

# 四列藻在营养限制胁迫下的超补偿生长研究

段舜山, 郭羽丰, 刘振乾, 李爱芬, 徐 宁, 张亚楠, 陈 洁

(暨南大学水生生物研究所, 广州 510632)

**摘要:** 四列藻在营养限制胁迫下培养 10d 后, 在恢复营养进行培养的初期 (1~5d), 表现出较强的超补偿生长能力。与持续正常营养培养的对照组比较, 两者间的生长表现出显著差异 ( $P < 0.05$ )。四列藻超补偿生长的主要特征表现是在恢复营养进行培养的初期, 处理组的藻细胞比对照组平均相对生长率提高, 细胞数增多, 叶绿素 a 含量和生物量增高, 细胞数净增率最高达 68.2%~121.1%, 生物量净增率最高达 21.8%~95.3%。随着培养时间的推移, 由于环境容量的限制, 处理组与对照组之间的差异逐渐减小。到了培养的后期, 处理组和对照组的各生长参数都趋于一致。同时发现, 在受到营养限制胁迫后, 藻细胞内蛋白质、细胞内糖和蛋白质/糖 (P/C) 的比值发生了变化, 但是在恢复营养进行培养 10d 后, 均基本上恢复至处理前的水平。藻类中存在的这种超补偿生长特性有可能是引起藻华和赤潮的一个生物内在因素。

**关键词:** 四列藻; 胁迫; 超补偿生长

## Over-compensatory growth of *Tetraselmis tetrethele* under the stress of nutrients deficiency

DUAN Shun-Shan, GUO Yu-Feng, LIU Zhen-Qian, LI Ai-Fen, XU Ning, ZHANG Ya-Nan, CHEN Jie (Institute of Hydrobiology, Ji'nan University, Guangzhou 510632, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1297~1304.

**Abstract:** The phenomenon of over-compensatory growth was initially discovered among some higher animals and plants. Its concept is when an organism encounters some harmful environmental conditions such as nutrients deficiency, disease, and extreme temperatures, etc., its growth and physiological function will be affected and restrained, but when the stress is removed, the organism will grow fast than that under no stress. Normally, compensatory growth is categorized into three kinds, i. e. over-compensation, zero-compensation and under-compensation, based on the characters of recovery growth. Research on compensatory growth has covered ruminant animal, aquatic animal, and higher plant. However, there has done little research on micro-algae compensatory growth due to small size of micro-algae body and methodology limitation.

In this paper, *Tetraselmis tetrethele* was used as experimental materials for studying the compensatory growth of micro-algae. Firstly, *Tetraselmis tetrethele* was cultured for ten days under the conditions of

**基金项目:** 国家重点基础研究发展规划“973”资助项目 (2001CB409710); 国家自然科学基金资助项目 (30270231)

**收稿日期:** 2003-01-28; **修订日期:** 2003-04-28

**作者简介:** 段舜山 (1955~), 男, 甘肃人, 博士, 教授。主要从事水域生态学和藻类生理生态学研究。E-mail: tssduan@jnu.edu.cn

**Foundation item:** the National Key Basic Research Special Foundation Project of China (No. 2001CB409710) and the National Natural Science Foundation of China (No. 30270231)

**Received date:** 2003-01-28; **Accepted date:** 2003-04-28

**Biography:** DUAN Shun-Shan, Ph. D, Professor, main research field: aquatic ecology and algal physiology and ecology. E-mail: tssduan@jnu.edu.cn

nutrients stress, i. e. poor nutrients, N deficiency, P deficiency, and N plus P deficiency, while normal nutrients condition (f/2 culture media) was served as control. Secondly, the nutrients stress was removed, the treated group and the control were simultaneously cultured for another ten days under conditions of same inoculative density and sufficient nutrients supply. Cell density, biomass, content of chlorophyll-a, intracellular protein and carbohydrate were analyzed and determined during these two periods. It was found that after subjecting to the nutrients stress, *Tetraselmis tetrethele* showed a strong ability of over-compensatory growth. The growth difference between the treated group and the control was significant ( $P < 0.05$ ). The main character of the over-compensatory growth of *Tetraselmis tetrethele* was that the treated group had higher average relative growth rate, more number of cells, higher biomass and higher chlorophyll-a content than those of the control group in the initial culture time (1~5 d), in addition, the maximal rate of net cells increase was 68.2%~121.1%, and the maximal rate of net biomass increase was 21.8%~95.3%. As the culture time proceeded, the difference between the treated group and the control decreased gradually. Eventually, all parameters of the treated group and the control trended to be equivalent. Whereas the intracellular protein, the intracellular carbohydrate and the ratio of protein to carbohydrate (P/C) changed under the nutrients stress, but all of them returned to their initial levels in the following culture after the stress being removed.

