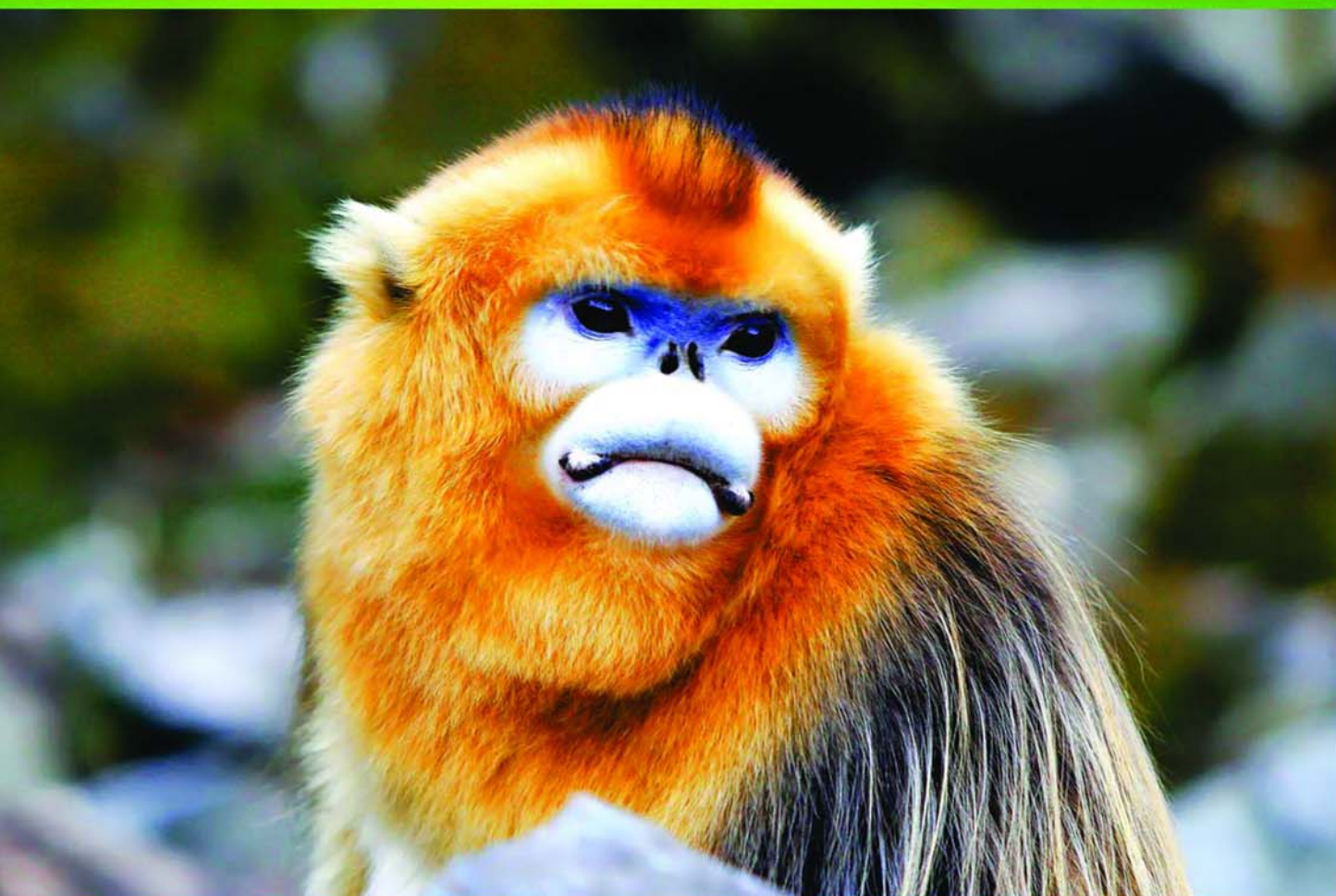


ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第32卷 第2期 Vol.32 No.2 **2012**

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 32 卷 第 2 期

2012 年 1 月 (半月刊)

