

doi: 10.11830/ISSN.1000-5013.201605015



采用微藻实验系统的 入侵机制假说整合

李伟¹, 王秋华^{2,3}, 何淑婧¹

(1. 西南林业大学 云南生物多样性研究院, 云南 昆明 650224;

2. 西南林业大学 土木工程学院, 云南 昆明 650224;

3. 西南林业大学 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 云南 昆明 650224)

摘要: 构建实验微藻群落,通过单培养的方式获取各微藻的生长特征参数,以反映其内禀特征和预测其竞争地位.混合培养所有微藻,对微藻竞争结果的理论预测进行实验验证,并开展一系列入侵模拟实验.实验结果表明:纤细角星鼓藻(*Staurastrum gracile*)在竞争过程中始终保持优势地位,并且能够成功入侵单建种群落,但当被引入由多个微藻组成的共建种群落时其竞争优势不再明显.

关键词: 养分资源; 竞争能力; 入侵实验; 微藻系统

中图分类号: Q 89 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-5013(2016)05-0601-05

Empiricism on Several Integrated Resource-Based Invasion Hypotheses Using Algal Microcosms

LI Wei¹, WANG Qiuhua^{2,3}, HE Shuqiang¹

(1. Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China;

2. College of Civil Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China;

3. Yunnan Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: Laboratory-based algal microcosms were established, and the growth parameters of algal species in monoculture were obtained in order to reflect their inherent traits and predict their competitive ability. All algal species were also cultured in mixture to empirically test theoretical predictions regarding their competitive ability, and a series of algal invasion experiments were carried out. The experimental results showed that *Staurastrum gracile* could use limited resources in a more efficient way than other algal species. It was the best competitor, and could successfully invade the established resident community with a low level of diversity. However, it lost its competitive advantage when introduced into the established resident community with a high level of diversity despite its superior competitive ability.

Keywords: nutrient resources; competitive ability; invasion experiment; algal microcosms

物种入侵是生态学研究的一个重要内容.入侵种不但会与原生种就有限的资源展开激烈的竞争,导致部分物种的局域绝灭,而且会对入侵地的生态系统产生深远而复杂的影响^[1-5].近年来,入侵生物学已成为新兴生态研究的热点领域之一^[6-12].目前,生态学家已提出多种解释物种入侵机制的假说,包括基于探索物种自身生物特性的内禀优势假说、基于探索物种间相互关系的天敌逃逸假说、物种竞争假

收稿日期: 2015-12-30

通信作者: 李伟(1978-),男,副研究员,博士,主要从事群落生态学和环境生态学的研究. E-mail: 54430368@qq.com.

基金项目: 教育部归国留学人员科研启动基金资助项目(214201);西南林业大学科研启动基金资助项目(111403)

说、增强竞争力进化假说,以及基于探索生态系统抵御入侵性的多样性阻碍假说.然而,整合多种假说,系统探索入侵机理机制方面的研究十分有限^[13-16],特别是以养分资源为切入点,开展整合入侵假设的研究较少^[17-18].本文构建实验微藻群落,对内禀优势假说、物种竞争假说和多样性阻碍假说进行整合研究.

1 材料与方法

1.1 实验材料

选取 5 种常见的淡水浮游微藻作为实验材料,即纤细角星鼓藻、微星鼓藻、小书状新月藻、颗粒鼓藻和小颤藻.在实验开展前,各微藻置于不含氮素和磷素的伍兹霍尔(WC)培养液^[19]中培养 10 d.

1.2 实验方法

1.2.1 养分资源配置 根据雷德菲尔德比例和生态化学计量学原理^[20-21],对微藻进行单一培养时,保持各培养液中磷酸根离子浓度恒定,构建硝酸根离子浓度梯度,模拟氮素缺乏条件($c(\text{N}):c(\text{P})<1$).类似地,模拟磷素缺乏条件($c(\text{N}):c(\text{P})>300$).对微藻进行混合培养时,配置不同氮磷比例的培养液, $c(\text{N}):c(\text{P})=16:1$, $c(\text{N}):c(\text{P})=1:1$, $c(\text{N}):c(\text{P})=180:1$,分别代表氮素和磷素供给平衡、氮素缺乏和磷素缺乏的情况.单培养实验重复 3 次,混合培养实验重复 5 次.

