

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

胡小贞, 金相灿, 储昭升, 马祖友, 易文利

(中国环境科学研究院, 北京 100012)

摘 要:通过太湖铜绿微囊藻和四尾栅藻在不同光照条件下的室内单培养与共培养试验,探讨了两种藻的光竞争及模拟优势过程。由试验结果和 Monod 方程分析得出,铜绿微囊藻生长的最适光照强度 C_i 约为 $30\sim35\ \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($2\ 500\sim3\ 000\ \text{lx}$),四尾栅藻生长的最适光照强度为 $C_i=60\sim70\ \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($5\ 000\sim6\ 000\ \text{lx}$)。当营养盐等都不是限制因子时,在低光照条件和光照时间大于 14 h 时,铜绿微囊藻竞争成为优势种具有较高的概率,而在高光照条件和当光照时间小于 14 h 时,栅藻竞争成为优势种具较高的概率;延长光照时间有利于提高微囊藻的竞争能力,并在室内小型模拟装置中,成功地模拟了铜绿微囊藻竞争成为优势种的过程。

关键词:铜绿微囊藻; 四尾栅藻; 光竞争; 优势

中图分类号:X524 **文献标识码:**A **文章编号:**1672-2043(2005)03-0538-06

Light Competition Between *Microcystis aeruginosa* and *Scendesmus quadricauda* from Taihu Lake and the Dominance Process Simulation in Microcosm

HU Xiao-zhen, JIN Xiang-can, CHU Zhao-sheng, MA Zu-you, YI Wen-li
(Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China)

Abstract: The monoculture and competition culture experiments of *Microcystis aeruginosa* and *Scendesmus quadricauda* under different light conditions were carried out for exploring effects of light conditions on growth and dominance process of *Microcystis aeruginosa* in Taihu Lake. Four experiments were designed and conducted: (1) effects of different light intensities on monoculture of two algae; (2) effects of different light times on monoculture of two algae; (3) effects of two light intensities ($8\ 000\ \text{lx}$ and $2\ 500\ \text{lx}$) on competition culture of two algae; (4) the competition dominance process simulation of two algae in laboratory microcosm. The experiment results and corresponding calculated results by Monod equation conformably revealed that the suitable light intensity of *Microcystis aeruginosa* was approximately $30\sim35\ \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and that of *Scendesmus quadricauda* being approximately $60\sim70\ \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Without other restricting factors such as nutrients and temperature, *Microcystis aeruginosa* tended to have a higher probability being dominant species under lower light intensity ($C_i<12\ \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) with light time longer than 14 h, while *Scendesmus quadricauda* tended to have a higher probability being dominant species under higher light intensity ($C_i<12\ \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) with light time less than 14 h. The high inhibition effects of *Microcystis aeruginosa* on *Scendesmus quadricauda* as well as its buoyancy regulation ability through carbohydrate content also contributed to enhancing the competition ability of *Microcystis aeruginosa*. *Microcystis aeruginosa* dominance process was simulated successfully in the laboratory microcosm.

Keywords: *Microcystis aeruginosa*; *Scendesmus quadricauda*; light competition; dominance

太湖是我国五大淡水湖泊之一,近半个世纪以来,随着人类活动的增强,污染的加剧,湖泊富营养化

越来越严重。与水质污染加剧相对应,藻类优势种也发生着变化:由 20 世纪 60 年代的硅藻演替为 80 年代的绿藻,又演替为 90 年代的蓝藻。藻类优势种年内也发生着变化,如春季以硅藻门为主,夏季以蓝藻门的微囊藻为主,冬季以硅藻门和绿藻门为主。关于湖

泊(太湖)不同种类藻之间的竞争及其相关机理,前人已从温度^[1]、临界光强^[2,3]、光温及混合程度^[4]、竞争抑制参数^[5]等方面开展了一系列的研究。本文选取太湖主要水华优势种铜绿微囊藻和常见绿藻-四尾栅藻,在无营养盐和其他条件限制的情况下,进行单培养与共培养试验,并从最适光照强度、光照时间与种间竞争能力的角度探讨了铜绿微囊藻竞争成为优势种的原因。

1 材料与方法

1.1 藻种

蓝藻门的铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 来自中国科学院水生生物研究所(由水生所从太湖中分离),绿藻门的四尾栅藻 (*Scenedesmus quadricauda*) 由实验室从太湖中分离得到。铜绿微囊藻是太湖夏季水华的主要种类,而四尾栅藻是春季和冬季太湖水体中常见的一种绿藻门藻类^[6]。

