

DOI:10.13718/j.cnki.xsxb.2021.10.007

不同氮源对淡水多甲藻生长和 叶绿素荧光参数的影响^①

杜雨欣, 代潇潇, 杨燕君, 施军琼

西南大学 生命科学学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715

摘要:以淡水多甲藻(*Peridinium umbonatum*)为材料,以氯化铵、硝酸钠和尿素为氮源,在 119 培养基中培养,并测定有关生长和生理指标,研究不同氮源对淡水多甲藻生长和叶绿素荧光参数的影响.结果表明:①以氯化铵、硝酸钠和尿素为单一氮源的多甲藻,细胞密度显著高于无氮处理组($p<0.05$),并且在尿素环境中具有更高的生物量和比生长率.②无氮处理使得多甲藻相对可变荧光值(V_f)显著升高($p<0.05$).③在延滞期时,以硝酸钠、尿素为氮源的多甲藻捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的概率(Ψ_0)和性能指数(PI_{ABS})显著高于无氮和氯化铵处理组;对数期时,有氮处理组 Ψ_0 显著高于无氮处理组($p<0.05$),且硝酸钠和氯化铵处理组显著高于尿素处理组;在平台期时,多甲藻单位面积吸收的光能(ABS/CS_0)、单位面积捕获的光能(TR_0/CS_0)、单位面积电子传递的量子产额(ET_0/CS_0)、单位面积传递到电子传递链末端的能量(RE_0/CS_0)、单位面积内反应中心的数量(RC/CS_0)以及 Ψ_0 表现出相同的趋势,其值由大到小均为硝酸钠处理组、氯化铵处理组、尿素处理组、无氮处理组,且各处理组间差异有统计学意义($p<0.05$).相比较而言,多甲藻在以氯化铵、硝酸钠和尿素为单一氮源时均可以生长良好,其中尿素最适合多甲藻生长,硝酸钠最利于多甲藻进行光合作用,而无氮处理(氮胁迫)时,多甲藻生长受到显著抑制,光合系统 II (PS II) 反应活性中心的数量降低,电子传递受阻.

关键词:氮源;多甲藻;光合系统 II;叶绿素荧光参数

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1000-5471(2021)10-0038-07

Effects of Different Nitrogen Sources on Growth and Chlorophyll Fluorescence Parameters of Freshwater Dinoflagellate, *Peridinium umbonatum*

DU Yuxin, DAI Xiaoxiao, YANG Yanjun, SHI Junqiong

School of Life Sciences, Southwest University / Key Laboratory of Eco-environments

in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Chongqing 400715, China

Abstract: In this study, the growth and the chlorophyll fluorescence parameters of freshwater dinoflagel-

① 收稿日期: 2020-05-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(41877410); 重庆市研究生科研创新项目(CYS21106, CYS20105); 西南大学大学生创新创业训练项目(X201910635050).

作者简介: 杜雨欣, 主要从事藻类生理学的研究.

通信作者: 施军琼, 博士, 高级实验师.

late, *Peridinium umbonatum*, were investigated when it was cultured in 119 medium with NH_4Cl , NaNO_3 and $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ as a single nitrogen source, respectively. The results show that ① The cell density of *P. umbonatum* was significantly higher in the treatment of NH_4Cl , NaNO_3 and $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ as a single nitrogen source, respectively, than that of nitrogen-free treatment ($p < 0.05$). Among the three treatments of nitrogen, a highest biomass and highest growth rate were determined at the treatment of $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$; ② The relative variable fluorescence (V_j) of *P. umbonatum* increased significantly under the nitrogen-free condition ($p < 0.05$); ③ In the lag growth phase, the probability that a trapped electron moves an electron into the electron transport chain beyond $\text{Q}_A(\Psi_0)$ and performance index (PI_{ABS}) increased significantly at the groups of NaNO_3 and $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ in contrast with the groups of NH_4Cl and nitrogen-free. In the logarithmic growth phase, however, the Ψ_0 of the groups of NH_4Cl , NaNO_3 and $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ increased significantly than that at the nitrogen-free treatment, and Ψ_0 in the groups of NaNO_3 and NH_4Cl was significantly higher than that at the group of $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$. In the stable growth phase, absorption flux per CS (ABS/CS_0), trapped energy flux per CS (TR_0/CS_0), electron transport flux per CS (ET_0/CS_0), energy transferred to the end of the electron transport chain per CS (RE_0/CS_0), the number of reactive centers (RC/CS_0) and Ψ_0 showed a similar trend that a significant difference among the four groups ($p < 0.05$), and highest values were found at the treatment of NaNO_3 , following as NH_4Cl , $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ and nitrogen-free. As a whole, it is suggested that *P. umbonatum* could grow better at $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ than that at NH_4Cl and NaNO_3 , while NaNO_3 was the most beneficial nitrogen source for the photosynthesis of *P. umbonatum* compared with other nitrogen sources. Additionally, nitrogen deficiency significantly inhibited the growth of *P. umbonatum* because the number of reactive centers in PS II and the electron transport was blocked.