1.2.2 实验条件 选取总容积为 125 mL 的锥形瓶(内盛 50 mL 培养液)对实验微藻进行培养.为了减少环境不稳定性对微藻的影响,所有培养锥形瓶均置于光照培养箱中,恒温 20 ℃,光照 2 500 lx,光暗比 12 h:12 h.在每日的光照生长期间,每隔 2 h,人工摇动和振荡锥形培养瓶 1 次.

1.2.3 取样方法 在微藻单培养状态下,连续取样 15 d.每天取样时,从各锥形瓶中移取 0.25 mL 营养液进行藻细胞计数,并在取样结束后,补充 0.25 mL 营养液.各微藻的生长特征参数使用 Monod 竞争方程^[22-23]进行量化.混合培养时,采用资源脉冲供给的方式^[24],以促进多种微藻的共存.取样工作每 7 d 开展一次,一共开展 7 次.每次取样时,从各锥形瓶中移取 0.25 mL 营养液进行藻细胞计数.

1.2.4 微藻生长特征参数的计算 将单培养条件下的各微藻生长数据进行均值处理,采用 Monod 生长模型^[23]进行数据拟合,并计算各微藻的生长特征参数,即

$$y = \mu_{\max} \times s / (K_s + s), \tag{1}$$

$$R^* = d \times K_s / (\mu_{\max} - d). \tag{2}$$

式(1),(2)中: y 为生长比速; s 为限制性养分因子浓度; K_s 为半饱和常数; μ_{\max} 为最大比生长速率; d 为稀释率.

根据 Tilman 的竞争理论,对某制约养分因子有最低需求的藻类将具有最小的 R^* 值.换言之,该藻类将表现出最强的对该养分资源的摄取能力,而其在与别的藻类进行竞争的过程中,将保持绝对的优势地位.因此,通过采用 R^* 量化分析各微藻的养分资源摄取能力,可以预测其竞争能力^[25].

1.2.5 实验微藻的模拟入侵实验 从内禀优势假说的角度出发,参照各微藻生长特征参数(特别是对养分资源的摄取能力)和混合培养的竞争结果来选定竞争优势种.在模拟入侵实验中,以一个竞争优势种为入侵种,其余的 4 种微藻则为原生种.原生种群落的构建采用两种方式:一种是将每种原生种进行单一培养;另一种则是将 4 种原生种进行混合培养(各微藻的初始密度约为 60 细胞·mL⁻¹).无论采用何种方式,所构建的原生种群落分别置于 3 种不同氮磷浓度比例的培养液中(参见节 1.2.1)进行培养,并在培养 14 d 后引入竞争优势种(初始密度约为 20 细胞·mL⁻¹).入侵实验开展后每 7 d 进行一次取样,整个取样过程一共持续 50 d(参见节 1.2.3).单培养实验每组做 3 个平行样,而混合培养实验每组做 5 个平行样.最后,无论是竞争实验还是入侵实验,为了对各微藻种群数量特征进行比较,综合分析实验末期的 4 次取样数据,采取自然对数处理消除异方差问题,采用方差分析和进行组间多重比较.

2 结果与分析

2.1 各微藻的生长特征参数

对某制约养分因子有最低需求(最小 R^* 值)的藻类对该养分因子有最强的摄取能力,各微藻的生长特征参数,如图 1 所示.由图 1 可知:当氮素为养分制约养分因子时,纤细角星鼓藻对氮素的摄取能力

最强(最小的 R_N^*), 而微星鼓藻最弱(最大的 R_N^*); 类似地, 在磷素为制约养分因子时, 纤细角星鼓藻对磷素的摄取能力最强(最小的 R_P^*), 而小颤藻最弱(最大的 R_P^*).

2.2 混合培养竞争结果

无论在氮素缺乏($c(N) : c(P) = 1 : 1$)、磷素缺乏($c(N) : c(P) = 180 : 1$)或氮磷素供给相对平衡($c(N) : c(P) = 16 : 1$)的条件下, 纤细角星鼓藻均为优势种, 保持了较高的种群数量水平, 其他微藻的种群数量则呈现不断下降的趋势. 例如, 在氮磷素供给相对平衡的条件下, $c(N) : c(P) = 16 : 1$, 纤细角星鼓藻与其他微藻的种群数量特征差异明显($F_{4,95} = 24.89, P < 0.001$). 微藻在混合培养条件下的种间竞争的结果, 如图 2 所示. 图 2 中: t 为实验天数; d 为藻种密度. 由图 2 可知: 纤细角星鼓藻的种群数量(5.25 ± 0.30)远大于小书状新月藻(1.60 ± 1.26)、微星鼓藻(1.75 ± 1.39)、颗粒鼓藻(2.27 ± 1.61) 和小颤藻(1.82 ± 1.70)的种群数量.

