

营养盐对长江口 2 种主要赤潮原因藻光合色素和光合作用影响的比较研究

赵艳芳^{1,2}, 俞志明^{1*}, 宋秀贤¹, 曹西华¹

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 比较研究了不同营养条件对中肋骨条藻和东海原甲藻的光合色素含量和光合作用的影响。结果发现: ①低浓度营养盐处理组培养的中肋骨条藻和东海原甲藻的叶绿素 a (chlorophyll a, Chl-a)、叶绿素 c (chlorophyll c, Chl-c) 和总类胡萝卜素 (total coloured carotenoids, TCC) 含量均低于高浓度营养盐处理组; ②初始 N/P 比值一定 (16/1) 的条件下, 2 种藻的光合速率变化不同, 对于中肋骨条藻, 低浓度处理组以单位细胞表示的光合速率从第 5 d 开始显著低于高浓度处理组, 至试验结束时, 2 组的光合速率 (以 O_2 计, 下同) 分别为 $0.031 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$ 和 $0.13 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$, 以单位叶绿素 a (μg) 表示的光合速率与高浓度处理组之间差异不显著, 分别为 $12.92 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$ 和 $13.03 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$, 而对于东海原甲藻, 低浓度处理组的以单位细胞和单位叶绿素 a 表示的光合速率均显著高于高浓度处理组; P 源充足低 N 处理组的 2 种藻的单位细胞表示和以单位叶绿素 a 表示的光合速率均高于高 N 处理组; N 源充足低 P 处理组的 2 种藻以单位细胞表示和以单位叶绿素 a 表示的光合速率低于高 P 处理组; 2 种藻的光合速率与胞内磷酸盐浓度之间存在显著正相关关系; ③相同营养条件下东海原甲藻比中肋骨条藻含有更多的单位细胞光合色素含量和更高的光合速率。试验从 2 种藻的光合特性角度, 进一步论证了东海原甲藻比中肋骨条藻更能适应营养盐浓度较低的环境。

关键词: 中肋骨条藻; 东海原甲藻; 光合色素; 光合作用; 营养盐

中图分类号: X55 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2009)03-0700-07

Comparative Research on the Effects of Different Nutrient Concentrations on the Photopigment Content and Photosynthesis of Two Bloom-forming Species Isolated from the Changjiang River Estuary

ZHAO Yan-fang^{1,2}, YU Zhi-ming¹, SONG Xiu-xian¹, CAO Xi-hua¹

(1. Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The contents of cellular chlorophyll a (Chl-a), chlorophyll c (Chl-c), total coloured carotenoids (TCC) and the photosynthesis of *Skeletonema costatum* and *Prorocentrum donghaiense* under different nutrient conditions were studied. The results showed that both species in the low nutrient concentration conditions had lower cellular Chl-a, Chl-c and TCC content than those in the high nutrient concentration conditions. When the initial N/P ratio was 16/1 while the concentrations were different, the two species had different photosynthetic rate responses. For *S. costatum*, the photosynthetic rate normalized by cell in the low nutrient concentration group (64 $\mu\text{mol/L}$ N and 4 $\mu\text{mol/L}$ P) was significantly lower than that in the high concentration group (256 $\mu\text{mol/L}$ N and 16 $\mu\text{mol/L}$ P) from the fifth day, and at the end of the experiment (on the seventh day), the photosynthetic rate was $0.031 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$ and $0.13 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$ respectively, while the photosynthetic rate normalized by Chl-a was $12.92 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$ and $13.03 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$ for the two groups respectively, and there was no significant difference between them; however, for *P. donghaiense*, the photosynthetic rates normalized by both cell and Chl-a in the low concentration conditions (64 $\mu\text{mol/L}$ N and 4 $\mu\text{mol/L}$ P) were significantly higher than those in the high concentration conditions (256 $\mu\text{mol/L}$ N and 16 $\mu\text{mol/L}$ P). For the two species, when P was sufficient, the low N concentration group (64 $\mu\text{mol/L}$ N and 36 $\mu\text{mol/L}$ P) and when N was sufficient, the low P concentration group (883 $\mu\text{mol/L}$ N and 4 $\mu\text{mol/L}$ P) had higher photosynthetic rates normalized by both cell and Chl-a than the high N concentration group (256 $\mu\text{mol/L}$ N and 36 $\mu\text{mol/L}$ P) and the high P concentration group (883 $\mu\text{mol/L}$ N and 16 $\mu\text{mol/L}$ P) respectively. There was a significant positive relationship between the photosynthetic rate and the intracellular P for both species, and *P. donghaiense* had higher cellular photopigment contents and photosynthetic rates than *S. costatum* under the same nutrient conditions. It could be inferred from their photosynthetic characteristics that *P. donghaiense* would survive better in low nutrient conditions compared with *S. costatum*.

