

氮和磷浓度对中肋骨条藻和锥状斯氏藻种间竞争的影响

葛蔚¹ 汪芳² 柴超^{2*}

¹青岛农业大学生命科学院, 青岛 266109; ²青岛农业大学资源与环境学院, 青岛 266109

摘要 采用室内单养和混养方法, 设置不同的氮、磷营养条件, 研究了氮、磷对中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)和锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*)种间竞争的影响。结果表明: 混养时各氮和磷浓度下均呈现培养初期中肋骨条藻为优势种、培养后期锥状斯氏藻为优势种的变化趋势, 但随着氮、磷浓度的升高, 中肋骨条藻作为优势种的时间延长; 与单养时相比, 混养中两种微藻的最大密度受到不同程度的抑制, 表现出氮、磷浓度越高, 受抑制的程度越大的特征, 且与锥状斯氏藻相比, 中肋骨条藻的最大密度受到抑制的程度更大。混养时两种微藻均是在氮、磷浓度最高时, 抑制起始点出现时间最长, 随着氮、磷浓度的降低, 抑制起始点出现时间缩短; 各氮、磷浓度条件下, 锥状斯氏藻对中肋骨条藻的竞争抑制参数明显高于中肋骨条藻对锥状斯氏藻的竞争抑制参数, 当氮浓度为 $512 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、磷浓度为 $2 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 竞争结果是锥状斯氏藻获胜; 其余氮、磷浓度条件下为两种微藻不稳定共存。

关键词 种间竞争, 氮, 磷, 锥状斯氏藻, 中肋骨条藻

Effect of nitrogen and phosphorus concentration on interspecific competition between *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea*

GE Wei¹, WANG Fang², and CHAI Chao^{2*}

¹College of Life Sciences, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China; and ²College of Resource and Environment, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

Abstract

Aims *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea* are two algal species that can cause red tides together. Interspecific competition is thought to be a factor in development of algal blooms. Our objective is to study the effect of nitrogen and phosphorus on interspecific competition between *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea*.

Methods The experiments were carried out in mono-culture and co-culture. The nitrogen (nitrate) and phosphorus (phosphate) concentrations were 32, 32; 128, 32; 512, 32; 512, 8; 512, $2 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, respectively.

Important findings With increased concentration of nitrogen and phosphorus, the time of *Skeletonema costatum* as the dominant species was prolonged. Compared with mono-culture, the maximum densities of two species were inhibited in co-culture, and the degree of inhibition increased with higher concentration of nitrogen and phosphorus. The maximum density of *Skeletonema costatum* was more inhibited than that of *Scrippsiella trochoidea*. When the concentration of nitrogen and phosphorus was highest, the inhibitory starting point (t_p) of the two species was highest, and with the decline of nutrients, the t_p also decreased. Under various nutritional conditions, competitive inhibition parameters of *Scrippsiella trochoidea* to *Skeletonema costatum* (β) were higher than α . *Scrippsiella trochoidea* out-competed *Skeletonema costatum* when nitrogen was $512 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ and phosphorus was $2 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$. In other nutritional conditions, competition resulted in unstable coexistence of the species.

Key words interspecific competition, nitrogen, phosphorus, *Scrippsiella trochoidea*, *Skeletonema costatum*

近年来, 我国近海赤潮频繁发生, 危害严重 (Zhou *et al.*, 2008), 特别是在近几年, 由两种赤潮

生物引起的双相型赤潮更为常见。东海是我国赤潮的高发海域, 仅2006年一年, 就多次发生双相型赤

潮, 如2006年5月上旬浙江舟山外至六横岛东南海域发生的具齿原甲藻(*Prorocentrum dentatum*)、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)混合赤潮, 5月中下旬、6月中旬长江口外海域、渔山列岛和浙江南部附近海域发生的具齿原甲藻和米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)混合赤潮, 6月下旬渔山列岛至韭山列岛海域发生的旋链角毛藻(*Chaetoceros curvisetus*)和米氏凯伦藻混合赤潮等(国家海洋局, 2007)。这些双相型赤潮发生的频率高、面积广、持续时间长, 对海洋生态环境造成了巨大的危害。

关于双相型赤潮发生的原因和机制, 研究者主要从不同培养条件下赤潮生物种群动力学及种间竞争方面进行了研究, 刘潇等(2008)研究了营养盐浓度和微藻初始密度对两种海洋甲藻塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)和东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)种间竞争的影响, 王宗灵等(2006)在半连续培养下研究了东海原甲藻和中肋骨条藻种间的竞争关系, 表明营养环境对竞争结果有重要的影响; 蔡恒江等(2005)和董云伟等(2004)研究了细胞起始密度对3种赤潮微藻种间竞争的影响, 认为他感作用对竞争结果也存在重要作用。此外, CO₂和温度等培养条件也对种间竞争产生了一定的影响(Wang & Tang, 2008; Xu *et al.*, 2010)。总体上, 目前关于种群动力学和种间竞争在双相型赤潮形成中的作用研究仍然较为薄弱。

