

# 氮磷营养变化对钦州湾球形棕囊藻藻体生长的影响

莫 钰<sup>1</sup>, 蓝彩碧<sup>2</sup>, 许铭本<sup>2</sup>, 赖俊翔<sup>2</sup>, 凌慧娇<sup>3</sup>

(1. 广西民族大学 海洋生物资源保护与利用重点实验室, 广西 南宁 530008; 2. 广西科学院 广西北部湾海洋研究中心 广西近海海洋环境重点实验室, 广西 南宁 530007; 3. 广西壮族自治区环境保护科学研究院, 广西 南宁 530022)

**摘要:** 球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)是我国北部湾海域主要的有害藻华原因种, 囊体的生长是藻华发生和持续的关键。为了研究在富营养化日趋严重的钦州湾海域中营养盐输入对球形棕囊藻藻华形成的影响, 采集钦州湾含球形棕囊藻的表层海水进行了添加不同营养盐的室内培养实验。根据钦州湾历史调查数据, 进行了不同营养盐、不同氮磷比和不同添加方式的培养。结果表明, 同时添加氮和磷显著促进浮游植物的生长, 球形棕囊藻囊体继浮游植物细胞密度高峰期后大量形成。一次性添加磷对囊体生长的刺激作用较添加氮时强, 丰度最高可达 $4.8 \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>, 囊体平均直径为 $(115 \pm 84)$  μm, 且具有较高囊体细胞密度, 但囊体衰退较快。单独添加氮时, 囊体细胞分布稀疏, 囊体数量及直径皆较低。每天添加磷的方式相比一次性添加更有利于囊体丰度的维持。总体上, 磷营养的添加能刺激囊体数量、囊体细胞数和囊体直径的生长。在具有较高 N/P 比值的钦州湾, 应加强磷的排放管理, 避免突发性磷污染对球形棕囊藻囊体生长的刺激作用。

**关键词:** 球形棕囊藻; 囊体形成; 营养盐加富; 钦州湾; 有害藻华

**中图分类号:** Q175    **文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-3096(2022)05-0030-12

**DOI:** 10.11759/hyqx20210601001

球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)隶属定鞭藻纲, 是广温广盐性的有害藻华原因种, 在碳、硫元素的生物地化循环、食物网结构及全球气候变化中有重要影响<sup>[1]</sup>。棕囊藻具有异型生活史, 兼有单细胞和囊体两种形态, 囊体是藻华发生时的优势形态<sup>[2]</sup>。从单细胞到囊体结构的转变被认为是球形棕囊藻具有优势生存策略的关键<sup>[3]</sup>, 胶质囊体形态可抵御细菌或病毒的侵害, 并通过增大粒径抑制浮游动物的摄食<sup>[4-5]</sup>。中空的囊体结构使棕囊藻易漂浮于海水表层, 从而获得更多的光照进行光合作用<sup>[6]</sup>。囊体由单细胞在适宜条件下, 固着在基质表面不断分裂并产生黏液而形成<sup>[7]</sup>, 囊体细胞通过二分裂增殖从而扩大囊体直径<sup>[8]</sup>。通常用囊体直径与囊体细胞数的对数回归关系反映囊体细胞的分布状况, 从而研究不同株系球形棕囊藻的囊体形态及结构, 囊体细胞的分布对囊体形态的维持有重要影响<sup>[8-9]</sup>。

囊体的形成需要额外物质和能量的投入, 较高水平的氮、磷营养是囊体的大量繁殖和棕囊藻藻华暴发的有利条件<sup>[10-11]</sup>。随着经济的发展及建设工

程的实施, 陆源污染物的增加及水动力条件的改变导致近岸海域富营养化问题逐步加剧<sup>[12-13]</sup>。钦州湾作为广西北部湾海域规模最大的港湾, 富营养化问题的加重引起球形棕囊藻藻华发生次数逐步增加<sup>[13-14]</sup>。钦州湾的营养盐输入以无机氮为主, 磷酸盐呈下降趋势甚至呈现低磷特征<sup>[15-16]</sup>。氮、磷营养均为我国球形棕囊藻藻株生长的主要限制因子, 不同株系对营养盐的利用特性存在差异<sup>[8, 17]</sup>。钦州湾海域球形棕囊藻藻华多发生于 11 月至次年 3 月, 此时钦州湾的无机氮和无机磷浓度为一年最

收稿日期: 2021-06-01; 修回日期: 2021-11-10

基金项目: 广西自然科学基金(2017GXNSFBA198127); 广西科技重大专项(桂科 AA172020); 广西高校中青年教师基础能力提升项目(2017KY0166); 广西民族大学校级项目(2018MDYB008)  
[Foundation: Guangxi Natural Science Foundation No. 2017GXNSFBA198127; Major Science and Technology Programs of Guangxi, No. AA172020; Programs for Young teacher's promotion universities of Guangxi, No. 2017KY0166; Science Foundation of Guangxi university for Nationalities, No. 2018MDYB008]

作者简介: 莫钰(1986—), 女, 广西南宁人, 讲师, 从事海洋生态研究, E-mail: myumore@foxmail.com; 赖俊翔(1984—), 通信作者, 男, 广西柳州人, 研究员, 从事海洋浮游植物、赤潮防治和海洋微藻利用研究, E-mail: laijunxiang@126.com

高时期<sup>[18]</sup>，为了研究氮、磷营养对钦州湾海域球形棕囊藻囊体生长的影响，本研究通过改变氮、磷浓度的培养方式验证钦州湾浮游植物是否受到单一氮、磷限制或氮磷共同限制，研究球形棕囊藻囊体对不同营养盐、氮磷比及营养盐添加方式的响应，以期了解氮、磷营养的输入对钦州湾球形棕囊藻藻华发生和持续的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 营养加富及添加方式试验设计

于 2019 年 1 月在钦州湾外湾观测到球形棕囊藻的海域取表层海水，经 200  $\mu\text{m}$  筛绢轻柔过滤，滤除大型浮游动物干扰后，在常温状态下，将水样速运回实验室(运输约耗时 2 h)，进行混合后分装 16 L 海水至 PET 透明塑料桶中。原始海水中无机氮、无机磷及硅酸盐的浓度分别为 3.58、0.29 和 14.30  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，氮和磷浓度处在钦州湾历史调

查 3 月份的浓度范围，其中无机氮浓度范围为 1.8~62.3  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，均值 15.1  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，无机磷浓度范围为 0.01~2.16  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，均值 0.32  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，N/P 比范围 35~154<sup>[18-20]</sup>。在系统本底浓度基础上按倍数改变营养盐浓度是常见的营养添加方式，倍数有 2~100 倍不等<sup>[21]</sup>，本文根据历史数据设置 2~10 倍左右并进行取整，无机氮及无机磷分别设置 40  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、0.5  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，并进行一次性添加和每天添加的比较，同时将 N/P 设置 Redfield 比值 16:1 与 50:1 进行比较。按表 1 所示加入不同浓度的  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ 、 $\text{NaNO}_3$  设置 7 个实验组，其中对照组设 2 个平行，除添加氮或磷外其它按 f/2 培养基添加微量元素。培养光照强度设为 50  $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ ，光暗比 12h : 12h，温度设为  $(20\pm1)^\circ\text{C}$ ，每天上午 10:00 对培养瓶进行缓慢充分摇匀，并随机更换培养桶的位置。培养周期根据球形棕囊藻囊体的生长情况定为 12 d。

表 1 各处理组营养盐添加浓度设置及原始海水营养盐浓度

Tab. 1 Nutrition concentration in different treatments and original seawater

瓶号	添加方式	$\text{NO}_3^-/(\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1})$	$\text{PO}_4^{3-}/(\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1})$	N : P
M1	对照(原始海水)	3.58	0.29	—
M2	一次性添加氮	40	—	—
M3	一次性添加磷	—	0.5	—
M4	一次性添加氮和磷	40	2.5	16:1
M5	一次性添加氮和磷	40	0.8	50:1
M6	每天添加磷	—	0.05	—
M7	每日添加氮	4	—	—