Key words: nitrogen sources; *Peridinium umbonatum*; PS II; chlorophyll fluorescence parameters

甲藻是海洋和淡水中能够形成赤潮和水华的一类浮游藻类^[1]. 随着水体富营养化程度的加剧, 甲藻水华或赤潮频繁发生, 已经成为一个世界性的环境问题^[2]. 甲藻水华或赤潮的暴发会造成水质恶化, 使水生生物大量死亡^[3], 严重影响工农业生产及人类生活用水的供水质量, 直接威胁到流域生态环境安全及社会经济的可持续发展^[4]. 同时, 一些甲藻还能产生毒素, 如利玛原甲藻产生 DSP 毒素, 网状原角藻产生虾夷扇贝毒素和蛎甲藻产生海葵毒素等. 毒素可在贝类等海洋生物体内积累, 威胁食用者的生命健康^[5-7]. 近年来, 我国重要水体多次暴发甲藻水华^[8-10]. 如三峡大坝建成后, 随着水库周期性蓄水与泄水, 水文情势发生改变, 支流回水区成为湖泊型水体, 水流速度减缓, 水体自净能力减弱. 据不完全统计, 三峡库区至少有 15 条支流回水区发生过甲藻水华^[11-12], 且水华发生区域逐渐由坝址附近向距离大坝更远的上游支流扩展. 目前, 对甲藻赤潮的研究已取得较多成果^[13], 但对淡水甲藻水华的研究报道还较少.

营养盐浓度是影响浮游植物生长、生物量以及种群结构的重要因素^[14-15]. 其中, 氮是其生长必需和需求量最大的营养元素, 影响微藻的光合作用和藻细胞的生长繁殖^[16]. 藻细胞受到氮限制时, 光合作用过程中的光能捕获、能量转移和碳素固定均会受到限制^[17]. 此外, 不同形态的氮源也会影响浮游植物的营养盐吸收、代谢和细胞生长. 因此, 不同藻种对氮源形态的需求^[18]以及对不同形态氮的吸收利用率可能在藻类水华形成与维持中起着重要的作用^[19].

光合作用是藻类对环境最敏感的生理过程之一, 在其他特征出现之前, 光合作用的变化就可能发生^[20]. 光合系统包括 PS I 和 PS II, 其中 PS II 被认为是响应环境变化的原初部位^[21-22]. 叶绿素荧光参数能够有效反应 PS II 系统的能量利用情况, 以表征藻细胞的光合活性^[23]. 目前, 不同氮源对淡水多甲藻 PS II 影响的研究尚未见报道. 本研究以淡水多甲藻为材料, 研究不同氮源对其生长和叶绿素荧光参数的影响, 比较其对不同氮源的利用差异, 研究结果有助于了解不同氮源对甲藻生长的作用以及对浮游植物群落演替的潜在影响, 为甲藻水华的预测和防治工作提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 藻种培养

实验所用多甲藻(*Peridinium umbonatum* FACHB-329)由中国科学院武汉水生所淡水藻种库提供,藻种置于 119 培养基(pH 值为 7.5)中培养. 培养条件为光强 30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 温度 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$, 光暗比 12 h : 12 h. 至对数期后, 于 4 000 r/min 离心 5 min, 弃上清液, 用无氮的 119 培养基清洗, 去除表面吸附的氮. 重复洗涤、离心 3 次后, 转入无氮 119 培养基中, 进行氮饥饿培养 3 d 后作为实验用藻.