中肋骨条藻和锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*)是我国近海两种常见的赤潮原因种, 2010年, 这两种藻在我国近海各引发赤潮6次(国家海洋局, 2011)。除单独形成赤潮外, 这两种藻又可以同时爆发, 如2009年5月在我国福鼎市嵛山岛附近海域发生赤潮, 其优势种包括锥状斯氏藻和中肋骨条藻(福建省海洋与渔业厅, 2009)。但是, 关于这两种赤潮藻种形成双相型赤潮的原因尚不明确。为此, 本文设置不同氮(N)、磷(P)浓度条件, 采用单养和混养方法, 研究两种赤潮藻的种群生长和种间竞争关系, 以期对双相型赤潮的发生和预防研究提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验所用中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*, 简写SC)和锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*, 简

写为ST)由中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室藻种室提供。

1.2 氮、磷浓度设置

氮和磷营养盐分别为硝酸盐和磷酸盐。现场调查表明, 我国近海水域的硝酸盐浓度范围为20–100 μmol·L⁻¹, 磷酸盐浓度范围为0.5–2 μmol·L⁻¹ (Chai *et al.*, 2009), 考虑到未来近海营养盐浓度可能增加, 本研究设置5种N、P浓度条件: (1) 32 μmol·L⁻¹ N, 32 μmol·L⁻¹ P; (2) 128 μmol·L⁻¹ N, 32 μmol·L⁻¹ P; (3) 512 μmol·L⁻¹ N, 32 μmol·L⁻¹ P; (4) 512 μmol·L⁻¹ N, 8 μmol·L⁻¹ P; (5) 512 μmol·L⁻¹ N, 2 μmol·L⁻¹ P。硅酸盐、维生素和微量元素按照f/2培养基添加 (Guillard & Ryther, 1962)。

1.3 实验方法

实验开始前, 将处于指数生长期的中肋骨条藻和锥状斯氏藻分别接种于缺N、P的天然海水中, 饥饿48 h。然后, 将两种微藻分别接种于500 mL三角瓶中, 初始密度约为1 × 10⁴ cells·mL⁻¹, 按照1.2节N、P浓度设置添加营养盐, 进行单养实验。同时, 取一定量的中肋骨条藻和锥状斯氏藻藻液, 接种于500 mL三角瓶中, 使两种藻的初始密度均为1 × 10⁴ cells·mL⁻¹, 即初始接种密度为1:1, 进行混养实验。培养条件: 培养温度 (20 ± 1) °C、光照强度为4 000 lx、光暗比为12 h:12 h。实验设重复3次。

藻细胞用鲁哥试剂进行固定, 从接种起第0天开始每隔48 h取样, 于显微镜下进行藻细胞计数。

1.4 竞争抑制参数的计算

1.4.1 生长曲线的拟合

应用Logistic方程(公式(1))拟合微藻群落的种群增长过程。

$$N_t = \left(\frac{K}{1 + e^{-at}} \right) \quad (1)$$

其中, t 为培养时间, N_t 为 t 时刻的微藻种群密度, 每个营养条件下的最大细胞密度作为环境容纳量 K 的估计值。利用最小二乘法, 对达到环境容纳量之间所有时间点的计算结果进行回归分析, 回归曲线的斜率和截距作为 r 和 a 的估计值。 r 为种群增长率, a 为常数项。

1.4.2 抑制起始点的确定

抑制起始点即为Logistic方程二阶导数等于0时的时间 t_p 值, 此时 $N_t = K/2$, $t_p = (a - \ln 2)/r$ (陈德辉等, 1999), 式中, N 为种群密度, r 为种群增长率。

1.4.3 竞争抑制系数

根据Lotka-Volterra竞争模型(Volterra, 1926),

$$\frac{dN_{st}}{dt} = r_{st} N_{st} \left(\frac{K_{st} - N_{st} - \alpha N_{sc}}{K_{st}} \right) \quad (2)$$

$$\frac{dN_{sc}}{dt} = r_{sc} N_{sc} \left(\frac{K_{sc} - N_{sc} - \beta N_{st}}{K_{sc}} \right) \quad (3)$$

式中, N_{st} 、 N_{sc} 分别为混养中锥状斯氏藻和中肋骨条藻在时间 t 时的数量($\times 10^4$ cells·mL $^{-1}$); r_{st} 、 r_{sc} 分别为锥状斯氏藻和中肋骨条藻单养时的增长率; K_{st} 、 K_{sc} 分别为锥状斯氏藻和中肋骨条藻单养时的最大环境容量($\times 10^4$ cells·mL $^{-1}$); α 和 β 分别为中肋骨条藻对锥状斯氏藻和锥状斯氏藻对中肋骨条藻的竞争抑制参数。

应用上述公式计算混养中两种微藻生长曲线在抑制起始点后的所有竞争抑制参数的平均值, 作为该微藻竞争抑制参数的估计值(陈德辉等, 1999)。

2 结果和分析

2.1 单养时两种微藻的生长

两种微藻在单养条件下的密度见图1。结果显示, 中肋骨条藻和锥状斯氏藻在不同N、P浓度条件下的生长存在差异。当N、P浓度最高时(N为512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、P为32 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时), 中肋骨条藻和锥状斯氏藻的指数增长期均较长、密度最高。当P浓度不变时, 随着N浓度的降低, 中肋骨条藻最高密度逐