目 次

北部湾秋季底层鱼类多样性和优势种数量的变动趋势	王雪辉,邱永松,杜飞雁,等 (333)
中国大陆鸟类和兽类物种多样性的空间变异	丁晶晶,刘定震,李春旺,等 (343)
粉蝶盘绒茧蜂中国和荷兰种群学习行为及 EAG 反应的比较	王国红,刘 勇,戈 峰,等 (351)
君主绢蝶的生物学及生境需求	方健惠,骆有庆,牛 犇,等 (361)
西南大西洋阿根廷滑柔鱼生物学年间比较	方 舟,陆化杰,陈新军,等 (371)
城市溪流中径流式低坝对底栖动物群落结构的影响	韩鸣花,海燕,周 斌,等 (380)
沉积再悬浮颗粒物对马氏珠母贝摄食生理影响的室内模拟	栗志民,申玉春,余南涛,等 (386)
太平洋中西部海域浮游植物营养盐的潜在限制	徐燕青,陈建芳,高生泉,等 (394)
几株赤潮甲藻的摄食能力	张清春,于仁成,宋静静,等 (402)
高摄食压力下球形棕囊藻凝聚体的形成	王小冬,王 艳 (414)
大型绿藻浒苔藻段及组织块的生长和发育特征	张必新,王建柱,王乙富,等 (421)
链状亚历山大藻生长衰亡相关基因的筛选	仲 洁,隋正红,王春燕,等 (431)
太湖春季水体固有光学特性及其对遥感反射率变化的影响	刘忠华,李云梅,吕 恒,等 (438)
程海富营养化机理的神经网络模拟及响应情景分析	邹 锐,董云仙,张祯祯,等 (448)
沙质海岸灌化黑松对蛀食胁迫的补偿性响应	周 振,李传荣,许景伟,等 (457)
泽陆蛙和饰纹蛙蝌蚪不同热驯化下选择体温和热耐受性	施林强,赵丽华,马小浩,等 (465)
麦蚜和寄生蜂对农业景观格局的响应及其关键景观因子分析	赵紫华,王 颖,贺达汉,等 (472)
镉胁迫对芥蓝根系质膜过氧化及 ATPase 活性的影响	郑爱珍 (483)
生姜水浸液对生姜幼苗根际土壤酶活性、微生物群落结构及土壤养分的影响	韩春梅,李春龙,叶少平,等 (489)
九州虫草菌丝体对 Mn 的耐性及富集	罗 毅,程显好,张聪聪,等 (499)
土霉素暴露对小麦根际抗生素抗性细菌及土壤酶活性的影响	张 昊,张利兰,王 佳,等 (508)
氮沉降对杉木人工林土壤有机碳矿化和土壤酶活性的影响	沈芳芳,袁颖红,樊后保,等 (517)
火炬树雌雄母株克隆生长差异及其光合荧光日变化	张明如,温国胜,张 瑾,等 (528)
湖南乌云界自然保护区典型生态系统的土壤持水性能	潘春翔,李裕元,彭 亿,等 (538)
祁连山东段高寒地区土地利用方式对土壤性状的影响	赵锦梅,张德罡,刘长仲,等 (548)
沙质草地生境中大型土壤动物对土地沙漠化的响应	刘任涛,赵哈林 (557)
腾格里沙漠东南缘可培养微生物群落数量与结构特征	张 威,章高森,刘光琇,等 (567)
塔克拉玛干沙漠南缘玉米对不同荒漠化环境的生理生态响应	李 磊,李向义,林丽莎,等 (578)
内蒙古锡林河流域羊草草原 15 种植物热值特征	高 凯,谢中兵,徐苏铁,等 (588)
不同密度条件下芨芨草空间格局对环境胁迫的响应	张明娟,刘茂松,徐 驰,等 (595)
环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响	任学敏,杨改河,王得祥,等 (605)
海藻酸铈配合物对毒死蜱胁迫下菠菜叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响	栾 霞,陈振德,汪东风,等 (614)
城市化进程中城市热岛景观格局演变的时空特征——以厦门市为例	黄聚聪,赵小锋,唐立娜,等 (622)
基于遥感和 GIS 的川西绿被时空变化研究	杨存建,赵梓健,任小兰,等 (632)
亚热带城乡复合系统 BVOC 排放清单——以台州地区为例	常 杰,任 远,史 琰,等 (641)
研究简报	
不同水分条件下毛茛苔草枯落物分解及营养动态	侯翠翠,宋长春,李英臣,等 (650)
大山雀对巢箱颜色的识别和繁殖功效	张克勤,邓秋香,Justin Liu,等 (659)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 330 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 37 * 2012-01	



封面图说: 雄视——中国的金丝猴有川、黔、滇金丝猴三种,此外还有越南和缅甸金丝猴两种。金丝猴是典型的森林树栖动物,常年栖居于海拔 1500—3300m 的亚热带山地、亚高山针叶林、针阔叶混交林,常绿落叶阔叶混交林中,随着季节的变化,只在栖息的生境中作垂直移动。川金丝猴身上长有柔软金色长毛,十分漂亮。个体大,嘴角处有瘤状突起的是雄性金丝猴的特征。川金丝猴只分布在中国的四川、甘肃、陕西和湖北省。属国家一级重点保护、CITES 附录一物种。

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

DOI: 10.5846/stxb201012181807

王小冬, 王艳. 高摄食压力下球形棕囊藻凝聚体的形成. 生态学报, 2012, 32(2): 0414-0420.

Wang X D, Wang Y. Formation of aggregation by *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) in response to high grazing pressure. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(2): 0414-0420.

高摄食压力下球形棕囊藻凝聚体的形成

王小冬, 王 艳*

(暨南大学 生命科学技术学院 赤潮与水环境研究中心, 广州 510632)

摘要:棕囊藻包含囊体和游离单细胞两种生活史阶段。囊体是棕囊藻藻华爆发时的优势形态, 藻华衰退时囊体能够形成凝聚体, 但是棕囊藻游离单细胞的凝聚体极少被发现。将球形棕囊藻单细胞和高密度的海洋弯曲甲藻共同培养, 使球形棕囊藻的生长承受高摄食压力, 通过观察摄食者和棕囊藻的生长、凝聚体的数量和形态, 阐明单细胞凝聚体的形成以及与摄食压力的关系。当球形棕囊藻进入衰退期时, 高摄食压力引发游离单细胞聚合形成凝聚体, 无摄食压力情况下, 单细胞不形成凝聚体。凝聚体由无鞭毛细胞组成, 细胞排列紧密, 近似球体。凝聚体形成伊始, 凝聚体内部可见凝胶状物质将细胞互相粘结, 并且粘附了纤维等物质。凝聚体的体积和粘附的细胞数量逐渐提高, 细胞排列愈加紧密, 凝聚体内部形态和结构不易分辨。凝聚体的形成有效保护了部分单细胞免受摄食压力的影响, 减少了摄食死亡率。凝聚体的形成是球形棕囊藻面临高摄食压力时采取的主动的防御策略。球形棕囊藻能够频繁引发大规模藻华的原因可能在于其在生长的各个阶段中均具有优越的竞争策略。

关键词:球形棕囊藻; 凝聚体; 摄食; 竞争策略; 有害藻华

Formation of aggregation by *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) in response to high grazing pressure

WANG Xiaodong, WANG Yan*

Research Center for Harmful Algae and Aquatic Environment, College of Life Science and Technology, Jinan University, Guangzhou 510632, China

Abstract: Marine snow is a ubiquitous feature of the ocean and is considered to be a key mechanism for transporting carbon to the deep ocean. Although not the only source of marine snow, aggregation of phytoplankton is one of its major contributors. Large fluxes of aggregates are typically coupled to primary productivity and are associated with the termination of phytoplankton blooms. *Phaeocystis* is a cosmopolitan bloom-forming alga that is often recognized as both a nuisance alga and an ecologically important member of the phytoplankton. *Phaeocystis* has physiological capability to transform between solitary cells and colonial life cycle stages. The predominant form during the bloom is the colonial phase. Aggregations of senescent colonies were also observed occasionally at the end of the bloom. However, there is yet no direct evidence with regard to the development of aggregation of *Phaeocystis* solitary cells. In this current study we conducted experiments to test the hypothesis that aggregation formation by *P. globosa* can be initiated by the introduction of grazers (*Oxyrrhis marina*). *Phaeocystis globosa* solitary cells were distributed into twelve 250 mL culture flasks at an initial concentration of 4000 cells/mL. *O. marina* was added into six of the flasks (initial concentration 0.2 cells/mL) that were used as the grazing treatments, and the other six flasks containing *P. globosa* solitary cells only served as the controls. We also investigate the effect of turbulence on the aggregation formation by *P. globosa* solitary cells. Our results demonstrated that the aggregations were formed only in the presence of grazers, which clearly suppressed the accumulation of solitary cells. These results