### 1.2 样品采集与分析

每天定点(10:00)采集水样，取 30 mL 用于营养盐分析的样品经 25 mm GF/F 玻璃纤维膜过滤后，加入三氯甲烷于-20℃保存，用 Skalar San<sup>plus</sup> 营养盐自动分析仪测定营养盐浓度，无机氮、无机磷和活性硅酸盐的检测下限分别为 0.07、0.03、0.03  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ <sup>[22]</sup>。取 60 mL 水样过滤至 25 mm GF/F 膜，滤膜浸泡于 90%丙酮于 4℃下黑暗萃取 24 h，取出离心得到上清液用紫外分光光度计(Agilent, Cary 100)分别在 630、647、664 及 750 nm 处测定吸光值<sup>[23]</sup>，进行叶绿素 a 含量计算。

取 5 mL 水样置于 30 孔板中在倒置显微镜(Nikon, Eclipse Ti)下观察囊体数量、囊体细胞数并测量囊体直径<sup>[24]</sup>。囊体在采样后 24 h 内观察完毕，以防囊体

裂解。取 500 mL 水样加入鲁格试剂固定后，经自然沉降后对样品进行浓缩，取一定量亚样品于浮游植物计数框中用显微镜(Nikon, Eclipse Ti)进行浮游植物物种鉴定与细胞计数<sup>[25]</sup>，浮游植物样品第 1~6 d 为每天取样，第 6~10 d 为隔天取样。

### 1.3 数据分析

球形棕囊藻丰度以每升出现的囊体数表示，单位为 colonies· $\text{L}^{-1}$ ；其它浮游植物细胞密度以每升出现的细胞数表示，单位为 cells· $\text{L}^{-1}$ 。

数据统计和检验在 SPSS 下进行，采用 one-way ANOVA 及 T 检验分析不同处理组营养盐浓度、球形棕囊藻囊体丰度、叶绿素含量及浮游植物细胞密度的差异性，显著性水平设置为  $P<0.05$ ；采用 Origin 绘制参数变化图。

## 2 结果

### 2.1 培养实验中营养盐浓度的变化

M1/3/6 三个处理组的无机氮第 1 d 开始下降, 之后于 1  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  左右波动, M3 组的无机氮大部分时间

皆低于检测限(图 1a), 该三个处理组的无机氮浓度显著低于其它处理组( $P<0.01$ )。M2/4/5 三个处理组的无机氮浓度随培养时间的下降趋势不同, M2 组的下降幅度较小, M4/5 组在第 1~7 d 的下降幅度较大。每天添加氮的 M7 组第 1~3 d 处于停滞, 第 4~12 d 则逐步上升。

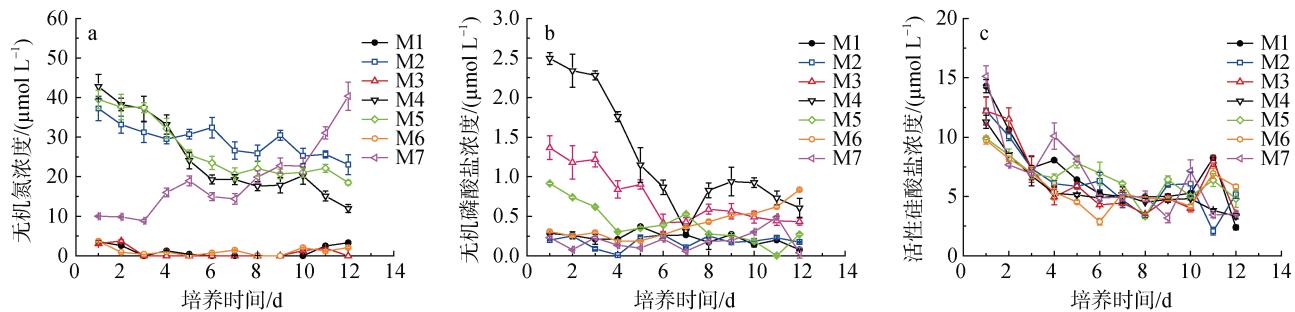


图 1 氮、磷营养变化培养实验中无机氮(a)、无机磷(b)和活性硅酸盐(c)浓度的变化

Fig. 1 Variations of dissolved inorganic nitrogen (a), dissolved inorganic phosphorus (b) and reactive silicate (c) concentrations in different treatments of nutrient addition bioassay

无磷添加的 M1/2/7 处理组在培养期间无机磷浓度在 0~0.40  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  之间稳定波动(图 1b)。存在磷添加的 M3/4/5 处理组的无机磷在第 1~7 d 呈明显下降趋势, 第 8 d 后无明显下降趋势。M4 组的下降趋势最为显著, 从第 1 d 的 2.5  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  降至第 7 d 的 0.31  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。每天添加磷的 M6 组在第 1~7 d 无机磷在 0.3  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  以下波动, 此后逐步上升。

7 个处理组的活性硅酸盐在第 1~5 d 为快速下降期(图 1c), 从~15  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  降至~5  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ , 此后无明显下降趋势。

### 2.2 叶绿素 a 对氮磷营养盐变化的响应

叶绿素 a 对氮和磷的一次性添加响应存在明显差别(图 2a), M2 组对氮添加的响应为第 2~4 d 较慢增长, 第 5~8 d 稳定在~26  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ , 第 9~12 d 降至~20  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  波动。M3 组对磷添加的响应表现为刺激性增长后快速下降, 第 2~4 d 快速增长, 第 4 d 上升至峰值 44.5  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  后逐步下降至第 9 d 的 10.3  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 。M3 组第 3~7 d 的叶绿素 a 显著高于 M1 及 M2 组( $P<0.05$ ), M2 组则是在第 9~11 d 显著高于 M1 及 M3 组( $P<0.05$ )。磷的添加对前期叶绿素 a 的促进作用强于氮的添加, 而氮的添加则有利于后期维持叶绿素 a 的稳定。

同时添加氮和磷设置氮磷比为 16:1 和 50:1 的 M4 及 M5 组叶绿素 a 显著高于对照组( $P<0.01$ ), 高高峰期的叶绿素 a 含量约是其它处理组的 2.5 倍

(图 2b)。第 3~6 d 为叶绿素 a 快速增长期, M4 组在第 6 d 达到最高值 96.28  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ , M5 峰值达 76.58  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 。第 7 d 开始下降, 降至第 9 d 低值约 30  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  后转为上升。两种氮磷比条件下, 叶绿素 a 的变化无显著差异( $P>0.05$ )。

一次性添加和每天添加氮或磷的条件下叶绿素 a 的变化趋势大致相同(图 2c, d)。两种添加方式下, M2 及 M7 组叶绿素 a 的变化趋势为前期较慢增长后期平稳, 在第 8~12 d 显著高于对照组( $P<0.05$ )。M3 及 M6 组叶绿素 a 的变化趋势为前期快速增长后期快速下降, 含量无显著差异( $P>0.05$ ), 在第 3~7 d 显著高于对照组( $P<0.05$ )。营养盐添加方式对叶绿素 a 含量的影响无明显差异。

### 2.3 浮游植物种类组成及细胞密度变化

初始海水中浮游植物主要由硅藻和甲藻组成, 种类数共 22 种, 其中硅藻 18 种, 甲藻 4 种(见表 2), 优势种为针杆藻 (*Synedra* spp.)、柔弱根管藻 (*Rhizosolenia delicatula*)、中华根管藻 (*Rhizosolenia Sinensis*) 及条纹小环藻 (*Cyclotella striata*) 等。值得注意的是, 尽管实验开始前利用 200  $\mu\text{m}$  筛绢对初始海水进行预处理滤除浮游动物, 但各处理组在培养期间中仍出现浮游动物。硅藻在第 1~9 d 的密度占绝对优势, 第 10 d 甲藻的组成比例逐步增加, M4~M7 四个处理组中甲藻的比例可高达 40%~65%, 优势甲藻种类为微小原甲藻 (*Prorocentrum minimum*)。