渐降低, 指数增长期的长短基本不变; 当N浓度一定时, 随着P浓度的降低, 中肋骨条藻的最高密度急剧下降, 同时指数增长期明显变短。锥状斯氏藻略有不同, 随着N、P浓度的降低, 最高密度也出现降低的趋势, 但生长周期的长短变化很小, 基本都在第18天停止生长。

单养中两种微藻的生长曲线都基本符合S型曲线, 通过Logistic模型对单养的生长曲线进行拟合, 获得参数 K 、 r 和 a 等值(表1), 中肋骨条藻的 K 值和 r 值均高于锥状斯氏藻。

2.2 混养时两种微藻的生长

混养条件下中肋骨条藻和锥状斯氏藻的密度见图2。当P为32 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 培养初期中肋骨条藻处于优势种, 培养后期锥状斯氏藻为优势种, 但随着N浓度的增加, 中肋骨条藻作为优势种的时间延长。当N浓度为32、128和512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 中肋骨条藻作为优势种的时间分别为第10、12和14天, 随后锥状斯氏藻密度超过中肋骨条藻, 成为优势种。

与N相似, 当P浓度不同时, 同样表现为培养初期中肋骨条藻处于优势种, 培养后期锥状斯氏藻为优势种。随着P浓度的降低, 中肋骨条藻为优势种的时间也有所缩短, 当P浓度为2、8 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 中肋骨条藻分别在第4、6天达到最大密度, 随后密度开始降低, 在第12天死亡; 锥状斯氏藻培养初期密度低于中肋骨条藻, 但一直处于上升趋势, 并分别于

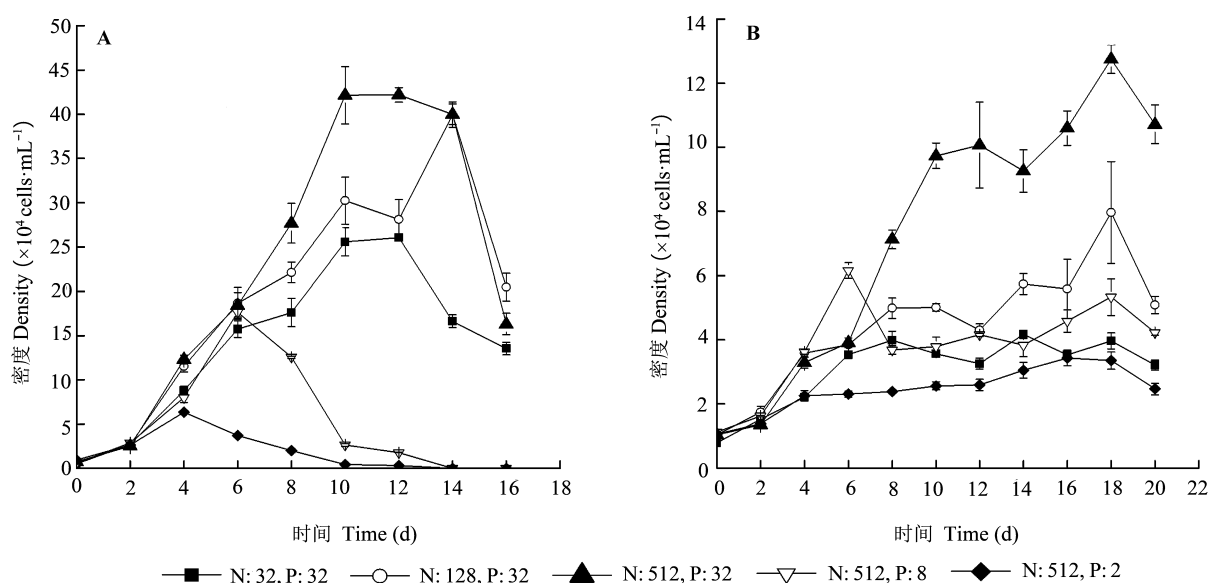


图1 不同N、P浓度(单位: $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)下中肋骨条藻(A)和锥状斯氏藻(B)单养时的生长曲线(平均值 \pm 标准偏差)。

Fig. 1 Growth curve of *Skeletonema costatum* (A) and *Scrippsiella trochoidea* (B) grown in mono-culture under different nitrogen and phosphorus concentrations (unit: $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) (mean \pm SD).

表1 不同N、P浓度下中肋骨条藻和锥状斯氏藻单养的Logistic模型拟合参数

Table 1 Parameters of Logistic equation of *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea* grown in mono-culture under different nitrogen and phosphorus concentrations

微藻名称 Microalgae species	参数 Parameter	N、P浓度 Nitrogen and phosphorus concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)				
		N: 32, P: 32	N: 128, P: 32	N: 512, P: 32	N: 512, P: 8	N: 512, P: 2
中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	K ($\times 10^4$ cells $\cdot\text{mL}^{-1}$)	26.1	40.0	42.2	17.6	6.3
	a	5.18	4.24	6.46	4.89	3.11
	r (d^{-1})	1.407	0.857	1.806	1.583	1.391
	R^2	0.946	0.885	0.858	0.997	1.000
	t_p (d)	3.2	4.1	3.2	2.6	1.7
锥状斯氏藻 <i>Scrippsiella trochoidea</i>	K ($\times 10^4$ cells $\cdot\text{mL}^{-1}$)	4.2	8.0	12.8	6.2	3.4
	a	2.59	1.64	2.81	2.58	0.90
	r (d^{-1})	0.563	0.317	0.536	0.930	0.346
	R^2	0.965	0.807	0.919	0.926	0.889
	t_p (d)	1.9	3.0	3.9	2.0	0.6

a , 常数项; K , 环境容纳量; r , 种群增长率; R^2 , 曲线拟合度; t_p , 抑制起始点。

a , constant; K , carrying capacity; r , rate of population increase; R^2 , fitting degree of curve; t_p , starting time of competitive inhibition.