基金项目:973 国家重点基础研究计划(2010CB428702); 国家自然科学基金-广东省联合基金重点项目(U0733006)

收稿日期:2010-12-18; **修订日期:**2011-06-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yanwang7018@163.com

strongly suggest that the development of colonies was initiated by grazing. These aggregations also had a very unique structure; cells without flagella closely clumped together to form an approximately spherical structure. Microscopic observations showed that these colonies lacked the mucus envelop that is characteristic of *Phaeocystis* colonies, and that naked cells were seen clearly on the colony surface. It was unable to tell whether the interior of the colonies was hollow or not, as the cells were packed tightly and the colonies appeared opaque. In our experiments the overwhelmingly high grazer abundances may have greatly impeded the solitary cells to produce polysaccharide material and construct a mucilaginous colony via growth and cell division. Aggregation size and cell numbers per aggregation increased with time, and the development of aggregations effectively protected the cells from grazing. The grazer abundance increased rapidly in the first twelve days, but then it began to fluctuate, coinciding with the time when colonies began to occur. We speculate that the formation of aggregations may represent an energetically inexpensive means to increase the collective size against grazing. Through a combination of life cycle stages and possibly grazer-activated defenses, *Phaeocystis* appears to have a greatly reduced mortality compared to competing phytoplankton.

Key Words: *Phaeocystis globosa*; aggregation; grazing; competitive strategy; harmful algae bloom

海洋雪花是海洋生态系统中独特的现象,在能量流动和物质传递过程中具有重要的作用^[1-2]。浮游植物凝聚体是海洋雪花的主要贡献者^[3-4]。凝聚体的形成一般发生在海洋藻华发生的中后期,浮游植物细胞彼此粘合在一起,并且通过吸附细菌、生物碎屑和无机颗粒等物质,组成较大的凝聚体^[3-4]。浮游植物凝聚体的形成显著影响了海洋生态系统的有机物质通量,据估算深海区域每年有 36% 的初级生产力以凝聚体的方式沉降出真光层^[2]。室内研究同时发现,浮游植物细胞在衰退期时最易形成凝聚体,此时细胞分泌更多的糖类物质,细胞表面粘性显著增加,有利于细胞彼此连接^[5]。浮游植物细胞的凝聚过程需要提高细胞互相碰撞的机会,布朗运动,水体搅动和细胞沉降方式等物理因素均增加了凝集体形成的几率^[6-7]。浮游动物的摄食行为同样能够增强浮游植物的凝集效率,例如浮游动物产生粘性更强的粪球,可粘合更多细胞;浮游动物通过游泳行为增加细胞的碰撞机会,提高细胞凝聚的几率;但是某些浮游动物过快的游泳速度则可能减少凝聚体的形成^[8]。因此浮游动物对凝聚体形成的影响还存在争议。

棕囊藻(*Phaeocystis*)广泛分布于从热带到两极的广大海区,在全球碳和硫循环过程具有重要的调控作用^[9-10]。棕囊藻属于有害藻华物种,其产生的藻华经常导致严重的生态灾难和经济损失^[11]。1997 年,我国南海首次爆发球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)藻华,此次藻华面积覆盖 3000 km²海域,时间持续 6 个月,导致邻近海域养殖鱼类的大量死亡,直接经济损失达到 750 万美元^[12]。棕囊藻具有特殊的异型生活史,包含游离单细胞和囊体两种生活史状态^[13-14]。游离单细胞 3—9 μm,囊体直径一般为几百微米,中国南海发现的球形棕囊藻囊体直径则可达 3 cm,为目前世界上发现的最大棕囊藻^[12]。囊体结构为中空球状,球体外被为一层具有弹性的凝胶质半透膜,囊体细胞均匀包裹于凝胶质外被之下^[15]。囊体外被的主要成分为粘多糖^[16],具有粘性,因此囊体经常能够粘附在一起,形成凝聚体^[17]。凝聚体的形成加速了有机物质的垂直沉降。在欧洲北海南部,棕囊藻藻华衰退时,囊体互相聚合并粘附其它有机碎屑以及无机颗粒形成凝聚体沉降到水层底部,约有 60% 的初级生产力被沉入海底^[4]。棕囊藻的凝聚和沉降也被认为是棕囊藻藻华消退的主要原因之一^[17]。但是,海区中极少发现棕囊藻单细胞形成的凝聚体^[4]。

棕囊藻囊体较大的体积导致浮游动物无法有效摄食囊体内细胞^[18],有效减少了摄食死亡率^[19-20]。摄食压力的存在提高了囊体体积和囊体的形成率^[18,20]。因此囊体的形成和体积的提高成为棕囊藻重要的生态竞争策略^[20]。棕囊藻单细胞聚合成凝聚体同样提高了体积,最大直径可达到 10 cm^[4],远远超过浮游动物的摄食粒径范围。但是目前为止,依然不清楚单细胞凝聚体的形成同摄食压力的关系。本文选择中国南海球形棕囊藻为研究对象,通过添加高密度摄食者,引入摄食压力,研究棕囊藻单细胞凝聚体形成和摄食压力之间的关系,阐明摄食在棕囊藻藻华消退期间的功能和意义。本次研究的结果为阐明球形棕囊藻的竞争策略及其生态

效应提供了理论支持,同时增强了对于浮游植物凝聚体形成机制的理解。

1 实验方法

1.1 藻种的培养

本研究所用球形棕囊藻取自广东汕尾沿海藻华发生现场,囊体直径范围为 500 μm 到 1 cm,小心挑选健康完整的囊体,培养于暨南大学赤潮与水环境研究中心藻种室。球形棕囊藻培养在盐度为 30 psu 的 f/2 培养基中^[21],温度保持为 20 $^{\circ}\text{C}$,光照强度为 100 μmol 光子 $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$,光暗比为 12 h :12 h。但是待第 2 次接种后,囊体全部消失,只有游离单细胞存在,而且 70% 以上的单细胞均带有鞭毛,可以自由运动。本次研究中采用的摄食者为异养甲藻-海洋弯曲甲藻 (*Oxyrrhis marina* Dujardin),购自美国西华盛顿大学 Shannon Point 海洋中心。已有研究证实海洋弯曲甲藻能够以较高的速率摄食棕囊藻的单细胞^[22]。