Those results showed that over-compensatory growth might be an internal cause of algae bloom, and manipulation of over-compensatory growth could be used as guidance for controlling bloom of harmful algae and carrying out aquiculture of useful algae.

**Key words:** *Tetraselmis tetrethele*; stress; over-compensatory growth

文章编号:1000-0933(2003)07-1297-08 中图分类号:Q949.210.8 文献标识码:A

生物的超补偿生长现象最初是在一些高等动植物中发现的,它是许多生物所拥有的一种生理生态学适应性特性,也是生物在长期的进化过程中不断适应波动变化的外界环境和服从自然选择的结果。生物体在遭受到营养限制、疾病危害、环境因子胁迫等作用时,生长和生理机能往往受到制约和影响,当使这些受到环境胁迫的生物恢复到适宜的生存条件时,它们在生长繁殖和生物量等方面的恢复补偿能力有时会发生超出未受过胁迫的正常生物的现象,这种现象称为生物的超补偿生长作用<sup>[1]</sup>。一般可以把生物的补偿性生长分为超补偿、零补偿和负补偿。目前,其研究领域已涉及反刍动物<sup>[1]</sup>、水产动物<sup>[2~5]</sup>、高等植物<sup>[6~9]</sup>等,但对于水生微藻超补偿的专门研究目前报道极少<sup>[10]</sup>。本研究以海洋微藻四列藻(*Tetraselmis tetrethele*)为材料,探讨了微藻在氮磷限制胁迫下的超补偿作用规律,以期对微藻补偿性生长的理论性研究提供基础资料,同时为人们在实践中利用微藻的超补偿作用的某些规律去指导有益微藻的养殖,以及对有害藻华和赤潮的生物防治提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 藻种来源和培养

试验所用的四列藻来自暨南大学水生生物研究所藻种室。将试验藻置于室内光照培养箱中用 250ml 的锥形瓶培养,每瓶培养液的体积为 200ml,培养温度为  $24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ ,光照强度为 4000lx,光暗比为 12:12,盐度为 35‰,pH 为 6.5~7.0。培养基为 f/2 培养基。

### 1.2 处理方法

试验设置了贫营养(仅用人工海水做培养基)、限氮(去除 f/2 培养基中的氮)、限磷(去除 f/2 培养基中的磷)、限氮+限磷(去除 f/2 培养基中的氮和磷)4 种处理和 1 个对照(持续用 f/2 培养基),每处理和对照均设 3 个重复。各处理组先在营养限制胁迫条件下培养 10d,然后解除营养限制胁迫,在相同起始接种密度和相同培养条件下,各处理组和对照组都置于正常营养条件下(用 f/2 培养基)培养 10d,每天进行细胞计数,同时测定藻生长过程中叶绿素 a 含量、生物量、细胞内蛋白质和糖的含量,并计算出相应的有关参数。

用统计软件 SPSS10.0 对处理组和对照组数据进行组间差异显著性检验。

### 1.3 细胞计数和相关生长参数的计算

细胞计数采用血球计数板计数法,在 Olympus CH30 型双筒显微镜下进行操作。自接种的次日起为第 1 天,每天的同一时间计数,直到藻细胞的数量增长小于或等于 5% 为止。取得每日( $t$ )细胞数( $N$ )。用以下公式计算出细胞相对生长率和细胞数净增率<sup>[11,12]</sup>:

