

DOI:10.3880/j.issn.1004-6933.2021.03.020

不同光照下梅尼小环藻对昼夜温差变化的生理响应

谭清乾^{1,2}, 王沛芳^{1,2}, 王 洵^{1,2}, 马晶洁^{1,2}, 胡 斌^{1,2}

(1. 河海大学环境学院, 江苏 南京 210098;

2. 河海大学浅水湖泊综合治理与资源开发教育部重点实验室, 江苏 南京 210098)

摘要:为探讨硅藻在不同环境中对昼夜温差变化的响应机制,以梅尼小环藻为代表,研究了在高光照与低光照两种条件下,3种不同昼夜温差对梅尼小环藻生物量、光合活性、营养盐吸收利用的影响。试验结果表明:在5~10℃范围内,昼夜温差的减小能促进梅尼小环藻细胞密度与叶绿素a的增长,使其比生长速率增加;在高光照下,各组梅尼小环藻的最大量子产量(F_v/F_m)差异显著,降幅范围为36.3%~65.2% ($P < 0.05$),而低光照下各组 F_v/F_m 的组间差异不显著 ($P > 0.05$);此外,随着温差减小,培养基中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的净减小值越大;不同处理组梅尼小环藻对硅的亲合力也表现出差异:高光照下,5℃温差组的硅亲合力最高,其半饱和常数(K_m)为1.755 ng/L,而低光照下,恒温组的亲合力最高,其 K_m 为4.673 ng/L;不同光照条件下,梅尼小环藻的生理习性对昼夜温差的响应不同,但总体上一一定范围内昼夜温差减小有利于梅尼小环藻的生长繁殖。

关键词:硅藻;梅尼小环藻;昼夜温差;光照强度;生物量;光合活性;营养盐吸收

中图分类号:X171 **文献标志码:**A **文章编号:**1004-6933(2021)03-0127-09

Physiological response of *Cyclotella meneghiniana* to diurnal temperature difference under different light conditions

// TAN Qingqian^{1,2}, WANG Peifang^{1,2}, WANG Xun^{1,2}, MA Jingjie^{1,2}, HU Bin^{1,2} (1. College of Environment, Hohai University, Nanjing 210098, China; 2. Key Laboratory of Integrated Regulation and Resource Development on Shallow Lakes, Ministry of Education, Hohai University, Nanjing 210098, China)

Abstract: To explore the response mechanism of diatom to diurnal temperature difference in different environments, *Cyclotella meneghiniana* was selected to investigate the effects of diurnal temperature difference on its biomass, photosynthetic activity, and nutrient absorption under high and low light conditions. The results showed that in the range of 5℃ to 10℃, the decrease of diurnal temperature difference can promote the growth of cell density and chlorophyll a and make the specific growth rate increasing. Under high light condition, the maximum quantum yield (F_v/F_m) was significantly different ($P < 0.05$) between groups, and the decrease ranged from 36.3% to 65.2%. But under low light condition, there was no significant difference in F_v/F_m ($P > 0.05$) between groups. In addition, with the decrease of diurnal temperature difference, the net decrease of $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ concentration in the culture medium increased. The affinity of *Cyclotella meneghiniana* to silicon varied in different groups. Under high light condition, the affinity of group with 5℃ diurnal temperature difference was the highest, and the half saturation constant (K_m) was 1.755 ng/L. However, under low light condition, the affinity of group with constant temperature was the highest, and the K_m was 4.673 ng/L. Under different light conditions, the response of physiological habits of *Cyclotella meneghiniana* to diurnal temperature difference is different. But in general, the decrease of diurnal temperature difference in a certain range is conducive to the growth and reproduction of *Cyclotella meneghiniana*.

Key words: diatom; *Cyclotella meneghiniana*; diurnal temperature difference; light intensity; biomass; photosynthetic activity; nutrient absorption

基金项目:国家创新研究群体科学基金(51421006);国家重点研发计划(2016YFC0502200);国家自然科学基金(91647206)

作者简介:谭清乾(1996—),男,硕士研究生,研究方向为水生生态系统修复。E-mail: 835574777@qq.com

通信作者:王沛芳(1973—),女,教授,博士,主要从事水环境保护与生态修复研究。E-mail: pfwang2005@hhu.edu.cn

联合国政府间气候变化专门委员会 (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) 第五次气候变化评估报告显示,全球变暖已是不争的事实,报告同时还指出北半球大部分地区都出现不同程度的不对称增温,导致昼夜温差不断缩小^[1-2]。这对各类生态系统产生了诸多不利影响^[3-4],许多陆地、淡水和海洋物种的分布范围、季节性活动及物种间的相互作用已经发生改变。有效减少全球气候变化带来的负面影响,一方面要积极采取应对措施,另一方面也需要了解生态系统响应气候变化的机制。

研究发现气候变暖会引发藻类水华的暴发^[5],从而影响水源供应、危害人类健康、降低生物多样性并严重破坏生态平衡^[6]。如何预测、控制水华的暴发,对保护我国水资源具有重要意义。目前多数研究都用平均温度的升高来衡量气候变暖对藻类的影响^[7-10],昼夜温差的变化容易被研究者忽视。藻类许多生理活动存在明显的昼夜节律^[11-12],有研究指出夜温升高能促进藻类生物量与油脂含量的增长^[13-14],这表明昼夜温差减小可能会促进藻类繁殖,破坏水生态系统的稳定性。大量研究证实温度与光照对藻类的影响存在耦合机制^[15-17],Han 等^[18]发现低光环境中分离的藻类能抵抗夜温变化所带来的影响。因此在不同光照条件下,藻类对昼夜温差变化的响应可能存在差异。目前关于昼夜温差对藻类生长影响机制的探索不够,一方面研究多集中在藻类生物量、脂肪含量的变化,对光合作用、营养盐利用等生理特征的研究较少;另一方面,在考虑昼夜温差的影响时,忽略了其他环境因子的协同作用,从而降低研究的精准性。

