

氮磷比对两种蓝藻生长及竞争的影响

孟顺龙^{1,2}, 裘丽萍¹, 胡庚东¹, 瞿建宏¹, 范立民¹, 宋超¹, 陈家长^{1,2*}, 徐跑^{1,2*}

(1. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心, 农业部长江下游渔业资源环境科学观测实验站, 中国水产科学研究院内陆渔业生态环境和资源重点开放实验室, 江苏 无锡 214081; 2. 南京农业大学无锡渔业学院, 江苏 无锡 214081)

摘要: 通过室内实验研究了不同氮磷比条件下主要水华藻类——铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 和巨颤藻 (*Oscillatoria princeps*) 的生长和种间竞争。结果表明, 无论在纯培养体系还是混合培养体系中, 微囊藻在中氮磷比 (N/P=4.5) 下生长最好, 颤藻在低氮磷比 (N/P=0.45) 下生长最好; 氮磷比对藻类的种间竞争抑制参数能够产生明显影响, 中氮磷比时微囊藻对颤藻的竞争抑制参数最大, 分别是高氮磷比 (N/P=45) 和低氮磷比时的 1.38 倍和 1.35 倍; 而颤藻对微囊藻的竞争抑制参数则是在低氮磷比时最大, 分别是高氮磷比和中氮磷比时的 2.22 倍和 4.02 倍。中、高氮磷比时微囊藻对颤藻的竞争抑制参数 (α) 大于颤藻对微囊藻的竞争抑制参数 (β), 而低氮磷比时则相反。根据 Lotka-Volterra 竞争模型中两物种的竞争结局可初步判断, 中、高氮磷比时, 微囊藻在竞争中占优势, 低氮磷比时, 微囊藻和颤藻不稳定共存。

关键词: 微囊藻; 颤藻; 氮磷比; 种间竞争

中图分类号: X172 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2012)07-1438-07

Effect of Nitrogen and Phosphorus Ratios on Growth and Competition of Two Blue-green Algae

MENG Shun-long^{1,2}, QIU Li-ping¹, HU Geng-dong¹, QU Jian-hong¹, FAN Li-min¹, SONG Chao¹, CHEN Jia-zhang^{1,2*}, XU Pao^{1,2*}

(1. Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences; Scientific Observing and Experimental Station of Fishery Resources and Environment in the Lower Reaches of the Changjiang River, Ministry of Agriculture; Key Open Laboratory of Ecological Environment and Resources of Inland Fisheries; Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China; 2. Wuxi Fishery College, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081, China)

Abstract: *Microcystis aeruginosa* and *Oscillatoria princeps* are the most common blue-green algae in eutrophication lakes with shallow water. In order to know the growth process of water bloom blue-green algae in eutrophication lakes and the relationship between algae growth and nitrogen and phosphorus ratios, the experiment was carried out to research the interspecies competition between *M. aeruginosa* and *O. princeps* at different nitrogen and phosphorus ratios through indoors experiment. The results indicated that *M. aeruginosa* grew best at the middle nitrogen and phosphorus ratio (N/P=4.5) and *O. princeps* grew best at the lower nitrogen and phosphorus ratio (N/P=0.45) both in the uni-culture system and the co-culture system. The inhibition parameter of interspecies competition could be significantly influenced by nitrogen and phosphorus ratios. The maximum inhibition parameter of *M. aeruginosa* against *O. princeps* was found at the middle nitrogen and phosphorus ratio, which was 1.38 times and 1.35 times as that at the higher (N/P=45) and the lower nitrogen and phosphorus ratios, respectively. And the maximum inhibition parameter of *O. princeps* against *M. aeruginosa* was found at the lower nitrogen and phosphorus ratio, which was 2.22 times and 4.02 times as that at the higher and the middle nitrogen and phosphorus ratios, respectively. The inhibition parameters of *M. aeruginosa* against *O. princeps* were larger than that of *O. princeps* against *M. aeruginosa* at the higher and the middle nitrogen and phosphorus ratios, but was lower at the lower nitrogen and phosphorus ratio, which meant that the inhibition effects of *M. aeruginosa* on *O. princeps* were stronger than that of *O. princeps* on *M. aeruginosa* at the higher and the middle nitrogen and phosphorus ratios, but the position was reverse at the lower nitrogen and phosphorus ratio. *M. aeruginosa* dominated in the co-culture system with the higher and the middle nitrogen and phos-

收稿日期: 2012-01-09

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (2011JBFA03); 现代农业产业技术体系建设专项资金资助 (CARS-49)

作者简介: 孟顺龙 (1982—), 男, 安徽颍上人, 博士生, 助理研究员, 研究方向为渔业环境保护和水生生物学。E-mail: mengsl@ffrc.cn

* 通讯作者: 陈家长 E-mail: chenjz@ffrc.cn; 徐跑 E-mail: xup@ffrc.cn

phorus ratios, and *M. aeruginosa* and *O. princeps* could unstably coexist in the co-culture system with the lower nitrogen and phosphorus ratio based on the competition model of Lotka-Volterra.

