

铜绿微囊藻和四尾栅藻光合利用碳酸氢盐探讨*

支彦丽¹, 储昭升², 钟远^{1,3}, 李贺¹, 庄源益^{1**}

(1: 南开大学环境科学与工程学院 天津 300071)

(2: 中国环境科学研究院, 北京 100012)

(3: 天津城市建设学院, 天津 300084)

摘要: 为了探讨藻类光合过程对碳酸氢盐的利用, 研究不同 pH 值下铜绿微囊藻和四尾栅藻的净光合速率, 并着重研究这两株藻的碳酸氢盐摄取速率. 结果表明, 从弱酸性到弱碱性, 四尾栅藻的净光合速率都比铜绿微囊藻高. 由 pH 值超过 pH 转折点后的无机碳摄取速率计算得到的碳酸氢盐摄取速率对铜绿微囊藻和四尾栅藻分别为 142.14 和 314.08 $\mu\text{molDIC}/(\text{g}\cdot\text{h}, \text{FW})$, 故这两株藻都可利用碳酸氢盐作为碳源进行光合, 且均为强碳酸氢盐利用者; 但是, 四尾栅藻对碳酸氢盐的利用能力强于铜绿微囊藻. 另外, 与四尾栅藻相比, 铜绿微囊藻的碳酸氢盐摄取速率更易受抑制剂的抑制.

关键词: 铜绿微囊藻; 四尾栅藻; pH 值; 净光合速率; 碳酸氢盐摄取速率

Photosynthetic HCO_3^- utilization of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus quadricauda*

ZHI Yanli¹, CHU Zhaosheng², ZHONG Yuan^{1,3}, LI He¹ & ZHUANG Yuanyi¹

(1: College of Environmental Science and Engineering, Nankai University, Tianjin 300071, P.R.China)

(2: Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, P.R.China)

(3: Tianjin Urban Construction Institute, Tianjin 300084, P.R.China)

Abstract: In order to understand the HCO_3^- utilization in algal photosynthesis, net photosynthetic rate (NPS) under different pH values and photosynthetic bicarbonate uptake rate (PCU_{BC}) were investigated. The results indicated that the NPS of *Scenedesmus quadricauda* were all higher than that of *Microcystis aeruginosa* from weak acid to weak alkaline cultures. The PCU_{BC} , characterized as a parameter of bicarbonate utilization of alga and calculated as an average of photosynthetic carbonate uptake rate in pH range over pH turning point (pH_{TP}), were 142.14 and 314.08 $\mu\text{molDIC}/(\text{g}\cdot\text{h}, \text{FW})$, respectively, for *M. aeruginosa* and *S. quadricauda*, which displayed higher ability to utilize bicarbonate in photosynthesis of *S. quadricauda*. Addition of 0.8mmol/L of AZ (acetazolamide) caused 100% inhibition of PCU_{BC} for *M. aeruginosa*; PCU_{BC} decreased to 0 when 1.6mmol/L of AZ presented for *S. quadricauda*. Presence of 1.2 mmol/L DIDS (4,4'-diisothio cyanatostilbene-2,2'-disulfonic acid) inhibited PCU_{BC} by up to 56.10% and 39.74% for *M. aeruginosa* and *S. quadricauda*, respectively. These inhibiting results showed that *M. aeruginosa* was more sensitive to inhibitors than *S. quadricauda*, and suggested that bicarbonate can be used by these two algae in photosynthesis and that both algae tested are stronger bicarbonate users.

Keywords: *Microcystis aeruginosa*; *Scenedesmus quadricauda*; pH drift; net photosynthetic rate; HCO_3^- uptake rate

水生生态系统中, 浮游藻类的光合作用过程会使生境 pH 值和碱度升高^[1-2], 进而影响到水体中各种溶解态无机碳形式的平衡转化^[3]. 一般认为, 在低 CO_2 浓度或高 pH 的水体中, 蓝藻往往成为优势种, 而在相反的条件下, 绿藻和硅藻将占优势^[4]. 但另有研究发现, 一些蓝藻在低 pH 水体中也能成为优势种, 某

* 国家重点基础研究发展规划(973)项目(2002CB412301)资助. 2007-09-10 收稿; 2007-11-15 收修改稿. 支彦丽, 女, 1982 年生, 硕士研究生; E-mail: zhiyanli@mail.nankai.edu.cn.