配制 3 种不同氮源的 119 培养基, 氮源分别为氯化铵、硝酸钠和尿素. 培养基中氮的终浓度为 2 mg/L. 将氮饥饿后的多甲藻等体积接入各培养基中, 在上述条件下培养, 每个处理设置 3 个重复.

1.2 藻细胞密度与比生长率的测定

每隔 2 d 取 1 mL 藻样, 加入 100 μL 的鲁戈氏液, 沉淀浓缩 24 h 后, 从中取出 0.1 mL 滴在浮游植物计数板上, 在光学显微镜下进行细胞计数. 比生长率(μ)计算公式为

$$\mu = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1}$$

式中, N_1 和 N_2 分别为藻细胞在 t_1 和 t_2 时的细胞密度.

1.3 叶绿素荧光动力学曲线(OJIP)的测定及有关参数的获得

取 2.5 mL 藻液, 经 30 min 的暗适应后, 用植物效率分析仪(Handy PEA/LPA2, Hansatech)测定 OJIP 曲线, 测定光强为 3 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 测定结果能够准确记录 10 μs 到 2 s 的叶绿素荧光变化. 通过 OJIP 曲线的变化及计算, 分别获得了每个生长时期(第 3, 21, 27 d)的 JIP 参数, 选取的参数及其含义见表 1.

表 1 选取的 JIP 参数及其含义

JIP 参数	含 义
ABS/CS_0	单位面积吸收的光能(在 $t=0$ 时)
TR_0/CS_0	单位面积捕获的光能(在 $t=0$ 时)
ET_0/CS_0	单位面积电子传递的量子产额(在 $t=0$ 时)
RE_0/CS_0	单位面积传递到电子传递链末端的能量
Ψ_0	反应中心捕获的用来推动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的激子占推动 Q_A 还原激子的比率(在 $t=0$ 时)
RC/CS_0	单位面积内反应中心的数量(在 $t=0$ 时)
PI_{ABS}	以吸收光能为基础的性能指数

1.4 数据分析

实验数据通过 SPSS 23.0 进行处理与分析, 采用单因素方差分析(One-way ANOVA)并用 LSD 进行多重比较, $p<0.05$ 为差异有统计学意义, 用 Origin 9.1 绘制文中所有图形.

2 结果与分析

2.1 不同氮源对多甲藻细胞密度以及比生长率的影响

图 1a 显示, 培养 12 d 后, 无氮处理组与有氮处理组的藻细胞密度差异有统计学意义($p<0.05$), 无氮处理组的细胞密度趋于稳定(1.06×10^4 个/mL), 有氮处理组随着培养时间的延长而增加. 培养 21 d 后, 尿素处理组的藻细胞密度显著高于其他处理组($p<0.05$), 硝酸钠和氯化铵处理组之间差异无统计学意义($p>0.05$).

在不同氮源培养下, 多甲藻对数期的比生长率呈现出不同的变化(图 1b). 无氮处理组的比生长率为 0.064 d^{-1} , 氯化铵、硝酸钠处理组的比生长率(分别为 0.075 d^{-1} , 0.079 d^{-1})与无氮处理组比较差异无统计学意义, 尿素处理组(0.118 d^{-1})显著高于其他处理组($p<0.05$).

无氮条件下, 多甲藻最早进入平台期, 且平台期生物量最小. 这是由于在氮胁迫时, 一些酶和蛋白质的合成减少, 对多甲藻生长造成了一定的限制^[24]. 但藻细胞能够利用内源氮进行必需的生理、生化代谢, 如光合作用等, 进行碳水化合物与能量的代谢及物质再分配^[25-27], 因此, 无氮处理组仍能存活并保持较低的生长. 相较于无氮处理, 3 种氮源均可以有效促进多甲藻的生长, 其中, 对数期以尿素为氮源的多甲藻细

