

# 水杨酸诱导对斜生栅藻生长及油脂积累的影响

游宏坤,张晶,路闯,王国英,余丽,时红,端允

(太原理工大学环境科学与工程学院,太原 030024)

**摘要:**为缓解化石能源压力,提高生物质能源的使用率,以空气中CO<sub>2</sub>作为自养培养斜生栅藻的碳源,添加植物激素水杨酸(SA)诱导斜生栅藻,研究斜生栅藻细胞密度、叶绿素a含量、油脂含量及产率等的变化情况,探讨在SA诱导下斜生栅藻的产脂机制。结果表明:培养16 d,SA对斜生栅藻生长及油脂积累表现出显著促进效果,当SA质量浓度为20 mg/L时,细胞密度最大,为(1.89 ± 0.06) g/L,较对照组提高了34.47%;在实验范围内(SA质量浓度0~40 mg/L),油脂产率与SA质量浓度呈线性正相关;油脂含量及产率均在SA质量浓度为40 mg/L时达到最大,分别为(48.49 ± 7.47)%和(22.35 ± 3.77) mg/(L·d),较对照组分别提高了72.85%和1.43倍;SA对斜生栅藻细胞官能团中的酯基、羧基、磷酸基团等产生了影响;同时,在SA诱导下斜生栅藻的油脂代谢途径与叶绿素、酶、抗逆性等因素有关。综上,SA既提高了斜生栅藻的生物量,又促进了其光合作用和储能物质转化,提高了油脂产率。

**关键词:**水杨酸;斜生栅藻;叶绿素a;油脂;官能团

中图分类号:TK6;Q939.9

文献标识码:A

文章编号:1003-7969(2023)05-0085-07

## Effects of salicylic acid induction on growth and lipid accumulation of *Scenedesmus obliquus*

YOU Hongkun, ZHANG Jing, LU Chuang, WANG Guoying,  
YU Li, SHI Hong, DUAN Yun

(Faculty of Environmental Science and Engineering, Taiyuan University of  
Technology, Taiyuan 030024, China)

**Abstract:** In order to alleviate the pressure of fossil energy, and improve the utilization rate of biomass energy, *Scenedesmus obliquus* (*S. obliquus*) was autotrophic cultivated by using CO<sub>2</sub> in the air as the carbon source and adding the phytohormone salicylic acid (SA). The changes of cell density, chlorophyll a content, lipid content and productivity, and the mechanism of lipid production of *S. obliquus* were investigated. The results showed that SA had a significant effect on promoting the growth and lipid accumulation of *S. obliquus* after 16 d of culture. When the SA mass concentration was 20 mg/L, the cell density reached a maximum of (1.89 ± 0.06) g/L, which was 34.47% higher than that of the control group. In the experimental mass concentration range (0 - 40 mg/L), the productivity of lipid was positively correlated with the mass concentration of SA. The lipid content and productivity reached the maximum at 40 mg/L with (48.49 ± 7.47)% and (22.35 ± 3.77) mg/(L·d) respectively, which were 72.85% and 1.43 times higher than that of the control group. SA had effects on ester group, carboxyl group,

phosphate group, etc. in the functional groups of *S. obliquus* cells. At the same time, the lipid metabolism pathway of *S. obliquus* induced by SA was related to chlorophyll, enzymes, stress resistance and other factors. In conclusion, SA can increase the biomass of *S. obliquus*, promote the photosynthesis and energy storage material

收稿日期:2022-03-05;修回日期:2023-01-25

基金项目:国家自然科学基金项目(52170045);山西省自然科学基金(201901D211029)

作者简介:游宏坤(1996),男,硕士研究生,研究方向为微藻资源化(E-mail)13016407858@163.com。

通信作者:端允,副教授,硕士生导师(E-mail)duanyun@tyut.edu.cn。

conversion of *S. obliquus*, and improve the lipid productivity.