** 通讯作者; E-mail: zhuangyuanyi@nankai.edu.cn.

些绿藻在高 pH 值或者低 CO₂ 水平下, 同样具有高的光合作用速率. 在弱碱性介质中, 藻类的光合效率将主要依赖于对 HCO₃⁻ 的利用, 甚至会出现碳限制现象. 因此, 研究淡水微藻对 HCO₃⁻ 的利用能力有实际意义.

常用 pH 漂移技术和光合产氧速率来研究藻类无机碳利用能力. 抑制剂包括 AZ(acetazolamide, 胞外碳酸酐酶抑制剂), EZ(ethoxzolamide)和 DIDS(4,4'-diisothio cyanatostilbene-2,2'-disulfonic acid, 一种阴离子交换抑制剂, 抑制 HCO₃⁻ 的转运进入细胞膜)也用于研究藻类无机碳利用途径. AZ 和 DIDS 能抑制一些藻类或水生植物光合利用外源 HCO₃⁻ 的能力, 阻止其光合过程 pH 值漂移^[5-7].

铜绿微囊藻和四尾栅藻是较常见的淡水藻类, 在大型浅水湖^[2,8-10]和城市小水体^[11-13]中出现. 对这两株藻的光合碳利用规律有零星报道. 早年, 研究者研究过四尾栅藻^[14]和铜绿微囊藻^[15]的光合无机碳摄取. 近来, 文献^[16]报道了 CO₂/pH 对四尾栅藻的生长和光合的影响. 目前未见有利用无机碳摄取速率—总碳浓度关系曲线或无机碳摄取速率与 pH 关系曲线上出现的第二个峰值来更好的描述藻类的碳酸氢盐利用特性的报道. 本文利用 pH 漂移试验数据, 试用表征碳酸氢盐利用的 PCU_{BC} 数值, 并以高 pH 值区域藻类净光合速率为佐证, 以及 AZ 和 DIDS 对 PCU_{BC} 和净光合速率的抑制作用强弱探讨这两株藻对碳酸氢盐的利用能力.

1 材料与方法

1.1 藻的培养和藻浓度确定

铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa* 469)由中国科学院水生生物研究所淡水藻种库提供. 四尾栅藻(*Scenedesmus quadricauda*)从新开湖湖水中分离而得. 将藻种接种入含有 BG11 培养基的三角瓶中, 置于 25℃ 恒温光照培养箱中培养, 平均光照强度 100 μmol/(m²·s), 光暗周期为 12:12h. 通过不断接种的方法使藻保持在对数生长期. 试验时使用对数生长期藻.

在光学显微镜物镜 400 倍下计数藻细胞数, 测量 10-30 个藻个体的体积, 得到藻的近似体积, 假设 1 μm³ 藻体的鲜湿重为 10⁻⁶ μg, 换算为鲜湿藻浓度, 用 g/L(FW)表示.

1.2 净光合速率测定

藻液经过离心(铜绿微囊藻 4500r/min, 4min; 斜生栅藻 3000r/min, 3min)后, 去上清液, 用新鲜培养基洗涤 2 次, 重新悬浮于碱度为 2.0mmol/L 的新鲜培养基中, 通氮气 3min 后装入测定瓶中, 加入不同 pH 值的缓冲液(由 MES, pH=4.5-7.5; Tris, pH=7.5-10 和 CAPS, pH=10.0-11.0 分区段调节), 缓冲浓度均为 15mmol/L. 在 25℃ 恒温, 平均光照强度 100 μmol/(m²·s)条件下用 Clark 型氧电极(Chlorolab2, 英国 Hansatech 公司)测定藻类光合速率, 由光合速率和藻生物量计算净光合速率(NPS, μmol/(g·h,FW)).

抑制剂 AZ (Sigma Co., St. Louis, 美国) 和 DIDS (Fluorochem Co., UK) 对净光合速率影响的实验过程和条件同净光合速率测定, 抑制剂在加入缓冲液前加入.

$$\text{抑制率} = (1 - NPS_1 / NPS_0) \times 100\%$$

其中, NPS₀ 为对照组的净光合速率, NPS₁ 为添加抑制剂组的净光合速率.