$$\text{细胞相对生长率} = (\ln N_1 - \ln N_0) / (t_1 - t_0)$$

$N_0$  是开始时的细胞数,  $N_1$  是经过  $t_1 - t_0$  时间后的细胞数。

$$\text{细胞数净增率} = (N_t - N_{ck}) / N_{ck} \times 100\%$$

$N_t$  为第  $t$  天的处理组细胞数,  $N_{ck}$  为第  $t$  天的对照组细胞数。

### 1.4 叶绿素 a 的测定

抽滤收集藻细胞,用丙酮法测定<sup>[13]</sup>。在抽滤瓶上装好醋酸纤维滤膜,根据藻液细胞密度大小,抽滤一定量(30~100ml)藻液。取出载有藻细胞的滤膜,在冰箱内冷冻 6~8h 后放入研钵中,加少量  $\text{MgCO}_3$  粉末及 2~3ml 90% 的丙酮充分研磨,提取叶绿素 a,在 3000~4000 rpm 下离心 10min,将上清液倒入 10ml 比色管中。重复上述研磨和离心操作步骤 2~3 次,用 90% 的丙酮定容至 10ml。将离心上清液加入分光光度计 1cm 厚度比色皿,分别读取 750nm、663nm、645nm、630nm 波长的吸光度,并以 90% 的丙酮作校正吸光度测定。叶绿素 a 含量计算公式如下:

$$\text{叶绿素 a 含量}(\mu\text{g/L}) = \frac{[11.64(D_{663} - D_{750}) - 2.16(D_{645} - D_{750}) + 0.10(D_{630} - D_{750})] \times V_1}{V \times \delta}$$

式中,  $V$  为藻液体积(L),  $D_{630}$ 、 $D_{645}$ 、 $D_{663}$ 、 $D_{670}$  分别是在波长为 630nm、640nm、663nm、750nm 处的吸光度,  $V_1$  为叶绿素 a 提取液的定容体积(ml),  $\delta$  为比色皿厚度(cm)。

### 1.5 生物量的测定和相关参数的计算

离心藻液 80ml,收集鲜藻细胞,经电热鼓风恒温干燥箱 100℃ 恒温烘干至恒重,用电子天平称量出藻的干重作为藻的生物量<sup>[11]</sup>:

$$\text{生物量净增量} = M_t - M_{ck};$$

$$\text{生物量净增率} = (M_t - M_{ck}) / M_{ck} \times 100\%$$

$M_t$  为第  $t$  天的处理组生物量,  $M_{ck}$  为第  $t$  天的对照组生物量。

### 1.6 细胞内蛋白质含量测定

离心藻液 80ml,收集藻细胞,反复冻溶处理,用紫外吸收法测定<sup>[14]</sup>。

### 1.7 细胞内糖含量的测定

离心藻液 80ml,收集藻细胞,反复冻溶处理,用蒽酮比色法测定<sup>[14]</sup>。

## 2 结果和讨论

### 2.1 细胞密度的变化

根据四列藻的 4 种营养限制胁迫处理与正常营养条件对照的生长曲线可以看出,在 10d 营养限制阶段,各处理组的藻细胞密度均极显著低于对照;在恢复正常营养条件的后 10d 中,各处理组的藻细胞密度均出现了显著高于对照组的情况(图 1)。用 SPSS10.0 统计软件对处理组藻与对照组每天的藻细胞密度的差异做两个相关样本的非参数检验,检验结果为:贫营养处理组( $P=0.005<0.01$ )、限氮处理组( $P=0.005<0.01$ )、限磷处理组( $P=0.007<0.01$ )、限氮加限磷处理组( $P=0.017<0.05$ )。证实了 4 个处理组与对照组均有显著差异。到了对数生长期末,4 个处理组和对照组的细胞密度趋于接近,这一方面显示了环境容量的限制作用,同时也表明藻类受胁迫后的超补偿作用具有阶段性。

### 2.2 生长参数的变化

从图 2 可以看出,在恢复营养培养的前期(第 1~5 天),各处理组的平均藻细胞相对生长率明显高于对照组,第 5 天后,各处理组的平均藻细胞相对生长率明显低于对照组,表现出较强的超补偿能力(图 2)。作者曾研究蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)在经历黑暗胁迫后在短期内发生产量及生长速率的超补偿现象<sup>[10]</sup>,Manodharan 等<sup>[15]</sup>将赤潮

