

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 31 卷 第 13 期 Vol.31 No.13 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 13 期

2011 年 7 月 (半月刊)

目 次

我国东部北亚热带植物群落季相的时空变化	陈效速, 亓孝然, 阿 杉, 等 (3559)
华北低丘山地人工林蒸散的季节变化及环境影响要素	黄 辉, 孟 平, 张劲松, 等 (3569)
东北东部 14 个温带树种树干呼吸的种内种间变异	许 飞, 王传宽, 王兴昌 (3581)
RS 和 GIS 支持的洪河地区湿地生态健康评价	王一涵, 周德民, 孙永华 (3590)
应用光合色素研究广西钦州湾丰水期浮游植物群落结构	蓝文陆, 王晓辉, 黎明民 (3601)
基于不可替代性的青海省三江源地区保护区功能区划研究	曲 艺, 王秀磊, 栾晓峰, 等 (3609)
融雪时间对大卫马先蒿生长和繁殖特性的影响	陈文年, 吴 彦, 吴 宁, 等 (3621)
巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔高度的响应	冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 等 (3629)
宁南半干旱与半干旱偏旱区苜蓿草地土壤水分与养分特征	任晶晶, 李 军, 王学春, 等 (3638)
南岭小坑藜蒴栲栳地上部分生物量分配规律	李 根, 周光益, 王 旭, 等 (3650)
放牧对五台山高山、亚高山草甸牧草品质的影响	章异平, 江 源, 刘全儒, 等 (3659)
短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量学特征的影响	 羊留冬, 杨 燕, 王根绪, 等 (3668)
锰胁迫对垂序商陆叶片形态结构及叶绿体超微结构的影响	梁文斌, 薛生国, 沈吉红, 等 (3677)
土荆芥挥发油对蚕豆根尖细胞的化感潜力	胡琬君, 马丹炜, 王亚男, 等 (3684)
喀斯特城市杨树人工林微量元素的生物循环	王新凯, 田大伦, 闫文德, 等 (3691)
大兴安岭林区多孔菌的区系组成与种群结构	崔宝凯, 余长军 (3700)
铜绿微囊藻和斜生栅藻非稳态营养盐限制条件下的生长竞争特性	赵晓东, 潘 江, 李金页, 等 (3710)
陆地棉萌发至三叶期不同生育阶段耐盐特性	王俊娟, 王德龙, 樊伟莉, 等 (3720)
基于模式生物秀丽隐杆线虫的三丁基锡生态毒性评价	王 云, 杨亚楠, 简风雷, 等 (3728)
大庆油田石油开采对土壤线虫群落的影响	肖能文, 谢德燕, 王学霞, 等 (3736)
若尔盖高寒草甸退化对中小型土壤动物群落的影响	吴鹏飞, 杨大星 (3745)
洞庭湖湿地土壤环境及其对退田还湖方式的响应	刘 娜, 王克林, 谢永宏, 等 (3758)
渭北旱塬苹果园地产量和深层土壤水分效应模拟	张社红, 李 军, 王学春, 等 (3767)
黄土丘陵区不同土地利用下土壤释放 N_2O 潜力的影响因素	祁金花, 黄懿梅, 张 宏, 等 (3778)
东北中部地区水稻不同生育时期低温处理下生理变化及耐冷性比较	宋广树, 孙忠富, 孙 蕾, 等 (3788)
硫对成熟期烤烟叶绿素荧光参数的影响	朱英华, 屠乃美, 肖汉乾, 等 (3796)
高温强光对温州蜜柑叶绿素荧光、D1 蛋白和 Deg1 蛋白酶的影响及 SA 效应	 邱翠花, 计玮玮, 郭延平 (3802)
覆膜对土壤-莴苣体系氮素分布和植物吸收的影响	李丽丽, 李非里, 刘秋亚, 等 (3811)
基于空间分带的崇明东滩水鸟适宜生境的时空动态分析	范学忠, 张利权, 袁 琳, 等 (3820)
驯鹿对苔藓植物的选择食用及其生境的物种多样性	冯 超, 白学良 (3830)
北京城市绿地调蓄雨水径流功能及其价值评估	张 彪, 谢高地, 薛 康, 等 (3839)
专论与综述	
冻土甲烷循环微生物群落及其对全球变化的响应	倪永清, 史学伟, 郑晓吉, 等 (3846)
哺乳动物毛被传热性能及其影响因素	郑 雷, 张 伟, 华 彦 (3856)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 304 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 33 * 2011-07



封面图说: 滇金丝猴是我国特有的世界珍稀动物之一, 属国家一级重点保护物种。仅生活在滇藏交界处的高寒云冷杉林中, 是我国川、滇、黔三种金丝猴中唯一具有和人类一样美丽红唇的金丝猴。手中的松萝是它最喜爱的食物之一。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

赵晓东, 潘江, 李金页, 陶晓磊, 庞坤. 铜绿微囊藻和斜生栅藻非稳态营养盐限制条件下的生长竞争特性. 生态学报, 2011, 31(13): 3710-3719.
Zhao X D, Pan J, Li J Y, Tao X L, Pang K. Growth competition characteristics of *Microcystis aeruginosa* Kutz and *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kutz under non-steady-state nutrient limitation. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(13): 3710-3719.

铜绿微囊藻和斜生栅藻非稳态营养盐 限制条件下的生长竞争特性

赵晓东^{1,*}, 潘江¹, 李金页², 陶晓磊¹, 庞坤³

(1. 中国计量学院计量测试工程学院, 杭州 310018; 2. 中国计量学院计量质量与安全工程学院, 杭州 310018;
3. 中国计量学院浙江省生物计量及检验检疫重点实验室, 杭州 310018)

摘要:采用“脉冲”添加方法进行了非稳态条件下铜绿微囊藻(M.)和斜生栅藻(S.)分别在氮磷单营养盐和双营养盐限制时的共培养试验。试验结果显示:当添加频率为1d时,无论何种营养盐限制,M.均成为优势藻种。氮限制条件下,氮时均浓度范围在0.3—2.4 mg/L时,M.始终具有竞争优势。磷限制条件下,磷浓度范围在0.018—0.035 mg/L时,S.只在生长初期阶段占优。氮磷双营养盐限制条件下,添加液的氮磷质量比为35:1(设定为最优比),添加频率为8d时,两种藻表现出共生特征;而偏离最优比时(N:P=70:1,17:1),在不同的添加频率下均未出现共生现象,且氮的时均浓度为0.6—4.8 mg/L时(70:1),M.具有竞争优势,而降低为0.15—0.3 mg/L时(17:1),S.占优。随着添加频率的变化,两种藻的细胞大小也会随之改变,S.随着营养盐浓度的降低而增大,且在双营养盐限制条件下变化更显著。上述试验结果分析表明:两种藻竞争能力与添加频率相关,在藻种浓度的变化上,按照‘拾遗-机会’交替竞争理论,M.表现出机会主义者特征,而S.则表现出拾遗者的特征,两者的共生特征也符合‘中度干扰’假说。藻细胞大小变化表明,两种藻均可以改变大小实现最大限度争夺受限营养盐。在低浓度时,S.细胞大小的变化同样也体现出了“拾遗者”的特征。

关键词:非稳态营养盐限制;铜绿微囊藻;斜生栅藻;共培养;细胞大小

Growth competition characteristics of *Microcystis aeruginosa* Kutz and *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kutz under non-steady-state nutrient limitation

ZHAO Xiaodong^{1,*}, PAN Jiang¹, LI Jinye², TAO Xiaolei¹, PANG Kun³

1 College of Metrological and Measurement Engineering, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China

2 College of Quality and Safety Engineering, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China

3 hejiang Provincial Key Laboratory of Biological Metrology & Inspection and Quarantine, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China

