

氮、磷供给比例对实验微藻群落结构的影响*

李 伟, 何淑婧

(西南林业大学, 云南生物多样性研究院, 昆明 650224)

摘 要: 生态理论预测, 生境筛选和物种竞争可能会联合影响生物群落结构. 然而, 通过实验手段检测两者对群落结构的影响作用, 特别是两者的作用效果是否会随时间推移而发生改变的研究还十分有限. 本研究构建了实验微藻群落系统, 通过改变微藻生长发育所必须的 2 种限制性因子氮素和磷素的供给比例, 对微藻的结构特征及各微藻组分的种群动态变化进行持续跟踪, 并通过对各微藻进行单一培养的方式来获取相关的性状指数, 用以反映各微藻的耐低氮或耐低磷能力, 进而检验生境筛选和物种竞争对微藻群落的影响作用, 以及两者作用效果随时间推移而发生的改变. 结果表明, 生境筛选和物种竞争对微藻群落结构的影响会随着时间的推移而发生变化; 实验初期生境筛选和物种竞争的影响作用均较弱; 实验中期生境筛选发挥着较为重要的作用, 具体表现在水体中氮素和磷素的供给比例直接影响了具有不同耐低氮或耐低磷能力的微藻种群数量分布; 而实验末期物种竞争发挥着较为关键的作用, 其中纤细角星鼓藻成为绝对优势种, 而部分微藻因为竞争排斥作用而从系统中消失. 未来的研究应全面考虑不同的时序变化和空间结构下生境筛选和物种竞争对群落结构的综合影响作用.

关键词: 群落结构; 生境筛选; 物种竞争; 时间变化; 淡水藻类; 氮、磷供给比例

The effect of N : P supply ratios on experimental algal community structure

LI Wei & HE Shuqiang

(Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224, P. R. China)

Abstract: Theoretically, environmental filtering and species competition should play important roles in affecting community structure. However, empirical studies that test the influence of environmental filtering and species competition over community structure, especially studies that address how the influence of these two factors varies with time are still limited. This study established artificial algal microcosms with five freshwater algal species, and the microcosms were then subjected to resource pulse supplies, with nitrogen and phosphorous as two limiting factors that would directly affect the growth and development of algal species. The dynamics of each component algal species were then tracked through the developmental stage of algal microcosms in order to better understand the influence of environmental filtering and species competition on algal community structure. Meanwhile, the growth traits of algal species were quantified when they were cultivated in monocultures to reflect their nitrogen stress tolerance or phosphorous tolerance. The results indicated that at the early stage, the influence of environmental filtering and species competition over algal community structure was relatively weak because all algal species could develop well with access to sufficient nutrient resources. At the middle stage, however, environmental filtering effect was dominant due to the fact that the abundance of algal species with different stress tolerances was significantly affected by the supply ratios of nitrogen to phosphorous. At the late stage, species competition played an essential role. One of the algal species, *Staurastrum gracile*, became the dominant species, whereas several inferior competitors went extinct due to competitive exclusion. Therefore, the relative importance of environmental filtering and species competition changed through time in our studied system. Future studies should take into account the effect of both temporal and spatial effect on the relative importance of environmental filtering and species competition during the course of community succession.

Keywords: Community structure; environmental filtering; species competition; temporal change; freshwater algae; N : P supply ratios

* 云南省教育厅科学研究基金理工类重点项目(2012Z069)资助. 2013-09-03 收稿; 2014-01-21 收修改稿. 李伟 (1978 ~), 男, 博士, 助理研究员; E-mail: ww0592@gmail.com.

群落构建过程对群落物种构成有着重要的影响,因而一直是群落生态学研究的核心内容之一^[1-2].具体说来,在某个生态群落构建的过程中,其物种构成主要受到生境筛选和物种竞争这两种重要因素的影响.由于生境筛选作用使得那些适应某一特定生境条件的物种占有优势地位,因此在该生境下共存的物种之间会表现出一些相似的性状,即生境筛选作用下的性状趋同性^[3-6].物种竞争作用则使得那些具有相同性状的物种因竞争排斥作用而无法共存.因此,物种竞争作用会促使物种间通过产生性状差异(即促进物种间生态位的分化)来得以共存^[7-10].

