

# 假微型海链藻对不同氮培养条件的响应

王 鑫, 唐学玺, 赵一蓉, 肖文钦, 赵 妍

(中国海洋大学 海洋生命学院, 山东 青岛 266003)

**摘 要:** 本文选取假微型海链藻为目标微藻, 研究其在不同氮源 (硝酸盐、亚硝酸盐、铵盐和尿素) 和氮饥饿条件下的生长速率和光合作用, 以期为阐述海洋微藻对近岸复杂多变的氮环境适应机制提供依据。结果表明, 在氮饥饿条件下, 假微型海链藻的种群生长受阻, 细胞内色素分解, 光合作用被显著抑制; 在不同氮源条件下, 假微型海链藻均能生长但表现出不同的生长模式, 但高浓度的铵盐能够对其产生抑制, 各条件下藻细胞叶绿素 *a*、叶绿素 *c* 和总类胡萝卜素含量在指数生长期无显著差异, 而在平台末期, 尿素处理组各色素水平显著提高; 假微型海链藻光系统 II 的不同光合作用参数在实验末期均表现为铵盐处理组显著高于其他处理组。综上所述, 假微型海链藻能够利用不同氮源进行生长, 但在不同氮源条件下, 种群增长的变化模式与光合作用的响应并不一致, 由此推测假微型海链藻在不同氮源条件下光合作用并不是导致其生长模式差异的主要原因。

**关键词:** 假微型海链藻; 氮源; 种群增长; 光合色素; 光合生理

中图分类号: Q178.53

文献标识码: A

文章编号: 1007-6336(2021)05-0717-07

## Responses of *Thalassiosira Pseudonana* to different nitrogen conditions

WANG Xin, TANG Xue-xi, ZHAO Yi-rong, XIAO Wen-qin, ZHAO Yan

(College of Marine Life Sciences, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

**Abstract:** In this paper, the growth rate and photosynthesis of *Thalassiosira pseudonana* were studied under different nitrogen sources (nitrate, nitrite, ammonium and urea) and nitrogen starvation, in order to provide a basis for elaborating the adaptation mechanism of marine microalgae to the complex and varied nitrogen environment in the coastal area. The results showed that under the condition of nitrogen starvation, the population growth of *T. pseudonana* was inhibited, the cellular pigments were decomposed, and the photosynthetic efficiency was significantly inhibited. *T. pseudonana* grew well in all the four nitrogen sources, but showed inhibition in the high ammonium treatment. There was no significant difference in the contents of chlorophyll *a*, *c* and the total carotenoids in the algal cells under different nitrogen source conditions during the exponential growth period, while the levels of pigments in the urea treatment group were significantly increased in the end of the platform phase. Different PSII photosynthetic parameters of *T. pseudonana* did not vary in different treatments, while the parameters were significantly higher in the 880  $\mu\text{mol/L}$  ammonium treatment than in other treatments at the end of the experiment. In conclusion, *T. pseudonana* could assimilate different nitrogen source for growth but high concentrations, and the changing patterns of population growth and photosynthesis were not consistent under different nitrogen source conditions, suggesting the different

收稿日期: 2020-03-18, 修订日期: 2020-05-15

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(41706124); 中国海洋大学“青年英才计划”科研启动基金项目(841612012); 中国博士后科学基金面上项目(2016M590656)

作者简介: 王 鑫(1993-), 女, 山东潍坊人, 硕士研究生, 主要研究方向为生态学, E-mail: wxouc@qq.com

通讯作者: 赵 妍(1987-), 女, 山东潍坊人, 副教授, 主要研究方向为生态学, E-mail: zhaoyan@ouc.edu.cn

photosynthetic performance of *T. pseudonana* was not the main reason leading to the difference in the population growth.

**Key words:** *Thalassiosira pseudonana*; nitrogen sources; population growth; pigment composition; photosynthetic physiology

氮元素是海洋浮游植物生长所需要的大量元素,是维持海洋初级生产力重要环境要素之一。海洋中氮的基本形态十分丰富,主要包括 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{NH}_4^+$ 和有机氮(如尿素和氨基酸),不同海域氮的形态、分布和含量均不相同<sup>[1-2]</sup>。近岸海域和河口区由于淡水补充和与底层的物质交换,导致氮元素的成分和含量比大洋地区更为复杂多变,硝酸盐和有机氮的含量相对较高<sup>[3-4]</sup>。近年来,由于人类活动的影响,近岸海域还原型氮源和尿素浓度逐渐增加,其中,有些海域的尿素输入量可达到总氮输入量的50%以上,而且氮元素的含量和形态组成随季节变化亦呈现明显变化<sup>[5-7]</sup>。