Key words: *Skeletonema costatum*; *Prorocentrum donghaiense*; photopigments; photosynthesis; nutrient concentration

收稿日期: 2008-04-01; 修订日期: 2008-06-05

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-208); 国家重点基础研究发展规划 (973) 项目 (2007CB407305); 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX3-SW-232); 创新研究群体科学基金项目 (40821004)

作者简介: 赵艳芳 (1979 ~), 女, 博士研究生, 主要研究方向为环境生物学, E-mail: zhaoyanfang@qdio.ac.cn

* 通讯联系人, E-mail: zyu@qdio.ac.cn

富营养化能够破坏水域的生态平衡,使原有生态系统发生结构的改变^[1]和功能的退化^[2],并引起赤潮的暴发^[3].随着长江流域经济的发展、三峡工程的兴建,长江三角洲地区的进一步开发、人类社会活动对长江口的生态影响日益严重,长江口临近海域富营养化日趋严重,已经成为我国有害赤潮的高发区之一^[4~6].中肋骨条藻和东海原甲藻是长江口2种主要赤潮原因藻,且现场调查发现东海原甲藻赤潮常发生在中肋骨条藻赤潮之后,关于这种暴发机制至今尚不清楚^[7].

研究表明,氮、磷是浮游生物爆发性增殖最重要的控制因素^[8],水体中氮磷浓度不同可能是水体中浮游植物竞争产生优势种不同的原因之一^[9].但是自然水体中营养盐的动态变化也增加了营养盐状态与赤潮发生之间的许多不确定因素^[10].另有研究表明,营养盐状态和浮游生物的光合作用活性之间存在相互作用,在赤潮发生和消亡的不同时期,赤潮生物的光合作用活性变化很大,某些营养盐的限制引起赤潮生物光合作用能力的下降,对赤潮终止起着很重要的作用^[11].本研究比较分析了中肋骨条藻和东海原甲藻在不同营养条件下的生长、光合作用以及光合色素含量的变化,以期了解2种赤潮藻的增殖规律及其赤潮形成时间顺序的特性机制提供参考.

1 材料与方法

1.1 试验藻种

中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)和东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense* Lu)分离自长江口赤潮高发海域,经纯化后保存在中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室藻种室.培养温度为 $(20 \pm 0.5)^\circ\text{C}$,光照为4 000 lx,光暗比(L/D)为12 h/12 h.

1.2 培养条件

本实验所用所有玻璃器皿全部在10% HCl浸泡24 h,用蒸馏水冲洗至少3遍后,121℃高压湿热灭菌20 min.培养液选用f/2营养盐配方.培养用海水为自然海水,pH值为 7.9 ± 0.1 ,盐度为 30 ± 1 ,经孔径为 $0.45 \mu\text{m}$ 的混合纤维滤膜过滤,煮沸,室温冷却后备用.培养条件同藻种保存条件.

1.3 实验方法

1.3.1 藻培养

实验采用5 L锥形瓶进行一次性培养.取对数生长期的中肋骨条藻和东海原甲藻接种于未添加营

养盐的过滤消毒海水中,接种密度为 0.8×10^4 cells/mL,48 h后,待母液中的营养盐消耗殆尽,此时中肋骨条藻的细胞密度约为 4×10^4 cells/mL,东海原甲藻的细胞密度约为 1×10^4 cells/mL,加入不同浓度营养盐,不同营养条件分别设定为:①N/P比值为16/1,而N、P浓度不同分别为:64 $\mu\text{mol/L}$ 、4 $\mu\text{mol/L}$ 和256 $\mu\text{mol/L}$ 、16 $\mu\text{mol/L}$;②P源充足(36 $\mu\text{mol/L}$,按照f/2标准添加),而N浓度不同分别为:64 $\mu\text{mol/L}$ 和256 $\mu\text{mol/L}$;③N源充足(883 $\mu\text{mol/L}$,按照f/2标准添加),而P浓度不同分别为:4 $\mu\text{mol/L}$ 和16 $\mu\text{mol/L}$,其他各种营养元素按f/2培养液配方添加(东海原甲藻不添加Si),每个处理组均设3个重复.预试验显示2种藻在不同营养条件下有不同的生长周期而设定不同的实验时间:中肋骨条藻试验时间为7 d,每天取样;东海原甲藻实验时间为10 d,每隔1 d取样分析各种参数.

1.3.2 藻细胞计数及比生长率测定

每天用活体荧光仪(TD-700)对2种藻所有处理组细胞进行活体荧光测定,同时通过显微镜计数加以矫正.本实验采用以下公式计算中肋骨条藻细胞浓度(个/mL) = $1\,964.5 \times$ 活体荧光值;东海原甲藻细胞浓度(个/mL) = $1\,427.4 \times$ 活体荧光值 - 1 677.5.细胞的比生长速率根据Landry等^[12]的公式计算得出:

$$\mu = (\ln C_1 - \ln C_0) / (t_1 - t_0)$$

式中 C_1 和 C_0 为细胞在 t_1 和 t_0 时刻的数量.

1.3.3 培养液中无机N、P浓度和藻细胞中可溶性磷酸盐含量

取20 mL培养液通过醋酸纤维膜抽滤用于测定培养液中溶解无机氮(dissolved inorganic nitrogen, DIN)和溶解无机磷(dissolved inorganic phosphorus, DIP)的浓度.按照《海洋调查规范》,DIN用镉铜还原法,DIP用以抗坏血酸为还原剂的磷钼蓝比色法测定.离心10 mL藻液(7 000 r/min, 15 min)收集藻细胞,按照肖琳等^[13]的方法用10%三氯乙酸抽提,测定胞内可溶性磷酸盐浓度.