1.2 培养基

全部采用 M11 培养基^[7]。其组分为:NaNO₃ 100 mg·L⁻¹, K₂HPO₄ 10 mg·L⁻¹, MgSO₄·7H₂O 75 mg·L⁻¹, CaCl₂·2H₂O 40 mg·L⁻¹, Na₂CO₃ 20 mg·L⁻¹, Fe.citrate.xH₂O 6 mg·L⁻¹, Na₂·EDTA·2H₂O 1 mg·L⁻¹, pH=8。

1.3 实验方法

两种藻的藻种保存于光照培养箱中,于实验前二周转至 M11 培养基中进行前培养,利用对数生长期的藻进行接种。两种藻的初始接种浓度分别为 5×10⁴ 个·mL⁻¹,培养温度为 28℃,每组均设二个平行样,每日定时摇动 2~3 次。实验设置如下:

(1)光照强度对两种藻生长的影响:当环境温度和营养盐浓度都不是限制因子时,设置 8 个光照强度分别为 500、1 000、2 500、4 000、5 000、8 000、10 000、12 000 lx,光暗比 12L:12D 进行实验。实验结束时测定碳水化合物含量。

(2)光照时间对两种藻生长的影响:分别设置光暗比 8L:16D、12L:12D、和 16L:8D 进行实验,铜绿微囊藻和四尾栅藻的光强分别为 2 500、4 000 lx。

(3)二个光照强度下两种藻的共培养实验:分别设置光强为 2 500 和 8 000 lx 二种光照条件,铜绿微囊藻与四尾栅藻以 1:1 的比例接种培养,光暗比为 12L:12D。

(4)小型模拟装置中两种藻的优势竞争模拟:高为 50 cm、直径为 19 cm 的玻璃缸用作实验用小型模拟装置。一缸外贴黑色吸光胶布,使水体中光强较快

衰减,另一缸外贴白纸,使水体中的光强较慢衰减。并通过玻璃缸上的机玻璃盖子,接入通气管用空气泵稳定而缓慢地通入无菌空气于液面表层。以 1:1 的比例接入铜绿微囊藻和四尾栅藻。每日用玻璃棒混合后取样,并进行细胞计数。

1.4 分析和测试方法

1.4.1 细胞生物量的测定

采用 XB-K-25 型血球计数板,进行细胞计数。培养开始后每日定时计数。当细胞生物量增加小于 5% 时,认为实验已达到了最大现存量,即结束实验。

1.4.2 比增长速率 μ 的测定

根据每日测得的生物量,按以下公式计算藻类比增长率:

$$\mu = \ln(x_n - x_{n-1}) / (t_n - t_{n-1})$$

式中: x_n 为当天的细胞数值; x_{n-1} 为前一天的细胞数值; t_n 为对应于 x_n 的培养天数; t_{n-1} 为对应于 x_{n-1} 的培养天数。

1.4.3 半饱和和常数的计算

将 Monod 方程 $\mu = (\mu_{\max} \times C_l) / (K_l + C_l)$

整理成 $C_l / \mu = K_l / \mu_{\max} + C_l / \mu_{\max}$ 的形式^[8]

式中 $\mu_{\max}$ 为最大比生长速率, d⁻¹; C_l 为对应的资源量即光照强度, $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; K_l 为半饱和常数, $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.4.4 其他

