

不同氮磷比对中肋骨条藻和威氏海链藻生长特性的影响

刘皓^{1,2}, 高永利¹, 殷克东¹, 袁翔城¹, 徐杰³, HARRISON Paul J³

(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, 海岸海洋环境科学系, 香港)

摘要: 实验室条件下用不同氮磷摩尔比(4 : 1, 16 : 1, 64 : 1)的培养液培养中肋骨条藻 *Skeletonema costatum* 和威氏海链藻 *Thalassiosira weissflogii*, 对它们的比生长率、细胞状态、细胞对外界氮磷营养元素的吸收和细胞内氮磷比的变化进行了研究。结果表明, 氮磷比显著影响两种硅藻的生长和生理状态, 氮浓度对细胞生长的影响更大。N 限制组(N : P=4 : 1)的比生长率、细胞数量和叶绿素 a 含量明显低于正常条件和 P 限制组(N : P=64 : 1); 威氏海链藻生长对 N 的变化比中肋骨条藻更为敏感, 吸收外界无机氮的速率更快。营养盐充足的情况下, 水体中藻细胞的氮磷比变化会较小, 但由于“奢侈消费”现象的存在, 在出现营养盐限制时, 细胞的氮磷比组成会跟随环境的氮磷比改变, 在氮限制的条件下, 细胞的氮磷比会相应减少, 而相反在磷限制的条件下, 细胞的氮磷比会明显增加。

关键词: 氮磷比; 中肋骨条藻 *Skeletonema costatum*; 威氏海链藻 *Thalassiosira weissflogii*; 氮限制; 磷限制

中图分类号: Q178.1⁺1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-5470(2010)06-0092-06

Effects of N to P ratio on the growth of two red tide diatom *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira weissflogii*

LIU Hao^{1,2}, Gao Yong-li¹, YIN Ke-dong¹, YUAN Xiang-cheng¹, XU Jie³, HARRISON Paul J³

(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: The growth character and ecophysiology of *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira weissflogii* were studied in culture medium of different ambient ratios of N to P (4 : 1, 16 : 1, 64 : 1). Batch cultures of these two phytoplankton species were conducted to examine their growth rates, Chl-a, DIN : P (dissolved inorganic nitrogen and phosphorus) and PON : P (particular organic nitrogen and phosphorus) during incubation periods. The results showed that the N : P ratio could significantly influence the growth of *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira weissflogii*. The ratio of N to P could evidently influence these two diatom species. The growth rate, cell numbers and Chl-a of these two species were obviously lower with N-limitation (N : P=4 : 1) than those with P-limitation (N : P=64 : 1). The results suggested that *T. weissflogii* was more sensitive to N-limitation than *S. costatum*. Although cultured in different N : P ratios medium, the N : P composition of these two algal species hardly changed with the medium N : P ratio. Due to the luxury consumption, the cells could still take up excessive nutrients for living when other nutrients were depleted by phytoplankton, which resulted in different N : P ratios of phytoplankton. N-limited medium reduced the N : P ratio of the algal cells, while P-limited medium increased the N : P ratio of the phytoplankton cells significantly.

Key words: N : P ratio; *Skeletonema costatum*; *Thalassiosira weissflogii*; Nitrogen-limitation; Phosphorus-limitation

收稿日期: 2009-03-24; 修订日期: 2009-08-26。刘学东编辑

基金项目: 中国科学院南海海洋研究所前沿领域青年项目(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

作者简介: 刘皓(1981—), 男, 吉林省长春市人, 硕士研究生, 主要从事藻类生态及营养盐限制、细菌与藻类之间的作用方面的研究。

E-mail: super-liu@hotmail.com

通信作者: 殷克东。E-mail: kdyin@scsio.ac.cn

营养盐是海洋浮游植物生长繁殖的基础, 海洋的浮游植物在一般情况下, 对氮、磷营养盐的吸收比率符合 Redfield 比值^[1], 即 $N:P \approx 16:1$, 不同营养盐水平及营养盐之间的比例不但对浮游植物的生长和生化组成结构有着明显的作用^[2-5], 而且对浮游植物种群动态和群落结构起着重要的调控作用^[6-8]。