藻 *Prorocentrum minimum* 在完全黑暗条件下培养后恢复光照,藻细胞立即快速生长,在初期细胞密度大于对照组,这与本研究的结果有相似的规律。随着培养时间的推移,各处理组与对照组的平均细胞相对生长率之间的差异逐渐减小,到了培养后期,相对生长率趋于一致。

各处理的细胞数净增率也表现出同样的变化趋势,在恢复营养的初期(第 1~5 天)较高,达到 21.1%~121.1%,第 2 天时最高,达到 68.2%~121.1%,之后随着培养时间的推移,净增率逐渐减小,到了培养后期甚至变为负值(表 1)。

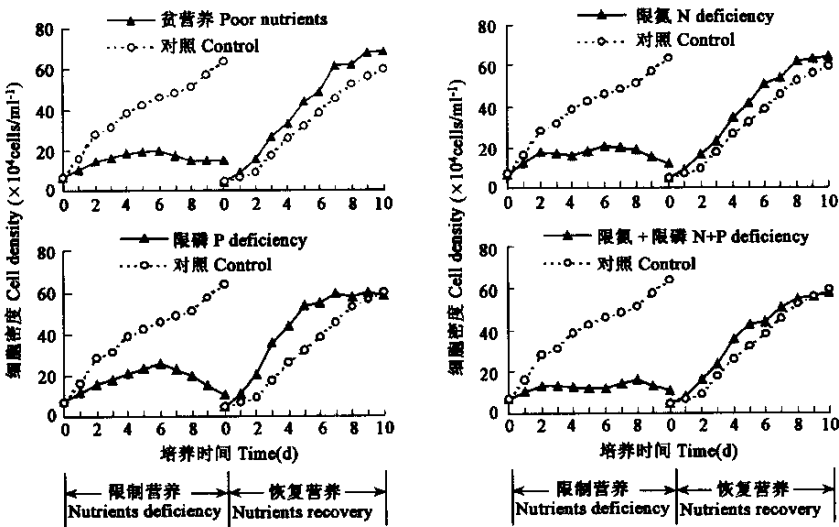


图 1 四列藻在限制营养下和恢复营养后的生长曲线

Fig. 1 Growth curves of *Tetraselmis tetrethele* under nutrients deficiency and after nutrients recovery

在藻类解除胁迫恢复营养的初期阶段(第 1~5 天),限磷处理组的平均细胞相对生长率和细胞数净增率在 4 个处理中都是最高的(图 2,表 1),而除磷限制以外的其它 3 个处理之间,从恢复营养的第 2 天开始,它们的细胞相对生长率几乎无明显差异。这表明磷限制胁迫被解除后可以发生较强的超补偿作用,而其它营养限制胁迫处理的超补偿能力相对较低,可能是由于氮限制胁迫或氮磷双重限制胁迫对藻类造成的非补偿性损害程度要大于单纯的磷限制胁迫。氮限制胁迫与磷限制胁迫对微藻细胞的生理机能影响不一定相同,但其机理有待进一步研究。

2.3 叶绿素 a 含量的变化

通过测定解除胁迫恢复阶段四列藻的叶绿素 a 含量表明,在恢复营养阶段的前期(第 1~6 天),4 个营养限制处理组的叶绿素 a 含量都较明显高于对照组(图 3)。其中,超补偿能力较强的限磷处理组,其叶绿素 a 的相对增加量较大,而超补偿能力相对较弱的其它 3 个处理组,相对增加量较小。随着恢复培养时间的推移,各处理组与对照组叶绿素 a 含量的差异逐渐减小,而在生长后期,处理组与对照组之间无明显差异。

表 1 四列藻在恢复营养后的细胞数净增率(%)

