

# 基于磷酸盐浓度和起始细胞密度的沃氏藻与塔玛亚历山大藻种间竞争研究

杨阳<sup>1</sup>, 李炳乾<sup>1</sup>, 陈长平<sup>1</sup>, 梁君荣<sup>1</sup>, 杨清良<sup>2</sup>, 高亚辉<sup>1\*</sup>

(1. 厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361005; 2. 国家海洋局第三海洋研究所, 福建 厦门 361005)

**摘要:** 以分离自厦门港船舶压舱水箱及沉积底泥中的一种潜在入侵藻类—沃氏藻 (*Woloszynskia* sp.) MMDL3013和一种常见有害赤潮藻—塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech) MMDL3041为研究对象, 采用半连续培养的方法研究了不同磷酸盐浓度和藻类不同起始细胞密度两因子对这两种藻种间竞争的影响。结果表明, 在磷酸盐限制条件下, 沃氏藻为竞争的优势种, 沃氏藻和塔玛亚历山大藻表现为资源利用性竞争; 而在磷酸盐丰富的环境中种间竞争具有藻类细胞密度依赖性, 起始细胞密度的不同可以影响竞争的结果。

**关键词:** 沃氏藻; 塔玛亚历山大藻; 种间竞争; 磷酸盐; 细胞密度

中图分类号: Q 949.2

文献标识码: A

文章编号: 0438-0479(2008)S2-0162-08

赤潮 (red tide) 被喻为“红色幽灵”, 国际上也称其为“有害藻华”, 它是海洋中某一种或某几种浮游生物在一定环境条件下爆发性繁殖或高度聚集, 引起海水变色, 影响和危害其它海洋生物正常生存的危害性海洋生态异常现象。赤潮现象是由大量的浮游生物聚集造成的, 充分的营养盐基础是促使这些生物形成巨大生物量的前提条件。

研究表明, 在复杂的自然海区中, 某种群的生长受到来自海区中各自中生物和非生物因素的影响, 尽管研究者在尽量地寻找特殊种类的特殊影响因子, 并对其进行不懈的探讨, 但都普遍认为氮磷营养盐条件仍然是决定浮游植物生长的主要因子而且是影响不同种之间竞争特征的重要因素之一<sup>[1-3]</sup>。

氮磷在海洋环境中的含量、形态构成、数量变动不仅影响着赤潮生物的生理、生化组成, 而且也决定了赤潮形成的规模程度, 尤其是磷对甲藻细胞生长和赤潮发生起重要作用。

生物入侵是重要的生态环境问题, 是世界海洋所面临的4种最大的威胁之一, 对当地浮游植物群落和生态系统的稳定性可能造成极大威胁。而船舶压舱水及其底泥中潜伏的有害藻则被认为是造成有害藻入侵和赤潮频发的重要因素<sup>[4-5]</sup>。邢小丽在对厦门港船舶压

舱水有害藻的研究中分离到一株潜在有害入侵藻类—沃氏藻 (*Woloszynskia* sp.) MMDL3013, 并对该属的形态特征和主要生态习性进行了研究<sup>[5]</sup>。该属为甲藻类, 是我国的一个新记录属, 虽然在我国未有水华的报道, 但1978年8月和9月在挪威Crystal湖发生过水华。

塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech) 也属于甲藻类, 是产生麻痹性贝毒 (paralytic shellfish poisoning, PSP) 毒素的主要物种, 该藻对单因子营养盐限制具有强的适应能力以及短暂的迟滞期, 使其能在N、P浓度多变和单一营养元素限制的自然海水中, 维持一定生长速率, 保持一定的细胞密度, 并促使滤食该藻的贝类体内积累PSP毒素, 由其所形成的赤潮在我国许多海域均有报道<sup>[6]</sup>。

研究表明, 许多藻类之间存在明显的相互作用<sup>[1, 7-10]</sup>, 且环境条件 (如光照, 营养盐) 对竞争结果具有重要影响<sup>[10-12]</sup>。本实验研究了不同磷酸盐浓度和不同起始细胞密度条件下沃氏藻和塔玛亚历山大藻这两种藻类的种群增长与种间竞争, 以阐明压舱水潜在入侵沃氏藻对常见赤潮藻塔玛亚历山大藻的影响, 进一步探讨沃氏藻的潜在入侵危害和在赤潮形成中的作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 藻种与培养

实验用藻种为沃氏藻 (*Woloszynskia* sp.) MM-DL3013和塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*)

收稿日期: 2008-10-08

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (2005CB422305), 国家908专项 (908-01-ZH3), 福建省自然科学基金 (2006J0145) 资助

\* 通讯作者: gaoyh@xmu.edu.cn

MM DL3041, 藻种来源于厦门大学硅藻实验室. 实验室保种采用 f/2-S 培养液, 配置培养液的天然海水的盐度为 30~32 培养温度 (22 ± 1) °C, 光照强度为 2 000 k 光暗周期为 L:D = 12 h: 12 h

实验用海水取自厦门外港, 营养盐含量相对稳定. 首先经 GF/F 滤膜过滤去除海水中的颗粒物质, 然后经 121°C 高压蒸汽灭菌 20 min. 实验培养液的配方参照 f/2-S 培养基的配方, 并根据实验需要设计添加 NaNO<sub>3</sub> 和 NH<sub>4</sub>PO<sub>4</sub>, 最终制备成实验所需培养液.

