

光照-温度交互作用及不同氮源对拟柱孢藻生长的影响

阮紫曦, 于婷, 雷腊梅*, 彭亮, 韩博平

(暨南大学生命科学技术学院生态学系, 广州 510632)

摘要: 为探讨不同环境因子对拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)生长的影响, 对从广东省镇海水库分离的2株拟柱孢藻在不同的温度和光照组合, 及不同氮源条件下的生长进行了研究。结果表明, 在3种光强下, 拟柱孢藻 N1 和 N8 藻株的生长随温度的上升而增加, 均在 28℃ 高光强下达到最大比生长速率, 而 N8 藻株对低温的适应能力要高于 N1 藻株。拟柱孢藻 N1 和 N8 在各硝态氮浓度下均能正常生长, 但仅能在中低浓度的铵态氮和尿素氮中生长, 高浓度(128~247 mg L⁻¹)的铵态氮和尿素氮会显著抑制藻细胞生长; 在3种氮源下, N1 藻株的比生长速率均显著大于 N8 藻株, 这说明 N1 藻株对不同氮源的利用能力要高于 N8 藻株。因此, 广东省的拟柱孢藻具株系多样性, 喜好高温, 适应较宽的光照范围, 并可利用多种氮源用于生长, 这可能是该地区拟柱孢藻水华频发的原因。

关键词: 拟柱孢藻; 温度; 光照; 氮源; 比生长速率

doi: 10.11926/jtsb.3788

Effects of Temperature-irradiance Interactions and Three Nitrogen Sources on Growth of *Cylindrospermopsis raciborskii*

RUAN Zi-xi, YU Ting, LEI La-mei*, PENG Liang, HAN Bo-ping

(Department of Ecology, Jinan University, Guangzhou 510632, China)

Abstract: In order to evaluate the effects of critical environmental factors on growth of *Cylindrospermopsis raciborskii*, the growth of two strains isolated from Zhenhai Reservoir in Guangdong Province was studied under combining temperature from 12°C to 32°C and irradiance (from 30 to 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and three nitrogen sources (nitrate-N, ammonium-N and urea-N). The result showed that the growth of N1 and N8 strains of *C. raciborskii* increased with temperature under three light conditions and their growth rate was the biggest at 28°C with high irradiance. *Cylindrospermopsis raciborskii* N1 strain was not able to grow at both 12°C and 16°C, while N8 strain only could not be at 12°C. These suggested that the strain N8 had higher tolerance to low temperature than N1. The strains N1 and N8 grew well under nitrate-N (2~247 mg L⁻¹), but only at a low level of ammonium-N and urea-N. Moreover, the growth of both strains completely inhibited under high ammonium-N and urea-N (128~247 mg L⁻¹). The specific growth rates of N1 strain under three nitrogen sources were always higher than those of N8 strain, which indicated that the capability for strain N1 to utilize nitrogen was stronger than strain N8. In conclusion, *Cylindrospermopsis raciborskii* isolated from Guangdong Province has high strain diversity and adapt to high temperatures and a wide range of light intensities, and is able to use multisource of

收稿日期: 2017-07-06

接受日期: 2017-09-29

基金项目: 广东省水利科技创新项目(2016-29); 广东省科技计划项目(2013B091300015)资助

This work was supported by the Program for Water Resource Science and Technology Innovation in Guangdong (Grant No. 2016-29), and the Program for Science and Technology in Guangdong (Grant No. 2013B091300015).

作者简介: 阮紫曦(1992~), 女, 硕士研究生。E-mail: ruan-zi-xi@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: tleilam@jnu.edu.cn

nitrogen. This may be the reason for frequent occurrence of *C. raciborskii* in the studied region.

Key words: *Cylindrospermopsis raciborskii*; Temperature; Light intensity; Nitrogen source; Specific growth rate

全球气候变暖和水体富营养化不但显著增加有害蓝藻水华的发生规模和频率,还会导致新的蓝藻水华类型的出现,拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)是近 20 年来备受全球关注的新型水华蓝藻种类^[1]。拟柱孢藻可产生包括拟柱孢藻毒素(cylindrospermopsin, CYN)在内的多种蓝藻毒素, CYN 可抑制细胞蛋白合成,损伤 DNA,是一种较强的致癌剂,严重危害人类健康^[2]。拟柱孢藻属于热带亚热带特征性种类,目前已在全球的湖泊、水库、河流等各种水体广泛分布,这种向温带地区的入侵行为使拟柱孢藻的生理生态策略成为研究热点^[3]。