大量研究表明,生境筛选和物种竞争对群落结构有联合影响作用^[2,11-12].然而,生态学家就生境筛选和物种竞争对群落结构影响作用的相对重要度方面的意见还存在分歧.一些学者认为竞争作用在决定群落结构特性的过程中发挥着关键作用,而其他学者则认为生境筛选在此过程中起着主导作用.近年来,一些学者提出两者的相对重要度随特定的研究系统而定,特别是随着研究系统微环境的改变而发生变化^[12-13].考虑到时序变化对生态群落系统结构组分和功能性的重要影响^[14-15],探索时序变化条件下生境筛选和物种竞争对群落结构的研究将为群落构建和生物多样性维持的机理研究提供重要的理论支撑.然而,目前国内外探索两种作用效果是否会随时间推移而发生改变的研究还十分有限.

本研究采用几种常见的淡水微藻来构建实验微藻群落,通过改变微藻生长发育所必须的2种限制性因子,即氮素和磷素的供给比例,对实验微藻群落的结构特征及各微藻组分的种群动态变化进行持续跟踪,并通过对各微藻进行单一培养的方式来获取相关的性状指数,用来反映各微藻的耐低氮或耐低磷能力,进而检验生境筛选和物种竞争对微藻群落的影响作用,以及两种作用效果随时间推移而发生的改变.

1 材料和方法

1.1 材料

本实验采用5种常见淡水微藻,4种绿藻微藻——纤细角星鼓藻(*Staurastrum gracile*)、微星鼓藻(*Micrasterias rotata*)、小书状新月藻(*Closterium libellula*)和颗粒鼓藻(*Cosmarium granatum*)和1种蓝藻微藻——小颤藻(*Oscillatoria tenuis*).所有微藻均购自Carolina Biology Supply,并且在实验开展前将所购置的微藻在不含氮素和磷素成分的WC培养液^[16]中培养了10 d.

1.2 方法

1.2.1 培养液的配置 在对微藻进行单一培养时,各培养液中其它营养元素的配方均与原WC培养液配方保持一致,而氮素和磷素的成分则进行了相应的调整.在氮素缺乏的条件下设置了一系列的硝酸根离子浓度梯度(从低到高依次为0、0.25、0.5、1、2、4、8、16和32 $\mu\text{mol/L}$),而各培养液中磷酸根离子的浓度均为61.332 $\mu\text{mol/L}$,从而保证了各培养液中磷素供给充足而氮素是唯一限制性因子($N:P < 1$).类似地,在磷素缺乏的条件下设置了一系列的磷酸根离子浓度梯度(从低到高依次为0、0.025、0.05、0.1、0.2、0.4、0.8、1.6和3.2 $\mu\text{mol/L}$),而各培养液中硝酸根离子的浓度均为1000 $\mu\text{mol/L}$,从而保证了各培养液中氮素供给充足而磷素是唯一限制性因子($N:P > 300$).此外,在对微藻进行混合培养时,根据雷德菲尔德比例和生态化学计量学原理设置了不同氮、磷浓度比例的培养液^[17-18],其中 $N:P = 16:1$ ($N = 8 \mu\text{mol/L}$, $P = 0.5 \mu\text{mol/L}$)代表氮素和磷素供给平衡情况, $N:P = 1:1$ ($N = 8 \mu\text{mol/L}$, $P = 8 \mu\text{mol/L}$)代表磷素过量情况,而 $N:P = 180:1$ ($N = 8 \mu\text{mol/L}$, $P = 0.044 \mu\text{mol/L}$)代表磷素缺乏情况.单一培养实验每组设3个平行样,而混合培养实验每组设5个平行样.

1.2.2 实验条件 所有的实验藻类(单培养或者混合培养方式)均置于装有50 ml培养液的125 ml锥形瓶中,置于光照培养箱中进行培养,培养条件为:温度20℃,光照2500 lx,光暗比12 h:12 h.每日光照生长期内每隔2 h人工摇动振荡锥形培养瓶1次以减少微藻群落结构空间异质性的形成,并随机更换锥形瓶在光照培养箱中的位置以减少位置效应.