1.3 光合无机碳摄取速率测定

取适量处在对数生长期的藻液, 生物量控制在 1.0g/L 鲜重左右, 将其 pH 值调节到 6.4-7.3, 然后快速测定藻液的初始碱度, 加入适量已知浓度的 NaHCO₃ 溶液, 调节碱度为 2.0mmol/L. 在一系列 50mL 测定瓶中加入上述藻液, 并用塞子封闭. 其中三瓶封入 pH 电极(pHS-3C, 上海, 雷磁). 在 25℃ 恒温, 平均光照强度 100 μmol/(m²·s)条件下连续记录 pH 值, 直到 pH 值至少在 1h 内不再上升为止. 最后对测定瓶中的碳酸盐碱度、藻生物量进行测定. 在 pH 漂移试验过程中, 每隔 2h 随机选出 3 个平行样(未插电极的测定瓶), 迅速测定每个瓶内藻液的碱度、pH 值和藻细胞密度(生物量), 计算碱度.

根据斯塔姆和摩尔根^[3]的方法, 由碳酸盐碱度(Calk)和 pH 值计算 25℃ 时各个 pH 值对应的溶解无机碳(DIC)浓度:

$$[DIC] = (\text{Calk} + [\text{H}^+] - [\text{OH}^-]) / (\alpha_1 + 2\alpha_2)$$

$$\alpha_0 = 1 / \{1 + K_1 / [\text{H}^+] + K_1 K_2 / [\text{H}^+]^2\};$$

$$\alpha_1 = 1 / \{1 + [\text{H}^+] / K_1 + K_2 / [\text{H}^+]\};$$

$$\alpha_2 = 1 / \{1 + [\text{H}^+] / K_2 + [\text{H}^+]^2 / K_1 / K_2\}$$

$$[\text{CO}_2(\text{aq})] = \alpha_0[\text{DIC}]; [\text{HCO}_3^-] = \alpha_1[\text{DIC}]; [\text{CO}_3^{2-}] = \alpha_2[\text{DIC}]$$

其中, K_1 和 K_2 是 H_2CO_3 的第一和第二解离常数, 其数值通过培养液的离子强度进行修正.

试验过程中藻液中 DIC 浓度是随时间而下降的, 由 DIC 浓度的下降速率(运用 Origin 软件处理求得)和藻浓度计算藻类在光合作用中, 在 25°C 光合无机碳摄取速率(PCU , $\mu\text{molDIC}/(\text{g}\cdot\text{h}, \text{FW})$).

抑制剂 AZ 和 DIDS 对碳摄取速率影响的实验过程和条件同光合无机碳摄取速率测定.

$$\text{抑制率} = (1 - \text{PCU}_1 / \text{PCU}_0) \times 100\%$$

其中, PCU_0 为对照组的无机碳摄取速率, PCU_1 为加抑制剂组的无机碳摄取速率.

1.4 统计分析方法

对于 3 次以上的重复实验数据, 用 Origin 软件处理, 并用均值 \pm 标准差表示. 对抑制作用的显著与否, 用单因素分析(ANOVA)进行检验, $P < 0.05$.

2 结果

2.1 净光合速率

图 1 表明, 铜绿微囊藻和四尾栅藻的净光合速率(NPS)对 pH 值的响应大体上可以分为 3 个 pH 值区段. 在低 pH 值区间(4.5–7.0), 铜绿微囊藻的净光合速率随着 pH 值的升高而较大幅度升高, 在 pH 为 7.4–9.3 之间时达到最大值平台, 其值为 $408.01 \pm 3.30 \mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h}, \text{FW})(n=6)$; 随后随 pH 值升高而下降. 四尾栅藻的净光合速率在低 pH 值区间(4.4–6.5)具有较高的 NPS , pH 在 6.0 左右达到最大值 $815.78 \pm 23.24 \mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h}, \text{FW})(n=5)$, 在中/高 pH 段虽然随 pH 值升高而略有下降, 但是仍然保持高数量值. 由于在弱碱性和碱性介质中可被藻类利用的无机碳主要为碳酸氢盐, 而两株藻在这种介质中仍然有高的光合速率说明这两株藻有利用碳酸氢盐的能力; 两者中四尾栅藻的能力又比铜绿微囊藻大.