Abstract: To test the growth characteristics of *Microcystis aeruginosa* Kutz (M.) and *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kutz (S.) under non-steady-state conditions, a culturing experiment was performed using the “pulse” adding method. The culture solutions were matched according to different mass ratios of nitrogen and phosphorus (35:1, 70:1 and 15:1). The two kinds of cells were also separately cultured with a ratio of nitrogen to phosphorus of 35:1, demonstrating the similar ratio of growth in the same culture solution with sufficient nutrients. However, different ratios of growth were observed under conditions of limited nutrients. From these findings, a ratio of 35:1 was considered to be optimal. The experimental results showed that M. was almost always the predominant algae when the frequency of addition was once per day during the whole culturing process, regardless of the availability of nutrients. M. also gained a competitive advantage as the limited time \ average concentration of nitrogen varied from 0.3 to 2.4 mg/L. S. was only dominant at the initial growth stage as the

基金项目:国家自然科学基金资助项目(50706048);浙江省自然科学基金资助项目(Y1091080);浙江省科技计划基金资助项目(2009C31164)

收稿日期:2010-11-03; **修订日期:**2011-05-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaodx@cjl.u.edu.cn

limited phosphorus concentration varied from 0.018 to 0.035 mg/L, with *M.* finally becoming dominant. When nitrogen and phosphorus were both limited at a ratio of 35:1, the symbiosis of these algae was observed under two different frequencies of nutrient addition, i. e., once per day and once every eight days. However, when cultured at the former frequency, symbiosis occurred and both algae showed similar growth characteristics. When the nitrogen:phosphorus ratio departed from the optimum value, symbiosis did not occur at any of the frequencies of addition. *M.* was the predominant algae when the time-average concentration of nitrogen ranged from 0.6 to 4.8 mg/L, and *S.* became predominant when the concentration varied from 0.15 to 0.3 mg/L. Images of the cells were recorded and used to analyze variations in size. The results showed that the cell size of the two algae changed with the frequency of addition. The cell size of *S.* increased as the nutrient concentration decreased when simple nutrients were limited, and larger changes in cell size were observed when phosphorus was limited. Similarly, *S.* cells grew larger when two nutrients were limited than when simple nutrients were limited, with the largest change in size being from 26.33 μm^2 to 57.60 μm^2 . However, the size of *M.* cells was not changed as significantly as *S.* cells, with differences of no more than 3 μm^2 being observed whatever the nutrient availability. Analysis of the experimental results indicated that competition between the two algae was related to the frequency of addition of nutrients. According to the theory of gleaner-opportunist trade-off, *M.* showed the characteristics of an opportunist and *S.* was more likely to be a gleaner. The symbiosis of the two algae coincided with the intermediate disturbance hypothesis. The two algae were able to change their cell size to strive for more nutrients. The gleaner characteristic of *S.* was also confirmed by cell size changes at low concentration.

Key Words: non-steady state nutrient limitation; *Microcystis aeruginosa* Kutz; *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kutz; mixed culture; cell size

氮磷作为藻体构成的重要营养元素,被认为是影响淡水藻类生长及发生水华的重要限制因子,其中氮磷比常作为重要的影响条件之一^[1-5]。在不同的营养盐限制条件下,无论是单营养盐限制或者多营养盐限制,藻类表现出不同的生长特性,并可以通过数学模型进行描述^[6-7]。但在某些特殊条件下,经典的理论模型并不能给出很好的解释^[8],因为在藻类生长过程中,藻体特征参数会受到水体的营养状态的影响^[9-10],藻细胞尺寸大小的变化也同样反应了藻体特征参数的改变^[11-12],这些增加了藻类生长的不确定性^[13-14]。基于稳态条件下的藻类生长的数学描述也并不总能在实际水体中得到验证,而采用动态参数方法获得理论模型得到了较好的验证^[15]。Grover^[16]提出了非稳态条件下的 VIS (Variable-Internal-Stores) 模型,对藻细胞的吸收能力和存储能力分别进行了数学描述,并在单营养盐限制(P Limited)条件下进行了数值模拟,结果表明两种能力的改变将直接影响到藻细胞竞争能力及其竞争结果的变化。此外,营养盐的添加频率的不同也同样会导致竞争结果的变化^[17-18]。陈德辉等^[19]做过两种藻的共生试验,金相灿等^[20]也提出了非稳态条件下的藻类竞争研究方向,但目前针对非稳态多营养盐限制条件下藻类生长竞争过程国内外还少有报道。针对大型湖泊(如太湖)或较大的河流(如钱塘江)等均为非点源排放,具有周期性输入特性的生活污染占据了相当的比重。因此,研究非稳态条件下的藻类生长对河湖的藻类水华预警和防治有着十分重要的意义。

本文的研究对象选取了目前易发生水华的蓝藻纲中的有害藻种铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa* Kutz)和春季易形成优势藻的绿藻纲中的斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kutz),分别在氮磷单营养盐和双营养盐限制的非稳态输入条件下对2种藻进行了生长竞争试验。非稳态输入条件采用了“脉冲式”的营养液添加方式实现,通过改变添加频率,使藻种在不同的营养状态下生长。试验过程中,记录了不同培养条件下藻细胞的图像,运用图像处理方法得到了藻体大小的变化规律。

1 材料和方法

1.1 材料

试验采用的铜绿微囊藻(FACHB-905)和斜生栅藻(FACHB-416)来自中国科学院水生生物研究所,培养

基按水生所提供的 BG11^[21]培养基配方进行配置。

1.2 方法

1.2.1 饥饿培养基和营养液的配置

饥饿培养基中,氮磷成分分别按照缺磷、缺氮和缺氮磷进行重新配置,其他营养盐按照 BG11 原始成分配置。营养液是按氮磷质量比分别为 35:1,70:1,17:1 的比例重新配置的 BG11 培养液,其中磷依据 BG11 原始份额配置,通过调整氮的质量份额获得不同氮磷比例的营养液。

1.2.2 接种准备

将购置的藻种进行驯化和扩大培养 10 d,使其适应新配置的 BG11 培养基,取藻液 30 mL 进行 5000 r/min,5min 离心,去除上清液,分别移至 100 mL 饥饿培养基中进行单独饥饿培养 3 d。

1.2.3 试验条件

在光照培养箱中进行培养,温度(25±1)℃,光照 2500 lx,光暗比 12h:12h。每日光照生长期间内每隔 2 h 人工摇动振荡培养瓶 1 次。试验采用的玻璃器皿和培养溶液均经高温灭菌处理。接种、采样和添加营养液的过程均在无菌条件下进行。

试验采用血球计数板(XB-K-25)计数,通过显微镜(德国 Leica DMLB2)进行观察和拍照。

1.2.4 试验方案设计

取饥饿培养过的铜绿微囊藻和斜生栅藻各 3 mL,饥饿培养基取 94 mL,共计 100 mL,置入在 250 mL 锥形瓶中,牛皮纸封口,在光照培养箱中培养。接种后记录初始藻类浓度,两种藻的初始接种浓度约为 1×10^5 个/L。设接种培养后次日为第 1 天,每隔 1 天 9:00 进行采样,样品 4℃ 保存以备计数。采样后各自添加不同氮磷比的营养液,营养液每次只添加 1 mL,计为一个添加脉冲,添加脉冲的频率的最小值为每天添加 1 次,最大值为每 8d 添加 1 次。具体试验过程设计如表 1—表 2 所示,每组做 3 个平行样。藻类培养 24 d 后,对培养基中的藻类数字成像后保存,备作图像分析。