拟柱孢藻能在全球扩张与其对温度、光照和营养等环境适应性特点有关。拟柱孢藻能耐受低温低光环境,同时具有范围较宽的温度和光强适应性,使其具有最重要生态优势,从而有利于该藻成功入侵至温带水体^[3-4]。拟柱孢藻在氮利用上被认为是广幅性种类,它既可自行固氮,也可以利用包括溶解的无机氮(即铵态氮、硝酸盐)和有机氮(尿素)在内的多种氮源^[5-6],灵活的氮利用策略也被认为是该藻广泛扩张的生理基础。在自然水体中,光强、温度和营养等环境因子同时作用,它们对浮游植物生长的影响通常存在相互作用^[7]。目前已有不少关于单个环境因子下拟柱孢藻的生长试验,而有关温度和光照的联合作用对拟柱孢藻生长影响的研究还比较少^[8-10],对了解多因子作用下的拟柱孢藻生长还缺少基础数据。

近年来,我国的广东、云南、湖北、福建及台湾等多个省份均发现拟柱孢藻^[11-13],在南亚热带地区的广东省,拟柱孢藻更是水库的常见种类,在三坑、百花林、显岗、塘坑边、镇海等多个水库爆发成水华^[14-15]。针对这种现状,本研究以分离自广东省镇海水库的 2 株拟柱孢藻为研究对象,观察温度和光照对它们生长的复合影响,比较拟柱孢藻在不同氮源下的生长差异,探讨光照、温度和营养盐等环境因子在当前我国拟柱孢藻优势形成中的作用。

1 材料和方法

1.1 藻株来源和培养

拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*) N1 和 N8 藻株均分离自广东省镇海水库,2 藻株藻丝

均呈直线形,但 N1 藻株丝体平均长度较 N8 短。藻种保存及试验中采用的培养基均为 BG11,藻株置于 28℃ 恒温光照培养箱中培养,光照强度为 35 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,光暗周期为 12 h : 12 h。

1.2 光照和温度的影响

分别取适量生长良好的拟柱孢藻 N1 和 N8 藻液,在显微镜下计数,计算藻细胞浓度。用 BG11 培养基将藻液稀释到浓度约为 10^5 cells mL^{-1} ,随后将 30 mL 稀释藻液转移至 50 mL 培养管中,置于三温区光照培养箱中培养。温度光照组合试验采用 6 个温度(12℃、16℃、20℃、24℃、28℃和 32℃)和 3 个光照强度(LL: 30 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, ML: 60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 HL: 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),共计 18 个处理。每个处理设置 3 个平行,光照周期为 12 h : 12 h。每天定时手动摇晃 2~3 次。

1.3 氮源的影响

根据单因子生长,在适宜生长的温度(28℃)和光照(35 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)下,分别以 NaNO_3 、 NH_4Cl 、 $\text{CH}_4\text{N}_2\text{O}$ (尿素)作为氮源,以 BG11 培养基为基础,其他成分和浓度保持不变,每种氮源均设置 5 个梯度(2、8、32、128 和 247 mg L^{-1}),调节 pH 至 8.0,灭菌待用。取一定体积生长良好的拟柱孢藻 N1 和 N8 藻液在 1400 \times g 下离心 15 min,弃去上清液,用 15 mg L^{-1} 的碳酸氢钠溶液洗涤后再次离心,该步骤重复 3 次,然后将藻细胞置于无菌水中饥饿培养 2 d,取相同体积藻液转移至装有约 30 mL 不同氮浓度培养基的培养管中。每个处理设置 3 个平行,每天定时手动摇晃 2~3 次。

1.4 拟柱孢藻生长曲线的测定

每天定时对培养管进行遮光处理 20 min 后,用 TD-700 Fluorometre 叶绿素荧光仪测定藻液的叶绿素 a 浓度(Chl a),以此表示拟柱孢藻的生长。当每组试验每天的平均增长值低于 5%时,认为该组试验已达到最大现存量,即可停止测定。

比生长速率(μ)指在某一段时间间隔内藻类的生长速率。根据公式^[16]计算: $\mu = (\ln x_2 - \ln x_1) / (t_2 - t_1)$, 式中, x_1 为 t_1 时的生物量, x_2 为 t_2 时的生物量,其

中, 生物量以叶绿素 a 浓度表示。

1.5 数据分析

利用三因素方差分析(Three-Way ANOVA)温度和光照(包含交互作用)对两个株系(N1 和 N8)比生长速率的影响; 利用单因素方差分析(One-Way ANOVA)氮源形态(硝态氮、铵态氮和有机氮)和氮源浓度对两个株系比生长速率的影响。方差分析(ANOVA)中, 以 $P < 0.05$ 表示差异显著。所有统计

分析和图形绘制在 Excel 2010 和 SPSS 22.0 中完成。

2 结果和分析

2.1 不同温度与光照组合对拟柱孢藻生长的影响

从拟柱孢藻 N1 和 N8 藻株的生长曲线来看(图 1), 温度的上升显著促进 2 藻株的生长, 两者在 20℃ 以上较高温度下均显示良好的生长趋势。从比生长速率来看(图 2), 同一温度下 2 藻株在 ML 和 HL