第8天和第10天成为优势种。

在不同的N、P浓度条件下, 培养初期中肋骨条藻处于优势种, 培养后期锥状斯氏藻为优势种, 但N、P浓度对中肋骨条藻处于优势种的时间有一定的影响, 随着N、P浓度的升高, 中肋骨条藻为优势种的时间延长。

不同培养条件下中肋骨条藻和锥状斯氏藻的最大密度见图3。由图3可知, 混养条件下的最大密度明显低于单养条件。当N、P浓度为32 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 混养中的中肋骨条藻和锥状斯氏藻的最大密度分别为 5.28×10^4 和 2.73×10^4 cells $\cdot\text{mL}^{-1}$, 分别为单养时的20%和65%; 当N浓度为128 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 混养中中肋骨条藻和锥状斯氏藻的最大密度是单养时的15%和40%; 当N浓度为512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 混养中两种微藻的最大密度达到最大值, 中肋骨条藻的最大密度为 8.53×10^4 cells $\cdot\text{mL}^{-1}$, 是单养时的20%; 锥状斯氏藻为 4.33×10^4 cells $\cdot\text{mL}^{-1}$, 是单养时的34%。

P对最大密度的影响与N相似, 当N浓度为512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 随着P浓度的升高, 两种微藻的最大密度也呈现增大的趋势。当P为2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 中肋骨条藻和锥状斯氏藻在混养中的最大密度分别为 3.9×10^4 和 2.32×10^4 cells $\cdot\text{mL}^{-1}$, 分别为单养时的62%和68%; 当P为8 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 中肋骨条藻和锥状斯氏藻的最大密度分别达到 4.98×10^4 和 3.45×10^4 cells $\cdot\text{mL}^{-1}$, 是单养时的28%和56%。

由此可见, 随着N、P浓度的增加, 混养时两种微藻最大密度呈增加趋势, 但与单养时相比, 密度受到不同程度的抑制, 总体上表现为, N、P浓度越高, 抑制的程度越大。与锥状斯氏藻相比, 中肋骨条藻的最大密度受到抑制的程度更大。

2.3 不同N、P浓度下两种微藻的竞争抑制参数和竞争结果

对混养条件下的生长曲线采用Logistic模型进行拟合, 结果见表2。由表2可知, 不同N、P条件下, 两种微藻的抑制起始点 t_p 略有不同。两种微藻均是在N、P浓度最高时(N: 512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, P: 32 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$), t_p 最高; 随着N、P浓度的降低, t_p 下降, 当N为512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、P为2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 两种微藻的 t_p 均最低。

将单养过程拟合得到的 K 、 r 值(表1)和混养中 t_p 、两种藻的密度(表2)带入公式(1)、(2), 获得竞争抑制参数 α 和 β , 结果见表3。由表3可知, 在所有营养条件下, 锥状斯氏藻对中肋骨条藻的竞争抑制参数 β 明显高于中肋骨条藻对锥状斯氏藻的竞争抑制参数 α 。当N浓度为32、128 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, α 和 β 变化较小; 当N浓度上升到512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, β 略有降低, α 和 β 分别为1.96和9.43。当P浓度为8 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, α 和 β 均最高; 当P浓度最低为2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, α 和 β 均最小, 分别为0.16和6.13。

根据Lotka-Volterra竞争模型, 将 K_{sc} 与 K_{st}/α 、 K_{st} 与 K_{sc}/β 比较, 可得种间竞争结果, 见表3。在5种营养条件下, 当N为512 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、P为2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的条