胞密度最大, 比生长率最高, 表明在单一氮源存在的情况下, 尿素更有利于多甲藻的生长。

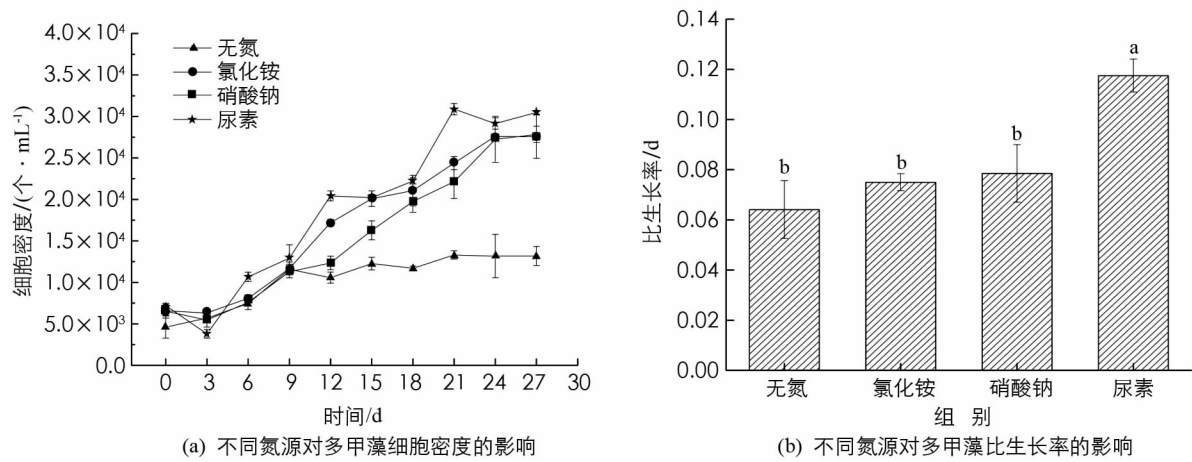


图 1 不同氮源对多甲藻细胞密度和比生长率的影响

延滞期: 0~3 d; 对数期: 无氮处理为 3~12 d, 有氮处理为 3~21 d; 平台期: 无氮处理为 12~27 d, 有氮处理为 21~27 d(范围取值包含后值)。小写字母不同表示差异有统计学意义($p<0.05$)。

2.2 叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)

在不同氮源条件下, 多甲藻的 OJIP 曲线变化如图 2, 其中多甲藻的相对可变荧光在硝酸钠、氯化铵以及尿素作为氮源时差异无统计学意义($p>0.05$)。无氮处理组 J 点相对可变荧光值(V_j)显著高于 3 种氮源处理组($p<0.05$)。曲线 J 点处的荧光强度升高, 通常反映了电子从 Q_A 向 Q_B 的传递受到抑制, PS II 反应中心受体侧 Q_A^- 瞬时大量积累^[28]。相较于无氮处理组, 3 种氮源条件下, J 点的荧光强度均下降, 说明含氮处理显著加快了电子在 PS II 受体侧的传递, 从而加快了 Q_A 被还原的速率。

