



## 南亚热带磷限制水库中浮游植物群落对氮磷比变化的响应

潘静云, 杨阳, 韩博平

引用本文:

潘静云, 杨阳, 韩博平. 南亚热带磷限制水库中浮游植物群落对氮磷比变化的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(1): 20–30.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4250>

---

### 您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

#### 海南不同生活型植物叶片和根系C、N、P化学计量特征

C, N, and P Concentrations and Their Stoichiometry of Leaves and Roots with Different Life Forms in Hainan Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 131–135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4115>

#### 地被植物对广东常绿阔叶林土壤养分的指示作用

Indicative Effect of Ground Vegetation on Soil Nutrient Status in Evergreen Broad-leaved Forest of Guangdong

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 115–123 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4105>

#### 井冈山植物群落优势种空间分布格局与种间关联

Spatial Pattern and Interspecific Relationship of Dominant Species in Plant Community in Jinggang Mountain

热带亚热带植物学报. 2015, 23(1): 74–80 <https://doi.org/10.11926/jtsb.1005-3395.2015.01.011>

#### 井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应

Response of Leaf Functional Traits of Shrubs to Altitude in *Rhododendron latoucheae* Communities in Mt. Jinggangshan, Jiangxi, China

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 129–138 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3930>

#### 丛枝菌根真菌促进南美蟛蜞菊生长及对难溶磷的吸收

Arbuscular Mycorrhizal Fungi Promote the Growth of *Wedelia trilobata* and the Absorption of Insoluble Phosphorus

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 339–346 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4170>

# 南亚热带磷限制水库中浮游植物群落对氮磷比变化的响应

潘静云<sup>1</sup>, 杨阳<sup>2\*</sup>, 韩博平<sup>1</sup>

(1. 暨南大学水生生物研究所, 广州 510632; 2. 贵州师范大学生命科学院, 贵阳 550025)

**摘要:** 为了解 P 限制水体中浮游植物群落对 N、P 营养盐的响应, 通过添加 N、P 营养盐设置 N/P 梯度, 对广东省流溪河水库中的浮游植物群落进行了研究。结果表明, 添加 N、P 显著促进浮游植物的生长, 浮游植物群落受 P 盐的影响比 N 盐显著; 藻类的种属特异性导致浮游植物群落对氮磷营养盐的响应不一致, 浮游植物总丰度与 N/P 比值不相关, 其中隐球藻(*Aphanocapsa* sp.)、拟柱胞藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)和假鱼腥藻(*Pseudanabaena* sp.)等蓝藻适合在高 N 高 P 条件下生长, 双对栅藻(*Scenedesmus bijuga*)等绿藻优势种偏好中 N 高 P 环境, 而曲壳藻(*Achnanthes* sp.)、小环藻(*Cyclotella* sp.)等硅藻在低 N 低 P 的环境下占据优势; P 浓度为 0.8~2.0  $\mu\text{mol/L}$  时存在诱导浮游植物碱性磷酸酶活性的阈值, 当 P 浓度大于 2.0  $\mu\text{mol/L}$  时则抑制酶活性; P 浓度为 2.0  $\mu\text{mol/L}$  可能是浮游植物维持生长的最适浓度, 浮游植物 N/P 维持动态平衡; 藻细胞 N/P、C/P 与水体 P 浓度、N/P 呈显著正相关, 而藻细胞 C/N 受 N 影响更明显( $P < 0.05$ )。这为热带亚热带水库的水质管理提供了理论参考。

**关键词:** 浮游植物群落; 氮磷比; 碱性磷酸酶; 藻; 元素

doi: 10.11926/jtsb.4250

## Responses of Phytoplankton Communities to N/P Ratio Changes in Phosphorus-limited Subtropical Reservoir in Southern China

PAN Jing-yun<sup>1</sup>, YANY Yang<sup>2\*</sup>, HAN Bo-ping<sup>1</sup>

(1. Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China; 2. College of Life Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China)

**Abstract:** In order to understand the response of phytoplankton community in P-restricted water from Liuxihe Reservoir in Guangdong Province to different N/P ratios, the structure of phytoplankton community was studied by adding N and P to create a gradient of N/P. The results showed that the growth of phytoplankton had been promoted significantly with the addition of N and P, and the effects of P was greater than that of N. The species specificity of phytoplankton led to the inconsistent response of phytoplankton community to nitrogen and phosphorus nutrients, phytoplankton abundance was not correlated with N/P ratio. Cyanobacteria, such as *Aphanocapsa* sp., *Cylindrospermopsis raciborskii* and *Pseudanabaena* sp., was more favored in conditions with high level of N and P. Dominant species of green algae, *Scenedesmus bijuga* preferred medium N and high P. Bacillariophyceae, such as *Achnanthes* sp. and *Cyclotella* sp. had advantages in environment with low N and low P. The threshold of P concentration for alkaline phosphatase activity (APA) ranged from 0.8 to 2.0  $\mu\text{mol/L}$ . When P concentration was above 2.0  $\mu\text{mol/L}$ , APA was inhibited, and the optimal P concentration for phytoplankton to maintain growth may be around 2.0  $\mu\text{mol/L}$ , and the ratio of cellular N/P reached equilibrium. The cellular N/P and C/P were significantly positively correlated with supplied P concentration and supplied N/P ratio, while

收稿日期: 2020-05-14 接受日期: 2020-07-14

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(31700399); 贵州省科技计划项目([2020]1Y072); 贵州省高层次留学人才创新创业择优项目[(2020)09]资助  
This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31700399); the Planning Project for Science and Technology in Guizhou (Grant No. [2020]1Y072), and the Project for Innovation and entrepreneurship of high-level overseas talents in Guizhou [Grant No. (2020)09].

作者简介: 潘静云(1995~), 女, 硕士研究生。E-mail: PJY4379@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: yangy@jun.edu.cn

cellular C/N was more correlated with supplied N ( $P < 0.05$ ). So, these would provide a theoretical reference for water quality management in tropical and subtropical reservoirs.

**Key words:** Phytoplankton community; N/P ratio; Alkaline phosphatase; Phytoplankton; Element

Redfield 比值<sup>[1]</sup>是指养分不受限制时, 藻类健康生长和生理平衡的元素比值关系为 C/N/P=106/16/1。然而, 许多研究<sup>[2-3]</sup>表明, 有机体的化学计量 C/N/P 比值在不同的环境中存在差异。N 和 P 是浮游植物生长所必需的营养元素, 不仅绝对浓度能够影响藻类的生长, 其比率(N/P)也直接影响藻类生长、细胞组成及其对营养的摄取效率。宋玉芝等<sup>[4]</sup>报道 N/P 为 25 时浮游藻类及附着植物的生物量随水体 N 浓度的升高而显著增加; Stockner 等<sup>[5]</sup>报道, N/P 比值从 15 提高到 25 时水体中的优势种从鱼腥藻(*Anabaena* sp.)逐渐发展为聚球藻(*Synechococcus* sp.); 纯种或混合培养体系中, N/P 比不仅影响藻类的最大现存量, 还影响藻类种间竞争的抑制参数、比生长速率等<sup>[6-7]</sup>。研究表明, 在一定范围内, N/P 的降低有利于甲藻占优势, 高 N/P (256/1)则对硅藻生长有明显促进作用<sup>[8]</sup>, 而蓝藻水华更容易出现在低 N/P 下的超富营养水库中<sup>[9-10]</sup>。因此水体 N、P 供应及其比率影响着浮游植物种间竞争, 对浮游植物群落的结构和演替有重要的决定作用<sup>[11]</sup>。

