

# 水体扰动对多种赤潮藻生长的影响

李冬梅<sup>1,2</sup>, 高永利<sup>1</sup>, 田甜<sup>1,2</sup>, 劉駿豪<sup>3</sup>, 殷克东<sup>1</sup>

(1. 中国科学院南海海洋研究所热带海洋环境动力学实验室, 广东 广州 510301; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 香港科技大学海岸海洋环境科, 香港)

**摘要:** 水体扰动是海洋环境的一个重要特征。扰动通过对藻细胞周围的营养盐边界层厚度的影响, 进而影响藻细胞的生长。在其他环境因子统一的条件下, 通过室内实验研究扰动条件为主要影响因素对藻类生长的影响。研究结果发现扰动对中肋骨条藻、具齿原甲藻等 10 个藻种生长存在不同影响, 实验数据显示,  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  扰动对新月菱形藻 *Nitzschia closterium*, 中肋骨条藻 *Skeletonema costatum*、具齿原甲藻 *Prorocentrum dentatum*、针胞藻 *Fibrocapsa japonica*、棕囊藻 *Phaeocystis* spp.、定鞭金藻 *Prymnesium patelliferum* 有显著作用 ( $P<0.05$ ), 对赤潮异弯藻 *Heterosigma akashiwo*、亚心形扁藻 *Platymonas subcordiformis*、青岛大扁藻 *Platymonas helgolandica* var *Tsingtaoensis*、塔胞藻 *Pyramimonas* sp.、*Pyramidomonas* 作用不明显 ( $P>0.05$ )。扰动促进了棕囊藻和定鞭金藻的生长, 使之达到最大生物量, 并延长了藻细胞的生长时间; 同时  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  扰动抑制了新月菱形藻, 中肋骨条藻、具齿原甲藻、针胞藻的生长。这些不同的藻类对水体扰动有不同生长反应, 结果表明水体扰动是藻类种间竞争的选择推动力之一。

**关键词:** 扰动; 藻; 生长率; 最大生物量

中图分类号: P745; Q178.1<sup>+</sup>1 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2010)06-0065-06

## Effects of turbulence on phytoplankton: species differences

LI Dong-mei<sup>1,2</sup>, GAO Yong-li, TIAN Tian<sup>1,2</sup>, LAU Cyrus<sup>3</sup>, YIN Ke-dong<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Tropical Marine Environmental Dynamics, South China Sea Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China; 2. Graduate University of CAS, Beijing, 100049 China; 3. Atmospheric, Marine and Coastal Environmental Program, Hong Kong University of Science and Technology, Hong Kong)

**Abstract:** Turbulence is common in marine waters. Turbulence can affect the thickness of micro-boundary layer surrounding an algal cell, and therefore affects the gradient of nutrients across the micro-boundary layer. The gradient would determine uptake of nutrients, and hence the growth rate. Ten algal species were studied, including *Nitzschia closterium*, *Skeletonema costatum*, *Prorocentrum dentatum*, *Fibrocapsa japonica*, *Heterosigma akashiwo*, *Platymonas subcordiformis*, *Platymonas helgolandica* var *Tsingtaoensis*, *Pyramimonas* sp., *Pyramidomonas*, *Phaeocystis* spp, and *Prymnesium patelliferum*. It is found that the growth rates of those species were significantly influenced by  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  stirring ( $P<0.05$ ). Little effect was found in green algae growth. The  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  stirring enhanced the growth of *Phaeocystis* spp and *Prymnesium patelliferum*, stimulated these species to reach a higher maximum biomass than under no-stirring condition, and prolonged the growth time of algae before reaching the maximum. The  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  turbulence reduced the growth of *Nitzschia closterium*, *Skeletonema costatum*, *Prorocentrum dentatum*, and *Fibrocapsa japonica*. Different algae have different responses to turbulence, and it is believed that turbulence is an important factor in phytoplankton interspecies competition.