在海洋生态系统中,微藻对不同氮源的响应存在种间差异,不同藻种对几种氮素的亲和力存在较大差异。张云等<sup>[7]</sup>的研究表明,米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*)和中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)均能够在低浓度 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$ 和尿素环境中保持较高的生长速率,细胞增长速率不存在显著性差异,而球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*) 在尿素中的生长速率显著低于 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{NH}_4^+$ 。Fan等<sup>[8]</sup>的研究表明,抑食金球藻(*Aureococcus anophagefferens*)和微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)对尿素具有较高的亲和力,而威氏海链藻(*Thalassiosira weissflogii*)则对 $\text{NO}_3^-$ 有较高的亲和力。由此可见,不同藻种在不同氮源形式下的种群增长水平不同,而自然环境中氮元素形态组合复杂多变,因此微藻对不同氮源的利用能力在一定程度上决定其在自然环境中的竞争能力。作为限制藻类生长的重要营养因子,微藻细胞内蛋白和核酸的合成都离不开氮元素,如微藻光合作用过程中所需要的叶绿体结构蛋白,光合色素和暗反应的相关酶类,都需要大量的氮元素<sup>[2,9]</sup>。假微型海链藻(*Thalassiosira pseudonana*)是硅藻门中具有代表性的模式生物,为近岸海洋生态系统中的常见种,条件适宜时能够在短时间

内大量繁殖<sup>[10]</sup>。研究表明,假微型海链藻的氮吸收速率远高于磷,这说明该藻的生长与生理活动对氮的依赖性较大,因此,研究其在不同氮营养盐条件下的生长和生理状态,能够在很大程度上反映其对营养盐的利用能力,并解释其在自然条件下的竞争能力。本文从生长和光合作用的角度出发,研究不同氮培养条件(包括不同氮源和氮缺乏)对假微型海链藻生长和光合作用的影响,以期在近岸生态系统中不同微藻种群间的竞争和演替对氮元素动态变化的响应提供一定的数据基础和理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验微藻的培养

本实验所用假微型海链藻无菌株购买于上海光语科技公司(GY-H27),保存于中国海洋大学生态学研究室。培养液采用f/2配方配制<sup>[11]</sup>,培养环境中光照强度为 $80 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,培养温度为 $20 \text{ }^\circ\text{C}$ ,光暗周期为光:暗=12 h:12 h。培养所用的海水取自青岛近岸海域(pH为 $8.0 \pm 0.02$ ,盐度为 $32 \pm 1$ ),海水经沉淀、过滤( $0.45 \mu\text{m}$ 微孔滤膜)后于 $121 \text{ }^\circ\text{C}$ 下灭菌30 min。

### 1.2 不同氮培养条件对微藻生长和光合作用的影响

实验开始前,将假微型海链藻接种到f/2无氮源的培养液中培养48 h进行预处理,以耗尽藻细胞内贮存的氮营养盐<sup>[12]</sup>。本实验共设定5个处理组,所用氮源分别为硝酸氮( $\text{NaNO}_3$ )、亚硝酸氮( $\text{NaNO}_2$ )、氨氮( $\text{NH}_4\text{Cl}$ )、尿素 $[\text{CO}(\text{NH}_2)_2]$ 以及无氮(氮饥饿处理组)。以f/2培养液为标准,磷元素和微量元素浓度保持不变,不同氮源的氮浓度均为 $880 \mu\text{mol/L}$ 。

将处于指数生长期的假微型海链藻接种到200 mL含不同氮源或无氮的培养液中,假微型海链藻的初始浓度为 $5 \times 10^4$ 个/mL,每个处理组设置3个平行样。实验周期为10天(到达平

台期),实验过程中每天测定藻细胞密度,每3天测定细胞光合系统II(PSII)的光合作用能力,同时测定细胞内叶绿素 $a$ (Chl  $a$ )、叶绿素 $c$ (Chl  $c$ )和总类胡萝卜素的含量。

### 1.3 不同铵盐浓度对生长的影响

假微型海链藻培养体系的预处理同1.2。本实验共设定两个铵盐处理组,  $\text{NH}_4\text{Cl}$  浓度分别为  $220 \mu\text{mol/L}$  和  $110 \mu\text{mol/L}$ , 同时添加了相应浓度的硝酸盐以维持所有处理组总氮浓度为  $880 \mu\text{mol/L}$ 。实验周期为10天(到达平台期), 实验过程中每天测定藻细胞密度。