糖含量采用蒽酮法测定^[9]。

2 结果与分析

2.1 光限制条件下两种藻单培养生长的比较

2.1.1 光照强度对两种藻生长的影响

不同光照强度下两种藻的比增长率 μ 与最大生物量 $X_{\max}$ 分别见图 1 和图 2。

在实验条件下,铜绿微囊藻最大生物量浓度 $X_{\max}$ 及比增长率 μ 在一定范围内,随着光照强度的增加而

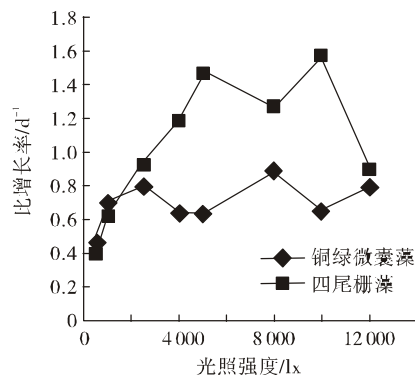


图1 不同照度下两种藻的 $\mu_{\max}$

Figure 1 $\mu_{\max}$ of two algae under different light intensities

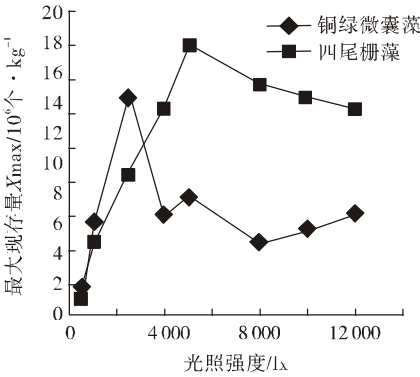


图 2 不同照度下两种藻的的 $X_{\max}$

Figure 2 $X_{\max}$ of two algae under different light intensities

增加。当光强从 500 lx 增至 2 500 lx 时,比增长率 μ

从 0.462 增加到 0.807,最大生物量 $X_{\max}$ 从 1.75×10^4 个 $\cdot\text{mL}^{-1}$ 增加到 14.38×10^4 个 $\cdot\text{mL}^{-1}$ 。光强超过 2 500 lx 之后, μ 值波动在 0.63~0.89 之间,而最大生物量则显著下降。不同光照强度下的比增长率 μ 值见表 1,对其结果用一元化线性回归法进行处理,求得铜绿微囊藻的回归方程为

$$C_I/\mu=1.326C_I+4.137, \mu_{\max}=0.754, K_I=3.119$$

即光资源限制下的 Monod 方程为

$$\mu=0.754C_I/(3.119+C_I)$$

四尾栅藻的最大生物量浓度 $X_{\max}$ 及比增长率 μ ,在一定范围内,随着光照强度的增加而增加。当光强从 500 lx 增加到 5 000 lx 时, μ 值呈上升趋势,从 0.405 增到 1.463,而最大生物量也是在 5 000 lx 左右

表 1 不同光强 (C_I) 下微囊藻和栅藻的生长率 (μ, d^{-1}) 及其标准差分析

Table1 Specific Growth rate (μ, d^{-1}) of two algae under different light intensity and the ANOVA

光照强度 C_I		铜绿微囊藻			四尾栅藻		
/lx	/ $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	μ 均值	标准差	C_I/μ	μ 均值	标准差	C_I/μ
500	6.00	0.462	0.007 3	12.987	0.405	0.029 4	14.815
1 000	12.00	0.693	0.071 9	17.316	0.626	0.071 9	19.169
2 500	30.00	0.807	0.018 6	37.175	0.936	0.117 0	32.051
4 000	48.00	0.636	0.096 0	75.472	1.199	0.086 5	40.033
5 000	60.00	0.637	0.088 4	94.196	1.463	0.101 0	41.011
8 000	96.00	0.891	0.107 0	107.744	1.282	0.117 0	74.883
10 000	120.00	0.649	0.048 0	184.900	1.320	0.071 9	90.909
12 000	144.00	0.807	0.037 1	187.439	0.896	0.100	160.714

达到最大,光强超过 5 000 lx 后, μ 值与最大生物量都呈下降趋势。同理,对表 1 的结果用一元化线性回归法进行处理,求得四尾栅藻的回归方程为

$$C_I/\mu=0.659C_I+9.694, \mu_{\max}=1.517, K_I=14.706$$

即光资源限制下的 Monod 方程为

$$\mu=1.517C_I/(14.706+C_I)$$

2.1.2 光照时间对两种藻生长的影响

不同光暗比条件下两种藻生长的实验结果见图 3、图 4。

铜绿微囊藻在整个生长期内,光照时间为 12 h 和 16 h 生长明显快于光照时间为 8 h,但随着光照时间由 12 h 延长至 16 h,增长率增加的幅度减小,最大现存量也降低。说明在一定的范围内,延长光照时间可促进铜绿微囊藻的生长,但当光照时间达到 12 h 后,延长光照时间可使增长率有一定增加,但并不能增加其生物量。

四尾栅藻在生长的前 6 d,在 3 个不同光照时间 8、12、16 h 下,生长非常接近,6 d 后,光照时间为 12 h 与 16 h 生长明显快于光照时间为 8 h,且光照时间

