

# 大型海藻与海洋微藻间竞争研究进展

## Progress on the competition between macroalgae and microalgae

南春容<sup>1,2</sup>, 董双林<sup>1</sup>

(1. 中国海洋大学 教育部水产养殖重点实验室, 山东 青岛 266003; 2 汕头大学 海洋生物研究所, 广东 汕头 515063)

中图分类号: Q948; Q949 文献标识码: A 文章编号: 1000- 3096(2004) 11- 0064- 03

由于陆源污染物对海洋的污染日趋加重, 藻类水华已成为世界各地近岸海域普遍存在的现象, 对人类生活直接造成危害的是一些有毒海洋微藻的水华(即有害赤潮 HAB)。但近年来, 在海洋沿岸带如河口、海湾等水体较浅的透光层内, 以石莼等绿藻为主要代表的大型海藻亦开始泛滥, 形成大型海藻的水华<sup>[1]</sup>。人们注意到, 在同一水体内, 大型海藻的水华通常与海洋浮游微藻的水华呈负相关<sup>[2-4]</sup>, 但对于两者之间负相关的生态作用机制却研究甚少。由于藻类的水华现象与经济海藻的开发利用及海洋环境保护关系十分密切, 作者综述了这方面的研究进展, 旨在推动该领域的研究进程。

### 1 影响大型海藻与海洋微藻间竞争的因素

#### 1.1 营养盐

在美国旧金山海湾, 300 万人口的城市生活污水排入其中, 水体极度富营养化, 海湾内石莼 (*Uva lactuca*) 泛滥, 但浮游微藻稀少。Smith 及 Home<sup>[2]</sup> 使用中型生态系统研究了污水对石莼和浮游微藻丰度的影响, 结果显示污水能显著促进石莼和浮游微藻的生长, 但在石莼存在的情况下, 浮游微藻的生长受到明显抑制。他们推测对于无机氮的竞争是石莼压制浮游微藻生物量的根本原因。

Fong 等人<sup>[3,5]</sup> 采用小型生态系统研究了营养盐浓度对美国 Tijuana 海湾中大型海藻、片状蓝藻以及浮游微藻三者间竞争的影响。发现在高浓度营养盐供给下, 大型海藻和片状蓝藻的存在使浮游微藻生物量降低为原来的 1/10。低营养盐浓度下, 浮游微藻为优势竞争者; 高营养盐浓度下, 附着性大型海藻及片状蓝

藻为优势竞争者。

#### 1.2 温度和光照

Fong 及 Zedler<sup>[6]</sup> 利用实验生态学手段研究了光照和温度对大藻、片状蓝藻及浮游微藻三者之间竞争的影响。结果发现, 在营养盐充足的情况下, 三者的丰度随光照及温度而改变, 但三者的丰度之间总呈负相关。根据预测, 在高温强光和高温弱光下浮游微藻都应占优势, 但实验观察结果, 在高温强光下却是大型海藻占优势。而在南加利福尼亚沿岸咸水湖中, 在高温强光的夏季, 则是浮游微藻丰富, 大型海藻的生物量极低, 而且大型海藻与浮游微藻两者在丰度上总是呈负相关。

#### 1.3 其他因素

Dethier 和 Duggins 研究了华盛顿 San Juan 岛潮间带中 2 种软体动物 acmaeid limpets(一种帽贝) 和 chiton *Katharina tunicata*(一种石鳖) 及大型海藻与浮游微藻间的关系。帽贝只摄食浮游微藻, 而石鳖既摄食浮游微藻又可摄食大藻。在他们的实验中, 将石鳖去除 3 年后, 大型海藻形成水华, 帽贝完全消失。究其原因, 主要是在缺乏摄食压力的情况下, 大型海藻在竞争中取代了浮游微藻, 使帽贝的食物短缺, 最终导致帽贝的完全消失。

收稿日期: 2003- 04- 03; 修回日期: 2003- 06- 20

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G1999012011)

作者简介: 南春容(1966-), 女, 博士, 研究方向: 藻类生理生态学, 电话: 0754- 2903280, E-mail: nanchunrong@eyou.com

Sfriso 及 Pavoni<sup>[4]</sup>发现,在威尼斯盐湖中的某些区域大型海藻硬石莼(*Ulva rigida* C. Ag.)泛滥,浮游微藻稀少;而在另外一些区域内,浮游微藻水华,硬石莼匮乏。通过对湖中不同地区的理化条件及藻类生物量进行观测记录发现,湖中的理化条件(光照、温度以及营养盐等)不是造成硬石莼压制浮游植物生长的原因。对于湖中硬石莼泛滥,浮游微藻稀少的现象,无法作出解释。