Keywords: *Microcystis aeruginosa*; *Oscillatoria princeps*; nitrogen and phosphorus ratio; interspecies competition

竞争是生态学的重要概念,竞争与捕食共同构成了生态系统结构的基本框架。竞争作用不仅是群落结构构建的主导因子,而且是决定物种进化模式的重要因素^[1]。有关竞争在群落构建中的重要性及其作用机制一直是生态学工作者争论的焦点,并进行了多方位研究,但当前关于这方面的报道多集中在陆地生态系统^[2-3]。浮游植物是水生态系统的初级生产者,其种群变动和群落结构直接影响着水生态系统的结构和功能。浮游植物间也存在明显的竞争现象,且环境条件,如营养盐、细胞起始密度、盐度、光照、温度等,对竞争结果具有重要影响^[4]。

微囊藻和颤藻是浅水富营养化水体中经常发生水华的两种典型蓝藻^[5],而且,我们在 2007 年和 2008 年连续两年对浅水湖泊太湖部分湖区的调查显示,铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)和巨颤藻(*Oscillatoria princeps*)是主要水华种类。因此,研究不同环境条件下微囊藻和颤藻的种间竞争对揭示富营养化湖泊中浮游植物的演替规律具有重要意义。

尽管目前有关微囊藻和颤藻的研究较多^[6-8],但这些研究大多是探讨环境因素对单一藻种生长特性的影响,或环境因素对藻类种间竞争的影响^[5,9-10],而有关微囊藻和颤藻种间竞争的报道并不多见。为此,本研究选用太湖等浅水湖泊常见的水华藻类——铜绿微囊藻和巨颤藻为试验藻种,初步探讨了不同氮磷比下铜绿微囊藻和巨颤藻的种间竞争,以期揭示主要水华蓝藻在富营养化水体中的生长过程及其与氮磷比的相互关系,为预测、预防蓝藻水华的发生提供一定参考,同时也为探索富营养化湖泊中浮游植物群落的演替规律和趋势提供可借鉴的资料。

1 材料与方法

1.1 藻种与培养

实验用铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)和巨颤藻(*Oscillatoria princeps*)购自中国科学院水生生物研究所。藻种培养采用铜绿微囊藻和巨颤藻均适宜生长的 BG11 培养基。试验中使用的所有玻璃仪器均经清水冲洗,在稀盐酸中浸泡 30 min,以无菌水冲洗后烘干备用。正式试验期间的培养条件,除培养基不同

外,其余与扩大培养期间的培养条件一致,光照强度约为 2.5×10^3 lx,光暗比 12 h:12 h。光照期间,每隔 2 h 手工摇匀锥形瓶 1 次,暗期静置。扩大培养及正式试验期间的温度控制在 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 。

1.2 试验设置

正式试验的藻类培养采用以太湖梅梁湖湖水为基础的培养基:从太湖梅梁湖取水,带回实验室,用孔径为 $0.45 \mu\text{m}$ 的醋酸纤维滤膜过滤,以除去各种藻类,之后测定滤液的总氮、总磷含量(总氮 $2.03 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,总磷 $0.045 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)。在总氮水平保持不变的情况下,用 KH_2PO_4 调节至培养基含磷水平分别为 $0.045 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (原液)、 $0.45 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $4.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,从而使培养基处于以磷为标准^[11]的中营养、富营养和超富营养状态。具体如表 1 所示。

表 1 实验采用的氮磷比及氮磷浓度
Table 1 Concentration of N and P and N/P ratio

指标	中营养	富营养	超富营养
P/ $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	0.045	0.45	4.5
N/P	45(高氮磷比)	4.5(中氮磷比)	0.45(低氮磷比)

每个梯度均设 3 个处理组,分别为铜绿微囊藻单独培养组(简称 M 组)、巨颤藻单独培养组(简称 O 组)、铜绿微囊藻和巨颤藻混合培养组(简称 MO 组)。每个处理设 3 个平行。