**Key words:** turbulence; alga; growth rate; maximum biomass

收稿日期: 2009-03-20; 修订日期: 2010-04-23. 刘学东编辑

基金项目: 中国科学院南海海洋研究所青年基金项目(SQ200815); 中国科学院、国家外国专家局创新团队国际合作伙伴计划(KZCX2-YW-T001); 国家自然科学基金项目(40676074、40125016)

作者简介: 李冬梅(1981—), 女, 吉林省长春市人, 硕士研究生, 主要从事营养盐限制方面的研究。E-mail: ldm-hunter@163.com

通信作者: 殷克东。E-mail: kdyin@scsio.ac.cn

浮游植物是在水中营浮游生活的单细胞植物。浮游植物的生长需要营养盐,而在温度、盐度、光强等其他条件一致时对环境营养盐的吸收速率决定浮游植物的生长速率。当浮游植物利用细胞周围的营养盐时,细胞周围的营养盐浓度随之降低,进而在细胞周围形成了营养盐浓度梯度的边界层。边界层的厚度决定了营养盐的浓度梯度,从而影响向细胞提供营养盐的供应速度,即影响细胞对营养盐的吸收速率<sup>[1]</sup>,最终影响浮游植物的生长速率。

风浪的扰动使水体中的扰动增加,也改变了边界层的厚度。所以,除了营养盐、温度、盐度、光之外<sup>[2-4]</sup>,扰动也是藻类生长的重要影响因子。一定强度的风浪下水体的垂直及水平扰动会抑制藻类的增长和聚集,有效削弱水华的功效,并影响浮游植物的组成及生长<sup>[5]</sup>;适宜的扰动会促进藻细胞的聚集及生长<sup>[6]</sup>。Richmond 等<sup>[7]</sup>指出在营养盐丰富条件下,扰动会成为提高细胞数量的重要因素,它主要作用有:1)防止细胞沉降到底部,促进藻细胞的生长和聚集。2)保持营养盐的浓度在水体中的一致性。

扰动可以减少细胞周围存在的扩散边界层<sup>[8]</sup>,增加了细胞和培养液之间的扩散速率,增加细胞的营养盐吸收和新陈代谢的速率,使细胞避免了光密度梯度的影响。

水动力条件是影响藻类生长的重要因素,扰动对藻类的生长也有很大的影响,已有学者研究水动力条件对藻类生长的影响<sup>[9-11]</sup>,主要关注流速等水文条件及其他影响因子与藻生长之间的关系。

室内实验可以在其他环境因子统一的条件下研究扰动条件对藻类生长的影响。本文以扰动为主要影响因素,研究扰动对多种赤潮藻生长的影响,有助于深入探讨海洋中扰动对浮游植物群落演替的潜在影响,以及在赤潮形成中发挥的作用,并为赤潮的预测和防治工作提供理论指导,对赤潮的发生条件等方面的研究提供资料与参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

实验中使用的 10 个藻种分别属于硅藻门、甲藻门、黄藻门、绿藻门及金藻门。其中,中肋骨条藻 *Skeletonema costatum* 和新月菱形藻 *Nitzschia closterium* 是在中国南部海域广泛存在且处于优势的硅藻,并多次形成赤潮。具齿原甲藻 *Prorocentrum dentatum*, 赤潮异弯藻 *Heterosigma akashiwo*、棕囊藻 *Phaeocystis* spp 是常见赤潮藻种。其他几种如针胞

藻 *Fibrocapsa japonica* 也属赤潮藻种,在我国尚未有报道,国外已有报道<sup>[12]</sup>。其中具齿原甲藻、针胞藻、赤潮异弯藻、棕囊藻、定鞭金藻 *Prymnesium patelliferum* 都属于鞭毛藻,可自主游动,不同的是具齿原甲藻、针胞藻、赤潮异弯藻有 2 根鞭毛,棕囊藻、定鞭金藻有 2 条鞭毛和 1 条定鞭。实验用的藻种来自香港科技大学海岸海洋实验室及暨南大学藻种室。实验用藻种名称及种属见表 1。

表 1 实验用藻种名称

Tab. 1 Algal species used in the experiment

中文种名	种属	拉丁种名
新月菱形藻	Diatom	<i>Nitzschia closterium</i>
中肋骨条藻		<i>Skeletonema costatum</i>
具齿原甲藻	Dinoflaellate	<i>Prorocentrum dentatum</i>
针胞藻	Raphidophyceae	<i>Fibrocapsa japonica</i>
赤潮异弯藻		<i>Heterosigma akashiwo</i>
亚心形扁藻	Chlorophyta	<i>Platymonas subcordiformis</i>
青岛大扁藻		<i>Platymonas helgolandica</i> var <i>Tsingtaoensis</i>
塔胞藻		<i>Pyramimonas</i> sp. <i>Pyramidomonas</i>
棕囊藻	Haptophyta	<i>Phaeocystis</i> spp
定鞭金藻		<i>Prymnesium patelliferum</i>