**Key words:** salicylic acid; *Scenedesmus obliquus*; chlorophyll a; lipid; functional group

微藻生物质能源具有清洁、可再生、原料来源广泛等优势<sup>[1]</sup>。开发利用微藻生物质能源不仅有助于缓解日益枯竭的化石燃料给全球经济发展带来的能源危机,还可以减少温室气体 CO<sub>2</sub> 的排放<sup>[2]</sup>。微藻作为第三代生物质能源的燃料,光合效率高,出油率高,能够固定 CO<sub>2</sub>,可协同处理废水<sup>[3]</sup>,具有良好的经济效益和生态效益。

水杨酸(Salicylic acid, SA)是植物体内源激素之一,参与调节植物细胞生长、光合作用、固氮和衰老等生理过程<sup>[4]</sup>,同时可诱导植物对非生物胁迫(低温、盐度和重金属等)产生抗性<sup>[5]</sup>,保护植物体免受外界环境干扰。此外,SA也可以通过调整氮代谢、氨基酸代谢、糖酵解、磷酸戊糖途径和脂肪酸代谢等相关酶的转录,促进碳水化合物和蛋白质降解,使碳流更多地分配到脂肪酸合成途径,从而促进微藻脂质积累<sup>[6-7]</sup>。

有学者已将植物激素吲哚-3-乙酸(IAA)、赤霉素(GA)等应用于微藻生长及脂质积累中。例如:罗川等<sup>[8]</sup>对小球藻施加 IAA,油脂产率较对照提高 74.99%;Yu 等<sup>[9]</sup>对 *Aurantiochytrium* sp. YLH70 施加 GA,其生物量、脂质产量分别提高了 14.4% 和 43.6%。而 SA 多用于提高微藻对各种非生物胁迫的耐受性、自身抗性等方面<sup>[10]</sup>。例如:陈文笔等<sup>[11]</sup>研究发现,外源 SA 能够促进低温胁迫下微拟球藻的生长;冯汉青等<sup>[12]</sup>研究发现,SA 的施加能够有效缓解 Cu 胁迫对当归幼苗叶绿素合成以及光化学产生的不良影响。目前,关于 SA 的添加对藻类油脂产生情况的影响研究较少。

本文研究了外源 SA 对斜生栅藻生长和油脂积累的影响,并探究了 SA 质量浓度与油脂产量的关系,讨论了 SA 影响斜生栅藻油脂积累的机制,以期为提高微藻油脂产率,降低大规模培养的成本提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*, FACHB-12)(于 BG11 培养基中保存),中国科学院武汉水生生物研究所淡水藻种库;SA(优级纯),天津市光复科技发展有限公司;其他所用试剂均为分析纯。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 微藻培养

以空气中的 CO<sub>2</sub> 为碳源自养培养斜生栅藻。向 250 mL 锥形瓶中加入 BG11 培养基,调节 pH 约为 7.0,灭菌(121℃,20 min)后冷却至室温,接种 10%~15% 的斜生栅藻,再加入 SA 并调整其质量浓度分别为 5、10、20、40 mg/L,以不添加 SA 作为对照组。在恒温培养箱中静置培养,光照强度约为 3 000 lx,温度为 25℃,光照和黑暗各 12 h,恒温摇床(150 r/min, 15 min)每日摇 2~3 次,设置 3 个平行组。

#### 1.2.2 细胞密度的测定

采用光密度法<sup>[13]</sup>测定细胞密度。分别测定培养过程中斜生栅藻培养液在 750、680 nm 波长下的吸光度,根据公式(1)计算斜生栅藻的细胞密度,根据公式(2)计算其比生长速率。

$$C = [-4.2 \times (A_{680} - A_{750}) / A_{680} + 1.4] \times A_{680} \quad (1)$$

式中: $C$  为细胞密度, g/L;  $A$  为吸光度。

$$\mu = (\ln C_t - \ln C_{t_0}) / \Delta t \quad (2)$$

式中: $\mu$  为比生长速率, d<sup>-1</sup>;  $C_t$ 、 $C_{t_0}$  为第  $t$  天和初始细胞密度, g/L;  $\Delta t$  为  $t$  与  $t_0$  之间的时间差, d。

#### 1.2.3 干质量的测定

取斜生栅藻藻液,经 0.45 μm 滤膜抽滤,洗涤,于 80℃ 下烘干至恒重。根据公式(3)计算干质量。

$$W_D = (m_2 - m_1) / V \quad (3)$$

式中: $W_D$  为干质量, g/L;  $m_1$  为干燥的滤膜质量, g;  $m_2$  为烘干后的斜生栅藻与滤膜质量, g;  $V$  为藻液体积, L。