1.2 摄食实验

将球形棕囊藻单细胞接种至 12 个透明培养瓶中 (BD Biosciences, USA),接种体积为 250 mL,初始浓度为 4000 个/mL。将海洋弯曲甲藻投入到其中 6 个培养瓶中作为摄食组,初始密度为 0.2 个/mL,剩余 6 个培养瓶中只包含球形棕囊藻作为对照组。3 个无摄食培养瓶和 3 个摄食瓶置于摇床上 (VWR Scientific, USA),摇床转速为 10 RPM,保持细胞均匀分布,并提高细胞的相遇率^[23]。其余 3 个摄食瓶和 3 个无摄食瓶置于静止平台上。培养温度为 20 $^{\circ}\text{C}$,光照强度为 100 μmol 光子 $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$,光暗比为 12 h :12 h。

1.3 取样与测定

每 4 d 取样 1 次,每次取 2 mL 样品,加入酸性 Lugol's 溶液固定。利用 Sedgwick-Rafter 计数框 (SPI Supplies, USA) 计数游离单细胞数量,计数的细胞数量不少于 200 个^[18]。凝聚体形态与数量,凝聚体包含细胞丰度以及海洋弯曲甲藻数量的测定在 24 孔细胞培养板中进行,计数的凝聚体/海洋弯曲甲藻数量不少于 30 个。为了研究的便利,将凝聚体的形态简化为球体 (见结果 2.1 及图 1),采用以下公式计算凝聚体的细胞数量 (N_a):

$$N_a = r_{\text{agg}}^3 / r_{\text{cell}}^3$$

式中, r_{agg} 为凝聚体直径, r_{cell} 为单细胞直径。

2 结果

2.1 单细胞凝聚体的形态

无论有无搅动,摄食组中均发现了棕囊藻单细胞凝聚体。细胞紧密附着在一起,形成近似圆球结构,体积大于摄食者——海洋弯曲甲藻。在凝聚体形成初期,细胞联系较为松散,细胞之间有凝胶状物质存在,凝聚体中包裹的纤维等物质清晰可见,且凝聚体细胞均无鞭毛。随着聚集体体积逐渐提高,细胞彼此之间联系愈发紧密,凝胶状物质不可见,细胞之间无缝隙,整个凝聚体呈不透明的球体,无法观察到凝聚体的内部结构 (图 1)。对照组中并无凝聚体的出现。

无搅动摄食组中凝聚体体积逐渐提高 ($P < 0.01$),从第 16 天的 (43.4 $\pm$ 7.7) μm 增长至第 36 天的 (98.0 $\pm$ 27.8) μm (图 2a)。而搅动摄食组中凝聚体直径在第 36 天达到最高,只有 (61.97 $\pm$ 15) μm (图 2b)。无搅动摄食组中,棕囊藻凝聚体包含的细胞密度逐渐提高 ($P < 0.01$),从 16 天的 (97.5 $\pm$ 89.8) 提高到 (1367 $\pm$ 823.62) 个/凝聚体 (图 2c)。而搅动摄食组中在第 36 天时达到最高,为 (193.2 $\pm$ 170.3) 个/凝聚体 (图 2d)。凝集体包含细胞密度同凝集体体积线性相关 ($P < 0.001$)。

2.2 单细胞和凝聚体数量

海洋弯曲甲藻有效摄食了球形棕囊藻单细胞。摄食组中细胞丰度显著低于对照组 ($P < 0.001$; 图 3a)。在 16d 和 20d 时,游离单细胞几乎被摄食殆尽。直到 28d,细胞丰度才稍有提高,然后再次减少到几乎为 0。搅动摄食组中单细胞浓度变化同样显著低于对照组 ($P < 0.001$; 图 3b),摄食组中球形棕囊藻承受着较大的摄食死亡率。

无搅动摄食组中,凝集体在第 16 天时大量形成,凝聚体数量达到 (43.8 $\pm$ 2.4) 凝聚体/mL,第 20 天达到最

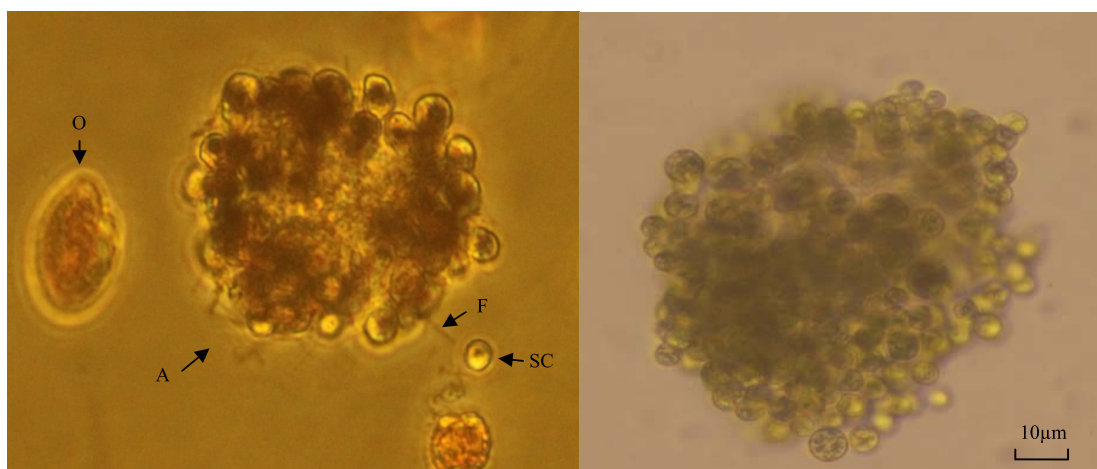


图1 球形棕囊藻单细胞凝聚体的结构(A:凝聚体;F:纤维;SC:游离单细胞;O:海洋弯曲甲藻)