硅藻是浮游植物的重要组成部分,梅尼小环藻作为最常见的硅藻水华优势种之一^[19],在各种生境中均有分布,具有一定的代表性。硅藻对低温具有极强耐受性,在许多寒冷地区能正常生存^[20]。为研究昼夜温差减小、夜晚温度不断升高对硅藻的影响以及对硅藻水华的暴发是否有促进作用,本文通过昼夜温差和光照强度双因子交互试验,以硅藻水华优势种——梅尼小环藻为代表,探讨不同光照强度下,昼夜温差对其生物量、光合活性、磷酸盐 ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$) 的吸收利用及硅的快速吸收的影响,以期理解昼夜温差变化对硅藻生长特性的影响机制提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用藻种为梅尼小环藻 (*Cyclotella*

meneghiniana 1638, FACHB),购自中国科学院水生生物研究所淡水藻种库 (Freshwater Algae Culture Collection at the Institute of Hydrobiology, FACHB)。梅尼小环藻培养基选用 CSI 培养基,初始 $\text{N}(\text{NO}_3^-\text{-N})$ 、 $\text{P}(\text{PO}_4^{3-}\text{-P})$ 质量浓度分别为 30.8 mg/L、2.5 mg/L。在 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,光照强度为 $15 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光暗周期 12 h: 12 h 的条件下,扩大培养至对数期用于正式试验。试验中所用玻璃仪器和培养基储备液均经过 121°C 高压灭菌 30 min。

1.2 试验设计

正式试验在步入式恒温恒湿实验室 (MHPW-020-TSW) 内开展。为模拟不同环境的光照条件,参考我国部分地区太阳辐射监测数值,将正式试验光照强度设置为高光照 ($1500 \text{ W}/\text{m}^2$, 记为 G) 和低光照 ($1000 \text{ W}/\text{m}^2$, 记为 P)^[21-22],光暗周期均为 14 h: 10 h,结合硅藻水华多发地汉江 4 月间的天气数据^[23-24]与中国昼夜温差的平均下降速度,并参考陈星星等^[25]对昼夜温差试验的设置方法,在高、低光照强度下将昼夜温度设置 3 组: $25^\circ\text{C}/15^\circ\text{C}$ 、 $25^\circ\text{C}/20^\circ\text{C}$ 、 $25^\circ\text{C}/25^\circ\text{C}$,分别记为 G1、G2、G3、P1、P2、P3,每组试验均设置 3 组平行。

取对数生长期的梅尼小环藻接种于 250 mL 锥形瓶中 (培养样品 230 mL),使初始藻密度均为 8 万个/mL。为防止梅尼小环藻贴壁,每天手动缓慢晃动藻液 3 次^[26],当藻类未出现贴壁生长及聚集成团,表明试验系统能保持良好的稳定性。每 2 d 取样 4 mL 测定藻细胞密度、叶绿素 a 质量浓度、叶绿素荧光参数,每 4 d 测定培养基中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的质量浓度,共培养 15 d。培养结束后收集藻液进行硅吸收动力学参数测定。

1.3 指标测定

1.3.1 藻细胞密度与叶绿素 a 的测定

利用紫外可见分光光度计 (TU1901) 测定其在 680 nm 波长处的光密度 (OD_{680}) 值,得到藻细胞密度^[27-28]。叶绿素 a 质量浓度由浮游植物荧光仪 (Phyto-PAM-II) 测定^[29]。

1.3.2 叶绿素荧光参数的测定

各处理组分别取 2 mL 藻液作为样品,利用 Phyto-PAM-II 测定各叶绿素荧光参数^[30-32]。

1.3.3 水样指标测定

每 4 d 取样 2 mL 藻液,经过 $0.45 \mu\text{m}$ 滤膜过滤后将滤液加入 50 mL 具塞刻度管中,采用 GB 11893—1989《水质总磷的测定-钼酸铵分光光度法》测定培养基中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的质量浓度。

1.3.4 硅吸收动力学参数测定

培养结束后收集藻液,经无硅培养基清洗 2 遍

后,进行饥饿处理,饥饿过程持续 2 d^[33],每天监测藻细胞密度、光合活性,当其下降时,于 4 000 rpm 离心 5 min,丢弃上清液,浓缩收集,在无光的环境中培养 1 d,之后将藻液接入不同硅浓度 (Na_2SiO_3) (0.5 mg/L、1 mg/L、2 mg/L、4 mg/L、8 mg/L、16 mg/L、20 mg/L、32 mg/L)^[33] 的 8 个 250 mL 锥形瓶中,测定初始藻细胞密度,并放至对应的光照条件下进行培养。接种完成立即取样 5 mL 经 0.22 μm 膜过滤后测定初始溶解态硅 (DSi) 浓度,经过 3 h 培养后^[33] 取样测定各培养基中 DSi 的浓度。DSi 浓度的测定采用 1,2,4 氨基萘酚磺酸还原-硅钼蓝法^[34]。最大吸收速率和半饱和浓度根据米氏方程公式拟合得到,吸收速率通过每个培养基中减少的 Si 质量浓度计算^[35]:

$$V = \frac{V_m \rho}{K_m + \rho} \quad (1)$$

式中: V 为吸收速率, $\text{ng}/(\text{个} \cdot \text{h})$; V_m 为最大吸收速率, $\text{ng}/(\text{个} \cdot \text{h})$; K_m 为半饱和浓度,表示当 $V = 1/2 V_m$ 时底物 Si 的质量浓度, ng/L ; ρ 为培养液中 Si 的质量浓度, ng/L 。

1.4 数据处理

应用单因子方差分析检验相同光照条件下、不同昼夜温差组梅尼小环藻细胞密度、叶绿素 a、叶绿素荧光参数、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量浓度值以及硅吸收动力学参数的差异显著性,并比较培养结束后不同光照条件下各指标的组间差异性, $P < 0.05$ 表明处理之间存在显著差异。所有统计分析均在 SPSS25.0 中进行,采用 Origin8.1 软件制图。

2 结果与分析

2.1 生物量变化

2.1.1 细胞密度

图 1 为昼夜温差和光照强度对梅尼小环藻细胞密度的影响。由图 1 可见,培养开始后,各组梅尼小环藻细胞密度均呈现增加趋势。经过 15 d 培养后, G1、G2、G3 组藻细胞密度显著高于对应的 P1、P2、P3 组 ($P \approx 0.000 < 0.05$)。说明该温差条件适合梅尼小环藻的生长繁殖,并且在同一温差下, G 处理下的藻类生长快于 P 处理。在 G 处理下,藻细胞密度随时间逐渐呈现 $G2 > G1 > G3$ 的趋势,培养结束后组间呈极显著差异 ($P < 0.01$),各温差组的平均比生长速率为 0.090 d^{-1} 、 0.095 d^{-1} 、 0.082 d^{-1} , G2 组梅尼小环藻生长最快, G3 组最慢。在 P 处理下,藻细胞密度变化趋势为 $P2 > P1 > P3$,与 G 处理趋势一致,组间差异显著 ($P < 0.05$),各温差组的平均比生长速率为 0.083 d^{-1} 、 0.086 d^{-1} 、 0.078 d^{-1} , P2 组梅

