

doi: 10.13241/j.cnki.pmb.2018.06.001

• 基础研究 •

五种典型藻类对 C, N, P 吸收动力学分析及种间竞争模拟 *

汪翔^{1,2} 应轲臻² 宋俊廷^{1,2} 周进² 蔡中华^{2Δ}

(1 清华大学生命科学学院 北京 100084; 2 清华大学深圳研究生院 广东 深圳 518000)

摘要 目的: 获得五种典型藻类(甲藻属微小亚历山大藻(*Alexandrium minutum*)和锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*), 赤潮硅藻中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)以及绿藻属杜氏藻(*Dunaliella salina*)和青岛大扁藻(*Platymonas helgolandica tsingtaoensis*))对 C, N, P 营养的吸收动力学参数, 并利用经典藻类种间竞争模型, 构建一个藻类混合共存的生态平衡体系, 揭示藻类种间竞争规律, 为赤潮爆发机制和预测的研究提供一个新思路。**方法:** 监测批次培养过程中藻体的生长规律以及培养基中 C, N, P 营养的消耗, 计算出藻类营养吸收动力学参数, 将参数代入 Huisman-Weissing 竞争模型, 模拟藻类种间竞争。**结果:** (1) 在单独培养条件下, 杜氏藻具有最高的比生长率(0.834 d^{-1})和最大细胞浓度($3.4 \times 10^6\text{ cells/mL}$), 锥状斯氏藻和微小亚历山大藻的比生长率 μ 和最大细胞浓度与其它三种藻相比均明显偏低, $p < 0.01$; (2) 随着环境总碳浓度从 5 mM 提高到 20 mM, 五种藻的比生长率和最大细胞浓度均显著上升, 其中杜氏藻和青岛大扁藻对 C 浓度改变的响应更加敏感; (3) 杜氏藻和中肋骨条藻理论最大比生长率(μ_{max})明显高于其它三种藻类, 锥状斯氏藻和微小亚历山大藻对 C, N, P 营养盐的需求量相比于其它三种藻明显偏高, $p < 0.01$; (4) 藻类共生平衡系统中, N 营养添加有利于杜氏藻和中肋骨条藻发挥更好的种间竞争优势, P 营养添加有利于微小亚历山大藻和锥状斯氏藻发挥种间竞争优势;**结论:** 不同环境条件下, 五种藻类最大比生长速率 μ_{max} 和营养吸收半饱和常数 K_s 直接影响它们的种间竞争能力, 基于藻类动力学参数的种间竞争模型为赤潮爆发机制和预测的研究提供一个新思路。

关键词: 赤潮; 赤潮藻种; 营养吸收动力学; 比生长率

中图分类号: Q-33; Q949.2 文献标识码: A 文章编号: 1673-6273(2018)06-1001-07

The Investigation on C, N, P Nutrient Consumption Kinetics and Simulated Inter-specific Competition of Five Typical Microalgal Species*

WANG Xiang^{1,2}, YING Ke-zhen², SONG Jun-ting^{1,2}, ZHOU Jin², CAI Zhong-hua^{2Δ}

(1 School of life science, Tsinghua University, Beijing, 100084, China;

2 Graduated School at Shenzhen, Tsinghua University, Shenzhen, Guangdong, 518000, China)

ABSTRACT Objective: In this study, two dinoflagellate species (*Alexandrium minutum*, *Scrippsiella trochoidea*), one diatom species (*Skeletonema costatum*), and two green algae (*Dunaliella salina*, *Platymonas helgolandica tsingtaoensis*) are selected as the experimental subjects to obtain their main kinetic parameters for carbon, nitrogen and phosphorous absorption, and then we build a coexisting balanced system for several algae by the typical algal inter-species competition model, from which the rules of algal inter-species competition are revealed, providing a new thinking for the study of the mechanism and prediction of algae bloom. **Methods:** By adding different concentrations of nutrients into the ecosystem, the breakage of the eco-balance as well as the formation of a new balance were simulated to study the impact of the sudden changes in nutrient concentrations on the competitive relations among those species. **Results:** (1) in the single batch culture, *Dunaliella salina* achieved the highest cell concentration ($3.4 \times 10^6\text{ cells/mL}$) and the maximum specific growth rate (0.834 d^{-1}), while *Alexandrium minutum* and *Scrippsiella trochoidea* presented a relatively lower level of growth; (2) Both the specific growth rate and the highest cell counts for each species were found increased with carbon concentration. Both *Dunaliella salina* and *Platymonas helgolandica tsingtaoensis* demonstrated a higher sensitivity to the changes in carbon concentration; (3) according to the kinetics analysis, the maximum specific growth rate for either *Dunaliella salina* or *Skeletonema costatum* was significantly higher than the other species. Both *Alexandrium minutum* and *Scrippsiella trochoidea* showed the greater saturation constants for carbon, nitrogen and phosphorus compared to the others; (4) additional nitrogen injection brought competitive advantages to *Dunaliella salina* and *Skeletonema costatum*, while adding phosphorus to the system was found beneficial to the competition of *Alexandrium minutum* and *Scrippsiella trochoidea*. **Conclusions:** The maximum specific growth rate and K_s of five algae

* 基金项目: 国家自然科学基金项目(41741015); 深圳市科技创新委计划(JCYJ20150831192329178, KQJSCX20160226190419); 中国博士后科学基金项目(2017M610916)

作者简介: 汪翔(1991-), 男, 硕士, 主要研究方向: 海洋藻类, 电话: 0755-26036359/15327133640, E-mail: 784661857@qq.com

Δ 通讯作者: 蔡中华, 教授, 博士, E-mail: caizh@sz.tsinghua.edu.cn

(收稿日期: 2017-06-16 接受日期: 2017-07-10)

can directly affect their inter-species competition under different environmental conditions. The inter-species competition model based on nutrient consumption kinetics provides the mechanism and forecasting of algae blooms with a new thinking.