### 1.2 实验条件与步骤

上述藻种均保存于 EASW<sup>[13]</sup> 培养溶液中, EASW 培养液主要营养盐浓度如下:  $\text{NaNO}_3$  为  $549\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  为  $22.4\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $\text{NaSiO}_3$  为  $106\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。实验前所有藻种培养至对数期以备用。实验三角瓶均经过  $0.1\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  HCl 浸泡 24h 后用蒸馏水洗净,高压灭菌后使用。实验所用海水来自香港牛尾海,盐度为 31‰,经  $0.22\mu\text{m}$  孔径的醋酸纤维滤膜(47mm)过滤并经 123 高温高压灭菌处理后使用。

每个藻种设 2 种处理组:一组为扰动组,一组为非扰动组,每组设 2 个平行实验。在前期预实验中我们根据中肋骨条藻在受  $60\text{—}120\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  范围内扰动下的生长状况进行监测,  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  时可获得最大生长速率,所以设定扰动组扰动强度为  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ ,扰动时间为全天 24h;非扰动组每天只在取样前轻轻摇动,使取样浓度均匀。

在 1L 锥形瓶中加入 800mL 的培养液,将处于指数生长期的细胞接种于新的培养液中。实验开始时,培养液中藻细胞的初始密度为  $10^4$  个 $\cdot\text{L}^{-1}$ 。在 23 培养室培养,光照强度为 3600lx 的白炽光照射条件下,光周期为 14h 10h。自接种的当日起,在

每天上午同一时间取样, 取样时间持续 10—30d。

### 1.3 分析与检测方法

每天取 10mL 藻液, 移在试管中, 用 TD700 荧光仪(Turner design)测定藻液活体荧光值。本研究采用叶绿素活体荧光值数据计算海藻的生长速率并代表生物量。活体荧光值与海藻生物量具有一定的比例关系, 具体比例可能因藻种不同而不同, 但是对于同一藻种而言, 这种关系在一定范围内是固定的<sup>[14]</sup>。

藻细胞增长率(藻比增长率)的计算公式:

$$\mu = \ln(X_n/X_{n-1})/(t_n - t_{n-1})$$

公式中  $X_n$  为当天的活体荧光;  $X_{n-1}$  为前一天的活体荧光;  $t_n$  为对应于  $X_n$  的培养时间, 单位为 d;  $t_{n-1}$  为对应于  $X_{n-1}$  前一天的培养时间, 单位为 d。计算生长期内的藻类比增长率平均值, 单位为  $d^{-1}$ , 作为藻类在某一条件下增长率的值。

扰动对不同藻种生长的影响使用  $T$ -test 进行检验(显著水平  $P < 0.05$ )。

## 2 实验结果与分析

### 2.1 扰动对各赤潮藻生长的影响

各藻种受扰动影响的生长曲线图如图 1 所示, 受扰动影响可达到的最大生物量见图 2 所示。

图 1a、b 中所示的两个硅藻新月菱形藻 *Nitzschia closterium* 和中肋骨条藻 *Skeletonema costatum* 受扰动影响较大, 细胞最大生物量低于非扰动组的最大生物量, 并且提前进入衰亡期。新月菱形藻的扰动组相对于非扰动组最大生物量降低了 33.7%, 中肋骨条藻降低了 25.9%。新月菱形藻的非扰动组在第 12 天进入稳定期, 第 16 天进入衰亡期; 而扰动组第 10 天进入稳定期, 第 15 天进入衰亡期, 在第 20 天时活体荧光值仅为最大荧光值的 46%, 而非扰动组为 91.5%。中肋骨条藻的非扰动组在第 6 天进入稳定期, 第 9 天开始进入衰亡期; 中肋骨条藻的扰动组在第 4 天细胞量达到最大值后直接进入衰亡期, 第 9 天时仅为最大值的 25.1%。