2.3 模拟入侵实验及其结果

以氮素和磷素供给相对平衡($c(N) : c(P) = 16 : 1$)的情况为例, 在 4 个单建种群落(由小书状新月藻、微星鼓藻、颗粒鼓藻、小颤藻所构成的单一物种群落)形成 14 d 之后, 引入纤细角星鼓藻. 此后, 纤细角星鼓藻的种群数量不断上升, 而各单建种的种群数量则不断下降, 直至从实验系统中消失(竞争排斥作用). 然而, 当纤细角星鼓藻被引入由这 4 种微藻构成的共建种群落中, 尽管不同微藻种群的数量特征差异性依然显著($F_{4,95} = 41.84, P < 0.001$), 但纤细角星鼓藻的竞争优势不再明显. 入侵种与 4 种建群种的种群动态变化, 如图 3 所示. 由图 3 可知: 种群数量(3.59 ± 0.20)显著低于颗粒鼓藻(4.35 ± 0.21) 和小颤藻(4.39 ± 0.42)的种群数量.

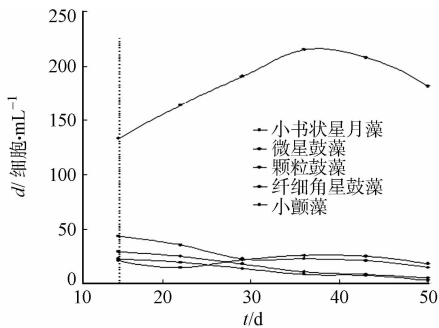


图 2 混合培养条件下的种间竞争结果
Fig. 2 Competitive outcome with experimental algal species cultivated together

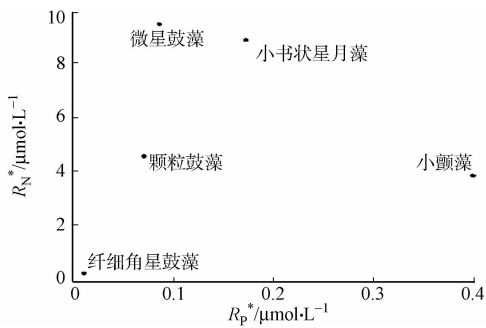


图 1 实验微藻对限制性氮素和磷素的最低需求
Fig. 1 Minimum requirement of limiting nitrogen and phosphorus by experimental algal species

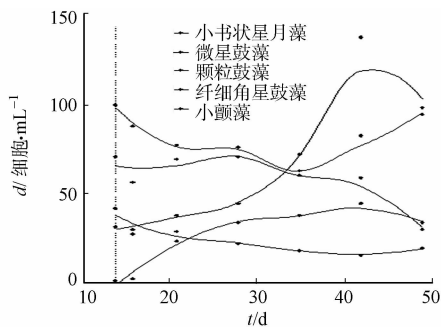


图 3 入侵种与 4 种建群种的种群动态变化
Fig. 3 Population dynamics of invader and four resident species

3 分析与讨论

实验结果表明, 各微藻在单一培养条件下的生长特征参数不但反映了其对有限资源的利用能力, 代表着其特有的内禀特性, 而且决定了其在资源竞争过程中的地位. 由于在单培育条件下, 纤细角星鼓藻表现出最强的摄取氮素或磷素资源的能力, 预测其在与别的藻种的竞争过程中是优势种, 而微藻混合培养实验结果也证实了有关微藻竞争能力的预测. 此外, 在模拟入侵实验中, 纤细角星鼓藻能够成功侵入单建种群落, 再次证明了其竞争优势. 然而, 当纤细角星鼓藻被引入由多个微藻组成的共建种群落时, 其竞争优势不再明显. 一种解释是, 相对于单建种群落而言, 共建种群落中的 4 种微藻可以通过生态位互补作用对有限的养分资源进行更加充分的利用, 从而大大减少纤细角星鼓藻入侵的机会. 另外一种解释是, 由于纤细角星鼓藻是在共建种群落构建 14 d 后才被引入, 优先级效应使共建种群落在资源利用方面占据先来者的优势. 考虑到纤细角星鼓藻在单建种群落和共建种群落中的表现差异性, 实验结果更支