Key words: Algal bloom; Algal bloom species; Nutrient consumption kinetics; Specific growth rate

Chinese Library Classification(CLC): Q33; Q949.2 **Document code:** A

Article ID: 1673-6273(2018)06-1001-07

前言

生物多样性指数是评判一个生态系统的重要参数^[1]。近年来,世界范围内赤潮频发给海洋生态和人类生产生活带来了巨大威胁^[2]。赤潮问题已经成为一个全球性议题。越来越多的科学家将研究的重点投向有关赤潮形成机制,防治以及赤潮爆发预测上来^[3]。目前,赤潮一般被认为是外界环境因素变化导致水体生态平衡被破坏,单一藻类大量增殖从而使得生态位紊乱的生物学现象^[4]。由于海洋生态中生物和环境因素复杂多变,目前,关于赤潮爆发的成因一直没有定论^[5-7],因此,如何有效的进行赤潮治理和预测一直面临诸多挑战^[8-10]。

营养作为藻类生长繁殖的物质基础,普遍被认为是研究赤潮爆发的重要方向,越来越多的研究表明,水体中富营养程度与赤潮的爆发存在直接关系^[10-13]。从生态学平衡角度来看,赤潮的爆发可以看成是在一个稳定的多种藻体彼此竞争,交替式生长的平衡体系(湖泊,海洋)中,某些外界因素(温度,光照,营养等)突然改变,对平衡体系产生扰动,从而使得那些更适应当前环境改变的藻类通过竞争优势从藻类种群中脱颖而出,成为优势种,从而形成的一种单个藻种占主导生态位的生态学现象^[14-16]。目前,对于赤潮的治理主要集中在营养的控制,试图从源头上断绝赤潮藻种生长所需的必要条件。这表明赤潮的防治不仅要降低赤潮藻种的生物量,还要从赤潮藻种爆发的各个阶段严格控制赤潮藻种的相对竞争优势,才能降低赤潮爆发的几率。

本文从藻类的营养动力学和种间竞争两个方面入手,在实验室条件下通过藻类培养过程监测,获得相关营养动力学参数并加以分析,结合相关藻类种间竞争模型,试图模拟自然海洋环境建立一个多种藻类稳定共生的体系,在此体系中,各个藻种之间保持相对恒定的生长竞争能力(无优势藻种产生),然后在此基础上,通过模拟添加相应营养元素,以此探究不同营养元素对各藻种间竞争的影响,希望能深入探究藻类之间的竞争策略,为赤潮爆发的关键性影响因子的寻找以及赤潮爆发的预测和治理奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 藻种与培养基

本实验采用的五种常见藻种:微小亚历山大藻(*Alexandrium minutum*),锥状斯氏藻(*Scrippsiella trochoidea*),中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*),杜氏藻(*Dunaliella salina*),青岛大扁藻(*Platymonas helgolandica tsingtaoensis*)均来自中国科学院水生生物研究所淡水藻种库(Freshwater Algae Culture Collection at the Institute of Hydrobiology, FACHB)。本实验培养基为 f/2 培养基,培养基配方如下:NaNO₃, NaH₂PO₄·H₂O, Na₂SiO₃, EDTANa₂, FeCl₃·6H₂O, CuSO₄·5H₂O, ZnSO₄·7H₂O, CoCl₂·6H₂O, MnCl₂·4H₂O, Na₂MoO₄·4H₂O, 维生素 B₁, 维生素 B₁₂, 生物素。实

验过程中为保证培养基中的营养成分不被高压灭菌条件所破坏,采用 0.22 μm 孔径微孔滤膜过滤除菌。

1.2 藻类生物量测定

本实验采用经典的血球计数板法进行细胞计数,取 1 mL 取样藻液,加入 10 μL 鲁格氏液将藻细胞杀死并染色,然后取约 50 μL 染色藻液置于血球计数板上,盖上盖玻片,在光学显微镜下计数。

1.3 培养基中 C, N, P(总碳, NO₃⁻, PO₄³⁻, 下文同)含量测定

氮(NO₃⁻),磷(PO₄³⁻)测定分别采用镉柱还原法和磷钼蓝法(国家海洋局,2007),采用间断化学分析仪(德国 DeChem-Tech/Cleverchem380)进行测定,显色剂配置参照国标法(海洋监测规范,2003);碳(总碳,包括所有形式碳元素)含量测定采用监测 pH 的方法间接换算。培养基中起始 C, N, P 浓度分别为:5 mM/L, 12.5 mg/L, 1 mg/L。N, P 测定时每次取样 2 mL,过滤除去藻细胞进行监测。

1.4 数据分析

比生长速率的计算:

比增长率计算公式参考文献进行^[17]:

$$\mu = (\ln N_2 - \ln N_1) / (t_2 - t_1)$$

其中,μ 表示比增长率(d⁻¹), t 表示培养天数(d), N₁, N₂ 分别表示在培养 t₁, t₂ 天后的细胞浓度(cells/mL),取对数期的平均比增长率作为该营养浓度下的比增长率。

半饱和和常数的计算:

营养浓度对藻类比增长率的影响可用 Monod 方程^[18]描述,即:

$$\mu = C_s \cdot \mu_{\max} / (K_s + C_s)$$

式中, C_s 为某一限制性营养的浓度, μ 为在该浓度下的比增长率, μ_{max} 为最大比增长率, K_s 为半饱和常数,即当比增长率达到最大比增长率的一半 μ_{max}/2 时所需要的营养浓度。参照 Hanes-Woolf 方法^[20]将 Monod 方程整理成:

$$C_s/\mu = C_s/\mu_{\max} + K_s/\mu_{\max}$$

令 y=C_s/μ, x=C_s, 以最小二乘法对上述方程进行线性回归分析,求出斜率 1/μ_{max} 和截据 K_s/μ_{max}。斜率的倒数即为最大比增长率 μ_{max},斜率的倒数与截据的乘积即为半饱和常数 K_s。