尼小环藻生长最快, P3 组最慢。在 G、P 处理下,温差组的藻细胞密度均高于恒温组,并且在 10°C 至 5°C 范围内,温差减小,梅尼小环藻的生长速率越高,可见一定范围内减小的昼夜温差能促进梅尼小环藻的生长。

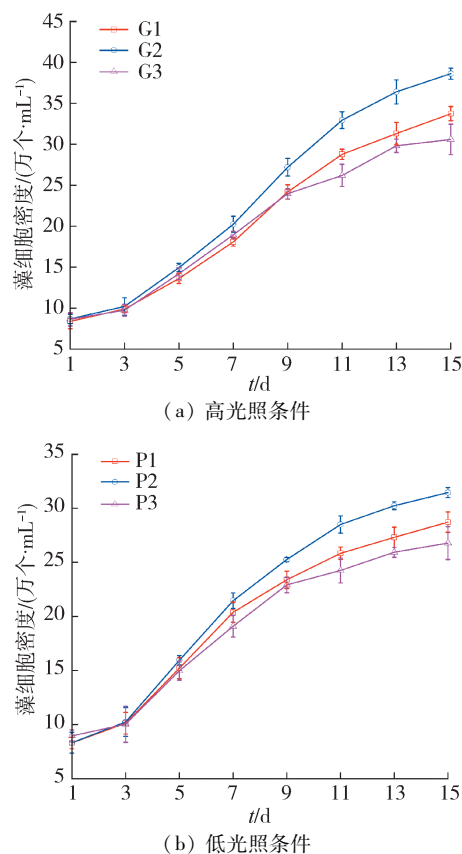


图 1 昼夜温差和光照强度对梅尼小环藻细胞密度的影响
Fig.1 Effects of diurnal temperature difference and light intensity on cell density of *Cyclotella meneghiniana*

2.1.2 叶绿素 a 质量浓度

图 2 为昼夜温差和光照强度对梅尼小环藻叶绿素 a 质量浓度的影响。由图 2 可见,培养结束后, G1、G2、G3 组的叶绿素 a 质量浓度显著高于对应的 P1、P2、P3 组 ($P \approx 0.000 < 0.05$), G 处理中增长最多的是 G2 组,从培养前的 $155.97 \mu\text{g}/\text{L}$ 增加到 $924.15 \mu\text{g}/\text{L}$,增长率为 492%, P 处理中 P2 组增长最多,从 $153.7 \mu\text{g}/\text{L}$ 增加至 $705.3 \mu\text{g}/\text{L}$,增长率为 358%,低于 G2 组,这与藻细胞密度的变化趋势一致。在 G 处理下,各组叶绿素 a 质量浓度在第 7 天出现显著差异 ($P < 0.05$),培养结束后表现为 $G2 > G3 > G1$,组间差异进一步扩大 ($P < 0.01$) (图 2 (a))。图 2 (b) 显示在 P 处理下,各组叶绿素 a 质量浓度在第 9 天出现显著差异 ($P < 0.05$),培养结束后表现为 $P2 > P3 > P1$,与 G 组相似,组间差异显著 ($P < 0.05$)。在 G、P 处理下,恒温组的叶绿素 a 质量浓度均高于 10°C 温差组,低于 5°C 温差组,这

与藻细胞密度的变化趋势不同。

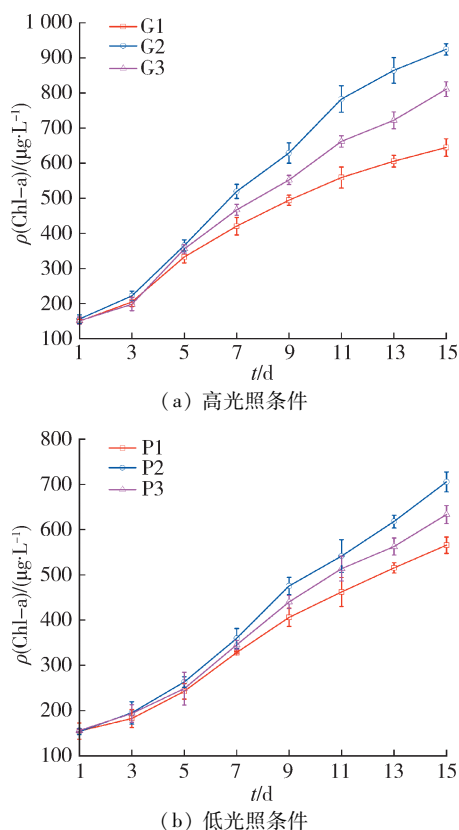


图2 昼夜温差和光照强度对梅尼小环藻叶绿素 a 质量浓度的影响

Fig.2 Effects of diurnal temperature difference and light intensity on chlorophyll a of *Cyclotella meneghiniana*

2.2 光合活性变化

2.2.1 最大量子产生量

各组梅尼小环藻的最大量子产量(F_v/F_m)变化如图3所示。培养结束后,P处理下的梅尼小环藻 F_v/F_m 均显著高于G处理($P < 0.05$),各组 F_v/F_m 总体上呈现波动下降趋势。从图3(a)可见,在G处理下,不同温差组梅尼小环藻 F_v/F_m 下降幅度不同,在培养的第3天,G1组 F_v/F_m 下降幅度远高于其他两组,从0.46下降到0.27,随后趋于稳定;G2组与G3组的变化幅度相似,整体呈现缓慢下降趋势;培养结束后,G1、G2、G3分别下降了65.2%、36.3%、45.9%,组间差异显著($P < 0.05$)。图3(b)显示,P处理下,各温差组的变化表现出相似的规律,呈现波动下降的趋势,均能维持较高的 F_v/F_m ;其中P1、P2、P3分别下降了22.4%、19.6%、21.7%,组间差异不明显($P > 0.05$);从总体上看,P处理下各组间 F_v/F_m 总体变化趋势相同,各组培养结束后的最小值无显著差别。