正式实验时,将经室内扩大培养的铜绿微囊藻和巨颤藻在 $5000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 转速下离心 5 min,去掉上清液,用湖水培养基稀释到实验所需浓度。各组铜绿微囊藻和巨颤藻的初始接种密度均设置为 $1 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{mL}^{-1}$ 。在容积为 5000 mL 玻璃广口瓶中配制培养液 4000 mL,然后置于光照恒温培养箱内培养。在培养过程中,每日用孔径为 $0.45 \mu\text{m}$ 的针式滤器从各试验组中取水,用于测定氮、磷浓度,并用 NaNO_3 、 KH_2PO_4 和过滤后的湖水补足,保持氮、磷、水至初始水平。

1.3 细胞计数

自实验开始后每 24 h 计数藻类数量。藻类计数用 0.1 mL 浮游植物计数框在 10×40 倍显微镜下进行。每次观察 100 个视野,每个样品计数两片,取其平均值作为该样品的最终结果(若两片计数结果相差

15%以上,则进行第三片计数,取其中个数相近的两片的平均值)。当所有藻类生物量均出现负增长时试验结束,藻类出现负增长前 1 d 的生物量即为该种藻类的最大现存量。

1.4 数据整理

1.4.1 比生长速率

根据藻液细胞浓度计算比生长速率。比生长速率的计算方法为:

$$\mu_n = \frac{\ln N_n - \ln N_{n-1}}{t_n - t_{n-1}} \quad (1)$$

式中: μ_n 为第 n d 的比生长速率; N_n 为第 n d 的细胞浓度(cells·L⁻¹); N_{n-1} 为第 $n-1$ d 的细胞浓度(cells·L⁻¹); t_n 为对应于 N_n 的培养天数; t_{n-1} 为对应于 N_{n-1} 的培养天数。

同时,将藻类从试验开始至生物量达最大现存量这一时间段内的比生长速率的平均值定义为藻类的平均比生长速率(μ),用于比较藻类生长速率的大小。

1.4.2 生长曲线拟合

以逻辑斯谛方程拟合藻类的增长过程。首先进行参数估计,以每个处理组的最大生物量($N_{\max}$)作为各自的 K 估计值。应用逻辑斯谛方程的对数形式(式 2),以最小二乘法进行回归分析,获得该方程的截距和斜率作为 a 和 r 的估计值。

$$\ln \frac{K-N}{N} = a - rt \quad (2)$$

式中: N 为藻类生物量; K 为最大生物量; r 为内禀增长率; t 为培养时间。

1.4.3 竞争抑制参数的计算

利用 Lotka-Volterra 竞争模型的差分形式(式 3、4)计算竞争抑制参数。

$$\frac{N_{on} - N_{on-1}}{t_n - t_{n-1}} = \frac{r_o N_{on-1} (K_o - N_{on-1} - \alpha N_{mn-1})}{K_o} \quad (3)$$

$$\frac{N_{mn} - N_{mn-1}}{t_n - t_{n-1}} = \frac{r_m N_{mn-1} (K_m - N_{mn-1} - \beta N_{on-1})}{K_m} \quad (4)$$

式中: N_{on} 和 N_{mn} 分别为混合培养中的颤藻和微囊藻在时间 t_n 时的数量($\times 10^4$ cells·mL⁻¹); N_{on-1} 和 N_{mn-1} 分别为混合培养中颤藻和微囊藻在时间 t_{n-1} 时的数量($\times 10^4$ cells·mL⁻¹); r_o 和 r_m 分别为颤藻和微囊藻的内禀增长率(由单种培养经回归计算获得); K_o 和 K_m 分别为颤藻和微囊藻的最大环境容量(由单种培养获得); α 和 β 分别为混合培养中微囊藻对颤藻和颤藻对微囊藻的竞争抑制参数。

应用上述公式计算混合培养藻类的增长曲线在拐点以后至达到最大环境容量时间段内每一单位时

间的所有竞争抑制参数,取其平均值作为该种藻类对另一种藻类的竞争抑制参数估计值^[12]。

参照逻辑斯谛方程,藻类的增长有一个从正加速到负加速的过程,即在增长曲线的拐点之后,藻类的增长过程减缓并逐渐趋于稳定在一个水平上。生物生长拐点的生物学意义是生物个体从自由的快速增长阶段转入相互抑制的生长阶段,也即密度制约的起始点(setting point)或抑制起始点^[12]。因此,藻类增长曲线的拐点就是抑制起始点,即逻辑斯谛方程二阶导数等于零的时间 t_p 值,这时 $N=K/2$, $t_p=\alpha/r$ ^[12], t_p 对 α/r 取整数^[13]。