营养盐水平对浮游植物的生化组成影响主要集中在藻体的氮磷、蛋白质、碳水化合物、叶绿素 a、酶活性和细胞多糖等。研究还表明, 在不同无机营养盐氮磷比的环境下, 不同物种藻细胞储存外界营养盐的能力有明显的差异^[9-10], 这会改变藻类种群的生态对策及种群在群落中的竞争结局^[11-12]。中肋骨条藻 *Skeletonema costatum* 和威氏海链藻 *Thalassiosira weissflogii* 都属于海洋硅藻中分布较广具有代表性的物种, 而在我国, 随着 1990 年以来 4 大海区无机氮平均浓度全部超标^[13], 中肋骨条藻及威氏海链藻丰度增加已达到了赤潮的程度, 其发生频率和范围也逐年增加。因此, 有必要了解自然环境中的限制其增值的营养因子及外界氮磷比的变化对藻类自身细胞氮磷比的影响, 以期对这 2 种藻类形成赤潮的机理提供科学的依据。

1 材料与方法

1.1 藻种及其培养

中肋骨条藻从香港渔农自然护理署获取, 威氏海链藻从 Provasoli-Guillard 海藻培养中心(national marine phytoplankton collection)获取, 实验前, 藻种在 f/2 培养液中培养^[14], 当藻类到达对数生长期时, 分别接种到不同氮磷比(与实验的各处理组相对应)的培养液中驯化培养。驯化培养采用半连续培养, 即在藻细胞到达最大值稳定期时进行稀释, 每次稀释体积是总体积的 1/4, 稀释所用培养液的氮磷比与原培养液的氮磷比相同, 稀释 3 次以上, 以确保藻种适应相应实验所要求的氮磷比环境。

实验共设置 3 个处理, $N:P$ 比分别为 4:1(处理 1), 16:1(处理 2), 64:1(处理 3)每个处理 3 个重复, 各处理组 P 浓度相同均为 $3\mu\text{mol}$, N 浓度分别为 12、48 和 $192\mu\text{mol}$, 添加 $230\mu\text{mol}$ 过量的 Si 以满足硅藻生长的需求。N、P 和 Si 分别用 NaNO_3 、 KH_2PO_4 和 $\text{NaSiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 配制, 其余元素与 f/2 培养基相同。培养基所用人工海水试剂根据 ESAW 配方配制^[15], pH 值为 8.0 ± 0.2 , 盐度为 $31 \pm 1\text{‰}$, 培养温度为 24 ± 1 , 光照强度为 $200\mu\text{mol 爱因斯坦} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$, 光周期 14h:10h。中肋骨条藻和威氏海链藻的最初接种

浓度分别为 1.05×10^4 和 2.25×10^4 个 $\cdot \text{mL}^{-1}$; 培养方式为一次性培养。

1.2 测定方法

采用血球计数板计数藻细胞数量, 根据公式(1)计算细胞比生长率(单位: d^{-1})^[16]:

$$\mu = \ln(N_2/N_1)/(t_2 - t_1) \quad (1)$$

公式中的 N_1 和 N_2 分别为 t_1 和 t_2 时的细胞数量。叶绿素 a 用丙酮萃取法/分光光度计分析法测定, 经 GF/F($0.7\mu\text{m}$)的混合纤维微孔滤膜过滤, 90%的丙酮萃取后, 按照三色分光光度法进行测定^[17]。颗粒有机氮(PON)的测定用事先经过 450 灼烧 4h 的 GF/F 膜过滤后获得, 然后用 CHN 分析仪进行测量。颗粒有机磷(POP)采用过硫酸钾氧化法测定^[18]。培养液中的无机营养盐 NH_4^+ 、 NO_3^- 、 NO_2^- 、 PO_4^{3-} 和 SiO_4^- 采用 JGOFS^[19]操作方法, 用 Skalar San 营养盐自动分析测定。