2 结果

2.1 五种藻类对 C, N, P 营养吸收同化率分析

空白对照组中 N 含量虽然在第 8, 10 天有明显下降(从 12.1 mg/L 到 10.3 mg/L, 下降 17.5%)(图 1),但之后又恢复到与起始值同一水平(11.8 mg/L),在整个检测过程中,我们可以认为不添加藻种的静置培养基中 N 含量基本稳定,因此,我们就认为培养基中 N 的减少量即为藻体对 N 元素的同化量。然而,在不添加藻种的空白对照组中, P 含量从培养开始就出现大幅度下降的变化(第 1 天 0.97 mg/L 到第 6 天 0.43 mg/L,下

降 126%),之后迅速上升(第 10 天 0.62 mg/L,上升 30.6%),这表明前期 f/2 培养基中有很大大一部 P 的下降并不是由于藻体对 P 的同化吸收造成,结合 P 的化学特性,水体存在多种化合形态磷,活性磷是能够直接被藻类同化利用的形式,但活性磷极

其不稳定,可与水体中多种金属离子,络合物以及某些有机物结合形成不溶物质沉降到底层,所以在计算藻类对 P 的同化吸收时要考虑磷酸根的沉降作用(扣除空白对照)。

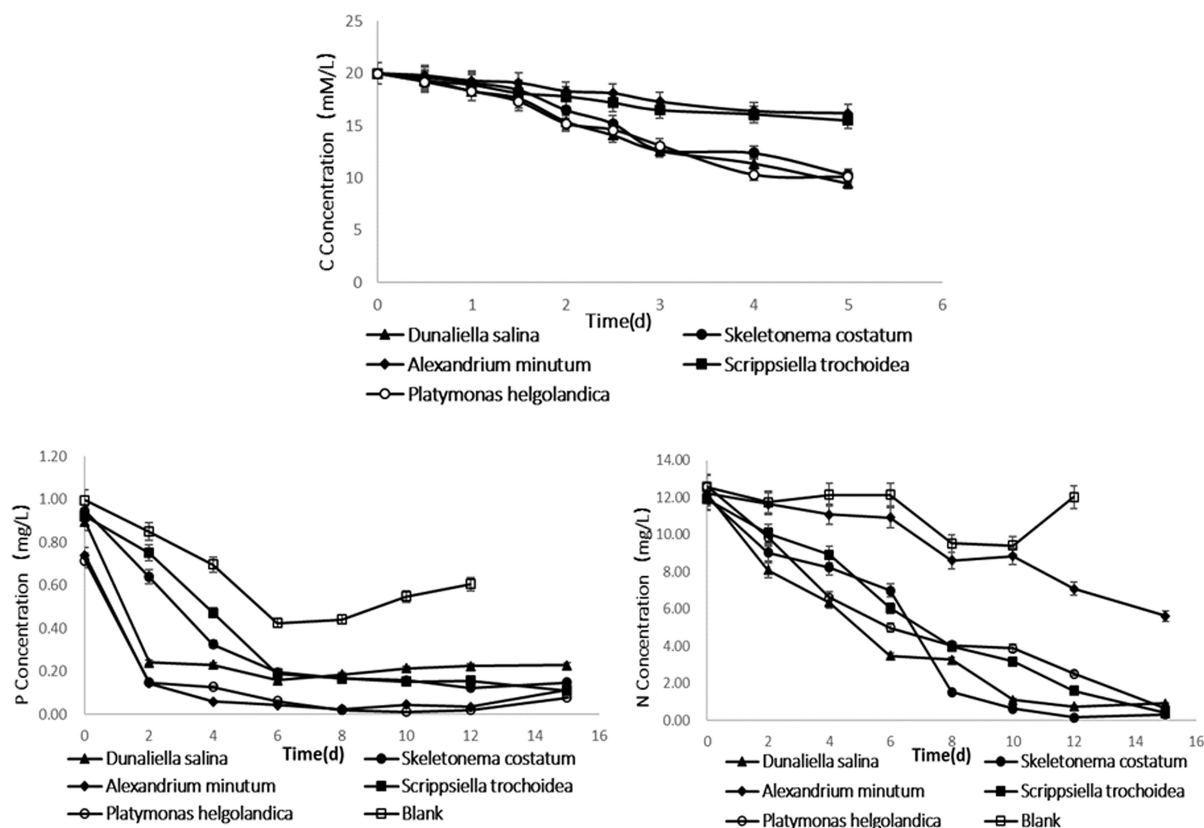


图 1 培养体系中 C, N, P 含量变化趋势

Fig.1 Variation trend of C, N, P concentration in culture medium

由表 1 中可以看出,五种藻类对 C, N, P 营养的吸收同化系数相差较大。对于 C 营养,锥状斯氏藻的吸收同化率最高,达到 $9.31 \times 10^{-4}(\text{mg}/10000 \text{ cells})$,杜氏藻最低,仅为 3.05×10^{-5} ,二者相差 30 倍,在同等培养条件下,五种藻类生长达到相同细胞浓度对于碳源的需求从高到底依次为:锥状斯氏藻,微小亚历山大藻,青岛大扁藻,中肋骨条藻,杜氏藻;对于 P 营养,锥状斯氏藻的吸收同化率最高,为 $7.8 \times 10^{-6}(\text{mg}/10000 \text{ cells})$,中肋骨条藻最低,为 $2 \times 10^{-7}(\text{mg}/10000 \text{ cells})$,二者相差 35 倍,五种藻类生长达到相同细胞浓度对于磷源的需求从高到底依次为:锥状斯氏藻,微小亚历山大藻,杜氏藻,中肋骨条藻,青岛大扁藻;对于 N