### 1.4 细胞生理指标的测定方法

#### 1.4.1 藻细胞密度的测定

假微型海链藻为单细胞形式存在, 因此采用显微镜直接计数法。将藻液混匀后, 在无菌环境下移取  $1\sim 1.5 \text{ mL}$  于离心管内, 用鲁格氏碘液固定, 取  $20 \mu\text{L}$  至血球计数板内, 在显微镜下计数。采用 SigmaPlot 14.0 绘制微藻生长曲线, 并将生长曲线拟合逻辑斯谛方程, 计算方程中的关键参数, 从而定量比较不同氮培养条件下假微型海链藻的种群生长规律。逻辑斯谛方程公式为:

$$N = \frac{k}{(1 + e^{a-rt})} \quad (1)$$

式中:  $t$  代表某一时间点;  $r$  代表种群密度的最大增长率, 即内禀增长率;  $k$  代表环境负载能力;  $N$  是  $t$  时刻时种群的数量;  $a$  的值与  $N_0$  有关 [ $N_0 = k/(1 + e^a)$ ]。

逻辑斯谛方程中藻细胞密度的增长是一个从正加速到负加速的过程, 而拐点 ( $T_p$ ) 就是藻细胞密度增长率停止上升开始下降的转折点,  $T_p = a/r$  可以计算生长曲线到达拐点的时间。

#### 1.4.2 细胞内色素含量的测定

本实验 Chl  $a$ 、Chl  $c$  和总类胡萝卜素含量的测定参照 Parsons 和 Zhao 的方法<sup>[13-14]</sup>, 将藻液混匀后, 取  $15 \text{ mL}$  藻液过滤到  $25 \text{ mm}$  的 GF/F 滤膜上, 测量时将滤膜转移到  $5 \text{ mL}$   $90\%$  的丙酮中, 于  $4 \text{ }^\circ\text{C}$  萃取  $24 \text{ h}$ , 用紫外线可见分光光度计分别测量  $480$ 、 $510$ 、 $630$ 、 $647$ 、 $664$  和  $750 \text{ nm}$  处的吸光度值, 并计算 Chl  $a$ 、Chl  $c$  和总类胡萝卜素的值。

$$C_a : (\mu\text{g/mL}) = 11.85E_{664} - 1.54E_{647} - 0.08E_{630} \quad (2)$$

$$C_c : (\mu\text{g/mL}) = 24.52E_{630} - 1.67E_{664} - 7.6E_{647} \quad (3)$$

$$C_p : (\mu\text{g/mL}) = 7.6(E_{480} - 1.49E_{510}) \quad (4)$$

式中:  $C_a$  代表 Chl  $a$ ;  $C_c$  代表 Chl  $c$ ;  $C_p$  代表总类胡萝卜素;  $E$  代表  $750 \text{ nm}$  处吸光度值校正的各波长的吸光度值。计算单位细胞内的色素含量 =  $C \times \text{定容体积} / \text{取样样体} / \text{细胞密度}$ ,  $C$  即  $C_a$ 、 $C_c$ 、 $C_p$ 。

#### 1.4.3 叶绿素荧光分析

光合系统II(PSII)光合能力的测定使用 Water-PAM 叶绿素荧光仪, 对目标微藻进行光诱导曲线(induction curve, IC)和快速光曲线(rapid light curve, RLC)的测定。通过测定光诱导曲线可以得到 PSII 的最大光合作用效率 ( $F_v/F_m$ ), PSII 光化学能量转换的有效量子产量  $Y(II)$ ; 通过拟合快速光曲线, 可以得到 PSII 最大相对电子传递速率 ( $rETR_{\text{max}}$ ) 和光饱和参数 ( $I_k$ ), 即

$$rETR = rETR_{\text{max}} \left( 1 - e^{-\left(\frac{\alpha I_k}{rETR_{\text{max}}}\right)} \right) \quad (5)$$

式中:  $rETR$  为 PSII 瞬时相对电子传递速率;  $\alpha$  为斜率<sup>[15-17]</sup>。

### 1.5 数据处理及分析

实验数据采用 Sigmaplot 14.0 (Systat Software Inc., San Jose, USA) 绘图, 采用 SPSS 25.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) 进行统计分析, Levence' test 检验方差齐性后, 对不同处理组进行单因素方差分析(one-way ANOVA), 组间差异分析采用 LSD 分析, 得出  $P < 0.05$  则表示差异显著。