1.2.3 取样方法 在微藻单一培养的方式下,每天在取样前先均匀混合培养液,用移液管取出5 ml培养液(占培养液总体积的10%,稀释率为 0.1 d^{-1}),取其中的0.25 ml进行藻细胞计数并重复4次,计数完毕后重新加入5 ml相应的培养液,整个取样过程共持续15 d.在微藻混合培养的方式下(起始各微藻的初始密度均为100 cells/ml),每7 d取样1次,整个取样过程共持续50 d.每次取样前先均匀混合培养液,然后用移液管取出10 ml培养液,选取其中的0.25 ml进行藻细胞计数并重复4次,且在计数完毕后重新加入10 ml相应的

培养液. 需要说明的是, 本实验中藻类的单一培养条件属于半连续培养方式, 符合 Tilman 竞争理论的稳态条件^[19-20]. 而当对微藻进行混合培养的时候, 养分资源是通过脉冲方式进行供给. 具体来说, 自微藻混合培养后的第 3 d 开始, 每间隔 7 d 对各微藻群落添加 2 ml 浓度为对应培养液浓度 10 倍的加强培养液, 从而模拟了资源脉冲供给的低频和高量特性^[21]. 前期研究表明, 半连续培养方式条件下微藻种间将会发生强烈的竞争作用, 而在资源竞争过程中占据优势地位的微藻将竞争排斥其它微藻藻种, 造成了类似单一种的生物群落^[19-20]. 本实验中采用资源脉冲供给的方式, 是为了通过抑制稳态条件下的竞争排斥作用来促进多种微藻的共存, 从而得以对各微藻组分、特别是竞争力较弱的那些微藻的种群动态变化进行较长时期的跟踪研究.

1.2.4 各微藻的生长特征参数和耐氮、磷程度的计算 理论建模过程中, 将单培养实验条件下 3 组平行样采集的数据取平均值后, 采用 Monod 生长模型进行非线性数据拟合, 获得模拟生长曲线, 并计算各微藻的 2 个重要生长特征参数, 即半饱和常数和最大比生长速率, 并根据这 2 个生长特征参数进一步计算在氮素或磷素约束条件下对应的耐氮、磷程度 (R^* 值), 用来反映各微藻的耐低氮或耐低磷能力. Monod 方程为:

$$y = \mu_{\max} S / (K_s + S) \quad (1)$$

$$R^* = dK_s / (\mu_{\max} - d) \quad (2)$$

式中, y 为藻体的生长比速, S 为限制性基质浓度, K_s 为半饱和常数, μ_{\max} 为藻体的最大比生长速率, d 为稳态条件下的稀释率.

以上所有分析计算过程均使用 R 软件中的 Nlme package 进行.

2 结果

单一培养状态下各微藻的耐低氮或耐低磷能力表明, 在磷素过量的条件下(氮素相对缺乏), 微藻群落中的颗粒鼓藻、小颤藻和纤细角星鼓藻有着较高的耐低氮能力, 微星鼓藻和小书状新月藻则有着较低的耐低氮能力; 而在磷素约束条件下, 微星鼓藻、颗粒鼓藻和纤细角星鼓藻有着较高的耐低磷能力, 小颤藻和小书状新月藻则有着较低的耐低磷能力(表 1).

表 1 磷素过量 and 约束条件下各微藻的生长特征参数和耐氮(或耐磷)程度

Tab. 1 Growth parameters and R^* of different algal species under phosphorous abundant and limiting conditions

微藻藻种	磷素过量条件			磷素约束条件		
	半饱和常数	最大比生长速率	耐氮程度 (R^* 值)	半饱和常数	最大比生长速率	耐磷程度 (R^* 值)
小书状新月藻	8.391	0.194	低(8.880)	0.382	0.320	低(0.17)
微星鼓藻	6.317	0.167	低(9.480)	0.193	0.326	较高(0.09)
颗粒鼓藻	4.276	0.193	较高(4.577)	0.058	0.182	较高(0.07)
纤细角星鼓藻	0.230	0.200	高(0.228)	0.025	0.335	高(0.01)
小颤藻	1.624	0.142	较高(3.845)	0.150	0.138	低(0.40)

混合培养状态下各微藻的种群动态变化表明(图 1), 对于优势种纤细角星鼓藻而言, 其种群数量在不同的氮素和磷素供给条件下整体呈现不断增加的趋势. 而其它几种微藻, 特别是微星鼓藻、颗粒鼓藻和小书状新月藻的种群数量则呈现不断下降的趋势, 并且在不同的氮素和磷素供给条件下其种群动态变化表现出一定的差异性.