1.3.4 光合作用和光合色素测定

光合作用的测定采用黑白瓶法,密闭培养2 h后,测定光合作用产氧速率,其中溶氧量用碘量滴定法^[14].依照Yang等^[15]的方法用90%丙酮抽提,分光光度法测定叶绿素a(chlorophyll a, Chl-a)、叶绿素c(chlorophyll c, Chl-c)和总类胡萝卜素(total colored carotenoids, TCC)含量.

2 结果与分析

2.1 不同营养条件下中肋骨条藻和东海原甲藻的生长

不同营养条件对中肋骨条藻生长的影响如图 1 所示.前 3 d,所有处理组有相似的细胞密度和生长曲线,且生长速率也相似(表 1).从第 4 d 开始,不同营养条件下的细胞密度不同.至试验结束时,3 组初始 N 和 P 浓度分别为 256 $\mu\text{mol/L}$ 和 16 $\mu\text{mol/L}$ 、256 $\mu\text{mol/L}$ 和 36 $\mu\text{mol/L}$ 以及 883 $\mu\text{mol/L}$ 和 16 $\mu\text{mol/L}$ 的细胞密度分别达到 69×10^4 、 62×10^4 和 67×10^4 cells/mL.而初始 N 和 P 浓度分别为 64 $\mu\text{mol/L}$ 和 4 $\mu\text{mol/L}$ 、64 $\mu\text{mol/L}$ 和 36 $\mu\text{mol/L}$ 以及 883 $\mu\text{mol/L}$ 和 4 $\mu\text{mol/L}$ 的 3 组细胞密度分别为 34×10^4 、 33×10^4 和 48×10^4 cells/mL.东海原甲藻表现出相似的生长趋势(图 2).前 4 d,所有处理组有相似的细胞密度,并且第 2 d($0.22 \sim 0.24 \text{ d}^{-1}$)和第 4 d($0.12 \sim 0.14 \text{ d}^{-1}$)的生长速率相似(表 1),从第 6 d 开始,不同营养条件,

细胞密度不同.对于 3 组低浓度处理组,试验结束时细胞进入稳定期,第 10 d 的生长速率在 0 左右,而 3 组高浓度处理组,一直处于指数生长期,试验结束时的生长速率为 $0.05 \sim 0.07 \text{ d}^{-1}$.

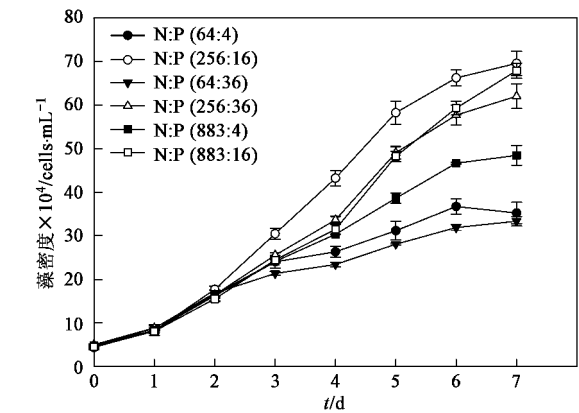


图 1 不同氮磷浓度下中肋骨条藻的生长曲线
Fig. 1 Effects of different N and P concentrations on the growth of *Skeletonema costatum*

表 1 不同氮磷浓度下中肋骨条藻和东海原甲藻的比生长速率/ d^{-1}
Table 1 Growth rate of *Skeletonema costatum* and *Prorocentrum donghaiense* under different N and P concentrations / d^{-1}

藻类	时间	N:P (64:4)	N:P (256:16)	N:P (64:36)	N:P (256:36)	N:P (883:4)	N:P (883:16)
中肋骨条藻	第 1 d	0.27	0.27	0.27	0.25	0.24	0.26
	第 2 d	0.29	0.33	0.28	0.27	0.30	0.28
	第 3 d	0.17	0.24	0.10	0.19	0.16	0.20
	第 4 d	0.04	0.15	0.04	0.12	0.10	0.11
	第 5 d	0.07	0.13	0.08	0.16	0.11	0.18
	第 6 d	0.07	0.06	0.06	0.07	0.08	0.09
	第 7 d	-0.02	0.02	0.01	0.03	0.01	0.06
东海原甲藻	第 2 d	0.24	0.24	0.24	0.23	0.22	0.23
	第 4 d	0.13	0.14	0.12	0.13	0.12	0.12
	第 6 d	0.09	0.11	0.11	0.10	0.08	0.10
	第 8 d	0.02	0.07	0.00	0.08	0.04	0.08
	第 10 d	-0.02	0.05	-0.01	0.06	0.00	0.07

2.2 不同营养条件下中肋骨条藻和东海原甲藻光合色素含量的变化

随着藻细胞培养时间的延长,对于中肋骨条藻的 3 组低营养盐浓度组,即初始 N 和 P 浓度分别为 64 $\mu\text{mol/L}$ 和 4 $\mu\text{mol/L}$ 、64 $\mu\text{mol/L}$ 和 36 $\mu\text{mol/L}$ 以及 883 $\mu\text{mol/L}$ 和 4 $\mu\text{mol/L}$ 的单位细胞 Chl-a、Chl-c 和 TCC 含量呈明显的下降趋势(图 3),对于 Chl-a, 3 个高浓度组,即初始 N 和 P 浓度分别为 256 $\mu\text{mol/L}$ 和 16 $\mu\text{mol/L}$ 、256 $\mu\text{mol/L}$ 和 36 $\mu\text{mol/L}$ 以及 883 $\mu\text{mol/L}$ 和 16 $\mu\text{mol/L}$, 在 7 d 时间里没有明显变化趋势,对 Chl-c

和 TCC, 3 个高浓度营养盐处理组的单位细胞含量也表现出随试验时间延长而下降的趋势.且对于 Chl-a 和 TCC,从第 3 d 开始,对于 Chl-c,从第 6 d 开始,每 1 种处理条件下,低浓度营养盐处理组单位细胞含量分别显著低于高浓度营养盐处理组的含量 ($p < 0.05$).相同营养条件下,比较 3 种光合色素的单位细胞含量,可以发现,Chl-a 含量远远高于其他 2 种色素,而 Chl-c 和 TCC 含量在同一水平.