## 2 结果与讨论

### 2.1 假微型海链藻种群增长对不同氮培养条件的响应

除氮饥饿组外, 假微型海链藻种群增长均呈“S形”(见图1), 符合逻辑斯谛增长模式 ( $P < 0.05$ )。无氮条件下, 假微型海链藻细胞密度显著小于其他实验组(见图1,  $P < 0.01$ )。逻辑斯谛方程拟合的结果显示, 不同氮源对微藻种群增长模式存在差异(见表1), 铵盐处理组  $T_p$  最长 [ $(4.15 \pm 0.74) \text{ d}$ ],  $r$  最小 [ $(0.51 \pm 0.07) \text{ d}$ ], 而尿素组  $T_p$  最短 [ $(2.62 \pm 0.04) \text{ d}$ ],  $r$  最大 [ $(2.0 \pm 0.35) \text{ d}$ ]。  $\text{NaNO}_2$  组和  $\text{NaNO}_3$  组间无显著差异 ( $P > 0.05$ )。不同氮源处理组的  $k$  组间相差不大 ( $P > 0.05$ )。

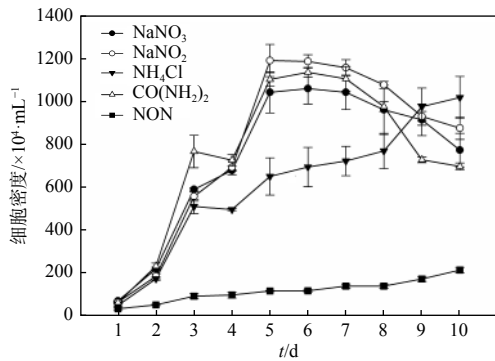


图1 在不同氮源条件下假微型海链藻的生长趋势(平均值±标准误,  $n=3$ )

Fig. 1 Growth curves of *T. pseudonana* under different nitrogen conditions (mean±se,  $n=3$ )

假微型海链藻在尿素处理组中生长良好, 其  $r$  值高于硝酸盐和亚硝酸盐处理组,  $k$  值与其他氮源处理组差别也不大, 由此证明假微型海链藻能够很好地利用尿素。许多微藻种已被证明对尿素的利用能力不高, 低于无机氮源, 例如筒柱藻 (*Cylindrotheca* sp.) 和红色裸甲藻 (*Akashiwo*

*sanguinea*) 等<sup>[18-19]</sup>。浮游植物对尿素的利用是主动摄取的过程, 其中涉及特定酶的参与, 大多数学者认为尿素酶造成了不同微藻生长对尿素的响应<sup>[8, 20-21]</sup>。假微型海链藻对尿素的高利用能力证明其能够在尿素含量较高的水体中占据竞争优势。随着工业化进程的发展和人口密度的不断上升, 河口近岸地区富营养化程度的加剧, 海水有机氮的含量越来越高<sup>[22]</sup>。作为近岸海区的常见种, 假微型海链藻对尿素的高利用能力充分体现了其在该区域的高营养盐竞争能力。许多硅藻都能够直接吸收利用尿素, Berman 等<sup>[23]</sup>发现小环藻 (*Cyclotella* sp.) 在尿素中的生长速率也比在硝酸盐中高; Fan 等<sup>[8]</sup>发现威氏海链藻能够以尿素为唯一氮源生长; 乔倩等<sup>[24-25]</sup>发现近岸海洋环境中常见的优势硅藻中肋骨条藻也能很好地利用尿素。对尿素利用能力高可能是假微型海链藻成为常见种生活在近岸海洋生态系统中的重要原因之一, 并且随着近岸海水中尿素含量的上升, 其氮营养盐竞争优势可能愈发明显。

表1 不同氮源条件下假微型海链藻的  $T_p$ 、 $k$  和  $r$  值

Tab.1 The  $T_p$ ,  $k$  and  $r$  values of *T. pseudonana* under different nitrogen conditions

组别	硝酸盐NaNO <sub>3</sub>	亚硝酸盐NaNO <sub>2</sub>	氨氮NH <sub>4</sub> Cl	尿素[CO(NH <sub>2</sub> ) <sub>2</sub> ]
到达拐点的时间( $T_p$ )/d	3.11±0.25	3.27±0.24	4.15±0.74	2.62±0.04
环境容纳量( $k$ )/×10 <sup>4</sup> 个·mL <sup>-1</sup>	1090.9±73.1	1175.4±69.2	1000.1±124.1	1121.3±12.8
内禀增长率( $r$ )	1.11±0.18	1.25±0.21	0.51±0.07	2.04±0.35

## 2.2 假微型海链藻种群增长对不同铵盐浓度的响应

两种浓度 NH<sub>4</sub>Cl 处理下, 假微型海链藻的种群增长显著不同(图2)。逻辑斯谛方程拟合的结果显示, 110 μmol/L NH<sub>4</sub>Cl 处理组下, 假微型海链藻种群增长的  $r$  值和  $k$  值均显著高于 220 μmol/L NH<sub>4</sub>Cl 处理组 ( $P<0.01$ ), 但是  $T_p$  值在两个处理组中差异不大 ( $P>0.05$ , 见表2)。