#### 1.2.4 叶绿素 a 含量的测定

按照《水和废水监测分析方法(第四版)》测定叶绿素 a 含量。取一定量斜生栅藻藻液,用醋酸纤维滤膜抽滤,洗涤后转移到离心管中,加入体积分数 90% 的丙酮,振荡 1 min,在冰浴条件下超声破碎 1 min,置于 4℃ 冰箱,暗处萃取 24 h,期间多次振荡。萃取完毕后在 8 000 r/min 下离心 10 min,取上清液,测定其吸光度,根据公式(4)计算叶绿素 a 的含量。

$$\rho = [11.64 \times (A_{663} - A_{750}) - 2.16 \times (A_{645} - A_{750}) + 0.10 \times (A_{630} - A_{750})] \times V_1 / (V \times \delta \times 1000) \quad (4)$$

式中: $\rho$  为叶绿素 a 含量, mg/L;  $A$  为吸光度;  $V_1$

为提取液定容体积, mL;  $V$  为取样体积, L;  $\delta$  为比色皿光程, cm。

### 1.2.5 油脂含量及产率的测定

斜生栅藻油脂含量测定采用改进的 Bligh - Dyer 方法<sup>[14]</sup>。斜生栅藻油脂含量按公式(5)计算, 油脂产率按公式(6)计算。

$$C_1 = m/m_c \times 100\% \quad (5)$$

$$P_1 = (C_1 \times W_D) \times 1000/T \quad (6)$$

式中:  $C_1$  为油脂含量;  $P_1$  为油脂产率, mg/(L·d);  $m_c$  为干燥藻粉的质量, g;  $m$  为油脂质量, g;  $T$  为培养时间, d。

### 1.2.6 斜生栅藻细胞官能团的测定

取 1 mg 斜生栅藻干粉与 100 mg 干燥的溴化钾粉末(光谱纯)在玛瑙研钵中充分研磨混合, 装入模

具, 在压片机中压成透明薄片, 采用傅里叶红外光谱仪(FTIR)在 4 000 ~ 500  $\text{cm}^{-1}$  范围内进行全波长扫描, 检测斜生栅藻细胞官能团。

### 1.2.7 数据分析

使用 Origin 2019b、Excel 2019 和 SPSS 26 软件进行数据分析, 结果用“平均值  $\pm$  标准差”表示。使用单因素方差分析(ANOVA)进行统计分析, 然后进行 LSD 事后检验, 当  $p < 0.05$  时, 差异被认为具有统计学意义。

## 2 结果与分析

### 2.1 SA 对斜生栅藻生长情况的影响

#### 2.1.1 SA 对细胞密度和比生长速率的影响(见图 1)

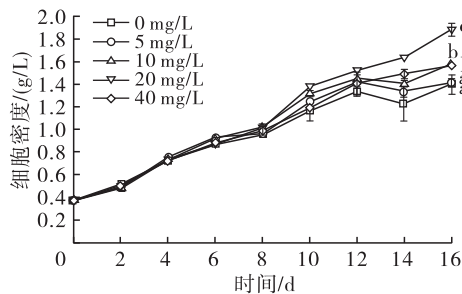
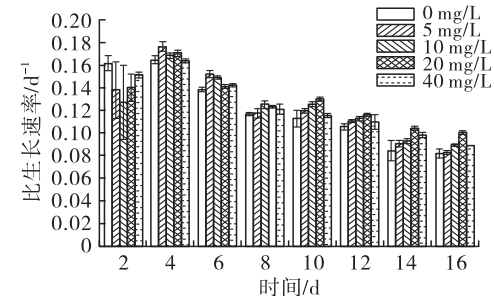


图 1 不同质量浓度 SA 对斜生栅藻细胞密度和比生长速率的影响

由图 1 可知: 前 4 d 各组细胞密度没有明显的差异, 可能是初始接种密度低且斜生栅藻处于延迟期, 营养物质丰富, 添加的 SA 对斜生栅藻暂时没有产生影响; 4 d 后各组细胞密度开始出现差异, SA 诱导组均高于对照组, 且随着 SA 质量浓度的增高, 细胞密度呈现先上升后下降的趋势; 12 d 后, 5、10 mg/L SA 诱导组及对照组中的斜生栅藻已处于稳定期, 而 20、40 mg/L SA 诱导组中斜生栅藻仍然在生长, 表明高浓度 SA 能够延长斜生栅藻的生长时间。培养 16 d, SA 质量浓度为 20 mg/L 时细胞密度达到最大值, 为  $(1.89 \pm 0.06)$  g/L, 相较于对照组提高了 34.47% ( $p < 0.05$ )。