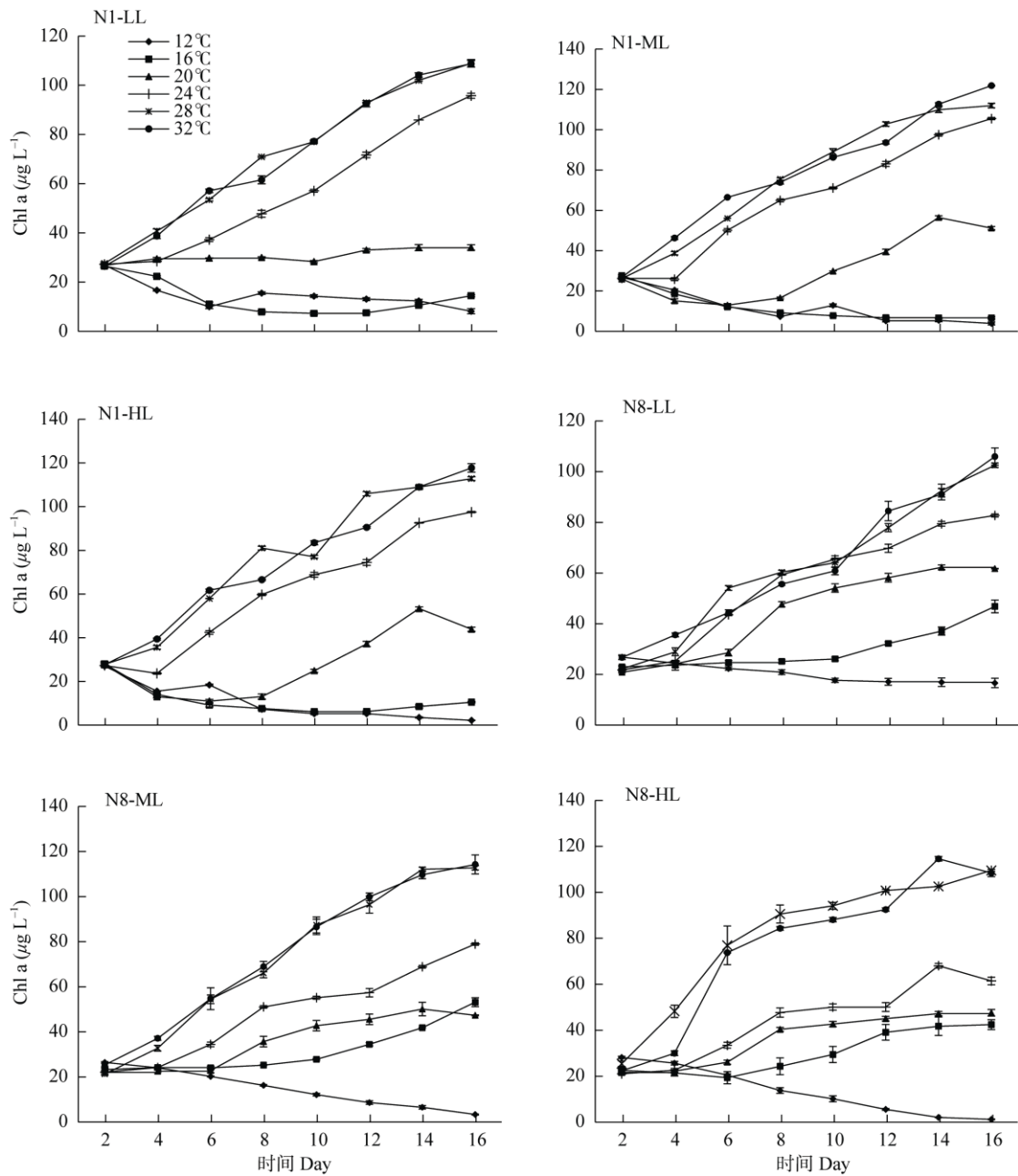


图 1 不同温度与光照组合下拟柱孢藻 N1 和 N8 藻株的生长曲线

Fig. 1 Growth curves of *Cylindrospermopsis raciborskii* N1 and N8 strains under combining temperatures and light intensities