110 μmol/L 铵盐处理组假微型海链藻种群的  $r$  和  $k$  均显著高于其他氮源处理组, 到达  $T_p$  的时间也显著早于其他氮源处理组, 表明 110 μmol/L 的铵盐会使微藻的种群增长显著变快。有些学者<sup>[18, 26]</sup>的研究表明, 由于铵盐在微藻细胞内可以

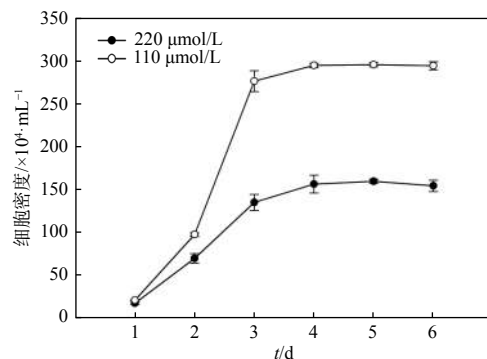


图2 在不同铵盐浓度下假微型海链藻的生长趋势(平均值±标准误,  $n=3$ )

Fig. 2 Growth curves of *T. pseudonana* under different ammonium concentration (mean±se,  $n=3$ )

表 2 不同铵盐浓度下假微型海链藻的  $T_p$ 、 $k$  和  $r$  值

Tab.2 The  $T_p$ ,  $k$  and  $r$  values of *T. pseudonana* under different ammonium concentration

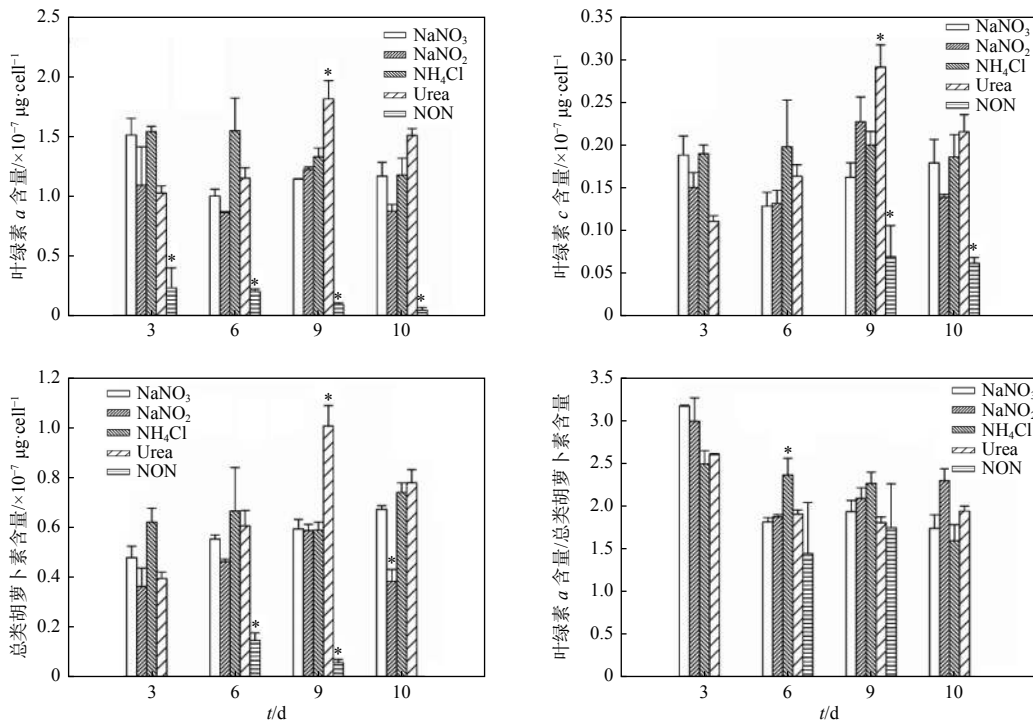
NH <sub>4</sub> Cl 浓度	220 μmol/L	110 μmol/L
到达拐点的时间( $T_p$ )/d	2.11±0.04	2.21±0.05
环境容纳量( $k$ )/×10 <sup>4</sup> 个·mL <sup>-1</sup>	634.7856±7.11	1187.0621±19.33
内禀增长率( $r$ )	1.933±0.03	3.066±0.04