营养,锥状斯氏藻的同化吸收率最高,达 $6.2 \times 10^{-4}(\text{mg}/10000 \text{ cells})$,杜氏藻最低,为 $2.8 \times 10^{-5}(\text{mg}/10000 \text{ cells})$,相差 20 倍,同等条件下,五种藻类生长达到相同细胞浓度对于氮源的需求从高到底依次为:锥状斯氏藻,微小亚历山大藻,青岛大扁藻,中肋骨条藻,杜氏藻;因此,锥状斯氏藻对 C, N, P 营养的需求量均为最高,中肋骨条藻对 P 的需求量最低,杜氏藻对 N 和 C 的需求量最低。

2.2 不同碳浓度和盐度梯度下五种藻的生长规律

从单种藻类角度来分析,随着碳浓度的上升,五种藻均表现出更好的生长状况,比生长率和最大细胞浓度均表现升高的

表 1 五种藻类对 C, N, P 吸收同化率

Table 1 The absorption to C, N, P of the five algae

Species	P Assimilation (mg/10000cells)	N Assimilation (mg/10000cells)	C Assimilation (mg/10000cells)
<i>Dunaliella salina</i>	4E-7	2.8E-5	3.05E-5
<i>Skeletonema costatum</i>	2E-7	8.7E-5	4.65E-5
<i>Alexandrium minutum</i>	5.4E-6	3E-4	7.83E-4
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	7.8E-6	6.2E-4	9.31E-4
<i>Platymonas helgolandica</i>	1.6E-6	9E-5	1.89E-4

趋势。综合上述五种藻对于 C 梯度的响应效果。我们发现青岛大扁藻的最大细胞浓度变化最大, 从 11.8×10^4 cells/mL 上升到 35.4×10^4 cells/mL, 几乎提高 3 倍, 杜氏藻最大细胞浓度也提高两倍, 其它三种藻(中肋骨条藻, 微小亚历山大藻, 锥状斯氏藻)的提升效果相对较小, 五种藻类相应的比增长率也随着碳浓度的增加而上升, 但变化的幅度不大。

在相同碳源浓度下, 五种藻类生长状况随着培养基盐度的变化而改变, 其中, 杜氏藻在 10 mM 碳浓度条件下当盐度从 15‰ 提高到 30‰ 时, 其比生长率由 0.48 d^{-1} 上升到 0.63 d^{-1} , 最大藻细胞浓度也由 8.1×10^5 cells/mL 上升到 1.3×10^6 cells/mL;

锥状斯氏藻在 20 mM 碳浓度条件下当盐度从 15‰ 提高到 30‰ 时, 其比生长率由 0.23 d^{-1} 上升到 0.38 d^{-1} , 最大藻细胞浓度也由 1.3×10^4 cells/mL 上升到 2.2×10^4 cells/mL, 然而, 微小亚历山大藻在盐度从 15‰ 提高到 30‰ 时, 无论在何种碳源浓度下, 其比生长率和最大细胞浓度均有所下降, 如在 20 mM 碳浓度下, 其比生长率由 0.35 d^{-1} 下降到 0.28 d^{-1} , 最大藻细胞浓度也由 1.6×10^4 cells/mL 下降到 1.3×10^4 cells/mL。因此, 培养基盐度的提高对杜氏藻, 中肋骨条藻, 锥状斯氏藻和青岛大扁藻的生长状态(比生长率, 最大藻细胞浓度)都有提升作用, 而微小亚历山大藻却在低盐度(15‰)条件下具有更好的生长状态。