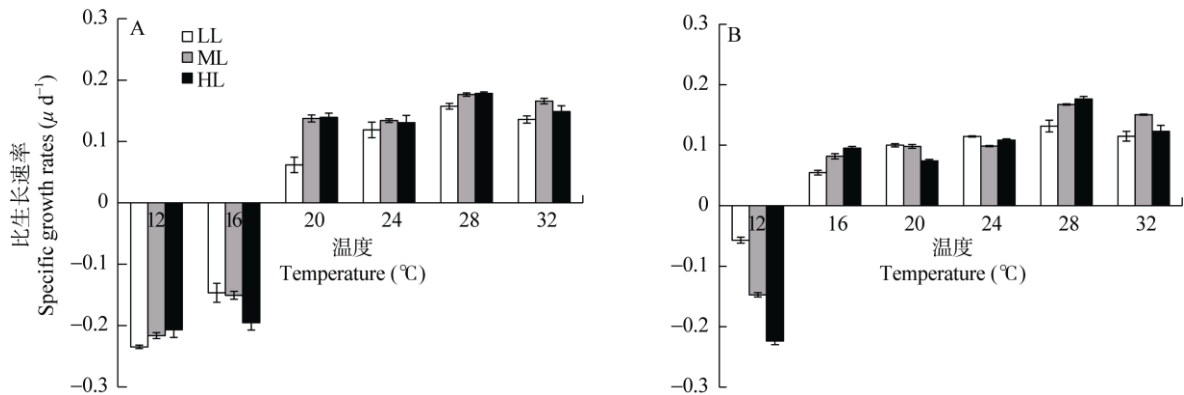


图 2 不同温度与光照组合下拟柱孢藻 N1 (A) 和 N8 (B) 藻株的比生长速率

Fig. 2 Specific growth rates of *Cylandrospermopsis raciborskii* N1 (A) and N8 (B) strains under combining temperatures and light intensities

下的生长要优于 LL, 这种高光强下的生长优势在较低温度时更为明显。这说明光强与温度对拟柱孢藻的生长呈一定的协同效应。N1 和 N8 藻株均在 28°C HL 下达到最大比生长速率, 分别为 0.178 3 和 0.176 3 μd^{-1} 。统计分析表明, 同一温度 3 种光强下 N1 和 N8 藻株的比生长速率存在显著差异 ($P < 0.05$), 这说明 2 藻株对光强的适应能力存在差异, 且在 30~120 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 光强条件下 N8 藻株对光照的适应能力强于 N1 藻株。

2 藻株对温度的适应性也存在显著差异 ($P < 0.05$), 这种差异在低温时更为明显: N1 藻株在 12°C 和 16°C 下基本不能生长, 20°C 可在 ML 和 HL 下较好生长; N8 藻株仅在 12°C 下不能生长, 16°C 下虽然停滞期较长, 但叶绿素 a 浓度自第 6 天即开始缓慢上升, 因此 N8 藻株对低温的适应能力要高于 N1 藻株。

通过三因素方差分析, 温度和光照对 2 藻株的生长存在显著的交互作用 ($P < 0.05$), 且在株系之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。在本研究中, 光照对比生长速率的影响强度与温度有关, 比生长速率对温度的响应取决于光照, 且温度与光照之间的交互作用对 N1 藻株的影响显著高于 N8 藻株。

2.2 不同氮源及浓度对拟柱孢藻生长的影响

拟柱孢藻 N1 和 N8 藻株在 2~247 $mg L^{-1}$ 硝态氮培养下均能正常生长, 且具有相似的生长趋势, 同一藻株在不同硝态氮浓度下的比生长速率不存在显著差异 ($P > 0.05$)。叶绿素 a 浓度 (Chl a) 从第 2 天即开始迅速增加, 但 N1 藻株可维持 10 d 左右的快速增长, N8 藻株仅为 5 d (图 3: N1-A, N8-A)。

N1 和 N8 藻株的比生长速率均在 8 $mg L^{-1}$ 硝态氮下达到最大值, 分别为 0.146 1 和 0.113 7 μd^{-1} (图 4)。

拟柱孢藻 N1 和 N8 藻株在不同铵态氮浓度下的生长存在显著差异, N1 藻株在铵态氮浓度为 2~247 $mg L^{-1}$ 下均能生长, 但在 247 $mg L^{-1}$ 铵态氮培养下的生长期较短, 叶绿素 a 浓度从第 8 天即开始下降; 而 N8 藻株能正常生长的铵态氮浓度为 2~32 $mg L^{-1}$, 在相对较高的铵态氮浓度下 (128 和 247 $mg L^{-1}$), 叶绿素 a 浓度 (Chl a) 从第 4 天出现迅速下降, 藻细胞基本不能生长 (图 3: N1-B, N8-B)。2 藻株的最大比生长速率都出现在 8 $mg L^{-1}$ 铵态氮浓度处理组中, 分别为 0.165 1 和 0.102 7 μd^{-1} (图 4)。

拟柱孢藻在不同尿素氮浓度下的生长存在显著差异, 2 藻株在高浓度尿素氮 (128 和 247 $mg L^{-1}$) 中基本不能生长, 在中低浓度 (2~32 $mg L^{-1}$) 处理组中则可较好的生长 (图 3, 4)。N1 藻株在 2 $mg L^{-1}$ 尿素氮中的生长要优于 32 $mg L^{-1}$ (图 3: N1-C), N8 藻株则在 2 和 32 $mg L^{-1}$ 尿素氮下的生长趋势基本一致 (图 3: N8-C), 2 藻株的最佳生长均出现在 8 $mg L^{-1}$ 处理组中, 此时的比生长速率最大, 分别为 0.162 5 和 0.103 8 μd^{-1} (图 4), 显著高于其他尿素氮浓度处理 ($P < 0.05$)。