持多样性阻碍假说的解释. 由于实验设计中没有考虑到共建种群落的多样性梯度及其所对应的物种构成变化情况,无法量化分析不同微藻抵抗入侵能力的差异性. 然而,根据各微藻对养分资源的摄取能力,作为建群种代表的颗粒鼓藻和小颤藻在入侵模拟实验中发挥了较为关键的作用,即通过充分利用限制性养分资源的方式,减少纤细角星鼓藻入侵的机会.

在开展的模拟入侵实验中,选取的入侵种并不是已对我国水生生物造成严重威胁的外来种. 事实上,试验材料均为我国常见的淡水微藻种类. 在模拟入侵实验中,对养分资源有最强摄取能力的微藻被视作入侵种,这是因为入侵种大多表现出一定的内禀优势. 只有在微藻单一培养和混合培养实验完毕后,才能根据实验结果确定选取哪一种微藻作为模拟实验中的入侵种,这样就避免了人为选择的主观性. 另外,选用的微藻系统是生态研究中常用的模型系统. 虽然该模型系统是对复杂的自然系统的一个简化,但其在揭示生态过程和相关机理方面发挥着重要的作用. 因此,在种群、群落和入侵生态学等研究中广为采用^[26-29]. 通过控制水体养分资源特征和微藻群落结构的方式模拟生物入侵的过程. 虽然不能代表在自然状态下生物入侵的真实状况,但是在严格控制的实验室条件下,可以对影响入侵的一些重要因素进行效果评价,而这在多种因素相互作用相互影响的自然状态下是难以做到的. 因此,建议未来的入侵研究不但应把多种入侵机制假说进行整合并检验,而且应把野外观察与控制实验有机地结合在一起.

生物入侵是一个复杂的生态过程,多种因素的相互作用决定了某个外来种最终是否能够发展成为入侵种. 目前已提出的各种入侵机制假说都有其自身的局限性,只有通过多种假说进行整合才能较好地解释入侵机制^[12,14]. 近年来,一些生态学家开始尝试对多个入侵机制假说进行整合^[30-34]. 除了研究对象和研究系统不同之外,与前人研究的主要差别在于探讨的竞争类型不同. 前人的研究探讨的是物种间的化学竞争作用,即一个物种通过分泌特别的化学物质来抑制另外一个物种,而文中的研究探讨的是物种间的消费竞争作用,即一个物种通过对共享资源的消耗来抑制另外一个物种. 因此,未来的研究应充分考虑物种间的各种竞争类型. 此外,文中的研究尝试性地对几种入侵机制假说进行整合,但并未考虑影响物种入侵的其他重要因素,如物种的释放种群数量、散播速率,以及天敌的种类和数量等. 因此,未来的研究还应加强对这些方面的深入探索.

4 结 束 语

入侵种往往具有某些明显的内禀优势,使它们能够在入侵地发展壮大. 因此,未来的入侵生态学研究应加强对入侵种和原生种功能性状特征的分析 and 比较工作. 同时,还应加强对本土生物的保护,因为较高的本土生物多样性可以有效抵御入侵. 此外,由于不少生态系统中常呈现出多种外来种同时入侵的现象^[18],未来的研究还应关注更多的生态系统和更复杂的物种间相互作用关系.

参 考 文 献:

[1] ALPERT P. The advantages and disadvantages of being introduced[J]. *Biological Invasions*,2006,8(7):1523-1534.

[2] VITOUSEK P M,DANTONIO C M,LOOPE L,et al. Introduced species: A significant component of human-caused global change[J]. *New Zealand Journal of Ecology*,1997,21(1):1-16.

[3] LONSDALE W M. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility[J]. *Ecology*,1999,80(5):1522-1536.

[4] MACK R N,SIMBERLOFF D,LONSDALE W M,et al. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control[J]. *Ecological Applications*,2000,10(3):689-710.

[5] VILA M,ESPINAR J L,HEJDA M,et al. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems[J]. *Ecology Letters*,2012,14(7):702-708.

[6] KOLAR C S,LODGE D M. Progress in invasion biology: Predicting invaders[J]. *Trends in Ecology and Evolution*,2001,16(4):199-204.