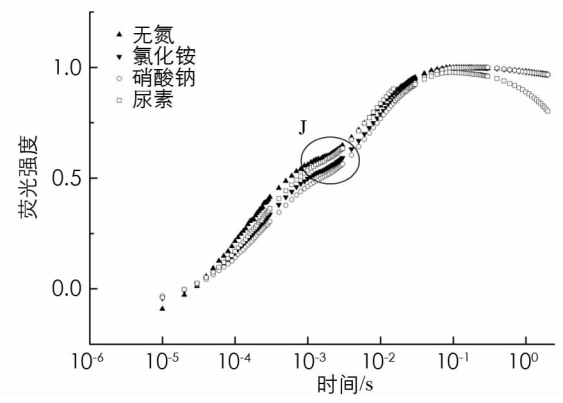


图 2 不同氮源条件下多甲藻 OJIP 曲线的变化

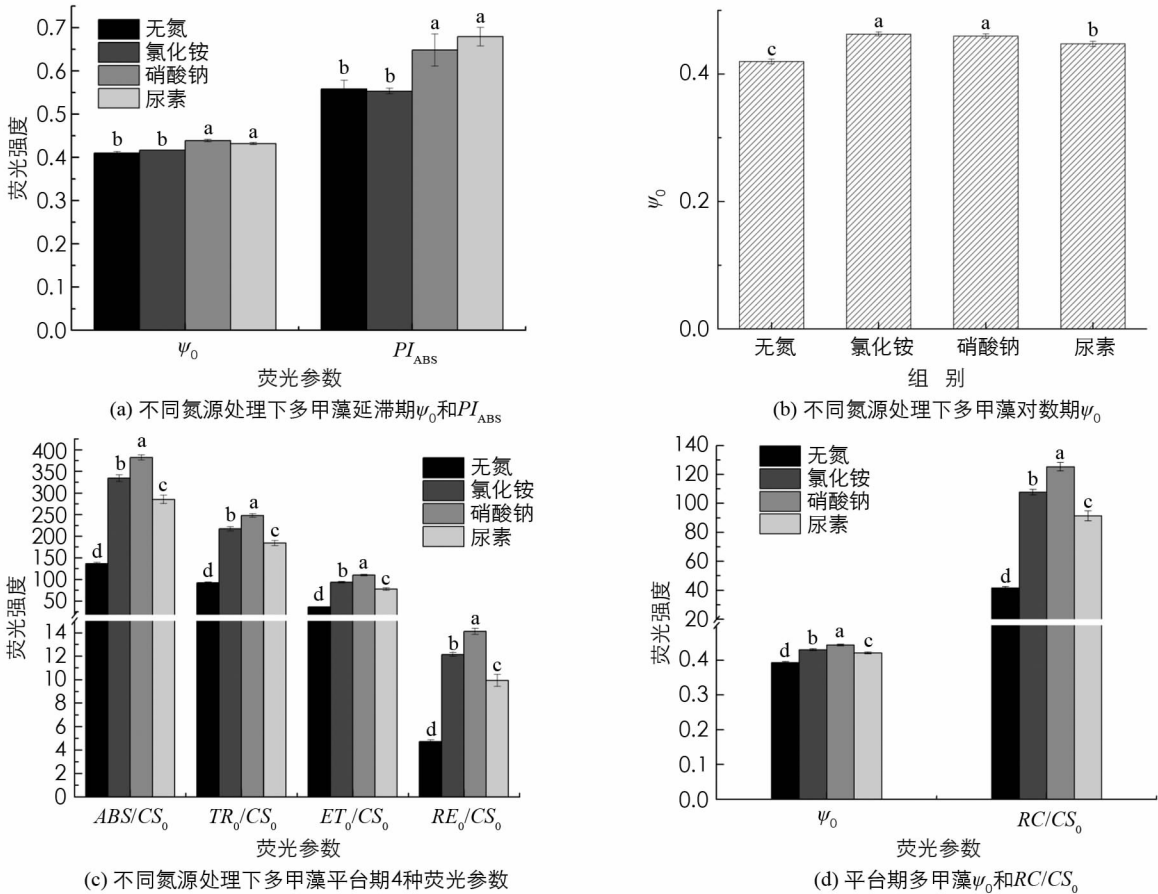
2.3 叶绿素荧光动力学参数

不同氮源对多甲藻延滞期性能指数(PI_{ABS})和概率(Ψ_0)的影响如图 3a。以尿素和硝酸钠为氮源的处理组 PI_{ABS} 显著高于以氯化铵为氮源的处理组($p<0.05$)。无氮与氯化铵、硝酸钠与尿素之间差异无统计学意义; Ψ_0 的情况与之相似。 PI_{ABS} 可以更准确地反映光合系统的状态, Ψ_0 反映了光照 2 ms 时有活性的反应中心的开放程度^[29]。说明在延滞期时, 无氮和氯化铵处理会使光合系统受到一定损害, 降低了反应中心的开放程度。

对数期时, 不同氮源对多甲藻 Ψ_0 的影响如图 3b。以氯化铵、硝酸钠、尿素为氮源的多甲藻 Ψ_0 均显著高于无氮处理组($p<0.05$)。分别提高了 10.27%, 9.57% 和 7.51%。其中硝酸钠和氯化铵处理组显著高于尿素处理组($p<0.05$)。以上结果表明, 对数期氮源的存在增大了有活性的反应中心的开放程度, 其中硝酸钠和氯化铵处理组 Ψ_0 较高, 说明其捕获的光能把电子传递到电子传递链中超过 Q_A^- 的电子受体的概率更大。