在 3 种氮源条件下, N1 藻株的比生长速率均显著大于 N8 藻株 ($P < 0.05$), 这说明 N1 藻株对不同氮源的利用能力和耐受性要高于 N8 藻株。

3 讨论

在我们前期的单因子试验中, N8 藻株在 28°C 出现最大比生长速率^[17-18], 本试验结果也表明, N1

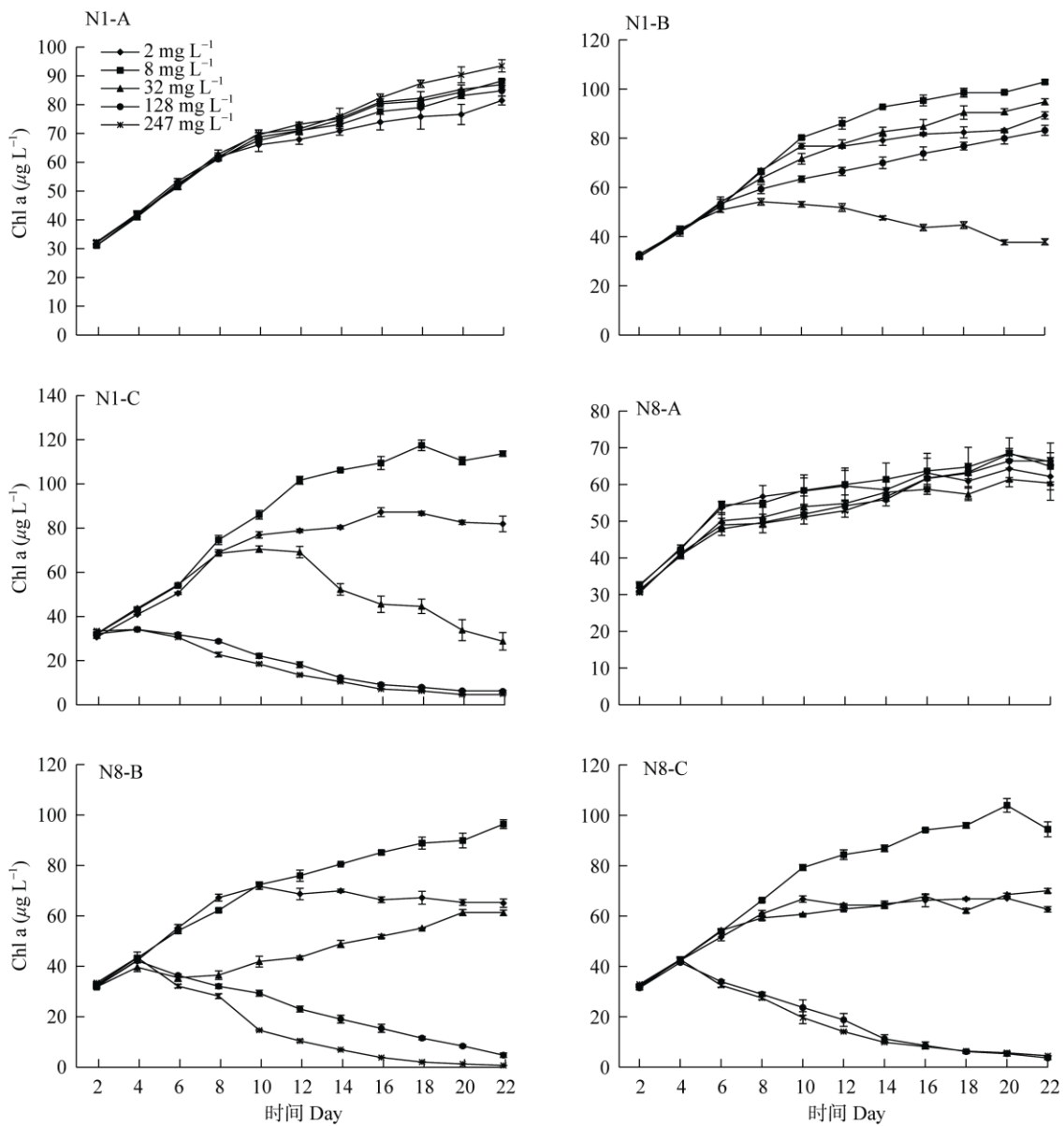


图 3 拟柱孢藻 N1 和 N8 藻株在硝态氮(A)、铵态氮(B)和尿素氮(C)下的生长曲线

Fig. 3 Growth curves of *Cylindrospermopsis raciborskii* N1 and N8 strains under nitrate-N (A), ammonium-N (B) and urea-N (C)