广东省地处热带亚热带北沿, 区域季节性降雨较充足, 水体常年温度较高, 辐射较强, 有助于浮游植物的全年生长, 同时也提高了浮游植物对营养盐的需求<sup>[12]</sup>。然而, 热带亚热带水库中磷酸盐长期维持在低浓度水平, P 成为浮游植物生长的限制因子<sup>[13-15]</sup>。浮游植物在生长繁殖过程中可以通过调整其化学计量比(C/N/P)来改变生长速率, 从而适应营养盐限制环境<sup>[16-17]</sup>, 还能通过分泌胞内外碱性磷酸酶, 通过裂解水体中的有机磷为无机磷<sup>[18]</sup>, 供自身生长所需; 此外, 一些水华藻类如拟柱胞藻<sup>[19]</sup>对低磷环境有着特殊的适应机制, 能超额富集水体中较低浓度的 P, 这些特性使得这些水华蓝藻能够在 P 限制的水体中大量生长。本研究选取了一座典型低磷水平的南亚热带水库, 其全年水体的平均 N/P 比接近 90/1<sup>[20]</sup>, 通过氮磷营养盐的添加试验来探究自然磷限制水体中浮游植物群落对不同氮磷比营养盐的响应。本研究从群落水平研究了营养盐的相对浓度对浮游植物的影响, 为广东省热带亚热带水库的湖沼学研究和水质管理提供理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验藻种来源和试验设计

2019 年 2 月 20 日于广东省流溪河水库取表层原水, 经 60  $\mu\text{m}$  滤网过滤浮游动物以及悬浮大颗粒物后, 置于容量桶中带回实验室, 测定原水的溶解态 N 浓度、溶解态 P 浓度、碱性磷酸酶活性(APA)、藻细胞 C、N、P 等指标作为初始值; 原水为试验培养用水, 原水中的浮游植物即为试验浮游植物群落的来源。取摇晃均匀的原水 400 mL 分装于 T175 细胞培养瓶(TC-Flasche T175, Stand, Vent. Cap), 为避免其他营养元素限制, 事先已加入无 N、P 的 WC 培养基<sup>[21]</sup>。

基于经典的 Redfield 比值, 即 N/P 比为 16 的阈值, 我们认为该水库浮游植物主要受到 P 盐的限制, N 盐十分充足。处理组 N/P 浓度的设置中 N 最低为原水本身的浓度, 即 N1 浓度(41.1  $\mu\text{mol/L}$ ), N 绝对浓度以 20  $\mu\text{mol/L}$  为梯度增加, 而 P 最低是高于原水的 P3 浓度(0.8  $\mu\text{mol/L}$ ), P 绝对浓度以 1.2  $\mu\text{mol/L}$  为梯度增加, 共设计 9 组 N/P 处理组, 1 组空白对照(表 1)。每组设 3 个平行, 试验期间不再添加营养元素。培养条件: 温度为(25 $\pm$ 1) $^{\circ}\text{C}$ 、光周期为 12 h/12 h、光照强度为 40  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ , 每天定时摇动藻液 1 次, 随机移动藻瓶位置, 避免光照不均匀。

### 1.2 生长时期确定

隔天摇匀藻液, 并移取于离心管中, 用分光光度计在 680 nm 波长下测定 OD 值, 以天数为横坐标、OD 值为纵坐标绘制浮游植物生长曲线来确定浮游植物生长时期, 最终确定试验开始的第 1 天为初始期, 第 13 天为指数期, 第 21 天为稳定期。

### 1.3 藻细胞胞内 C、N、P 含量测定

藻液过滤到酸化预处理后的玻璃纤维滤膜(Whatman GF/C, 孔径 1.2  $\mu\text{m}$ )上, 烘干储存于干燥器中。使用元素分析仪(型号 Vario EL)进行 C、N 含量分析; 藻细胞 P 含量采用钼酸铵分光光度法(GB 11893-89)。

表 1 试验设计的 N、P 浓度和 N/P

Table 1 Concentrations of N, P and N/P in tests

处理 Treatment	N ( $\mu\text{mol/L}$ )	P ( $\mu\text{mol/L}$ )	N/P	处理 Treatment	N ( $\mu\text{mol/L}$ )	P ( $\mu\text{mol/L}$ )	N/P
N1P1	41.1	3.3	12	N2P3	62.3	0.80	78
N1P2	41.1	2.0	21	N3P1	82.1	3.30	25
N1P3	41.1	0.8	51	N3P2	82.1	2.00	41
N2P1	62.3	3.3	19	N3P3	82.1	0.80	103
N2P2	62.3	2.0	31	对照 Control	41.1	0.06	

#### 1.4 碱性磷酸酶活性的测定

采用对硝基磷酸苯二钠法<sup>[22]</sup>测定水样碱性磷酸酶活性(APA), 反应条件为 pH 8.4、温度 35℃、反应体积 2 mL、反应时间 4 h、测量波长 410 nm。依据对硝基苯酚的标准曲线, 计算水解反应产生的对硝基苯酚的量。计算公式:  $\text{APA} = C / (T \times V)$ , 式中, APA 为碱性磷酸酶活性[nmol/(L·min)]; C 为对硝基苯酚的变化量(nmol), 即水解反应的产生对硝基苯酚量; T 为水解反应的时间(min); V 为测试水样的体积(L)。

水样不经过过滤测定的酶活性值为总的碱性磷酸酶活性(TAPA), 经 Whatman GF/C 滤膜(孔径 1.2  $\mu\text{m}$ )过滤后测定的酶活值为细菌 + 溶解性碱性磷酸酶活性(BAPA+DAPA), 则浮游植物的碱性磷酸酶活性为  $\text{PAPA} = \text{TAPA} - (\text{BAPA} + \text{DAPA})$ 。为校正因生物量的增加引起的总体活性增长, PAPA 与生物量指标的比值即浮游植物单位生物量所表现的酶活性, 也称作酶的特异性活性(specific activity), 能更好地反映酶的内在催化效力<sup>[23]</sup>。本试验中, 单位生物量酶活性(单位生物量 APA)=PAPA/藻类总生物量, 以 nmol/(min·mg)表示。

#### 1.5 浮游植物的种类和定量分析

采用 Utermöhl 计数法于倒置显微镜下对浮游植物进行分类鉴定和计数<sup>[24]</sup>, 每个样品分别镜检多于 400 个浮游植物个体, 其丰度计算公式为:  $N = (C \times D^2) / (V \times n \times d)$ , 式中, N 为藻细胞丰度(cells/L), V 为沉降水样的体积(L), D 为载玻片直径(mm), d 为计数镜头直径(mm), n 为计数镜头数, C 为计数细胞数(cells)。浮游植物种类鉴定主要参照《中国淡水藻类——系统、分类及生态》<sup>[25]</sup>和有关文献。根据浮游植物形态和大小计算各种浮游植物对应的生物量, 本文选择粗分法进行生物量计算<sup>[26]</sup>。

#### 1.6 数据处理

运用 IBM SPSS Statistics 22S 统计软件对数据

进行显著性分析(One-Way ANOVA), 采用 LSD 法进行验后比较, 差异显著性水平设为  $\alpha = 0.05$ , 两个变量之间进行 Pearson 相关性分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 浮游植物群落的组成