Fig. 1 The structure and cell distribution of aggregations of *P. globosa* (A: aggregation; F: filament; SC: Solitary cells; O: *O. marina*)

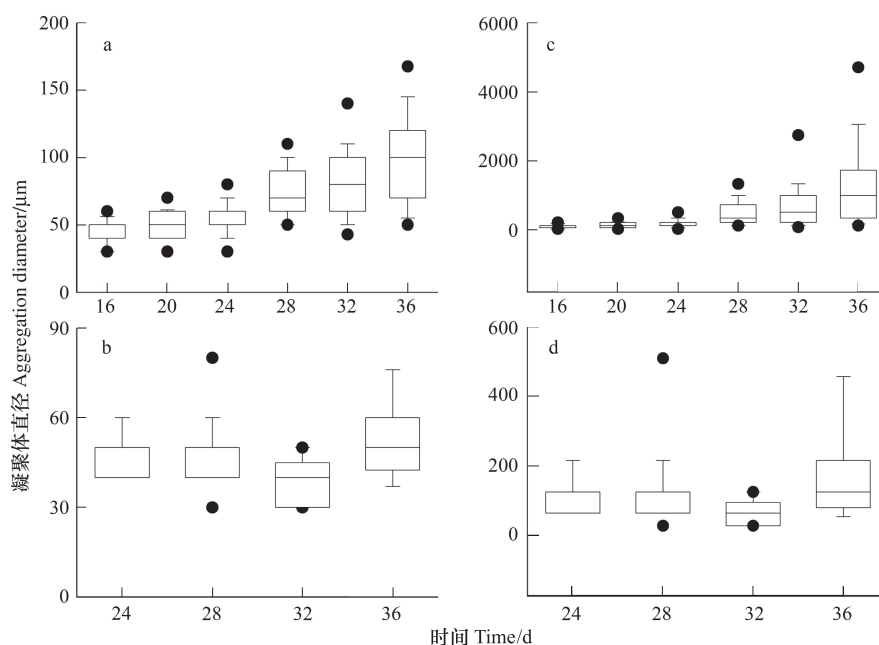


图2 摄食组中球形棕囊藻的凝聚体直径(a, b)及包含的细胞丰度(c, d)

Fig. 2 Aggregation diameters (a, b) and cell abundance (c, d) of *P. globosa* in the presence of the grazers

a 和 c: 无搅动组; b 和 d: 搅动组

高值为 (53.7 ± 0.4) 凝聚体/mL。第24天开始囊体密度下降,实验结束时(36d),凝聚体数量只有 (28.0 ± 3.3) 凝聚体/mL。搅动摄食组中于24d发现凝聚体,28d达到最高值 (23.0 ± 2.0) 凝聚体/mL,之后凝聚体数量迅速下降(图4)。

2.3 摄食者的密度

海洋弯曲甲藻的初始密度只有0.2个/mL,但是其数量迅速提高且出现较大的波动。在无搅动摄食组中,海洋弯曲甲藻的密度于12d后达到 $(1.06 \pm 0.02) \times 10^4$ 个/mL(图5)。由于凝聚体的出现,海洋弯曲甲藻的密度出现波动并于24d后显著下降($P < 0.01$),到实验结束时,海洋弯曲甲藻在无搅动摄食组中密度只有 (0.36 ± 0.05) 个/mL。搅动组中由于凝聚体的出现,摄食者密度同样出现了波动,在32d后显著下降($P < 0.05$)。

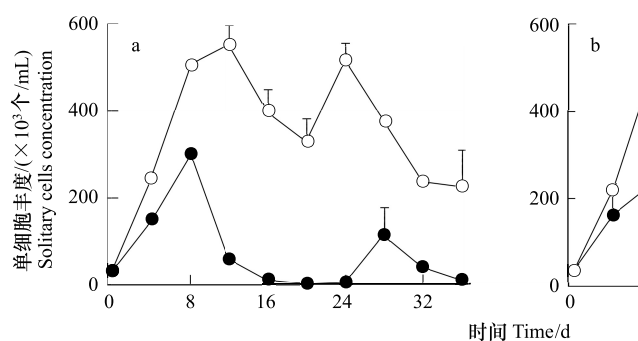


图3 球形棕囊藻在摄食组(黑)及对照组中(白)单细胞丰度

Fig. 3 Solitary cells concentration of *P. globosa* in grazing treatments (filled circles) and controls (open circles)

a 为不搅动组, b 为搅动组

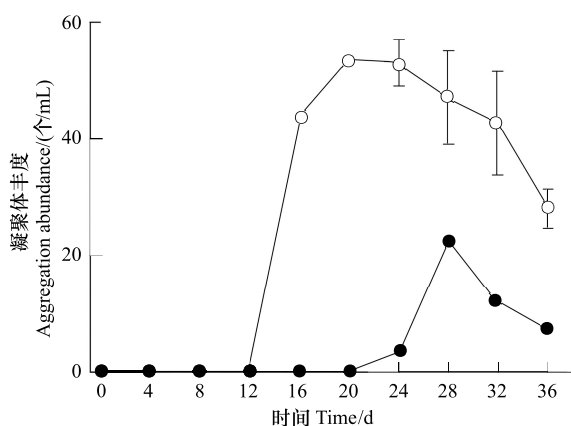


图4 球形棕囊藻在搅动组(黑)以及非搅动组(白)中的凝聚体数量

Fig. 4 Aggregation concentrations of *P. globosa* in shaken (filled circles) and unshaken (open circles) grazing flasks

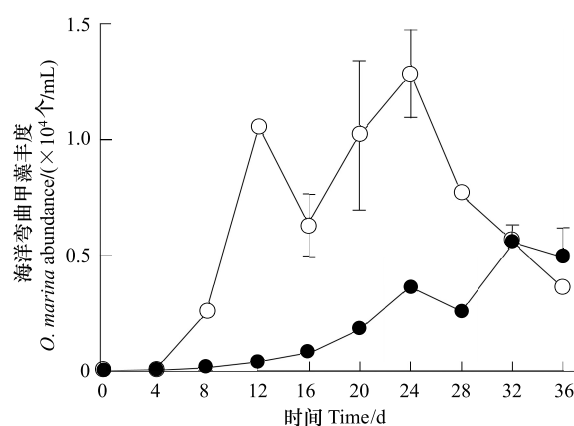


图5 搅动组(黑)和非搅动组(白)中海洋弯曲甲藻的密度变化

Fig. 5 Abundance of *Oxyrrhis marina* in shaken (solid circles) and unshaken (open circles) grazing flasks