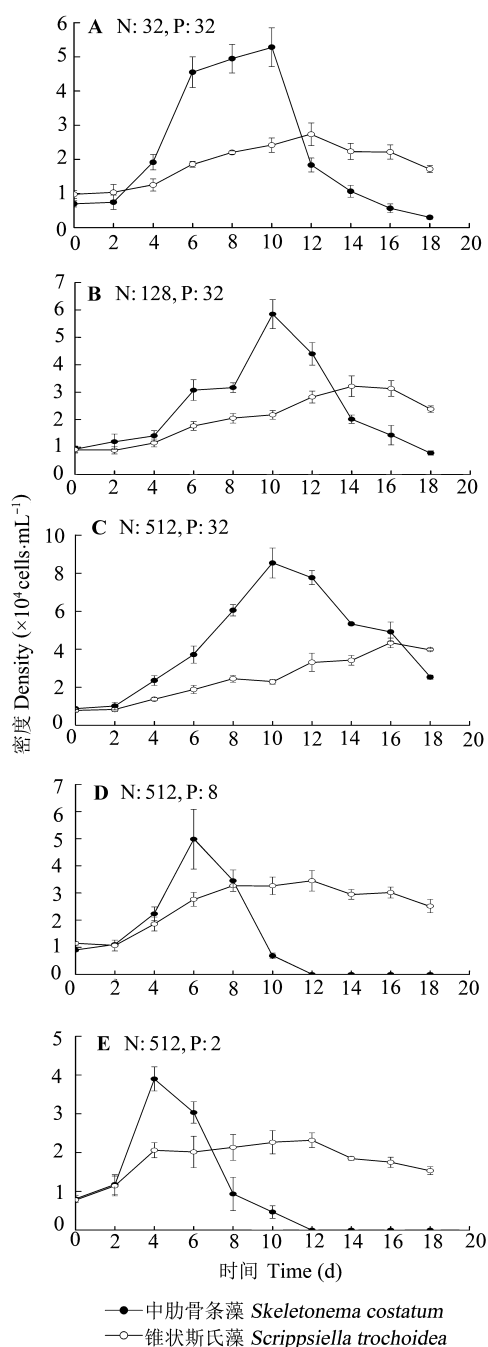


图2 不同N、P浓度下中肋骨条藻和锥状斯氏藻混养时的生长曲线(平均值±标准偏差)(N、P浓度单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)
Fig. 2 Growth curve of *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea* in co-culture under different nitrogen and phosphorus concentrations (N, P concentration unit: $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) (mean \pm SD).

件下, 表现为 $K_{sc} < K_{st}/\alpha$ 、 $K_{st} > K_{sc}/\beta$, 竞争结果是锥状斯氏藻获胜; 其余条件下, 均是 $K_{sc} > K_{st}/\alpha$ 、 $K_{st} > K_{sc}/\beta$, 表现为两者不稳定共存的竞争结果。

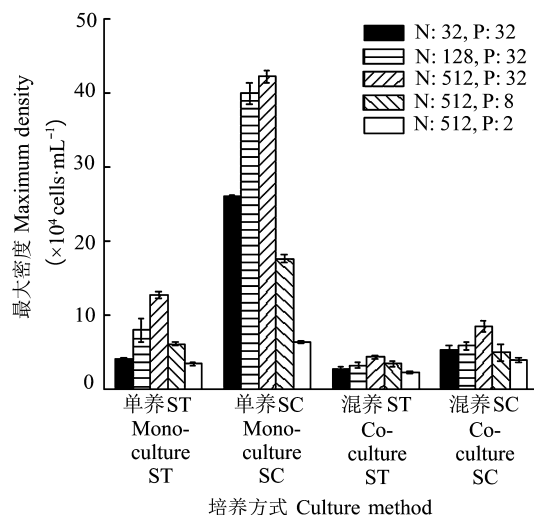


图3 不同N、P浓度下单养和混养时中肋骨条藻和锥状斯氏藻微藻的最大密度(平均值±标准偏差)(N、P浓度单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)。SC, 中肋骨条藻; ST, 锥状斯氏藻。
Fig. 3 Maximum density of *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea* in mono-culture and co-culture under different nitrogen and phosphorus concentrations (N, P concentration unit: $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) (mean \pm SD). SC, *Skeletonema costatum*; ST, *Scrippsiella trochoidea*.

3 讨论

王朝晖等(2010a)研究发现, 在单养时, 中肋骨条藻比锥状斯氏藻对N限制敏感, 随着N限制的增强, 中肋骨条藻最大密度降低得更多。本研究未发现这一规律, 这可能是由于, 本研究初始N浓度的设置明显高于该文献报道的N浓度。本研究发现, 在混养体系中N相对匮乏时, 中肋骨条藻的生长更受抑制, 最大密度比锥状斯氏藻降低的程度大(图3); 与N相似, 在P匮乏时两种微藻的最大密度均有降低, 但中肋骨条藻密度比锥状斯氏藻降低得更明显。在混养中, 中肋骨条藻在达到最大密度后生长曲线迅速下降, 在培养到第12天时降低为0, 生长周期略有缩短(图2); 而锥状斯氏藻的生长周期基本不变。与消亡时间相比, 混养对两种微藻最大密度的影响较大, 混养时中肋骨条藻比锥状斯氏藻更容易受到N、P浓度降低的影响。

研究发现, 营养竞争、混合营养和化感作用在微藻间的竞争中发挥着重要作用(Burkholder *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2012)。在营养竞争方面, 王宗灵等(2006)发现, 中肋骨条藻在营养盐丰富的环境里是竞争优胜者, 而东海原甲藻在营养盐匮乏的环境中

表2 不同N、P浓度下两种微藻混养的Logistic模型拟合参数

Table 2 Parameters of Logistic equation of two microalgae in co-culture under different nitrogen and phosphorus concentrations