试验共观察到浮游植物 6 门 72 种(属), 其中绿藻门 47 种(属)、硅藻门 10 种(属)、蓝藻门 9 种(属)、甲藻门 2 种(属)、金藻门 2 种(属)、隐藻门 2 种(属), 浮游植物群落主要以蓝藻、绿藻和硅藻为主。原水浮游植物群落经培养后发生了变化(图 1)。初期原水中的浮游植物较少, 总丰度为  $1.11 \times 10^6$  cells/L, 优势类群为硅藻门, 占 51.50%, 其次为蓝藻门 31.60%; 指数期, 浮游植物总丰度下降到  $0.89 \times 10^6$  cells/L, 而稳定期总丰度上升为  $1.23 \times 10^6$  cells/L。指数期和稳定期群落主要以绿藻、硅藻为主, 在稳定期金藻丰度明显上升。原水浮游植物总丰度先降低后升高, 逐渐由硅、蓝藻转变为绿、硅藻为优势的群落结构。

添加 N、P 营养盐后, 浮游植物总丰度均显著上升(图 2)。指数期, 浮游植物总丰度为  $2.93 \times 10^7 \sim 1.22 \times 10^8$  cells/L, 以 N2P1 处理的丰度最高、N2P3 的最低; 在 N1 水平下, 不同 P 浓度的浮游植物总丰度差异不大, 而在 N2、N3 水平下, P1 的总丰度显著高于 P2, 稍高于 P3, 表明 N、P 盐越高, 浮游植物的生长越快。稳定期, 浮游植物总丰度为  $3.33 \times 10^7 \sim 1.19 \times 10^8$  cells/L, N3P2 处理的丰度最高, N2P2 的最低, 且大多组比指数期有明显上升, 而 N2P1、N2P2 和 N3P1 总丰度降低, 这可能是营养盐浓度较高促进浮游植物迅速生长, 提前进入了衰亡期, 导致丰度出现下降。Pearson 相关分析表明, 指数期、稳定期浮游植物总丰度与 N/P 比值的相关性不显著( $P > 0.05$ )。

不同营养条件下, 浮游植物丰度组成有明显差

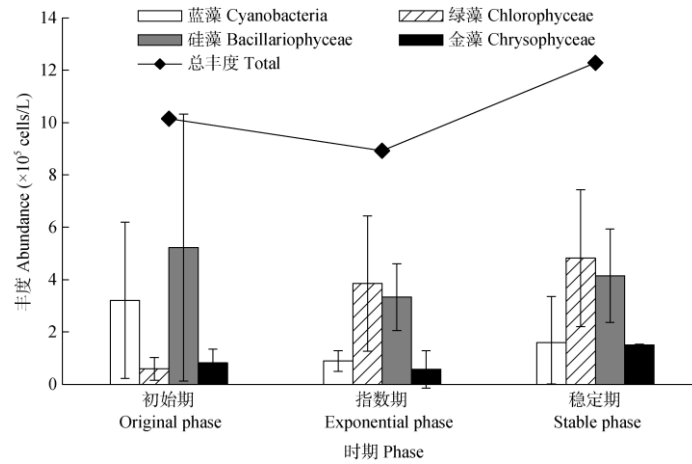


图 1 原水中的主要浮游植物丰度

Fig. 1 Abundances of main phytoplankton in original water

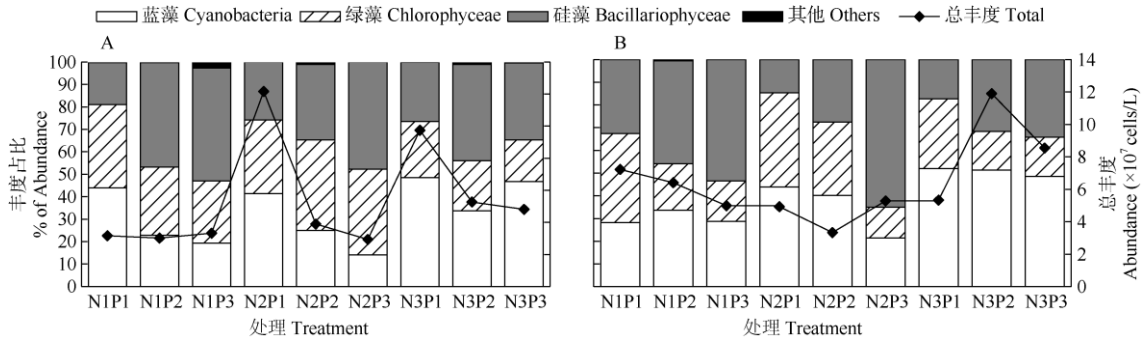


图 2 不同 N/P 处理对浮游植物丰度的影响。A: 指数期; B: 稳定期; N1P1~N3P3 见表 1。下图同。

Fig. 2 Effect of N/P on phytoplankton abundance. A: Exponential phase; B: Stable phase. N1P1 - N3P3 see Table 1. The same is following Figures.

异(图 2)。指数期, 在 N1 水平下, 蓝、绿藻占比为 P1>P2>P3, 硅藻占比则相反, 蓝、绿藻优势随 P 的增加更为明显; 在 N2 水平下, 蓝藻占比以 P1>P2>P3, 硅藻占比则相反, 绿藻占比 P2、P3 均大于 N1、N3 水平下的 P2、P3, 表明相比于低、高 N 环境, 中 N 水平下绿藻优势更大; 在 N3 水平下, 绿藻占比以 P1>P2>P3, 硅藻占比以 P2>P3>P1, 蓝藻占比均高于 N1、N2 水平的同 P 水平。稳定期, 相同 N 水平下绿藻占比均为 P1>P2>P3, 硅藻占比则相反, 而蓝藻在 N3 水平下均高于 N1、N2 水平下的各处理, 与指数期一样, 表明蓝藻在高 N 条件下的优势, 而绿藻在高 P 下占比更大。

不同时期的蓝藻、绿藻和硅藻丰度存在差异(图 3)。指数期时, 同一 N 水平下, P1 的蓝藻丰度明显高于 P2、P3; 同一 P 水平下, N3 的蓝藻丰度高于 N1、N2, 但 N2P1 的丰度最高, 这可能是误差造成的; 同一 N 水平下, 绿藻丰度以 P1>P2>P3, 同一 P 水平下, N2 的绿藻丰度最高; N1 水平下, 硅

藻丰度以 P3>P2>P1, 在 N2、N3 水平下则相反。稳定期时, 不同 N/P 下藻类的丰度变化与指数期有差异, 进入衰亡期的时间不同。综合可知, 蓝藻在高 N、P 下的优势更明显, 而绿藻在中 N 高 P 下生长更好; N、P 浓度的升高, 均能促进硅藻的生长, 但优势上没有蓝、绿藻明显。

### 2.2 浮游植物优势种的变化

不同营养条件下浮游植物优势种不同(图 4)。指数期时, 对照组优势种为小环藻, 其次是微小四角藻(*Tetraëdron minimum*)和锥囊藻(*Dinobryon sp.*); 而处理组的优势种主要为曲壳藻、隐球藻和双对栅藻, 在 N1、N2 水平下, 曲壳藻占比以 P3>P2>P1, 在 P2、P3 为第 1 优势种, 而 P1 的隐球藻占比超过曲壳藻成为第 1 优势种, 小环藻远不及曲壳藻, 双对栅藻则在 N2 水平有一定优势; 在 N3 水平, P1 和 P3 的第 1 优势种分别为假鱼腥藻和隐球藻, 而 P2 的第 1 优势种为曲壳藻, 其次为镰形纤维藻(*Anki-*