3 讨论

藻华末期,浮游植物细胞互相连接形成凝聚体是海洋生态系统中常见的现象。尽管棕囊藻经常引发大规模的藻华,但是目前关于棕囊藻单细胞凝聚体的报道只有一例^[4]。由于囊体是藻华发生期间的优势形态^[12-13],单细胞丰度很少,因此导致单细胞间接触机会少,降低了凝聚体的形成几率。本次研究中,对棕囊藻培养体系施加了搅动,有效增加了细胞的碰撞与结合几率;并促使棕囊藻细胞更快的进入衰退期^[24];分泌更多的多糖类物质,使得细胞表面黏性增强^[16]。具备形成凝聚体的两个必要条件,对照组中依然未发现任何凝聚体,说明对照组中单细胞缺乏形成凝聚体的机制。无论是否存在搅动,摄食组中均发现了凝聚体的存在,说明摄食压力的存在促进了单细胞凝聚体的形成。囊体形成前,超过70%的单细胞具有鞭毛,在海水中自由的游动,而形成凝聚体的细胞则均无鞭毛。这样在凝聚体形成过程中,单细胞褪去鞭毛粘结在一起,证明了凝聚体的形成是棕囊藻主动的生理过程。凝聚体的形成有效保护了部分细胞免受摄食者的影响,凝聚体一旦出现,摄食者的数量立即减少。随着凝聚体的体积增大,更多的细胞被凝聚体粘连在一起,导致摄食者密度持续下降。凝聚体的形成在棕囊藻生长末期成为抵御摄食的有效手段。

本研究中采用的摄食者密度较高,达到 1.3×10^4 个/mL,而这个密度在自然水体中是难以实现的,这也是浮游动物摄食研究中一个普遍的问题^[18,20]。在 Jacobsen 等的研究中^[18],摄食者:食物的比例为 1:50 (*Gyrodinium dominans*: *P. globosa* solitary cells),随着实验的进行 *G. dominans* 密度提高很快,摄食者:食物的

比例达到 3:50^[23]。而在本次研究中,摄食者:食物的比例最初只有 1:20000,但是在 20d 时,这个比例达到 8,说明海洋弯曲甲藻有效摄食了球形棕囊藻的单细胞,本身的密度也提高较快。过高的摄食者密度必然导致过高的摄食压力,从而引起浮游植物细胞特殊的生理响应^[23]。本研究中,过高的摄食压力导致了游离单细胞几乎被耗尽,促进了凝聚体的形成。细胞被凝聚体的形成可能属于棕囊藻的“应激”反应的结果。由于现场中以及室内培养体系中,不会出现类似的高摄食压力,衰老的游离单细胞缺乏形成凝聚体的动力。这也解释了单细胞凝聚体很少被发现的原因。而 Riebesell 等在欧洲北海发现棕囊藻单细胞聚集体时,海区微型浮游动物密度较高^[25],棕囊藻单细胞同样面临较高的摄食压力,同本文的研究结果具有很好的对比性。

一般来说,藻华末期的棕囊藻囊体衰老破裂,释放出单细胞,被微型浮游动物摄食,有机碳进入经典食物链继续传递^[13]。衰老的囊体在海洋表层被微生物侵蚀,形成大量白色泡沫^[11]。而尚未破裂的囊体可形成凝聚体,但是由于囊体之间结合松散,具有较大的浮力,不利于沉降,在真光层中再矿化^[4],有机物质进入微生物食物环。如果单细胞形成凝聚体,则凝聚体不易被浮游动物摄食,而凝聚体由于结合了较多的细胞,体积和密度增加,从而快速沉降至海底^[4]。因此单细胞形成凝聚体可能将更多的有机碳以沉积物的形式带入海底,减少了食物链中有机物质的比例。凝聚体的形成由于体积增大,可能阻碍小型浮游动物的摄食,减少了物质和能量在食物链中的传递效率。因此棕囊藻单细胞形成凝聚体将改变有机物质的循环和流通,进而改变海洋生态系统的结构和功能。

球形棕囊藻在生长的各个阶段均具有优越的竞争生存策略^[19]。棕囊藻的囊体能够调控浮力,提高在真光层中的滞留时间^[26],为生物量在水体表层的迅速积累提供了条件。当球形棕囊藻藻华爆发时,囊体坚韧的外被和较大的体积抵制了海洋细菌,病毒和浮游动物对囊体细胞的侵蚀和摄食^[18,20,27]。而在藻华后期,棕囊藻囊体开始破裂,囊体内细胞被释放出来。如果承受的摄食压力过大,单细胞则可形成凝聚体,降低了细胞的摄食死亡率。另外,聚集体的存在可作为棕囊藻越冬的形态,在条件适合时再次增殖^[19]。具备各种优越的竞争策略有利于球形棕囊藻藻华的形成,也解释了棕囊藻成为海洋生态系统中最“成功”的浮游植物的原因。

4 结论

通过添加高密度的摄食者——海洋弯曲甲藻,在球形棕囊藻培养体系中引入较高的摄食压力,棕囊藻单细胞被大量摄食,从而诱导并刺激单细胞脱去鞭毛,互相吸附连接,形成结构紧密的凝聚体结构。棕囊藻单细胞凝聚体体积显著高于摄食者的体积,且逐渐提高,造成了摄食者和食物之间的不匹配。凝聚体的形成有效阻止了海洋弯曲甲藻对游离单细胞的摄食,降低了细胞的死亡率。鉴于现场中很少出现单细胞凝聚体,本次研究中的凝聚体可能是球形棕囊藻面对高摄食压力情况下而采取的“应激性”防御策略。棕囊藻成为海洋生态系统中主要的藻华物种得益于其具有的各种竞争策略。

References:

- [1] Alldredge A L, Silver M W. Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Progress in Oceanography*, 1988, 20(1): 41-82.
- [2] Thornton D C O. Diatom aggregation in the sea: mechanisms and ecological implications. *European Journal of Phycology*, 2002, 37(2): 149-161.
- [3] Smetacek V S. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology*, 1985, 84(3): 239-251.
- [4] Riebesell U. Aggregation of *Phaeocystis* during phytoplankton spring blooms in the southern North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, 96: 281-289.
- [5] Kiørboe T, Hansen J L S. Phytoplankton aggregate formation: observations of patterns and mechanisms of cell sticking and the significance of exopolymeric material. *Journal of Plankton Research*, 1993, 15(9): 993-1018.
- [6] McCave I N. Size spectra and aggregation of suspended particles in the deep ocean. *Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers*, 1984, 31(4): 329-352.
- [7] Engel A. The role of transparent exopolymer particles (TEP) in the increase in apparent stickiness (α) during the decline of a diatom bloom. *Journal of Plankton Research*, 2000, 22(3): 485-497.
- [8] Dilling L, Alldredge A L. Fragmentation of marine snow by swimming macrozooplankton: a new process impacting carbon cycling in the sea. *Deep*

Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2000, 47(7): 1227-1245.

- [9] Lancelot C, Rousseau V. Ecology of *Phaeocystis*: the key role of colony forms // Green J C, Leadbeater B S C, eds. The Haptophyte Algae. Oxford: Clarendon Press, 1994: 229-245.
- [10] Schoemann V, Becquevort S, Stefels J, Rousseau V, Lancelot C. *Phaeocystis* blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review. Journal of Sea Research, 2005, 53(1/2): 43-66.
- [11] Lancelot C, Keller M D, Rousseau V, Smith, W O, Mathot S. Autoecology of the marine haptophyte *Phaeocystis* sp. // Anderson D M, Cembella A D, Hallegraeff G M, eds. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Series. Berlin: Springer-Verlag, 1998: 209-224.
- [12] Qi Y Z, Chen J F, Wang Z H, Xu N, Wang Y, Shen P P, Lu S H, Hodgkiss I J. Some observations on harmful algal bloom (HAB) events along the coast of Guangdong, southern China in 1998. Hydrobiologia, 2004, 512(1/3): 209-214.
- [13] Rousseau V, Vaulot D, Casotti R, Cariou V, Lenz J, Gunkel J, Baumann M. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses. Journal of Marine Systems, 1994, 5(1): 23-39.
- [14] Rousseau V, Chrétiennot-Dinet M J, Jacobsen A, Verity P, Whipple S. The life cycle of *Phaeocystis*: state of knowledge and presumptive role in ecology. Biogeochemistry, 2007, 83(1/3): 29-47.
- [15] Hamm C E, Simson D A, Merkel R, Smetacek V. Colonies of *Phaeocystis globosa* are protected by a thin but tough skin. Marine Ecology Progress Series, 1999, 187: 101-111.
- [16] Alderkamp A C, Buma A G J, van Rijssel M. The carbohydrates of *Phaeocystis* and their degradation in the microbial food web. Biogeochemistry, 2007, 83(1/3): 99-118.
- [17] Reigstad M, Wassmann P. Does *Phaeocystis* spp. contribute significantly to vertical export of organic carbon? Biogeochemistry, 2007, 83(1/3): 217-234.
- [18] Tang K W. Grazing and colony size development in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): the role of a chemical signal. Journal of Plankton Research, 2003, 25(7): 831-842.
- [19] Verity P G, Brussaard C P, Nejstgaard J C, van Leeuwe M A, Lancelot C, Medlin L K. Current understanding of *Phaeocystis* ecology and biogeochemistry, and perspectives for future research. Biogeochemistry, 2007, 83(1/3): 311-330.
- [20] Long J D, Smalley G W, Barsby T, Anderson J T, Hay M E. Chemical cues induce consumer-specific defenses in a bloom-forming marine phytoplankton. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 2007, 104(25): 10512-10517.
- [21] Guillard R R L, Hargraves P E. *Stichochrysis immobilis* is a diatom, not a chrysophyte. Phycologia, 1993, 32(3): 234-236.
- [22] Hansen F C, Reckermann M, Klein Breteler W C M, Riegman R. *Phaeocystis* blooming enhanced by copepod predation on protozoa: evidence from incubation experiments. Marine Ecology Progress Series, 1993, 102: 51-57.
- [23] Jakobsen H H, Tang K W. Effects of protozoan grazing on colony formation in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) and the potential costs and benefits. Aquatic Microbial Ecology, 2002, 27(3): 261-273.
- [24] Wang Y, Wang X D, Li S S. Effects of air bubbling and turbulence on the growth and colony-form of *Phaeocystis globosa* Scherffel. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(12): 3368-3374.
- [25] Stelfox-Widdicombe C E, Archer S D, Burkill P H, Stefels J. Microzooplankton grazing in *Phaeocystis* and diatom-dominated waters in the southern North Sea in spring. Journal of Sea Research, 2004, 51(1): 37-51.
- [26] Wang X, Tang K W. Buoyancy Regulation in *Phaeocystis globosa* Scherffel Colonies. The Open Marine Biology Journal, 2010, 4, 115-121.
- [27] Hamm C E. Architecture, ecology and biogeochemistry of *Phaeocystis* colonies. Journal of Sea Research, 2000, 43(3/4): 307-315.