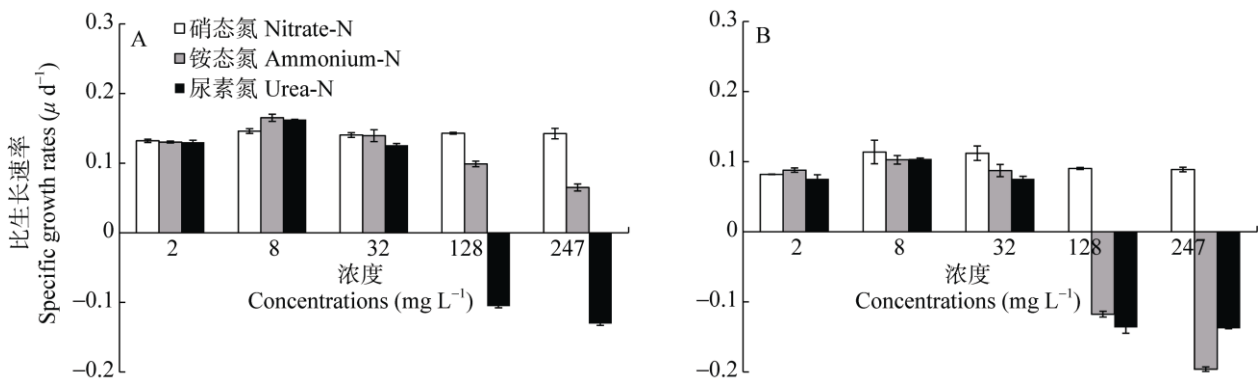


图 4 拟柱孢藻 N1 (A)和 N8 (B)在硝态氮、铵态氮和尿素氮下的比生长速率

Fig. 4 Specific growth rates of *Cylindrospermopsis raciborskii* N1 (A) and N8 (B) strains under nitrate-N, ammonium-N and urea-N

和 N8 藻株均在 28℃ 生长最佳。有研究表明, 拟柱孢藻正常生长的低温范围为 15℃~22℃, 最适温度为 29℃~31℃^[16]。本研究结果表明, 拟柱孢藻 N1 和 N8 藻株在 28℃~32℃ 高温下表现出良好的生长趋势, 低温生长的范围为 16℃~20℃, 与前人的研究结论基本一致。在温度适宜的条件下, N1 和 N8 藻株在本试验设置的光强下均能良好生长, 这表明拟柱孢藻可生长在不同光强的水体环境中, 能够适应高光强, 对低光强也具有一定耐受能力^[8,19]。

Bonilla 等^[9]、Bittencourt-Oliveira 等^[10]及 Xiao 等^[19]均报道, 温度和光照的同时上升协同作用于拟柱孢藻, 使其在高光高温下的生长显著增加, 本研究结果与他们类似。最近 Kovács 等^[8]采用匈牙利水体分离的拟柱孢藻 ACT9502 进行了 12℃~39℃ 等 10 个温度和 10~390 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 等 6 组光强下的多个组合试验, 结果表明拟柱孢藻在 12℃~24℃ 和 33℃~36℃ 会受到不同程度的光抑制, 27℃~30℃ 时光抑制现象则基本消失。这种光抑制现象在本研究、Bonilla 等^[9]和 Bittencourt-Oliveira 等^[10]的研究中均未出现, 这可能是光强设置范围较窄所致, 如 Bittencourt-Oliveira 等^[10]仅设置了 30 和 90 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 本研究也仅设置了 3 个光照梯度; 也有可能是株系差异所致, Xiao 等^[20]报道直线型与卷曲型拟柱孢藻获得最佳生长所需的光照温度存在差异, 在 Kovács 等^[8]的研究中, ACT9502 藻株在 15℃ 的最佳生长是在 30 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光强下, 大于此光强其生长即显著受到抑制, 而本研究中 N8 藻株在 16℃ 的生长随着光强的增加而增加。大量研究表明, 温度和光照是影响拟柱孢藻生长和扩散的最重要的两个因素^[8-10,21]。本试验中, 温度与光照对 2 株藻存在着显著的交互作用, 拟柱孢藻的比生长率同时受到温度和光照的影响, 这可能与在亚热带环境下温度与光照两个环境条件有着密切的相互联系有关^[15]。

拟柱孢藻具有较高的株系多样性^[17], 即使来自于同一水体的藻株对水深、光强、营养乃至有机物等环境因子的偏好都不一样^[22]。从南台湾同一池塘中分离到的拟柱孢藻在比生长速率和厚壁孢子形成特性上存在显著差异^[23]。Willis 等^[24]从澳洲 Wivenhoe 湖的单一水样中分离到 24 株拟柱孢藻, 这些藻株在生长速率、毒素含量和形态上均表现出不同。镇海水库中拟柱孢藻优势度常年达到 92% 以上^[15], 本研究中采用的 N1 和 N8 分离自该水库的同一个样品, 但两者不仅在形态上存在一定差异,

它们对温度、光照的适应性和营养盐的利用上也差别明显: N1 藻株对不同氮源的利用能力要高于 N8 藻株, 但其对低温的适应能力则比 N8 差, 且温度和光照的交互作用对 N1 藻株比生长率的影响要高于 N8 藻株。这样的差异反映了拟柱孢藻具不同的生态型, 对环境变化的适应性高^[23,25], 因此我们推测镇海水库拟柱孢藻的株系多样性对其优势的形成有促进作用。