表 1 单营养盐限制试验分组设计

Table 1 Grouping design of test under simple nutrient limits

饥饿培养基 Starvation medium	氮限制 N limited				磷限制 P limited			
添加的营养液氮磷质量比 Adding nutrition solution N:P(质量)	35:1				35:1			
添加脉冲频率** Frequency of adding pulse/d	1	2	4	8	1	2	4	8
氮平均浓度 * $\bar{N}/(\text{mg/L})$	2.4				1.2	0.6	0.3	>30
磷平均浓度 * $\bar{P}/(\text{mg/L})$	>0.3				0.07	0.035	0.018	0.009

表 2 双营养盐限制试验分组设计

Table 2 Grouping design of test under multiple nutrient limits

饥饿培养基 Starvation medium	氮磷限制 N and P limited							
添加的营养液氮磷质量比 Adding nutrition solution N:P(质量)	17:1				35:1			
添加脉冲频率** Frequency of adding pulse/d	1	2	4	8	1	2	4	8
氮平均浓度 * $\bar{N}/(\text{mg/L})$	1.2	0.6	0.3	0.15	2.4	1.2	0.6	0.3
磷平均浓度 * $\bar{P}/(\text{mg/L})$	0.07	0.035	0.018	0.009	0.07	0.035	0.018	0.009

* 根据 BG11 培养液氮磷浓度与添加脉冲频率的比值计算所得;添加脉冲为 1 时,对应的氮磷浓度为按 BG11 配方配置后的实测值,其它根据添加频率按时间平均计算所得; ** 表示每多少天添加一次营养液

1.2.5 拟合比增长率和抑制指数的计算

Grover^[16]提出的 VIS 模型所需测量参数较多,增加了试验的复杂度和测试的不确定性,考虑到只需获取藻种生长率,本文采用了相对简化的建模方法,即对藻种生长数据分别进行单独的非线性拟合,以获取该藻种的生长率,该方法虽然未考虑两种藻种之间的相互作用,但对实际藻种生长率的求取并不产生影响,而且降低了试验数据处理的复杂度。

理论建模过程即将 3 组平行样采集的试验数据取平均值后,采用指数或 Logistic 等生长模型进行非线性数据拟合,获得模拟生长曲线,并定义拟合比生长率^[22]:

$$\mu_f = \ln((F_{t+\Delta t}/F_t)/\Delta t) \quad (1)$$

式中, Δt 为培养时间间隔, F_t 和 $F_{t+\Delta t}$ 分别表示时间间隔的起始和终止时刻的藻类细胞浓度模拟值。定义拟合抑制比为微囊藻与斜生栅藻的拟合比生长率之比:

$$n = \frac{\mu_M^1}{\mu_S^2} = \begin{cases} > 1 & \text{斜生栅藻受抑制} \\ \dots\dots\dots & \\ = 1 & \text{无抑制} \\ \dots\dots\dots & \\ < 1 & \text{铜绿微囊藻受抑制} \end{cases} \quad (2)$$

1.2.6 图像获取和图像处理

培养 24 d 后,提取 0.2 mL 藻液,置于载玻片,采用德国 Leica DMLB2 显微镜,在 40 倍的放大倍数下观察成像,并将拍摄的数字图像保存于计算机中,获得图像保证包含的可视藻类超过 50 个。

图像处理过程如图 1 所示,首先将拍摄原图灰度化、二值化处理后初步确定藻细胞的边界位置,处理后的单个藻(或连接在一起的多个藻)理想情况下为一些相互毗邻的白色像连通素块。实际上二值化处理后藻细胞内部间隙会影响边界的准确定位,需要对图像进行多次膨胀处理,直到藻细胞内部均为白色连通像素为止。像素的统计是由细胞边界内部一个白色像素开始,按 8 个方向进行搜索,若遇到白色像素则归入细胞内部,若遇到的像素点是黑色的则认为到达细胞边界。通过统计藻体内部的白色像素数量和比例因子相乘最终获得单个藻的实际大小,本文的比例因子为 $1\text{pixel} \approx 0.045\mu\text{m}^2$ 。对于有 2—4 个细胞组成群体细胞,如斜生栅藻,通过上述方法处理后,可按细胞个数平均获得单个细胞大小。



图 1 栅藻图像处理方法

Fig. 1 The methods of *S. image* processing

2 结果

2.1 单培养的藻种生长率

将新购置的 2 种藻种在 BG11 中驯化培养 3 d 后,再进行 7 d 的扩大培养,生长曲线如图 2 所示。两种藻经扩大培养后,生长浓度值接近,两种藻拟合生长率差值小于 0.09(图 2)。

2.1 非稳态单营养盐限制

缺氮培养过程中,4 种营养液添加频率下铜绿微囊藻在藻类总数上均始终占优。随着添加频率的增加,铜绿微囊藻和斜生栅藻之间的浓度之差变大,20d 后(图 3a)2 种藻浓度差为 6.02×10^6 个/mL,24 d 后(图 3d)仅为 0.97×10^6 个/mL。在高营养条件下(图 3c,d),铜绿微囊藻均能保持指数增长状态,抑制比始终大于 1,且

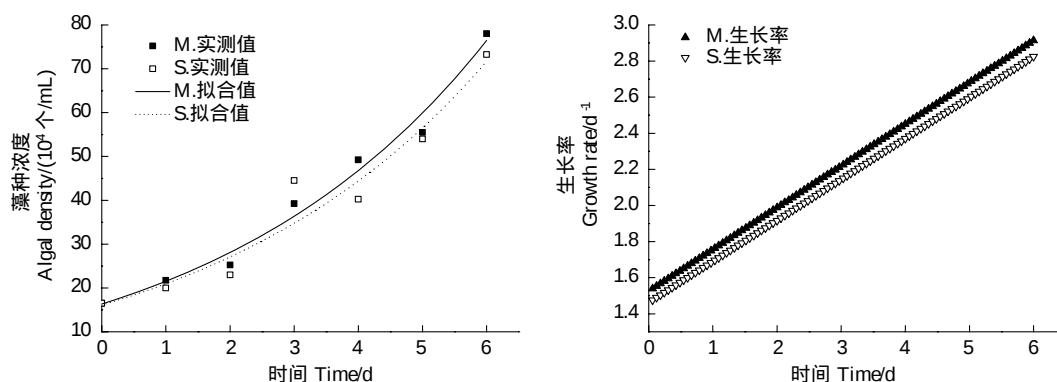


图2 藻类生长曲线

Fig. 2 The growth of the two algae ($N:P=35:1$, $R^2>0.896$)

抑制比值的变化趋势也随着添加频率的不同而发生改变,抑制比变化趋势的拐点分别为 6 d (图 3a) 和 11 d (图 3b)。低营养条件下 (图 3c,d) 2 种藻类的生长均受到限制,铜绿微囊藻分别在 24 d (图 3c) 和 22 d (图 3d) 后出现生长停滞,而抑制比分别在 15 d (图 3c) 和 17 d (图 3d) 后小于 1,表明在低营养盐条件下,铜绿微囊藻对斜生栅藻的生长抑制作用明显减弱,尽管藻种浓度优于后者。