抑制剂 AZ 和 DIDS 对四尾栅藻和铜绿微囊藻净光合速率的影响如表 1 所示. AZ 对铜绿微囊藻净光合速率有抑制作用, 在 pH 值 9.3 时, 其净光合速率的抑制率随 AZ 浓度增加而增加; 而在 pH 7.4 时, 无显著性抑制作用. DIDS 对铜绿微囊藻的净光合速率有抑制作用. 对四尾栅藻, AZ 与 DIDS 的抑制作用均较弱.

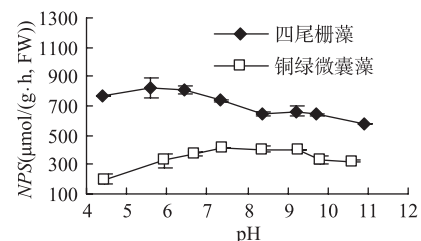


图 1 pH 值对两株藻净光合速率的影响
Fig.1 Effects of pH values on NPS of *S. quadricauda* and *M. aeruginosa*

表 1 AZ 和 DIDS 对两株藻 NPS 的抑制作用*

Tab.1 Inhibition on NPS of *S. quadricauda* and *M. aeruginosa* in different treatments

铜绿微囊藻					四尾栅藻				
处理	pH	抑制率(%)	ANOVA		处理	pH	抑制率(%)	ANOVA	
			F	P				F	P
AZ1.2	7.4	10.68 \pm 1.52	2.74	0.24	AZ0.8	9.3	12.46 \pm 4.74	6.91	0.119
AZ0.6	9.3	12.85 \pm 0.74	299.12	0.003	AZ1.2	9.3	6.92 \pm 4.32	0.61	0.515
AZ0.8	9.3	16.10 \pm 0.33	278.94	0.004	DIDS1.0	9.3	4.58 \pm 0.58	2.58	0.249
AZ1.2	9.3	26.49 \pm 3.89	46.36	0.021					
DIDS1.0	9.3	20.71 \pm 0.93	498.55	0.002					

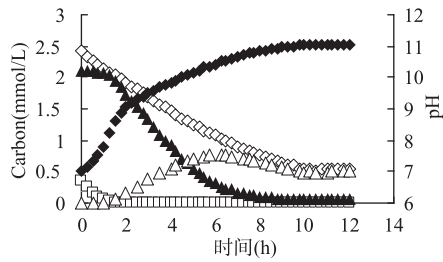
* $n=3-6$; AZ 和 DIDS 后面的数字表示其浓度, mmol/L.

2.2 光合无机碳摄取速率

由碱度(Calk)和 pH 值计算的四尾栅藻对照组代表性 DIC 、 HCO_3^- 、 CO_3^{2-} 和 CO_2 浓度随时间的变化

列于图 2 中. 在光合作用的第一个阶段, DIC 浓度的下降速率与 CO₂ 浓度的下降速率几乎同步, 主要利用 CO₂ 作为无机碳源. 随着 CO₂ 浓度下降到很低以后 HCO₃⁻ 浓度开始下降, 说明藻类开始利用 HCO₃⁻ 作为无机碳源. 由于培养液的 pH 值升高, CO₃²⁻ 数量开始增加. 当 HCO₃⁻ 浓度降低到一定程度后, CO₃²⁻ 数量不再增加, 而随 HCO₃⁻ 浓度的下降而下降, 直到培养液的 pH 值稳定在补偿点为止.