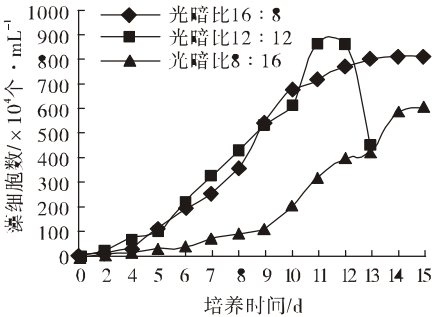


图 3 不同光暗比下铜绿微囊藻的生长曲线

Figure 3 Influence of light time on growth of *M. aeruginosa*

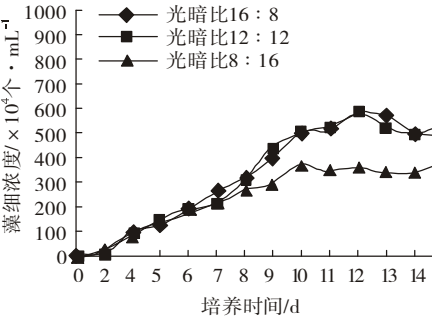


图 4 不同光暗比下四尾栅藻的生长曲线

Figure 4 Influence of light time on growth of *S. quadricauda*

为12 h与16 h的生长曲线几乎重叠。说明延长光照时间可促进四尾栅藻的生长,但并不是越长越好。

2.1.3 光照强度对碳水化合物积累的影响

实验结束时测定两种藻的糖含量,结果图5所示。铜绿微囊藻在光强小于2 500 lx时,随着光强增加,其糖含量呈正相关增加;光强大于2 500 lx时,随光强增加,糖含量很快降低。四尾栅藻在光强小于4 000 lx时,随着光强增加,其糖含量呈正相关增加,光强大于4 000 lx时,随光强增加,糖含量变化不大。两种藻的糖含量积累与其比增长率 μ 值的变化趋势也是吻合的。

2.2 光限制条件下两种藻共培养生长的比较

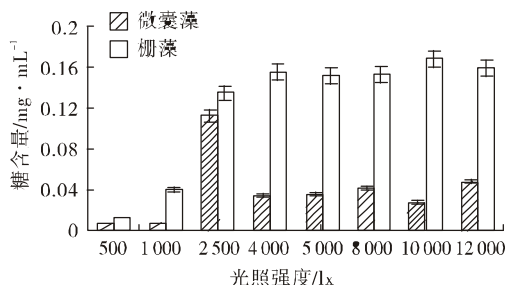


图5 两种藻在不同光强下的糖含量

Figure 5 Carbohydrate contents of two algae under different light intensities

在8 000 lx光照条件下,接种后前3 d,两种藻的生长接近,4 d后,栅藻快速生长,至第19 d时达到最大生物量,而微囊藻生长受到明显抑制,6 d后生物量下降,且几乎降为0,见图6。微囊藻的最大现存量仅为单培养的1/4,而栅藻的最大现存量比单培养增加25%。说明在高光条件(8 000 lx)下,微囊藻的生长受到栅藻的抑制,而栅藻的生长得到一定的促进。

在2 500 lx光照条件下,接种后前2 d,两者的生长接近,3 d后,栅藻生长稍快于微囊藻,第14 d时,微囊藻开始快速生长,生物量超过栅藻,第17 d达到最大生物量,见图7。微囊藻最大现存量比单培养时增加26%,栅藻的最大现存量与单培养时接近。说明低

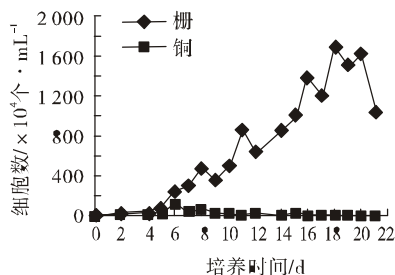


图6 8000 lx下两种藻的竞争

Figure 6 Competition curves of two algae in 8000 lx

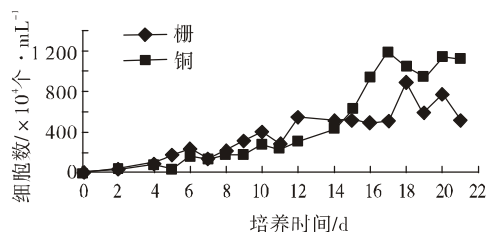


图7 2 500 lx下两种藻的竞争

Figure 7 Competition curves of two algae in 2 500 lx

光条件(2 500 lx)下,栅藻几乎不受微囊藻的影响,而微囊藻的生长得到一定的促进。

2.3 小型模拟装置中两种藻的优势过程

由图8、图9可见,黑缸中,微囊藻生长始终快于栅藻,处于优势地位,而栅藻生长受到明显抑制,呈持续平缓增加。这是因为黑缸水面光强仅为2 000 lx,且光强随水深增加而迅速减小造成的。白缸中,前6 d微囊藻生物量大于栅藻,6 d后,栅藻生物量持续增加,微囊藻则很快下降,最后栅藻处于优势地位。这是因为白缸水面光强较高,约为6 000 lx,在高光强条件下,栅藻形成优势,16 d后,虽然由于藻细胞间相互遮光作用使水体光强减小,但此时营养盐已将耗尽,从细胞数量上看,仍是栅藻占据优势。可见,在小型模拟装置中,光强作为主要的限制因子,对种间竞争的结果起着重要作用。