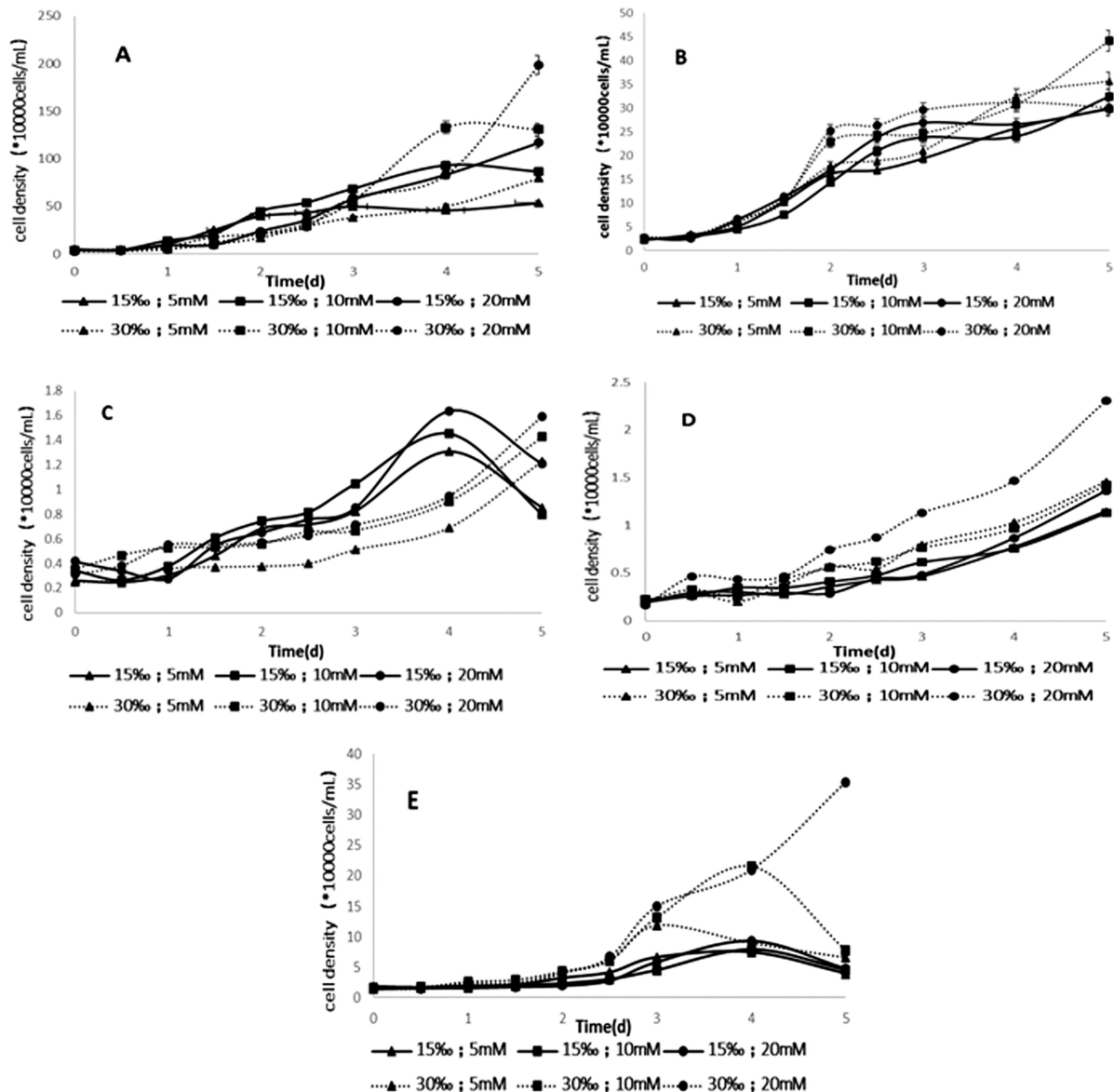


图2 不同 C 浓度和盐度条件下五种藻类生长曲线。其中 A: 杜氏藻; B: 中肋骨条藻; C: 微小亚历山大藻; D: 锥状斯氏藻; E: 青岛大扁藻。

Fig.2 Growth curve of five algae under different C concentration and salinity. A: *Dunalialla salina*; B: *Skeletonema costatum*; C: *Alexandrium minutum*; D: *Scrippsiella trochoidea*; E: *Platymonas helgolandica*.

2.3 五种藻类对 C, N, P 营养的 $\mu_{\max}$ 和 K_s 分析

当盐度发生改变时, 每种藻对 C, N, P 的半饱和常数 K_s 和最大藻细胞浓度 $\mu_{\max}$ 均会发生改变。根据表 2 和表 3, 在 N 限制下, 微小亚历山大藻的 $\mu_{\max}$ 随着盐度提高(15‰到 30‰)从 1.42 d^{-1} 降低为 1.26 d^{-1} , K_s 从 13.52 mg/L 升高到 15.13

mg/L; 中肋骨条藻的 $\mu_{\max}$ 随着盐度提高从 2.03 d^{-1} 降低为 1.91 d^{-1} , K_s 从 22.37 mg/L 下降到 20.56 mg/L ; 青岛大扁藻的 $\mu_{\max}$ 随着盐度提高从 1.85 d^{-1} 降低为 1.92 d^{-1} , K_s 从 10.57 mg/L 升高到 11.15 mg/L , 经统计学分析发现, 在同一营养限制条件下, 不同藻类的 $\mu_{\max}$ 与盐度变化呈现负相关关系($r=-0.24$), 半饱和常

数 K_s 与盐度呈现极低程度的正相关关系($r=0.013$)。对单个藻种而言,在不同营养限制条件下的 K_s 有较大差异,中肋骨条藻在 C, N, P 限制下的 K_s 分别为 0.63 mg/L, 20.56 mg/L, 1.08 mg/L,但 $\mu_{\max}$ 却保持在相近水平(2.21 d⁻¹, 1.91 d⁻¹, 2.11 d⁻¹; $p>0.05$);锥状斯氏藻在 C,N,P 限制下的 $\mu_{\max}$ 分别为 1.29 d⁻¹, 1.31 d⁻¹, 1.28 d⁻¹,基本保持同一水平($p>0.05$)。从藻种间对比而言,各藻

种在同种条件下所对应的 $\mu_{\max}$ 和 K_s 相差较大($p<0.01$)。由表 3 分析可知,在 30 ‰盐度条件下,青岛大扁藻对 C 的依赖性(K_s)最强,中肋骨条藻对 N 的依赖性最强,而杜氏藻对 P 的依赖性最强;同理,微小亚历山大藻对 C,P 的依赖性最低,杜氏藻对 N 的依赖性最低。

表 2 五种藻在 15 ‰盐度下对 C,N,P 的 $\mu_{\max}$ 和 K_s Table 2 The $\mu_{\max}$ and K_s for C, N, P of five algae under 15 ‰ salinity

Species	C		N		P	
	$\mu_{\max}$	K_s	$\mu_{\max}$	K_s	$\mu_{\max}$	K_s
<i>Dunaliella salina</i>	1.91	0.53	1.95	6.21	1.84	1.27
<i>Skeletonema costatum</i>	1.98	0.57	2.03	22.37	2.15	1.13
<i>Alexandrium minutum</i>	1.19	0.27	1.42	13.52	1.34	0.31
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	1.18	0.33	1.37	17.58	1.32	0.53
<i>Platymonas helgolandica</i>	1.97	0.8	1.85	10.57	2.03	0.88