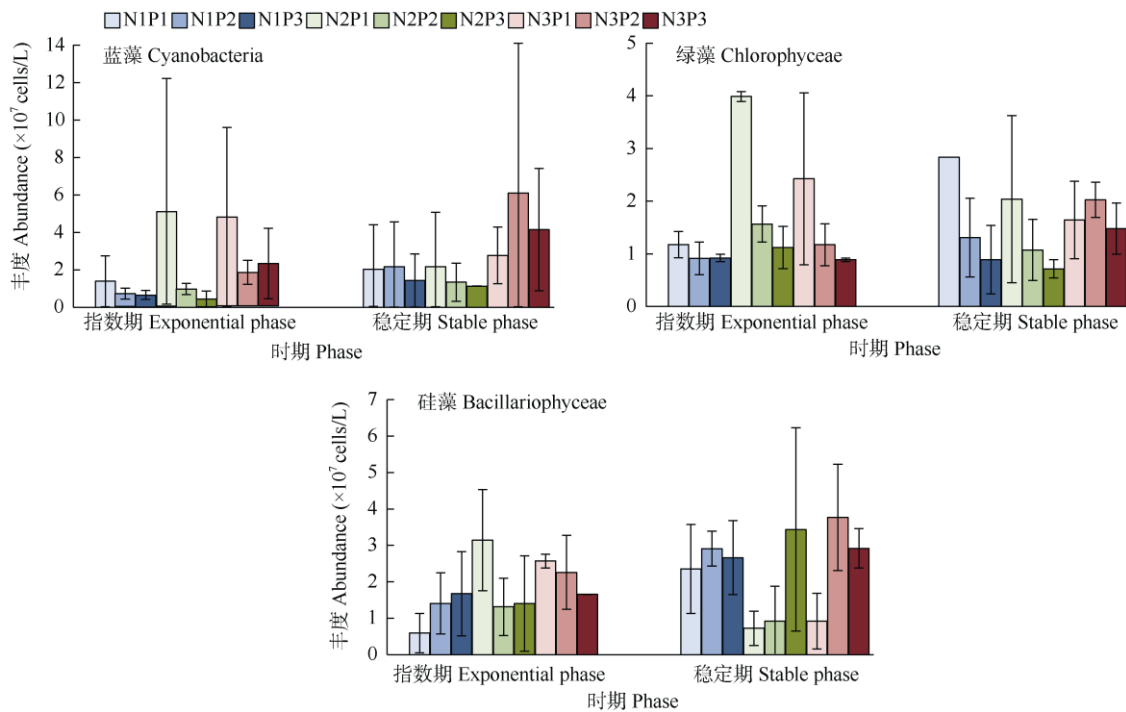


图3 不同 N/P 处理下蓝藻、绿藻和硅藻的丰度变化

Fig. 3 Changes in abundances of Cyanobacteria, Chlorophyceae and Bacillariophyceae under different N/P treatments

*strodesmus falcatus*)。稳定期时, 对照组第 1 优势种为小环藻, 其次为曲壳藻、锥囊藻; 处理组的主要优势种为曲壳藻、假鱼腥藻和拟柱胞藻。曲壳藻占比与指数期相比有所上升, 均呈 P3>P2>P1, 并以 N2P3 为最大, N1 水平下曲壳藻均为第 1 优势种, 在 N2P3、N3P3 下为第 1 优势种; N2 水平下 P1 和 P2 的第 1 优势种分别为拟柱胞藻、假鱼腥藻, N3 水平下第 1 优势种主要为假鱼腥藻, 占比大于曲壳藻。

### 2.3 浮游植物碱性磷酸酶活性的变化

原水中浮游植物在初始期具有较高的碱性磷酸酶活性(APA), 为 2.17 nmol/(min·mg), 到指数期和稳定期显著上升, 分别为 32.42 和 146.38 nmol/(min·mg), 且显著高于同时期处理组。指数期时, 同一 N 水平下, P1 和 P2 的 APA 明显低于 P3, 也低于初始期; 稳定期时, 同一 N 水平下, P3 的 APA 高于 P1 和 P2, 而同一 P 水平下, N1 的 APA 低于 N2 和 N3。方差分析表明, APA 与 P 浓度和 N/P 有显著相关性 ( $P<0.05$ ), 指数期 APA 与 N/P 的正线性相关较差, 线性方程为  $y=0.0355x+0.5372$  ( $R^2=0.3488$ ), 稳定期两者的正线性相关极高, 线性方程为  $y=0.3719x-5.3566$  ( $R^2=0.8901$ ) (表 2)。

### 2.4 浮游植物元素化学计量值变化

初始期, 浮游植物藻细胞的 N/P、C/N 和 C/P 分别为  $45\pm4$ 、 $5\pm1$  和  $256\pm36$ , 指数期与稳定期的细胞元素比值发生了明显变化(表 3)。指数期, 对照组藻细胞 N/P 和 C/P 均显著高于处理组, 而藻细胞的 C/N 显著低于处理组; 同一 N 水平下, 藻细胞的 N/P 显示 P3 组>P2 组>P1 组, 各处理间的差异显著 ( $P<0.05$ ); 藻细胞的 C/P 在 P3 显著大于 P2 和 P1, 且 P1 与 P2 的差异不显著 ( $P>0.05$ ); 同一 P 水平下, 藻细胞 C/N 在 N1 显著大于 N2 和 N3, N2 与 N3 间差异不显著 ( $P>0.05$ )。对浮游植物藻细胞元素计量值与 N/P 比值进行线性拟合(表 2), 表明指数期的藻细胞 N/P、C/P 和 C/N 与水体 N/P 比值相关性不明显。

稳定期, 对照藻细胞 N/P 显著高于各处理组, 藻细胞 C/N 低于各处理组, 而藻细胞 C/P 显著高于处理组中的所有 P1、P2 组, 而低于 P3 组; 同一 N 水平下, 藻细胞 N/P 在 P3 组均显著大于 P2、P1 组, P1 组与 P2 组差异不显著 ( $P>0.05$ ); 不同处理组之间的藻细胞 C/N 差异不显著, 均值为  $10\pm1$ 。稳定期浮游植物元素各比值与 N/P 拟合线性相关, 藻细胞 N/P、C/P 与 N/P 比值的正线性相关强, 而藻细胞 C/N 与 N/P 比值不相关 ( $R^2=0.0016$ )。

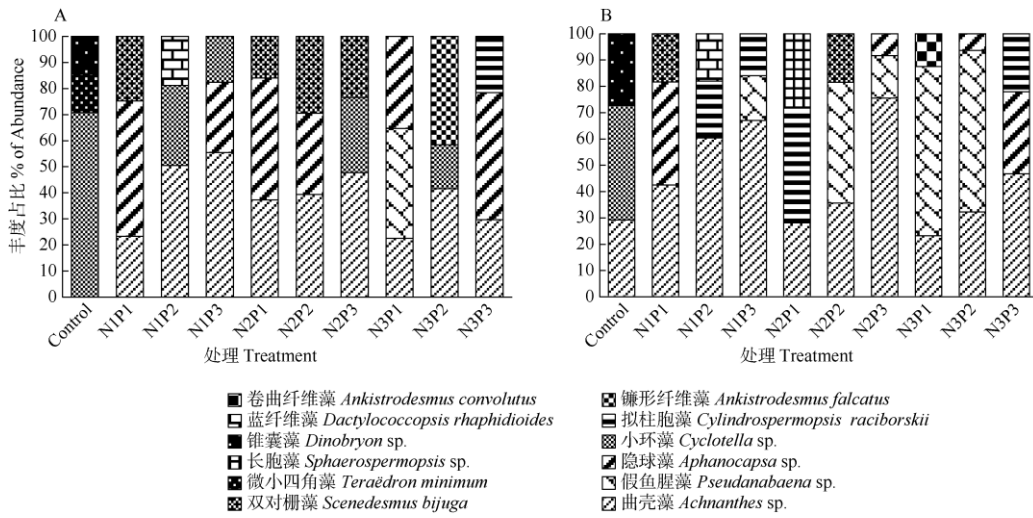


图 4 不同 N/P 处理下优势物种丰度的变化。A: 指数期; B: 稳定期。

Fig. 4 Changes in abundance of dominant species under different treatments. A: Exponential phase; B: Stable phase.