为了方便比较, 特选取整个实验的 3 个不同时间点, 即第 1、29 和 50 d 分别代表实验初始阶段、中期阶段和末期阶段. 各微藻在初始阶段的种群数量和所占比例相对较为稳定; 实验中期, 在高磷条件下耐低氮能力较强的 3 种微藻(颗粒鼓藻、小颤藻和纤细角星鼓藻)所占比例为 90.48%, 而在低磷条件下耐低磷能力较强的 3 种微藻(微星鼓藻、颗粒鼓藻和纤细角星鼓藻)所占比例为 93.04%; 实验末期, 在高磷条件下仅发现上述 3 种耐低氮能力较强的微藻, 其中纤细角星鼓藻所占比例为 99.94%, 而在低磷条件下纤细角星鼓藻所占比例为 82.75%(表 2).

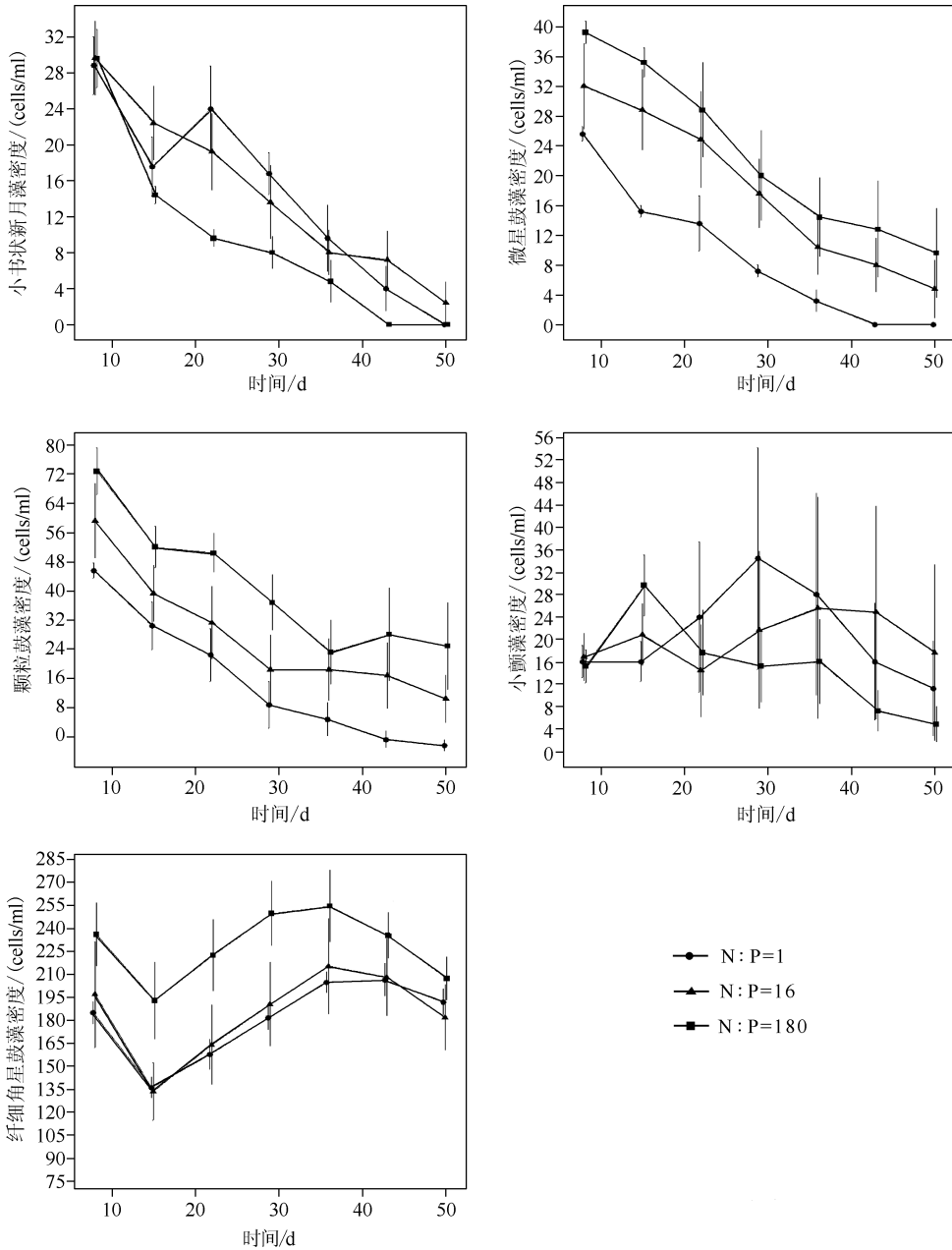


图 1 不同微藻的种群动态变化
Fig. 1 Population dynamics of different algal species

3 讨论

研究表明,生境筛选和物种竞争对群落结构的影响作用会随着时间的推移而发生改变. 实验初期,在不同的氮素和磷素供给条件下各微藻的种群数量和所占比例相对较为稳定. 由于整个实验群落处于初期构建阶段,养分资源较为充足,因此生境筛选和物种竞争在此阶段的作用均较弱;实验中期,在不同的氮素和磷素供给条件下各微藻的种群数量和所占比例已经发生了较大的变化:在高磷环境下($N:P=1$),颗粒鼓

藻、小颤藻和纤细角星鼓藻这三种耐低氮微藻生长较好,并在整个微藻群落中占有很大的比重.作为对比,那些对氮素有较大需求量的微藻种群数量则呈现出不断减少的趋势,并且所占比重相对较少.类似地,在低磷环境下(N:P=180),微星鼓藻、颗粒鼓藻和纤细角星鼓藻这三种耐低磷微藻占有较大比重,而其它对磷素有较大需求量的微藻种群数量和所占比例则不断减少.显然,生境筛选在此期间发挥着较为重要的作用;实验末期,在高磷或低磷条件下都能够较好生长的纤细角星鼓藻成为了绝对优势种,而其它微藻的种群数量则不断锐减,并且部分弱势微藻因竞争排斥作用而从实验系统中消失,因此物种竞争在该期间发挥着关键作用.