朱尧<sup>[15]</sup>指出 SA 浓度过高会抑制微藻生长, 甚至造成微藻死亡。本研究中, 前 6 d, 40 mg/L SA 诱导组细胞密度处于较低水平, 说明高浓度的 SA 会对斜生栅藻生长产生抑制作用。10 d 后, 40 mg/L SA 诱导组对斜生栅藻生长的抑制作用解除, 微藻细胞密度显著高于对照组。可能是该条件下斜生栅藻前期增殖消耗了 SA, 使之浓度降低到促进斜生栅藻生长的浓度。陈文笔等<sup>[11]</sup>在研究低温条件下 SA 对微拟球藻的影响时发现, 25 mg/L SA 诱导组细胞密



度在第 2 天时低于 15 mg/L SA 诱导组, 继续培养 1 d 后反超 15 mg/L SA 诱导组, 并在实验结束时达到最大值, 与本研究结果一致。

由图 1 还可以看出, 斜生栅藻的比生长速率随培养时间延长呈现先增加后缓慢下降的趋势, 在第 4 天时达到最大值, 2 d 后 SA 诱导组比生长速率均高于对照组, 表明添加 SA 有利于斜生栅藻细胞分裂, 提高了生长速率。

综上, 添加 SA 有利于斜生栅藻生长, 且在 SA 质量浓度为 20 mg/L 时促进效果最佳。

#### 2.1.2 SA 对干质量的影响(见图 2)

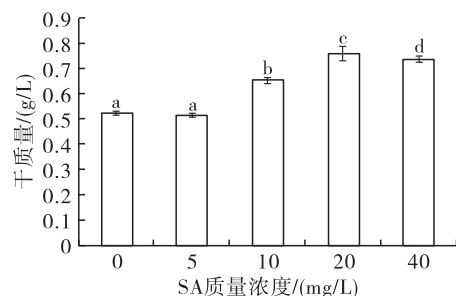


图 2 不同质量浓度 SA 对斜生栅藻干质量的影响

由图 2 可知, 随着 SA 质量浓度的增加, 斜生栅藻的干质量基本呈现先增加后降低的趋势, 其变化

趋势与细胞密度基本一致。当 SA 质量浓度在 10 mg/L 及以上时,SA 对斜生栅藻的干质量有明显的促进作用,20 mg/L SA 诱导组干质量最大,为 $(0.76 \pm 0.03)$  g/L,较对照组提高了 44.8% ( $p < 0.05$ )。微藻生长不仅需要氮、磷等营养物质,还需要消耗能量腺苷三磷酸(ATP),而 SA 能够增加藻细胞中的 ATP 水平<sup>[16]</sup>,从而获得较多的能量合成细胞,提高微藻干质量,促进油脂产率升高。