Table 1 Rates of net cells increase of <i>Tetraselmis tetrethele</i> after nutriests recovery				
培养时间 Culture time (d)	处理 Treatment			
	贫营养 Poor nutrients	限氮 N deficiency	限磷 P deficiency	限氮+限磷 N+P deficiency
1	38.6	23.8	63.7	21.1
2	68.2	76.4	121.1	76.5
3	52.5	28.4	101.1	33.7
4	27.3	32.8	66.2	37.1
5	35.9	29.5	66.9	32.3
6	26.0	32.4	41.8	14.9
7	34.6	18.2	29.9	11.2
8	18.2	18.4	9.4	4.5
9	21.2	13.1	6.6	—0.4
10	14.6	7.7	—2.9	—2.9

对叶绿素 a 增加量与细胞数的增加量做相关分析,结果为:贫营养处理组( $R^2=0.956, P<0.01$ )、限氮处理组( $R^2=0.928, P<0.01$ )、限磷处理组( $R^2=0.992, P<0.01$ )、限氮加限磷处理组( $R^2=0.955, P<0.01$ )。显示出叶绿素 a 含量的增加量与细胞数的增加量之间呈显著线性相关,这说明在培养的前期各处理组叶绿素 a 含量的增高是由于各处理组藻细胞在恢复营养后,生长加快,细胞数增多的结果。

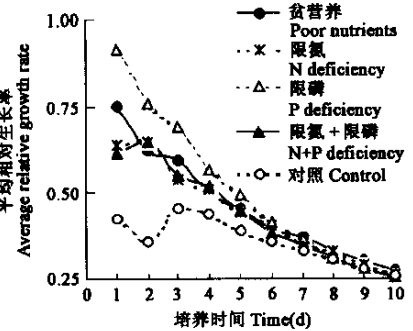


图2 四列藻在恢复营养后的平均相对生长率

Fig. 2 Average relative growth rates of *Tetraselmis tetrethele* after nutrients recovery

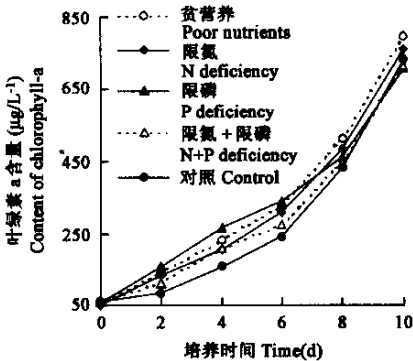


图3 四列藻在恢复营养后的叶绿素 a 含量

Fig. 3 Content of chlorophyll-a in *Tetraselmis tetrethele* after nutrients recovery

2.4 生物量的变化

通过四列藻在恢复营养阶段各处理和对照的生物量得知,虽然各处理组和对照组在恢复营养阶段的细胞起始接种密度相同,但4个营养限制处理组的生物量(6.7~8.6μg/ml)均小于对照组(9.7μg/ml)(表2)。这说明四列藻在营养限制胁迫阶段,不仅细胞数量受到显著影响,而且也导致细胞生物量的减小。在恢复营养后的培养过程中,各处理组的细胞生物量比对照组明显增高,生物量净增率在第2天达到最高(21.8%~95.3%),这说明在恢复培养的初期,四列藻表现出较强的超补偿生长能力。在恢复营养的第6~8天,细胞生物量净增量达到最大(12.6~46.8μg/ml)。到恢复营养第10天,贫营养和磷限制两处理的生物量净增率及净增量仍然明显高于对照组,说明四列藻在贫营养和磷限制胁迫后能够发生较强的超补偿作用。