表 2 浮游植物的 APA、细胞元素比值及与水体 N/P 的线性方程

Table 2 Linear equation between phytoplankton APA, cellular element ratio and water N/P ratio

细胞 Cell		水体 N/P Water N/P	R <sup>2</sup>	细胞 Cell		水体 N/P Water N/P	R <sup>2</sup>
APA	指数期 Exponential phase	y=0.0355x+0.5372	0.348 8	C/N	指数期 Exponential phase	y=-0.013x+8.0346	0.053 0
	稳定期 Stable phase	y=0.3719x-5.3566	0.890 1		稳定期 Stable phase	y=0.0027x+10.088	0.001 6
N/P	指数期 Exponential phase	y=0.1772x+9.9069	0.475 1	C/P	指数期 Exponential phase	y=1.1435x+96.562	0.197 3
	稳定期 Stable phase	y=0.3096x+6.3192	0.826 5		稳定期 Stable phase	y=3.5081x+71.287	0.835 6

表 3 浮游植物的 APA 活性和细胞元素比值

Table 3 Phytoplankton APA activity, cellular elemental stoichiometry

处理 Treatment	APA [nmol/(min·mg)]		N/P		C/N		C/P	
	指数期 Exponential phase	稳定期 Stable phase	指数期 Exponential phase	稳定期 Stable phase	指数期 Exponential phase	稳定期 Stable phase	指数期 Exponential phase	稳定期 Stable phase
N1P1	0.40±0.13	1.81±0.25	8±1	7±5	8±1	10±1	73±12	81±47
N1P2	0.75±0.58	0.93±0.09	14±2	14±1	8±2	12±1	118±6	186±18
N1P3	5.58±0.45	12.06±1.21	26±8	29±6	10±1	10±4	289±114	316±40
N2P1	0.81±0.33	4.61±1.24	12±2	12±3	8±2	9±1	101±6	125±24
N2P2	1.95±0.08	8.50±3.00	20±11	17±2	8±0	8±2	174±82	153±38
N2P3	4.14±0.36	18.92±3.05	20±5	27±2	8±2	12±1	173±11	352±50
N3P1	0.49±0.44	3.84±1.06	13±1	13±3	6±1	9±2	86±10	128±9
N3P2	1.82±0.46	4.67±1.28	17±2	18±3	6±1	12±1	118±11	237±47
N3P3	2.40±0.73	38.18±3.25	27±1	38±4	6±1	9±1	172±12	399±5
对照 Control	32.42±14.64	146.38±21.39	140±14	39±5	4±1	7±1	632±75	314±41

试验中藻细胞 C/N 为 4~15, 较 C/P 的变化范围小, 在 Redfield 值(6.6)附近变化; 藻细胞 C/P 在稳定期差异较大, 与 P 处理浓度表现出线性相关。指数期藻细胞 N/P 为 7.65~26.85, 稳定期为 7.37~37.83。细胞内元素的组成对不同 N 和 P 处理水平的响应不同, 藻细胞 N/P、C/P 均受 P 和 N/P 影响显

著(P<0.01), 而藻细胞 C/N 受 N 处理影响更明显; 在指数期, N 和 P 处理的绝对浓度仅对细胞内 N 和 P 含量有显著的影响(P<0.01); 在稳定期, N 水平的绝对浓度对细胞元素含量没有显著影响, P 处理的绝对浓度对细胞 C、N 和 P 的含量均有显著影响(P<0.01)(表 4)。

表 4 ANOVA 检验 C/N、C/P 和 N/P 与水体 N、P 和 N/P 的相关性

Table 4 ANOVA test on the relationship of C/N, C/P and N/P with water N, P and N/P ratio

	细胞 Cell	水体 Water				细胞 Cell	水体 Water		
		N	P	N/P			N	P	N/P
指数期	C	0.460	0.930	0.510	稳定期	C	0.08	<0.001*	<0.001*
Exponential phase	N	0.004*	0.610	0.540	Stable phase	N	0.06	0.001*	<0.001*
	P	0.980	<0.001*	<0.001*		P	0.76	<0.001*	0.007*
	N/P	0.380	<0.001*	<0.001*		N/P	0.27	<0.001*	<0.001*
	C/N	<0.001*	0.680	0.250		C/N	0.52	0.410	0.840
	C/P	0.340	<0.001*	0.020*		C/P	0.35	<0.001*	<0.001*

\*:  $P < 0.05$ .

### 3 结论和讨论

#### 3.1 浮游植物群落结构对营养盐浓度的响应

南亚热带水库大多数为贫中营养型水体。在枯水期(11月-次年3月),水体滞留时间短,水位波动较大,春季浮游植物群落中,以适应这种环境生长的硅藻占比最大<sup>[14]</sup>。本研究中水库水体以小环藻为优势藻,因为它们对P有较低半饱和浓度<sup>[15]</sup>,更适应自然的P限制环境,其次是以微囊藻为主的蓝藻。野外转移到室内,环境条件的变化导致部分不适应的藻类生长迟缓或停止,因此浮游植物的总丰度表现为初期急剧降低,到后期适应环境后上升。

与原水相比,添加N、P盐显著促进浮游植物的生长。然而,浮游植物总丰度与N/P比值(12~103)不相关,而与N、P的浓度有关,这表明水体N/P并不是影响藻细胞生长的唯一因素,而是应该结合N、P的绝对浓度来综合考虑<sup>[27-28]</sup>。水体N/P比能够指示水体中营养盐的不平衡以及对单个或多个藻种的N限制或P限制,但不能指示群落所需营养情况。由于不同优势种对N、P浓度变化的响应不一致,即可能导致某种物种急剧上升,而其他物种急剧下降,这种补偿机制会掩盖群落总体丰度的变化,因而群落丰度与水体N/P比的相关性不明显。除了N、P营养物质外,光照、水温以及其他营养元素(铁、硅等)<sup>[29]</sup>都可能影响到浮游植物的生长,成为浮游植物生长的限制因子。

浮游植物对营养盐的变化和N/P比的响应具有种属特异性。本试验条件下,浮游植物群落对P盐的响应程度要比N盐显著。高N条件下浮游植物的生长并没有显著优于对照,一方面可能是热带亚热带水库浮游植物已对野外N充裕、P限制的环境