图 1c、d、e 中所示, 具齿原甲藻非扰动组第 15 天进入稳定期, 而扰动组第 7 天进入稳定期, 非扰动组最大生物量达到扰动组最大生物量的 233%。针胞藻在两种生长条件下同时进入稳定期, 生物量相近, 针胞藻非扰动组出现了类似于细菌二次生长的曲线, 在第 13 天开始二次生长, 持续 6 天后进入稳定期, 最大生物量达到扰动组最大生物量的 220%, 而扰动组藻细胞生物量稳定。赤潮异弯藻

*Heterosigma akashiwo* 扰动组第 7 天进入稳定期, 非扰动组第 8 天进入稳定期, 此时, 非扰动组的生物量达到  $100r \cdot min^{-1}$  扰动作用下的 115%; 两种条件下藻均第 17 天进入二次生长, 进入二次生长后生物量相近。

图 1f、g、h 中是 3 个绿藻受波动影响的生长曲线: 亚心形扁藻 *Platymonas subcordiformis* 在两种条件下生长阶段生长曲线及生物量接近, 扰动组第 21 天进入稳定期; 非扰动组第 23 天进入稳定期, 非扰动组最大生物量是扰动组生物量 133%。青岛大扁藻 *Platymonas helgolandica var Tsingtaoensis* 扰动组第 6 天进入稳定期, 非扰动组第 15 天进入稳定期, 非扰动组最大生物量达到扰动组的 164%。塔胞藻 *Pyramimonas sp. Pyramidomonas* 在两种条件下在生长阶段生长曲线及生物量接近, 扰动组的生物量略低于非扰动组的生物量。

如图 1i、j 所示, 棕囊藻 *Phaeocystis spp* 和定鞭金藻 *Prymnesium patelliferum* 受扰动影响明显。棕囊藻扰动组第 8 天达到稳定期和最大生物量, 而非扰动组第 11 天进入稳定期, 第 15 天进入衰亡期。两种情况下最大生物量接近, 但在进入衰亡期后第 23 天非扰动组的生物量为最大生物量的 44.4%, 而扰动组为最大生物量的 78.1%。定鞭金藻扰动组的最大生物量达到非扰动组的 222.5%。

### 2.2 对各个藻比增长率的影响

各藻种比增长率受扰动影响如图 3 所示。扰动组中, 中肋骨条藻, 棕囊藻、定鞭金藻的比增长率高出非扰动组。中肋骨条藻的比增长率在扰动组比非扰动组增加了 28.4%, 棕囊藻增加了 39.1%, 定鞭金藻仅增加了 2%。亚心性扁藻的比增长率在非扰动组和 1 扰动组保持一致, 其他藻种比增长率以不同程度小于非扰动组的比增长率。

## 3 讨论

扰动对 2 个硅藻新月菱形藻和中肋骨条藻有显著作用( $P < 0.05$ )。在扰动作用下不成链的新月菱形藻比增长率降低, 中肋骨条藻比增长率提高 28.8%。Schone<sup>[15]</sup>曾指出中肋骨条藻在剧烈曝气条件下, 生长速率提高 25%, 但是链的长度变短, 而不成链的 *Chaetoceros simplica* 在相同条件下生长速率下降, 与本文结果相近。扰动会影响细胞分裂周期及生理状况<sup>[16]</sup>。在  $100r \cdot min^{-1}$  作用下, 两种藻的衰亡期均提前, 这可能是由于高扰动条件会造成细胞的机械损伤<sup>[17]</sup>。有研究结果表明中肋骨条藻赤潮快速发