表2 四列藻在恢复营养后的生物量、生物量净增量和生物量净增率

Table 2 Biomass, net biomass increase and rate of net biomass increase of <i>Tetraselmis tetrethele</i> after nutrients recovery							
指标	处理	培养时间 Culture time(d)					
Index	Treatment	0	2	4	6	8	10
生物量 Biomass (μg/ml)	对照 Control	9.7	20.0	56.1	79.6	109.2	123.8
	贫营养 Poor nutrients	8.5	29.3	62.4	107.9	138.8	152.6
	限氮 N deficiency	6.7	24.3	64.3	94.3	115.7	119.3
	限磷 P deficiency	8.6	39.0	82.3	126.4	133.9	134.6
	限氮+限磷 N+P deficiency	8.2	29.7	64.8	92.1	115.0	121.1
生物量净增量 Net biomass increase (μg/ml)	对照 Control	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	贫营养 Poor nutrients	-1.2	9.4	6.3	28.3	29.6	28.9
	限氮 N deficiency	-3.0	4.4	8.2	14.7	6.5	-4.5
	限磷 P deficiency	-1.1	19.0	26.2	46.8	24.7	10.9
	限氮+限磷 N+P deficiency	-15	9.7	8.7	12.6	5.8	-2.7
生物量净增率 Rate of net biomass increase (%)	对照 Control	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	贫营养 Poor nutrients	-12.6	47.1	11.3	35.6	27.1	23.3
	限氮 N deficiency	-30.9	21.8	14.6	18.5	6.0	-3.6
	限磷 P deficiency	-11.7	95.3	46.8	58.9	22.6	8.8
	限氮+限磷 N+P deficiency	-15.7	48.8	15.6	15.8	5.3	-2.1

2.5 细胞内蛋白质、糖及蛋白质/糖比值的变化

营养限制胁迫 10d 后,所有处理组的蛋白质含量(17.4~46.8 pg/cell)都低于对照组(63.6 pg/cell),其中限磷组细胞内蛋白质含量(46.8 pg/cell)在各处理组中相对较高;所有处理组藻细胞内糖含量(7.9~14.5 pg/cell)都低于对照组(17.4 pg/cell),其中限氮组的糖含量(14.5 pg/cell)在各处理组中相对较高;限磷处理组的蛋白质/糖(P/C)比值(5.9)高于对照组(3.7),而其它 3 个处理组(2.0~3.2)都低于对照组。在解除胁迫并恢复营养培养的第 10 天,各处理组的蛋白质、糖含量和 P/C 比值都与对照组无显著差别(表 3)。

表 3 四列藻在不同试验阶段细胞内蛋白质、糖的含量和蛋白质/糖的比值  
Table 3 Content of intracellular protein, carbohydrate and ratio of protein to carbohydrate of *Tetraselmis tetrahele* during different experiment stages

指标 Index	阶段 Stage	处理 Treatment				
		对照 Control	贫营养 Poor nutiets	限氮 N deficiency	限磷 P deficiency	限氮+限磷 N+P deficiency
蛋白质含量 Content of protein (pg/cell)	胁迫前 0d <sup>①</sup>	60.8	59.7	57.4	59.1	56.9
	胁迫 10d <sup>②</sup>	63.6	17.4	29.5	46.8	34.6
	恢复 10d <sup>③</sup>	56.8	62.6	59.1	586	57.3
糖含量 Content of carbohydrate (pg/cell)	胁迫前 0d <sup>①</sup>	16.3	15.2	14.6	15.1	16.2
	胁迫 10d <sup>②</sup>	17.4	8.1	14.5	7.9	10.8
	恢复 10d <sup>③</sup>	15.6	15.8	13.4	16.8	15.6
蛋白质/糖 Ratio of protein to carbohydrate	胁迫前 0d <sup>①</sup>	3.7	3.9	3.9	3.9	3.5
	胁迫 10d <sup>②</sup>	3.7	2.1	2.0	5.9	3.2
	恢复 10d <sup>③</sup>	3.6	4.0	4.4	3.5	3.7

①Before stress;②After ten days growth under stress of nutrients deficiency;③After ten days recovery growth

氮磷营养量不足或者氮磷比例不协调,均会限制微藻细胞的繁殖和生长过程<sup>[16]</sup>,然而,一般认为细胞合成蛋白质需要更多的氮元素,磷元素缺乏不利于微藻的光合作用。本研究中的限磷组表现有相对较高的蛋白质含量,限氮组具有相对较高的细胞糖含量,都是符合上述规律的,这与文献<sup>[17,18]</sup>中所报导的结果一致。P/C 比值直接反映了藻细胞内生理活动的变化和物质转化能力,限磷组氮充足,细胞蛋白质合成正常,而磷的限制造成细胞糖合成量减少,所以限磷组的 P/C 比值最高,甚至高于对照组。