有一定适应,另一方面是不同浮游植物利用营养盐的方式存在差异<sup>[30]</sup>,对N、P浓度变化的响应程度不一致导致群落的总体响应有差异。无论在指数期或稳定期,蓝藻在高N(81.1 mol/L)或高P(3.3 mol/L)的营养条件下生长更好并占据优势。在稳定期时,高N组中蓝藻占据第1优势,但其丰度并不随P浓度升高而增加,这表明相对于P盐,蓝藻受N盐的影响更大。绿藻随P浓度的升高丰度增加,说明绿藻更喜好高P环境。另外,绿藻在N2浓度下的优势更大,与蓝藻喜好高N高P环境特性不同,绿藻更适合在中N高P的条件下生长。低P环境下硅藻相对有优势,高N低P的环境可以促进硅藻丰度增加,但在与蓝藻、绿藻的竞争优势不明显,因而硅藻在N1浓度下占比更高。营养盐的比例主要通过影响物种间的竞争对浮游植物群落产生影响。因此,研究N/P比值对浮游植物的显著影响应固定在某一营养盐浓度下进行探讨更具有意义。

#### 3.2 优势种对不同营养盐的响应

水体中的N、P浓度及比值能显著影响水体中优势类群-硅藻的种类和丰度<sup>[30]</sup>。原水中硅藻门的小环藻属始终为第1优势种类,其次为金藻门的锥囊藻;指数期以微小四角藻为主的绿藻在磷酸盐的竞争者为次优势种,到了稳定期则被曲壳藻替代。小环藻优势随生长逐渐下降,而锥囊藻的优势升高。硅藻相对丰度的减少与其对硅酸盐的需求有关,此外,以锥囊藻为优势种的金藻大量生长也会消耗水体中的硅酸盐。与原水不同,同为硅藻优势种之一的曲壳藻是N、P处理的绝对优势种,可能是由于曲壳藻相比小环藻对水体硅的增加更为敏感<sup>[31]</sup>,添加N、P能促进曲壳藻吸收水体中的硅酸盐用于自身生长,但在高浓度下效果降低,因此低



N 低 P 条件下曲壳藻占据优势, 这种优势在稳定期更为明显。

蓝藻优势种隐球藻在指数期高 N 高 P 下明显占据优势, 在稳定期则被假鱼腥藻、拟柱胞藻替代。由于后期营养盐消耗降低, 而假鱼腥藻和拟柱胞藻具有固氮特性<sup>[32-33]</sup>, 在环境无机氮不足时可以进行固氮, 从而满足生长要求, 同时, 还能够储存 P 以适应后期低营养盐环境, 这些机制使得其能超越隐球藻成为稳定期的优势种之一。双对栅藻作为绿藻门的主要优势种, 在 N 浓度为 62.3  $\mu\text{mol/L}$  下有较好的生长优势, 镰形纤维藻的适应范围较窄, 仅在 N 浓度为 81.1  $\mu\text{mol/L}$ 、P 浓度为 2.0  $\mu\text{mol/L}$  时占据第 1 优势, 到了稳定期更适应低营养盐环境的假鱼腥藻可以通过消耗储存在体内的 P 盐而继续生长; 双对栅藻、卷曲纤维藻等绿藻优势度较低, 说明在营养盐相对降低的条件蓝藻更占优势, 生长后期一些绿藻竞争不过蓝藻<sup>[32]</sup>, 这与周起超<sup>[34]</sup>的研究结果相似。

### 3.2 浮游植物的碱性磷酸酶活性

藻类在 P 限制条件下产生 APA 将有机磷转化为无机磷, 是利用 P 元素的重要途径<sup>[18]</sup>。初始期就检测到较高的 APA, 表明浮游植物已经产生 AP 来利用有机磷。指数期时, N、P 处理的 DIP 充足, 当 P 盐高于 2.0  $\mu\text{mol/L}$  时的 APA 降低, 这是因为正磷酸盐抑制了 AP 的活性, 这与 APA 特殊的抑制-诱导机制相关<sup>[18,23,35]</sup>。进入稳定期后, 浮游植物数量增加, 培养液中的磷酸盐被大量吸收, 低 P 环境促进酶活性显著增强。DIP 诱导激发 APA 需要达到一个阈值, 其浓度高于某一界限时影响不显著<sup>[23]</sup>。P 浓度  $\leq 0.8 \mu\text{mol/L}$  时, APA 活性较高, P 浓度  $\geq 2.0 \mu\text{mol/L}$  时 APA 活性差异不显著, 因此可以推测该水体中浮游植物 APA 的 P 浓度阈值可能为 0.8~2.0  $\mu\text{mol/L}$ , 即 2.0  $\mu\text{mol/L}$  时抑制酶活性。这与高光等<sup>[35]</sup>的研究结果类似。

### 3.3 浮游植物细胞的元素化学计量比

南亚热带地区的水库营养盐普遍低于其他地区, 这是由热带-亚热带红壤中营养盐组成的特点所决定的<sup>[20]</sup>。本研究中水库春季水体的 N/P 比为 111, 原水浮游植物细胞的元素化学计量 N/P 为  $45 \pm 5$ , 与水体的 N/P 并不一致。从野外转入室内培养后, 原水浮游植物细胞的 N/P、C/P 先上升后降低至与

初始值相近, 表明浮游植物细胞的元素组成在一定范围内具有可塑性。环境与有机体间的化学元素计量比存在复杂的关系<sup>[17]</sup>。当环境元素组成发生改变时, 浮游植物为适应环境的变化, 能够调节自身营养盐的需求和生长速率, 从而改变自身的元素比值<sup>[2,3]</sup>。本研究表明, 浮游植物藻细胞的 N/P、C/P 受不同 P 浓度影响显著, 而 C/N 受 N 影响较显著, 当 P 浓度为 2.0  $\mu\text{mol/L}$  时, 浮游植物细胞的化学元素计量比均接近于 Redfield 比值, 因此 2.0  $\mu\text{mol/L}$  可能是浮游植物生长的最适 P 浓度。藻细胞 N/P 与不同处理组的关系显示该水库中浮游植物群落细胞为弱内稳态, 藻细胞 N/P 随着处理的不同而变化。高 P 条件 ( $\geq 2.0 \mu\text{mol/L}$ ) 下浮游植物细胞 N/P 比值随生长不再改变, 表明浮游藻类的元素组成在一定的范围内与环境的养分供应保持一种相对稳定的平衡状态<sup>[36]</sup>。

藻细胞的 N/P、C/P、C/N 比值在稳定期高于指数期, 可以归因于藻细胞 C、N、P 含量随藻类的生长而变化。根据生长速率假说, 生长快速的有机体通常具有较低的 N/P 比, 这是由于含 P 丰富的 rRNA 的增加, 此时细胞需要大量的核糖体来快速合成蛋白质以支持有机体快速生长<sup>[16-17]</sup>。在生长速率较高的指数期, 浮游植物吸收营养盐, 其细胞内 N、P 含量增加, 有机物不断积累, 元素比值降低; 到了培养后期营养盐不足, 浮游植物开始消耗自身 P 盐以维持生长, 同时积累更多的有机物, 藻内 P 含量下降、N 含量上升, 浮游植物各元素计量比相应升高。水体 N/P 比与浮游植物细胞元素化学计量比的关系研究中, Bi 等<sup>[37]</sup>认为, 藻细胞的 N/P 比与水体 N/P 比呈显著正相关, 但当藻的生长速率较高时, 藻的 N/P 比与水体 N/P 比的关系不大, 这与本研究结果相似, 并且藻细胞的 C/P 与水体 N/P 比也有类似情况。另外, 不同种类藻细胞的元素组成存在差异, 对各类营养物质的需求不尽相同<sup>[2-3]</sup>, 但本试验仅探讨了浮游植物群落整体化学计量比的变化。