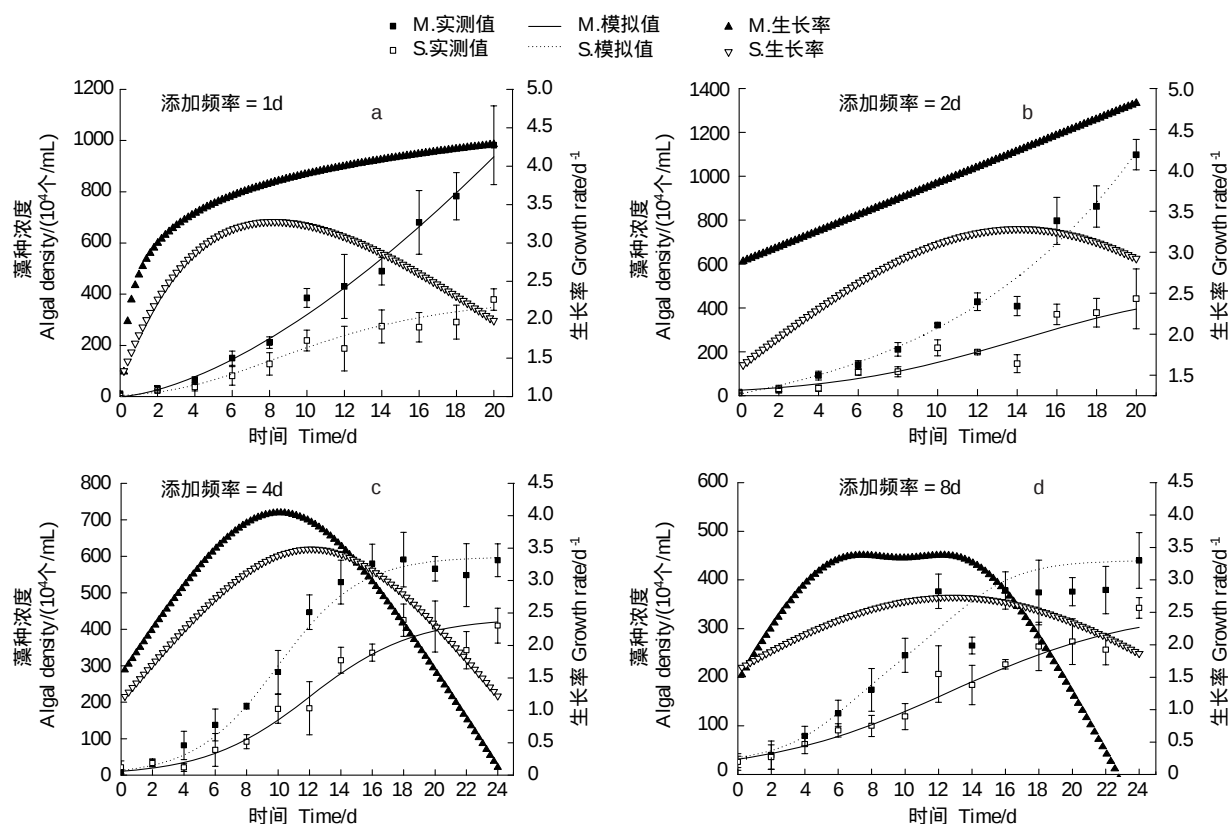
图3 氮限制培养下藻类生长曲线 ($N:P=35:1$, $R^2>0.946$)

Fig. 3 The growth of the algae in nitrogen limited culture

磷限制条件下,铜绿微囊藻浓度仍占优势,但抑制比的变化表明,铜绿微囊藻的竞争优势更易受到斜生栅藻的影响。不同的添加频率条件下 (图 4a 除外),斜生栅藻均能在初始生长阶段占有竞争优势,甚至在藻种浓度上占优,且随着添加频率的降低,藻种浓度占优时间跨度逐渐减小,最长为 16 d (图 4b),最短为 4 d (图 4d)。而相比较于缺氮条件 (图 3a),添加脉冲为 1 d 时 (图 4a),铜绿微囊藻并未明显占优,甚至在生长初期的

7 d 内,抑制比小于 1,在 11 d 后藻种浓度才开始占优。

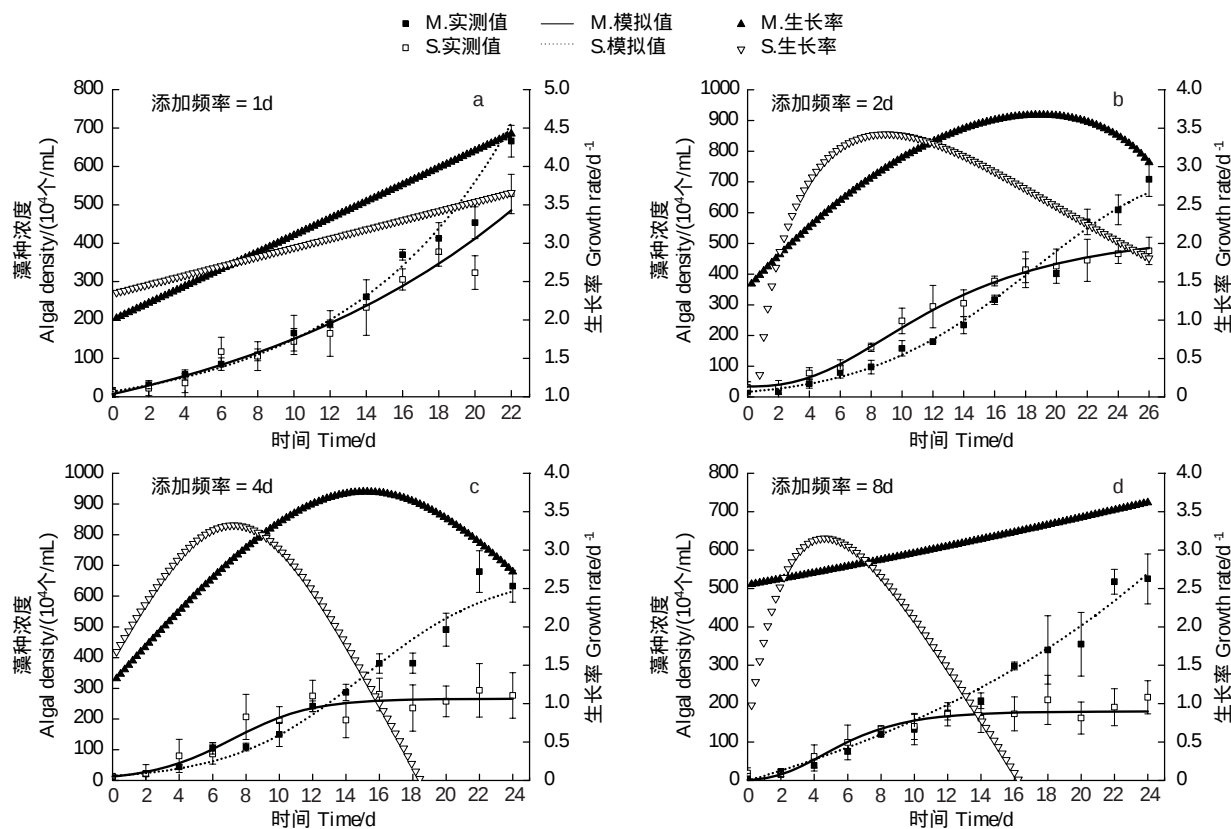


图 4 磷限制培养下藻类生长曲线($N:P=35:1$, $R^2>0.953$)

Fig. 4 The growth of the algae in phosphorous limited culture

2.2 非稳态双营养盐限制

氮磷比为 35:1,添加频率为 1 d 和 8 d 时,两种藻的抑制比近似为 1(图 5a,d),表明在添加营养盐的氮磷比为藻类初始生长环境时(35:1),在富营养和贫营养条件下 2 种藻具有共生特征。而处于中间过渡状态时(图 5c,d)出现了竞争交替,但在藻种浓度和抑制比上,最终为铜绿微囊藻具有优势。

当氮磷比增加时(70:1),尽管在生长初期两种藻的浓度接近,抑制比几乎总是大于 1,铜绿微囊藻仍具有竞争优势,使得最终在藻种浓度上占优。但藻种浓度占优程度受到营养液添加频率的影响,添加频率越大,藻种开始占优的时间会推迟,推迟时间大约为 4 d(图 6a—d)。