表2 各微藻在实验不同阶段种群数量百分比变化情况

Tab.2 The proportion change of different algal species at different stages of the experiment

微藻藻种	N : P = 1			N : P = 16			N : P = 180		
	第1 d	第29 d	第50 d	第1 d	第29 d	第50 d	第1 d	第29 d	第50 d
小书状新月藻	20%	6.67%	0	20%	5.12%	1.09%	20%	2.40%	0
微星鼓藻	20%	2.85%	0	20%	6.63%	2.18%	20%	6.00%	3.83%
颗粒鼓藻	20%	5.06%	0.01%	20%	8.43%	6.52%	20%	12.23%	11.50%
小颤藻	20%	13.61%	0.05%	20%	8.13%	7.97%	20%	4.56%	1.92%
纤细角星鼓藻	20%	71.81%	99.94%	20%	71.69%	82.24%	20%	74.81%	82.75%

当养分资源以脉冲方式进入微藻群落时,那些在短时间内充分利用释放的养分资源并快速生长的微藻种群将会表现出较大的最大比生长速率.然而由于资源脉冲的低频特性,在养分资源缺乏期间,这些微藻的生长就会受到很大的限制.作为对比,那些生长速度较为缓慢的微藻可能在养分充足供给期间通过加强细胞储存能力的方式来增加其在养分匮乏期间的优势^[22].以本实验为例,无论在高磷或低磷的条件下,小书状新月藻的最大比生长速率均比颗粒鼓藻高,然而实验末期颗粒鼓藻的种群数量要高于小书状新月藻,体现了颗粒鼓藻相对更强的综合竞争力.因此,尽管在稳态条件下微藻的最大比生长速率常用来指代其竞争能力,在资源脉冲的条件下微藻的竞争能力并不仅仅取决于最大比生长速率,而且同一微藻的最大比生长速率在资源脉冲供给的不同时期也可能发生不同的变化.此外,本文的研究结果也反映了在资源脉冲供给的方式下,各微藻种群可能通过采取不同的利用养分资源的策略(如增加生长速率或增加养分储存能力)而得以共存.