微藻名称 Microalgae species	参数 Parameter	N、P浓度 Nitrogen and phosphorus concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)				
		N: 32, P: 32	N: 128, P: 32	N: 512, P: 32	N: 512, P: 8	N: 512, P: 2
中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>	K ($\times 10^4$ cells·mL $^{-1}$)	5.3	5.9	8.5	5.0	3.9
	a	3.79	2.33	3.26	2.30	1.86
	r (d $^{-1}$)	1.280	0.514	0.786	0.654	0.510
	R^2	0.923	0.898	0.958	0.890	1.000
	t_p (d)	2.4	3.2	3.3	2.5	2.3
锥状斯氏藻 <i>Scrippsiella trochoidea</i>	K ($\times 10^4$ cells·mL $^{-1}$)	2.7	3.2	4.3	3.5	2.3
	a	1.49	1.76	2.08	2.06	1.39
	r (d $^{-1}$)	0.566	0.475	0.430	0.864	0.851
	R^2	0.949	0.925	0.959	0.925	0.915
	t_p (d)	1.4	2.2	3.2	1.6	0.8

a , 常数项; K , 环境容纳量; r , 种群增长率; R^2 , 曲线拟合度; t_p , 抑制起始点。

a , constant; K , carrying capacity; r , rate of population increase; R^2 , fitting degree of curve; t_p , starting time of competitive inhibition.

表3 不同N、P浓度下中肋骨条藻和锥状斯氏藻的竞争抑制参数和竞争结果

Table 3 Competitive inhibition parameters and results of *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea* under different nitrogen and phosphorus concentrations

竞争抑制参数 Competitive inhibition parameter	N、P浓度 Nitrogen and phosphorus concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)				
	N: 32, P: 32	N: 128, P: 32	N: 512, P: 32	N: 512, P: 8	N: 512, P: 2
α	1.91	1.87	1.96	2.17	0.16
β	13.09	13.41	9.43	13.53	6.13
	$K_{sc} > K_{st}/\alpha$	$K_{sc} > K_{st}/\alpha$	$K_{sc} > K_{st}/\alpha$	$K_{sc} > K_{st}/\alpha$	$K_{sc} < K_{st}/\alpha$
	$K_{st} > K_{sc}/\beta$	$K_{st} > K_{sc}/\beta$	$K_{st} > K_{sc}/\beta$	$K_{st} > K_{sc}/\beta$	$K_{st} > K_{sc}/\beta$

K_{st} 、 K_{sc} 分别为锥状斯氏藻和中肋骨条藻单养时的最大环境容量($\times 10^4$ cells·mL $^{-1}$); α 、 β 分别为中肋骨条藻对锥状斯氏藻和锥状斯氏藻对中肋骨条藻的竞争抑制参数。

K_{st} 、 K_{sc} was maximum carrying capacity ($\times 10^4$ cells·mL $^{-1}$) of *Scrippsiella trochoidea* and *Skeletonema costatum*, respectively; α 、 β was competitive inhibition parameter of *Skeletonema costatum* to *Scrippsiella trochoidea* and *Scrippsiella trochoidea* to *Skeletonema costatum*, respectively.

具有更强的竞争优势, 与本研究的结论相近。本研究中, 在实验开始的最初阶段, N、P相对丰富时, 中肋骨条藻均是优势种, 随着培养时间的延长和营养盐的消耗, 锥状斯氏藻成为优势种(图2); 特别是当初始P浓度降低到2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 锥状斯氏藻在竞争中获胜(表3), 这与大多数研究结果或报道(吴玉霖等, 2004; 李艳等, 2005; 王雨等, 2009)结果接近, 甲藻在营养盐浓度较低时具有成为群落中优势种的潜在优势。现场调查发现, 硅藻通常在赤潮发生初期占优势, 但是随着硅藻的大规模爆发, 营养盐快速减少, 此时甲藻等由于对较低的营养盐具有较高的忍耐能力, 转而成为优势藻种, 导致硅藻赤潮爆发后通常形成甲藻赤潮(王雨等, 2009)。

微藻的体积在种间竞争中也发挥着重要作用, 体积小的微藻对营养盐更具竞争优势(Armstrong,

2003)。中肋骨条藻和锥状斯氏藻的细胞大小差异较大, 中肋骨条藻直径约6–7 μm , 锥状斯氏藻长16–36 μm , 宽20–23 μm 。在混养实验中, 虽然中肋骨条藻和锥状斯氏藻的初始细胞密度相同, 但中肋骨条藻个体小, 比表面积大, 繁殖速度快, 在对N、P等营养盐的竞争更占优势; 而锥状斯氏藻细胞体积相对较大, 分裂速度慢, 在营养竞争方面不如中肋骨条藻。因此, 虽然中肋骨条藻占据的空间相对较小, 但在接种初期处于优势地位。但是, 中肋骨条藻生长周期短, 在培养后期已经到衰亡期, 而锥状斯氏藻则刚进入对数生长后期, 因此在培养后期锥状斯氏藻细胞密度超过中肋骨条藻, 成为优势种。

在生态策略方面, 吕颂辉和李英(2006)发现, 中肋骨条藻是有利于增大内禀增长率选择的策略

者(r 策略者), 前期生长快, 但在培养后期死亡率也高; 而某些甲藻, 如东海原甲藻和链状亚历山大藻均属于有利于增加竞争能力选择的策略者(K 策略者), 前期生长缓慢, 但当养分不足时仍可以继续生长。本研究中的锥状斯氏藻也属于甲藻, 在与中肋骨条藻的竞争表现出了和东海原甲藻、链状亚历山大藻相似的竞争特征, 因此推测锥状斯氏藻也应归于 K 策略者, 从而在培养后期成为优势种。