当氮磷比降低时(17:1),抑制比随着添加频率的降低逐渐降低。添加频率为 1 d(图 7a),抑制比大于 1,且铜绿微囊藻浓度占优。添加频率降低一倍时(图 7b),斜生栅藻竞争占优(抑制比 <1)几乎占据一半的生长时间,使得最终两种藻的浓度保持相近。当添加频率降低更高倍数时(图 7c,d),斜生栅藻在竞争优势(抑制比 <1)和藻种浓度上均占优。

2.3 对藻细胞大小的影响

单营养氮限制,铜绿微囊藻在藻种浓度占优时,若拟制比下降(图 3c,d),藻细胞具有增大的趋势($16.16 \mu\text{m}^2$, $14.58 \mu\text{m}^2$)。单营养盐磷限制,铜绿微囊藻浓度占优,且高抑制比时(图 4c,d),藻体细胞尺寸减小($8.06 \mu\text{m}^2$, $9.63 \mu\text{m}^2$)。双营养盐限制,氮磷比趋向于缺磷时,铜绿微囊藻浓度最终占优,抑制比最大时(图 6c),细胞最小($9.9 \mu\text{m}^2$),随着抑制比增大,细胞也越小。氮磷比趋向于缺氮时,铜绿微囊藻浓度不占优,最低抑制比时(图 7d),细胞最小($10.98 \mu\text{m}^2$),随着抑制比的降低,铜绿微囊藻的细胞趋向减小。当营养盐降低时,无论单营养还是双营养限制,斜生栅藻细胞均有增大趋势,而且双营养盐限制时,藻细胞的变化程度更

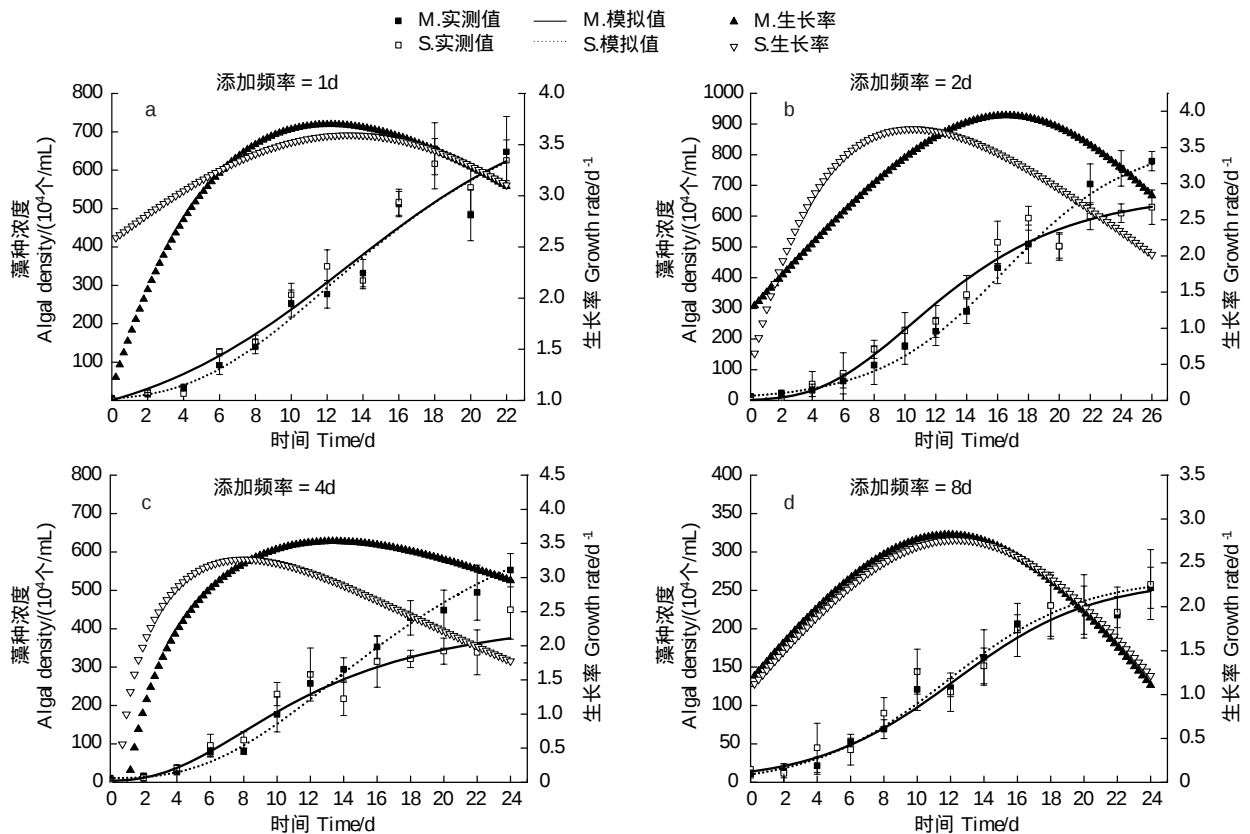


图5 氮和磷限制培养下藻类生长曲线($N:P=35:1, R^2>0.973$)

Fig. 5 The growth of the algae in both nitrogen and phosphorous limited culture

大。不同营养盐条件下,受抑制的斜生栅藻细胞比不受抑制时尺寸会明显增大。具体如表3所示。

表3 不同营养盐限制条件下藻细胞大小变化

Table 3 The size distribution of algae on the conditions of different limited nutrition

藻种 Algae	脉冲 Pulse /d ⁻¹	限制条件(营养液氮磷质量比)Limited Conditions (nutrition solution N:P(mass))									
		氮限制 N limited (N:P=35:1)		磷限制 P limited (N:P=35:1)		氮磷限制 N and P limited (N:P=35:1)		氮磷限制 N and P limited (N:P=70:1)		氮磷限制 N and P limited (N:P=17:1)	
		均值±偏差 AVG±S. D. /μm ²	个数	均值±偏差 AVG±S. D. /μm ²	个数	均值±偏差 AVG±S. D. /μm ²	个数	均值±偏差 AVG±S. D. /μm ²	个数	均值±偏差 AVG±S. D. /μm ²	个数
微囊藻 M.	1	11.88±3.33	87	10.40±3.15	83	10.35±3.96	83	10.35±2.39	85	11.03±11.03	85
	2	9.05±2.7	87	10.53±5.13	88	10.44±2.7	89	10.08±2.25	89	13.64±13.64	88
	4	16.16±4.28	85	8.06±2.07	82	12.06±3.51	85	9.90±2.75	84	12.06±12.06	82
	8	14.58±3.87	85	9.63±3.2	83	11.21±3.24	83	12.74±2.7	87	10.98±10.98	32
栅藻 S.	1	28.04±8.87	54	21.02±6.17	56	22.28±6.89	57	26.33±7.79	58	24.48±24.48	56
	2	25.34±8.15	55	23.18±7.29	52	30.83±7.65	58	35.87±8.91	58	25.07±25.07	57
	4	29.34±7.52	55	33.48±7.83	53	43.7±12.56	54	48.69±10.31	59	33.39±33.39	51
	8	29.25±10.76	54	35.78±9.63	53	47.52±8.51	54	57.60±12.15	56	40.73±13.77	58

3 讨论

两种藻初始均能适应 BG11 的生长。在光照(2500 lx)和温度(25 ℃)相同情况下的扩大培养阶段,两种藻生长率接近(< 0.09)。经过 10d 的驯化扩大培养后,可假定 BG11 为两种藻最适生长环境,即在其他条件