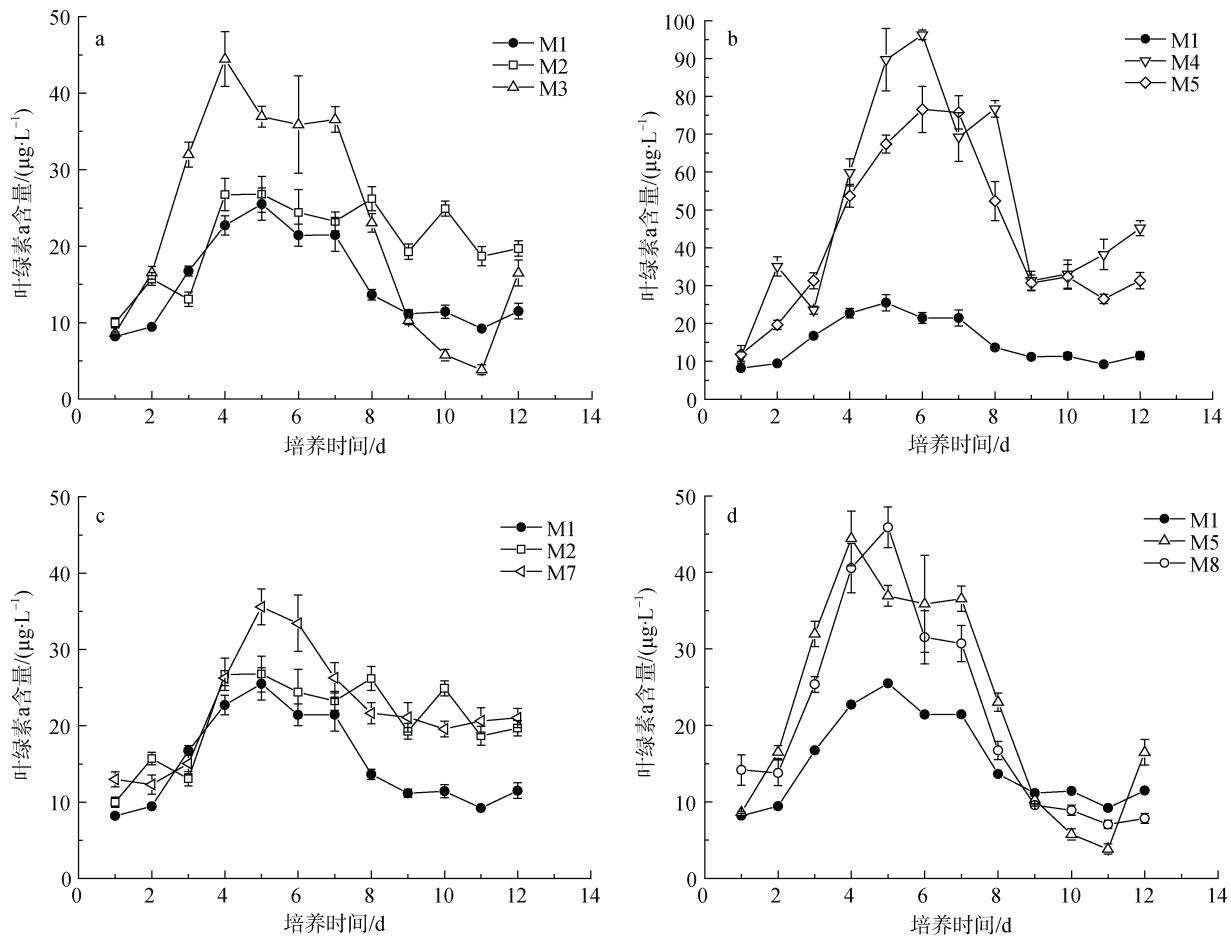


图 2 一次性添加氮和磷(a)、不同氮磷比(b)、一次性添加和每天添加氮(c)及一次性添加和每天添加磷(d)培养条件下叶绿素 a 含量的变化

Fig. 2 Variations of chlorophyll *a* in nitrogen and phosphorus addition in once (a), different N/P ratio (b), nitrogen addition in once and daily (c) phosphorus addition in once and daily (d) of different culture conditions

表 2 原始海水浮游生物物种组成

Tab. 2 Plankton species composition of original seawater

门类	中文名	拉丁文名	细胞密度/(10⁴cells·L⁻¹)
硅藻门	针杆藻	<i>Synedra</i> spp.	2.91
	柔弱根管藻	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	2.55
	中华根管藻	<i>Rhizosolenia Sinensis</i>	2.18
	条纹小环藻	<i>Cyclotella striata</i>	1.27
	尖刺拟菱形藻	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	0.73
	菱形海线藻	<i>Thalassionema nitzschiooides</i>	0.73
	中华盒形藻	<i>Biddulphia sinensis</i>	0.55
	曲舟藻	<i>Pleurosigma</i> spp.	0.36
	舟形藻	<i>Navicula</i> spp.	0.36
	短角弯角藻	<i>Eucampia zodiacus</i>	0.36
绿藻门	薄壁几内亚藻	<i>Guinardia flaccida</i>	0.36
	斯托根管藻	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i>	0.36
	翼根管藻纤细变型	<i>Rhizosolenia alata</i> f. <i>gracillima</i>	0.36

续表

门类	中文名	拉丁文名	细胞密度/(10 <sup>4</sup> cells·L <sup>-1</sup> )
硅藻门	海链藻	<i>Thalassiosira</i> spp.	0.36
	角毛藻	<i>Chaetoceros</i> spp.	0.36
	优美旭氏藻	<i>Schrderella delicatula</i>	0.18
	柔弱拟菱形藻	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	0.18
	短柄曲壳藻	<i>Achnanthes brevipes</i>	0.18
硅藻小计			14.55
甲藻门	微小原甲藻	<i>Prorocentrum minimum</i>	2.73
	裸甲藻	<i>Gymnodinium</i> spp.	0.36
	叉状角藻	<i>Ceratium furca</i>	0.18
	海洋原甲藻	<i>Prorocentrum micans</i>	0.18
甲藻小计			3.45
浮游动物	桡足类	<i>Copepoda</i> spp.	0.18

培养过程中,浮游植物的种类数表现为随着培养时间增加而降低的趋势,各个处理组的种类数相差不大(图3a)。浮游植物细胞密度的变化与叶绿素a含量的变化相似(图3b),第3~6 d为细胞密度高峰期,

第8 d开始下降。高峰期时,有氮或磷添加的处理组的细胞密度普遍高于对照组,同时添加氮和磷的M4及M5组细胞密度呈持续上升,最大密度分别为 $14.8 \times 10^5$ , $15.9 \times 10^5$  cells·L<sup>-1</sup>。