表 3 五种藻在 30 ‰盐度下对 C, N, P 的 $\mu_{\max}$ 和 K_s Table 3 The $\mu_{\max}$ and K_s for C, N, P of five algae under 30 ‰ salinity

Species	C		N		P	
	$\mu_{\max}$	K_s	$\mu_{\max}$	K_s	$\mu_{\max}$	K_s
<i>Dunaliella salina</i>	2.03	0.50	2.14	7.31	1.99	1.35
<i>Skeletonema costatum</i>	2.21	0.63	1.91	20.56	2.11	1.08
<i>Alexandrium minutum</i>	1.24	0.21	1.26	15.13	1.21	0.34
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	1.29	0.35	1.31	19.23	1.28	0.48
<i>Platymonas helgolandica</i>	2.05	0.85	1.92	11.15	2.11	0.84

2.4 基于模型的种间竞争模拟

1999 年 Huisman 和 Weissing 从生物对环境中自然资源的竞争利用角度出发,建立了 Huisman-Weissing 模型,该模型是一个多物种多资源条件下的种间竞争模型,因此具有很广泛的适用性,该模型用公式表示如下:

$$\mu_i(R_1, \dots, R_k) = \min\left(\frac{r_i R_1}{K_{i1} + R_1}, \dots, \frac{r_i R_k}{K_{ik} + R_k}\right)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(\mu_i(R_1, \dots, R_k) - m_i) \quad i = 1, \dots, n$$

$$\frac{dR_j}{dt} = D(S_j - R_j) - \sum_{i=1}^n c_{ji} \mu_i(R_1, \dots, R_k) N_i \quad j = 1, \dots, k$$

其中, i :物种; j :资源; N :生物量; μ :比增长率; m :死亡率; S :输入的资源浓度; R :培养基中资源浓度; c_{ji} 物种 i 对资源 j 的同化量; r :最大比增长率; K :半饱和常数。

我们将五种藻对于 C, N, P 营养的动力学参数代入上述模型,此时 $i=3, j=3$,取死亡率 m 为一常数,用 MATLAB 建立一个基于该模型的五物种三因素的种间竞争模型。此时,我们可以设置的参数就有两类:三因素 C, N, P 的起始浓度;五物种的起始密度。同时我们还可以通过在 MATLAB 模型通路中加入新组件的方式模拟营养因素脉冲对平衡体系产生冲击。

我们以自然环境下的 C, N, P 浓度水平作为参考,取 C 浓度为 20 mg/L, N 浓度为 5 mg/L, P 浓度 0.5mg/L,另外,五种藻

的起始细胞浓度均为 1000 cells/mL,我们将这些参数结合上文表格中 $\mu_{\max}$ 和 K_s 得到图 3 中所示 A 图,此时,随着培养时间的延长,五种藻处于一种相对平衡状态,各藻种间细胞浓度维持在一个稳定水平,并没有优势藻种的形成,B 图表示,在培养进行的第十天,给系统一个持续时间为 5 天,N 含量为 5 mg/L 的营养脉冲,发现杜氏藻和中肋骨条藻细胞浓度迅速上升,形成波峰,其中杜氏藻波峰更加明显。图 C 表示,在稳定的模型系统中添加一个持续时间为 5 天,P 含量为 0.5 mg/L 的营养脉冲,发现除锥状斯氏藻以外,其它四种藻细胞浓度上升,形成波峰,其中青岛大扁藻的响应更加敏感。图 D 表示在添加 5 天,C 含量为 20 mg/L 营养脉冲后,微小亚历山大藻和杜氏藻细胞浓度增加,但杜氏藻的增幅非常有限,微小亚历山大藻的响应更加迅速。

在自然水体中,各种藻类保持一个此消彼长的竞争平衡状态,为了更好模拟这种状态,我们选取三种藻杜氏藻,中肋骨条藻,青岛大扁藻的动力学参数结合 Huisman-Weissing 模型获得三种藻混合共生图(图 4)。A 表示在 C 浓度为 20 mg/L, N 浓度为 5 mg/L, P 浓度 0.5 mg/L,不添加营养脉冲的情况下,三种藻类细胞浓度处于震荡平衡状态,此时,某种藻类大量增殖导致相应关键营养大量消耗,该营养就成为系统中限制性因子,对该营养不敏感的藻类就会产生竞争优势,细胞浓度上升,这种条件下,三种藻类细胞浓度循环交替上升,使得系统中不会产

生绝对优势藻种,三种藻只会产生阶段式竞争优势,始终保持相对稳定状态。由图 5 可知,在分别添加起始量的 C, N, P 营养脉冲后,系统中青岛大扁藻,中肋骨条藻,杜氏藻分别产生种间