2 结果与讨论

2.1 不同的 $N:P$ 比(摩尔比)环境对藻种生长的影响
不同处理中肋骨条藻和威氏海链藻的生长曲线如图 1 和表 1。可以看出, 2 种藻在不同培养液中的

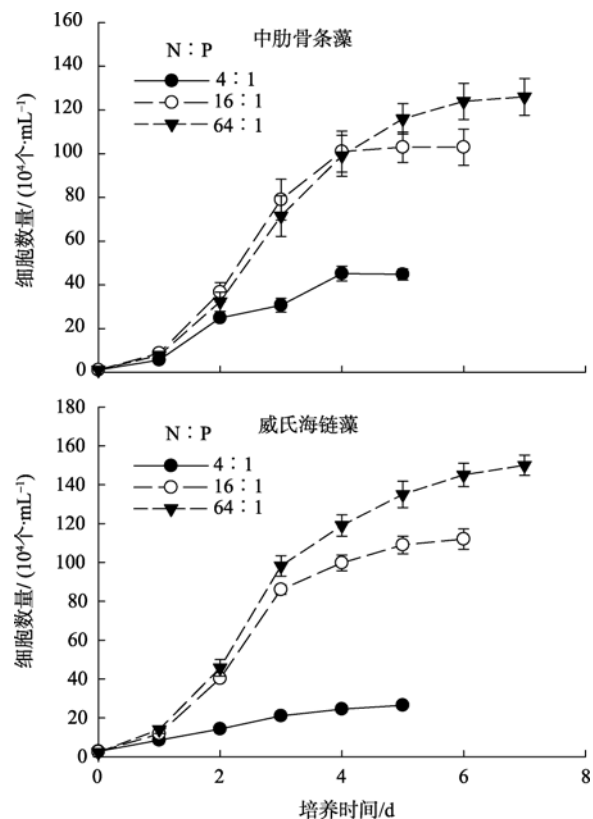


图 1 不同氮磷比(摩尔比)培养液对中肋骨条藻和微氏海链藻生长的影响

Fig. 1 The effects of different $N:P$ (by molar) medium on the growth of *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira weissflogii*

表 1 不同 N:P 比下中肋骨条藻和威氏海链藻比生长率的变化

Tab. 1 Variation of growth rate of *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira weissflogii* under different N:P ratios.

天数/d	中肋骨条藻 <i>Skeletonema costatum</i>			威氏海链藻 <i>Thalassiosira weissflogii</i>		
	N:P=4:1	N:P=16:1	N:P=64:1	N:P=4:1	N:P=16:1	N:P=64:1
1	1.686	2.057	1.990	1.128	1.548	1.828
2	1.480	1.432	1.418	0.517	1.184	1.231
3	0.209	0.767	0.795	0.388	0.759	0.764
4	0.387	0.246	0.326	0.154	0.148	0.192
5	-0.001	0.020	0.157	0.078	0.089	0.126
6	空白	0	0.067	空白	0.027	0.071
7	空白	空白	0.016	空白	空白	0.034

总体生长趋势相同,各处理中,前 2d 均呈指数生长状态,在处理 2 和处理 3 中,指数生长状态持续了 3—5d,而后进入稳定期,2 种藻在不同处理的培养液中细胞数量有明显的差别:在指数生长期时,2 种藻细胞对 N:P=16:1 的培养液很适应,中肋骨条藻的细胞的比生长率最快且细胞的数量最大;威氏海链藻则是更加适应 N:P=64:1 的培养液,每天的细胞比生长率也较高。在 N:P=64:1 的条件下,相对于 N:P=16:1 和 N:P=4:1 两种藻细胞的生长可以维持较长时间的稳定期。而中肋骨条藻和威氏海链藻在 N:P=4:1 的培养液中,比生长率和细胞数量都是最低的。

海洋浮游植物的氮磷比通常遵循 Redfield 比值 (16:1),可以根据该比值判断浮游植物受营养盐的相对限制情况^[1],本实验中 2 种藻类在处理 1 中细胞