恢复营养培养的第 10 天,各处理组的蛋白质、糖和 P/C 比值等指标与对照组相比差别不大,说明四列藻在遭受营养限制胁迫后的生长状态和生理机能可以恢复补偿,10d 的营养限制胁迫不足以对四列藻细胞的生理机能造成不可恢复性的影响。

2.6 藻类超补偿生长与赤潮发生的关系

目前,国内外有关赤潮形成机理、赤潮生物与自然环境及水体富营养化的关系等方面的研究虽然取得了很大进展,但赤潮的发生毕竟是一个非常复杂的过程,很多现象和疑问至今尚无令人信服的解释。而且,以往的研究更多考虑的是诱发赤潮的外部因素,例如氮、磷、铁、锰等营养物质的需求量和满足量,水平或垂直水团运动、温度、风力风向、有效光辐射等水文气候条件,外来有机物质和无机元素的输入通量,上升流携带的金属离子、赤潮生物孢囊存在的沉积层状况,菌藻共生关系、赤潮生物的捕食者种群密度等,都会直接或间接地影响赤潮的发生<sup>[19]</sup>。本研究四列藻发生超补偿生长现象的事实初步表明,藻类在生存过程中经受适当的逆境胁迫(或环境压力锻炼),不仅对其生长发育不造成危害,而且很可能对其细胞的更快繁殖和生长产生诱导或激发作用。由此联想,我国沿海往往在春夏之交更容易多发赤潮,而且许多赤潮事件又易发生在持续多云或连续阴雨天气之后。如果赤潮藻类在受到低温或弱光胁迫后能够发生超补偿作用现象,那么,上述冬春季节的低温、持续多云或连续阴雨天气等很可能构成赤潮藻类的阶段性胁迫条件,一旦这些胁迫消失,赤潮藻类就会立即表现出超补偿生长性能,促使赤潮迅速发生。



### 3 结论

- 3.1 试验四列藻在经受连续 10d 的贫营养、氮限制、磷限制和氮磷共同限制等 4 种胁迫处理后,它们的细胞密度、生物量、叶绿素 a 含量等指标均显著 ( $P < 0.05$ ) 高于对照组,表明四列藻经氮磷营养限制胁迫后均能够发生超补偿生长现象,而且,磷限制胁迫的超补偿作用效果最为显著。
- 3.2 四列藻的超补偿生长过程主要发生在解除胁迫并恢复营养的前期阶段(1~5d),这时各处理的细胞密度净增量和生物量净增量分别比对照提高了 68.2%~121.1% 和 21.8%~95.3%。随着恢复培养时间的推移,处理组与对照组之间各生长参数的差异逐渐减小,直到趋于一致。
- 3.3 四列藻在营养限制胁迫处理后,细胞内蛋白质和糖含量都显著低于对照组,蛋白质/糖的比值发生了变化,但是当进入恢复培养阶段后,它们的值都逐渐恢复至胁迫处理以前的水平。
- 3.4 根据微藻的超补偿作用过程与赤潮发生过程存在着相似性的特点推断,海洋或淡水微藻的超补偿生长作用可能是助长赤潮或藻华暴发的生物因素之一。