在不同的营养条件下,东海原甲藻单位细胞的 Chl-a、Chl-c 和 TCC 含量变化如图 4.对于 3 组高浓

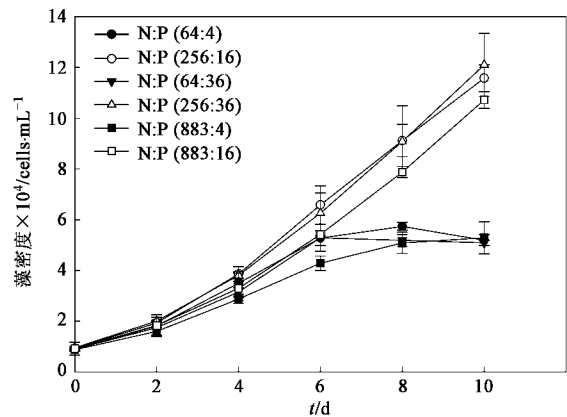


图2 不同氮磷浓度下东海原甲藻的生长曲线

Fig.2 Effects of different N and P concentrations on the growth of *Prorocentrum donghaiense*

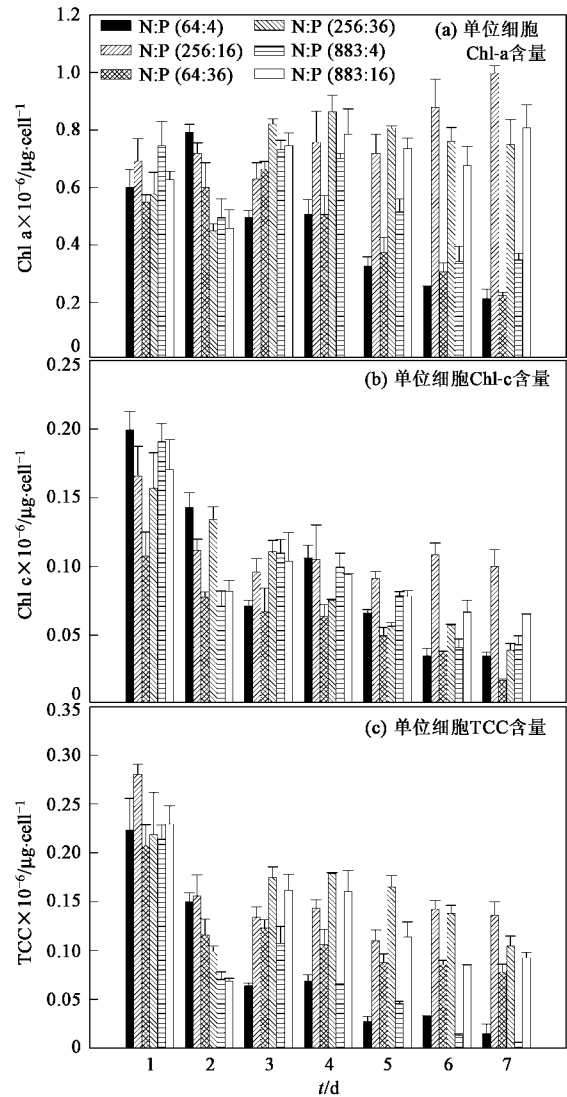


图3 不同营养条件对肋骨条藻单位细胞叶绿素a(Chl-a)、叶绿素c(Chl-c)和总类胡萝卜素(TCC)含量的影响

Fig.3 Effects of different N and P concentrations on the cellular content of Chl-a, Chl-c and TCC for *Skeletonema costatum*