2.2.2 快速光响应曲线

图4为梅尼小环藻快速光响应曲线的变化。图4(a)(b)显示,P处理下梅尼小环藻的快速光响应曲

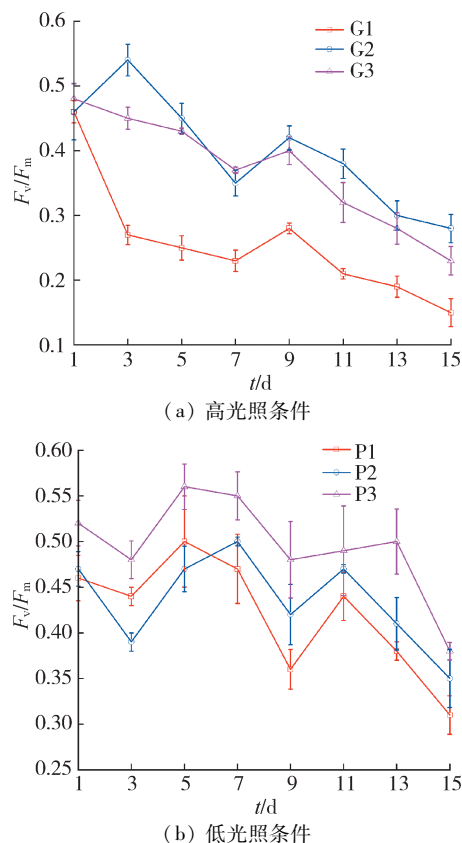


图3 昼夜温差和光照强度对梅尼小环藻 F_v/F_m 的影响

Fig.3 Effects of diurnal temperature difference and light intensity on F_v/F_m of *Cyclotella meneghiniana*

线均高于G处理,这是不同光照条件所带来的差异。在G处理下,各组梅尼小环藻的光利用率(α)中,G1组显著低于G2、G3组($P < 0.05$),而G2、G3组变化趋势大致相同。在P处理下,各组变化趋势保持一致,均呈现先波动升高后缓慢下降,组间差异不明显($P > 0.05$)。图4(c)(d)(e)(f)为不同组中梅尼小环藻最大电子传递速率(E_{max})和光饱和点(I_k)的变化曲线。G、P处理下,各温差组 E_{max} 和 I_k 的变化趋势相似,呈现先缓慢下降后保持基本稳定状态,组间差异不显著($P > 0.05$),在培养的前5天呈现下降趋势,第7天时进入稳定状态。

2.3 磷利用情况

培养基中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量浓度的变化趋势可以反映藻类对磷的利用情况。由图5可知,各组 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量浓度均是在第1天到第4天迅速下降,第4天后缓慢下降随后趋于稳定。不同培养条件下, $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量浓度减小程度不同。在G处理下,各组 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量浓度的净减小值为0.737~0.976 mg/L,差异显著($P < 0.05$)。而P处理下,各组 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量浓度的净减小值为0.564~0.631 mg/L,差异不显著($P > 0.05$)。G、P处理均是恒温组对 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收最大,并且随着温差减小,培养基中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量

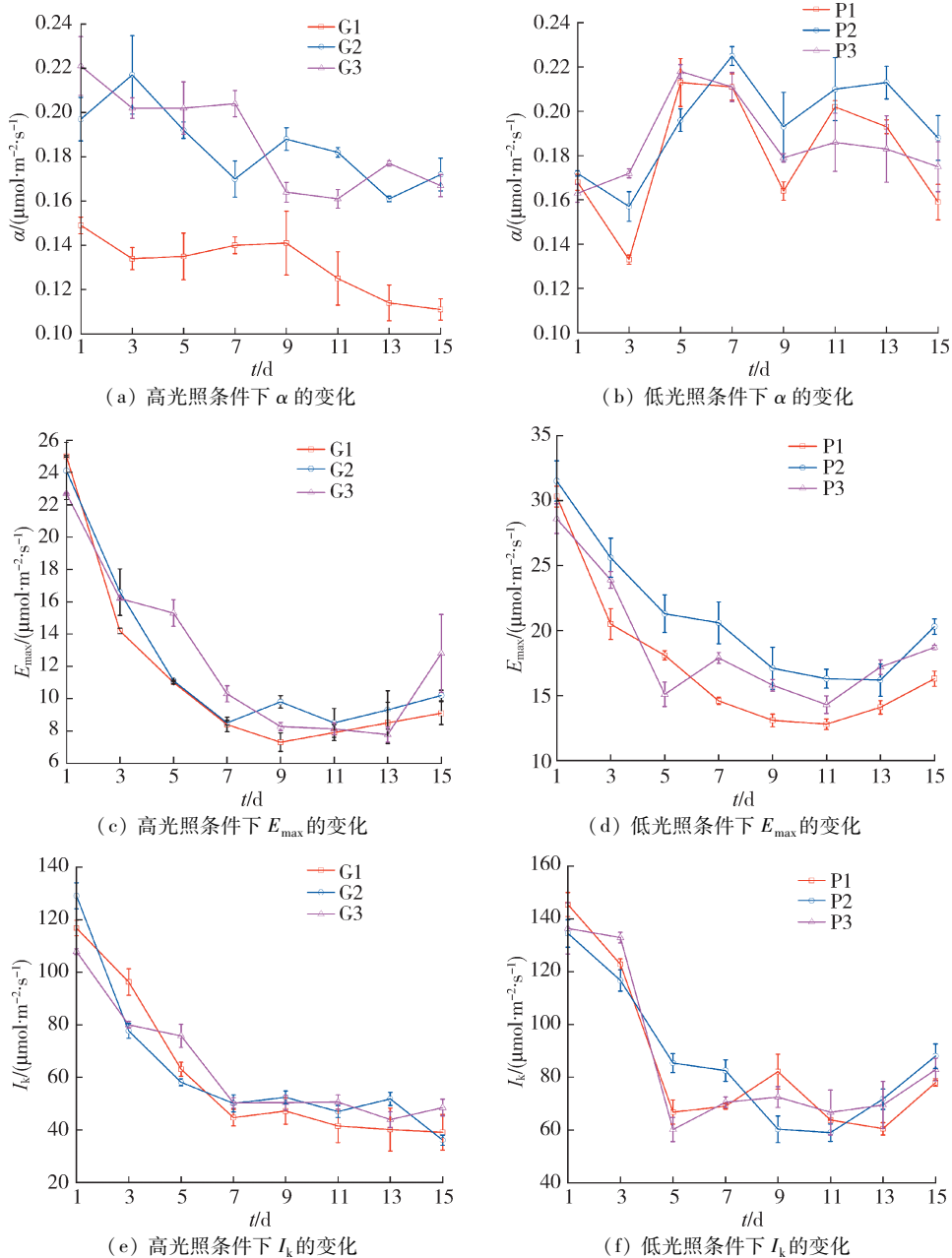


图4 昼夜温差和光照强度对梅尼小环藻快速光响应曲线的影响

Fig. 4 Effects of diurnal temperature difference and light intensity on rapid light curves of *Cyclotella meneghiniana*