3 讨论

3.1 铜绿微囊藻与四尾栅藻生长的最适光照强度

最大比增长率是一定条件下藻类潜在增长率的

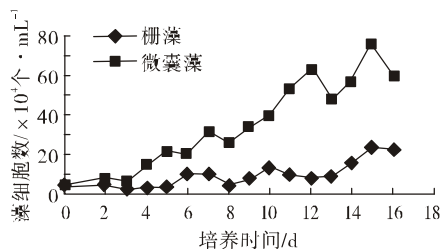


图8 黑缸中铜绿微囊藻的优势过程

Figure 8 The dominance process of *M. aeruginosa* in black vessel

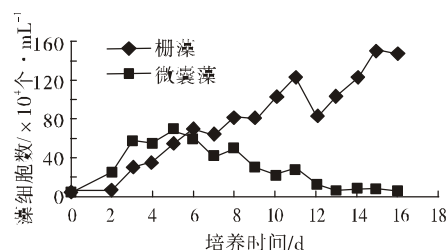


图9 白缸中四尾栅藻的优势过程

Figure 9 The dominance process of *S. quadricauda* in white vessel

最高表现(Reynolds)^[10]或藻类生长的最适条件^[11]。由铜绿微囊藻在光资源限制下的 Monod 方程

$$\mu = 0.754C_l / (3.119 + C_l)$$

四尾栅藻在光资源限制下的 Monod 方程

$$\mu = 1.517C_l / (14.706 + C_l)$$

分别作出两种藻实验 μ 值和 Monod 方程计算出的 μ 值与光强 C_l 与间的关系图。

铜绿微囊藻由 Monod 公式计算的 μ 值, 当光照强度 $C_l > 30 \sim 40 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, μ 值增加缓慢并趋于最大值; 而实验中当 $C_l = 30 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, μ 取得最大值。模拟与实验结果一致, 因而认为 $C_l = 30 \sim 35 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($2\,500 \sim 3\,000 \text{ lx}$) 是铜绿微囊藻生长的最适光照强度。

四尾栅藻由 Monod 公式计算的 μ 值, 当 C_l 为 $60 \sim 80 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, μ 值增加缓慢并趋于 $\mu_{\max}$, 而实验中当 $C_l = 60 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, μ 取得最大值。模拟与实验结果一致, 因而认为 $C_l = 60 \sim 70 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($5\,000 \sim 6\,000 \text{ lx}$) 是四尾栅藻生长的最适光照强度。

3.2 铜绿微囊藻竞争成为优势种的光照条件

光照条件包括光照强度与光照时间。由图 10, 两种藻的 μ 曲线在低光强时, 有一交点(实验 C_l 约为 $12 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 模拟计算 C_l 约为 $7 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。说明光强低于 $7 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 有利于铜绿微囊藻竞争成为优势种, 光强高于 $12 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 有利于四尾栅藻竞争成为优势种。

光照时间也是铜绿微囊藻竞争成为优势种的重要条件之一。图 11 是两种藻的比增长率与光照时间的关系。可知当光照时间大于 14 h 时, 微囊藻的 μ 值大于栅藻。

综上所述, 当营养盐等都不是限制因子时, 在低光照条件 ($C_l < 12 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和光照时间 $> 14 \text{ h}$ 时, 铜绿微囊藻竞争成为优势种具有较高的概率, 而在 $C_l > 12 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和光照时间 $< 14 \text{ h}$ 时, 栅藻竞争成为优