本实验中,磷素限制的条件制约了小颤藻的种群数量,而在磷素过量的条件下其种群数量明显增加.由于以颤藻为代表的许多蓝藻藻种都具有一定的固氮能力,故而在水体氮素浓度相对较低的情况下仍能够正常生长,而磷素往往成为其生长发育的重要限制性因子^[23-24].因此,减少水体环境的磷素浓度而不是氮素浓度可能会是一个更为有效的控制蓝藻数量的途径.然而需要说明的是,本实验只考虑了氮素和磷素两种限制性营养因子对微藻的影响.事实上,光照、温度等多种环境因子也会对微藻群落结构产生重要的影响.如温度是影响湖泊中绿藻和蓝藻相对比重的一个重要因素,不少研究发现,随着温度的不断上升,蓝藻的种类和数量不断上升,而绿藻的种类和数量则呈不断下降的趋势^[25-29].因此,为了更好地预测微藻群落的演替规律,未来的研究应加强探索养分资源与其它环境因子对微藻群落结构的联合影响作用.

综上所述,尽管现有的生态学理论和统计手段还难以量化生境筛选和物种竞争对群落结构影响作用的相对重要度,本研究结果表明,两者对群落结构的影响作用会随着时间的推移而发生变化.由于近期的一些研究还发现两者的相对重要度会随着度量尺度的不同而发生变化^[30-31],因此未来的研究应全面考虑不同的时序变化和空间结构下生境筛选和物种竞争作用对群落结构的综合影响作用.

致谢:感谢云南生物多样性研究院和西南林业大学林学院相关人员对本工作的支持与配合.

4 参考文献

- [1] Chase JM, Leibold MA. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press, 2003.
- [2] HilleRis LJ, Adler PB, Harpole WS *et al.* Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual*

- Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, **43**: 227-248.
- [3] Keddy PA. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 1992, **3**: 157-164.
- [4] Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, **9**: 113-122.
- [5] Cornwell WK, Schilck DW, Ackerly DD. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 2006, **87**: 1465-1471.
- [6] Freschet GT, Dias ATC, Ackerly DD *et al.* Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Global Ecological Biogeography*, 2011, **20**: 755-765.
- [7] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 1967, **101**: 377-385.
- [8] Pacala SW, Tilman D. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist*, 1994, **143**: 222-257.
- [9] Chesson PL. Mechanism of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, **31**: 343-366.
- [10] Grime JP. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 2006, **17**: 255-260.
- [11] Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 2008, **322**: 580-582.
- [12] Cornwell WK, Ackerly DD. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, **79**: 109-126.
- [13] Elias M, Gompert Z, Jiggins C *et al.* Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. *PLoS Biology*, 2008, **6**: 2642-2649.
- [14] Fukami T, Morin PJ. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature*, 2003, **424**: 423-426.
- [15] Fargione J, Tilman D, Dybzinski R *et al.* From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, **274**: 871-876.
- [16] Guillard RR, Lorenzen CJ. Yellow-green algae with chlorophyllide *c*. *Journal of Phycology*, 1972, **8**(1): 10-14.
- [17] Redfield AC. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, **46**: 205-221.
- [18] Sterner RW, Elser JJ. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [19] Tilman D. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist*, 1980, **116**: 362-393.
- [20] Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [21] Yang LH, Bastow JL, Spence KO *et al.* What can we learn from resource pulses? *Ecology*, 2008, **89**: 621-634.
- [22] Reynolds CS. Ecology of phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- [23] Vitousek PM. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 1991, **13**: 87-115.
- [24] Zehr J. Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*, 2001, **412**: 635-638.
- [25] Lewis WM. Dynamics and succession of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philippines. *Journal of Ecology*, 1978, **66**: 849-880.
- [26] Grover JP, Chrzanowski TH. Seasonal dynamics of phytoplankton in two warm temperate reservoirs: association of taxonomic composition with temperature. *Journal of Plankton Research*, 2006, **28**: 1-17.
- [27] 谭 啸, 孔繁翔, 于 洋等. 升温过程对藻类复苏和群落演替的影响. 中国环境科学, 2009, **29**(6): 578-582.
- [28] 王成林, 潘维玉, 韩月琪等. 全球气候变化对太湖蓝藻水华发展演变的影响. 中国环境科学, 2010, **30**(6): 822-828.
- [29] 王得玉, 冯学智, 周立国等. 太湖蓝藻爆发与水温的关系的 MODIS 遥感. 湖泊科学, 2008, **20**(2): 173-178.
- [30] de Bello F, Lavorel S, Lavergne S *et al.* Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, 2012, **35**: 1-10.
- [31] Franklin J, Keppel G, Webb E *et al.* Dispersal limitation, speciation, environmental filtering and niche differentiation influence forest tree communities in West Polynesia. *Journal of Biogeography*, 2013, **40**: 988-999.