1.5 统计分析

采用单因素方差分析对数据进行统计处理,并用 t 检验法对回归方程进行回归显著性检验; $P<0.05$ 时差异显著。

2 结果与分析

2.1 不同氮磷比下微囊藻和颤藻的生长情况

不同氮磷比下,微囊藻和颤藻的最大生物量各不相同(图 1)。统计分析表明,无论是在纯培养还是在混合培养体系中,氮磷比对两种藻类的最大生物量均产生显著影响。纯培养体系中,微囊藻在中、低氮磷比下的最大生物量显著($P<0.05$)大于高氮磷比下的最大生物量,而中低氮磷比下的最大生物量差异不显著($P>0.05$);在相同培养时间下,微囊藻的生物量均表现为中、低氮磷比>高氮磷比。纯培养体系中颤藻的最大生物量随氮磷比的降低而增加,各氮磷比下的最大生物量均差异显著($P<0.05$);且在相同培养时间下,颤藻的生物量均表现为低氮磷比>中氮磷比>高氮磷比。混合培养体系中,微囊藻的最大生物量表现为:中氮磷比>高氮磷比>低氮磷比,且 3 种氮磷比之间的最大生物量差异显著($P<0.05$),同时,在相同培养时间下的微囊藻生物量也基本表现为中氮磷比>高氮磷比>低氮磷比。混合培养体系中颤藻的最大生物量随氮磷比的降低而显著($P<0.05$)增加,且在相同培养时间下,颤藻的生物量表现为低氮磷比>中氮磷比>高氮磷比,这与纯培养体系相同。

由表 2 可见,氮磷比能够对两种藻类的平均比生长速率产生影响。无论在纯培养还是混合培养下,颤藻的平均比生长速率均表现为:低氮磷比>中氮磷比>高氮磷比;微囊藻的平均比生长速率则均表现为:中氮磷比>低氮磷比>高氮磷比。纯培养体系中,微囊藻和颤藻在不同氮磷比下的生长曲线基本符合 S 型生

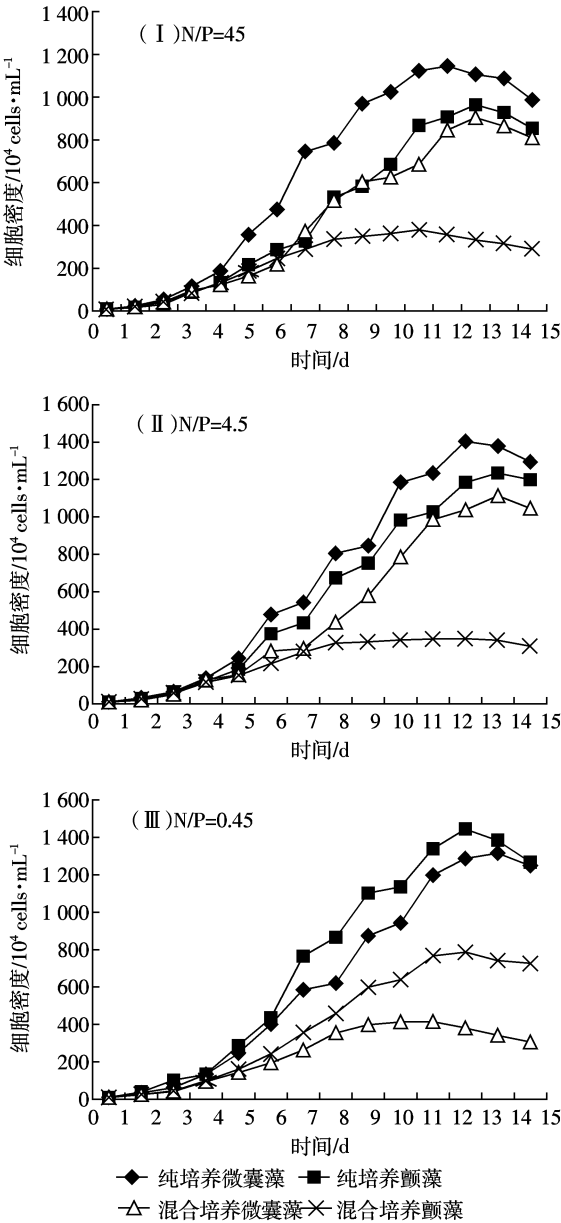


图 1 不同氮磷比微囊藻和颤藻纯培养组及混合培养组的生长曲线

Figure 1 The growth curves of *M. aeruginosa* and *O. princeps* in co-culture and uni-culture systems at different N/P ratios

长曲线(图 1),说明不同氮磷比下,纯培养藻类的生长曲线均可用 Logistic 模型拟合,并可以根据 Logistic 方程计算拐点出现时间(表 3)。同时,为计算拐点出现时间,混合培养体系中的颤藻、微囊藻的生长也用 Logistic 方程进行了拟合,并由此得到各生长曲线的拐点出现时间(表 3)。

