashi K, Kashiwagi K. Polyamines: mysterious modulators of cellular functions. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2000, 271(3): 559-564.

[19]	Bouchereau A, Aziz A, Larher F, Martin-Tanguy J. Polyamines and environmental challenges: recent development. Plant Science, 199	99, 140(2):
	103-125.	

- [20] Hwang D F, Lu Y H, Noguchi T. Effects of exogenous polyamines on growth, toxicity, and toxin profile of dinoflagellate Alexandrium minutum. Journal of the Food Hygienic Society of Japan (Shokuhin Eiseigaku Zasshi), 2003, 44(1): 49-53.
- [21] Johnsen G, Kalloken R, Eikrem W, Legrand C, Aure J, Skjoldal H R. Eco-physiology, bio-optics and toxicity of the ichthyotoxic chrysochromulina leadbeateri (Prymnesiophyceae). Journal of Phycology, 1999, 35(6):1456-1476.
- [22] Gentien P. Bloom dynamics and ecophysiology of the Gymnodinium mikimotoi species complex. Physiological Ecology of Harmful Algal Bloom, 1998, 41: 155-173.
- [23] 王萌,李瑞香,朱明远,陈炳章.利用围隔实验研究赤潮过程中藻细胞荧光能力.海洋科学进展,2006,24(4):489-494.
- [24] 付敏, 赵卫红, 苗辉. 高效液相色谱法测定海水中游离态腐胺、亚精胺和精胺. 分析化学, 2010, 38(10): 1445-1449.
- [25] 李彩艳,赵卫红, 苗辉. 2010年中国东海夏季游离态 2-苯基乙胺、腐胺、亚精胺和精胺的分布. 海洋科学, 2010, 36(4): 68-74.
- [26] Hofle M G. Degradation of putrescine and cadaverine in seawater cultures by marine bacteria. Applied Environmental Microbiology, 1984, 47(4): 843-849.
- [27] Iwasaki H. Growth physiology of red-tide microorganisms. Microbiological Sciences, 1984, 1(7): 179-182.
- [28] 梁丛丛,赵卫红,苗辉.生物胺对赤潮藻生长的影响作用初探.海洋与湖沼,2013,44(3):709-716.
- [29] 李彩艳. 东海赤潮高发区中的多胺及在赤潮演替中的作用初探[D]. 青岛:中国科学院大学(海洋研究所), 2011.
- [30] Gerner E W, Meysken F L. Polyamines and cancer: old molecules, new understanding. Nature Reviews Cancer, 2004, 4(10): 781-792.
- [31] Lee C, Jøgensen N O J. Seasonal cycling of putrescine and amino acids in relation to biological production in a stratified coastal salt pond. Biogeochemistry, 1995, 29(2): 131-157.