被直接用于合成氨基酸,而硝酸盐则需要通过硝酸还原酶还原为铵盐后被用于合成氨基酸,因此微藻会优先利用铵盐,且对铵盐的利用率较大。880 μmol/L 铵盐处理组  $T_p$  的时间最晚,  $r$  也最低,说明假微型海链藻在 880 μmol/L 铵盐条件下的种群增长相比其他氮源和添加少量铵盐的处理组有所迟滞。高浓度的铵盐能够抑制微藻的生长,其原因为过高铵离子在碱性条件下会将铵离子转变为氨气,对微藻细胞产生毒性<sup>[27]</sup>。蒋汉明等<sup>[28]</sup> 研究发现,三角褐指藻在低浓度铵盐 (<1800 μmol/L) 为氮源时生长速率较高,而以高浓度铵盐 (>3500 μmol/L) 为氮源时藻生长则受到抑制,与本研究的结果类似;王培磊等<sup>[29]</sup> 在对杜

氏盐藻 (*Dunaliella salina*) 的研究中发现,高于 4000 μmol/L 的铵态氮会抑制藻的生长,可见过高浓度的铵盐对微藻生长确实能产生抑制作用,并且不同藻种对高浓度铵盐的耐受性不同。

### 2.3 假微型海链藻光合色素含量对不同氮培养条件的响应

本实验中 Chl *a*、Chl *c* 和总类胡萝卜素的初始值分别为  $1.2 \times 10^{-7}$  μg/cell、 $0.16 \times 10^{-7}$  μg/cell 和  $2.6 \times 10^{-7}$  μg/cell。如图 3 所示,指数生长前期(第 3 天)铵盐处理组藻细胞的 Chl *a* 含量显著高于尿素处理组,指数生长后期(第 6 天)除无氮组外,各组 Chl *a* 含量没有明显差别,平台期(第 9 天和第 10 天)尿素组的 Chl *a* 含量显著高于其他各处理组 ( $P < 0.05$ )。不同氮源处理下藻细胞内的 Chl *c* 含量和总类胡萝卜含量在指数生长前期和后期并无显著差异 ( $P < 0.05$ ),而在平台期尿素处理组藻细胞内的 Chl *c* 含量显著高于其他氮源处理组,可能是因为其最先进入平台期,色素积累所致。在实验的第 10 天亚硝酸盐处理组藻细胞内总类胡萝卜素的含量显著低于其他氮源



(平均值±标准误,  $n=3$ , \*代表处理组在  $P < 0.05$  的水平显著区别于对照组)

图 3 不同氮培养条件下单个细胞中 Chl *a*、Chl *c*、总类胡萝卜素的含量和 Chl *a*/总类胡萝卜素趋势图

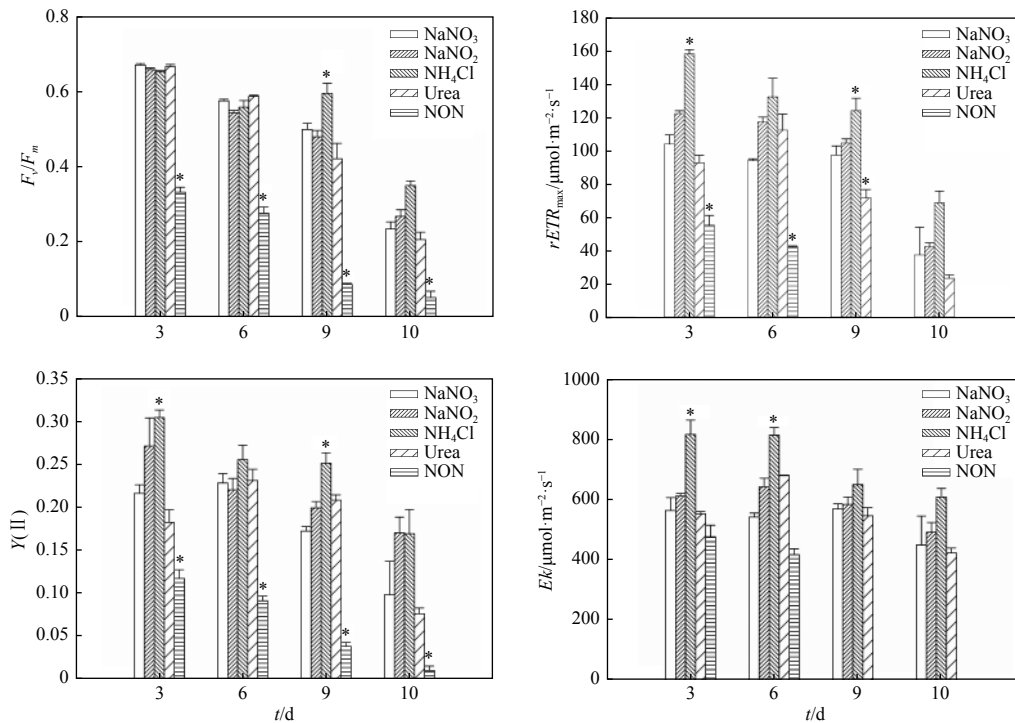
Fig. 3 Cellular Chl *a*, Chl *c*, total carotenoids contents and Chl *a*/total carotenoids of *T. pseudonana* under different nitrogen conditions (mean±se,  $n=3$ , \*indicated  $P < 0.05$  significant different between treatments and the control)