2.2 微囊藻对颤藻和颤藻对微囊藻的竞争抑制参数

以纯培养体系中拟合得到的 K 、 r 值和混合培养体系中微囊藻和颤藻的细胞数带入式(3)、(4),计算

表 2 不同氮磷比下颤藻、微囊藻的平均比生长速率

Table 2 Mean μ of *M. aeruginosa* and *O. princeps* at different N/P ratios

藻类名	氮磷比	比生长速率	
		纯培养	混合培养
微囊藻	N/P=45	0.39	0.35
	N/P=4.5	0.45	0.39
	N/P=0.45	0.41	0.37
颤藻	N/P=45	0.35	0.33
	N/P=4.5	0.40	0.35
	N/P=0.45	0.45	0.40

混合培养体系中微囊藻对颤藻以及颤藻对微囊藻的竞争抑制参数(表 4)。

从氮磷比对竞争抑制参数的影响来看(表 4),中氮磷比时微囊藻对颤藻的竞争抑制参数最大;颤藻对微囊藻的竞争抑制参数则是在低氮磷比时最大。试验条件下,中、高氮磷比时微囊藻对颤藻的竞争抑制参数(α)大于颤藻对微囊藻的竞争抑制参数(β),而低氮磷比时则相反。同时,由表 3 可见,混合培养体系在中、高氮磷比时,颤藻生长曲线拐点的出现时间较微囊藻的早,而在低氮磷比时则相反。

3 讨论

3.1 氮磷比对纯培养体系中铜绿微囊藻和颤藻生长的影响

影响水体浮游植物生长的环境因子很多,主要有营养盐、温度和光照^[14]。从本研究结果看,铜绿微囊藻在氮磷比为 4.5($P=0.45\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时的最大现存量较其他氮磷比下的高,说明铜绿微囊藻有一个最适生长磷浓度,而并非磷浓度越高生长越好。这一结果与许海等^[15]、张玮等^[16]以及朱伟等^[17]的报道基本一致。在试验所选的 3 个氮磷比下,颤藻的最大现存量随磷含量的升高而增加,说明在试验磷浓度范围内,磷浓度升高对颤藻的生长有利,同时也表明颤藻是一种耐污种类。

3.2 氮磷比对铜绿微囊藻和颤藻生长竞争的影响

竞争是塑造植物形态、生活史以及植物群落结构和动态的主要动力之一^[2-3]。一般来说,植物的生态位需求越接近,竞争也就越强烈^[3]。由于不同植物获得和利用资源能力的差异,使得资源可利用性在不同植物间有很大差别,导致植物对资源的竞争具有不对称性^[18-19],即多数情况下,种间、种内竞争总是存在强者和弱者。种间竞争的不对称程度与环境因素有

表 3 不同氮磷比下颤藻和微囊藻的逻辑斯谛模型拟合参数及拐点出现的时间

Table 3 Parameters of *M. aeruginosa* and *O. princeps* regression coefficients of Logistic model and the inflection points at different N/P ratios

	氮磷比	藻类名	$K/\times 10^4\text{ cells}\cdot\text{mL}^{-1}$	a	r	R^2	拐点出现时间/d
纯培养	N/P=45	微囊藻	1 145.6	4.44	0.701	0.984*	6.3(6)
		颤藻	964.7	4.34	0.568	0.981*	7.6(8)
	N/P=4.5	微囊藻	1 405.4	4.17	0.626	0.986*	6.7(7)
		颤藻	1 235.1	4.22	0.623	0.984*	6.8(7)
	N/P=0.45	微囊藻	1 316.3	4.30	0.661	0.968*	6.5(7)
		颤藻	1 445.2	4.04	0.641	0.988*	6.3(6)
混合培养	N/P=45	微囊藻	905.4	4.04	0.516	0.977*	7.8(8)
		颤藻	380.8	3.24	0.635	0.997*	5.1(5)
	N/P=4.5	微囊藻	1 113.5	4.30	0.601	0.975*	7.2(7)
		颤藻	349.5	3.41	0.828	0.992*	4.1(4)
	N/P=0.45	微囊藻	415.1	4.35	0.978	0.915*	4.4(4)
		颤藻	786.4	4.19	0.693	0.966*	6.0(6)

* 表示回归显著。

表 4 不同氮磷比下微囊藻和颤藻在拐点出现后的竞争抑制参数

Table 4 The inhibition parameters of *M. aeruginosa* and *O. princeps* after inflection point at different N/P ratios