参考文献:

- [24] 王艳, 王小冬, 李韶山. 充气 and 搅动对球形棕囊藻生长及囊体形成的影响. 生态学报, 2010, 30(12): 3368-3374.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.32 ,No.2 January ,2012(Semimonthly)

CONTENTS

Dynamics of demersal fish species diversity and biomass of dominant species in autumn in the Beibu Gulf, northwestern South China Sea	WANG Xuehui, QIU Yongsong, DU Feiyan, et al (333)
Spatial variation in species richness of birds and mammals in mainland China	DING Jingjing, LIU Dingzhen, LI Chunwang, et al (343)
Comparative study on learning behavior and electroantennogram responses in two geographic races of <i>Cotesia glomerata</i>	WANG Guohong, LIU Yong, GE Feng, et al (351)
Biological characteristics and habitat requirements of <i>Parnassius imperator</i> (Lepidoptera: Parnassidae)	FANG Jianhui, LUO Youqing, NIU Ben, et al (361)
Annual variability in biological characteristics of <i>Illex argentinus</i> in the southwest Atlantic Ocean	FANG Zhou, LU Huajie, CHEN Xinjun, et al (371)
The impact of run-of stream dams on benthic macroinvertebrate assemblages in urban streams	HAN Minghua, YU Haiyan, ZHOU Bin, et al (380)
Effect of suspended sediment on the feeding physiology of <i>Pinctada martensii</i> in laboratory	LI Zhimin, SHEN Yuchun, YU Nantao, et al (386)
Potential nutrient limitation of phytoplankton growth in the Western and Central Pacific Ocean	XU Yanqing, CHEN Jianfang, GAO Shengquan, et al (394)
Ingestion of selected HAB-forming dinoflagellates	ZHANG Qingchun, YU Rencheng, SONG Jingjing, et al (402)
Formation of aggregation by <i>Phaeocystis globosa</i> (Prymnesiophyceae) in response to high grazing pressure	WANG Xiaodong, WANG Yan (414)
Growth and reproduction of the green macroalga <i>Ulva prolifera</i>	ZHANG Bixin, WANG Jianzhu, WANG Yifu, et al (421)
Screening of growth decline related genes from <i>Alexandrium catenella</i>	ZHONG Jie, SUI Zhenghong, WANG Chunyan, et al (431)
Analysis of inherent optical properties of Lake Taihu in spring and its influence on the change of remote sensing reflectance	LIU Zhonghua, LI Yunmei, LU Heng, et al (438)
Neural network modeling of the eutrophication mechanism in Lake Chenghai and corresponding scenario analysis	ZOU Rui, DONG Yunxian, ZHANG Zhenzhen, et al (448)
The compensatory growth of shrubby <i>Pinus thunbergii</i> response to the boring stress in sandy coast	ZHOU Zhen, LI Chuanrong, XU Jingwei, et al (457)
Selected body temperature and thermal tolerance of tadpoles of two frog species (<i>Fejervarya limnocharis</i> and <i>Microhyla ornata</i>) acclimated under different thermal conditions	SHI Linqiang, ZHAO Lihua, MA Xiaohao, et al (465)
Effects of landscape structure and key landscape factors on aphids-parasitoids-hyper parasitoids populations in wheat fields	ZHAO Zihua, WANG Ying, HE Dahan, et al (472)
Effects of cadmium on lipid peroxidation and ATPase activity of plasma membrane from Chinese kale (<i>Brassica alboglabra</i> Bailey) roots	ZHENG Aizhen (483)
Effects of ginger aqueous extract on soil enzyme activity, microbial community structure and soil nutrient content in the rhizosphere soil of ginger seedlings	HAN Chunmei, LI Chunlong, YE Shaoping, et al (489)
Manganese tolerance and accumulation in mycelia of <i>Cordyceps kyuusyuensis</i>	LUO Yi, CHENG Xianhao, ZHANG Congcong, et al (499)
Influence of oxytetracycline exposure on antibiotic resistant bacteria and enzyme activities in wheat rhizosphere soil	ZHANG Hao, ZHANG Lilan, WANG Jia, et al (508)
Effects of elevated nitrogen deposition on soil organic carbon mineralization and soil enzyme activities in a Chinese fir plantation	SHEN Fangfang, YUAN Yinghong, FAN Houbao, et al (517)
Differences in clonal growth between female and male plants of <i>Rhus typhina</i> Linn. and their diurnal changes in photosynthesis and chlorophyll fluorescence	ZHANG Mingru, WEN Guosheng, ZHANG Jin, et al (528)
Soil water holding capacity under four typical ecosystems in Wuyunjie Nature Reserve of Hunan Province	PAN Chunxiang, LI Yuyuan, PENG Yi, et al (538)
The effect of different land use patterns on soil properties in alpine areas of eastern Qilian Mountains	ZHAO Jinmei, ZHANG Degang, LIU Changzhong, et al (548)
Responses of soil macro-fauna to land desertification in sandy grassland	LIU Rentao, ZHAO Halin (557)
Characteristics of cultivable microbial community number and structure at the southeast edge of Tengger Desert	ZHANG Wei, ZHANG Gaosen, LIU Guangxiu, et al (567)
Physiological and ecological responses of maize to different severities of desertification in the Southern Tklamakan desert	LI Lei, LI Xiangyi, LIN Lisha, WANG Yingju, et al (578)
Characterization of caloric value in fifteen plant species in <i>Leymus chinensis</i> steppe in Xilin River Basin, Inner Mongolia	GAO Kai, XIE Zhongbing, XU Sutie, et al (588)
Spatial pattern responses of <i>Achnatherum splendens</i> to environmental stress in different density levels	ZHANG Mingjuan, LIU Maosong, XU Chi, et al (595)
Effects of environmental factors on species distribution and diversity in an <i>Abies fargesii</i> - <i>Betula utilis</i> mixed forest	REN Xuemin, YANG Gaihe, WANG Dexiang, et al (605)
Effects of alginate cerium complexes on ascorbate- glutathione cycle in spinach leaves under chlorpyrifos stress	LUAN Xia, CHEN Zhende, WANG Dongfeng, et al (614)
Analysis on spatiotemporal changes of urban thermal landscape pattern in the context of urbanisation: a case study of Xiamen City	HUANG Jucong, ZHAO Xiaofeng, TANG Lina, et al (622)
The analysis of the green vegetation cover change in western Sichuan based on GIS and Remote sensing	YANG Cunjian, ZHAO Zijian, REN Xiaolan, et al (632)
An inventory of BVOC emissions for a subtropical urban-rural complex: Greater Taizhou Area	CHANG Jie, REN Yuan, SHI Yan, et al (641)
Scientific Note	
Litter decomposition and nutrient dynamics of <i>Carex lasiocapa</i> under different water conditions	HOU Cuicui, SONG Changchun, LI Yingchen, et al (650)
Nest-box color preference and reproductive success of great tit	ZHANG Keqin, DENG Qiuxiang, Justin Liu, et al (659)

《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

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 32 卷 第 2 期 (2012 年 1 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 32 No. 2 2012

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