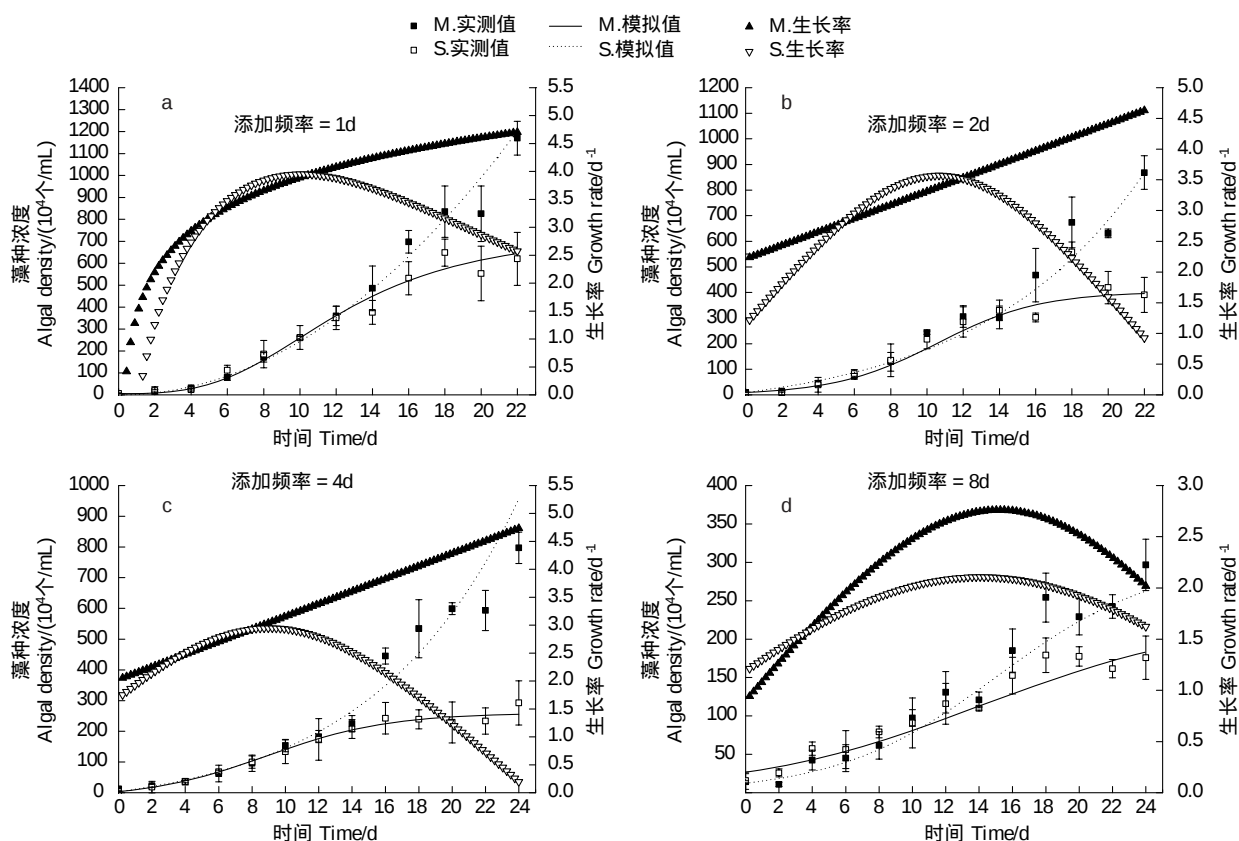
图6 氮和磷限制培养下藻类生长曲线($N:P=70:1$, $R^2>0.939$)

Fig. 6 The growth of the algae in both nitrogen and phosphorous limited culture

不变的情况下,设定藻种生长的最优氮磷比为 35:1,并可假定当营养条件发生变化时,两种藻初始生长率相同。

改变营养盐限制条件,两种藻均能表现出一些一次性添加营养盐且独立培养时的生长特性。单营养盐限制,缺氮时,平均氮的营养盐浓度在 0.3—2.4 mg/L (图 3a—d),铜绿微囊藻占优,而缺磷时,富氮条件下 (>30 mg/L),斜生栅藻出现了优势现象^[23]。双营养盐限制, $N:P$ 比为 70:1,氮的平均浓度为 0.6—4.8 mg/L,表明当氮缺乏时,铜绿微囊藻容易形成优势,当氮丰富时,斜生栅藻容易形成优势^[24-25]。

不同的营养盐限制条件下,两种藻表现出不同的营养受限特征。单营养盐磷限制,且脉冲为 1 d 时,铜绿微囊藻占优,与文献^[26]结果一致,且随着添加频率的降低,出现了竞争交替的现象,这表明铜绿微囊藻受磷的影响较大。而双营养盐限制,当氮为 0.6—4.8 mg/L 时,铜绿微囊藻占优,当氮为 0.15—0.3 mg/L 时,斜生栅藻占优,表明前者更易受氮的限制。

按“拾遗-机会”交替竞争理论,两种藻表现出了不同的竞争特性。当营养盐连续添加时(1 d),无论是单营养还是双营养限制,铜绿微囊藻的藻种浓度几乎能快速占优,表明在营养盐丰富的条件下,铜绿微囊藻具有更高的“亲和力”^[27],明显具有“机会主义者”生长特性,当营养盐浓度下降时,两种藻出现了竞争交替现象,表明在低营养状态下,斜生栅藻体现出“拾遗者”的生长特性,具有较强的竞争优势。

脉冲添加营养盐培养结果验证了“中度干扰假说”。氮磷均受限,每天添加氮磷比为最优生长条件 (35:1) 时,培养条件接近连续培养,两种藻延续了初始环境条件下的生长特性。而间隔为 8 d 时两种藻生长规律也十分相似(图 5d),而其他添加脉冲下(2,4 d) 均会形成优势藻。该结果与文献^[28]结论相似,与“中度干扰假说”相吻合^[29-30]。