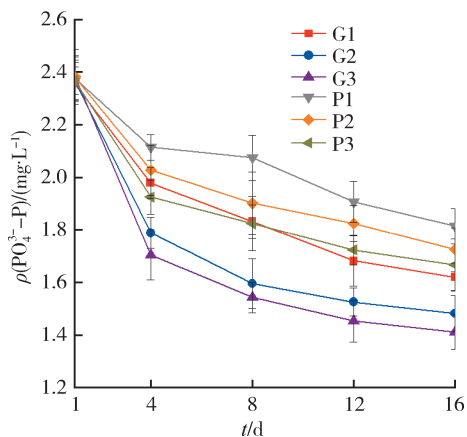


图5 不同处理下 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 质量浓度随时间变化
Fig. 5 Changes of $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ mass concentration under different treatments

浓度的净减小值越大,表明一定范围内昼夜温差的减小,有利于梅尼小环藻对 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收。

2.4 硅吸收动力学特征

利用 Michaelis-Menten 动力学方程的非线性拟合,得到不同组梅尼小环藻对硅的最大吸收速率 V_m 和米氏常数 K_m (表1)。试验结果表明在 G、P 处理下,各温差组的 K_m 和 V_m 均表现出显著差异 ($P < 0.05$)。不同光照条件下,均是 10°C 温差组的 K_m 值大于 5°C 温差组,表明在一定范围内,梅尼小环藻的 K_m 值随着温差减小而减小。在 G 处理下, 5°C 温差组的 K_m 值小于恒温组,而在 P 处理下, 5°C 温差组的 K_m 值大于恒温组,表明了在不同光照下昼夜温差对其 K_m 值的影响不同。不同光照条件下,梅尼小环藻

K_m 的最小值不同。G 处理中 G2 组的 K_m 最小,为 1.755 ng/L,而 P 处理中 P3 组 K_m 最小,为 4.673 ng/L,是 G2 组的 2.6 倍,说明梅尼小环藻 K_m 值随着光照强度的升高而减小,对硅的吸收能力更强。

表 1 梅尼小环藻硅吸收动力学参数

Table 1 Kinetic parameters of silicon absorption of *Cyclotella meneghiniana*

处理组	$V_m/(\text{ng} \cdot \text{个}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$	$K_m/(\text{ng} \cdot \text{L}^{-1})$	R^2
G1	1.750 ± 0.140	3.219 ± 0.941	0.917
G2	12.530 ± 0.534	1.755 ± 0.320	0.953
G3	7.320 ± 0.484	2.414 ± 0.631	0.909
P1	2.581 ± 0.269	9.062 ± 2.243	0.970
P2	6.413 ± 0.555	6.170 ± 1.771	0.962
P3	3.653 ± 0.306	4.673 ± 1.286	0.932

3 讨 论

3.1 梅尼小环藻生物量累积对昼夜温差的响应

在淡水生态系统中,昼夜温差会影响藻细胞的合成代谢、营养盐吸收等生理过程^[36],从而影响藻类的生长繁殖。有研究表明藻类生物量在夜温越高的条件下损失越大^[14],由于暗呼吸速率增加,消耗的物质越大,从而不利于生物量积累。然而本研究表明,昼夜温差从 10℃ 减小至 5℃ 时,促进了梅尼小环藻细胞密度及叶绿素 a 的增长,而从 5℃ 温差变为恒温培养时,其生长受到了一定程度的限制。这是因为在夜温较低条件下,夜间增温能够加强藻类的各项生命活动,有利于细胞的增殖^[37]。而当夜间温度升高至一定界限时,继续增温导致呼吸作用所消耗的物质大大增加,从而消耗了大量的碳水化合物,不利于细胞的生长,这与杨未男^[13]发现适宜温差能显著促进小球藻生长的结论一致。目前,气候变化正在朝着昼夜温差不断减小的趋势变化,中国昼夜温差的平均缩小速度为每 10 年 -0.25℃^[38],在短期内这种变化趋势对梅尼小环藻的生长繁殖有利,这可能为硅藻水华的暴发提供了有利条件。在高光照下,梅尼小环藻的生长速度均高于低光照培养,并且昼夜温差减小对其生长繁殖的促进作用更加显著,这表明在高光环境中,一定范围内昼夜温差的减小可能更容易导致其大量繁殖。梅尼小环藻是水库等深水水体主要的有害浮游植物^[39],是常见的硅藻的水华优势种,对低温具有较强的耐受性,能够在高海拔水库环境中正常生长^[40]。在这种环境中,光照强度大,昼夜温差减小对其生长的促进作用更加显著,这可能使梅尼小环藻异常增殖,进而导致水库水质变差、出水水质异味等问题^[41],给我国水资源的保护带来巨大的危害。

3.2 梅尼小环藻光合活性对昼夜温差的响应

昼夜温差可以通过影响藻细胞中酶的活性,间接对光能的获取、利用产生影响^[15]。本研究发现,昼夜温差对低光照下梅尼小环藻的 F_v/F_m 无显著影响,各组叶绿素荧光参数都呈现出相同的变化趋势,在整个培养期间都保持较高水平。在高光照条件下,10℃ 温差组的 F_v/F_m 显著低于其他两组,并且叶绿素荧光参数中 α 显著降低。费磊^[42]研究发现夜间增温会增强第 2 天藻类的光合作用,这与本研究结果相似,可能是因为夜温升高提高了 RubisCO 酶活性,进而提高了藻细胞的光利用率^[43]。这表明在高光环境中,昼夜温差的减小将促进梅尼小环藻的光合活性,有利于其合成三磷酸腺苷(ATP)用于生长代谢。这也在一定程度上说明了为何在高光环境中,昼夜温差减小对梅尼小环藻生长促进更加明显。因此利用简单的光控制措施如物理遮盖、种植水生植物等,在小型富营养水体中控制硅藻水华可能是有效的方法。