数量远低于其他 2 个处理,表明环境中的氮浓度影响大于磷浓度的影响,在高氮浓度下,这 2 种藻细胞的比生长率也较高,这与一些赤潮发生的氮磷比环境相似^[8, 21]。实验结果还表明,除个别情况外(第 3 天),在相同的氮磷比条件下,中肋骨条藻的比生长率和细胞数量大于威氏海链藻。

2.2 不同的 N:P 比对叶绿素 a 浓度的影响

不同处理,2 种单细胞藻叶绿素 a 变化与细胞数量的变化趋势不完全相同(图 2)。叶绿素 a 浓度的最大值与细胞数量的最大值不是出现在相同时间,而是提前 2d 左右,这与 Brand 等^[20]的研究结果相似;叶绿素浓度达到最大值后即开始下降,不像细胞数量一样在较高浓度仍然维持一定水平。处理 1 叶绿素 a 的浓度远低于处理 2 和处理 3,达到稳定生长期后期下降幅度也较其他 2 个处理慢。

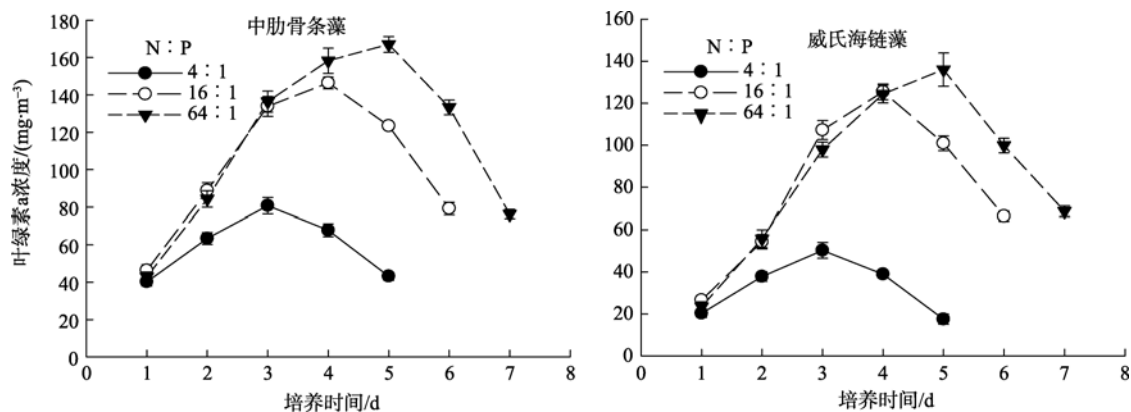


图 2 不同氮磷比(摩尔比)培养液对中肋骨条藻和威氏海链藻叶绿素 a 浓度的影响

Fig. 2 The effects of different N:P (by molar) medium on the concentration of Chl-a in *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira weissflogii*

2.3 不同处理培养介质中 TIN 和 TIP 浓度的变化

从图 3、4 可以看出,2 种硅藻对溶液中无机氮磷营养盐的吸收趋势相似。在 N:P=16(P 限制)时,培养液中的无机磷浓度几乎为 0,在处理 1 中(N 限制),的培养液中,对培养液中的无机磷吸收也远远超过 Redfield 的比值,中肋骨条藻吸收了全部无机磷浓度的 91.67%,即中肋骨条藻细胞生长

所消耗的无机营养盐的氮磷比为 4.36:1。第 3 天时,中肋骨条藻从培养液中所吸收的氮磷比达到了 3.41:1 而第 4 天更是达到了 0.03:1,很明显的小于 Redfield 比值 (N:P=16:1)。威氏海链藻的培养液中残留的无机磷浓度仅为 $0.14 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,藻细胞生长所消耗的无机营养盐的氮磷比为 4.20:1,远小于 Redfield 比值。在 N:P=16 的 2 个对照组