## 2.2 SA 对斜生栅藻叶绿素 a 含量的影响(见图 3)

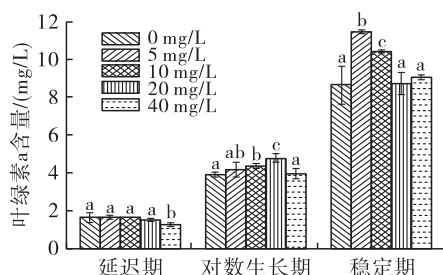


图 3 不同质量浓度 SA 对不同时期斜生栅藻叶绿素 a 含量的影响

由图 3 可知,SA 对于促进斜生栅藻叶绿素 a 的合成在延迟期时未表现出明显的优势,但在对数生长期和稳定期效果较为明显。在延迟期,SA 对叶绿素 a 含量的影响呈现出低浓度无效果、高浓度抑制的现象,原因可能是初期接种的藻浓度低,受环境影响较大,高浓度的 SA 抑制了斜生栅藻的增殖,导致叶绿素 a 合成受阻。在对数生长期,叶绿素 a 含量随着 SA 质量浓度的提高先增加后降低,在 20 mg/L 时达到最大值,为 $(4.80 \pm 0.23)$  mg/L,较对照组提高了 22.30% ( $p < 0.05$ )。这可能是因为 SA 提高了斜生栅藻光合作用中叶绿素 a 合成酶的活性<sup>[17]</sup>,同时提高了光合电子传递效率(ETR)及 PS II 调节性能量耗散的量子产量<sup>[18-19]</sup>,从而导致叶绿素 a 含量的增加。在稳定期,叶绿素 a 含量随着 SA 质量浓度的增加呈现下降趋势,在 SA 质量浓度为 5 mg/L 时,叶绿素 a 含量最大,为 $(11.51 \pm 0.05)$  mg/L,较对照组提高了 32.87% ( $p < 0.05$ ),10 mg/L SA 诱导组的叶绿素 a 含量显著高于对照组的( $p < 0.05$ ),而 20、40 mg/L SA 诱导组的叶绿素 a 含量与对照组无显著差异( $p > 0.05$ )。这可能是因为营养物质匮乏的稳定期,藻类在胁迫条件下利用其他色素沉着系统作为防御机制<sup>[20]</sup>,使叶绿素 a 的合成减少,碳水化合物和蛋白质代谢途径受到抑制,油脂合成途径增加<sup>[21]</sup>,促进碳流向油脂方向转化,积累脂质,且 SA 浓度越高,这种作用更显著。王珊等<sup>[22]</sup>研究亦

发现,在缺镁胁迫条件下,普通小球藻的叶绿素 a、叶绿素 b 含量分别降低了 27.52%、28.07%,而总油脂含量增加了 19.60%。

## 2.3 SA 对斜生栅藻油脂含量及产率的影响(见图 4 和图 5)

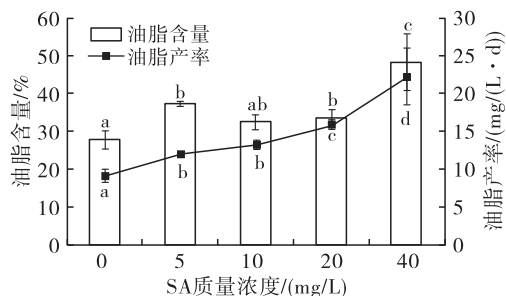


图 4 不同质量浓度 SA 对斜生栅藻油脂含量及产率的影响

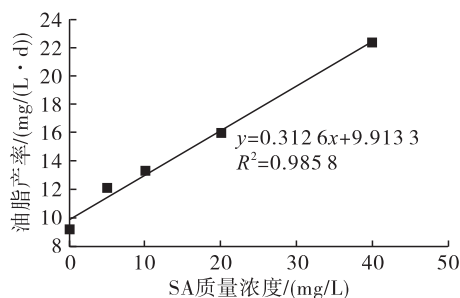


图 5 SA 质量浓度与油脂产率线性关系图

由图 4 可知,与对照组相比,添加 SA 对斜生栅藻的油脂含量均有一定程度的提升作用。其中:SA 质量浓度为 40 mg/L 时的提升效果最佳,油脂含量高达 $(48.49 \pm 7.47)$ %,较对照组 $(28.05 \pm 2.35)$ % 提升了 72.85% ( $p < 0.05$ );5~20 mg/L SA 诱导组对斜生栅藻油脂含量提升程度较低,较对照组提升 16.58%~33.71%。张诚鹏等<sup>[17]</sup>研究 SA 对三角褐指藻油脂含量的影响时,也得出了高浓度 SA 可显著提升油脂含量的结论。本研究中干质量较高的 20 mg/L SA 诱导组的油脂含量反而较 40 mg/L SA 诱导组的低,原因可能是斜生栅藻储存能量主要有两种形式,即淀粉等含碳物质和油脂,他们具有相同的前驱物质 3-磷酸甘油酸(3PGA)<sup>[23]</sup>,在受到外界因子的胁迫时,3PGA 直接合成更利于长期能量储存的油脂,而已合成的淀粉分解转化为油脂<sup>[24]</sup>,最终伴随着干质量的下降,油脂含量的上升。