时间/d	N/P=45		N/P=4.5		N/P=0.45	
	α	β	α	β	α	β
5	1.12					2.81
6	1.49		1.39		0.72	1.77
7	1.89		1.95	0.19	1.68	1.00
8	1.07	0.50	1.98	0.72	0.84	1.57
9	1.09	1.05	1.46	0.07	1.74	1.40
10	0.92	1.37	1.09	0.14	0.86	1.40
11	0.82	1.00	0.89	0.86	1.50	
		0.21		0.59		
		0.52				
平均	1.20	0.78	1.65	0.43	1.22	1.73

关,特别是各因素综合作用下的环境生产力^[3]。在有关环境因素对藻类种间竞争的影响方面,朱伟等^[17]研究了不同温度和营养盐质量浓度下,微囊藻和栅藻的种间竞争,结果表明,微囊藻在中营养水体中易成为优势种,在重富营养水体中不易成为优势种。这与本研究结果相同。

藻类种间抑制主要是通过竞争营养盐、光照等资源以及分泌克生物质而产生的抑制^[20]。陈德辉等^[13]认为,微藻间的相互抑制作用可由其竞争抑制参数来体现,并通过计算竞争抑制参数研究了铜绿微囊藻和斜生栅藻在混合培养体系中的竞争能力大小,结果表明,微囊藻对栅藻的抑制能力是栅藻对微囊藻抑制能力的 7 倍。从不同氮磷比下同一藻种竞争抑制参数的对比来看,在试验所设氮磷比下,微囊藻对颤藻的竞争抑制参数在中氮磷比时最大,分别是高氮磷比和低

氮磷比时的 1.38 倍和 1.35 倍;而颤藻对微囊藻的竞争抑制参数则在低氮磷比时最大,分别是高氮磷比和中氮磷比时的 2.22 倍和 4.02 倍。这种现象说明,氮磷比对藻类的竞争抑制参数能够产生较大影响,不同氮磷比能使相同的两种藻处于不同的竞争优势地位。从相同氮磷比条件下藻种间的竞争抑制参数对比来看,在中、高氮磷比下,微囊藻对颤藻的竞争抑制参数大于颤藻对微囊藻的竞争抑制参数,而在低氮磷比下则相反。有关微囊藻与其他藻类种间竞争的研究表明,微囊藻能分泌微囊藻毒素而使其在生物竞争中抑制对方生长,特别是微囊藻在资源竞争中处于劣势而生长缓慢时,主要是通过分泌微囊藻毒素及化感物质来抑制对方^[21];而且有关磷浓度对铜绿微囊藻产毒能力的研究显示,当正磷酸盐浓度小于 0.56 mg·L⁻¹ 时,微囊藻毒素含量随正磷酸盐浓度的升高而增大,当正磷

酸盐浓度大于 $0.69 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 微囊藻毒素含量急剧降低^[6]。这或许能在一定程度上可以用于说明为什么在高氮磷比($P=0.045 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)和中氮磷比($P=0.45 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)时微囊藻在竞争中处于优势, 而低氮磷比($P=4.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)时微囊藻在竞争中处于劣势。同时, 本试验中关于氮磷比对纯培养体系中铜绿微囊藻和颤藻生长影响的研究结果显示, 颤藻的生长速率随氮磷比的降低而增加; 而微囊藻有一个最适生长氮磷比, 且在低氮磷比时生长速率偏低。这也在一定程度上说明为什么微囊藻在低氮磷比(高磷)条件下处于竞争劣势。

从共培养体系中微囊藻和颤藻的拐点出现时间看, 在中、高氮磷比下, 颤藻的拐点出现时间均早于微囊藻, 而在低氮磷比下则相反。生物生长拐点的生物学意义是生物个体从自由的快速增长阶段转入相互抑制的生长阶段, 也即抑制起始点^[13]。上述现象说明在中、高氮磷比下颤藻的生长首先被抑制, 在竞争中可能会处于劣势; 而在低氮磷比下微囊藻的生长首先被抑制, 在竞争中可能会处于劣势。这与竞争抑制参数的研究结果一致。

3.3 不同氮磷比下铜绿微囊藻和颤藻的竞争结局

Lotka-Volterra 竞争模型中, 两物种(物种 1 和物种 2, α_{12} 代表物种 2 对物种 1 的竞争系数, α_{21} 代表物种 1 对物种 2 的竞争系数, K_1 和 K_2 分别为物种 1 和物种 2 的最大环境容量)的竞争结局有 4 种。

(1) 当 $1/K_1 < \alpha_{21}/K_2$ 且 $1/K_2 > \alpha_{12}/K_1$ 时, 说明物种 1 的种内竞争强度小于种间竞争强度, 物种 2 的种内竞争强度则大于种间竞争强度, 此时物种 1 占优势。