实验所用的器皿均在 5% 的 HCL 洗液中浸泡过夜, 然后以蒸馏水反复冲洗烘干后使用.

## 1.2 方法

### 1.2.1 不同磷酸盐浓度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻种间竞争的影响

实验设置 3 个磷酸盐浓度梯度, 分别为低磷酸盐 1.2 μmol/L, 中磷酸盐 3 μmol/L 和高磷酸盐 12 μmol/L. 实验培养液中硝酸盐浓度均为 70.33 μmol/L

实验采用半连续培养方法: 即在一次性培养过程中, 连续的或者间歇的补加培养基 (或是某一营养成分), 同时取出培养液. 这样可使培养液的底物的残留浓度保持在较低的水平, 细胞受到这些底物的影响; 并且通过不断地提供足够的养料, 促进细胞的繁殖, 但是加入的培养基成分的不平衡可能产生某一营养成分的限制作用<sup>[13-14]</sup>.

### 1.2.2 不同起始细胞密度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻种间竞争的影响

实验共设置了二组不同的初始细胞密度, 第一组沃氏藻和塔玛亚历山大藻初始细胞密度分别为 100 cells/mL 和 200 cells/mL (以  $\rho_W : \rho_A = 100 : 200$  表示, 下同), 第二组, 两者的初始细胞密度为 1 000 cells/mL 和 200 cells/mL (以  $\rho_W : \rho_A = 1 000 : 200$  表示, 下同).

实验前对沃氏藻和塔玛亚历山大藻在对应的营养盐浓度下驯化一周, 驯化后经计算确定所需加入的藻液体积以达到相应的起始密度.

同时, 作为对照, 在磷酸盐浓度为 3.0 μmol/L 时,

进行了沃氏藻初始细胞密度为 100 cells/mL 和 1 000 cells/mL 和塔玛亚历山大藻初始细胞密度为 200 cells/mL 的单独培养实验. 每组实验 3 个重复样.

实验用 500 mL 的玻璃锥形瓶进行藻细胞培养, 培养体积为 480 mL 每隔 2 至 3 天早晨 8:30 取样, 每次从各培养瓶中取出 90 mL 培养液, 再加入 90 mL 新鲜的培养液 (即培养液更换率为 18.75%, 新加入的培养液组成与各组初始培养液相同).

实验中每次取出的 90 mL 培养液用于营养盐测定和细胞计数: 其中 25 mL 测定亚硝酸盐含量, 采用重氮偶氮法; 25 mL 测定硝酸盐含量, 采用锌镉还原法; 25 mL 测定磷酸盐含量, 采用磷钼酸分光光度法. 另取 1 mL 用鲁格氏液固定后, 取 0.1 mL 置于浮游植物计数框内于 Olympus BH-2 显微镜下进行细胞计数.

## 2 结果

### 2.1 不同磷酸盐浓度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻种间竞争的影响

由图 1 可以看出, 单独培养时, 采用的起始磷酸盐浓度为 3 μmol/L, 沃氏藻培养液中的磷酸盐浓度逐渐下降, 在实验第 3 天降至 1.28 μmol/L, 随后有所增加, 至实验第 8 天左右又出现明显下降, 之后表现为波浪式变化. 不同起始细胞密度的培养液中的磷酸盐浓度变化在培养初期有一定的不同, 两者相比较而言, 起始细胞密度为 100 cells/mL 时下降较快, 而起始细胞密度为 1 000 cells/mL 时磷酸盐浓度下降至更低的水平, 为 0.21 μmol/L, 但在实验第 15 天以后, 二者磷酸盐浓度水平相似.

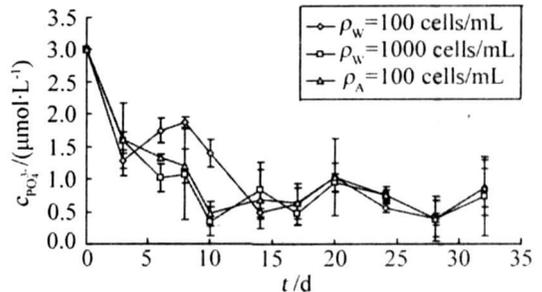


图 1 单独半连续培养下磷酸盐浓度的变化  
W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻

Fig 1 Variations in phosphate concentration in semi-continuous and monoculture

由图 2 可以看出, 混合培养中, 在不同起始细胞密度下, 低、中磷酸盐浓度变化表现出相似的变化曲线.

表 1 正交实验设计

Tab 1 Orthogonal experimental design

磷酸盐浓度 / (μmol L<sup>-1</sup>)  $\rho_W : \rho_A = 100 : 200$   $\rho_W : \rho_A = 1000 : 200$

1.2	1 ° »	1 ° »
3.0	1 ° »	1 ° »
12	1 ° »	1 ° »

实验开始后磷酸盐浓度逐渐下降,至第 10天均达到最低值。其中磷酸盐浓度在沃氏藻:塔玛亚历山大藻起始细胞密度为 100:200 时达  $0.62 \mu\text{mol/L}$ ;而在起始细胞密度为 1000:200 时达  $0.53 \mu\text{mol/L}$ ,之后各组磷酸盐浓度均表现为逐渐上升,至实验第 20天后又开始下降,最终磷酸盐浓度趋于稳定且二者水平相差不大。