测得的 PCU 与 DIC 关系曲线(图 3)与文献^[14]早年报道的四尾栅藻的碳摄取速率与 C_T 关系曲线的形状和走向相符, 当碳浓度下降到一定程度后均出现碳摄取过程的第二个 PCU 峰值, 这是不能利用碳酸氢盐的藻类无法显示的. 近年, Pierini 和 Thomaz^[17]将碳摄取速率对 pH 值作图, 能更直观地反映碳摄取速率对 pH 的响应. 我们测得的 PCU 与 pH 关系曲线也绘于图 3 中. 在图中, 漂移开始, pH 低, 对应的是高 DIC 浓度; 漂移后期, pH 高, 对应的是低 DIC 浓度(见图 2). 可见, PCU-DIC 关系曲线与 PCU-pH 关系曲线基本符合.



pH : ◆, ◇: [DIC], ▲: [HCO₃⁻], △: [CO₃²⁻], □: [CO₂]
图 2 四尾栅藻藻液中 pH 和无机碳浓度随时间变化

Fig.2 Time course of pH and inorganic carbon concentrations

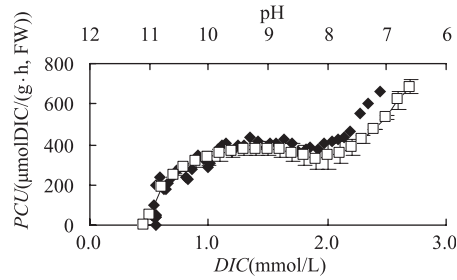


图 3 四尾栅藻 DIC-PCU (◆)和 pH-PCU(□) 关系曲线(n=3)

Fig.3 DIC-PCU (◆) and pH-PCU (□) curves (n=3) of *S. quadricauda* from pH-drift experiments

铜绿微囊藻和四尾栅藻的 PCU-pH 关系曲线绘于图 4. 对铜绿微囊藻, 对照组和含 AZ0.6mmol/L 的处理组出现两个峰值, 两峰之间存在低谷, 谷底所对应的 pH 值我们称它为 pH 转折点(简称为 pH_{TP}). pH 值超过 pH_{TP} 后的 PCU 值随 pH 值升高再次增加, 达到峰值后下降. 对于 pH 值超过 pH_{TP} 的这部分 PCU 值应该是藻类利用碳酸氢盐的特征体现. 如何应用这部分数据来区别藻类利用碳酸氢盐的能力, 未见有报道. 我们在此尝试将 pH 值超过 pH_{TP} 的各 PCU 值取平均值, 以 PCU_{BC} 表示, 用于表征藻类利用碳酸氢盐的能力. 对铜绿微囊藻, pH_{TP} 为 9.0(图 4a), 其在 25℃ 的 PCU_{BC} 为 142.15μmolDIC/(g·h,FW)(图 5a). 同样, 四尾栅藻在进行光合无机碳摄取过程中也存在 pH_{TP} 为 8.2(图 4b), 其 PCU_{BC} 为 314.08μmolDIC/(g·h,FW)(图 5b). 由于体系的 pH 值超过 pH 转折点后, 体系中的二氧化碳浓度已经很低, 在这种条件下藻类无机碳摄取速率仍然增加意味着该种藻类能够利用碳酸氢盐作为无机碳源. 另外, 两种藻在光合无机

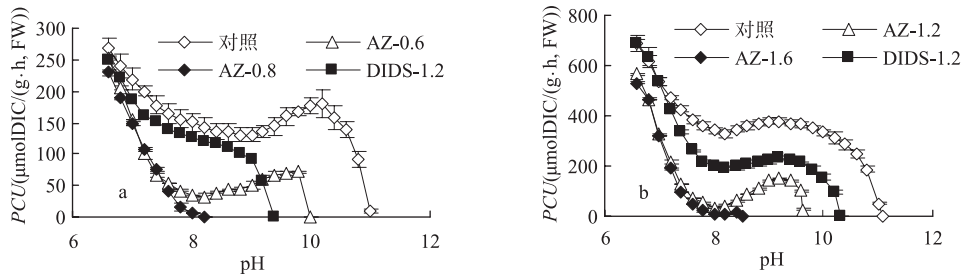


图 4 铜绿微囊藻(a) 和四尾栅藻(b)的 PCU-pH 曲线(n=3) (AZ 和 DIDS 后面的数字表示其浓度, mmol/L)

Fig.4 PCU-pH curves of *M. aeruginosa* (a) and *S. quadricauda* (b). Data are means ±SD (n=3)

The numbers followed AZ or DIDS indicate their concentrations (mmol/L)