由图 5 可知,随着 SA 质量浓度的提高,斜生栅藻的油脂产率不断升高。可能的原因:一方面是直接促进甘油三酯(TAG)的合成,调节斜生栅藻碳流再分配进而转化为油脂,如 Li 等<sup>[25]</sup>研究发现光诱导联合褪黑素(MT)可使 *Monoraphidium* sp. QLY-1 中的蛋白质和碳水化合物含量降低,脂质含量上升;另一方面是 SA 促进藻细胞生长和生物质大量累



积,在双重影响下使得斜生栅藻油脂产率大幅度增加。在本实验条件下,SA质量浓度与油脂产率有显著的正向线性关系,决定系数( $R^2$ )约为0.99。40 mg/L SA诱导组油脂产率最高,为 $(22.35 \pm 3.77)$  mg/(L·d),较对照组的 $(9.20 \pm 0.90)$  mg/(L·d)提高了1.43倍( $p < 0.05$ )。因此,为实现油脂产率最大化,选择SA质量浓度为40 mg/L。

#### 2.4 SA对斜生栅藻细胞官能团的影响(见图6)

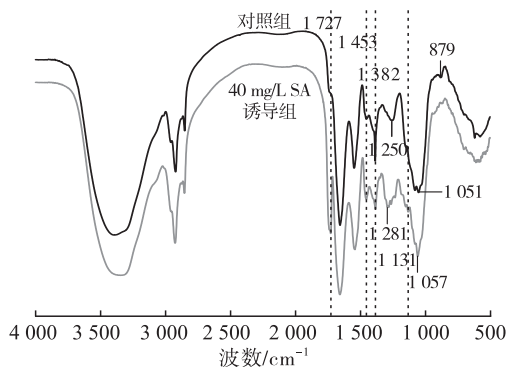


图6 40 mg/L SA诱导组与对照组斜生栅藻细胞的FTIR图

由图6可知:40 mg/L SA诱导组与对照组在 $2000 \sim 4000 \text{ cm}^{-1}$ 之间的峰基本保持一致;SA诱导组在 $1727 \text{ cm}^{-1}$ 处产生新的峰,为酯基C=O伸缩振动<sup>[26]</sup>;SA诱导组在 $1453 \text{ cm}^{-1}$ 处的峰归因于羧基的C=O伸缩振动<sup>[27]</sup>,较对照组峰变强; $1382 \text{ cm}^{-1}$ 处的峰为蛋白质的C—N伸缩振动<sup>[28]</sup>,与对照

组相比峰变弱,说明相关蛋白质受到影响含量变少;对照组 $1250 \text{ cm}^{-1}$ 处的峰由细胞壁上的磷酸基团引起的<sup>[29]</sup>,经SA诱导后移动至 $1281 \text{ cm}^{-1}$ ,表明细胞壁受到了SA的影响;SA诱导组在 $1131 \text{ cm}^{-1}$ 处出现的新峰是糖类物质的C—O伸缩振动;对照组 $1051 \text{ cm}^{-1}$ 处的小双峰为多糖和磷脂中的C—O和P—O/P=O伸缩振动<sup>[30]</sup>,SA诱导后转变为 $1057 \text{ cm}^{-1}$ 处的单尖峰,表明多糖的C—O消失,磷脂的P—O/P=O增强;对照组 $879 \text{ cm}^{-1}$ 处的峰为糖类物质环振动引起的<sup>[31]</sup>,经SA诱导后消失,表明有关糖类物质进行了转化。综上,SA诱导后细胞官能团(酯基、羧基、磷酸基团等)都发生了变化,糖类、蛋白质等物质峰的出现、减弱、消失和脂类物质峰的增加、加强都表明SA对斜生栅藻油脂含量提升具有积极作用。

#### 2.5 SA诱导斜生栅藻产脂机制分析

多数绿藻的储能物质是淀粉,在叶绿体中以淀粉粒形式存在,而在缺乏养分等逆境条件下会积累大量的油脂<sup>[32]</sup>。一方面,光合作用所固定的过量的碳进入磷酸己糖库,以淀粉形式储存在叶绿体内,为后续碳流向脂类转化奠定基础;另一方面,还可通过糖酵解途径(EMP)生成丙酮酸,经丙酮酸脱氢酶催化直接得到乙酰辅酶A<sup>[33]</sup>。SA影响斜生栅藻油脂合成的代谢机制如图7所示。