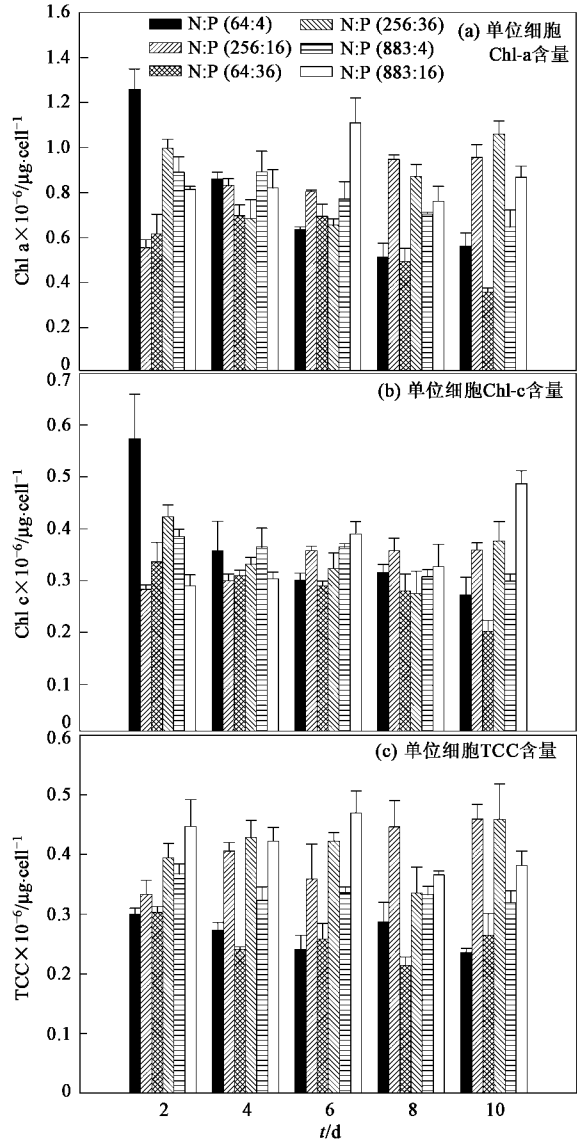


图4 不同营养条件对东海原甲藻单位细胞叶绿素a(Chl-a)、叶绿素c(Chl-c)和总类胡萝卜素(TCC)含量的影响

Fig.4 Effects of different N and P concentrations on the cellular content of Chl-a, Chl-c and TCC for *Prorocentrum donghaiense*

度营养盐处理组, Chl-a、Chl-c 和 TCC 的单位细胞含量在整个实验期间均无明显变化趋势. 对于 Chl-a, 3 组低浓度营养盐处理组的单位细胞含量呈下降趋势, 且从第 8 d 开始, 分别低于 3 个高浓度处理组的含量. 对于 Chl-c, 在试验结束时, 3 个低浓度处理组的含量显著低于 3 个高浓度处理组($p < 0.05$). 而对于 TCC, 3 组低营养盐浓度处理组的单位细胞含量在整个试验期间均分别低于高浓度处理组的量. 3 种色素含量进行比较, 同样发现 Chl-a 含量高于其余 2 种色素. 比较 2 种藻的 3 种色素含量发现, 相同营养条件下, 东海原甲藻的单位细胞 Chl-a、Chl-c 和

TCC 含量均高于中肋骨条藻。

2.3 不同营养条件对中肋骨条藻和东海原甲藻光合作用的影响

不同营养条件下,以单位细胞和单位叶绿素 a 表示的中肋骨条藻光合作用速率变化如图 5 所示。随着试验时间的延长,2 种方式表示的藻光合速率均呈下降趋势。以单位细胞表示的光合速率变化趋势如图 5(a),当初始 N/P 比值一定时,N 和 P 浓度分别为 64 $\mu\text{mol/L}$ 和 4 $\mu\text{mol/L}$ 处理组的藻光合速率低于高浓度营养盐处理组(初始 N 和 P 浓度分别为 256 $\mu\text{mol/L}$ 和 16 $\mu\text{mol/L}$),尤其是从第 5 d 开始,差异显著($p < 0.05$),至第 7 d 时,2 组的光合速率(以 O_2 计,下同)分别为 $0.031 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$ 和 $0.13 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$ 。在 P 源充足的条件下,低 N 处理组(64 $\mu\text{mol/L}$ N 和 36 $\mu\text{mol/L}$ P)有较高的光合作用速率,但从第 3d 开始,与高 N 处理组之间差异不显著。在 N 源充足的条件下,低 P 处理组(883 $\mu\text{mol/L}$ N 和 4 $\mu\text{mol/L}$ P)有较低的光合速率,而且与高 P 处理组之间的差异显著($p < 0.05$)。以单位叶绿素 a(μg)表示的光合速率变化趋势如图 5(b),初始 N/P 比值一定的条件下,低 N 和 P 浓度组和高浓度组的光合速率从第 5d 开始差异不显著,至第 7 d 时,2 组的光合速率分别为 $12.92 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$ 和 $13.03 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$;在 P 源充足的条件下,初始低 N 浓度处理组(64 $\mu\text{mol/L}$ N 和 36 $\mu\text{mol/L}$ P)的光合速率显著高于高 N 处理组(256 $\mu\text{mol/L}$ N 和 36 $\mu\text{mol/L}$ P) ($p < 0.05$),至第 7d 时分别为 $34.88 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$ 和 $10.01 \mu\text{mol} \cdot (\mu\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$;在 N 源充足的条件下,低 P 组(883 $\mu\text{mol/L}$ N 和 4 $\mu\text{mol/L}$ P)的以单位叶绿素 a 表示的光合速率从第 6d 开始与高 P 组(883 $\mu\text{mol/L}$ N 和 16 $\mu\text{mol/L}$ P)的相比差异不显著。