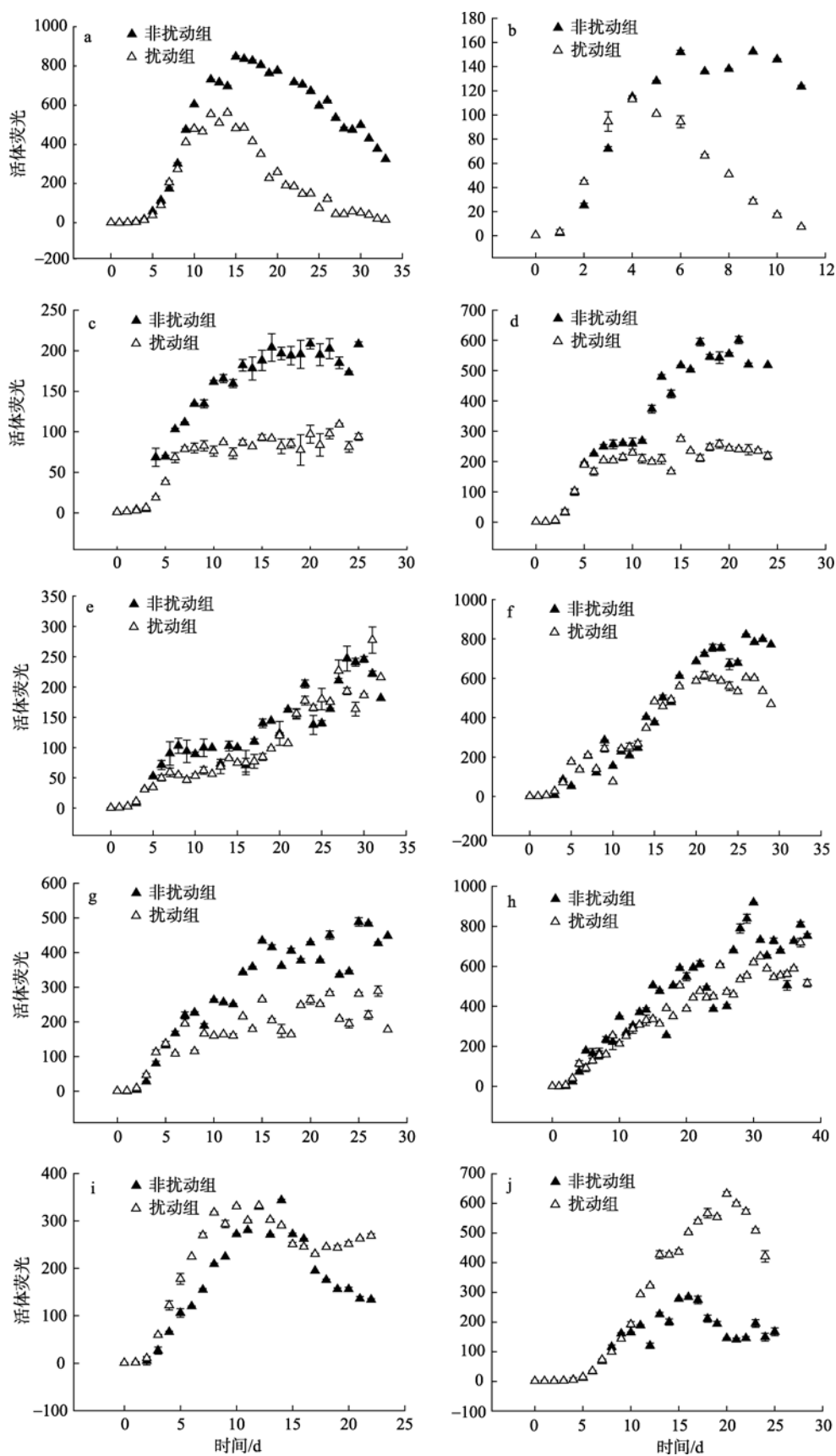


图 1 10 个藻种受扰动影响的生长曲线

活体荧光为相对值; a. 新月菱形藻 *Nitzschia closterium*; b. 中肋骨条藻 *Skeletonema costatum*; c. 具齿原甲藻 *Prorocentrum dentatum*; d. 针胞藻 *Fibrocapsa japonica*; e. 赤潮异弯藻 *Heterosigma akashiwo*; f. 亚心形扁藻 *Platymonas subcordiformis*; g. 青岛大扁藻 *Platymonas helgolandica* var. *Tsingtaoensis*; h. 塔胞藻 *Pyramimonas* sp. *Pyramidomonas*; i. 棕囊藻 *Phaeocystis* spp; j. 定鞭金藻 *Prymnesium patelliferum*