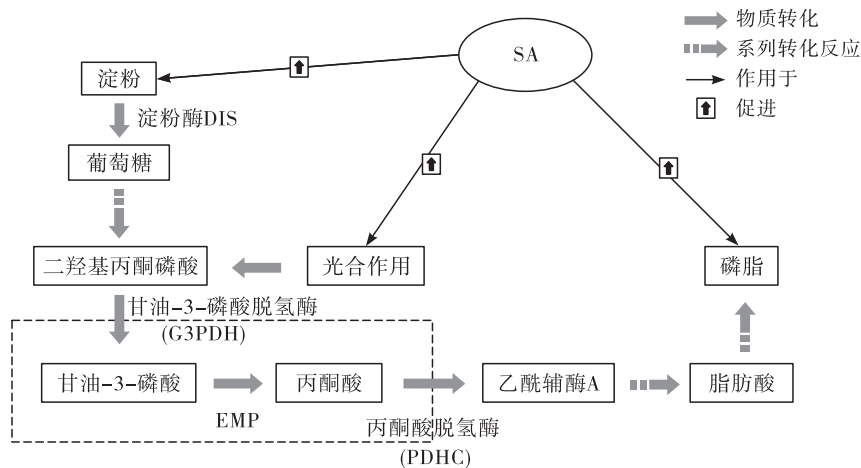


图7 SA诱导斜生栅藻细胞产脂机制[参考文献[34-37]整理]

由图7可知,在营养物质充足的情况下,SA提高了斜生栅藻中叶绿素的含量,进而促进光合作用,从而大量合成生物,积累了淀粉等储能物质,产生二羟基丙酮磷酸,在甘油-3-磷酸脱氢酶的作用下生成甘油-3-磷酸,经过卡尔文循环、糖酵解生成脂肪酸的前驱物质乙酰辅酶A,再经过一系列反应生

成脂肪酸。在稳定期营养物质缺乏的情况下,高浓度SA抑制叶绿素合成,碳水化合物和氮代谢途径受到抑制,反而增强了油脂合成途径,促进淀粉酶活性上升,淀粉降解为葡萄糖单体<sup>[37]</sup>,葡萄糖进入糖酵解途径生成乙酰辅酶A,进而促进脂肪酸合成。此外,SA的酸性和氧化性胁迫斜生栅藻,造成脂质

过氧化<sup>[36]</sup>,激发合成磷脂的能力以抵抗不利环境,进而提高自身的抗逆性,加速脂肪酸的正向合成。

### 3 结 论

适当添加 SA 可对斜生栅藻生长产生促进作用,细胞密度在培养 16 d、SA 质量浓度为 20 mg/L 时最高,为  $(1.89 \pm 0.06)$  g/L,较对照组提高了 34.47%。SA 对斜生栅藻产脂具有明显提升效果,SA 质量浓度为 40 mg/L 时,油脂含量及产率均达到最大,分别为  $(48.49 \pm 7.47)\%$ 、 $(22.35 \pm 3.77)$  mg/(L·d),较对照组分别提高了 72.85%、1.43 倍。在本实验范围内,油脂产率与 SA 质量浓度呈线性正相关。SA 诱导后,斜生栅藻细胞官能团酯基、羧基、磷酸基团发生了明显变化,糖类、蛋白质和脂类等物质峰的出现、消失、减弱、加强,都表明 SA 对油脂提升具有积极作用。在 SA 诱导下斜生栅藻油脂代谢途径与叶绿素、酶、抗逆性等因素有关。SA 能够促进叶绿素 a 的合成,增强光合作用,积累储能物质;SA 能调节淀粉酶活性,促进淀粉分解向油脂方向转化;SA 的酸性和氧化性胁迫斜生栅藻启动防御机制,提高自身抗性,避免脂质过氧化,通过多种途径实现脂质的合成。