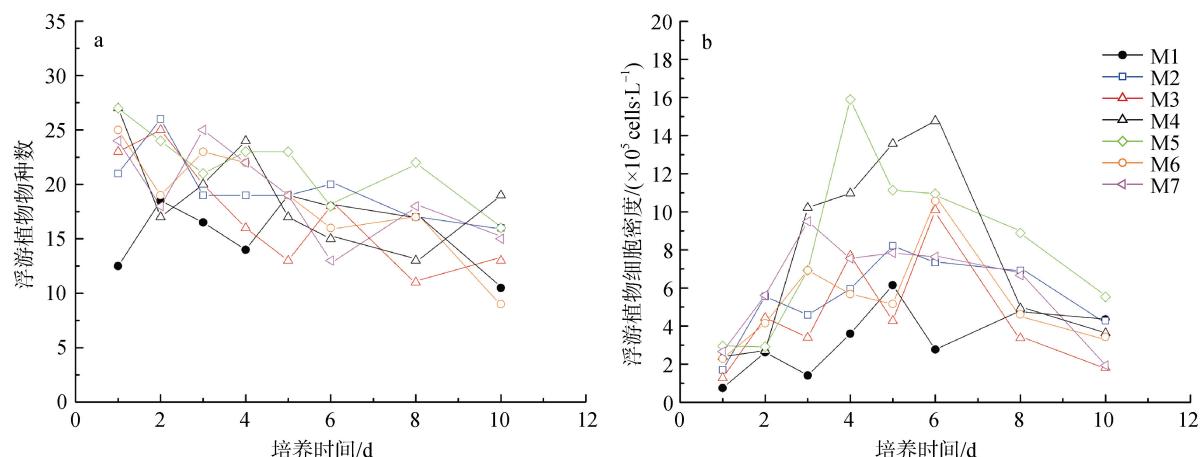


图3 氮、磷加富及添加方式实验中浮游植物物种数(a)及细胞密度(b)的变化

Fig. 3 Variations of phytoplankton species number (a) and cell density (b) in different treatments of nutrient addition bioassay

## 2.4 球形棕囊藻囊体生长对氮磷营养变化的响应

本研究培养期间共统计囊体476个,同时测量直径及囊体细胞数量。囊体的生长对氮和磷的添加响应存在明显差别,添加磷浓度为0.5 μmol·L<sup>-1</sup>时能刺激囊体快速增长,M3组第6、7 d的囊体丰度显著高于其它处理组( $P<0.05$ )(图4a),丰度于第7 d达峰值 $4.8 \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>,但第8 d囊体开始大量衰败,丰度降至 $1.2 \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>,第12 d已镜检不出囊体。氮添加的M2组囊体丰度的变化与对照组相近,于第7 d

达峰值 $(2.3 \pm 0.2) \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>后,囊体丰度在 $1.5 \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>稳定波动,培养后期囊体较少出现衰败。M2组的囊体平均直径最低为 $(87 \pm 57)$  μm,M3组的为 $(115 \pm 84)$  μm,对照组M1则为 $(109 \pm 89)$  μm(图5),各处理组别的囊体直径无显著差异( $P>0.05$ )。囊体直径与囊体细胞数对数值的线性回归的斜率存在差别(表3),氮添加组M2的斜率为0.55,低于对照组M1的1.02,磷添加组M3的斜率则为1.17。磷的添加促进囊体丰度及囊体细胞数的增长,但囊体持续的时间较短,氮的添加则不利于囊体直径及囊体细胞的生长。

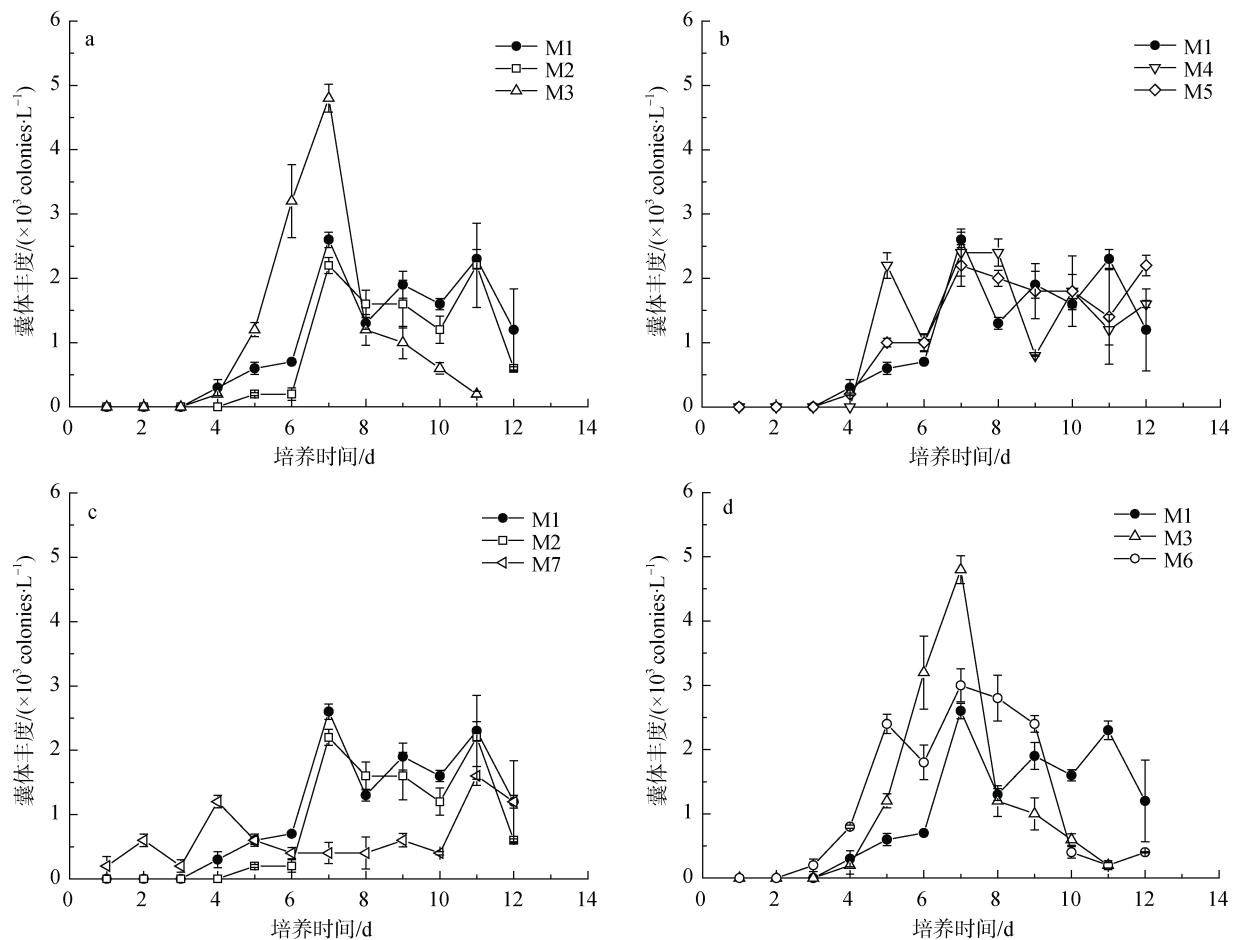


图 4 一次性添加氮和磷(a)、不同氮磷比(b)、一次性添加和每天添加氮(c)及一次性添加和每天添加磷(d)培养条件下囊体丰度的变化

Fig. 4 Variations of colony density in nitrogen and phosphorus addition in once (a), different N/P ratio (b), nitrogen addition in once and daily (c) phosphorus addition in once and daily (d) of different culture condition

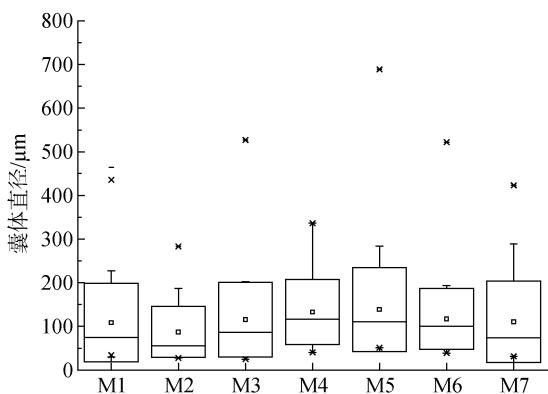


图 5 氮、磷营养变化培养实验中球形棕囊藻的囊体直径变化

Fig. 5 Colony diameters of *Phaeocystis globosa* in different treatments of nutrient addition bioassay