### References:

- [1] Chen Z W, Hou X Z, Zhao Z G. Advance in studies on compensatory growth ability of ruminant livestock. *Herbivore of China*, 1999, **1**(5):35~38.
- [2] Wu L X, Dong S L. Advance in studies on compensatory growth of aquatic animals after starvation or under nutrition. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(6):943~946.
- [3] Wang Y N, Zhang Z R, Zheng S M. Compensatory growth of cyprinoid and effect on amylase. *Reservoir Fisheries*, 2001, **21**(5):6~7.
- [4] Kim M K and Lovell R T. Effect of restricted feeding regimens on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus Punctatus* in ponds. *Aquaculture*, 1995, **135**:285~293.
- [5] Hayward R S, Noltie D B and Wang N. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. *Trans. Am. Fish Soc.*, 1997, **126**:316~322.
- [6] Zhang R, Du G Z. Redundance and compensation of grazed grassland communities. *Acta Prata Culture Sinica*, 1998, **7**(4):13~19.
- [7] An Y, Li B, Yang C, et al. Plant compensatory growth and grassland sustainable use. *Grassland of China*, 2001, **23**(6):1~5.
- [8] Sadras V O. Compensatory growth in cotton after loss of reproductive organs. *Field Crops Res.*, 1995, **40**:1~49.
- [9] Tuomi J, Nilsson P and Astrom M. Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivore. *J. Ecol.*, 1994, **75**(5):1429~1436.
- [10] Liu N N, Duan S S. Overcompensation in *Chlorella pyrenoidosa* (Chlorococaceae) under light stress. *Ecologic Science*, 2002, **21**(1):53~54.
- [11] Zhao S F, Liu D C, Qiu H M. The influence of plant growth regulators on the growth of *Pavlova viridis*. *Journal of Zhanjiang Ocean University*, 1999, **19**(4):21~25.
- [12] Shan Z G, Wu Y S. Growth of *Anabaenopsis* sp. and its main nutrient components. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1994, **5**(2):172~176.
- [13] Jin X C, Tu Q Y. *Investigation criterion of lake eutrophication*. Beijing: Chinese Environmental Science Press, 1990. 17.
- [14] Zhang Z L. *Guidance of phytophysiology experiment*. Beijing: Higher Education Press, 1992. 160~185.
- [15] Manoharan K, Lee T K, Cha J M, et al. Acclimation of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) to prolonged darkness by use of an alternative carbon from triacylglycerides and galactolipids. *J. Phycol.*, 1999, **35**:287~292.
- [16] Rhee G Y. Effects of N:P atomic ratios and nitrate deficiency on algal growth, cell composition and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.*, 1978, **23**:10~25.
- [17] Zhou 万方数据 M, Huang X D. Effect of environmental factors on content of carbohydrate, amino acid and protein in *Skeletonema costatum*. *Ocean Technology*, 1998, **17**(3):66~69.

[18] Joh T A, *et al.* Iron-mediated changes in the growth of Lake Erie phytoplankton and axenic algae cultures. *J. Phycol.*, 1986,**22**:109~117.

[19] Zhou Z C, Ma Z Q, Xue K, *et al.* Study on the red tides cause by *Noctiluca scientillans* and *Ceratium furca* in Liaodong Wan Bay. *Fisheries Science*, 2002,**21**(2):9~12.

参考文献:

[1] 陈志伟, 侯先志, 赵志恭. 反刍家畜补偿生长能力的研究进展. *中国草食动物*, 1999,**1**(5):35~38.

[2] 吴立新, 董双林. 水产动物继饥饿或营养不足后的补偿生长研究进展. *应用生态学报*, 2000,**11**(6):943~946.

[3] 王燕妮, 张志蓉, 郑曙明. 鲤鱼的补偿生长及饥饿对淀粉酶的影响. *水利渔业*, 2001,**21**(5):6~7.

[6] 张荣, 杜国祯. 放牧草地群落的冗余与补偿. *草业学报*, 1998,**7**(4):13~19.

[7] 安渊, 李博, 杨持, 等. 植物补偿性生长与草地可持续利用研究. *中国草地*, 2001,**23**(6):1~5.

[10] 刘宁宁, 段舜山. 蛋白核小球藻在光胁迫下的超补偿现象. *生态科学*, 2002,**21**(1):53~54.

[11] 赵素芬, 刘东超, 丘慧明. 植物生长调节剂对绿色巴夫藻生长的影响. *湛江海洋大学学报*, 1999,**19**(4):21~25.

[12] 单振光, 吴玉树. 项圈藻的生长及其主要营养成分的研究. *应用生态学报*, 1994,**5**(2):172~176.

[13] 金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范. 北京: 中国环境科学出版社, 1990. 17.

[14] 张志良. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1992. 160~162.

[17] 周慈由, 陈慈美, 黄晓丹. 环境因子对中肋骨条藻碳水化合物、氨基酸和蛋白质含量的影响. *海洋技术*, 1998, **17**(3): 66~69.

[19] 周遵春, 马志强, 薛克, 等. 对辽东湾夜光藻赤潮和叉状角藻赤潮成因的初步研究. *水产科学*, 2002, **21**(2):9~12.