### 参考文献:

- [1] 苏绮思,杨黎彬,周雪飞,等. 微藻生物质能源技术进展[J]. 区域治理,2019(37):54-56.
- [2] 姜进举,苗凤萍,冯大伟,等. 微藻生物柴油技术的研究现状及展望[J]. 中国生物工程杂志,2010,30(2):134-140.
- [3] MUHAMMAD G, ALAM M A, MOFIJUR M, et al. Modern developmental aspects in the field of economical harvesting and biodiesel production from microalgae biomass [J]. *Renew Sust Energ Rev*, 2021, 135: 1-18.
- [4] 花凯. 激素类物质对小球藻培养的影响研究[D]. 北京:北京化工大学,2015.
- [5] 项琦,姚长洪,谢成林,等. 植物激素调控微藻储能物质积累研究进展[J]. 生物加工过程,2020,18(1):52-59.
- [6] XU J, FAN X, LI X, et al. Effect of salicylic acid on fatty acid accumulation in *Phaeodactylum tricorutum* during stationary growth phase [J]. *J Appl Phycol*, 2017, 29(6): 2801-2810.
- [7] LEE J E, CHO Y U, KIM K H, et al. Distinctive metabolomic responses of *Chlamydomonas reinhardtii* to the chemical elicitation by methyl jasmonate and salicylic acid [J]. *Process Biochem*, 2016, 51(9): 1147-1154.
- [8] 罗川,任丽平,张智,等. 植物激素与底物浓度对小球藻生长及油脂积累的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2020,26(1):167-173.
- [9] YU X J, SUN J, SUN Y Q, et al. Metabolomics analysis of phytohormone gibberellin improving lipid and DHA accumulation in *Aurantiochytrium* sp. [J]. *Biochem Eng J*, 2016, 112: 258-268.
- [10] HAYAT Q, HAYAT S, IRFAN M, et al. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review [J]. *Environ Exp Bot*, 2010, 68(1): 14-25.
- [11] 陈文笔,张琳,徐继林,等. 外源水杨酸提高微拟球藻低温抗逆性的应用[J]. 农业生物技术学报,2017,25(2):240-249.
- [12] 冯汉青,张牡丹,陈永霞,等. Cu 胁迫下水杨酸对当归幼苗叶绿素含量和荧光特性影响的研究[J]. 西北师范大学学报(自然科学版),2019,55(1):83-88.
- [13] SUN H, KONG Q, GENG Z, et al. Enhancement of cell biomass and cell activity of astaxanthin - rich *Haematococcus pluvialis* [J]. *Bioresour Technol*, 2015, 186: 67-73.
- [14] 郭鑫. 基于污水处理的斜生栅藻生长及其固碳性能研究[D]. 太原:太原理工大学,2020.
- [15] 朱尧. 三种植物激素对三种微藻生理生化的影响[D]. 辽宁 大连:辽宁师范大学,2018.
- [16] TILLBERG J E. Effects of abscisic acid, salicylic acid and *trans* - cinnamic acid on phosphate uptake, ATP - level and oxygen evolution in *Scenedesmus* [J]. *Physiol Plant*, 1970, 23(3): 647-653.
- [17] 张诚鹏,朱尧,张仁璇,等. 水杨酸对两种海洋微藻生长及油脂积累的影响[J]. 生物加工过程,2018,16:42-46.
- [18] ROMUALD C, ANDRZEJ B, MARTA G, et al. Activity of salicylic acid on the growth and biochemism of *Chlorella vulgaris* Beijerinck [J]. *Acta Physiol Plant*, 2002, 24(1): 45-52.
- [19] FARIDUDDIN Q, HAYAT S, AHMAD A. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity, and seed yield in *Brassica juncea* [J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(2): 281-284.
- [20] SRIVASTAVA G, NISHCHAL, GOUD V V. Salinity induced lipid production in microalgae and cluster analysis (ICCB 16 - BR\_047) [J]. *Bioresour Technol*, 2017, 242: 244-252.
- [21] 冯佳,朱顺妮,许瑾,等. 氮胁迫下绿球藻 GIEC-38 光合固碳富集油脂机理研究[J]. 太阳能学报,2020,41(2):13-19.
- [22] 王珊,赵树欣,魏长龙,等. 缺镁胁迫对普通小球藻光合生理及油脂积累的影响[J]. 环境科学,2014,35(4):1462-1467.
- [23] LI T, GARGOURI M, FENG J, et al. Regulation of starch and lipid accumulation in a microalga *Chlorella sorokiniana* [J]. *Bioresour Technol*, 2015, 180: 250-257.