3.3 梅尼小环藻磷利用对昼夜温差的响应

磷在水环境中的时空分布对水生态系统的初级生产过程有着决定性作用,同时对硅藻水华的形成和消亡也具有非常关键的作用^[44]。梅尼小环藻对磷的利用在不同昼夜温差下具有一定的差异性。在本研究中,昼夜温差的减小促进了梅尼小环藻对磷的吸收利用,这种促进作用在高光照环境中更加显著。主要是因为夜温升高条件下,细胞中参与营养盐吸收的酶活性升高,用于还原磷酸盐的底物充足^[42],因此促进了对磷营养盐的利用,这与吴攀等^[45]的研究结果一致。在全球昼夜温差不断减小的背景下,在促进梅尼小环藻生长的同时,也提高了其对水中 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收利用,这可能会改变水体 DTP 的比例,使水体中营养盐分布异质性加大,加快磷营养盐的生物地球化学循环^[46]。同时,对磷利用效率的提高也可能缓解水体中的磷限制,有利于梅尼小环藻在贫营养水体中大量繁殖,危害水生环境。

3.4 梅尼小环藻硅吸收动力学特征对昼夜温差的响应

营养盐吸收动力学参数 K_m 是目前最常用表达藻类对营养盐亲和力的参数, K_m 的降低表明藻类竞争营养盐的能力增强^[47]。试验结果显示,高光照下梅尼小环藻对硅的亲合力均高于低光组,吸收效率更高。一些研究同样发现,光胁迫会导致硅藻对硅的吸收增加^[48]。这可能是由于藻类对营养盐的吸收需要消耗 ATP^[33],在高光环境中,梅尼小环藻能合成更多的 ATP,因此对硅的吸收能力更强。有研

究指出夜晚温度升高,会影响浮游植物对营养盐的吸收^[36]。本研究发现,随着昼夜温差从 10℃ 减小至 5℃,梅尼小环藻对硅的亲合力显著提高,这一变化在 2 个光处理组中均有出现,表明在一定范围内,昼夜温差的减小有利于梅尼小环藻对硅的吸收。硅在硅藻的生长、繁殖过程中起到了重要的作用,硅的吸收与耗竭是硅藻水华发生与消亡的重要原因^[49],有研究发现在硅丰富、氮磷营养盐缺乏的水体中,当气候环境适宜时,硅藻仍然能够正常繁殖,甚至形成水华^[23]。随着全球昼夜温差减小,梅尼小环藻对硅亲和力的增加,可能满足其快速生长对硅的高需求,从而导致在贫营养水体中大量增殖,危害生态系统的稳定性。当昼夜温差从 5℃ 减小至 0℃ 时,高光组中梅尼小环藻对硅的亲合力下降,低光组则相反,可能是在不利光照条件下藻类的一种生理调节^[36]。这表明在不同光环境中,梅尼小环藻硅吸收对昼夜温差的响应存在一定的差异。

4 结 论

a. 在 5~10℃ 范围内,昼夜温差的减小有利于梅尼小环藻生物量的积累,高光照下的促进作用更加明显。在全球昼夜温差缓慢减小的背景下,这种变化将有利于梅尼小环藻的生长繁殖,为水华的发生提供有利的温度条件。

b. 不同光照下梅尼小环藻光合活性对昼夜温差的响应不同。昼夜温差对低光照下梅尼小环藻的光合活性无显著影响;在高光照下,5℃~10℃ 范围内的温差减小,会增加其光利用率,提高光合活性。在水华的防止过程中,可采用简单的光控制措施限制硅藻的生长。

c. 昼夜温差减小能够促进梅尼小环藻对 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 的吸收利用,加速磷营养盐的生物地球化学循环。不同光照条件下,当昼夜温差 10℃ 减小至 5℃ 时,均能提高梅尼小环藻对硅的亲合力,提高其对硅的竞争力,这有利于梅尼小环藻的快速生长。

参考文献:

[1] 沈永平,王国亚. IPCC 第一工作组第五次评估报告对全球气候变化认知的最新科学要点[J]. 冰川冻土, 2013, 35(5): 10-18. (SHEN Yongping, WANG Guoya. Key findings and assessment results of IPCC WGI fifth assessment report [J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2013, 35(5): 10-18. (in Chinese))

[2] SUN X B, REN G Y, YOU Q L, et al. Global diurnal temperature range (DTR) changes since 1901[J]. Climate Dynamics, 2019, 52: 3343-3356.

[3] 谭凯炎,房世波,任三学,等. 非对称性增温对农业生态

系统影响研究进展[J]. 应用气象学报, 2009, 20(5): 634-641. (TAN Kaiyan, FANG Shibo, REN Sanxue, et al. A review on studies of effects of asymmetric warming on agricultural ecosystem[J]. Journal of Applied Meteorology Science, 2009, 20(5): 634-641. (in Chinese))

[4] 神祥金. 中国温带草原退化草地气温与地温变化及其机理研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.

[5] DENG J M, QIN B Q, PAERL H W, et al. Earlier and warmer springs increase Cyanobacterial (*Microcystis* spp.) blooms in subtropical Lake Taihu, China [J]. Freshwater Biology, 2014, 59(5): 1076-1085.

[6] 贾沛莉,陈诗雯,代瑞华. 紫外线辐照技术去除藻类的研究进展[J]. 水资源保护, 2017, 33(5): 138-144. (JIA Peili, CHEN Shiwen, DAI Ruihua. Research progress of removing algae by ultraviolet irradiation [J]. Water Resources Protection, 2017, 33(5): 138-144. (in Chinese))

[7] 廖梦娜,李艳玲. 东北镜泊湖硅藻对近现代气候变化和人类干扰的响应过程[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1458-1469. (LIAO Mengna, LI Yanling. Diatom response to climate change and anthropogenic disturbance in Jingpo Lake (NE China) [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(4): 1458-1469. (in Chinese))

[8] 刘棋琴,羊芄,马明婕,等. 温度对 4 种大型海藻氮磷吸收效率及光合生理特性的影响[J]. 水生生物学报, 2018, 42(5): 1050-1056. (LIU Qiqin, YANG Peng, MA Mingjie, et al. The effect of temperature on the absorption efficiency of nitrogen and phosphorus and photosynthetic physiological characteristics in four macroalgae species [J]. Acta Hydrobiological Science, 2018, 42(5): 1050-1056. (in Chinese))

[9] MIQUEL L, MELLO M, FRANK V O, et al. Response of natural *Cyanobacteria* and algae assemblages to a nutrient pulse and elevated temperature [J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 13(9): 1851.