碳摄取过程中都能将混合液的 pH 值推升到 11 左右, 这也说明这两种藻能够利用碳酸氢盐作为无机碳源。

对铜绿微囊藻, 当 AZ 浓度为 0.6mmol/L 时, pH_{TP} 向低 pH 处偏移(图 4a), PCU_{BC} 仍然存在, 其数值为 51.53 $\mu\text{molDIC}/(\text{g}\cdot\text{h}\cdot\text{FW})$ (图 5a), 抑制率为 36.25%; 当 AZ 浓度提高到 0.8mmol/L 时, PCU_{BC} 为 0(图 4a), 这说明铜绿微囊藻对碳酸氢盐的摄取功能完全受到抑制, 对碳酸氢盐的利用能力完全消失. DIDS 浓度为 0.8、1.2mmol/L 时, PCU_{BC} 的抑制率分别为 49.10 和 52.25%(图 5a). 对四尾栅藻, AZ 浓度为 0.8mmol/L 时, 受抑制率为 20.26%; 当 AZ 的浓度提高到 1.6mmol/L 时, 其 PCU_{BC} 为 0, 抑制率达到 100%(图 5b). DIDS 的浓度达到 1.2mmol/L 时, 其 PCU_{BC} 仍然比较高(图 5b), 抑制率为 39.74%. 因此, 两种抑制剂对四尾栅藻的抑制作用均小于铜绿微囊藻(图 5).

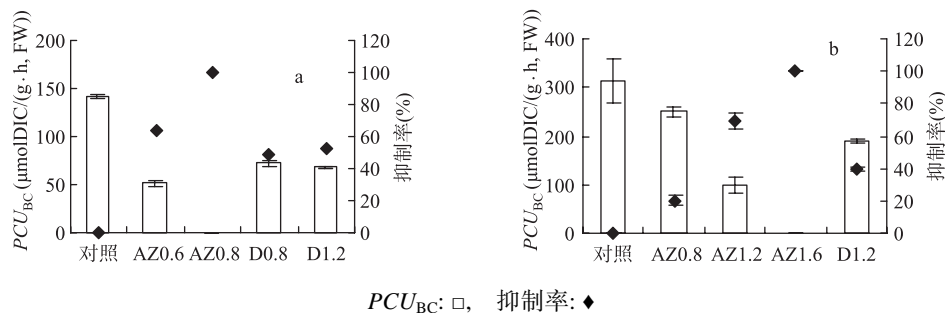


图 5 铜绿微囊藻(a)和四尾栅藻(b)的 PCU_{BC} 和抑制率
($n=3$, AZ 和 D(=DIDS) 后面的数字表示其浓度, mmol/L)

Fig.5 PCU_{BC} and inhibition of *M. aeruginosa* (a) and *S. quadricauda* (b) under different treatments

Data are means \pm SD ($n=3$) The numbers followed AZ and D(=DIDS) indicate their concentrations (mmol/L)

3 讨论

微藻或大型藻利用无机碳能力研究报道中主要的描述参数有半饱和常数($K_{0.5}$)^[17-19]、pH 和无机碳补偿点^[14,20]、生长速率^[16,21]和净光合速率等. 半饱和常数值小则意味着对无机碳的利用能力强, pH 补偿点高也意味着对无机碳的利用能力强. 铜绿微囊藻和四尾栅藻的 pH 补偿点均高达 11^[14-15,20], 我们的实验结果表明这两株藻的 pH 补偿点也高达 11. 除了上述参数以外, 我们在本文中尝试将 pH 值超过 pH 转折点的各 PCU 值取平均值, 以 PCU_{BC} 表示, 用于表征藻类利用碳酸氢盐的能力. 结果表明四尾栅藻对碳酸氢盐的利用能力强于铜绿微囊藻, 并和这两种藻在弱碱性、碱性条件下净光合速率排序相一致. 由于将 PCU_{BC} 用于表征藻类利用碳酸氢盐的能力只是本文的尝试, 没有文献数据可供参考, 因此有待于进一步研究.