里, 对照组 2 中的无机氮营养盐也几乎被完全吸收; 而在对照组 3 中, 2 种藻细胞对无机氮的吸收也超过 Redfield 比值分别达到了 21 : 1 和 23 : 1 左右。这种情况是由 Ketchum^[22]最先发现的并称之为“奢侈消费”(Luxury consumption), 即在适合的条件下藻细胞内普遍存在的营养库可以过量的存储氮^[23]、磷^[24]等营养元素。在 N : P=4 : 1(氮限制)的条件下, 中肋骨条藻在前 3 天的时间内消耗了外界环境中

绝大部分的硝酸盐和亚硝酸盐, 而威氏海链藻则仅用 2 天就消耗掉了培养液中的硝酸盐和亚硝酸盐; 在 N : P=64 : 1(磷限制)的条件下, 中肋骨条藻和威氏海链藻对培养液中的正磷酸盐的吸收则维持在 6—7d, 且威氏海链藻从外界所吸收的无机氮也高于中肋骨条藻所需, 同时也验证了不同物种的藻细胞对营养元素的储存能力存在明显差异^[25-26]。

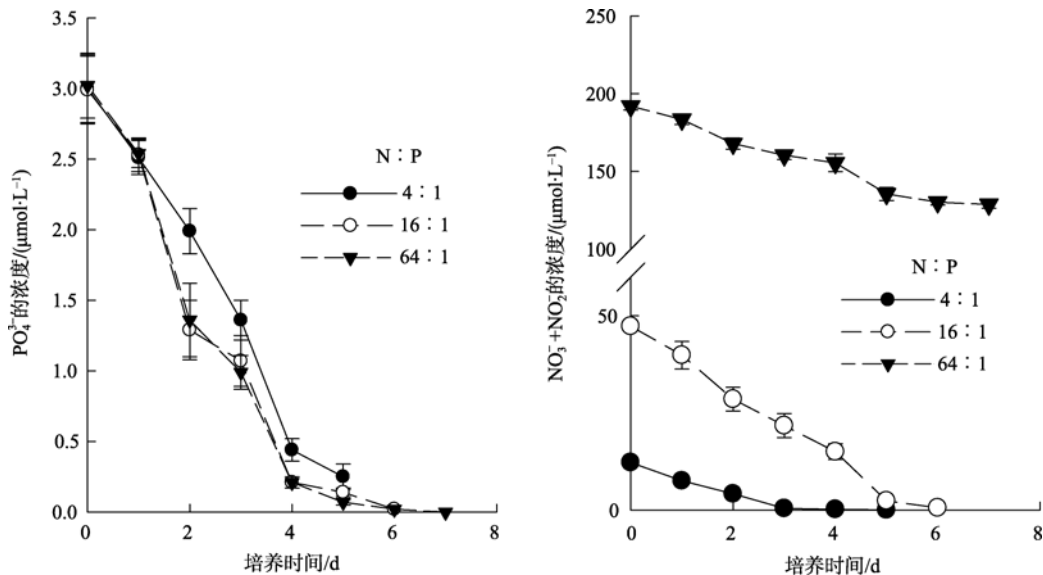


图 3 不同氮磷比(摩尔比)培养液中无机营养盐氮和磷的变化(中肋骨条藻)

Fig. 3 The variety of different N : P (by molar) medium on the inorganic nutrients N ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$) and PO_4^{3-} in *Skeletonema costatum*