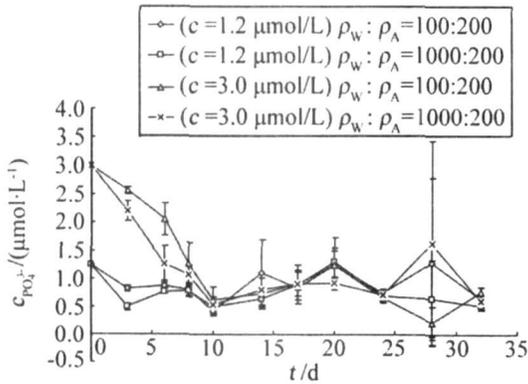


图 2 不同起始细胞密度下磷酸盐浓度的变化  
W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻  
Fig 2 Variations in phosphate concentration in semi-continuous culture under different initial cell densities

在低磷酸盐培养下(图 3),起始细胞密度为  $\rho_W:\rho_A = 100:200$  时,沃氏藻增长迅速而塔玛亚历山大藻增长缓慢,在实验第 18天左右两者均达到密度最大值,分别为  $3.33 \times 10^3$  个/mL,  $1.23 \times 10^3$  个/mL,此后沃氏藻密度缓慢下降,而塔玛亚历山大藻密度趋于稳定,但沃氏藻密度仍然高于塔玛亚历山大藻;起始细胞密度为  $\rho_W:\rho_A = 1000:200$  时,依然表现为沃氏藻增长迅速,在实验第 7天左右密度达到最大值  $5.92 \times 10^3$  个/mL,维持此水平一段时间后缓慢下降,而塔玛亚历山大藻增长缓慢,密度水平处在 500 个/mL 左右。

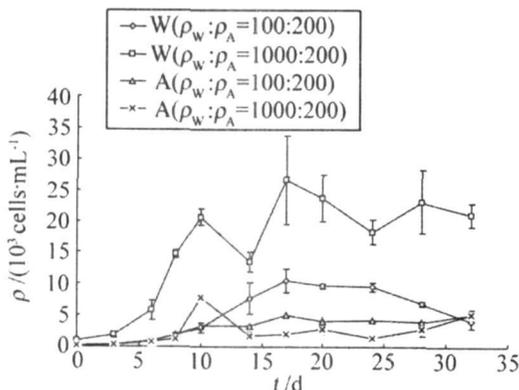


图 3 低磷酸盐 ( $c = 1.3 \mu\text{mol/L}$ ) 条件下藻类细胞密度的变化  
W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻  
Fig 3 Variations in cell densities of *Woloszynskia* sp and *Alexandrium tamarense* in semi-continuous and monospecies culture under low phosphate ( $c = 1.3 \mu\text{mol/L}$ ) concentration conditions

在中磷酸盐培养下(图 4),起始细胞密度为  $\rho_W:\rho_A = 100:200$  时,沃氏藻比塔玛亚历山大藻增长快,在实验第 20天左右达密度最大值,为  $1.13 \times 10^4$  cells/mL,此后沃氏藻密度缓慢下降,塔玛亚历山大藻在实验第 14天左右达到密度最大值为  $4.65 \times 10^3$  cells/mL,此后趋于稳定,但在实验第 28天以后塔玛亚历山大藻细胞密度逐渐超过沃氏藻;但是在起始细胞密度为  $\rho_W:\rho_A = 1000:200$  时,沃氏藻增长迅速,在实验第 17天左右密度达到最大值  $1.99 \times 10^4$  cells/mL,以后缓慢下降,而塔玛亚历山大藻增长缓慢,密度水平处在  $2.50 \times 10^3$  cells/mL 上下。

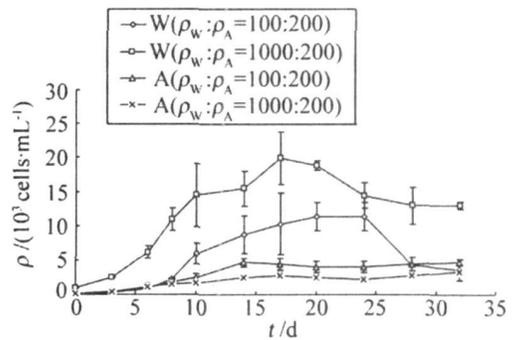


图 4 中磷酸盐浓度 ( $c = 3.0 \mu\text{mol/L}$ ) 下藻类细胞密度的变化  
W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻  
Fig 4 Variations in cell density of *Woloszynskia* sp and *Alexandrium tamarense* in semi-continuous and monospecies culture under middle phosphate concentration conditions

在高磷酸盐培养下(图 5),起始细胞密度为  $\rho_W:\rho_A = 100:200$  时,沃氏藻与塔玛亚历山大藻增长速率相似,均在实验第 17天左右密度最大值,分别为  $1.05 \times 10^4$  cells/mL,  $5.07 \times 10^3$  个 cells/mL,此后沃氏藻密度缓慢下降;而塔玛亚历山大藻趋于稳定,在实验第 28天以后塔玛亚历山大藻细胞密度逐渐超过沃氏藻;但是在起始细胞密度为  $\rho_W:\rho_A = 1000:200$  时,沃氏藻增长迅速,在实验第 17天左右密度达到最大值  $2.66 \times 10^4$  cells/mL,以后缓慢下降。而塔玛亚历山大藻增长缓慢,在实验第 10天左右密度达到最大值为  $7.83 \times 10^3$  cells/mL,此后密度下降慢慢趋于稳定于  $2.80 \times 10^3$  cells/mL 上下。