不同氮源处理下的多甲藻平台期单位反应面积能量流动情况以及 Ψ_0 和 RC/CS_0 分别如图 3c, 3d。各荧光参数间表现出相同的趋势, 其值由大到小均为硝酸钠处理组、氯化铵处理组、尿素处理组、无氮处理组。且各处理组间差异有统计学意义($p<0.05$)。与无氮处理组相比, 硝酸钠、氯化铵、尿素处理的 ABS/CS_0 分别增加了 180.13%, 145.11% 和 109.07%; TR_0/CS_0 分别增加了 168.54%, 135.19% 和 99.52%; ET_0/CS_0 分别增加了 202.37%, 156.77% 和 113.29%; RE_0/CS_0 分别增加了 199.36%, 157.42% 和 110.38%; 而 Ψ_0 和 RC/CS_0 分别增加了 12.82%, 10.26%, 7.69% 和 200.67%, 158.47%, 119.24%。在无

氮处理条件下,平台期 RC/CS_0 显著低于含氮处理组,表明氮胁迫使得部分反应中心失活或者裂解,暗示多甲藻 PS II 受体侧受到了抑制,同时,平台期无氮处理组中的 ABS/CS_0 , TR_0/CS_0 , ET_0/CS_0 和 RE_0/CS_0 减少,而在 3 种含氮处理中,以硝酸钠为氮源的处理组,各荧光参数均为最高,说明无氮处理单位面积传递以及捕获的能量相对减少,电子传递产额降低,传递到电子链末端的能量也降低,导致光能转化效率降低,最终限制了光合作用的正常进行^[29],而硝酸钠可以更大程度地增加光能利用率,提高光合效率.



小写字母不同表示差异有统计学意义($p<0.05$).

图 3 不同氮源对多甲藻各生长时期 JIP 参数的影响

3 讨论与结论

3.1 讨 论

研究表明,甲藻更倾向于吸收还原态氮,能够适应于高尿素的水体环境^[30]. Solomon 等^[31]发现,甲藻比较喜欢吸收利用有机氮中的尿素. 李京^[32]也发现米氏凯伦藻对尿素有着较高的吸收速率,更喜欢以尿素为氮源. 本研究得出了与之一致的结论. 然而也有一些研究表明,部分微藻在硝酸钠和氯化铵为单一氮源条件下的生长要优于尿素^[33],这说明不同浮游藻类对各种形态氮源的吸收利用存在差异.

叶绿素荧光技术是一种以光合作用理论为基础,利用生物体内叶绿素荧光研究和探测光合生理状况以及外界环境对其细微影响的活体测定技术^[20]. 因此,不同环境条件对光合作用中光能的吸收、传递、耗散和分配等反应产生的影响都可通过叶绿素荧光诱导动力学参数的变化反映出来^[34]. 叶绿素荧光诱导动力学曲线包括 OJIP 等,相对可变荧光值(V_j)的变化是电子受体连续还原、PS II 反应中心逐渐关闭的过程^[17]. 本研究结果发现,无氮(氮胁迫)状态下,多甲藻具有较高的 V_j ,表明了氮胁迫下甲藻电子从 Q_A 向 Q_B 的传递受到抑制,PS II 反应中心受体侧 Q_A^- 瞬时大量积累^[35]. 本研究中 3 种含氮条件下,对比无氮处理组而言, J 点的荧光强度均下降,说明含氮处理显著加快了电子在 PS II 受体侧的传递,从而加快了 Q_A 被还原的速率. 根据 J 点的下降程度,表明硝酸钠为氮源时, Q_A 被还原的速率最大.

通常认为,藻类更偏好于吸收氨态氮,这是由于氨态氮可以直接用于合成氨基酸等生命必需物质^[16]。但高浓度的氨态氮会对藻细胞产生一定的毒性,造成光合速率下降,从而抑制浮游植物的生长^[35]。本研究中,在延滞期时,无氮和氯化铵处理 PI_{ABS} 和 Ψ_0 差异无统计学意义。杨宋琪等^[17]在对杜氏盐藻的研究中也得出了相应的结论,这表明了无氮和氯化铵处理会降低延滞期多甲藻反应中心的开放程度。正常条件下,有活性的 PS II 反应中心将捕获的光能转化为激发能,并将其中的一部分转化为化学能,推动碳同化反应,其余部分以热和荧光的形式耗散掉。这三者之间是互相竞争的关系,任何一者的改变都会导致其他二者发生变化^[29]。同时,在无氮处理条件下,平台期各荧光参数值均显著低于含氮处理组,表明氮胁迫使得部分反应中心失活或者裂解,单位面积传递以及捕获的能量相对减少,电子传递产额降低,传递到电子链末端的能量也降低,导致光能转化效率降低,最终限制了光合作用的正常进行。范丽敏^[36]发现硝酸钠处理组的棕鞭藻光能转化效率高于氯化铵和尿素处理组。梁英等^[37]研究也表明,硝酸钠环境使筒柱藻荧光参数更高。本研究也支持了他们的结论,即在 3 种含氮处理中,以硝酸钠为氮源的处理组,各荧光参数均为最高,表明硝酸钠可以更大程度地增加光能利用率,提高光合效率。因此,硝酸盐可能仍是多甲藻优先选择的氮源之一。