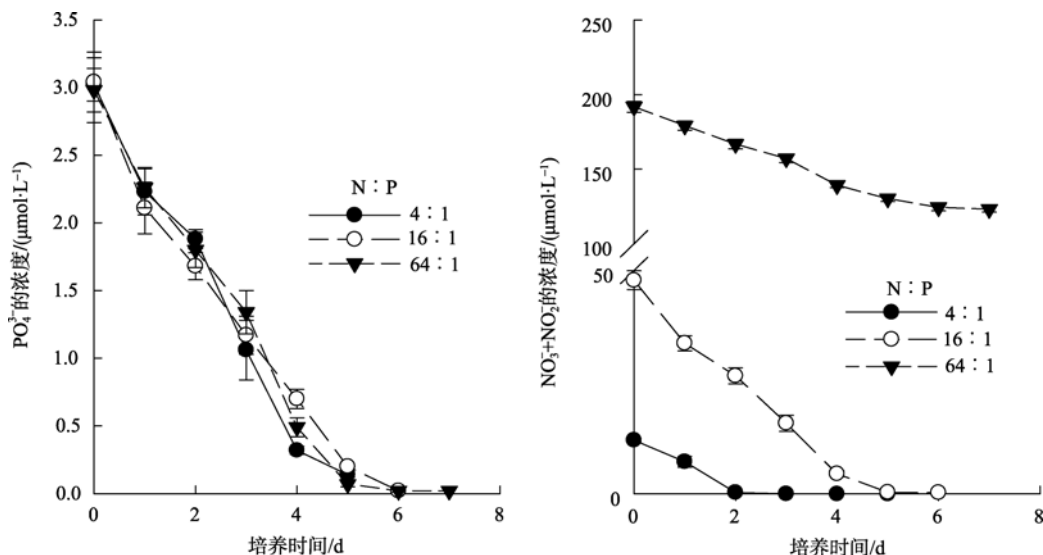


图 4 不同氮磷比(摩尔比)培养液中无机营养盐氮和磷的变化(威氏海链藻)

Fig. 4 The variety of different N : P (by molar) medium on the inorganic nutrients N ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$) and PO_4^{3-} in *Thalassiosira weissflogii*

2.4 不同的 N : P 比对细胞内氮磷比组成的影响

如图 5, 我们可以看出在不同氮磷比环境下, 中

肋骨条藻和威氏海链藻细胞内部氮磷比的变化是相似的。当藻细胞生长曲线位于对数生长期时, 无论

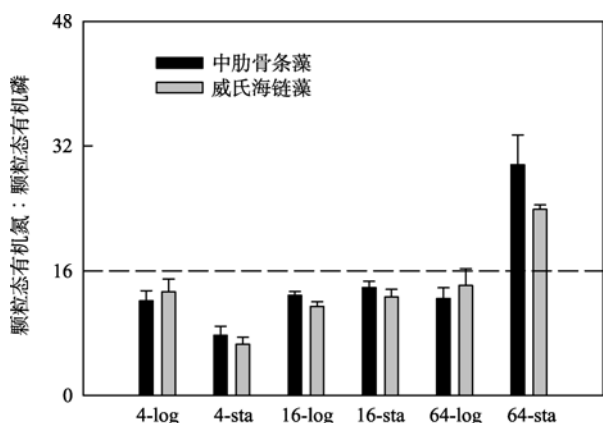


图5 中肋骨条藻和威氏海链藻在不同氮磷比(摩尔比)培养液中对数生长期和平稳期时细胞的氮磷比

Fig. 5 The PON : POP of *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira weissflogii* cells cultured in the medium of different N : P ratios (4-, N : P=4 : 1; 16-, N : P=16 : 1; 64-, N : P=64 : 1) during the log-phase (log) and stationary-phase (sta), respectively.

是 $N:P < 16$ 还是 $N:P = 16$ 的氮磷比环境下, 2 种藻细胞内部的氮磷比都围绕在 14 : 1 左右, 基本符合 Redfield 的吸收比值。因为“奢侈消费”现象的存在, 当藻细胞生长至稳定期时, 藻细胞内部的氮磷比组成也会随外界的营养盐发生变化, $N:P=4:1$ 的条件下, 中肋骨条藻细胞的氮磷比为 7.71 ± 1.16 , 而威氏海链藻细胞的氮磷比组成为 6.58 ± 0.90 , 与对数期相同环境下的藻细胞相比分别降低了 36.5% 和 50.6% 左右, 说明在这种情况下, 藻细胞从外界吸收的磷多于氮; 在 $N:P=16:1$ 的培养液中, 2 种藻细胞的氮磷比稍有增加, 但变化并不明显; 在 $N:P=64:1$ 的培养液中, 中肋骨条藻细胞的氮磷比提升到 23.82 ± 0.59 , 而威氏海链藻更是增加到 29.57 ± 3.82 , 与对数期相应藻细胞的氮磷比相比较分