同时添加氮和磷设置氮磷比为 16:1 和 50:1 的 M4 及 M5 组, 囊体数量无明显提高。M5 组囊体

丰度变化与对照组基本一致(图 4b), 第 4~7 d 逐渐上升至峰值后稳定波动, M6 组的囊体丰度则在  $1 \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>~ $2 \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup> 间来回波动。两个处理组的囊体平均直径较其它处理组高(图 5), 分别为  $(133 \pm 74)$  μm 和  $(139 \pm 96)$  μm, M4 和 M5 组囊体直径与囊体细胞数的线性回归斜率分别为 1.31 和 0.86 (表 3), 氮磷比升高限制囊体细胞数的增长。

囊体丰度对一次性添加和每天添加氮的响应存在差异, 一次性添加氮的 M2 组囊体丰度变化与对照组相近, 于第 4、5 d 形成, 第 7 d 达到峰值后波动稳定。每天添加氮的 M7 组囊体于第 1 d 形成, 并持续至第 12 d, 但丰度较低(图 4c), 第 7~10 d 的囊体丰度显著低于其它组( $P < 0.05$ )。每天添加氮组的囊体平均直径  $(110 \pm 91)$  μm 大于一次性添加氮的直径  $(87 \pm 57)$  μm (图 5), 每天添加氮的 M7 组囊体直径与囊体细胞数的回归斜率为 0.79, 高于 M2 组的 0.55。

表 3 氮、磷加富及添加方式实验中球形棕囊藻的囊体直径与囊体细胞数量对数值线性回归斜率比较

Tab. 3 Logarithm relationships between colony diameter and colonial cell number of *Phaeocystis globosa* in different treatments of nutrient addition bioassay

处理组	囊体尺寸/ $\mu\text{m}$	囊体数/个	统计天数/d	$R^2$	斜率	显著性
M1	30~463	123	9	0.71	1.02	$P<0.01$
M2	28~283	50	8	0.39	0.55	$P<0.01$
M3	25~527	62	8	0.64	1.17	$P<0.01$
M4	40~336	70	8	0.84	1.31	$P<0.01$
M5	51~334	68	9	0.62	0.86	$P<0.01$
M6	39~522	68	10	0.41	0.79	$P<0.01$
M7	31~423	35	10	0.70	0.79	$P<0.01$

囊体数量对一次性添加和每天添加磷的响应皆在前期表现为刺激生长的作用(图 4D), 一次性添加磷的刺激作用较强, M3 组囊体丰度从第 5 d 的  $1.0 \times 10^3$  colonies· $\text{L}^{-1}$  上升至第 7 d 的  $4.8 \times 10^3$  colonies· $\text{L}^{-1}$ , 但第 8 d 即回落至  $1.2 \times 10^3$  colonies· $\text{L}^{-1}$ 。每天添加磷的 M6 囊体较早出现响应, 第 5 d 即上升至  $2.0 \times 10^3$  colonies· $\text{L}^{-1}$ , 囊体丰度高值维持至第 9 d, 第 10 d 回落至  $0.4 \times 10^3$  colonies· $\text{L}^{-1}$ 。两种添加方式下的囊体平

均直径相近(图 5), 一次性添加磷的 M3 组囊体直径与囊体细胞数的回归斜率为 1.17, 高于 M6 组的 0.79。

## 2.5 球形棕囊藻生长与环境因子的关系

将 7 个处理组的囊体数据与环境因子进行 Spearman 相关分析, 结果见表 4。囊体丰度与活性硅酸盐浓度呈显著负相关( $P<0.01$ ), 囊体细胞数与无机磷浓度、叶绿素 *a* 含量及浮游植物细胞密度呈显著正相关( $P<0.01$ ,  $P<0.01$ ,  $P<0.05$ )。

表 4 氮磷营养变化下球形棕囊藻囊体参数与营养盐质量浓度、生物量及物种数的 Spearman 相关系数

Tab. 4 Spearman correlation coefficients between colony parameters of *Phaeocystis globosa* and nutrient concentrations and biomass and species number in different treatments of nutrient addition bioassay

囊体相关参数	无机氮/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ )	无机磷/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ )	活性硅酸盐/ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ )	Chl <i>a</i> / ( $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ )	细胞密度/ ( $\times 10^5$ cells· $\text{L}^{-1}$ )	物种数目
囊体丰度/( $\times 10^3$ colonies· $\text{L}^{-1}$ )	-0.23	0.08	-0.42**	0.24	-0.10	-0.22
囊体直径/ $\mu\text{m}$	-0.13	0.15	-0.01	0.19	0.17	0.05
囊体细胞数/(cells·colonies <sup>-1</sup> )	-0.09	0.51**	-0.01	0.55**	0.40*	0.05

注: \*代表显著性  $P<0.05$ , \*\*代表显著性  $P<0.01$ 。

## 3 讨论

原始海水中 N/P 比为 12, 接近 Redfield 比值, Redfield 比值是反映浮游植物对氮磷营养盐需求的平均水平<sup>[26]</sup>, 营养盐限制的研究结合加富实验、营养吸收动力学等可更全面分析。本研究中通过单独添加和同时添加氮、磷营养的培养实验, 表明氮和磷是浮游植物生长的共同限制因子, 其中磷是浮游植物生长的主要限制因子。

浮游植物的群落的结构受环境中营养盐变化的影响<sup>[27]</sup>, 在营养充足条件下, 繁殖速率高的硅藻易成为优势类群, 当营养盐缺乏时, 具有较强营养储备能力的甲藻则成为优势类群<sup>[28]</sup>。初始海水中硅藻占绝对优势, 前期的优势种有根管藻(*Rhizosolenia* spp.)、海

线藻(*Thalassionema* spp.)、海链藻(*Thalassiosira* spp.)及条纹小环藻(*Cyclotella striata*)等。同时添加氮和磷的 M4 和 M5 组, 叶绿素 *a* 及细胞密度明显提高, 但球形棕囊藻囊体丰度维持在较低水平, 表明氮和磷营养充足时球形棕囊藻无法获得竞争优势。随着硅酸盐大量消耗降至较低水平时, 囊体丰度逐步上升, 从而与硅酸盐浓度呈现负相关。球形棕囊藻藻华通常发生在硅藻藻华后<sup>[8]</sup>, 较大型硅藻和链状硅藻是棕囊藻赤潮消长过程中常见的伴生浮游植物<sup>[29-30]</sup>。硅藻可为棕囊藻囊体提供附着基质, 使其稳定悬浮于水体中有利于囊体的进一步形成<sup>[2, 31]</sup>。囊体丰度峰值出现在浮游植物细胞密度峰值之后, 各处理组中囊体大量形成的第 5~7 d, 浮游植物细胞密度仍较高。随着硅酸盐的消耗, 培养后期硅藻的比重逐步下

降, 甲藻的比重逐步提高。甲藻具有摄食棕囊藻的能力, 其丰度常随棕囊藻藻华暴发而提高<sup>[32]</sup>, 从囊体中逃逸的单细胞可能成为甲藻的食物来源, 使得甲藻丰度提高<sup>[33]</sup>。

北部湾现场调查中球形棕囊藻囊体在水温为 19~21 °C时具有较高丰度, 囊体丰度介于  $10^3\sim10^6$  colonies·L<sup>-1</sup>, 直径主要分布在 1~5 mm<sup>[34-35]</sup>。本研究中囊体丰度不超过  $10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>, 囊体直径小于 1 mm, 培养时的“瓶子效应”是影响囊体丰度和直径的因素之一。本研究所用的光强与现场光强的差别亦可能是影响因素之一, 囊体在光强超过  $40 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$  时形成, 高光条件下囊体数量提高<sup>[36]</sup>。游离单细胞的增殖是囊体存在的基础, 而自然海区中游离单细胞常聚集在低光照区域, 藻华亦通常发生在低光照和浑浊、湍流的海域<sup>[37]</sup>。本研究仅讨论低光条件下, 球形棕囊藻囊体对氮、磷营养变化的响应。自然海区条件下, 水体的扰动及气体交换等条件有利于囊体对营养的吸收<sup>[38]</sup>, 在形成藻华时囊体直径与囊体细胞的对数回归斜率可达 2.44<sup>[39]</sup>。实验室培养条件下给培养基提供不同程度的扰动能显著提高囊体直径和囊体细胞数量<sup>[40]</sup>。本研究中仅每天对培养瓶进行一次摇匀, 球形棕囊藻处于静止的状态, 亦可能是影响囊体直径的因素之一。囊体粒径的不匹配是球形棕囊藻抵御浮游动物摄食的有效策略<sup>[41]</sup>, 摄食压力的存在能加快囊体的形成, 促进囊体直径的增长, 且维持囊体长时间存在<sup>[42]</sup>。本研究中, 培养海水经过 200 μm 筛绢过滤后, 各处理组仍不同程度地出现了浮游动物, 摄食压力对处理组囊体的形成和持续产生一定的影响。