3.2 结 论

氮胁迫会抑制多甲藻的生长,并导致其 PS II 反应中心数量减少,开放程度降低,电子传递链受阻。多甲藻能够利用硝酸钠、氯化铵和尿素分别作为单一氮源来维系生长,在初始浓度为 2 mg/L 的条件下,尿素更适合多甲藻的生长,然而,在不同时期,多甲藻荧光参数呈现出不同的变化。综合各指标总体而言,3 种氮源中,硝酸钠更有利于多甲藻的光合作用。因此,多甲藻对不同形态氮的吸收和利用策略可能促使其在复杂的水体环境中形成的竞争优势和水华现象。

参考文献:

- [1] ZHANG Q, LIU G X, HU Z Y. Morphological Differences and Molecular Phylogeny of Freshwater Blooming Species, *Peridiniopsis* spp. (Dinophyceae) from China [J]. European Journal of Protistology, 2011, 47(3): 149-160.
- [2] 徐 沙. 基于宏基因组技术探究甲藻水华生消过程中微生物群落特征及功能代谢变化 [D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- [3] 张 琪, 缪荣丽, 刘国祥, 等. 淡水甲藻水华研究综述 [J]. 水生生物学报, 2012, 36(2): 352-360.
- [4] 向 蓉. 基于实时荧光定量 PCR 技术探究汝溪河甲藻水华的发生过程 [D]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [5] 曾 玲, 龙 超, 文 菁. 营养盐限制对利玛原甲藻生长和产毒的影响 [J]. 广东农业科学, 2018, 45(2): 135-144.
- [6] 高春蕾, 孙 萍, 贾智慧, 等. 温度和营养盐限制对网状原角藻生长与产毒的影响 [J]. 生态学报, 2017, 37(12): 4217-4226.
- [7] 郑季平, 李 群, 吕颂辉, 等. 广西涠洲岛底栖甲藻 (*Ostreopsis* sp.) 的产毒特性研究 [J]. 生态环境学报, 2017, 26(4): 663-670.
- [8] 王海珍, 刘永定, 沈银武, 等. 云南漫湾水库甲藻水华生态初步研究 [J]. 水生生物学报, 2004, 28(2): 213-215.
- [9] 边归国, 陈 宁, 胡征宇, 等. 福建某河流甲藻水华与污染指标的关系 [J]. 湖泊科学, 2010, 22(3): 405-410.
- [10] 孙育平, 游江涛, 雷腊梅, 等. 黄龙带水库甲藻水华的脂肪酸组成特征 [J]. 生态科学, 2008, 27(5): 394-397.
- [11] 周广杰, 况琪军, 刘国祥, 等. 三峡库区藻类水华调查及其毒理学研究 [J]. 水生生物学报, 2006, 30(1): 37-41.
- [12] 朱爱民, 吴广兵, 梁银铨, 等. 156m 蓄水后三峡水库支流童庄河河口段浮游植物群落的时空动态 [J]. 水生态学杂志, 2009, 30(2): 101-106.
- [13] 周名江, 于仁成. 有害赤潮的形成机制、危害效应与防治对策 [J]. 自然杂志, 2007, 29(2): 72-77, 125.
- [14] GOLDMAN J C, MCCARTHY J J, PEAVEY D G. Growth Rate Influence on the Chemical Composition of Phytoplankton in Oceanic Waters [J]. Nature, 1979, 279(5710): 210-215.
- [15] BEARDALL J, YOUNG E, ROBERTS S. Approaches for Determining Phytoplankton Nutrient Limitation [J]. Aquatic Sciences, 2001, 63(1): 44-69.
- [16] 蒙 蕊. 典型赤潮微藻对不同氮源的响应机制研究 [D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2018.
- [17] 杨宋琪, 王丽娟, 谢 婷, 等. 氮源对杜氏盐藻生长及光合系统 II 的影响 [J]. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1397-1403.
- [18] XU N J, ZHANG X C, FAN X, et al. Effects of Nitrogen Source and Concentration on Growth Rate and Fatty Acid Composition of *Ellipsoidion* sp. (Eustigmatophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 2001, 13(6): 463-469.