别提升了 91.3% 和 109.4% 左右, 说明在藻细胞从外界吸收的氮磷比要大于 16 : 1。且 2 种藻细胞在氮磷比高的水体中的生长状态较氮磷比低的水体为好, 即使在氮磷比较高的情况下, 这 2 种藻也能很好生长^[3]。这与其他人的研究结论相符^[25-26], 同时说明了藻类细胞的化学组成并不是恒定不变的, 而是会随着外界环境的变化而发生相应的改变的^[27-28,30], 且藻细胞的营养储存有利于其克服外界环境的变化, 度过营养盐缺乏的时期^[29]。

3 结论

1) 环境中不同氮磷比都影响中肋骨条藻和威氏海链藻比生长率和细胞状态, 环境中氮浓度对它们的生长的制约作用要大于磷浓度的影响; 氮限制的条件下 2 种藻细胞的细胞数量和比生长率明显地低于磷限制条件。

2) 在外界营养盐充足的水平下, 2 种藻细胞的氮磷比组成都接近于其按 Redfield 比值吸收外界营养盐氮磷的比例 16 : 1, 但当在氮限制或磷限制的情况下, “奢侈消费”现象会导致藻细胞的氮磷比组成随着外界氮磷比的不同而改变。即在 $N:P=4:1$ 的情况下, 稳定期(N 限制)藻细胞的氮磷比相对于对数期的藻细胞氮磷比值会有明显的降低; 而在 $N:P=16:1$ 的培养液中, 稳定期藻细胞对比于对数期藻细胞的氮磷比改变不大; 在 $N:P=64:1$ 的外界环境下, 稳定期(P 限制)藻细胞的氮磷比相对于对数期的藻细胞比值明显增加。而且, 威氏海链藻相对于中肋骨条藻对外界氮含量的需求量更高, 吸收外界无机营养盐氮的速率更快。

参考文献

- [1] REDFIELD A C. The biological control of chemical factors in the environment [J]. Am.Sci., 1958, 46: 205-222.
- [2] 袁美玲, 王朝晖, 李友富. N、P 营养盐对海洋卡盾藻 (*Chattonella marina*) 生长的影响. [J] 生态学报, 2008, 28(1): 0430-0435.
- [3] 刘东艳, 孙军, 陈宗涛, 等. 不同氮磷比对中肋骨条藻生长特性的影响. [J] 海洋湖沼通报, 2002, (2): 39-44.
- [4] 李铁, 史致丽, 李俊, 等. 营养盐对中肋骨条藻和新月菱形藻部分生化组成和性质的影响. [J] 海洋与湖沼, 2000, 31(3): 239-244.
- [5] 李顺兴, 郑凤英, 洪华生, 等. 氮磷营养盐对微氏海链藻细胞生化组成的影响. [J] 海洋科学, 2006, 30(1): 49-53.
- [6] FLYNN J K. How critical is the critical N : P ratio? [J]. Phycol., 2002, 38: 961-970.
- [7] MAGUER J F, WAFAR M, and Madec C, et al. Nitrogen and phosphorus requirements of an *Alexandrium minutum* bloom in the Penzance estuary, France[J]. Limnol. Oceanogr., 2004, 49: 1108-1114.
- [8] HODGKISS I J, LU S H. The effects of nutrients and their ratios on phytoplankton abundance in Junk Bay, Hongkong. [J]. Hydrobiology, 2004, 512: 215-229.
- [9] DORTSCH Q, CLAYTON J J R, Thoresen S S. Species Differences in Accumulation of Nitrogen Pools in Phytoplankton [J]. Mar Biol, 1984, 81: 237-250.