(2) 当 $1/K_2 < \alpha_{12}/K_1$ 且 $1/K_1 > \alpha_{21}/K_2$ 时, 说明物种 1 的种内竞争强度大于种间竞争强度, 物种 2 的种内竞争强度则小于种间竞争强度, 此时物种 2 占优势。

(3) 当 $1/K_1 < \alpha_{21}/K_2$ 且 $1/K_2 < \alpha_{12}/K_1$ 时, 说明物种 1 和物种 2 的种内竞争强度都小于种间竞争强度, 此时两物种不稳定共存。

(4) 当 $1/K_1 > \alpha_{21}/K_2$ 且 $1/K_2 > \alpha_{12}/K_1$ 时, 说明物种 1 和物种 2 的种内竞争强度都大于种间竞争强度, 此时两物种稳定共存。

本研究中, 中、高氮磷比时, 均表现为 $1/K_m < \alpha/K_o$ 。且 $1/K_o > \beta/K_m$; 低氮磷比时, 则表现为 $1/K_m < \alpha/K_o$ 。且 $1/K_o < \beta/K_m$, 说明中、高氮磷比时微囊藻在竞争中占优势, 低氮磷比时微囊藻和颤藻不稳定共存。

4 结论

在试验所设氮磷比下, 微囊藻在中氮磷比下的现

存量最大, 说明铜绿微囊藻有一个最适生长磷浓度, 而并非磷浓度越高生长越好。而颤藻无论在纯培养体系还是在混合培养体系中, 其最大现存量均随氮磷比的降低(磷浓度的升高)而增加, 说明在试验条件下, 低氮磷比对颤藻的生长有利, 同时也表明巨颤藻是一种耐污藻类。

氮磷比对藻类的竞争抑制参数能够产生显著影响, 中氮磷比时微囊藻对颤藻的竞争抑制参数最大; 而颤藻对微囊藻的竞争抑制参数则是在低氮磷比时最大。中、高氮磷比时微囊藻对颤藻的竞争抑制参数(α)大于颤藻对微囊藻的竞争抑制参数(β), 而低氮磷比时则相反。根据 Lotka-Volterra 竞争模型可知, 中、高氮磷比时微囊藻在竞争中占优势, 低氮磷比时微囊藻和颤藻不稳定共存。

参考文献:

- [1] 王 刚, 张大勇. 生物竞争理论[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1996: 1-70.
WANG Gang, ZHANG Da-yong. Theories of biological competition[M]. Xi'an: Shaanxi Science and Technology Publishing House, 1996: 1-70.
- [2] 李 博, 陈家宽, A. R. 沃金森. 植物竞争研究进展[J]. 植物学通报, 1998, 15(4): 18-29.
LI Bo, CHEN Jia-kuan. A literature review on plant competition[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1998, 15(4): 18-29.
- [3] 杜 峰, 梁宗锁, 胡丽娟. 植物竞争研究综述 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(4): 157-163.
DU Feng, LIANG Zong-suo, HU Li-juan. A review on plant competition [J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(4): 157-163.
- [4] 由希华, 王宗灵, 石晓勇, 等. 浮游植物种间竞争研究进展[J]. 海洋湖沼通报, 2007(4): 161-166.
YOU Xi-hua, WANG Zong-ling, SHI Xiao-yong, et al. Advances in the studies of phytoplankton interspecific competition[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2007(4): 161-166.
- [5] 储昭升, 金相灿, 庞 燕. 铜绿微囊藻和孟氏颤藻在富营养化湖泊中生长特征的模拟研究[J]. 环境科学学报, 2006, 26(11): 1815-1820.
CHU Zhao-sheng, JIN Xiang-can, PANG Yan. Growth characteristics of *Microcystis aeruginosa* and *Oscillatoria mougeotii* in eutrophic lakes: Simulation experiments[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2006, 26(11): 1815-1820.
- [6] Fujimoto N, Sudo R, Sugiura N, et al. Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N:P supply ratios and temperatures[J]. Limnology and Oceanography, 1997, 42: 250-256.
- [7] Coles JF, Jones RC. Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river[J]. Journal of Phycology, 2000, 36(1): 7-16.
- [8] Nikulina VN. Seasonal dynamics of phytoplankton in the inner Neva Estuary in the 1980s and 1990s[J]. Oceanologia, 2003, 45(1): 25-39.