## 2 大型海藻压制浮游微藻生物量的原因

一般认为,在浮游微藻水华期间,其对大藻的遮光作用是压制后者生物量的主要原因。对于大型海藻压制浮游微藻生物量的现象,不同学者提出了不同的解释。例如,对于旧金山海湾内石莼泛滥而浮游微藻稀少这一现象, Horne 及 McCormick 认为海湾内水体浑浊,透明度差,光限制了浮游微藻的生长。Cloem 认为,底栖滤食性动物的滤食作用是造成浮游微藻稀少的主要原因。Smith 及 Horne<sup>[2]</sup>使用中型生态系统,在排除了底栖滤食性动物的滤食作用和水体内光限制(采用清澈的大洋水)的影响后,认为是由于对氮的竞争所致。Fong 等人<sup>[3]</sup>认为藻类对氮吸收的半饱和常数和最大吸收速率的差异决定其在竞争中的优劣,半饱和吸收常数较低的种类在低营养盐浓度下占优势,最大吸收速率较高的种类在高营养盐浓度下占优势,但实际情况并非如此。微藻对氮的半饱和吸收常数较大型海藻至少低一个数量级,而最大吸收速率则高一个数量级<sup>[7]</sup>。Pedersen 及 Borum<sup>[8]</sup>测定了几种大型海藻和微藻的氮贮存及生长参数,微藻的最大生长率显著高于大型海藻。南春容等<sup>[9]</sup>测得孔石莼(*Ulva pertuse ljellm*)在磷限制下的半饱和和生长常数为  $0.016 \mu\text{mol/L}$ ,最大生长率为  $0.16 \text{d}^{-1}$ ;亚心形扁藻(*Platymonas subcordiformis*)的半饱和和生长常数为  $0.021 \mu\text{mol/L}$ ,最大生长率为  $0.83 \text{d}^{-1}$ ,微藻(亚心形扁藻)的最大生长率显著高于孔石莼。可见海洋微藻对于氮、磷等营养盐的亲合力、最大吸收速率和最大生长率都显著高于大型海藻,在对于氮、磷等营养盐的竞争中占优势。根据这些参数预测,在高营养盐浓度下,应是微藻占优势,大型海藻因受微藻的遮光作用,在竞争中应处于劣势。但在自然水域中,在高营养盐浓度下,浮游微藻的生物量却经常被大型海藻所抑制<sup>[2,4]</sup>。

## 3 大型海藻与海洋微藻竞争的动力学模型

Fong 等<sup>[10]</sup>建立了大型海藻、浮游微藻以及片状蓝藻三者间的竞争模型。在该模型中,他们对不同的

海藻群落赋予一定的营养动力学参数。作者赋予3个藻类群落的硝氮吸收参数如表1所示。尽管作者声称此模型对以前实验<sup>[2,3,5]</sup>的预测与实验观察结果基本吻合。但该模型明显存在两个缺点:(1)作者赋予浮游微藻和片状蓝藻极高的半饱和吸收常数,浮游微藻的半饱和常数较大型海藻高出近两个数量级;而大型海藻与浮游藻类对硝氮吸收的最大速率却相同。这与 Hein 等人的计算结果相去甚远。尽管有文献报道富营养化水体中的浮游藻类较大洋型种类具有较高的半饱和吸收常数,但如表1中如此大的差异显然与实际情况不符。这些参数与文献中所报道的数据相去甚远。(2)此模型还显示,氮库在藻类种群的生长及种群间的竞争中起着十分重要的作用,浮游微藻永远不可能在竞争中取胜。这与 Pedersen 和 Borum<sup>[8]</sup>的实验结果亦不符,在一个营养盐供应不稳定的环境中,藻体对营养盐的贮存能力决定其长期的竞争能力;但在一个富营养化的水体中,浮游藻类因为具有极高的生长速率,因此应是竞争中的优胜者。过分强调氮库在藻类种群竞争中的作用,尤其是在富营养化水体中,这无疑令人怀疑此模型的可靠性。

表1 Fong 等人<sup>[10]</sup>对3个不同的藻类群落赋予的氮吸收动力学参数。

藻类群落	吸收参数	
	$K_s$ (mg/L)	$V_{max}$ [mg/(d·g)]
大型海藻	0.0041	0.1
浮游微藻	0.2	0.1
片状蓝藻	0.01	0.028 8

注:  $K_s$  为半饱和和吸收常数;  $V_{max}$  为最大吸收速率

## 4 存在的问题及研究展望

### 4.1 需进行实验室内的研究

前述关于大型海藻与浮游微藻间竞争的研究基本上都是在野外现场或模拟自然条件的中小型生态系统内进行的,比较真实地反映了特定区域或生态系统内的情况。但在这样一些生态系统中,生态条件复杂,多种生态因子相互作用,无疑增加了透视问题的难度。对于同一问题的看法,会随着调查者采用的实验手段以及观察问题角度的差异而不同。在野外现场或模拟自然条件的中小型生态系统内,不能排除特定环境中某些特殊因素的干扰(如浮游动物对浮游微藻的捕食等作用),因此人们试图借用文献中已有藻类的营养动力参数来解释实验的结果时,他们遇到了麻