囊体由游离单细胞不断分裂并产生粘性物质而形成, 囊体细胞通过二分裂增殖, 囊体随之增大<sup>[2, 7]</sup>。囊体形态的维持需要囊体细胞供给物质和能量, 额外物质和能量的投入并不会降低囊体细胞的生长速率<sup>[10]</sup>, 且稀疏的囊体细胞密度会限制体积的增大<sup>[43]</sup>。实验室条件下以 f/2 培养基进行培养时, 囊体直径与囊体细胞数的对数线性回归斜率为 1.52<sup>[24]</sup>。本研究中, 各处理组的斜率皆低于 1.50, 添加氮的处理组斜率皆较低, 表明氮的添加对囊体细胞的增殖无促进作用; 囊体细胞数与无机磷浓度呈正相关, 表明磷的添加有利于囊体细胞的增加。磷作为生命细胞组成, 以磷脂形式在细胞的分裂增殖中起重要作用<sup>[44]</sup>, 磷充足的条件下, 有利于囊体细胞的增殖, 从而扩大囊体直

径。通常稀疏的囊体细胞密度会导致囊体形态不稳定且易碎<sup>[43, 45]</sup>, 而 M2 及 M7 组中囊体持续稳定生长至第 12d, M3 组具有较高的囊体密度但持续时间较短。可推测氮营养盐在囊体粘性外被形成中起重要作用, 粘性多糖由囊体细胞产生, 是形成囊体外被维持囊体形态的重要物质<sup>[46]</sup>。初始海水在一次性添加磷后, 生物量的迅速增加加快了营养盐的消耗速率, 过早的营养盐耗尽会导致囊体细胞提前溢出或消散加快囊体的衰败<sup>[40]</sup>, 可推测 M3 组快速生长的大量囊体可能因氮营养的供应不足导致囊体外被形成和维持受限, 当囊体外被薄弱时囊体形态易变形和破裂<sup>[43]</sup>, 因此囊体维持时间较短。

球形棕囊藻在较低的 N/P 比(5.9~19.6)下具有较高的生长速率<sup>[47]</sup>, 藻华发生时低 N/P 比水体中囊体丰度较高, 磷酸盐的限制是导致藻华消亡的主要原因<sup>[38, 48]</sup>。本研究中同时添加氮和磷调节不同氮磷比条件下囊体数量无明显优势, 但最佳 N/P 比 16:1 的 M4 组囊体形态更紧致, 具有较高的囊体直径及囊体细胞数, 随着氮磷比升高囊体细胞密度下降, 表明充足氮磷营养条件是囊体形态维持的物质基础, 磷在囊体细胞生长过程中起重要作用。

营养盐的输入方式对浮游植物生长的影响不同, 一次性大量输入的营养盐添加方式有利于具有较高营养储存能力的种类(储存策略者), 少量且频繁的脉冲式输入方式有利于具有快速生长速率的种类(生长策略者)<sup>[49]</sup>。本研究中, 每天添加的输入方式第 1~3 d 的细胞丰度上升速度较一次性添加的快, 表明浮游植物群落以生长策略者为主。一次性添加和每天添加磷皆可刺激囊体丰度的增加, 但每天添加时囊体丰度高峰可持续更长时间, 表明球形棕囊藻偏向生长策略。生长策略者通常具有较高的  $V_{max}$ , 适应于以高吸收速率迅速获取外界脉冲式输入的营养<sup>[50]</sup>。游离单细胞是囊体形成的物质基础<sup>[43]</sup>, 具有较高的生长速率<sup>[8]</sup>, 可推测游离单细胞在脉冲式营养盐条件下的生长特性有利于囊体的形成, 从而在第 5~9 d 维持较高的囊体丰度, 相比一次性添加磷, 每天添加磷时球形棕囊藻囊体更有可能在群落竞争中获得优势。两种添加方式下磷添加组的囊体数量、囊体直径及囊体细胞的生长皆优于氮添加组, 在 N/P 比持续上升的钦州湾<sup>[14-15]</sup>, 一旦发生突然的磷污染, 则容易刺激球形棕囊藻囊体的快速大量形成而引发藻华。

## 4 结论

本研究于2019年1月采用钦州湾海域可观察到球形棕囊藻囊体的表层海水进行了营养盐加富培养实验得到的主要结果如下:

- (1) 氮和磷营养是钦州湾浮游植物生长的共同限制因子, 其中磷是首要限制因子。
- (2) 硅藻是培养过程中的优势类群, 球形棕囊藻囊体继浮游植物细胞密度高峰期后大量形成。
- (3) 添加氮后球形棕囊藻可形成囊体, 但不利于囊体数量、囊体直径及囊体细胞数的增长;
- (4) 一次性添加和每天添加磷均可刺激囊体大量形成, 并有利于囊体直径的增加, 一次性添加磷促进囊体细胞的增长但囊体衰退较快, 每天添加磷的方式则有利于囊体丰度的维持。

### 参考文献:

- [1] ROUSSEAU V, CHRÉTIENNOT-DINET M J, JACOBSEN, et al. The life cycle of *Phaeocystis*: state of knowledge and presumptive role in ecology[J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1/3): 29-47.
- [2] ROUSSEAU V, VAULOT D, CASOTTI R, et al. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses[J]. Journal of Marine Systems, 1994, 5(1): 23-29.
- [3] VERITY P G, SMETACEK V. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems[J]. Marine Ecology Progress Series, 1996, 130: 277-293.
- [4] HAMM C E, SIMSON D A, MERKEL R, et al. Colonies of *Phaeocystis globosa* are protected by a thin but tough skin[J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 187: 101-111.
- [5] LONG J D, FRISCHER M E, ROBERTSON C Y. *Phaeocystis globosa* bloom associated with upwelling in the subtropical South Atlantic Bight[J]. Journal of Plant Research, 2007, 29: 769-774.
- [6] WANG X D, TANG K W. Buoyancy regulation in *Phaeocystis globosa* Scheffel colonies[J]. Open Marine Biology Journal, 2010, 4: 115-121.
- [7] 黄天吾, 王小冬, 王艳. 球形棕囊藻的生长、囊体形态以及囊体细胞的分布[J]. 植物学报, 2012, 47(5): 508-514.  
HUANG Tianwu, WANG Xiaodong, WANG Yan. Growth, Architecture and Cell Distribution in *Phaeocystis globosa* Colonies[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2012, 47(5): 508-514.
- [8] 沈萍萍, 齐雨藻, 欧林坚. 中国沿海球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)的分类、分布及其藻华[J]. 海洋科学, 2018, 42(10): 146-162.  
SHEN Pingping, QI Yuzao, OU Linjian. *Phaeocystis globosa* in coastal China: taxonomy, distribution, and its blooms[J]. Marines, 2018, 42(10): 146-162.
- [9] ROUSSEAU V, MATHOT S, LANCELOT C. Calculating carbon biomass of *Phaeocystis* sp. from microscopic observations[J]. Marine Biology, 1990, 107: 305-314.
- [10] WANG X D, TANG K W, WANG Y, et al. Temperature effects on growth, colony development and carbon partitioning in three *Phaeocystis* species[J]. Aquatic Biology, 2010, 9: 239-249.
- [11] CHEN Y Q, SHAO P, WANG N, et al. Molecular identification of bloom-forming species *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyta) and its dispersal based on rDNA ITS sequence analysis[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2003, 22(2): 243-253.
- [12] 党二莎, 唐俊逸, 周连宁, 等. 珠江口近岸海域水质状况评价及富营养化分析[J]. 大连海洋大学学报, 2019, 34(4): 580-587.  
DANG Ersha, TANG Junyi, ZHOU Lianning, et al. Water quality assessment and eutrophication analysis in coastal waters of Pearl River estuary[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2019, 34(4): 580-587.
- [13] 康建华, 林毅力, 王雨, 等. 钦州湾海洋环境的富营养化水平评价及其对浮游植物叶绿素 *a* 的影响[J]. 海洋开发与管理, 2020, 37(11): 67-74.  
KANG Jianhua, LIN Yili, WANG Yu, et al. Assessment of the eutrophication level of the marine environment and its effect on phytoplankton chlorophyll *a* in Qinzhou Bay[J]. Ocean Development and Management, 2020, 37(11): 67-74.
- [14] 覃仙玲, 陈宪云, 赖俊翔, 等. 钦州湾表层海水中总溶解态氮磷分布特征及季节变化[J]. 海洋环境科学, 2017, 36(3): 349-353.  
QIN Xianling, CHEN Xiayun, LAI Junxiang, et al. The distribution characteristics and seasonal variation of total dissolved nitrogen and phosphorus in the surface of Qinzhou bay[J]. Marine Environmental Science, 2017, 36(3): 349-353.
- [15] 徐敏, 韩保新, 龙颖贤. 钦州湾海域氮磷营养盐近30年变化规律及其来源分析[J]. 环境工程技术学报, 2012, 2(3): 253-258.  
XU Min, HAN Baoxin, LONG Yinxian. Analysis of the variation trend and sources of nitrogen and phosphorus in Qinzhou Bay in the last 30 years[J]. Journal of Environmental Engineering Technology, 2012, 2(3): 253-258.
- [16] 杨斌, 鲁栋梁, 钟秋平, 等. 钦州湾近岸海域水质状况及富营养化分析[J]. 中国环境监测, 2014, 30(3): 60-64.  
YANG Bin, LU Dongliang, ZHONG Qiuping, et al. An analysis on water quality and eutrophication in the coa-