藻类的竞争策略可能会因环境的变化而发生改变^[27],细胞可能会通过改变其自身大小来改变竞争能

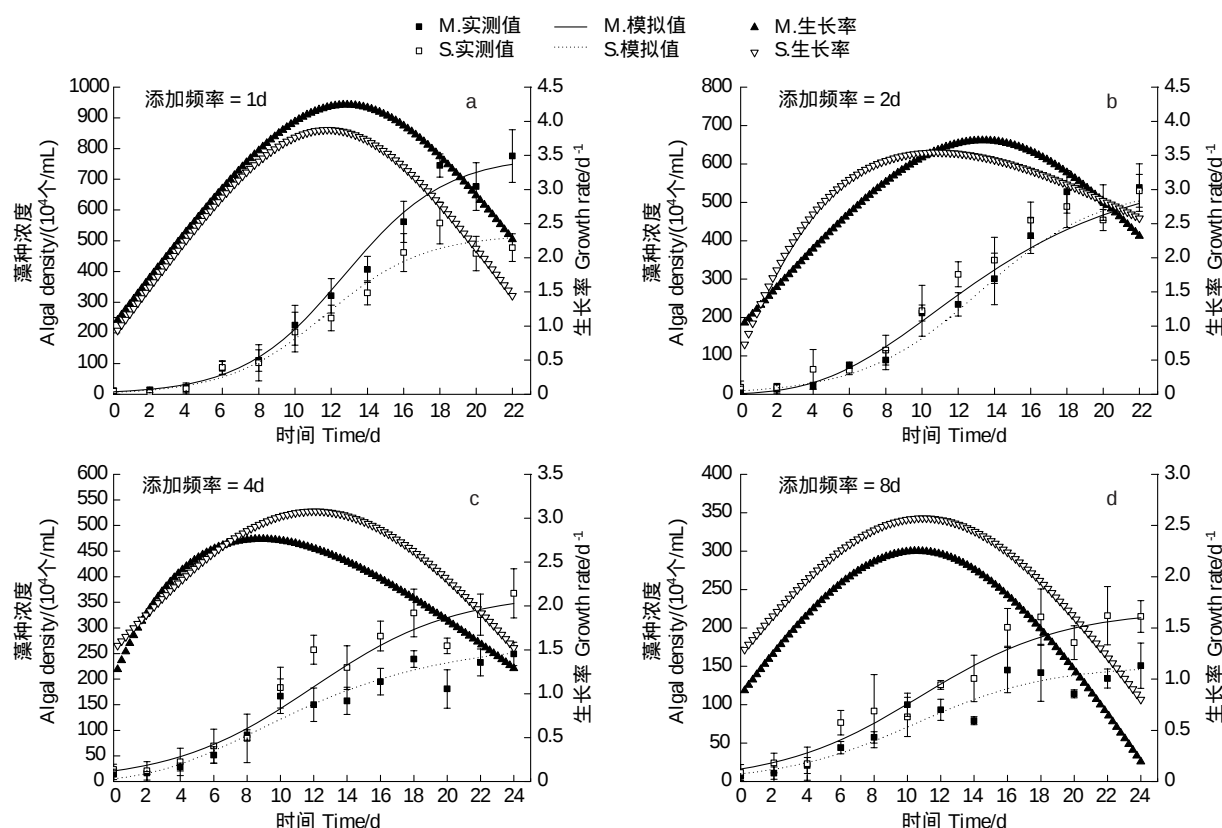


图7 氮和磷限制培养下藻类生长曲线($N:P=17:1$, $R^2>0.967$)

Fig. 7 The growth of the algae in both nitrogen and phosphorous limited culture

力^[11, 31]。单营养盐限制时,铜绿微囊藻均趋向争夺受限营养盐,以达到最大限度的抑制竞争对手生长,在缺氮时,藻细胞体积变大,以吸收更多氮用于合成叶绿素和核糖体。缺磷时,细胞变小,降低对磷的需求。两种营养盐都限制的低营养状态下,M.会通过改变细胞尺寸转向适应相对丰富的营养盐,浓度不占优势时(图7d),减小细胞尺寸,实现与最大限度的存活;而浓度占明显优势时(图6d),增大尺寸,以更好的抑制竞争对手的生长。

随着营养盐浓度的降低,斜生栅藻细胞会显著增大,细胞增大的程度相比抑制铜绿微囊藻生长时大。两种藻细胞的大小变化程度也表明斜生栅藻比铜绿微囊藻具有更高的“存储能力”,具有“拾遗者”的生长特性。

4 结论

当氮受限时微囊藻始终占优,磷受限时两种藻类发生了竞争优势的转变,表明单营养盐限制下,微囊藻受磷的影响甚于受氮的影响。氮磷均受限,氮磷比条件下偏离藻类初始最优氮磷比时,微囊藻和栅藻分别表现出了机会主义者和拾遗者的生长特性,当氮磷比为最优时,验证了“中度干扰”假说。随着营养盐添加频率的不同,藻细胞会通过改变藻体形状以适应外界营养盐浓度的变化。

References:

- [1] Ahlgren G. Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture; 1. nitrogen and phosphorus requirements. *Oikos*, 1977, 29(2): 209-224.
- [2] Vrede T, Ballantyne A, Mille-Lindblom C, Algesten G, Gudasz C, Lindahl S, Brunberg A K. Effects of N:P loading ratios on phytoplankton community composition, primary production and N fixation in a eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 2009, 54(2): 331-344.
- [3] Xie L Q, Xie P, Li S X, Tang H J, Liu H. The low TN: TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms?. *Water Research*, 2003, 37(9): 2073-2080.
- [4] Smith V H. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, 1983, 221(4611): 669-671.
- [5] Kim H S, Hwang S J, Shin J K, An K G, Yoon C G. Effects of limiting nutrients and N:P ratios on the phytoplankton growth in a shallow

- hypertrophic reservoir//Qin B, Liu Z, Havens K, eds. Eutrophication of Shallow Lakes with Special Reference to Lake Taihu, China. Berlin: Springer, 2007: 255-267.
- [6] Legovic T, Cruzado A. A model of phytoplankton growth on multiple nutrients based on the michaelis-menten-monod uptake, Droop's growth and Liebig's law. Ecological Modelling, 1997, 99(1): 19-31.
- [7] Morel F M M. Kinetics of nutrient uptake and growth in phytoplankton. Journal of Phycology, 1987, 23(1): 137-150.
- [8] Hutchinson G E. The paradox of the plankton. The American Naturalist, 1961, 95(882): 137-145.
- [9] Harris G P. Phytoplankton Ecology: Structure, Function and Fluctuation. London: Capman and Hall, 1986: 137-165.
- [10] Droop M R. The nutrient status of algal cells in continuous culture. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1974, 54: 825-855.
- [11] Grover J P. Influence of cell shape and size on algal competitive ability. Journal of Phycology, 1989, 25(2): 402-405.
- [12] Smith R E H, Kalff J. Size-dependent phosphorus uptake kinetics and cell quota in phytoplankton. Journal of Phycology, 1982, 18(2): 275-284.
- [13] Sommer U. The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. Limnology and Oceanography, 1984, 29(3): 633-636.
- [14] Fox J W, Nelson W A, McCauley E. Coexistence mechanisms and the paradox of the plankton: quantifying selection from noisy data. Ecology, 2010, 91(6): 1774-1786.
- [15] Klausmeier C A, Litchman E, Levin S A. Phytoplankton growth and stoichiometry under multiple nutrient limitation. Limnology and Oceanography, 2004, 49(4): 1463-1470.
- [16] Grover J P. Resource competition in a variable environment: phytoplankton growing according to the variable-internal-stores model. The American Naturalist, 1991, 138(4): 811-835.
- [17] Flöder S, Sommer U. Diversity in planktonic communities: an experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. Limnology and Oceanography, 1999, 44(4): 1114-1119.
- [18] Grover J P. Dynamics of competition in a variable environment: experiments with two diatom species. Ecology, 1988, 69(2): 408-417.
- [19] Chen D H, Liu Y D, Yuan J F, Zhang Z S, Song L R, Chen J. Experiments of mixed culture and calculation of competitive parameters between *Microcystis* (Cynobacteria) and *Scenedesmus* (Green Algae). Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(6): 908-913.
- [20] Jin X C, Yang S W, Jiang X. Theory and test of algae competition among species for resources under non-steady-state: a review. Ecology and Environment, 2007, 16(2): 632-638.
- [21] Zheng S F, Yang S W, Jin X C. Dynamic studies on the effect of nutrients on the growth of *Microcystis aeruginosa*. Environmental Science, 2005, 26(2): 152-156.
- [22] Eutrophication Investigation Team in the Country. Rules for Investigation Eutrophic Lake in the Country. 2nd ed. Beijing: China Environmental Science Press, 1990: 282-282.
- [23] Xu H, Yang L Z, Mao H, Liu Z P. Dynamic studies on the effect of phosphorus on the growth of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus obliquus*. Ecology and Environment, 2006, 15(5): 921-924.
- [24] Xu H, Yang L Z, Liu Z P. Dynamics study on the effect of nitrogen on the growth of *microcystis aeruginosa* and *scenedesmus obliquus*. Research of Environmental Sciences, 2008, 21(1): 69-73.
- [25] Wan L, Zhu W, Zhao L F. Effect of nitrogen and phosphorus on growth and competition of *M. aeruginosa* and *S. quadricauda*. Environmental Science, 2007, 28(6): 1230-1235.
- [26] Olsen Y. Evaluation of competitive ability of *Staurastrum luetkemullerii* (chlorophyceae) and *Microcystis aeruginosa* (cyanophyceae) under p limitation. Journal of Phycology, 1989, 25(3): 486-499.
- [27] Sommer U. The role of competition for resources in phytoplankton species succession//Sommer U, ed. Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities. Berlin: Springer, 1989: 193-213.
- [28] Gaedeker A, Sommer U. The influence of the frequency of periodic disturbances on the maintenance of phytoplankton diversity. Oecologia, 1986, 71(1): 25-28.
- [29] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [30] Sommer U, Padisak J, Reynolds C S, Juhasz-Nagy P. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. Hydrobiologia, 1993, 249(1/3): 1-7.
- [31] Smith R E H, Kalff J. Size-dependent phosphorus uptake kinetics and cell quota in phytoplankton. Journal of Phycology, 1982, 18(2): 275-284.