氮是限制浮游植物初级生产力和生物量的首要营养因素, 而拟柱孢藻被认为具有灵活的氮利用策略, 有利于其在与其他藻类的竞争中获得优势^[3,6]。Burford 等^[5]认为拟柱孢藻优先利用铵态氮, 其次是硝态氮, 但 Kenesi 等^[26]和 Stucken 等^[28]的结果表明拟柱孢藻在铵态氮、硝态氮或尿素氮下的生长不存在显著差异。而 Ammar 等^[27]则认为拟柱孢藻更偏好硝态氮, 其在硝态氮中比生长速率显著高于铵态氮。本研究结果与之类似, 即拟柱孢藻对硝态氮的适应能力最强, 2 藻株在 2~247 mg L^{-1} 硝态氮培养条件下均能正常生长, 而高浓度的铵态氮和尿素氮则显著抑制拟柱孢藻的生长。Spröber 等^[28]也报道当铵态氮浓度达到 4 500 $\mu\text{g L}^{-1}$ 时, 拟柱孢藻会出现中毒现象, 不能正常生长。由此可见, 在合适的浓度范围内, 广东省的拟柱孢藻可利用包括硝态氮、铵态氮和尿素氮在内的多种氮源用于生长, 这样的营养利用策略可能是该地区拟柱孢藻水华形成的诱因之一。

参考文献

- [1] O'NEIL J M, DAVIS T W, BURFORD M A, et al. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change [J]. *Harmful Algae*, 2012, 14: 313–334. doi: 10.1016/j.hal.2011.10.027.
- [2] MOREIRA C, AZEVEDO J, ANTUNES A, et al. *Cylindrospermopsis*: occurrence, methods of detection and toxicology [J]. *J Appl Microbiol*, 2013, 114(3): 605–620. doi: 10.1111/jam.12048.
- [3] BURFORD M A, BEARDALL J, WILLIS A, et al. Understanding the winning strategies used by the bloom-forming cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* [J]. *Harmful Algae*, 2016, 54: 44–53.
- [4] BRIAND J F, LÉBOULANGER C, HUMBERT J F, et al. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: Selection, wide physiological tolerance, or global warming? [J]. *J Phycol*, 2004, 40(2): 231–238. doi: 10.1111/j.1529-8817.2004.03118.x.