烦。因为藻类的营养动力参数都是在实验室内特定条件下测定的, 实验的条件和所用的种群与野外竞争实验的条件和种群都不一致, 参数会随着温度及其它生态因子而改变, 而且不同品系的种群其生长参数也会不同。因此需要进行实验室内的研究, 在实验室可控条件下, 测定竞争者的营养动力学参数, 并在相同条件下, 进行竞争实验, 以便从营养动力学角度准确地预测大型海藻与海洋微藻间的竞争结果, 揭示其竞争机制。

#### 4.2 藻类间相生相克作用的研究

另外一个值得研究的问题就是大型海藻与海洋微藻间的相互作用。尽管 Smith 及 Horne<sup>[2]</sup>否定了石莼对旧金山海湾内的浮游微藻存在克生作用, 但 Fong 等人<sup>[3,5]</sup>的实验结果显示, 大型海藻、浮游微藻及片状蓝藻间很可能存在相生相克作用。Sfriso 和 Pavoni<sup>[4]</sup>在他们的实验中认为威尼斯湖中 Secca Sessola 处的理化条件不是造成硬石莼压制浮游植物生物量的原因, 真正原因未明, 这不排除藻类种群间的相生相克作用。

藻类 (或水生植物间) 的相生相克作用在淡水生态系中早有报道<sup>[11-13]</sup>, 在海洋微藻间也有报道<sup>[14]</sup>, 大型海藻石莼 (*Uva lactuca*) 对江篱 (*Gracilaria conferta*) 的生长有抑制作用<sup>[15]</sup>。大型海藻与海洋微藻间是否也存在此作用, 有待于进一步的实验研究。

#### 4.3 利用大型海藻控制微藻水华的研究

既然高营养盐浓度下大型海藻可压制水体中浮游微藻的生物量, 因此可利用大型海藻与浮游微藻间的竞争作用, 进行水体富营养化治理及赤潮生物防治方面的研究, 这将为河口、海湾、沿岸咸水湖以及养殖海区提供一条生物防治赤潮的新途径, 这方面的研究必将产生巨大的社会效益和经济效益。

#### 参考文献:

[1] Valiela I, McClelland J, Hauxwell J, et al. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences [J]. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42 (5, Part 2): 1105-1118.

[2] Smith D W, Horne A J. Experimental measurement of resource competition between planktonic microalgae and macroalgae (seaweeds) in mesocosms simulating the San Francisco Bay-Estuary, California[J]. *Hydrobiologia*, 1988, 159: 259-268.

[3] Fong P, Donohoe R M, Zedler J B. Competition with

macroalgae and benthic cyanobacterial limits phytoplankton abundance in experimental microcosms[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993, 100: 97-102.

[4] Sfriso A, Pavoni B. Macroalgae and phytoplankton competition in the central Venice lagoon[J]. *Environ Tech*, 1994, 15: 1-14.

[5] Fong P, Zedler J B, Donohoe R M. Nitrogen versus phosphorous limitation of algal biomass in shallow coastal lagoons[J]. *Limnol Oceanogr*, 1993, 38: 906-923.

[6] Fong P, Zedler J B. Temperature and light effects on the seasonal succession of algal communities in shallow coastal lagoons[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1993, 171: 259-272.

[7] Hein M, Pedersen M F, Sand-Jensen K. Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1995, 118: 247-253.

[8] Pedersen M F, Borum J. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae[J]. *Mar Eco Prog Ser*, 1996, 142: 261-272.

[9] Nan Chunrong, Dong Shuanglin, et al. Test of resource competition theory between microalga and macroalga under phosphate limitation[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44 (12): 282-288.

[10] Fong P, Foin T C, Zedler J B. A simulation model of lagoon algae based on nitrogen competition and internal storage[J]. *Ecol Mono*, 1994, 64: 225-247.

[11] Keating K I. Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake[J]. *Science*, 1977, 196, 885-887.

[12] van Donk E, van de Bund W J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms[J]. *Aquat Bot*, 2002, 72: 261-274.

[13] Schagedl M, Untertiner I, Angeler D G. Allelopathy among cyanoprokaryota and other algae originating from Lake Neusiedlersee (Austria) [J]. *Inter Rev Hydrobiol*, 2002, 87(4): 365-374.

[14] Schmidt L E, Harsen P J. Allelopathy in the pyrenesiephyte *Chrysochromulina polylepis*: effect of cell concentration, growth phase and pH[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 216: 67-81.

[15] Friedlander M, Gonen Y, et al. *Gracilaria conferta* and its epiphytes: 3. Allelopathic inhibition of the red seaweed by *Uva cf. lactuca*[J]. *J Applied Phycol*, 1996, 8: 21-25.

(本文编辑:张培新)