培养液中硝酸盐浓度变化曲线(图 6 7),单独培养下中磷酸盐环境中,两种藻在不同起始细胞密度培养下硝酸盐的浓度从实验开始持续下降,均在实验第 17天左右硝酸盐浓度达到稳定,且浓度水平相似,在  $2.25 \mu\text{mol/L}$  上下;混合培养时,不同磷酸盐浓度的培养液中硝酸盐浓度变化趋势相似,均从实验开始持续下降在实验第 14天左右稳定,不同的是在低磷酸盐培

养液中, 硝酸盐浓度下降缓慢, 最后稳定在 27.00  $\mu\text{mol/L}$  的水平, 而在中、高磷酸盐培养液中, 硝酸盐浓度下降较快, 最后稳定在 2.30  $\mu\text{mol/L}$  的水平, 明显低于低磷酸盐培养液中的浓度。

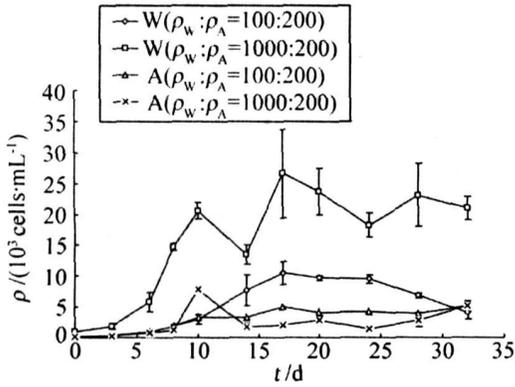


图 5 高磷酸盐 ( $c=12.0 \mu\text{mol/L}$ ) 下藻类细胞密度的变化 W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻

Fig. 5 Variations in cell densities of *Woloszyńska* sp. and *Alexandrium tamarense* in semi-continuous and monospecies culture under high phosphate concentration conditions

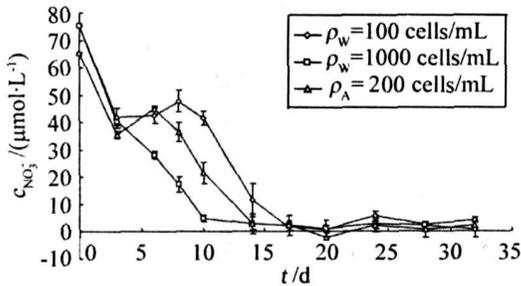


图 6 单种半连续培养下硝酸盐浓度的变化 W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻

Fig. 6 Variations in nitrate concentration in semi-continuous and monospecies culture

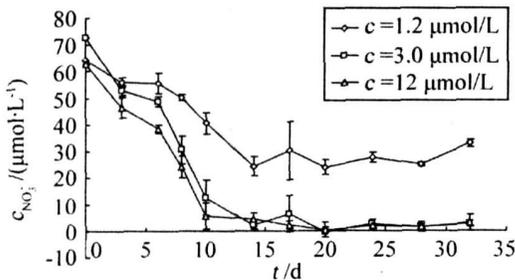


图 7 混合培养起始细胞密度为  $\rho_w:\rho_A = 100:200$  混合培养下不同磷酸盐浓度组中硝酸盐浓度的变化 W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻

Fig. 7 Variations in nitrate concentration in semi-continuous and mixed culture with initial cell density by  $\rho_w:\rho_A = 100:200$  under different phosphate concentrations

培养中亚硝酸盐浓度变化曲线 (图 8 9) 显示, 单独培养下中磷酸盐环境中, 两种藻在不同起始细胞密度培养下亚硝酸盐的浓度均呈现出波浪式变化; 混合培养时, 不同磷酸盐浓度的培养液中, 亚硝酸盐浓度变化趋势相似, 均从实验开始先上升后下降慢慢趋于稳定, 低磷酸盐培养液中最后稳定于 0.62  $\mu\text{mol/L}$  上下; 在中、高磷酸盐培养液中, 亚硝酸盐最后稳定浓度低于低磷酸盐环境中的水平, 在 0.14  $\mu\text{mol/L}$  上下。

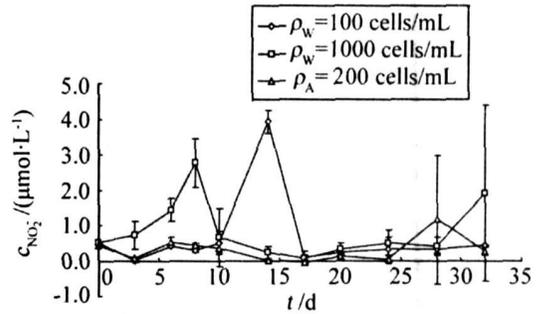


图 8 单独培养时亚硝酸盐浓度的变化 W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻

Fig. 8 Variations in nitrite concentration in semi-continuous and monospecies culture

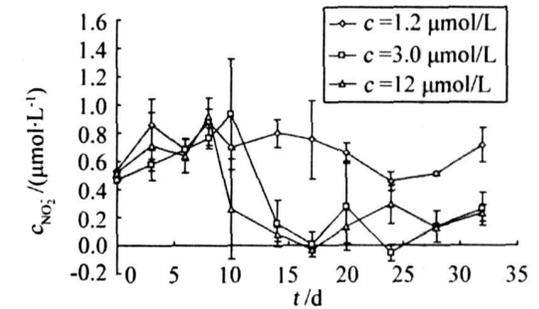


图 9 起始细胞密度为 100:200 (沃氏藻:塔玛亚历山大藻) 混合培养下不同磷酸盐浓度组中亚硝酸盐浓度的变化 W. 沃氏藻; A. 塔玛亚历山大藻

Fig. 9 Variations in nitrite concentration in semi-continuous and mixed culture with the initial cell density by  $\rho_w:\rho_A = 100:200$  under different phosphate concentrations