不同营养条件下,东海原甲藻的光合速率变化如图 6。以单位细胞表示的光合作用速率变化表明,初始 N/P 为 16/1 的条件下,低营养盐浓度处理组(64 $\mu\text{mol/L}$ N 和 4 $\mu\text{mol/L}$ P)的光合作用速率高于高营养盐浓度的处理组(256 $\mu\text{mol/L}$ N 和 16 $\mu\text{mol/L}$ P),至第 10d 时,2 组藻的光合速率分别为 $0.52 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$ 和 $0.33 \times 10^{-4} \mu\text{mol} \cdot (\text{cell} \cdot \text{h})^{-1}$ 。在 P 源充足的条件下,低 N 组(64 $\mu\text{mol/L}$ N 和 36 $\mu\text{mol/L}$ P)的东海原甲藻光合作用速率显著高于高 N 组(256 $\mu\text{mol/L}$ N 和 36 $\mu\text{mol/L}$ P) ($p < 0.05$)。在 N 源充足的条件下,高 P 组(883 $\mu\text{mol/L}$ N 和 16 $\mu\text{mol/L}$ P)的光合作用速率高于低 P 组(883 $\mu\text{mol/L}$ N 和 4 $\mu\text{mol/L}$ P)。以单位叶绿素 a 表示的光合作用速率表

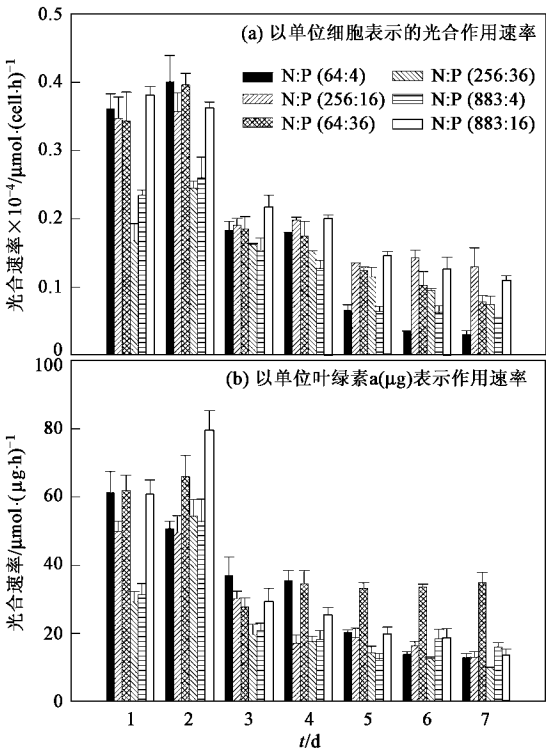


图5 不同营养条件对中肋骨条藻光合作用速率的影响

Fig.5 Effects of different N and P concentrations on the photosynthesis of *Skeletonema costatum*

现出相同的变化趋势[图6(b)].比较2种藻的光合作用可以发现,无论是以单位细胞还是以单位叶绿素 a 表示的光合速率,东海原甲藻都远远高于中肋骨条藻。

2.4 中肋骨条藻和东海原甲藻的光合作用速率与营养盐之间的相关性分析

检测中肋骨条藻和东海原甲藻培养液中的磷酸盐和硝酸盐浓度表明,培养液中的 DIN 下降速度较慢,而 DIP 下降速度很快(对中肋骨条藻,1 d 后,胞外 DIP 从 4 $\mu\text{mol/L}$ 降至 0.5 $\mu\text{mol/L}$ 左右;3d 后,从 36 $\mu\text{mol/L}$ 降至 0.8 $\mu\text{mol/L}$ 左右;对东海原甲藻,2 d 后从 4 $\mu\text{mol/L}$ 降至 0.6 $\mu\text{mol/L}$ 左右),说明 2 种藻能大量储存胞内磷酸盐。因此本研究同时检测了 2 种藻的胞内磷酸盐消耗情况。对中肋骨条藻和东海原甲藻在各种营养条件下的生长速率、光合速率以及营养盐浓度进行相关性分析得出,中肋骨条藻的光合速率与胞内磷酸盐呈极显著正相关关系($r = 0.661$, $p < 0.001$),而与胞外磷酸盐和硝酸盐的相关性不显著($p > 0.05$),另外,中肋骨条藻的生长速率与光合速率呈极显著正相关关系($r = 0.814$, $p < 0.001$),与胞内和胞外磷酸盐均呈显著相关关系($p < 0.05$),而

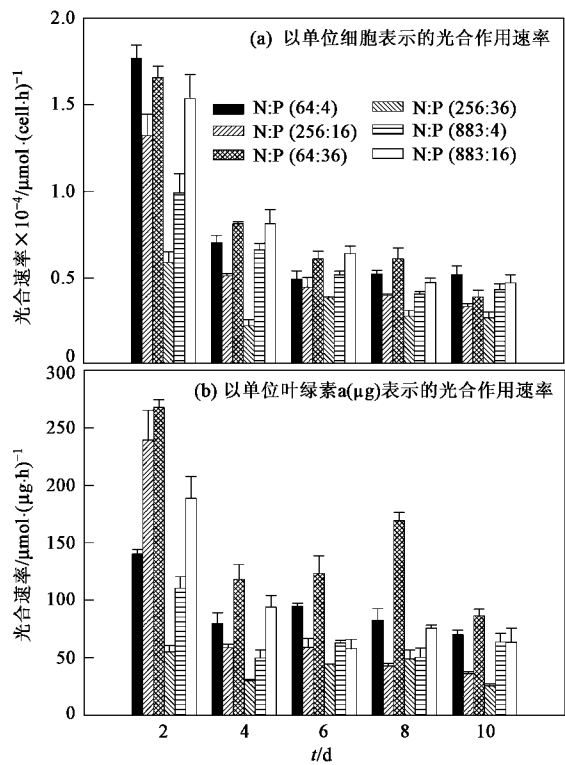


图 6 不同营养条件对东海原甲藻光合作用速率的影响
Fig.6 Effects of different N and P concentrations on the photosynthesis of *Prorocentrum donghaiense*

与胞外硝酸盐浓度相关性不显著. 东海原甲藻表现出相似的相关性, 光合速率与胞内磷酸盐呈显著正相关关系($r = 0.385, p < 0.05$), 而与胞外磷酸盐和硝酸盐相关性不显著($p > 0.05$), 生长速率与胞内磷酸盐之间相关性显著($r = 0.529, p < 0.01$)而与胞外磷酸盐和硝酸盐之间相关性不显著($p > 0.05$).