综上所述, N、P 添加显著地促进了浮游植物的生长, 浮游植物群落受 P 盐的影响要显著大于 N 盐; 隐球藻、拟柱胞藻以及假鱼腥藻等蓝藻适合在高氮高磷条件下生长, 而双对栅藻等绿藻优势种偏好于中氮高磷, 而曲壳藻、小环藻等硅藻优势种更能适应低氮低磷的环境下生长; 由于不同藻类对氮、磷盐响应情况不一致, 浮游植物总体(丰度)与

氮/磷比值变化不相关。P 浓度为 0.8~2.0  $\mu\text{mol/L}$  时存在诱导激发浮游植物 APA 活性的阈值。2.0  $\mu\text{mol/L}$  的 P 可能是该水库浮游植物生长的最适 P 浓度, 浮游植物元素计量比值均接近于 Redfield 值。藻细胞的 N/P、C/P 与水体 P 浓度、N/P 比值呈显著正相关, 而藻细胞的 C/N 受 N 浓度影响更明显。

## 参考文献

- [1] REDFIELD A C. The biological control of chemical factors in the environment [J]. *Amer Sci*, 1958, 46(3): 205–221. doi: 10.1086/646891.
- [2] MÉNDEZ M, KARLSSON P S. Nutrient stoichiometry in *Pinguicula vulgaris*: Nutrient availability, plant size, and reproductive status [J]. *Ecology*, 2005, 86(4): 982–991. doi: 10.1890/04-0354.
- [3] GIORDANO M, PALMUCCI M, RAVEN J A. Growth rate hypothesis and efficiency of protein synthesis under different sulphate concentrations in two green algae [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(11): 2313–2317. doi: 10.1111/pce.12551.
- [4] SONG Y Z, QIN B Q, GAO G. Effect of nutrient on periphytic algae and phytoplankton [J]. *J Lake Sci*, 2007, 19(2): 125–130. doi: 10.18307/2007.0203.  
宋玉芝, 秦伯强, 高光. 氮及氮磷比对附着藻类及浮游藻类的影响 [J]. *湖泊科学*, 2007, 19(2): 125–130. doi: 10.18307/2007.0203.
- [5] STOCKNER J G, SHORTREED K S. Response of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen: Phosphorus ratios in a lake fertilization experiment [J]. *Limnol Oceanogr*, 1988, 33(6): 1348–1361. doi: 10.4319/lo.1988.33.6.1348.
- [6] WANG J, QIU L P, FENG S L, et al. Effect of nitrogen and phosphorus ratios on growth and competition of *Anabaena* sp. and *Chlorella vulgaris* [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2014, 42(5): 316–320. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2014.05.034.  
王菁, 裘丽萍, 孟顺龙, 等. 氮磷比对鱼腥藻和普通小球藻生长竞争的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2014, 42(5): 316–320. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2014.05.034.
- [7] FENG S L, QIU L P, HU G D, et al. Effect of nitrogen and phosphorus ratios on growth and competition of two blue-green algae [J]. *J Agro Environ Sci*, 2012, 31(7): 1438–1444.  
孟顺龙, 裘丽萍, 胡庚东, 等. 氮磷比对两种蓝藻生长及竞争的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2012, 31(7): 1438–1444.
- [8] ZHU X Y, HUANG W, ZENG J N, et al. Effects of nitrogen and phosphorus ratios on phytoplankton community structure in winter [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2013, 19(2): 293–299. doi: 10.3724/SPJ.1145.2013.00293.  
朱旭宇, 黄伟, 曾江宁, 等. 氮磷比对冬季浮游植物群落结构的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(2): 293–299. doi: 10.3724/SPJ.1145.2013.00293.
- [9] XU H, ZHU G W, QIN B Q, et al. Influence of nitrogen-phosphorus ratio on dominance of bloom-forming cyanobacteria (*Microcystis aeruginosa*) [J]. *Chin Environ Sci*, 2011, 31(10): 1676–1683. doi: 10.1080/00405000.2010.522047.  
许海, 朱广伟, 秦伯强, 等. 氮磷比对水华蓝藻优势形成的影响 [J]. *中国环境科学*, 2011, 31(10): 1676–1683. doi: 10.1080/00405000.2010.522047.
- [10] TRIMBEE A M, PREPAS E E. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of blue-green algae with emphasis on Alberta lakes [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1987, 44(7): 1337–1342. doi: 10.1139/f87-158.
- [11] TILMAN D, KILHAM S S, KILHAM P. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1982, 13(1): 349–372. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.002025.
- [12] HAN B P. Reservoir ecology and limnology in China: A retrospective comment [J]. *J Lake Sci*, 2010, 22(2): 151–160. doi: 10.18307/2010.0201.  
韩博平. 中国水库生态学研究的回顾与展望 [J]. *湖泊科学*, 2010, 22(2): 151–160. doi: 10.18307/2010.0201.
- [13] LI Q H, HAN B P. Dynamics and structure of phytoplankton community in spring in a southern subtropical pumped-water reservoir [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2007, 15(4): 294–300. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2007.04.004.  
李秋华, 韩博平. 南亚热带调水水库春季浮游植物群落的结构与动态 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2007, 15(4): 294–300. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2007.04.004.
- [14] HU R, LIN Q Q, WANG Z H, et al. Phytoplankton composition and distribution in typical reservoirs of Guangdong Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2002, 22(11): 1939–1944. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.11.020.  
胡韧, 林秋奇, 王朝晖, 等. 广东省典型水库浮游植物组成与分布特征 [J]. *生态学报*, 2002, 22(11): 1939–1944. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.11.020.
- [15] HU R, LIN Q Q, DUAN S S, et al. Distribution of chlorophyll-a and phosphorus in subtropical reservoirs, south China [J]. *Ecol Sci*, 2002, 21(4): 310–315. doi: 10.3969/j.issn.1008-8873.2002.04.006.  
胡韧, 林秋奇, 段舜山, 等. 热带亚热带水库浮游植物叶绿素 a 与磷分布的特征 [J]. *生态科学*, 2002, 21(4): 310–315. doi: 10.3969/j.issn.1008-8873.2002.04.006.
- [16] ELSER J J, ACHARYA K, KYLE M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota [J]. *Ecol Lett*, 2003, 6(10): 936–943. doi:

- 10.1046/j.1461-0248.2003.00518.x.
- [17] ZENG D H, CHEN G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2005, 29(6): 1007–1019. doi:10.17521/cjpe.2005.0120.
- 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007–1019. doi: 10.17521/cjpe.2005.0120.
- [18] ZHANG S H, CHANG J J, SUN P S. Phosphorus cycle of algae during its growth and death process: phosphorus uptake and release [J]. *Ecol Environ Sci*, 2013, 22(7): 1250–1254. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2013.07.027.
- 张胜花, 常军军, 孙珮石. 水体藻类磷代谢及藻体磷矿化研究进展 [J]. *生态环境学报*, 2013, 22(7): 1250–1254. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2013.07.027.
- [19] ISTVÁNOVICS V, SHAFIK H M, PRÉŠING M, et al. Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures [J]. *Freshwater Biol*, 2000, 43(2): 257–275. doi: 10.1046/j.1365-2427.2000.00549.x.
- [20] LIN G E, WANG T, LIN Q Q, et al. Spatial pattern and temporal dynamics of limnological variables in Liuxihe Reservoir, Guangdong [J]. *J Lake Sci*, 2009, 21(3): 387–394. doi: 10.3321/j.issn:1003-5427.2009.03.012.
- 林国恩, 望甜, 林秋奇, 等. 广东流溪河水库湖沼学变量的时空动态特征 [J]. *湖泊科学*, 2009, 21(3): 387–394. doi: 10.3321/j.issn:1003-5427.2009.03.012.
- [21] GUILLARD R R L, LORENZEN C J. Yellow-green algae with chlorophyllide C [J]. *J Phycol*, 1972, 8(1): 10–14. doi: 10.1111/j.1529-8817.1972.tb03995.x.
- [22] HONG H S, DAI M H, ZHENG X C. Measurement of alkaline phosphatase activity in seawater substrates and investigation on the role of alkaline phosphatase in the cycling of phosphorus [J]. *Oceanol Limnol Sin*, 1992, 23(4): 415–420.
- 洪华生, 戴民汉, 郑效成. 海水中碱性磷酸酶活力的测定及其在磷的循环中的作用初探 [J]. *海洋与湖沼*, 1992, 23(4): 415–420.
- [23] ZHOU Y Y, FU Y Q. Phosphatases in natural water: Origin, characteristics and ecological significance [J]. *J Lake Sci*, 1999, 11(3): 274–282. doi: 10.18307/1999.0313.
- 周易勇, 付永清. 水体磷酸酶: 来源、特征及其生态学意义 [J]. *湖泊科学*, 1999, 11(3): 274–282. doi: 10.18307/1999.0313.
- [24] NIU H Y, XIAO L J, HAN B P. Data quality analysis of phytoplankton counted with the inverted microscopy-based method [J]. *J Lake Sci*, 2016, 28(1): 141–148. doi: 10.18307/2016.0116.
- 牛海玉, 肖利娟, 韩博平. 采用倒置显微镜法定量浮游植物的数据稳定性 [J]. *湖泊科学*, 2016, 28(1): 141–148. doi: 10.18307/2016.0116.
- [25] HU H J, WEI Y X. The Freshwater Algae of China: Systematics, Taxonomy and Ecology [M]. Beijing: Science Press, 2006: 1–1051.
- 胡鸿钧, 魏印心. 中国淡水藻类——系统、分类及生态 [M]. 北京: 科学出版社, 2006: 1–1051.
- [26] CHEN C, LI S J, HU R, et al. Comparative analysis of four methods for calculating biomass of phytoplankton community [J]. *J Lake Sci*, 2013, 25(6): 927–935. doi: 10.18307/2013.0617.
- 陈纯, 李思嘉, 胡韧, 等. 四种浮游植物生物量计算方法的比较分析 [J]. *湖泊科学*, 2013, 25(6): 927–935. doi: 10.18307/2013.0617.
- [27] LI J P, WU L B, DAI Y K, et al. Effects of different nitrogen-phosphorus ratio on the freshwater phytoplankton growth and the variations of environmental factors [J]. *Ecol Environ*, 2007, 16(2): 342–346. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2007.02.015.
- 李建平, 吴立波, 戴永康, 等. 不同氮磷比对淡水藻类生长的影响及环境因子的变化 [J]. *生态环境*, 2007, 16(2): 342–346. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2007.02.015.
- [28] FENG M W, WU Y H, FENG S X, et al. Effect of different N/P ratios on algal growth [J]. *Ecol Environ*, 2008, 17(5): 1759–1763. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2008.05.007.
- 丰茂武, 吴云海, 冯仕训, 等. 不同氮磷比对藻类生长的影响 [J]. *生态环境*, 2008, 17(5): 1759–1763. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2008.05.007.
- [29] YANG D F, CHEN S T, HU J, et al. Magnitude order of the effect of light, water temperature and nutrients on phytoplankton growth [J]. *Marine Environ Sci*, 2007, 26(3): 201–207. doi: 10.3969/j.issn.1007-6336.2007.03.001.
- 杨东方, 陈生涛, 胡均, 等. 光照、水温和营养盐对浮游植物生长重要影响大小的顺序 [J]. *海洋环境科学*, 2007, 26(3): 201–207. doi: 10.3969/j.issn.1007-6336.2007.03.001.
- [30] KILHAM P, HECKY R E. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 1988, 33(4): 776–795. doi: 10.4319/lo.1988.33.4part2.0776.
- [31] ZHU G W, JIN Y W, REN J, et al. Characteristics of diatom blooms in a reservoir-water supply area and the countermeasures in Taihu Basin, China [J]. *J Lake Sci*, 2016, 28(1): 9–21. doi: 10.18307/2016.0102.
- 朱广伟, 金颖薇, 任杰, 等. 太湖流域水库型水源地硅藻水华发生特征及对策分析 [J]. *湖泊科学*, 2016, 28(1): 9–21. doi: 10.18307/2016.0102.
- [32] JIANG Q M, HOU W, GU J G, et al. Nutritional status and population characteristics of cyanobacteria in small and medium sized reservoirs in Guangzhou, southern China [J]. *Ecol Environ Sci*, 2010, 19(10): 2461–2467. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2010.10.035.
- 江启明, 侯伟, 顾继光, 等. 广州市典型中小型水库营养状态与蓝

- 藻种群特征 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(10): 2461–2467. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2010.10.035.
- [33] DAI J J, PENG L, YU T, et al. The effects of phosphorus and nitrogen on the growth of *Cylindrospermopsis raciborskii* N8 isolated from the Zhenhai Reservoir [J]. Acta Hydrobiol Sin, 2015, 39(3): 533–539. doi: 10.7541/2015.70.
- 戴景峻, 彭亮, 于婷, 等. 镇海水库拟柱胞藻的分离鉴定和氮磷对其生长的影响 [J]. 水生生物学报, 2015, 39(3): 533–539. doi: 10.7541/2015.70.
- [34] ZHOU Q C, XIONG Q, LI L, et al. The physio-ecological characteristics of algae treated with low temperature and light intensity under different light intensity, nitrogen and phosphorus concentrations [J]. J Lake Sci, 2015, 27(6): 1059–1066. doi: 10.18307/2015.0610.
- 周起超, 熊倩, 李林, 等. 经低温、低光处理的藻类在不同光强、氮磷浓度下的生理生态特征 [J]. 湖泊科学, 2015, 27(6): 1059–1066. doi: 10.18307/2015.0610.
- [35] GAO G, GAO X Y, QIN B Q, et al. Experimental study on the  $\text{PO}_4^{3-}$  threshold of the alkaline phosphatase activity in Taihu Lake [J]. J Lake Sci, 2000, 12(4): 353–358. doi: 10.18307/2000.0409.
- 高光, 高锡芸, 秦伯强, 等. 太湖水体中碱性磷酸酶的作用阈值 [J]. 湖泊科学, 2000, 12(4): 353–358. doi: 10.18307/2000.0409.
- [36] STERNER R W, ELSER J J, HESSEN D O. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems [J]. Biogeochem, 1992, 17(1): 49–67. doi: 10.1007/BF00002759.
- [37] BI R, ARNDT C, SOMMER U. Stoichiometric responses of phytoplankton species to the interactive effect of nutrient supply ratios and growth rates [J]. J Phycol, 2012, 48(3): 539–549. doi: 10.1111/j.1529-8817.2012.01163.x.