处理组 ( $P < 0.01$ )。指数生长前期 Chl *a*/总类胡萝卜素在各氮源处理组之间没有明显差别,而在指数生长后期铵盐处理组 Chl *a*/总类胡萝卜素显著高于其他氮源处理组 ( $P < 0.05$ )。无氮组藻细胞内 Chl *a*、Chl *c* 和总类胡萝卜素的含量在实验过程中均下降到极低的水平。

#### 2.4 假微型海链藻对不同氮培养条件在 PSII 光合作用能力上的响应

不同氮源组的  $F_v/F_m$  值在实验开始时均为 0.65~0.68,随着实验时间的推移而下降,  $Y(II)$ 、 $rETR_{max}$  和  $I_k$  也呈现类似变化趋势(见图 4,  $P < 0.05$ )。在不同氮源处理组之间  $F_v/F_m$  的值在指数生长期(前六天)没有明显不同,而在平台期铵盐组的该值显著高于其他氮源处理组 ( $P < 0.05$ )。铵盐处理组  $Y(II)$  值在实验过程中均高于其他氮源处理组,第三天和第九天与其他氮源处理组相比差异显著 ( $P < 0.05$ )。与  $F_v/F_m$  和  $Y(II)$  值的变化类似,  $rETR_{max}$  和  $I_k$  在铵盐处理组不同程度地高于其他氮源处理组 ( $P < 0.05$ )。光合作用是微藻细胞最重要的生理过程,微藻细胞的光合作用

能力直接反映了细胞的健康程度。除 880  $\mu\text{mol/L}$  铵盐处理组外,不同氮源处理组光合生理各参数变化不大。 $F_v/F_m$ 、 $Y(II)$  和  $rETR_{max}$  在 80  $\mu\text{mol/L}$  铵盐处理组的生长后期显著高于其他处理组,推测原因为随着铵盐的消耗,过量铵盐产生的毒性作用逐渐减弱至消失,微藻细胞从而恢复生长。 $F_v/F_m$  和  $Y(II)$  在各不同氮源处理组中无显著差异,再一次印证了假微型海链藻能够利用不同形态的氮源,在不同氮源中保持正常的生理状态。光合作用各指标的变化在不同氮源条件下并未体现与种群增长相似的变化规律,推测不同氮源导致的种群增长不同与光合作用相关性不大,可能与不同氮源的同化机制不同有关。氮饥饿组的  $F_v/F_m$ 、 $Y(II)$ 、 $rETR_{max}$  和  $I_k$  值始终显著低于各含氮处理组。有研究表明<sup>[9,30]</sup>,氮缺乏导致的微藻生理生化水平上的变化与光照过量类似,主要包括光合色素的降解以及光合系统结构蛋白的降解,光合作用能力的下降,后续对各种微藻种的研究中都证实了这一现象的发生。藻细胞内氮元素的缺乏会直接影响藻细胞中蛋白和核



(平均值±标准误,  $n=3$ , \*代表处理组在  $P < 0.05$  的水平显著区别于对照组)

(mean±se,  $n=3$ , \*indicated  $p < 0.05$  significant different between treatments and the control)

图4 不同氮源条件下快速光曲线的  $F_v/F_m$ 、 $rETR_{max}$ 、 $Y(II)$  和  $I_k$  的变化趋势图

Fig. 4 The changing patterns of  $F_v/F_m$ ,  $rETR_{max}$ ,  $Y(II)$  and  $I_k$  values under different nitrogen conditions

酸的合成,从而进一步影响细胞的正常生理过程和细胞分裂<sup>[9,31]</sup>。

### 3 结论

通过研究不同氮源条件和氮限制条件下假微型海链藻的生长趋势、光合色素含量和光合生理参数,发现假微型海链藻能够在四种氮源条件下生长,且低浓度的铵盐能够促进种群生长而高浓度的铵盐则会抑制种群增长。但光合生理各参数在不同氮源条件下并未表现出与种群增长相似的变化趋势,推测假微型海链藻在不同氮源条件下光合作用不是其种群生长差异的主要原因,可能与其对不同氮源的同化机制有关。