[7] 徐承远,张文驹,卢宝荣,等. 生物入侵机制研究进展[J]. *生物多样性*,2001,9(4):430-438.

[8] 李博,陈家宽. 生物入侵生态学:成就与挑战[J]. *世界科技研究与发展*,2002,24(2):26-36.

[9] 高增祥,季荣,徐汝梅,等. 外来种入侵的过程、机理和预测[J]. *生态学报*,2003,23(1):559-570.

[10] REN Mingxun,ZHANG Quanguo. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future inva-

- sive plants[J]. *Weed Research*, 2009, 49(5): 449-460.
- [11] 李博, 马克平. 生物入侵: 中国学者面临的转化生态学机遇与挑战[J]. *生物多样性*, 2010, 18(6): 529-532.
- [12] LOWRY E, ROLLINSON E J, LAYBOURN A J, et al. Biological invasions: A field synopsis, systematic review and database of the literature[J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(1): 182-196.
- [13] HAYES K R, BARRY S C. Are there any consistent predictors of invasion success[J]. *Biological Invasions*, 2008, 10(4): 483-506.
- [14] BARNEY J, WHITLOW T. A unifying framework for biological invasions: The state factor model[J]. *Biological Invasions*, 2008, 10(3): 259-272.
- [15] CATFORD J A, JANSSON R, NILSSON C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework[J]. *Diversity and Distributions*, 2009, 15(1): 22-40.
- [16] MOLES A T, FLORES-MORENO H, BONSER S P, et al. Invasions: The trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(1): 116-127.
- [17] MARTIN L J, BLOSSEY B, ELLIS E. Mapping where ecologists work: Biases in the global distribution of terrestrial ecological observations[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2012, 10(4): 195-201.
- [18] HAVEL J E, KOVALENKO K E, THOMAZ S M, et al. Aquatic invasive species: Challenges for the future[J]. *Hydrobiologia*, 2015, 750(1): 147-170.
- [19] GUILLARD R R, LORENYEN C J. Yellow-green algae with chlorophyllide C[J]. *Journal of Phycology*, 1972, 8(2): 10-14.
- [20] REDFIELD A C. The biological control of chemical factors in the environment[J]. *American Scientist*, 1958, 46(3): 205-221.
- [21] STERNER R W, ELSEER J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere [M]. Princeton: Princeton University Press, 2002: 10-35.
- [22] TILMAN D. Resource competition and community structure[M]. Princeton: Princeton University Press, 1982: 33-48.
- [23] MONOD J. The growth of bacterial cultures[J]. *Annual Review of Microbiology*, 1949, 3(1): 371-376.
- [24] YANG L H, BASTOW J, SPENCER K O. What can we learn from resource pulses[J]. *Ecology*, 2008, 89(3): 621-634.
- [25] CRAWLEY M J. Analysis of variance, in the R book[M]. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons, 2012: 101-124.
- [26] KASSEN R, BUCKLING A, BELL G, et al. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm [J]. *Nature*, 2000, 406: 508-512.
- [27] FUKAMI T, MORIN P J. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly[J]. *Nature*, 2003, 424: 423-426.
- [28] JIANG Lin, MORIN P J. Productivity gradients cause positive diversity-invasibility relationships in microbial communities[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(11): 1047-1057.
- [29] BENTON T G, SOLAN M, TRAVIS J M J, et al. Microcosm experiments can inform global ecological problems [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22(10): 516-521.
- [30] SUWA T, LOUDA S M. Combined effects of plant competition and insect herbivory hinder invasiveness of an introduced thistle[J]. *Oecologia*, 2012, 169(2): 467-476.
- [31] BOSSDORF O. Enemy release and evolution of increased competitive ability: At last, a smoking gun[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 638-640.
- [32] UESUGI A, KESSLER A. Herbivore-exclusion drives the evolution of plant competitiveness via increased allelopathy[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 916-924.
- [33] LAU J A, SCHULTHEIS E H. When two invasion hypotheses are better than one[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(3): 958-960.
- [34] ZHENG Yulong, FENG Yulong, ZHANG Likun, et al. Integrating novel chemical weapons and evolutionarily increased competitive ability in success of a tropical invader[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(3): 1350-1359.

(责任编辑: 钱筠 英文审校: 刘源岗)