由 pH 漂移技术获得的 PCU-pH 关系数据, 从利用碳酸氢盐的角度, 可以将藻类或水生植物分为三类. 第一类是不能利用 HCO_3^- , 漂移试验中 pH 终值一般很少超过 9; 第二类是具有碳酸氢盐利用能力者, 其 pH 可漂移至 9 以上而 PCU 仍不为零, 但不存在明显隆起的 PCU 峰值, 如 Pierini 和 Thomaz^[17] 对两种伊乐藻的研究结果; 第三类是强碳酸氢盐利用者, 如本文研究的两株藻. pH 值是影响水环境中无机碳各形式丰度的一个重要因素, 低 pH 值时, $[\text{CO}_2]$ 较高, 这时主要是摄取 CO_2 系统起作用^[22-23], 这时的 PCU 与 CO_2 浓度紧密相关. pH 值升高, CO_2 浓度降低, PCU 值降低. pH 达到 9.0 后, CO_2 浓度很低, HCO_3^- 利用机制的作用增强, 因此, PCU 值回升. 由于 pH 值继续升高后, HCO_3^- 浓度降低, 故随后 PCU 值降低, 最后为零. 对于不能利用 HCO_3^- 的种类, CO_2 被摄取到很低浓度后, 光合无机碳摄取速率将降低到零, 体系的 pH 值不再增加, 因此不存在高 pH 值所对应的 PCU 峰值. 另外, 铜绿微囊藻和四尾栅藻的光合无机碳摄取在受 AZ 或 DIDS 完全抑制时表现出的 PCU 变化轨迹与不能利用 HCO_3^- 的种类的变化轨迹一样(图 4), 这说明抑制剂对藻类利用 HCO_3^- 的抑制. 四尾栅藻的光合无机碳摄取速率对体系 pH 值的响应遵循的轨迹与铜绿微囊藻相似, 只是其 PCU_{BC} 值比铜绿微囊藻的高, 表明其利用碳酸氢盐

的能力高于铜绿微囊藻。

抑制剂 AZ、EZ 和 DIDS、DBS 等单独存在或联合存在时能抑制一些藻类或水生植物光合利用外源 HCO_3^- 的能力, 阻止其光合过程 pH 值漂升^[24-26]。本试验的结果与他们的结果相吻合。在本试验的结果中, 在 pH7.4 或 7.4 以下的中性或偏酸性的介质中, 铜绿微囊藻的 PCU 只受到 AZ 和 DIDS 微弱抑制(图 4)。这是由于此时体系中 DIC 大部分为 CO_2 , 摄取 CO_2 的系统起主要作用。AZ 和 DIDS 对两株藻的 NPS 和 PCU 的不同程度的抑制作用说明这两株藻具有类似的碳利用方式: 由胞外 CA 酶催化的间接利用 HCO_3^- , 和对 DIDS 敏感的直接摄取 HCO_3^- 。已报道一些绿藻除具有胞外 CA 酶催化的 HCO_3^- 利用机制外, 还具有 DIDS 敏感机制作用^[23,27-28]。

抑制剂 AZ 和 DIDS 在相同或相近浓度下对两株藻 PCU 的抑制强而对 NPS 的抑制弱(比较表 1 和图 5)。这可能是由于试验藻体在试验前没有经过无机碳限制处理, 而这两种藻对无机碳的浓缩能力又比较强, 细胞内有无机碳累积, 虽然在光合过程中无机碳利用过程受到一定程度的抑制, 但是其细胞内积累的无机碳源可以维持光合作用。铜绿微囊藻受 AZ 和 DIDS 抑制的程度比四尾栅藻的高, 这可能是由于铜绿微囊藻的碳酸酐酶的数量或催化活性或者通过离子交换转运 HCO_3^- 的容量或能力比四尾栅藻缺乏的缘故。