### 参考文献:

- [1] 张正斌. 海洋化学原理和应用[M]. 北京: 海洋出版社, 1999.
- [2] 沈国英, 黄凌风, 郭丰, 等. 海洋生态学[M]. 3版. 北京: 科学出版社, 2010.
- [3] SIGMAN D M, KARSH K L, CASCIOTTI K L. Nitrogen isotopes in the ocean[M]//STEELE J H, TUREKIAN K K, THORPE S A. Encyclopedia of Ocean Sciences. London: Academic Press, 2009.
- [4] ARRIGO K R. Marine microorganisms and global nutrient cycles[J]. *Nature*, 2005, 437(7057): 349-355.
- [5] MCCARTHY J J, TAYLOR W R, TAFT J L. Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. 1. Nutrient availability and phytoplankton preferences[J]. *Limnology and Oceanography*, 1977, 22(6): 996-1011.
- [6] FURNAS M J. Nitrogen dynamics in lower Narragansett Bay, Rhode Island. I. Uptake by size-fractionated phytoplankton populations[J]. *Journal of Plankton Research*, 1983, 5(5): 657-676.
- [7] 张云. 不同类群代表性浮游植物对尿素的生理生态响应[D]. 广州: 暨南大学, 2013.
- [8] FAN C, GLIBERT P M, ALEXANDER J, et al. Characterization of urease activity in three marine phytoplankton species, *Aureococcus anophagefferens*, *Prorocentrum minimum*, and *Thalassiosira weissflogii*[J]. *Marine Biology*, 2003, 142(5): 949-958.
- [9] ZHAO Y, WANG Y, QUIGG A. Comparison of population growth and photosynthetic apparatus changes in response to different nutrient status in a diatom and a coccolithophore[J]. *Journal of Phycology*, 2015, 51(5): 872-887.
- [10] BRAND L E, MURPHY L S, GUILLARD R R L, et al. Genetic variability and differentiation in the temperature niche component of the diatom *Thalassiosira pseudonana*[J]. *Marine Biology*, 1981, 62(2/3): 103-110.
- [11] LE GAILLARD F, HAN K K, DAUTREVAUX M. Caractérisation et propriétés physico-chimiques de la transcortine humaine[J]. *Biochimie*, 1975, 57(5): 559-568.
- [12] 朱谦. 春季东海沿岸东海原甲藻藻华与环境因子和水体氮循环过程的关系研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2018.
- [13] PARSONS T R, MAITA Y, LALLI C M. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis[M]. Oxford: Pergamon, 1984: 184.
- [14] ZHAO Y R, TANG X X, QUIGG A, et al. The toxic mechanisms of BDE-47 to the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*-a study based on multiple physiological processes[J]. *Aquatic Toxicology*, 2019, 212: 20-27.
- [15] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [16] FALKOWSKI P G, RAVEN J A. Aquatic photosynthesis[M]. Princeton: Princeton University Press, 2013.
- [17] MURCHIE E H, LAWSON T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 3983-3998.
- [18] LEVASSEUR M, THOMPSON P A, HARRISON P J. Physiological acclimation of marine phytoplankton to different nitrogen sources[J]. *Journal of Phycology*, 1993, 29(5): 587-595.
- [19] HILDEBRAND M, DAHLIN K. Nitrate transporter genes from the diatom *Cylindrotheca fusiformis* (Bacillariophyceae): mRNA levels controlled by nitrogen source and by the cell cycle[J]. *Journal of Phycology*, 2000, 36(4): 702-713.
- [20] 张清春, 于仁诚, 周名江, 等. 不同氮源对微小亚历山大藻生长和毒素产生的影响[J]. *海洋学报*, 2005, 27(6): 138-145.
- [21] SOLOMON C M, COLLIER J L, BERG G M, et al. Role of urea in microbial metabolism in aquatic systems: a biochemical and molecular review[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, 59: 67-88.
- [22] GLIBERT P M, HARRISON J, HEIL C, et al. Escalating worldwide use of urea-A global change contributing to coastal eutrophication[J]. *Biogeochemistry*, 2006, 77(3): 441-463.
- [23] BERMAN T, CHAVA S. Algal growth on organic compounds as nitrogen sources[J]. *Journal of Plankton Research*, 1999, 21(8): 1423-1437.
- [24] 乔倩, 王朝晖, 郭鑫. 不同氮源对中肋骨条藻 (*Skeletonema costatum*)生长的影响[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(8): 2110-2116.