## 2.2 起始细胞密度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻种间竞争的影响

单独培养时, 从细胞密度变化曲线图 (图 10) 中可以看出沃氏藻细胞密度先升高, 达到最大值, 然后下降, 具有明显的指数增长期, 细胞密度在实验第 20 天左右达到最大值, 其中起始细胞密度为 100 cells/mL 时最大细胞密度为  $5.50 \times 10^4$  cells/mL, 起始细胞密度为 1000 cells/mL 时最大细胞密度为  $6.40 \times 10^4$  cells/mL

mL. 塔玛亚历山大藻同样具有明显的指数增长期, 以后逐渐下降, 细胞密度在实验第 18 天左右达到最大值, 起始细胞密度为 200 cells/mL 达到的最大值为  $5.20 \times 10^3$  cells/mL

混合培养中, 由细胞密度变化曲线图 (图 3 4 5) 可以看出, 两物种均具有明显的指数增长期, 不同起始细胞密度的沃氏藻具有相似的种群增长曲线, 在磷酸盐丰富的培养条件下, 起始细胞密度为沃氏藻:塔玛亚历山大藻 = 100: 200 时, 沃氏藻比塔玛亚历山大藻增长较快, 在实验第 17 天左右密度最大值, 为  $1.10 \times 10^4$  cells/mL, 此后沃氏藻密度缓慢下降, 塔玛亚历山大藻在实验第 14 天左右达到密度最大值为  $4.60 \times 10^3$  cells/mL, 此后趋于稳定, 但在实验第 28 天以后塔玛亚历山大藻细胞密度逐渐超过沃氏藻; 但是在起始细胞密度为  $\rho_W : \rho_A = 100: 200$  时, 沃氏藻增长迅速, 在实验第 17 天左右密度达到最大值  $2.00 \times 10^4$  cells/mL, 以后缓慢下降, 而塔玛亚历山大藻增长缓慢, 密度水平处在  $2.50 \times 10^3$  cells/mL 上下.

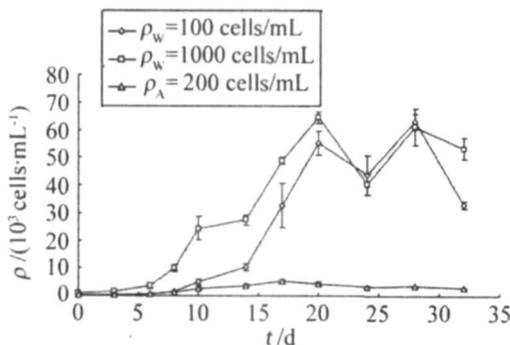


图 10 半连续单独培养下沃氏藻 (W) 和塔玛亚历山大藻 (A) 细胞密度的变化

Fig 10 The growth curves for *Wobesziella* sp. (W) and *Alexandrium tamarense* (A) in semi-continuous and monospecies culture

### 3 讨论

#### 3.1 外来入侵种与种间竞争

外来物种 (Alien species) 是指出现在其过去或现在的自然分布范围及扩散潜力以外 (即在其自然分布范围以外, 在没有直接或间接的人类引入或照顾之下而不能存在) 的物种、亚种或以下的分类单元, 包括其所有可能存活、继而繁殖的部分、配子或繁殖体. 当外来物种在自然或半自然生态系统或生境中建立了种群, 改变或威胁本地生物多样性的时候, 就成为外来入侵种 (Alien invasive species).

竞争是利用有限资源 (如食物, 空间等) 的个体间的相互作用, 导致竞争个体的适合度降低. 竞争是生物有机体之间相互的负作用; 那么, 当这些有机体属于同种时, 就称之为种内竞争 (interspecific competition); 当这些有机体属于不同种时, 就称之为种间竞争 (interspecific competition). 种间竞争是竞争理论的主体, 关于竞争的定义大多数情况下是指种间竞争而言的. 竞争有两种作用方式, 分为利用性 (exploitative) 竞争和干扰性 (interference) 竞争. 利用性竞争是利用共同有限资源的生物个体之间的相互妨害作用, 仅通过损耗有限的资源而个体不直接相互作用. 参与竞争的所有个体都在降低资源的可利用程度, 而资源可利用度的下降影响所有个体, 降低它们的适合性, 主要特征表现为参与竞争的个体对资源水平的反应. 干扰性竞争为竞争个体间直接的相互作用, 也可以通过竞争者利用毒物来进行, 在干扰性相互作用中, 失败者适合度的降低可能由于受伤、死亡, 也可以由于缺乏可获资源. 这种个体间干扰性行为的实质还是为了资源的利用, 因而干扰性竞争是一种潜在的资源竞争<sup>[15]</sup>.

目前对于赤潮发生过程中种群的演替和竞争有两种不同的解释: 一种观点认为是随着营养盐的消耗, 优势种随之发生更替<sup>[16-18]</sup>, 种间竞争结果使一种或多种藻类取得竞争优势, 爆发性繁殖而引发赤潮; 另一种观点认为赤潮生物的自我调节物质 (自体毒素) 和克生作用 (allelopathy) 是引起优势种演替和赤潮生物取得竞争优势的主要原因<sup>[19-20]</sup>.