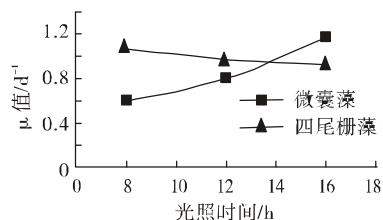


图 11 光照时间与两种藻的 μ 值

Figure 11 The μ values of two algae under different light times

势种具有较高的概率; 延长光照时间有利于微囊藻的竞争, 使其成为优势种而暴发水华。这与太湖水体中优势种的季节变化是一致的: 夏季光照时间长 ($14 \sim 16 \text{ h}$), 水华的主要种类是铜绿微囊藻, 春季和冬季, 光照时间短 ($8 \sim 10 \text{ h}$), 硅藻和绿藻等成为常见或优势种。

3.3 两种藻的种间竞争能力

3.3.1 竞争抑制参数

陈德辉等计算了铜绿微囊藻和斜生栅藻的竞争抑制参数^[12]: 两次试验微囊藻对栅藻的抑制参数 α 分别为 4.72 和 4.36, 栅藻对微囊藻的抑制参数 β 分别为 0.56 和 0.73。上述结果认为微囊藻对栅藻的抑制能力相对而言是栅藻对微囊藻抑制能力的 7 倍, 并认为这可能是微囊藻能够在一定条件下爆发成为水华的理由之一。

3.3.2 微囊藻的浮力调节能力

光照充足时, 蓝绿藻可以通过碳水化合物的合成与分解, 来调节其在水中的浮力^[13]。具体来说碳水化合物的积累与浮力间关系是: 光强, 糖积累多, 气囊破裂, 微囊藻下沉; 光弱, 糖积累少, 气囊合成, 浮力增强。图 5 的结果可以解释为: 当光强小于 $1\,000 \text{ lx}$ 时, 糖积累量很小, 气囊合成, 浮力增强, 微囊藻通过上浮而接受较高的光强; 光强大于 $2\,500 \text{ lx}$ 时, 糖积累量较高, 气囊破裂, 微囊藻下沉至光强较弱区。四尾栅藻无气囊, 尽管在高光强下有较高的比增长率 μ 值, 但微囊藻通过碳水化合物的合成来调节其浮力的这种特性可提高其种间竞争力。

参考文献:

- [1] Naoshi FUJIMOTO, Yuhei Inamori. Effects of temperature change on algal growth[J]. *Environmental Technology*, 15: 497-500.
- [2] Huisman J. Population dynamics of light-limited phytoplankton: microcosm experiments[J]. *Ecology*, 1999, 80(1): 202-210.
- [3] Huisman J. Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory[J]. *Ecology*, 1999, 80(1): 211-222.
- [4] Mitsumasa OKADA, Shunji TAKESHITA. Microcosm system study on the formation and control of water bloom[J]. *Japan Journal of Water Pol-*

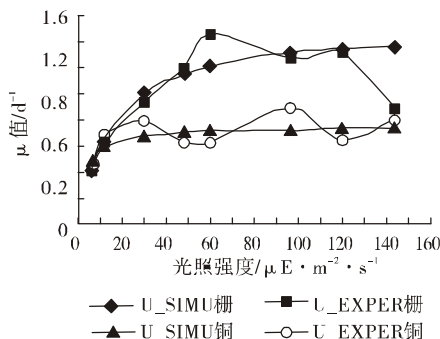


图 10 两种藻的实验 μ 值与计算 μ 值

Figure 10 Experimented and simulated μ values of two algae

lution Research, 1988, 11(6):371–380.

- [5] 陈德辉,章宗涉. 微囊藻栅藻资源竞争的动力学过程(I.光能和磷营养的半饱和参数及其生长率动态)[J]. 环境科学学报, 2000, 20(3).
- [6] 陈宇炜. 太湖梅梁湾浮游植物生态学研究[D].1999.
- [7] Kentaro KUWABARA. Temperature effect on growth characteristics and competition between cyanobacteria *Microcystis* sp. And *Oscillator* sp.: a experimental study using Lake Simulator. 第九回世界湖沼会议, 2002.
- [8] 崔启武.刘家冈.生物种群增长的营养动力学[M]. 北京:科学出版社, 1991.78–92, 131–150.
- [9] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000.
- [10] Renolds C S. The ecology of freshwater phytoplankton London: Cambridge University Press, 1984.192,224.
- [11] 陈德辉,章宗涉等.藻类批量培养中的比增长率最大值[J].水生生物学报, 1998, 22(1):26–32.
- [12] 陈德辉,刘永定,等. 微囊藻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.
- [13] Walshy A E, Utkilem H C, Jihnsen I J. Buoyqnce changes of a red coloured oscillatoria agardhil in lake Gjersjen Norway[J]. *Arch Hydrovsbiol*, 1983, 97:18–38.