3 讨论

海水中营养盐含量影响浮游植物生长速率, 影响藻的生化组成^[16]. 本实验中设定的不同营养条件对中肋骨条藻和东海原甲藻在指数生长期的比生长速率没有显著影响, 但对稳定期的细胞密度影响显著. 试验结束时, 3 组低浓度营养盐处理组的 2 种藻均达到稳定期. 3 组高浓度营养盐处理组的细胞生长速率较高, 细胞密度继续增加. 对 2 种藻的生长速率与营养盐浓度进行相关性分析发现, 生长速率与胞外硝酸盐无显著相关关系, 与胞内磷酸盐存在显著正相关关系, 其中, 中肋骨条藻的生长速率还与胞外磷酸盐呈正相关. 因此与硝酸盐相比较, 磷酸盐更能影响中肋骨条藻和东海原甲藻的生长速率.

不同营养条件对中肋骨条藻和东海原甲藻细胞

的光合作用速率影响表明, 当 N 源充足时, 低 P 条件下藻细胞单位细胞光合作用速率较低, 而当 P 源充足时, 低 N 状态下藻细胞则具有较高的单位细胞光合作用速率. 尽管单位细胞叶绿素含量分析表明低 N 条件下生长的藻细胞光合色素含量低于高 N 条件, 但具有较高的活性, 因为以单位叶绿素 a 表示的光合作用速率也表明低 N 条件的光合速率高于高 N 条件. 实验结果表明, 当 2 种藻在 P 源充足的情况下, 一定的低 N 条件虽然使藻细胞单位细胞叶绿素含量下降, 但能促进藻细胞叶绿素活性, 从而提高光合效率; 而当 N 源充足时, 低 P 条件不仅促使藻细胞单位细胞的叶绿素含量下降, 活性也降低, 藻细胞的光合效率也减弱. 因此, 与 N 营养源相比, P 是控制 2 种藻细胞生长的最重要限制因素. 对 2 种藻的光合作用速率和营养盐进行相关性分析, 发现光合速率与藻的胞内磷酸盐呈显著的正相关关系, 而与胞外硝酸盐和胞外磷酸盐没有显著相关关系. 进一步说明胞内磷酸盐在控制赤潮藻生长消亡过程中起重要作用^[17].

藻细胞通过光合作用合成生命代谢所必需的许多生物大分子如碳水化合物、脂和蛋白质等^[18]. 这些生化组分不仅参与细胞重要的生命活动^[19], 还是细胞主要的结构组分^[20, 21], 有些还可以用作细胞的储存物质如糖和脂等^[22]. 许多研究也表明在营养盐限制的条件下, 藻细胞胞内总脂和总碳水化合物的含量升高^[23, 24]. 在低营养条件下, 藻细胞的比生长速率较低, 分裂较缓慢, 所以光合作用合成的生化组分, 主要用作能量储存. 本试验证明在相同的营养条件下, 东海原甲藻比中肋骨条藻含有较高的单位细胞光合色素含量, 和较强的光合速率. 另外还发现当初始 N/P 一定时(16/1), 东海原甲藻低营养盐浓度处理组有较高的光合速率, 叶绿素具有较强的活性, 而中肋骨条藻细胞反应相反. 笔者以前的试验也表明在相同营养条件下, 东海原甲藻单位细胞的总碳水化合物、总脂和总蛋白等的含量高于中肋骨条藻单位细胞的含量(未发表). 因此东海原甲藻比中肋骨条藻具有更强的合成储存生化组分的能力, 特别是在外界营养盐限制的条件下, 这些储存物质可以在营养盐缺乏的环境里维持藻细胞正常的生命代谢活动, 以等待新营养盐源的补充, 所以在营养盐浓度较低的环境里, 东海原甲藻比中肋骨条藻更具有竞争力. 王宗灵等^[25]的半连续培养试验也表明东海原甲藻能在营养盐浓度较低的生长环境中占优势, 相反, 营养盐浓度较高的环境更适合中肋骨条藻的生

长,中肋骨条藻具有更强的竞争能力.本研究从2种藻的光合特性角度进一步论证了东海原甲藻比中肋骨条藻更能适应营养盐浓度较低的环境,从而为解释长江口外海区2种藻赤潮在形成时间顺序上的特性机制提供参考.