- [10] THOMPSON P A, OH H M, RHEE G Y. Storage of Phosphorus in Nitrogen-fixing *Anabaena flos-aquae* (Cyanophyceae) [J]. J Phycol, 1994, 30: 267–273.
- [11] KILHAM P, HECKY R E. Comparative Ecology of Marine and Freshwater Phytoplankton [J]. Limnol Oceanogr, 1988, 33(4, Part 2): 776–795.
- [12] 高学庆, 任久长, 宗志祥, 等. 铜绿微囊藻营养动力学研究[J]. 北京大学学报: 自然科学版, 1994, 30(4): 461–469.
- [13] JIA X P, CAI W G, LIN Q. The effects of major pollutions on mariculture and fishery resource enhancement along the coastal waters of China[J]. Journal of Fishery Science of China, 1997, 4(4): 78–81.
- [14] GUILLARD R L, RYTHER J H. Studies on marine planktonic diatoms: I *Cyclotella nana* (Hustedt) and *Detonula confervacea* (Cleve) [J]. Can J Microbiol, 1962, 8: 229–239.
- [15] BERGES J A, FRANKLIN D J. Evolution of an artificial seawater medium: improvements in enriched seawater, artificial water over the last two decades. [J] J Phycol, 2001, 37: 1138–1145.
- [16] Sun J, Ning X R. Marine phytoplankton specific growth rate[J]. Advances in Earth Science, 2005, 20(9): 939–945.
- [17] PARSONS T R, MAITA Y, AND LALLI C M. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis[M]. London: Pergamon Press, 1984.
- [18] KOROLEFF F. Determination of total and organic phosphorus by alkaline persulphate oxidation[M]//Methods for seawater analysis. 3rd ed. New York: Verlag Chemie, Weinheim, 1977: 201–203.
- [19] KNAP A, MICHAELS A, CLOSE A, et al. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study(JGOFS) core measurements[R]//JGOFS report No 19. Reprint of the IOC Manual and Guides No 29, 1994, UNESCO, Paris.
- [20] BRAND L E, GUILLARD R R, MURPHY L S. A method for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates[J]. J Plankton Res. 1981, 3: 193–414.
- [21] 郝建华, 霍文毅, 俞志明. 胶州湾增殖海域营养状况与赤潮形成的初步研究[J]. 海洋科学, 2000, 20(4): 37–41.
- [22] KETCHUM B H. The Absorption of Phosphate and Nitrate by Illuminated Cultures of *Nitzschia closterium*[J]. Am J Bot, 1939, 26: 399–407.
- [23] SUNDA W G, SUSAN A H. Effect of CO₂ Supply and demand on zinc uptake and growth limitation in a coastal diatom[J]. Limnol Oceanogr, 2005, 50(4): 1181–1192.
- [24] KUSTKA A, SERGIO S, CARPENTER E J, et al. a revised estimate of the iron use efficiency of nitrogen fixation, with special reference to the marine *Cyanobacterium Trichodesmium* sp. (Cyanophyta)[J]. J Phycol, 2003, 39: 12–25.
- [25] DORTSCH Q, CLAYTON J J R, Thoresen S S. Species differences in accumulation of nitrogen pools in phytoplankton[J]. Mar Biol, 1984, 81: 237–250.
- [26] THOMPSON P A, OH H M, RHEE G Y. Storage of phosphorus in nitrogen-fixing *Anabaena flos-aquae* (Cyanophyceae) [J]. J Phycol, 1994, 30: 267–273.
- [27] SCOOT G L, SUSAN S K, DANIEL A K, et al. Effect of nutrient availability on the biochemical and elemental stoichiometry in the freshwater diatom *Stephanodiscus minutulus* (Bacillariophyceae)[J]. J Phycol, 2000, 36: 510–512.
- [28] GEIDER R J, ROCHE J L. Redfield revisited: Variability of C : N : P in marine microalgae and Its biochemical basis[J]. Eur J Phycol, 2002, 37: 1–17.
- [29] ANDERSEN T, SCHARTAU A K L, PAASCHE E. Quantifying external and internal nitrogen and phosphorus pools as well as nitrogen and phosphorus supplied through remineralization, in coastal marine plankton by means of a dilution technique[J]. Mar Ecol Prog Ser, 1991, 69: 67–80.
- [30] 孙军, 刘东艳, 陈宗涛, 等. 不同氮磷比率对青岛大扁藻、新月柱鞘藻和米氏凯伦藻生长影响及其生存策略研究[J]. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2122–2126.