竞争优势,细胞浓度急剧上升,相应的其它藻类处于竞争劣势,细胞浓度迅速下降。

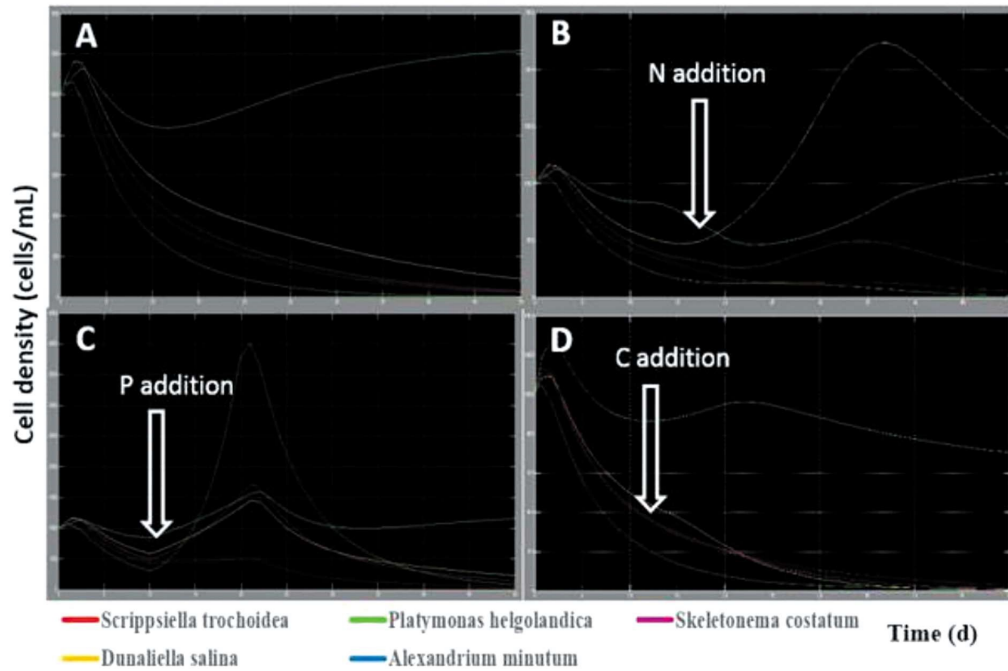


图 3 五种藻在 C, N, P 三因素条件下的种间竞争模拟图

Fig.3 The map of simulated inter-specific competition for five algae under three factors(C, N, P)

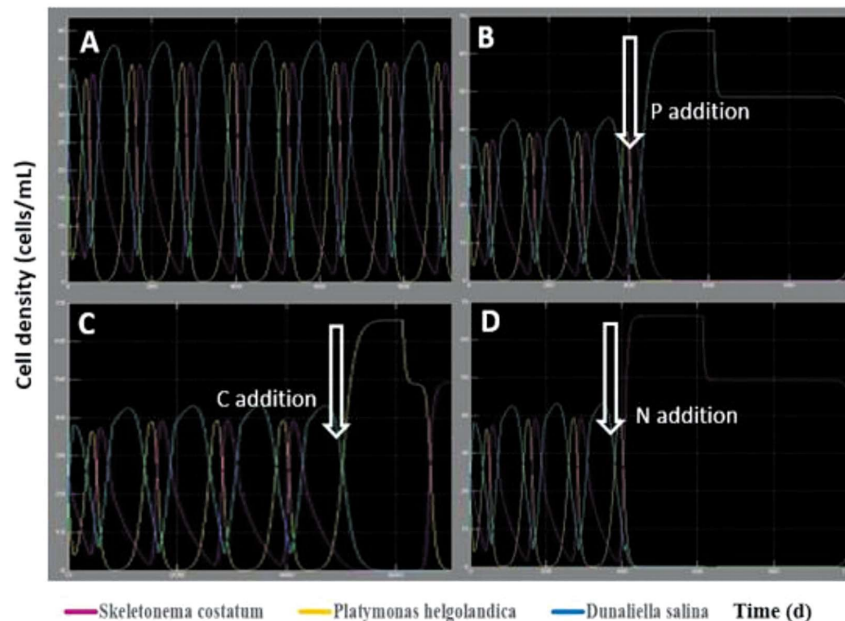


图 4 三种藻在 C, N, P 三因素条件下的种间竞争模拟图

Fig.4 The map of simulated inter-specific competition for three algae under three factors(C, N, P)

3 讨论

最大比生长率($\mu_{\max}$)和亲和系数(K_s)是衡量藻类种间竞争能力非常重要的指标^[19]。一般情况下,我们认为在营养限制条件时,那些具有较小 K_s 和较大 $\mu_{\max}$ 的物种在种间竞争中将会获得良好的竞争优势。一方面它们对营养的依赖性不高,同时

又能保持一个较高的比生长率,必然会从资源限制条件下脱颖而出。基于种间竞争模型的模拟图也试图寻找导致某种藻类快速大量增长时的关键营养条件,在各项营养配比均衡时,各藻类之间在经过短期适应性竞争后进入一种稳定平衡状态,体系内任何一种藻都不能形成绝对优势,我们通过向平衡体系中输送脉冲式营养可以直接验证该平衡系统的走向,藻类生长的限

制性因子有很多,但只有找到特异性的关键限制因子才能使得该藻种能够完全打破竞争平衡状态,从多藻种体系中快速形成压倒性的竞争优势,这可能是赤潮爆发的一种重要机制。利用模型进行竞争模拟也为我们提供了一种赤潮预测的新思路。

在此次实验中,我们发现在单独批次培养条件下,微小亚历山大藻和锥状斯氏藻在生长增殖过程中表现出对于 N, P 营养的高度需求,远远高于杜氏藻,中肋骨条藻和青岛大扁藻(较高的 N, P 吸收同化率),但在实际生长过程中无论是在对数期的比增长率还是达到平衡稳定期的最大藻细胞浓度都要低于杜氏藻,中肋骨条藻和青岛大扁藻。微小亚历山大藻和锥状斯氏藻是两种常见的赤潮藻种,今年来无论是在我国沿海还是全球性海洋范围内都有关于两种藻赤潮爆发的记录,爆发频率也越来越高^[17],微小亚历山大藻和锥状斯氏藻不仅需要的 N, P 营养高,而且衡量藻细胞生长速度的关键性因子 - 比增长率却维持较低水平,仅从 N, P 营养动力学分析上无法给出合理解释。分析五种藻类对于 N, P 营养的半饱和常数可以看出,微小亚历山大藻和锥状斯氏藻 K_s 相比于其它三种藻类均偏小,说明它们在 N, P 含量较低的情况下,仍能保持一个稳定的比生长率,而此时其它三种藻却处于营养限制状态,因此,微小亚历山大藻和锥状斯氏藻在 N, P 营养较为缺乏时反而表现出更好的竞争优势。此外,微小亚历山大藻细胞浓度达到 10000 cells/mL 时即可表现出肉眼可见的赤潮,而许多赤潮藻类爆发时细胞浓度要高出一到两个数量级^[20],这表明在同等起始浓度, N, P 营养相对贫乏时,微小亚历山大藻以较小的比生长率仍能比拥有高比生长率藻类率先达到赤潮爆发时的细胞浓度,产生竞争优势,形成微小亚历山大赤潮。