- [9] 胡小贞, 金相灿, 储昭升, 等. 太湖铜绿微囊藻与四尾栅藻的光竞争及模拟优势过程初探[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(3):538-543.
HU Xiao-zhen, JIN Xiang-can, CHU Zhao-sheng, et al. Light competition between *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus quadricauda* from Taihu Lake and the dominance process simulation in microcosm[J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2005, 24(3):538-543.
- [10] 杨威, 孙凌, 袁有才, 等. 碱度水平对铜绿微囊藻和四尾栅藻生长和竞争的影响[J]. 农业环境科学学报, 2007, 26(4):1264-1268.
YANG Wei, SUN Ling, YUAN You-cai, et al. Effects of alkalinity on growth and competition of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus quadricauda*[J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2007, 26(4):1264-1268.
- [11] 舒金华. 我国湖泊富营养化程度评价方法的探讨[J]. 环境污染与防治, 1990, 12(5):2-7.
SHU Jin-hua. The assessment methodology for eutrophication level of lakes in China[J]. *Environmental Pollution & Control*, 1990, 12(5):2-7.
- [12] 茅华, 许海, 刘兆普, 等. 不同起始细胞数量对旋链角毛藻和中肋骨条藻种群竞争的影响[J]. 海洋环境科学, 2008, 27(5):458-461.
MAO Hua, XU Hai, LIU Zhao-pu, et al. Effect of initial cell density on population competition between *Skeletonema costatum* and *Chaetoceros curvisetus*[J]. *Marine Environmental Science*, 2008, 27(5):458-461.
- [13] 陈德辉, 刘永定, 袁峻峰, 等. 微囊藻和栅藻共培养实验及其竞争参数的计算[J]. 生态学报, 1999, 19(6):908-913.
CHEN De-hui, LIU Yong-ding, YUAN Jun-feng, et al. Experiments of mixed culture and calculation of competitive parameters between *Microcystis* (Cyanobacteria) and *Scenedesmus* (Green algae)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(6):908-913.
- [14] 林少君, 顾继光, 魏鹏, 等. 广东省公平水库与星湖生态特征的对比分析[J]. 生态学杂志, 2005, 24(7):773-779.
LIN Shao-jun, GU Ji-guang, WEI Peng, et al. Comparison of ecological characteristics between Gongping Reservoir and Xinh Lake, Guangdong Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(7):773-779.
- [15] 许海, 杨林章, 茅华, 等. 铜绿微囊藻、斜生栅藻生长的磷营养动力学特征[J]. 生态环境, 2006, 15(5):921-924.
XU Hai, YANG Lin-zhang, MAO Hua, et al. Dynamic studies on the effect of phosphorus on the growth of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus obliquus*[J]. *Ecology and Environment*, 2006, 15(5):921-924.
- [16] 张伟, 林一群, 郭定芳, 等. 不同氮、磷浓度对铜绿微囊藻生长、光合及产毒的影响[J]. 水生生物学报, 2006, 30(3):318-322.
ZHANG Wei, LIN Yi-qun, GUO Ding-fang, et al. Influence of different nitrogen and phosphorus concentrations on growth, photosynthesis and microcystin production of *Microcystis aeruginosa*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, 30(3):318-322.
- [17] 朱伟, 万蕾, 赵联芳. 不同温度和营养盐质量浓度条件下藻类的种间竞争规律[J]. 生态环境, 2008, 17(1):6-11.
ZHU Wei, WAN Lei, ZHAO Lian-fang. Interspecies competition rule of algae under different temperature and nutrient concentration condition[J]. *Ecology and Environment*, 2008, 17(1):6-11.
- [18] Shipley B, Keddy PA. Evaluating the evidence for competitive hierarchies in plant communities[J]. *Oikos*, 1994, 69:340-345.
- [19] Keddy P, Gaudet C, Fraser LH. Effects of low and high nutrients on the competitive hierarchy of 26 shoreline plants[J]. *Journal of Ecology*, 2000, 88(3):413-423.
- [20] 郑朔方, 杨苏文, 金相灿. 铜绿微囊藻生长的营养动力学[J]. 环境科学, 2005, 26(2):152-156.
ZHENG Shuo-fang, YANG Su-wen, JIN Xiang-can. Dynamic studies on the effect of nutrients on the growth of *Microcystis aeruginosa*[J]. *Environmental Science*, 2005, 26(2):152-156.
- [21] 郑忠明, 白培峰, 陆开宏, 等. 铜绿微囊藻和四尾栅藻在不同温度下的生长特性及竞争参数计算[J]. 水生生物学报, 2008, 32(5):721-727.
ZHENG Zhong-ming, BAI Pei-feng, LU Kai-hong, et al. Growth characteristics and competitive parameters of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus quadricauda* at different temperature[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, 32(5):721-727.