Fig. 1 Turbulence effect on the growth of 10 algal species

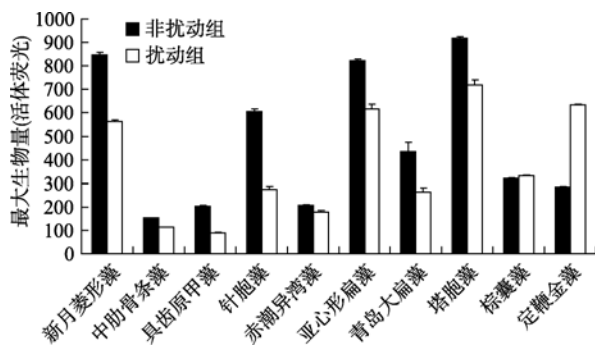


图2 扰动对各藻种最大生物量的影响

Fig. 2 Turbulence effect on maximum biomass

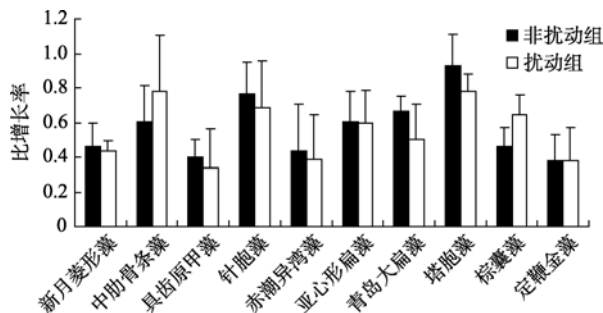


图3 扰动对各藻种比增长率的影响

Fig. 3 Turbulence effect on algal growth rate

生、快速衰退<sup>[18]</sup>, 本文结果表明, 在一定强度扰动作用下中肋骨条藻比生长速率会增加, 且会受扰动影响迅速进入衰亡期, 所以扰动应该是影响中肋骨条藻赤潮快速发生和衰亡的重要原因之一。

本文中具齿原甲藻、针胞藻、赤潮异弯藻在  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  比静止条件下比增长率分别降低了 16%、10%和 9%, 其中具齿原甲藻、针胞藻受  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  扰动影响显著 ( $P<0.05$ )。低频率扰动对甲藻的影响最大<sup>[19]</sup>。White<sup>[20]</sup>研究了甲藻膝沟藻 *Gonyaulax excavata* 在静止和高频扰动时的生长情况, 在静止时生长速率最大, 在  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  时速率适中,  $110\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  时很低, 转速达到  $125\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  时无生长, 所有的细胞都破碎。说明高频扰动对甲藻影响很大,

主要是由于高频对甲藻细胞的机械损伤。

本文中 3 个用于实验的绿藻受扰动影响均不显著 ( $P>0.05$ )。William<sup>[19]</sup>也指出藻类对扰动作用的敏感度排列, 绿藻在所有藻中受扰动影响最小。

本文所用藻种中,  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  扰动只对棕囊藻和定鞭金藻的生长起了显著促进作用 ( $P<0.05$ )。扰动不仅提高了棕囊藻的比增长率以及最大生产量, 也延长了其稳定期。棕囊藻是一类既可以单细胞生活也可以群体生活的浮游植物, 一般在细胞周围会存在大量黏液, 这些黏液存在一定厚度<sup>[21]</sup>, 这就对藻在营养盐吸收造成扩散限制, 扰动可以缓解这种现象的发生<sup>[1]</sup>, 所以可以促进棕囊藻的生长。

#### 4 结论

扰动对不同藻种的影响不同。实验数据显示,  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  扰动对新月菱形藻、中肋骨条藻、具齿原甲藻、针胞藻、棕囊藻、定鞭金藻有显著作用 ( $P<0.05$ ), 对 3 种绿藻影响不显著; 扰动促进了棕囊藻和定鞭金藻的生长, 使之达到最大生物量, 并延长了藻细胞的生长时间; 在扰动作用下, 棕囊藻和定鞭金藻的生长繁殖更快, 表现出很强的竞争能力。同时  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  扰动也抑制了新月菱形藻、中肋骨条藻、具齿原甲藻、针胞藻的生长, 在扰动作用下, 这几种藻的最大生物量均低于静止条件下的最大生物量, 同时也加速了新月菱形藻和中肋骨条藻的衰亡。一定强度的扰动可以促使中肋骨条藻快速生长, 并快速衰亡, 本文认为扰动也应该是影响中肋骨条藻赤潮快速发生和衰亡的原因之一。不同扰动速度也会对藻种的生长产生不同影响, 本文只在实验室研究了在  $100\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  扰动作用下对一些典型赤潮藻的影响, 而没有对在扰动过程中藻细胞对营养盐吸收速率的情况以及不同扰动强度对藻生长及其他生化参数进行监测, 需要进一步的研究。