本论文研究发现贫营养水体环境中营养盐浓度上升直接影响藻类种间竞争,使得特定藻类发挥竞争优势,其中 N 浓度上升有助于杜氏藻和中肋骨条藻成为优势藻种, C 浓度上升有助于微小亚历山大藻成为优势藻种, P 浓度上升有助于青岛大扁藻成为优势藻种,揭示了赤潮爆发前期各藻类对不同营养盐浓度的响应从而形成竞争优势的规律,有助于我们更加深入了解藻类种间竞争导致的赤潮爆发的机制,同时可通过实时监测水体中特定营养盐浓度的方式为赤潮的防治和预测提供了一个新思路。自然环境中能够影响赤潮爆发的因素繁多且不可控,所以大多数赤潮相关研究都是在实验室这种只关注个别因素却忽略整体效应的理想状态下开展的,这导致试验研究环境与实际情况有很大出入。从理论研究到实践是一个漫长的过程,如何将基于动力学参数的种间竞争的规律运用于解决实际赤潮问题也是未来研究的重要方向。

参考文献(References)

- [1] Reynolds CS, Garofalo D, Begelman MC. Trapping of magnetic flux by the plunge region of a black hole accretion disk [J]. *Astrophys*, 2006, 651: 1023-1030
- [2] Smith VH. Low Nitrogen to Phosphorus ratios favor dominance by Blue-Green-Algae in lake phytoplankton [J]. *Science*, 1983, 221, 669-671
- [3] Paerl HW, Otten TG. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls[J]. *Microb Ecol*, 2013, 65: 995-1010
- [4] O'Neil JM, Davis TW, Burford MA, et al. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change[J]. *Harmful Algae*, 2012, 14: 313-334
- [5] Lehman PW, Boyer G, Satchwell M, et al. The influence of environmental conditions on the seasonal variation of *Microcystis* cell density and microcystins concentration in San Francisco Estuary[J]. *Hydrobiologia*, 2008, 600: 187-204
- [6] Scavia D, Allan JD, Arend KK, et al. Assessing and addressing the re-eutrophication of Lake Erie: Central basin hypoxia [J]. *J Great Lakes Res*, 2014, 40: 226-246
- [7] Li YP, Tang CY, Yu ZB, et al. Correlations between algae and water quality: factors driving eutrophication in Lake Taihu, China [J]. *Int J Environ Sci Te*, 2014, 11: 169-182
- [8] Jr. Harding LW, Mallonee ME, Perry ES, et al. Variable climatic conditions dominate recent phytoplankton dynamics in Chesapeake Bay[J]. *Sci Rep Uk*, 2016, 6: 1-5
- [9] Grover JP. Resource competition in a variable Environment - Phytoplankton growing according to the Variable-Internal-Stores model[J]. *Am Nat*, 1991, 138: 811-835
- [10] Choi HG, Norton TA. Competitive interactions between two fucoid algae with different growth forms, *Fucus serratus* and *Himantalia elongata*[J]. *Mar Biol*, 2005, 146: 283-291
- [11] Al Shehhi M R, Gherboudj I, Ghedira H. An overview of historical harmful algae blooms outbreaks in the Arabian Seas [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2014, 86(1-2): 314
- [12] Gentien P, Fukuyo Y, Anderson D M, et al. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms[J]. *Scor & Ioc*, 2003, 42
- [13] Baldia SF, Evangelista AD, Aralar EV, et al. Nitrogen and phosphorus utilization in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* isolated from Laguna de Bay, Philippines[J]. *J Appl Phycol*, 2007, 19: 607-613
- [14] Redfield, A.C. The Biological control of Chemical Factors in the environment[J]. *Am Sci*, 1958, 46: 205-221
- [15] Amano Y, Takahashi K, and Machida M. Competition between the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and the diatom *Cyclotella* sp. under nitrogen-limited condition caused by dilution in eutrophic lake [J]. *J Appl Phycol*, 2012, 24: 965-971
- [16] Zhang Q, and Hong Y. Effects of stationary phase elongation and initial nitrogen and phosphorus concentrations on the growth and lipid-producing potential of *Chlorella* sp HQ[J]. *J Appl Phycol*, 2014, 26: 141-149
- [17] 崔启武. 一个新的种群增长数学模型 -- 对经典的 logistic 方程和指数方程的扩充[J]. *生态学报*, 1982, 5: 403-415
- [18] Cui Qi-wu. A new mathematical model for population growth--the supplementary of the typical logistic and exponential equations [J]. *Journal of Ecology*, 1982, 5: 403-415
- [19] Tilman D, Mattson M, Langer S. Competition and nutrient kinetics along a temperature-Gradient - an experimental test of a mechanistic approach to Niche Theory[J]. *Limnol Oceanogr*, 1981, 26: 1020-1033
- [20] Garcés E, Bravo I, Vila M, et al. Relationship between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de Mar harbour (NW Mediterranean)[J]. *Journal of Plankton Research*, 2004, 26(6): 637-645
- [21] Santos M, Costa P R, Porteiro F M, et al. First report of a massive bloom of *Alexandrium minutum*, (Dinophyceae) in middle North Atlantic: A coastal lagoon in S.Jorge Island, Azores [J]. *Toxicon*, 2014, 90: 265-268