#### 3.2 不同磷酸盐浓度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻种间竞争的影响

在海洋中, 通过直接摄取或同化无机和有机形态的含磷复合物等形式, 浮游生物获得生长所需的磷源. 磷是核酸和细胞膜的主要成分, 同时又是高能化合物如 ATP、ADP 的基本元素. 海水中的磷和氮一起参与光合作用, 合成有机物, 生物体死亡分解、生物活体排泄、以及沉积物与海水的物质交换, 构成磷在海洋中的循环. 磷限制淡水浮游生物的生长, 氮限制海区浮游生物的生长, 这曾是科学家们的普遍共识<sup>[21-22]</sup>. 无机态的正磷酸盐可能是浮游植物能够直接吸收利用的唯一磷源<sup>[23]</sup>. 在细胞内, 磷参与一系列重要的代谢过程, 包括细胞的结构组成 (磷脂)、分解代谢 (糖类及脂肪酸)、能量转化 (核苷酸) 及细胞协调 (核酸)<sup>[23-24]</sup>, 因此, 藻类需要从环境中摄取大量的磷元素以维持自身生长的需求. 在特定的环境下, 某些海洋微生物还会形成非生长必需的含磷化合物, 如磷酸盐 (phosphate)、多聚磷、调控核苷酸和磷酸化的蛋白<sup>[23-24]</sup>. 这些磷复合物通过细胞的生长、排泄、被捕食或是因自溶、

病毒作用导致的细胞裂解死亡等过程,重新进入海洋系统,尤其是海水的表层<sup>[25]</sup>。水体中营养盐的含量是影响浮游植物生长繁殖的重要因子,同时浮游植物的生长状况又是影响各种营养盐数量变动的条件,两者变为互相矛盾又互相依存的关系。

本文采用半连续培养的方法,分别研究了低、中、高三组不同磷酸盐浓度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻种间竞争的影响,不同磷酸盐浓度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻的生长速率和稳定期生物量均有显著影响。结果显示,各组细胞几乎没有经过明显的迟滞生长期,在接种以后即开始生长,迅速进入对数生长期,但由于各组对数生长期的比生长速率不同,导致各实验组不同培养时期以及稳定生长期的细胞密度各有不同。低磷酸盐浓度条件下显然不利于塔玛亚历山大藻的生长,不仅生长速率比高磷酸盐浓度条件下小,并且所能达到的生物量也远远不及高磷酸盐浓度条件下所能达到的生物量,此时,沃氏藻的存在对塔玛亚历山大藻的影响不明显。在整个培养过程中,磷酸盐浓度均呈现下降的趋势,但在不同条件下变化过程各有差异,在实验第10天以后,低、中磷酸盐浓度培养条件下的培养液中磷酸盐浓度上升,而高磷酸盐浓度培养条件下的培养液中磷酸盐浓度趋于稳定。在低磷酸盐条件下,沃氏藻为竞争的优势种,塔玛亚历山大藻为竞争的劣势种;而在高磷酸盐条件下,沃氏藻和塔玛亚历山大藻间的竞争表现出明显的密度依赖性。

一般来说,甲藻的生长需要消耗更多的磷<sup>[26]</sup>,因此在磷限制条件下,塔玛亚历山大藻生长受到明显抑制。但在磷受限制条件下,塔玛亚历山大藻可以维持较长时间的稳定生长期,这可能与甲藻所具有的磷储备能力有关,甲藻能够在磷丰富的条件下大量摄取磷,并且储备起来,以备抵御磷限制环境。根据竞争理论<sup>[15]</sup>,资源利用性竞争主要与资源的可利用性以及竞争生物本身的生态学性质有关,而与种群大小没有必然的联系。营养比例假说认为,自然海区选择某一浮游植物种类为优势种,与该沿岸区营养盐的生物可利用性是分不开的。这表明,磷限制环境中沃氏藻和塔玛亚历山大藻之间主要表现为资源利用性竞争,并且沃氏藻为竞争优势种,塔玛亚历山大藻生长受限制;在丰富磷酸盐环境中,营养盐不再是限制因子,两物种之间的竞争也不再是关于营养盐的竞争,而是表现为干扰性竞争,因此竞争结果也可能会改变。

大量研究表明,氮、磷限制均可限制浮游植物的光合作用和生长<sup>[27-28]</sup>,但这种影响无疑是对产量的影响。磷限制条件下,细胞内ATP的合成、 $H^+$ -ATP酶的活性受到限制,细胞代谢活性低,从而严重影响细胞的

分裂增殖。结合本试验培养液中硝酸盐、亚硝酸盐浓度变化,可以发现,在低磷酸盐的培养环境中,其中的硝酸盐和亚硝酸盐浓度反而比在较高磷酸盐浓度培养环境中的高,该结果可能因为在磷酸盐丰富的条件下,促进了藻对硝酸盐和亚硝酸盐的吸收,在磷限制环境中也抑制了对硝酸盐和亚硝酸盐的吸收。