- [19] 丁光茂, 洪华生, 王大志. 东海原甲藻和链状亚历山大藻对硝酸盐和氨盐的生理响应 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2010, 49(1): 95-101.
- [20] 马 欠, 邓春暖, 郭锋锋, 等. 光照对小球藻和铜绿微囊藻生长及叶绿素荧光的影响 [J]. 西安文理学院学报(自然科学版), 2019, 22(4): 73-77.
- [21] CODREA M C, HAKALA-YATKIN M, KÅRLUND-MARTTILA A, et al. Mahalanobis Distance Screening of Arabidopsis Mutants with Chlorophyll Fluorescence [J]. Photosynthesis Research, 2010, 105(3): 273-283.
- [22] KOYRO H W. Effect of Salinity on Growth, Photosynthesis, Water Relations and Solute Composition of the Potential Cash Crop Halophyte *Plantago coronopus* (L.) [J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56(2): 136-146.
- [23] STIRBET A, GOVINDJEE. On the Relation between the Kautsky Effect (Chlorophyll a Fluorescence Induction) and Photosystem II: Basics and Applications of the OJIP Fluorescence Transient [J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2011, 104(1/2): 236-257.
- [24] 梁大勇, 王小冬, 王 艳. 不同氮源对球形棕囊藻生长和囊体形成的影响 [J]. 海洋科学进展, 2018, 36(2): 272-278.
- [25] HAFTING J T. Effect of Tissue Nitrogen and Phosphorus Quota on Growth of *Porphyr a yezoensis* Blades in Suspension Cultures [J]. Hydrobiologia, 1999(398/399): 305-314.
- [26] SPILLER H, DIETSCH E, KESSLER E. Intracellular Appearance of Nitrite and Nitrate in Nitrogen-Starved Cells of *Ankistrodesmus braunii* [J]. Planta, 1976, 129(2): 175-181.
- [27] LABRY C, ERARD-LE DENN E, CHAPELLE A, et al. Competition for Phosphorus between Two Dinoflagellates: a Toxic *Alexandrium minutum* and a Non-Toxic *Heterocapsa triquetra* [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2008, 358(2): 124-135.
- [28] GOVINDJE E. Sixty-Three Years since Kautsky: Chlorophyll a Fluorescence [J]. Functional Plant Biology, 1995, 22(2): 131.
- [29] 李鹏民, 高辉远, Reto J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
- [30] BERG G M, GLIBERT P M, LOMAS M W, et al. Organic Nitrogen Uptake and Growth by the Chrysophyte *Aureococcus anophagefferens* during a Brown Tide Event [J]. Marine Biology, 1997, 129(2): 377-387.
- [31] SOLOMON C M, GLIBERT P M. Urease Activity in Five Phytoplankton Species [J]. Aquatic Microbial Ecology, 2008, 52: 149-157.
- [32] 李 京. 东海赤潮高发区营养盐结构及对浮游植物优势种演替的作用研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2008.
- [33] 胡章喜, 徐 宁, 段舜山. 不同氮源对 4 种海洋微藻生长的影响 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(10): 2452-2457.
- [34] STRASSERF R J, SRIVASTAVA A. Polyphasic Chlorophyll a Fluorescence Transient in Plants and Cyanobacteria [J]. Photochemistry and Photobiology, 1995, 61(1): 32-42.
- [35] ARZUL G, SEGUEL M, CLÉMENT A. Effect of Marine Animal Excretions on Differential Growth of Phytoplankton Species [J]. ICES Journal of Marine Science, 2001, 58(2): 386-390.
- [36] 范丽敏. 高脂海洋金藻选育的初步研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.
- [37] 梁 英, 孙明辉, 田传远, 等. 氮磷源对筒柱藻叶绿素荧光特性和生长的影响 [J]. 水产科学, 2014, 33(5): 269-276.

责任编辑 周仁惠