4 结论

中肋骨条藻和东海原甲藻在3组低营养盐浓度处理组的单位细胞光合色素含量(Chl-a、Chl-c和TCC)分别低于相对应的高营养盐浓度处理组.相同营养条件下,东海原甲藻的3种单位细胞光合色素含量均高于中肋骨条藻.对于中肋骨条藻和东海原甲藻,当P源充足时,低N处理组的藻细胞叶绿素活性较高,光合速率高于高N处理组;N源充足时,低P处理组的光合速率低于高P处理组.进一步证明与N营养源相比,P是控制2种藻生长最重要的限制因素.当初始N/P比值一定(16/1),低营养盐浓度培养的中肋骨条藻的光合速率低于高营养盐浓度组,而东海原甲藻反应相反.相同营养条件下,东海原甲藻比中肋骨条藻有较高的光合速率.

参考文献:

- [1] Capriulo G M, Smith G, Troy R, *et al.* The planktonic food web structure of a temperate zone estuary, and its alteration due to eutrophication [J]. *Hydrobiologia*, 2002, **475**: 263-333.
- [2] Diat R J, Rosenberg R. Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna [J]. *Oceanogr Mar Biol, Annu Rev*, 1995, **33**: 245-303.
- [3] Riegman R, Noordeloos A M, Cadée G. Phaeocystis blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea [J]. *Mar Biol*, 1992, **112**: 479-484.
- [4] 柴超,俞志明,宋秀贤,等.长江口水域富营养化特性的探索性数据分析[J]. *环境科学*, 2007, **28**(1): 53-58.
- [5] Chai C, Yu Z, Song X, *et al.* The status and characteristics of eutrophication in the Yangtze River (Changjiang) Estuary and the adjacent East China Sea, China [J]. *Hydrobiologia*, 2006, **563**(1): 313-328.
- [6] Li M T, Xu K Q, Watanabe M, *et al.* Long-term variations in dissolved silicate, nitrogen, and phosphorus flux from the Yangtze River into the East China Sea and impacts on estuarine ecosystem [J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2007, **71**: 3-12.
- [7] Heil C A, Gilbert P M, Fan C. *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller A review of a harmful algal bloom species of growing worldwide importance [J]. *Harmful Algae*, 2005, **4**: 449-470.
- [8] Hallegraeff G M. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase [J]. *Phycologia*, 1993, **32**: 79-99.

- [9] 万蕾,朱伟,赵联芳.氮磷对微囊藻和栅藻生长及竞争的影响[J]. *环境科学*, 2007, **28**(6): 1230-1235.
- [10] Zhang C, Zou J Z. Nutrient uptake kinetics and growth under nutrient limitation of *Pseudonitzschia* [J]. *Chin J Oceanol Limnol*, 1997, **28**(6): 599-603.
- [11] Glibert P M, Kana T M, Anderson D M. Photosynthetic response of *Gonyaulax tamarensis* during growth in a natural bloom and in batch culture [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1988, **42**: 303-309.
- [12] Landry M R, Hassett R P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton [J]. *Mar Biol*, 1982, **67**: 283-288.
- [13] 肖琳,杨柳燕,蒋丽娟,等. 附生假单胞菌信号分子对铜绿微囊藻磷代谢的影响[J]. *环境科学学报*, 2005, **25**(4): 557-561.
- [14] 国家环境保护总局. 水和废水监测分析方法[M]. (第四版). 北京: 中国环境科学出版社, 2002. 201-202.
- [15] Yang S, Wu R S S, Kong R Y C. Physiological and cytological responses of the marine diatom *Skeletonema costatum* to 2, 4-dichlorophenol [J]. *Aquat Toxicol*, 2002, **60**: 33-41.
- [16] Goldman J C, McCarthy J J, Peavey D G. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in ocean waters [J]. *Nature*, 1979, **279**: 210-215.
- [17] Huang B, Ou L, Hong H, *et al.* Bioavailability of dissolved organic phosphorus compounds to typical harmful dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* Lu [J]. *Mar Pollut Bull*, 2005, **51**: 838-844.
- [18] Leonards N, Geider R J. Responses of elemental and biochemical composition of *Chaetoceros muelleri* to growth under varying light and nitrate: phosphate supply ratios and their influence on critical N:P [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, **49**: 2105-2114.
- [19] Geider R J, La Roche J. Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis [J]. *Eur J Phycol*, 2002, **37**: 1-17.
- [20] Parrish C C, Wangersky P J. Particulate and dissolved lipid classes in cultures of *Phaeodactylum tricornutum* grown in cage culture turbidostats with a range of nitrogen supply rates [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1987, **35**: 119-128.
- [21] Percival E. The polysaccharides of green, red and brown seaweeds: their basic structure, biosynthesis and function [J]. *Br Phycol J*, 1979, **14**: 103-117.
- [22] Thompson P A, Guo M X, Harrison P J. Effects of variation in temperature: I. On the biochemical composition of 8 species of marine-phytoplankton [J]. *J Phycol*, 1992, **28**: 481-488.
- [23] Li M, Gong R, Rao X, *et al.* Effects of nitrate concentration on growth and fatty acid composition of the marine microalgae *Paulova viridis* (Prymnesiophyceae) [J]. *Ann Microbiol*, 2005, **55**: 51-55.
- [24] Van Rijssel M, Janse I, Noordkamp D J B, *et al.* An inventory of factors that affect polysaccharide production by *Phaeocystis globosa* [J]. *J Sea Res*, 2000, **43**: 297-306.
- [25] 王宗灵,李瑞香,朱明远,等. 半连续培养下东海原甲藻和中肋骨条藻种群生长过程与种间竞争研究[J]. *海洋科学进展*, 2006, **24**(4): 495-503.