- stal area of Qinzhou Bay[J]. Environmental Monitoring in China, 2014, 30(3): 60-64.
- [17] 覃仙玲, 陈波, 赖俊翔, 等. 球形棕囊藻北部湾株对不同形态磷源的利用及碱性磷酸酶特性研究[J]. 广西科学, 2018, 25(1): 80-86.  
QIN Xianling, CHEN Bo, LAI Junxiang, et al. Study on the utilization of different phosphorus and alkaline phosphatase characteristics of *Phaeocystis globosa* cultivated from Beibu Gulf[J]. Guangxi Sciences, 2018, 25(1): 80-86.
- [18] 覃仙玲, 陈波, 赖俊翔, 等. 钦州湾磷营养状态与浮游植物的碱性磷酸酶活性分析[J]. 海洋通报, 2018, 37(2): 169-176.  
QIN Xianling, CHEN Bo, LAI Junxiang, et al. Phosphorus nutrition state and alkaline phosphatase activity of phytoplankton in the Qinzhou Bay[J]. Marine Science Bulletin, 2018, 37(2): 169-176.
- [19] 莫钰, 龙寒, 蓝文陆, 等. 钦州湾枯水期和丰水期分粒级 Chl *a* 的分布及影响因素[J]. 海洋环境科学, 2017, 36(3): 434-440.  
MO Yu, LONG Han, LAN Wenlu, et al. Distribution of size-fractional Chlorophyll *a* and its controlling factors during dry and wet seasons in Qinzhou bay[J]. Marine Environmental Science, 2017, 36(3): 434-440.
- [20] 骆鑫, 蓝文陆, 李天深, 等. 钦州湾春、夏季浮游植物群落特征及其与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2019, 39(7): 2603-2613.  
LUO Xin, LAN Wenlu, LI Tianshen, et al. Distribution of phytoplankton and its relationship with environmental factors in the Qinzhou Bay in spring and summer. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(7): 2603-2613.
- [21] 穆迪, 李清雪, 陶建华, 等. 渤海湾西南部典型站位营养盐限制特性的加富培养实验研究[J]. 海洋通报, 2012, 31(6): 680-688.  
MU Di, LI Qingxue, TAO Jianhua, et al. Nutrient enrichment experiment on the nutrient limitation of the south-western Bohai Bay[J]. *Marine Science Bulletin*, 2012, 31(6): 680-688.
- [22] 赖俊翔, 俞志明, 宋秀贤, 等. 利用特征色素研究长江口海域浮游植物对营养盐加富的响应[J]. 海洋科学, 2012, 36(5): 42-52.  
LAI Junxiang, YU Zhiming, SONG Xiuxian, et al. Pigment-based assessment of the response of phytoplankton to nutrient addition at the Changjiang Estuary[J]. *Marine Sciences*, 2012, 36(5): 42-52.
- [23] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB-T 12766.4-2007, 海洋调查规范第6部分: 海洋生物调查[S]. 北京: 中国标准出版社, 2007.  
General administration of quality supervision inspection and quarantine, Standardization Administration of China, GB-T 12766.4-2007, The specification for oceanographic survey-Marine biological survey[S]. Beijing: China Standard Press, 2007.
- [24] WANG X D, WANG Y, SMITH W O. The role of nitrogen on the growth and colony development of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae)[J]. European Journal Phycology, 2011, 46: 305-314.
- [25] 孙军, 刘东艳. 中国海区常见浮游植物种名更改初步意见[J]. 海洋与湖沼, 2002, 33(3): 271-286.  
SUN Jun, LIU Dongyan. The preliminary notion on nomenclature of common phytoplankton in China Sea waters[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2002, 33(3): 271-286.
- [26] HODGKISS I J, HO K C. Are changes in N: P ratios in coastal waters the key to increased red tide blooms?[J]. Hydrobiologia, 1997, 352(1-3): 141-147.
- [27] OFFICER C B, RYTHMER J H. The importance of silicon in marine eutrophication[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1980, 3: 83-91.
- [28] ÖRNÓLFSDÓTTIR E B, LUMSDEN S E, PINCKNEY J L. Nutrient pulsing as a regulator of phytoplankton abundance and community composition in Galveston Bay, Texas[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2004, 303(2): 197-220.
- [29] POULTON A J, MOORE C M, SEEYAVE S, et al. Phytoplankton community composition around the Crozet Plateau, with emphasis on diatoms and *Phaeocystis*[J]. *Deep Sea Research Part II*, 2007, 54(18/20): 2085-2105.
- [30] 王超, 李新辉, 赖子尼, 等. 珠江口球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)赤潮后期的浮游植物群落结构特征研究[J]. 生态科学, 2010, 29(2): 140-146.  
WANG Chao, LI Xinhui, LAI Zini, et al. Study on phytoplankton community structure at the late stage of a *Phaeocystis globosa* bloom in the Pearl River Estuary[J]. *Ecological Science*, 2010, 29(2): 140-146.
- [31] 黎慧, 高春蕾, 王小冬, 等. 小角毛藻对球形棕囊藻囊体形成的影响[J]. 海洋科学进展, 2010, 28(1): 57-63.  
LI Hui, GAO Chunlei, WANG Xiaodong, et al. Effects of *Chaetoceros minimus* on colony development of *Phaeocystis globosa*[J]. *Advances in Marine Science*, 2010, 28(1): 57-63.
- [32] 杨和福. 棕囊藻的生物学概述 I. 形态分类和生理生态学[J]. 东海海洋, 2004, 22(1): 49-63.  
YANG Hefu. The biology of *Phaeocystis* I. the morphology, physiology and ecology of *Phaeocystis*[J]. *Donghai Marine Science*, 2004, 22(1): 49-63.
- [33] GRATTEPANCHE J D, BRETON E, BRYLINSHI J M, et al. Succession of primary producers and micrograzers in a coastal ecosystem dominated by *Phaeocystis globosa* blooms[J]. *Journal of Plankton Research*, 2011, 33(1): 37-50.