#### 参考文献

- [1] HELLE P, WILLERN S, BO BARKER J. Diffusive boundary layers of the colony-forming plankton alga *Phaeocystis* sp.—implications for nutrient uptake and cellular growth[J]. *Limnol Oceanogr*, 1999, 44(8): 1959–1967.
- [2] FISHER T R, PEELE E R, AMMERMAN J W, et al. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1992, 82(1): 51–63.
- [3] FALKOWSKI P G, LAROCHE J. Acclimation to Spectral Irradiance in Algae[J]. *Journal of Phycology*, 2004, 27(1): 8–14.
- [4] TAYLAR R, FLETCHER R L, RACEN J A. Preliminary studies on the growth of selected ‘green tide’ algae in laboratory culture: effects of irradiance, temperature, salinity and nutrients on growth rate [J]. *Botanica Marina*, 2001, 44(4): 327–336.
- [5] MARTA E, MIQUEL A, CELIA M. Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblages in marine microcosms[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1987, 38: 267–281.
- [6] YIN K D. Monsoonal influence on seasonal variations in nutrients and phytoplankton biomass in coastal waters of

- Hong Kong in the vicinity of the Pearl River estuary[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2002, 245: 111–122.
- [7] RICHMOND A, BECKER E W. Technological aspects of mass cultivation—A general outline[M]//RICHMOND A. Handbook of Micro algal Mass Culture. Boca Raton: CRC Press, Inc., 1986: 245–263.
- [8] GUOBELAAR J U. Turbulence in mass algal culture and the role of light/dark fluctuations[J]. Journal of Applied Phycology, 1994, 6: 189–194.
- [9] PATEL D, THAKE B, THORNTON D C O. Effect of light and turbulent mixing on the growth of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) [J]. Marine Biology, 2005, 146: 633–644.
- [10] DAVIDSON K, WOOD G, JOHN E H, et al. An investigation of non-steady-state algal growth. . An experimental mode system [J]. Journal of Plankton Research, 1999, 21(5): 811–837.
- [11] PETERSEN J E, SANFORD L P, KEMP W M. Coastal plankton responses to turbulent mixing in experimental ecosystems[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1998, 171: 23–41.
- [12] VRIELING E G, KOEMAN R P T, NAGASAKI K et al. *Chattonella* and *Fibrocapsa* (Raphidophyceae): First observation of, potentially harmful, red tide organisms in Dutch coastal waters [J]. Netherlands Journal of Sea Research, 1995, 33(2): 183–191.
- [13] HARRISON P J, WATERS R E, TARLAOR F J R. A broad spectrum artificial seawater medium for coastal and ocean phytoplankton[J]. J Phycol. 16: 28–35, 1980
- [14] MALDONADO M T, PRICE N M. Reduction and transport of organically bound iron by *Thalassiosira oceanica* (Bacillariophyceae) [J]. J phycol, 2001, 37(2): 298–310.
- [15] SCHONE H. Untersuchungen zur kologischen bedeutung des seegangs fur das plankton mit besonder berucksichtigung mariner kieselalgen[J]. Int Rev ges Hydrobiol, 1970, 55: 595–677.
- [16] POLLINGHER U, ZEMEL E. In situ and experimental evidence of the influence of turbulence on cell division processes of *Peridinium cinctum* forma westii (Lemm.) Lefevre. Br[J]. Journal of Phycology, 1981, 16: 281–287.
- [17] GARCIA C F, CONTRERAS G A, MAZZUCA S T, et al. Effects of mechanical and hydrodynamic stress in agitated, sparged cultures of *Porphyridium cruentum*[J]. Process Biochem, 2000, 35: 1045–1050.
- [18] 陈炳章, 王宗灵, 朱明远, 等. 温度、盐度对具齿原甲藻生长的影响及其与中肋骨条藻的比较[J]. 海洋科学进展, 2005, 23(1): 60–64.
- [19] WILLIAM H T, CARL H G. Effects of small-scale turbulence on microalgae[J]. Journal of Applied Phycology, 1990, 2: 71–77.
- [20] WHITE A W. Growth inhibition caused by turbulence in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax excavata*[J]. Fish.Res. Bd Canada, 1976, 33: 2598–2602.
- [21] ROUSSEAU D, VAULOT R, CASOTTI V, et al. *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) life cycle: Evidences and hypotheses[J]. J Mar Syst, 1994, 55: 23–40.