冀晓青等(2011)利用Lotka-Volterra模型对两种微藻的种间竞争进行研究后发现, 强壮前沟藻(*Amphidinium carterae*)的种间竞争能力大于中肋骨条藻。本研究也发现, 所有N、P条件下锥状斯氏藻的竞争能力均强于中肋骨条藻, 当P充足时, 锥状斯氏藻对中肋骨条藻的竞争抑制参数 β 可以达到中肋骨条藻对锥状斯氏藻的竞争抑制参数 α 的4.81–7.21倍; 而在P浓度为 $2 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 两者竞争抑制系数的差异最大, β 约为 α 的38倍(表3), 因此, 与强壮前沟藻相似, 同是甲藻的锥状斯氏藻的竞争能力也大于中肋骨条藻。研究发现, 强壮前沟藻能释放化感物质影响中肋骨条藻的生长, 而锥状斯氏藻目前没有研究证实其可以释放化感物质, 但是有研究表明, 锥状斯氏藻在N、P浓度较低时可通过形成孢囊而度过不良环境(张玉娟等, 2006)。研究发现, 在P限制条件下, 锥状斯氏藻孢囊的形成率超过20%, 且孢囊的萌发率可达90%以上, 而N限制不能诱导锥状斯氏藻形成孢囊, 但N限制加上低温培养条件则可诱导孢囊的形成(陈杏, 2006), 这有可能是锥状斯氏藻在培养后期N、P相对匮乏时竞争能力强于中肋骨条藻的原因之一。许多研究结果表明, 甲藻的竞争能力要强于硅藻(康燕玉等, 2006; 王朝晖等, 2010b), 这与本研究的结果相似, 这可能是造成硅藻赤潮后常常演替为甲藻赤潮的原因之一。

从竞争结果上分析, 当N浓度为 $512 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、P浓度为 $2 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 锥状斯氏藻在种间竞争中获胜, 此时N:P = 256。目前我国近海N:P比远高于redfield比, P限制较为严重, 某些海域N:P比高达100以上(Chai *et al.*, 2009), 在赤潮发生时P限制更为严重, 从而为锥状斯氏藻的竞争创造了有利条件。对我国近海的调查还发现, 在自然海水中曾经发生过锥状斯氏藻和中肋骨条藻混合赤潮(福建省海洋与渔业厅, 2009), 本文通过设置不同N、P浓度条件, 采用单养和混养的方法研究这两种赤潮藻的

种群生长和种间竞争, 证实一些营养条件下锥状斯氏藻和中肋骨条藻表现为不稳定共存, 这可能是锥状斯氏藻和中肋骨条藻双相型赤潮发生的原因之一。

致谢 国家自然科学基金项目(40906061)和青岛农业大学高层次人才启动基金资助项目(630642)资助。

参考文献

- Armstrong RA (2003). A hybrid spectral representation of phytoplankton growth and zooplankton response: the "control rod" model of plankton in interaction. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50, 2895–2916.
- Burkholder JM, Glibert PM, Skelton HM (2008). Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae*, 8, 77–93.
- Cai HJ (蔡恒江), Tang XX (唐学玺), Zhang PY (张培玉), Yang Z (杨震) (2005). The effect of initial cell density on the interspecific competition between three species of red tide microalgae. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 1331–1336. (in Chinese with English abstract)
- Chai C, Yu ZM, Shen ZL, Song XX, Cao XH, Yao Y (2009). Nutrient characteristics in the Yangtze River Estuary and the adjacent East China Sea before and after impoundment of the Three Gorges Dam. *Science of the Total Environment*, 407, 4687–4695.
- Chen DH (陈德辉), Liu YD (刘永定), Yuan JF (袁峻峰), Zhang ZS (章宗涉), Song LR (宋立荣), Chen J (陈坚) (1999). Experiments of mixed culture and calculation of competitive parameters between *Microcystis* (Cyanobacteria) and *Scenedesmus* (green algae). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 908–913. (in Chinese with English abstract)
- Chen X (陈杏) (2006). *Effects of Inorganic Salts on Cysts Formation and Antioxidant Enzymes Activities of Scrippsiella trochoidea* (无机盐对锥状斯氏藻的孢囊形成及抗氧化酶活性的影响). Master degree dissertation, Jinan University, Guangzhou. 19–20. (in Chinese with English abstract)
- Dong YW (董云伟), Dong SL (董双林), Liu XY (刘相义) (2004). The effect of initial cell density on the population competition between *Alexandrium tamarense* Balech and *Heterosigma akashiwo* Hada. *Periodical of Ocean University of China* (中国海洋大学学报), 34, 964–968. (in Chinese with English abstract)
- Fujian Marine Fishery Hall (福建省海洋与渔业厅) (2009). Forecasting and forewarning of red tide in Fujian coastal area (福建沿海赤潮灾害预测预警). <http://www.fjof>.