- [5] BURFORD M A, MCNEALE K L, MCKENZIE-SMITH F J. The role of nitrogen in promoting the toxic cyanophyte *Cylindrospermopsis raciborskii* in a subtropical water reservoir [J]. *Freshw Biol*, 2006, 51(11): 2143–2153. doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01630.x.
- [6] MOISANDER P H, CHESHIRE L A, BRADDY J, et al. Facultative diazotrophy increases *Cylindrospermopsis raciborskii* competitiveness under fluctuating nitrogen availability [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2012, 79(3): 800–811. doi: 10.1111/j.1574-6941.2011.01264.x.
- [7] KEHOE M, O'BRIEN K R, GRINHAM A, et al. Primary production of lake phytoplankton, dominated by the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*, in response to irradiance and temperature [J]. *Inland Waters*, 2015, 5(2): 93–100.
- [8] KOVÁCS A W, PRÉSING M, VÖRÖS L. Thermal-dependent growth characteristics for *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanoprokaryota) at different light availabilities: Methodological considerations [J]. *Aquat Ecol*, 2016, 50(4): 623–638. doi: 10.1007/s1045.
- [9] BONILLA S, GONZÁLEZ-PIANA M, SOARES M C S, et al. The success of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in freshwaters is enhanced by the combined effects of light intensity and temperature [J]. *J Limnol*, 2016, 75(3): 606–617. doi: 10.4081/jlimnol.2016.1479.
- [10] BITTENCOURT-OLIVEIRA M C, BUCH B, HEREMAN T C, et al. Effects of light intensity and temperature on *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) with straight and coiled trichomes: Growth rate and morphology [J]. *Braz J Biol*, 2012, 72(2): 343–351. doi: 10.1590/S1519-69842012000200016.
- [11] WU Z X, SHI J Q, XIAO P, et al. Phylogenetic analysis of two cyanobacterial genera *Cylindrospermopsis* and *Raphidiopsis* based on multi-gene sequences [J]. *Harmful Algae*, 2011, 10(5): 419–425. doi: 10.1016/j.hal.2010.05.001.
- [12] YAMAMOTO Y, SHIAH F K. Factors related to the dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (cyanobacteria) in a shallow pond in northern Taiwan [J]. *J Phycol*, 2012, 48(4): 984–991. doi: 10.1111/j.1529-8817.2012.01184.x.
- [13] YANG Y M, JIANG Y G, LI X C, et al. Variations of growth and toxin yield in *Cylindrospermopsis raciborskii* under different phosphorus concentrations [J]. *Toxins*, 2017, 9(1): 13. doi: 10.3390/toxins9010013.
- [14] LEI L M, PENG L, HUANG X H, et al. Occurrence and dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* and dissolved cylindrospermopsin in urban reservoirs used for drinking water supply, South China [J]. *Environ Monit Assess*, 2014, 186(5): 3079–3090. doi: 10.1007/s10661-013-3602-8.
- [15] ZHAO L, LEI L M, PENG L, et al. Seasonal dynamic and driving factors of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Zhenhai Reservoir, Guangdong Province [J]. *J Lake Sci*, 2017, 29(1): 193–199. doi: 10.18307/2017.0121.
- 赵莉, 雷腊梅, 彭亮, 等. 广东省镇海水库拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)的季节动态及驱动因子分析 [J]. *湖泊科学*, 2017, 29(1): 193–199. doi: 10.18307/2017.0121.
- [16] CHONUDOMKUL D, YONGMANITTHAI W, THEERAGOOL G, et al. Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2004, 48(3): 345–355. doi: 10.1016/j.femsec.2004.02.014.
- [17] YU T, DAI J J, LEI L M, et al. Effects of temperature, irradiance and nitrate on the growth of *Cylindrospermopsis raciborskii* N8 [J]. *J Lake Sci*, 2014, 26(3): 441–446. doi: 10.18307/2014.0315.
- 于婷, 戴景峻, 雷腊梅, 等. 温度、光照强度及硝酸盐对拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii* N8)生长的影响 [J]. *湖泊科学*, 2014, 26(3): 441–446. doi: 10.18307/2014.0315.
- [18] YU T. Effects of temperature, light and nitrogen on the growth and trichome morphology of *Cylindrospermopsis raciborskii* [D]. Guangzhou: Jinan University, 2014.
- 于婷. 温度、光照及氮源对拟柱孢藻生长和藻丝形态的影响 [D]. 广州: 暨南大学, 2014.
- [19] FABBRO L D, DUIVENVOORDEN L J. Profile of a bloom of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju in the Fitzroy River in tropical central Queensland [J]. *Mar Freshw Res*, 1996, 47(5): 685–694. doi: 10.1071/MF9960685.
- [20] XIAO M, WILLIS A, BURFORD M A. Differences in cyanobacterial strain responses to light and temperature reflect species plasticity [J]. *Harmful Algae*, 2017, 62: 84–93. doi: 10.1016/j.hal.2016.12.008.
- [21] WIEDNER C, RÜCKER J, BRÜGGEMANN R, et al. Climate change affects timing and size of populations of an invasive cyanobacterium in temperate regions [J]. *Oecologia*, 2007, 152(3): 473–484. doi: 10.1007/s00442-007-0683-5.
- [22] PICCINI C, AUBRIOT L, FABRE A, et al. Genetic and ecophysiological differences of South American *Cylindrospermopsis raciborskii* isolates support the hypothesis of multiple ecotypes [J]. *Harmful Algae*, 2011, 10(6): 644–653. doi: 10.1016/j.hal.2011.04.016.

- [23] YAMAMOTO Y, SHIAH F K. Growth, trichome size and akinete production of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) under different temperatures: Comparison of two strains isolated from the same pond [J]. *Phycol Res*, 2014, 62(2): 147–152. doi: 10.1111/pre.12040.
- [24] WILLIS A, CHUANG A W, WOODHOUSE J N, et al. Intraspecific variation in growth, morphology and toxin quotas for the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* [J]. *Toxicon*, 2016, 119: 307–310. doi: 10.1016/j.toxicon.2016.07.005.
- [25] WILLIS A, ADAMS M P, CHUANG A W, et al. Constitutive toxin production under various nitrogen and phosphorus regimes of three ecotypes of *Cylindrospermopsis raciborskii* [(Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju] [J]. *Harmful Algae*, 2015, 47: 27–34. doi: 10.1016/j.hal.2015.05.011.
- [26] KENESI G, SHAFIK H M, KOVÁCS A W, et al. Effect of nitrogen forms on growth, cell composition and N₂ fixation of *Cylindrospermopsis raciborskii* in phosphorus-limited chemostat cultures [J]. *Hydrobiologia*, 2009, 623(1): 191–202. doi: 10.1007/s10750-008-9657-9.
- [27] STUCKEN K, JOHN U, CEMBELLA A, et al. Impact of nitrogen sources on gene expression and toxin production in the diazotroph *Cylindrospermopsis raciborskii* CS-505 and non-diazotroph *Raphidiopsis brookii* D9 [J]. *Toxins*, 2014, 6(6): 1896–1915. doi: 10.3390/toxins6061896.
- [28] SPRÓBER P, SHAFIK H M, PRÉSING M, et al. Nitrogen uptake and fixation in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* under different nitrogen conditions [J]. *Hydrobiologia*, 2003, 506(1/2/3): 169–174. doi: 10.1023/B:HYDR.0000008617.90245.5f.