[10] LEE K H, JEONG H J, LEE K, et al. Effects of warming and eutrophication on coastal phytoplankton production [J]. Harmful Algae, 2019, 81: 106-118.

[11] 费磊,邓建明,秦伯强,等. 夏季日最低温度升高对芬兰皮海湖浮游植物群落的影响[J]. 湖泊科学, 2016, 28(3): 592-598. (FEI Lei, DENG Jianming, QIN Boqiang, et al. Phytoplankton community response to the increasing summer daily minimum temperature in Lake Pyhajarvi, Finland [J]. Journal of Lake Sciences, 2016, 28(3): 592-598. (in Chinese))

[12] AGNETHE N H, ANDRÉ W V. The seasonal succession of optimal Diatom traits [J]. Limnology and Oceanography, 2019, 64(4): 1442-1457.

[13] 杨未男. 三种不同地域小球藻对环境因子的适应性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.

- [14] WAN M X, ZHANG J K, HOU D G, et al. The effect of temperature on cell growth and astaxanthin accumulation of *Haematococcus pluvialis* during a light-dark cyclic cultivation [J]. *Bioresource Technology*, 2014, 167: 276-283.
- [15] 赵巧华, 孙国栋, 王健健, 等. 水温、光能对春季太湖藻类生长的耦合影响[J]. *湖泊科学*, 2018, 30(2): 385-393. (ZHAO Qiaohua, SUN Guodong, WANG Jianjian, et al. Coupling effect of water temperature and light energy on the algal growth in Lake Taihu [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2018, 30(2): 385-393. (in Chinese))
- [16] 王素梅, 潘伟斌, 黄华. 富营养化水体中光照对黑藻生长的影响[J]. *水资源保护*, 2010, 26(2): 53-55. (WANG Sumei, PAN Weibin, HUANG Hua. Effect of light on growth of *Hydrilla verticillata* in eutrophic water [J]. *Water Resources Protection*, 2010, 26(2): 53-55. (in Chinese))
- [17] BERNARD O, RÉMOND B. Validation of a simple model accounting for light and temperature effect on microalgal growth [J]. *Bioresource Technology*, 2012, 123: 520-527.
- [18] HAN F F, WANG W L, LI Y G, et al. Changes of biomass, lipid content and fatty acids composition under a light-dark cyclic culture of *Chlorella pyrenoidosa* in response to different temperature [J]. *Bioresource Technology*, 2013, 132: 182-189.
- [19] 王敏, 袁绍春, 徐炜, 等. 嘉陵江重庆出口段小环藻水华影响因素分析[J]. *重庆交通大学学报(自然科学版)*, 2016, 35(6): 86-90. (WANG Min, YUAN Shaochun, XU Wei, et al. Influence factor analysis on *Cyclotella* bloom of Jialing River estuary in Chongqing [J]. *Journal of Chongqing Jiaotong University(Natural Science)*, 2016, 35(6): 86-90. (in Chinese))
- [20] 陈燕琴, 申志新, 刘玉婷, 等. 澜沧江囊谦段夏秋季浮游植物群落结构初步研究[J]. *水生态学杂志*, 2012, 33(3): 60-67. (CHEN Yanqin, SHEN Zhixin, LIU Yuting, et al. Study on community structure of phytoplankton in Nangqian of Lantsang River in summer and autumn [J]. *Journal of Hydroecology*, 2012, 33(3): 60-67. (in Chinese))
- [21] 诺桑, 晋亚铭, 措加旺姆, 等. 西藏地面太阳总辐射与紫外线的观测[J]. *光谱学与光谱分析*, 2019, 39(6): 1683-1688. (NOR Sang, JIN Yaming, CUO Jiawangmu, et al. Ground-based measurements of global solar radiation and UV radition in Tibet [J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2019, 39(6): 1683-1688. (in Chinese))
- [22] 宣守丽, 石春林, 金之庆, 等. 长江中下游地区太阳辐射变化及其对光合有效辐射的影响[J]. *江苏农业学报*, 2012, 28(6): 1444-1450. (XUAN Shouli, SHI Chunlin, JIN Zhiqing, et al. Variation of solar radiation over the middle and lower reaches of the Yangtze River and its influence on photosynthetically active radiation [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2012, 28(6): 1444-1450. (in Chinese))
- [23] 吴卫菊, 陈晓飞. 汉江中下游冬春季硅藻水华成因研究[J]. *环境科学与技术*, 2019, 42(9): 55-60. (WU Weiju, CHEN Xiaofei. Study on the formation of Diatom blooms in the middle and lower reaches of the Hanjiang River during winter and spring [J]. *Environmental Science & Technology*, 2019, 42(9): 55-60. (in Chinese))
- [24] 潘晓洁, 朱爱民, 郑志伟, 等. 汉江中下游春季浮游植物群落结构特征及其影响因素[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(1): 33-40. (PAN Xiaojie, ZHU Aimin, ZHENG Zhiwei, et al. Structural characteristics and influencing factors of phytoplankton community in the middle and lower reaches of Hanjiang River during spring season [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(1): 33-40. (in Chinese))
- [25] 陈星星, 秦性英, 郭丽, 等. 昼夜温差对白掌组培苗生长的影响[J]. *西北林学院学报*, 2017, 32(2): 165-169. (CHEN Xingxing, QIN Xingying, GUO Li, et al. Effects of day-night temperature difference on the growth of *Spathiphyllum* plantlets in vitro [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2017, 32(2): 165-169. (in Chinese))
- [26] 汤俊, 宋立荣, 孙松松, 等. 低光低温联合作用对铜绿微囊藻复苏能力的影响[J]. *环境科学*, 2010, 31(12): 101-106. (TANG Jun, SONG Lirong, SUN Songsong, et al. Recruitment ability of *Microcystis aeruginosa* under low light-low temperature combination [J]. *Environmental Science*, 2010, 31(12): 101-106. (in Chinese))
- [27] ZHOU S Q, SHAO Y S, GAO N Y, et al. Effects of different algacides on the photosynthetic capacity, cell integrity and microcystin-LR release of *Microcystis aeruginosa* [J]. *Science of The Total Environment*, 2013, 463-464: 111-119.
- [28] 崔启武, LAWSON G. 一个新的种群增长数学模型—对经典的 logistic 方程和指数方程的扩充[J]. *生态学报*, 1982, 2(4): 95-107. (CUI Qiwu, LAWSON G. A new model of single-species population-by extending of the logistic and exponential equation with several limiting conditions [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1982, 2(4): 95-107. (in Chinese))
- [29] 陈元, 赵洋甬, 潘双叶, 等. PHYTO-PAM 对浮游植物中叶绿素的分类测定[J]. *现代科学仪器*, 2009(4): 100-103. (CHEN Yuan, ZHAO Yangyong, PAN Shuangye, et al. Classifying different kinds of algae and determining their chlorophyll by PHYTO-PAM [J]. *Modern Scientific Instruments*, 2009(4): 100-103. (in Chinese))
- [30] KUMAR S K, DAHMS H U, LEE J S, et al. Algal photosynthetic responses to toxic metals and herbicides assessed by chlorophyll a fluorescence [J]. *Ecotoxicology*