- [34] 贺成, 宋书群, 李才文. 广西北部湾海域球形棕囊藻囊体时空分布及其影响因素[J]. 海洋与湖沼, 2019, 50(3): 630-643.  
HE Cheng, SONG Shuqun, LI Caiwen. The spatial-temporal distribution of *Phaeocystis globosa* colonies and related affecting factors in Guangxi Beibu Gulf[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2019, 50(3): 630-643.
- [35] 李波, 蓝文陆, 李天深, 等. 球形棕囊藻赤潮消亡过程环境因子变化及其消亡原因[J]. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1351-1358.  
LI Bo, LAN Wenlu, LI Tianshen, et al. Variation of environmental factors during *Phaeocystis globosa* blooms and its implications for the bloom decay[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(5): 1351-1358.
- [36] 王艳, 邓坤, 王小冬. 球形棕囊藻囊体形成中光照、营养盐和共存硅藻的影响[J]. 生态科学, 2013, 32(2): 165-170.  
WANG Yan, DENG Kun, WANG Xiaodong. The effects of light, nutrient and co-existing diatom on colony formation of *Phaeocystis globosa*[J]. Ecological Science, 2013, 32(2): 165-170.
- [37] 陈加雄, 李伟滨, 廖小珊, 等. 球形棕囊藻的负趋光性和硝酸盐饥饿诱导鞭毛脱落试验[J]. 水生态学杂志, 2015, 36(5): 58-62.  
CHEN Jiaxiong, LI Weibin, LIAO Xiaoshan, et al. Negative Phototaxis and Low-nitrate Induced Flagellum Abscission in *Phaeocystis globosa*[J]. Journal of Hydroecology, 2015, 36(5): 58-62.
- [38] PLOUG H, STOLTE W, JRGENSEN B B. Diffusive boundary layers of the colony-forming plankton alga *Phaeocystis* sp.: implications for nutrient uptake and cellular growth[J]. Limnology and Oceanography, 1999, 44(8): 1959-1967.
- [39] LIU X. Ecological, physiological, and bio-optical characteristics of *Phaeocystis globosa* in Coastal Waters of South Central Vietnam[D]. Williamsburg: The College of William and Mary, 2011, 23-25.
- [40] 王艳, 王小冬, 李韶山. 充气和搅动对球形棕囊藻生长及囊体形成的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(12): 3368-3374.  
WANG Yan, WANG Xiaodong, LI Shaoshan. Effects of air bubbling and turbulence on the growth and colony-form of *Phaeocystis globosa* scherffel[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(12): 3368-3374.
- [41] JAKOBSEN H H, TANG K W. Effects of protozoan grazing on colony formation in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) and the potential costs and benefits[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2002, 27: 261-273.
- [42] 霍铱萍, 王小冬, 王艳. 摄食信息对球形棕囊藻和布氏双尾藻竞争结果的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(16): 5834-5843.  
HUO Yiping, WANG Xiaodong, WANG Yan. The presence of grazing cues changed competitive outcomes between *Phaeocystis globosa* and *Ditylum brightwellii*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5834-5843.
- [43] 杨华钊, 郑晶晶, 杜蒙蒙, 等. 游离单细胞和囊体细胞在球形棕囊藻囊体形成中的作用[J]. 生态科学, 2014, 33(1): 56-60.  
YANG Huazhao, ZHENG Jingjing, DU Mengmeng, et al. The roles of colonial and solitary cells in the colony formation in *Phaeocystis globosa*[J]. Ecological Science, 2014, 33(1): 56-60.
- [44] KARL D M, YANAGI K. Partial characterization of the dissolved organic phosphorus pool in the oligotrophic North Pacific Ocean[J]. Limnology Oceanography, 1997, 42(6): 1398-1405.
- [45] 黄肖阳, 龙寒, 莫钰, 等. 不同形态磷源对球形棕囊藻生长及囊体形成的影响[J]. 海洋湖沼通报, 2021, 1: 116-122, 156.  
HUANG Xiaoyang, LONG Han, MO Yu, et al. Effects of different phosphorus sources on the growth and colony formation of *Phaeocystis globosa*[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2021, 1: 116-122, 156.
- [46] ALDERKAMP A C, BUMA A G J, VAN RIJSSEL M. The carbohydrates of *Phaeocystis* and their degradation in the microbial food web[J]. Biogeochemistry, 2007, 83(1, 3): 99-118.
- [47] 沈萍萍. 有害赤潮藻—球形棕囊藻的分类生理特性及产硫研究[D]. 广州: 暨南大学, 2001.  
SHEN Pingping. Study on classification physiological characteristics and sulfur production of harmful algal - *Phaeocystis globosa*[D]. Guangzhou: Jinan University, 2001.
- [48] 陈菊芳, 徐宁, 江天久, 等. 中国赤潮新记录种—球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 1999, 20(3): 124-129.  
CHEN Jufang, XU Ning, JIANG Tianjiu, et al. A report of *Phaeocystis globosa* bloom in coastal water of Southeast China[J]. Journal of Jinan University (Natural Science), 1999, 20(3): 124-129.
- [49] DUCOBU H, HUISMAN J, JONKER R R, et al. Competition between a prochlorophyte and a cyanobacterium under various phosphorus regimes: comparison with the droop model[J]. Journal of Phycology, 1998, 34: 467-476.
- [50] SOMMER U. Comparison between steady state and non-steady state competition: experiments with natural phytoplankton[J]. Limnology Oceanography, 1985, 30(2): 335-346.

# Effects of nitrogen and phosphorus addition on *Phaeocystis globosa* colony growth in Qinzhou Bay

MO Yu<sup>1</sup>, LAN Cai-bi<sup>2</sup>, XU Ming-ben<sup>2</sup>, LAI Jun-xiang<sup>2</sup>, LING Hui-jiao<sup>3</sup>

(1. Key Laboratory of Protection and Utilization of Marine Resources, Guangxi University for Nationalities, Nanning 530008, China. 2. Guangxi Key Laboratory of Marine Environmental Science, Guangxi Beibu Gulf Marine Research Center, Guangxi Academy of Sciences, Nanning 530007, China. 3. Guangxi Research Academy of Environmental Sciences, Nanning 530022, China)

Received: Jun. 1, 2021

Key words: *Phaeocystis globosa*; colony formation; nutrient enrichment; Qinzhou Bay; harmful algae bloom

**Abstract:** *Phaeocystis globosa* frequently causes extensive harmful algal blooms in the Beibu Gulf of China. The growth of the colony is critical in *P. globosa* bloom occurrence and duration. For this experiment, surface seawater of Qinzhou Bay containing *P. globosa* was used to study the influence of nutrient input on the *P. globosa* bloom. The culture was conducted in separate treatments with various nutrients, nitrate (N)/phosphate (P) ratios, and different added methods treatments. Results showed that the growth of phytoplankton was enhanced after N and P addition. Numerous colonies emerged following the phytoplankton bloom. The stimulation effect on colony numbers was stronger in P addition than in N addition. Colony numbers reached a maximum of  $4.8 \times 10^3$  colonies·L<sup>-1</sup>, with an average diameter of  $115 \pm 84$  μm in P addition. P addition groups had a relatively high cells-per-unit colony surface area but with a rapid decay in colonies. Colony cells were distributed sparsely in N addition treatments, with small colony numbers and diameter. The daily P addition method maintained colony growth longer than the one-time addition method. Overall, P stimulated the growth of colony numbers, cells, and diameter. Therefore, discharge management should be enforced in Qinzhou Bay to prevent colony bloom under sudden P pollution.

(本文编辑: 康亦兼)