### 3.3 不同起始细胞密度对沃氏藻和塔玛亚历山大藻种间竞争的影响

混合培养中,起始细胞密度不仅影响沃氏藻和塔玛亚历山大藻的种群增长过程,而且也影响两物种的竞争结果。本实验结果发现,在低磷酸盐条件下,沃氏藻为竞争的优势种,竞争的结果与起始细胞密度未发现显著的关系;在丰富的营养盐环境中,根据起始细胞密度的不同,两物种竞争也会出现不同的结果,在起始细胞密度为  $R_0 : R_1 = 100 : 200$  时,沃氏藻比塔玛亚历山大藻增长较快,此后沃氏藻密度缓慢下降,塔玛亚历山大藻此后变化趋于稳定,逐渐超过沃氏藻,表现出一定的竞争优势;但是在起始细胞密度为  $R_0 : R_1 = 1000 : 200$  时,沃氏藻增长迅速,以后缓慢下降,而塔玛亚历山大藻增长缓慢,逐渐趋于稳定,此时沃氏藻仍然占优势。

## 4 结 论

沃氏藻和塔玛亚历山大藻两者之间不仅存在资源利用性竞争,也存在密度依赖的种间竞争。主要表现在:

(1)沃氏藻和塔玛亚历山大藻的干扰作用是相互的。在营养盐限制环境中表现为资源利用性竞争;在营养盐丰富的环境中表现为其它类型的竞争。

(2)两种藻在竞争中谁能取得竞争优势关键是看两种藻优先达到的较高的细胞密度。

(3)磷酸盐的多少影响两种藻的生长,同时也影响了藻对氮盐的吸收利用。在磷酸盐丰富时促进其对氮盐的吸收利用,而在磷酸盐缺乏时限制其对氮盐的吸收利用。

(4)塔玛亚历山大藻对沃氏藻的干扰竞争机理可能通过细胞直接接触产生,也有部分原因可能是产生毒素等胞外物质达到,这有待进一步验证。

(5)塔玛亚历山大藻在磷限制环境中生长明显受到抑制,表明塔玛亚历山大藻的生长需要磷丰富的环境;而沃氏藻个体小,能够在较低磷酸盐浓度条件下生长;因此沃氏藻存在引发赤潮的可能性。

参考文献:

[ 1 ] Pratt C M. Competition between *Skeletonema costatum* and *Olisthodiscus luteus* in Narragansett Bay and in culture [ J]. *Limnol Oceanogr* 1966, 11: 447- 455.

[ 2 ] 齐雨藻, 张家平. 中国沿海的赤潮-深圳湾富营养化与赤潮研究 [ J]. *暨南大学学报: 自然科学版 (赤潮研究专刊)*, 1989, 10: 25- 31.

[ 3 ] 朱从举, 齐雨藻, 郭昌弼. 铁、氮、磷、维生素 B1 和 B12 对海洋原甲藻的生长效应 [ J]. *海洋与湖沼*, 1994, 25(2): 166- 172.

[ 4 ] 龙华, 林石明, 梁君荣, 等. 船舶压舱水引入外来藻类的危害及监测 [ J]. *植物检疫*, 2005, 19(5): 289- 291.

[ 5 ] 邢小丽. 船舶压舱水与沉积物中的微藻类及对厦门港浮游植物群落动态的潜在影响 [ D]. 厦门: 厦门大学, 2007.

[ 6 ] 李瑞香, 夏滨. 胶州湾的有毒甲藻——塔玛亚历山大藻和链状塔玛亚历山大藻 [ C] / 朱明远, 李瑞香, 王飞. 中国赤潮研究. SOR-DC 赤潮工作组中国委员会第二次论文集. 青岛: 青岛出版社, 1995: 36- 41.

[ 7 ] 黄邦钦, 徐鹏, 胡海忠, 等. 单种及混合培养条件下 Fe, Mn 对赤潮生物塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 生长的影响 [ J]. *环境科学学报*, 2000, 20(5): 537- 541.

[ 8 ] Uchida T, Yamaguchi Y, Matsuyama Y. The red-tide dinoflagellate *Heterocapsa* sp. Kills *Gyrodinium instriatum* by cell contract [ J]. *Mar Ecol Prog Ser* 1995, 118: 301- 303.

[ 9 ] Uchida T, Satoh T, Toda Y, Matsuyama M. Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gyrodinium mikimotoi* in laboratory culture [ J]. *J Exp Mar Biol Ecol* 1999, 241: 285- 299.

[ 10 ] 张冬鹏, 武宝珩. 几种赤潮藻对温度、氮、磷的响应及藻间相互作用的研究 [ J]. *暨南大学学报: 自然科学版*, 2000, 21(5): 83- 87.

[ 11 ] Holm N P, Armstrong D E. Role of nutrient limitation and competition in controlling the population *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa* Kutz in semicontinuous culture [ J]. *Limnol Oceanogr* 1981, 26: 672- 684.

[ 12 ] Hegarty S G, Vibral T A. Effect of light level and N: P supply ratio on the competition between *Phaeocystis* of *Pouchetii* (Harbit) Lagerheim (Prynesophyceae) and five diatom species [ J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1998, 226(2): 241- 258.

[ 13 ] 陈代杰, 朱宝泉. 工业微生物菌种选育与发酵控制技术 [ M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995.

[ 14 ] 周德庆. 微生物学教程 [ M]. 2版. 北京: 高等教育出版社, 2002.

[ 15 ] 王刚, 张大勇. 生物竞争理论 [ M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1996.

[ 16 ] 林昱, 庄栋法, 陈孝麟, 等. 初析赤潮成因研究的围隔实验结果 ①浮游植物群落演替与甲藻赤潮 [ J]. *应用生态学报*, 1994, 5(3): 314- 318.

[ 17 ] 高素兰. 营养盐和微量元素与黄骅赤潮的相关性 [ J]. *黄渤海海洋*, 1997, 15(2): 59- 63.