- and Environmental Safety, 2014, 104: 51-71.
- [31] IHNKEN S, EGGERT A, BEARDALL J. Exposure times in rapid light curves affect photosynthetic parameters in algae [J]. Aquatic Botany, 2010, 93(3): 185-194.
- [32] 姚亮宇, 王沛芳, 任凌霄, 等. 扰动条件对铜绿微囊藻生长及磷吸收的影响[J]. 环境科技, 2018, 31(1): 6-10. (YAO Liangyu, WANG Peifang, REN Lingxiao, et al. Growth and phosphorus absorption of *Microcystis Aeruginosa* under disturbance condition[J]. Environmental Science and Technology, 2018, 31(1): 6-10. (in Chinese))
- [33] 石彭灵. 淡水硅藻的光适应策略研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [34] 唐鹤辉, 王妙, 胡韧, 等. 淡水可溶性硅的4种测定方法比较[J]. 湖泊科学, 2014, 26(3): 410-416. (TANG Quehui, WANG Miao, HU Ren, et al. Comparison of four methods for determination of soluble silicon in freshwater [J]. Journal of Lake Sciences, 2014, 26(3): 410-416. (in Chinese))
- [35] MICKENS R E, HENCE C R. Analytic approximations to the solutions of the Michaelis-Menten equation [J]. Physica Scripta, 2007, 76(4): 393-396.
- [36] CÉCILE S, PHILIPPE Q, JULIA V, et al. A day in the life of *Microcystis aeruginosa* strain PCC 7806 as revealed by a transcriptomic analysis [J]. PloS ONE, 2011, 6(1): e16208.
- [37] SINGH A, NIGAM P S, MURPHY J D. Mechanism and challenges in commercialisation of algal biofuels [J]. Bioresource Technology, 2011, 102(1): 26-34.
- [38] YANG Y, REN R. On the contrasting decadal changes of diurnal surface temperature range between the Tibetan Plateau and Southeastern China during the 1980s-2000s [J]. Advances in Atmospheric Sciences, 2017, 34(2): 181-198.
- [39] 舒卫先, 张云舒, 韦翠珍. 洪泽湖浮游藻类变化动态及影响因素[J]. 水资源保护, 2016, 32(5): 115-122. (SHU Weixian, ZHANG Yunshu, WEI Cuizhen. Seasonal dynamics of and factors in phytoplankton in Hongze Lake [J]. Water Resources Protection, 2016, 32(5): 115-122. (in Chinese))
- [40] 吴维维. 西藏林芝地区及拉萨市硅藻植物分类研究[D]. 太原: 山西大学, 2018.
- [41] 李爽, 韩伟, 于建伟, 等. 水库水中硅藻的预氧化特征及强化混凝控制效果研究[J]. 城镇供水, 2011(5): 69-71. (LI Shuang, HAN Wei, YU Jianwei, et al. Study on the preoxidation characteristics of Diatom in reservoir water and the effect of enhanced coagulation control[J]. City and Town Water Supply, 2011(5): 69-71. (in Chinese))
- [42] 费磊. 日最低温度变化对浮游植物的影响研究[D]. 芜湖: 安徽师范大学, 2016.
- [43] 曾晓鹏, 夏建荣. 光强对两种硅藻光合作用、碳酸酐酶和 RubisCO 活性的影响[J]. 水生生物学报, 2015, 39(2): 368-374. (ZENG Xiaopeng, XIA Jianrong. Effect of light intensities on photosynthesis, carbonic anhydrase and RubisCO activity in two diatoms [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2015, 39(2): 368-374. (in Chinese))
- [44] 李雁宾. 长江口及邻近海域季节性赤潮生消过程控制机理研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2008.
- [45] 吴攀, 邓建明, 秦伯强, 等. 水温和营养盐增加对太湖冬、春季藻类生长的影响[J]. 环境科学研究, 2013, 26(10): 1064-1071. (WU Pan, DENG Jianming, QIN Boqiang, et al. Effects of enhanced water temperature and nutrient concentration on algal growth in winter and spring season in Lake Taihu, China [J]. Environmental Science Research, 2013, 26(10): 1064-1071. (in Chinese))
- [46] THACKERAY S J, JONES I D, MABERLY S C. Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change[J]. Journal of Ecology, 2008, 96(3): 523-535.
- [47] 周钦, 马增岭, 袁兴伟, 等. 米氏凯伦藻生长对磷的响应及其吸收动力学研究[J]. 上海海洋大学学报, 2017, 26(4): 546-553. (ZHOU Qin, MA Zengling, YUAN Xingwei, et al. Studies on growth and phosphorous uptake kinetics of *Karenia mikimotoi* at the different phosphorous levels [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2017, 26(4): 546-553. (in Chinese))
- [48] CLAQUIN P, MARTIN-JÉZÉQUEL V, KROMKAMP J C, et al. Uncoupling of silicon compared with carbon and nitrogen metabolisms and the role of the cell cycle in continuous cultures of *Thalassiosira pseudonana* (bacillariophyceae) under light, nitrogen, and phosphorus control[J]. Journal of Phycology, 2002, 38(5): 922-930.
- [49] 杨强, 谢平, 徐军, 等. 河流型硅藻水华研究进展[J]. 长江流域资源与环境, 2011, 20(增刊1): 159-165. (YANG Qiang, XIE Ping, XU Jun, et al. Research progress of river diatom bloom [J]. Resources and Environment in the Yangtza Basin, 2011, 20(Sup1): 159-165. (in Chinese))

(收稿日期: 2020-03-09 编辑: 王 芳)