- gov.cn/_xxgk/sjgg/article.html?id=34076. Cited 3 Jun. 2009. (in Chinese)
- Guillard RRL, Ryther JH (1962). Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* Cleve. *Canadian Journal of Microbiology*, 8, 229–239.
- Ji XQ (冀晓青), Han XT (韩笑天), Zheng L (郑立), Bai J (白洁), Yu ZM (俞志明) (2011). Interactions between *Amphidinium carterae* Hulburt and *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve with different densities in cultures. *Acta Oceanologica Sinica* (海洋学报), 33, 146–152. (in Chinese with English abstract)
- Kang YY (康燕玉), Liang JR (梁君荣), Gao YH (高亚辉), Lin RC (林荣澄), Gao H (高华), Xing XL (邢小丽), Ma J (马捷), Luo QQ (骆琦琦) (2006). Influence of N/P ratio on the growth and competition of two red tide algae. *Acta Oceanologica Sinica* (海洋学报), 28(5), 117–122. (in Chinese with English abstract)
- Li J, Glibert PM, Alexander JA, Molina ME (2012). Growth and competition of several harmful dinoflagellates under different nutrient and light conditions. *Harmful Algae*, 13, 112–125.
- Li Y (李艳), Li RX (李瑞香), Wang ZL (王宗灵), Zhu MY (朱明远), Sun PX (孙丕喜), Xia B (夏滨) (2005). A preliminary study on phytoplankton community structure and its changes in the Jiaozhou Bay. *Advances in Marine Science* (海洋科学进展), 23, 328–333. (in Chinese with English abstract)
- Liu X (刘潇), Hao YJ (郝彦菊), Wang ZL (王宗灵), Li RX (李瑞香), You XH (由希华), Zhu MY (朱明远) (2008). Effects of nutrient concentration and initial cell density on interspecific competition between *Prorocentrum donghaiense* and *Alexandrium tamarense*. *Advances in Marine Science* (海洋科学进展), 26, 57–64. (in Chinese with English abstract)
- Lü SH (吕颂辉), Li Y (李英) (2006). Nutritional storage ability of four harmful algae from the East China Sea. *Chinese Journal of Process Engineering* (过程工程学报), 6, 439–444. (in Chinese with English abstract)
- SOC (State Oceanic Administration People's Republic of China) (国家海洋局) (2007). *Bulletin of Marine Environmental Quality of China, 2006* (2006年中国海洋环境质量公报). <http://www.coi.gov.cn/gongbao/huanjing>. Cited 12 Oct. 2011. (in Chinese)
- SOC (State Oceanic Administration People's Republic of China) (国家海洋局) (2011). *Bulletin of Marine Environmental Quality of China, 2010* (2010年中国海洋环境质量公报). <http://www.coi.gov.cn/gongbao/huanjing>. Cited 12 Oct. 2011. (in Chinese)
- Volterra V (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118, 558–560.
- Wang Y (王雨), Lin M (林茂), Lin GM (林更铭) (2009). Study on the composition and distribution of phytoplankton in different waters of coastal Fujian in summer. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait* (台湾海峡), 28, 496–503. (in Chinese with English abstract)
- Wang Y, Tang XX (2008). Interactions between *Prorocentrum donghaiense* Lu and *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III under laboratory culture. *Harmful Algae*, 7, 65–75.
- Wang ZH (王朝晖), Liang Y (梁瑜), Jiang S (姜珊), Chen XM (陈秀梅), Li JM (李静媚) (2010a). Effects of nitrogen limitation on growth and interspecies competition of three harmful algal bloom species. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 30, 1257–1264. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZH (王朝晖), Yuan ML (袁美玲), Luo YM (骆育敏), Zhao JG (赵建刚) (2010b). Studies on interspecies competition of *Chattonella marina* with *Skeletonema costatum* and *Scrippsiella trochoidea* in laboratory cultures. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 34, 336–344. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZL (王宗灵), Li RX (李瑞香), Zhu MY (朱明远), Chen BZ (陈炳章), Hao YJ (郝彦菊) (2006). Study on population growth processes and interspecific competition of *Prorocentrum donghaiense* and *Skeletonema costatum* in semi-continuous dilution experiments. *Advances in Marine Science* (海洋科学进展), 24, 495–530. (in Chinese with English abstract)
- Wu YL (吴玉霖), Fu YN (傅月娜), Zhang YS (张永山), Pu XM (蒲新明), Zhou CX (周成旭) (2004). Phytoplankton distribution and its relation to the runoff in the Changjiang (Yangtze) estuary. *Oceanologia et Limnologia Sinica* (海洋与湖沼), 35, 246–251. (in Chinese with English abstract)
- Xu D, Zhou B, Wang Y, Ju Q, Yu QY, Tang XX (2010). Effect of CO₂ enrichment on competition between *Skeletonema costatum* and *Heterosigma akashiwo*. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 28, 933–939.
- Zhang YJ (张玉娟), Cao Y (曹宇), Wang ZH (王朝晖), Xie LC (谢隆初) (2006). Effects of nitrogen and phosphorus on the growth and cyst formation of *Scrippsiella trochoidea*. *Marine Environmental Science* (海洋环境科学), 25(4), 7–10. (in Chinese with English abstract)
- Zhou MJ, Shen ZL, Yu RC (2008). Responses of a coastal phytoplankton community to increased nutrient input from the Changjiang (Yangtze) River. *Continental Shelf Research*, 28, 1483–1489.

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 王 葳