[ 18 ] 王金辉, 黄秀清, 徐韧. 河地正伸排列法检测围隔生态实验中加磷对浮游植物结构的影响 [ J]. *海洋环境科学*, 2001, 20(1): 32- 54.

[ 19 ] Maestrini S Y, Bonin D J. Alkeropathic relationships between phytoplankton species [ J]. *Can Bull Fish Aquat Sci* 1981, 210: 323- 338.

[ 20 ] Honjo T. The biology and prediction of representative red tides associated with fish kills in Japan [ J]. *Rev Fish Sci* 1994, 2: 225- 253.

[ 21 ] Currie O J, Bentzen E, Kalf J. Does algal-bacterial phosphorus partitioning vary among lakes a comparative study of orthophosphate uptake and alkaline phosphate activity in freshwater [ J]. *Can J Fish Aquat Sci* 1986, 43: 311- 318.

[ 22 ] Holmboe N, Jensen H S, Andersen F. Nutrient addition bioassays as indicators of nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic estuary [ J]. *Mar Ecol Prog Ser* 1999, 186: 95- 104.

[ 23 ] Kamatani O O A. Resting spore formation and phosphorus composition of the marine diatom chaetoceros *pseudocurvisetus* under various nutrient conditions [ J]. *Mar Biol* 1995, 123: 393- 399.

[ 24 ] Karl D M, Letelier R, Tupas L, et al. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean [ J]. *Nature* 1997, 388: 533- 538.

[ 25 ] Orett K, Karl D M. Dissolved organic phosphorus production in surface seawaters [ J]. *Limnol Oceanogr* 1987, 32(2): 383- 395.

[ 26 ] Twomey L, Thompson P. Nutrient limitation of phytoplankton in a seasonally open bar-built estuary, Western Australia [ J]. *J Phycol* 2001, 37: 16- 29.

[ 27 ] Geider R J, LaRoche J, Greene R M. Response of the photosynthetic apparatus of *Phaeodactylum tricouatum* (Bacillariophyceae) to nitrate, phosphate or iron starvation [ J]. *Phycol* 1993, 29: 755- 756.

[ 28 ] LaR J, Geider R J, Graziano L M. Induction of specific proteins in eukaryotic algae grown under iron-, phosphorus-, or nitrogen-deficient conditions [ J]. *Phycol* 1993, 29: 767- 777.

(下转第 172 页)

6 41- 44

[ 8 ] Farnsworth E J The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds[ J]. Annual Review of Ecology and Systematics 2000, 31: 107- 138

[ 9 ] Farnsworth E J, Farrant J M. Reductions in abscisic acid are

linked with viviparous reproduction in mangroves[ J]. American Journal of Botany, 1998, 85: 760- 769.

[ 10 ] Kemode A R. Role of abscisic acid in seed dormancy[ J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2005, 24: 319- 344

## Changes of Fe, Mo and Zn Elements in the Development of Mangrove Plants Propagative Organs

LI Kuang-da WANG Jie YANG Sheng-chang\*  
 (School of Life Sciences Xiamen University, Xiamen 361005, China)

**Abstract** Changes of Fe, Mo and Zn elements were studied in the development of propagative organs from five mangrove species including two viviparous species *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia obovata*, two cryptovivipary species *Avicennia marina* and *Aegiceras coniculatum* and one non-viviparous species *Xylocarpus granatum*. In flower phase, mangrove plants had similar Fe element content with 0.035 2~ 0.045 4 μg/mg except *Avicennia marina*. *Avicennia marina* and *Aegiceras coniculatum* had highest Fe contents in seed phase with 0.090 2 and 0.073 3 μg/mg respectively then decreased after germination, and reached lowest in adult hypocotyl phase. In seed phase, four viviparous mangrove species had similar Mo element content with 0.288 2~ 0.302 0 ng/mg further more than non-viviparous *X. granatum* with 0.105 6 ng/mg. After germination, viviparous mangrove species decreased Mo content. At same phase, *X. granatum* had lowest Mo content. In the development of propagative organs, *X. granatum* gradually decreased Zn element content but was always lower than viviparous mangrove species at same phase.

**key words** mangrove plant viviparity propagative organs element

(上接第 168页)

## The Interspecific Competition Between *Woloszynskia* sp and *Alexandrium tamarense*: Influence of Phosphate Concentration and Initial Cell Density

YANG Yang<sup>1</sup>, LIBing-qian<sup>1</sup>, CHEN Chang-ping<sup>1</sup>,  
 LIANG Jun-rong<sup>1</sup>, YANG Qing-liang<sup>2</sup>, GAO Ya-hui<sup>1\*</sup>  
 (1. School of Life Sciences Xiamen University, Xiamen 361005, China

2. Third Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Xiamen 361005, China)

**Abstract** The effects of both phosphate concentration and initial cell density on population growth and interspecific competition between an invasive species *Woloszynskia* sp MMDL3013 isolated from the ballast sediment of ships at Xiamen Port and one of the known harmful alga *Alexandrium tamarense* MMDL3041 were investigated in the present paper by semi-continuous culture method. The results showed that the interspecific competition between the two algal species under low phosphate conditions was resource-exploiting competition, and *Woloszynskia* sp was the dominant species. However, the interspecific competition depended on the initial cell density when they were in high phosphate concentration.

**Key words** *Woloszynskia* sp; *Alexandrium tamarense*; interspecific competition phosphate cell density