参考文献:

- [19] 陈德辉, 刘永定, 袁峻峰, 章宗涉, 宋立荣, 陈坚. 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.
- [20] 金相灿, 杨苏文, 姜霞. 非稳态条件下藻类种间非生物资源竞争理论及研究进展. 生态环境, 2007, 16(2): 632-638.
- [21] 郑朔方, 杨苏文, 金相灿. 铜绿微囊藻生长的营养动力学. 环境科学, 2005, 26(2): 152-156.
- [22] 全国富营养化调查组. 湖泊富营养化调查规范. 第二版. 北京: 中国环境科学出版社, 1990: 282-282.
- [23] 许海, 杨林章, 茅华, 刘兆普. 铜绿微囊藻、斜生栅藻生长的磷营养动力学特征. 生态环境, 2006, 15(5): 921-924.
- [24] 许海, 杨林章, 刘兆普. 铜绿微囊藻和斜生栅藻生长的氮营养动力学特征. 环境科学研究, 2008, 21(1): 69-73.
- [25] 万蕾, 朱伟, 赵联芳. 氮磷对微囊藻和栅藻生长及竞争的影响. 环境科学, 2007, 28(6): 1230-1235.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 13 July, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Spatiotemporal variation of plant community aspections in the north-subtropical zone of eastern China	CHEN Xiaoqiu, QI Xiaoran, A Shan, et al (3559)
Seasonal variations and environmental control impacts of evapotranspiration in a hilly plantation in the mountain areas of North China	HUANG Hui, MENG Ping, ZHANG Jinsong, et al (3569)
Intra- and inter-specific variations in stem respiration for 14 temperate tree species in northeastern China	XU Fei, WANG Chuankuan, WANG Xingchang (3581)
Assessment of the ecological health of wetlands in Honghe supported by RS and GIS techniques	WANG Yihan, ZHOU Demin, SUN Yonghua (3590)
Phytoplankton community structure in Qinzhou Bay during flood season by analysis of HPLC photosynthetic pigment signatures	LAN Wenlu, WANG Xiaohui, LI Mingmin (3601)
Irreplaceability-based function zoning of nature reserves in the Three Rivers Headwater Region of Qinghai Province	QU Yi, WANG Xiulei, LUAN Xiaofeng, et al (3609)
Effects of snowmelt timing on individual growth and reproduction of <i>Pedicularis davidii</i> var. <i>pentodon</i> on the eastern Tibetan Plateau	CHEN Wennian, WU Yan, WU Ning, et al (3621)
Response of foliar $\delta^{13}\text{C}$ of <i>Quercus spinosa</i> to altitudinal gradients	FENG QiuHong, CHENG Ruimei, SHI Zuomin, et al (3629)
Soil water and nutrient characteristics of alfalfa grasslands at semi-arid and semi-arid prone to drought areas in southern Ningxia	REN Jingjing, LI Jun, WANG Xuechun, et al (3638)
Aboveground biomass of natural <i>Castanopsis fissa</i> community at the Xiaokeng of NanLing Mountain, Southern China	LI Gen, ZHOU Guangyi, WANG Xu, et al (3650)
Impacts of grazing on herbage quality of the alpine and subalpine meadows within Wutai Mountain	ZHANG Yiping, JIANG Yuan, LIU Quanru, et al (3659)
Short-term effects of warming on growth and stoichiometrical characteristics of <i>Abies fabii</i> (Mast.) Craib seedling in Gongga mountain	YANG Liudong, YANG Yan, WANG Genxu, et al (3668)
Manganese stress on morphological structures of leaf and ultrastructures of chloroplast of a manganese hyperaccumulator, <i>Phytolacca americana</i>	LIANG Wenbin, XUE Shengguo, SHEN Jihong, et al (3677)
Allelopathic potential of volatile oil from <i>Chenopodium ambrosioides</i> L. on root tip cells of <i>Vicia faba</i>	HU WanJun, MA Danwei, WANG Yanan, et al (3684)
Contents and cycling of microelements in Karst urban poplar plantations	WANG Xinkai, TIAN Dalun, YAN Wende, et al (3691)
Fungal flora and population structure of polypores in the Great Xingan Mountains	CUI Baokai, YU Changjun (3700)
Growth competition characteristics of <i>Microcystis aeruginosa</i> Kutz and <i>Scenedesmus obliquus</i> (Turp.) Kutz under non-steady-state nutrient limitation	ZHAO Xiaodong, PAN Jiang, LI Jinye, et al (3710)
The characters of salt-tolerance at different growth stages in cotton	WANG Junjuan, WANG Delong, FAN Weili, et al (3720)
Assessment of tributyltin ecotoxicity using a model animal nematode <i>Caenorhabditis elegans</i>	WANG Yun, YANG Yanan, JIAN Fenglei, et al (3728)
Effect of oil exploitation on soil nematode communities in Daqing Oilfield	XIAO Nengwen, XIE Deyan, WANG Xuexia, et al (3736)
Effect of habitat degradation on soil meso- and microfaunal communities in the Zoigê Alpine Meadow, Qinghai-Tibetan Plateau	WU Pengfei, YANG Daxing (3745)
Characteristics of the soil environment of Dongting Lake wetlands and its response to the converting farmland to lake project	LIU Na, WANG Kelin, XIE Yonghong, et al (3758)
Modeling the changes of yield and deep soil water in apple orchards in Weibei rainfed highland	ZHANG Shehong, LI Jun, WANG Xuechun, et al (3767)
Potential soil N_2O emissions and its controlling factors under different land use patterns on hilly-gully loess plateau	QI Jinhua, HUANG Yimei, ZHANG Hong, et al (3778)
Comparison between physiological properties and cold tolerance under low temperature treatment during different growing stages of rice in northeast central region of China	SONG Guangshu, SUN Zhongfu, SUN Lei, et al (3788)
Effect of sulfur on chlorophyll fluorescence of flue-cured tobacco at maturation stage	ZHU Yinghua, TU Naimei, XIAO Hanqian, et al (3796)
Effects of high temperature and strong light on chlorophyll fluorescence, the D1 protein, and Deg1 protease in Satsuma mandarin, and the protective role of salicylic acid	QIU Cuihua, JI Weiwei, GUO Yanping (3802)
Effect of plastic film mulching on the distribution and translocation of nitrogen in soil-lettuce system	LI Lili, LI Feili, LIU Qiuya, et al (3811)
An analysis on spatio-temporal dynamics of suitable habitats for waterbirds based on spatial zonation at Chongming Dongtan, Shanghai	FAN Xuezhong, ZHANG Liquan, YUAN Lin, et al (3820)
The bryophyte consumed by reindeers and species diversity of bryophyte in reindeer habitats	FENG Chao, BAI Xueliang (3830)
Evaluation of rainwater runoff storage by urban green spaces in Beijing	ZHANG Biao, XIE Gaodi, XUE Kang, et al (3839)
Review and Monograph	
Advances in methane-cycling microbial communities of permafrost and their response to global change	NI Yongqing, SHI Xuwei, ZHENG Xiaoji, et al (3846)
Heat transfer property of mammal pelage and its influencing factors	ZHENG Lei, ZHANG Wei, HUA Yan (3856)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 31 卷 第 13 期 (2011 年 7 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 13 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元