4 参考文献

- [1] Brewer PG, Goldman JC. Alkalinity changes generated by phytoplankton growth. *Limnol Oceanogr*, 1976, **21**(1): 108-117.
- [2] López-Archilla AI, Moreira D, López-García P *et al.* Phytoplankton diversity and cyanobacterial dominance in a hypereutrophic shallow lake with biologically produced alkaline pH. *Extremophiles*, 2004, **8**: 109-115.
- [3] 斯塔姆 W, 摩尔根 JJ 著. 汤鸿霄等译. 水化学——天然水体化学平衡导论. 北京: 科学出版社, 1987: 91-166.
- [4] Badger MB, Price CD, Long BM *et al.* The environmental plasticity and ecological genomics of the cyanobacterial CO_2 concentrating mechanism. *J Exp Bot*, 2006, **57**(2): 249-265.
- [5] Andria JR, Pere-Lucas JL, Vergara JJ. Mechanisms of inorganic carbon acquisition in *Gracilaria gaditananum* Prov. (Rhodophyta). *Planta*, 1999, **208**: 564-573.
- [6] 邹定辉, 高坤山. 大型海藻类光合无机碳利用研究进展. 海洋通报, 2001, **20**(5): 83-90.
- [7] Young EB, Beardall J, Giordano M. Inorganic carbon acquisition by *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyta) involves external carbonic anhydrase and direct HCO_3^- utilization insensitive to the anion exchange inhibitor DIDS. *Eur J Phycol*, 2001, **36**: 81-88.
- [8] Dokulil MT, Teubner K. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*, 2000, **438**: 1-12.
- [9] Cuvín-Aralar ML, Focken U, Becker K *et al.* Effects of low nitrogen-phosphorus ratios in the phytoplankton community in Laguna de Bay, a shallow eutrophic lake in the Philippines. *Aquat Ecol*, 2004, **38**: 387-401.
- [10] 李 军, 刘从强, 肖化云等. 太湖北部夏季浮游藻类多样性与水质评价. 生态环境, 2006, **15**(3): 453-456.
- [11] 顾林娣, 王华东, 刘天彬等. 浮游藻类群落结构动态与城市小水体水质关系. 上海师范大学学报(自然科学版), 2004, **33**(3): 86-90.
- [12] 刘春光, 金相灿, 孙 凌等. 城市小型人工湖围隔中生源要素和藻类的时空分布. 环境科学学报, 2004, **24**(6): 1039-1045.
- [13] 王寿兵, 孙 娜, 陈建军. 上海城市公园人工湖泊浮游植物调查及其富营养化评价. 复旦学报(自然科学版), 2004, **43**(6): 972-976.
- [14] Maberly SC, Spence DHN. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *J Ecol*, 1983, **71**: 705-724.
- [15] Talling JF. The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. *J Ecol*, 1976, **64**: 79-121.
- [16] 杨 波, 储昭升, 金相灿等. CO_2/pH 对三种藻生长及光合作用的影响. 中国环境科学, 2007, **27**(1): 54-57.
- [17] Pierini SA, Thomaz SM. Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). *Aquat Bot*, 2004, **78**: 135-146.
- [18] Loftus ME, Place AR, Seliger HH. Inorganic carbon requirements of natural populations and laboratory cultures of some Chesapeake Bay phytoplankton. *Estuaries*, 1979, **2**(4): 236-248.

- [19] Thielmann J, Tolbert NE, Goyal A. Two systems for concentrating CO₂ and bicarbonate during photosynthesis by *Scenedesmus*. *Plant Physiol*, 1990, **92**: 622-629.
- [20] Bañares-España E, López-Rodas V, Salgado C *et al.* Inter-strain variability in the photosynthetic use of inorganic carbon, exemplified by the pH compensation point, in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Aquat Bot*, 2006, **85**: 159-162.
- [21] Yang Y, Gao KS. Effects of CO₂ concentrations on the freshwater microalgae, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Chlorella pyrenoidosa* and *Scenedesmus obliquus*. *J Appl Phycol*, 2003, **15**: 379-389.
- [22] Azov Y. Effect of pH on inorganic carbon uptake in algal cultures. *Appl Environ Microbiol*, 1982, **43**: 1300-1306.
- [23] Larsson C, Axelson L, Ryberg H *et al.* Photosynthetic carbon utilization by *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) from a Swedish rockpool. *Eur J Phycol*, 1997, **32**: 49-54.
- [24] Israel A, Katz S, Dubinsky Z *et al.* Photosynthetic inorganic carbon utilization and growth of *Porphyra linearis* (Rhodoplankton). *J Appl Phycol*, 1999, **11**: 447-453.
- [25] Ray S, Klenell M, Choo KS *et al.* Carbon acquisition mechanisms in *Chara tomentosa*. *Aquat Bot*, 2003, **76**: 141-154.
- [26] Zhang X, Hu H, Tan T. Photosynthetic inorganic carbon utilization of gametophytes and sporophytes of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae). *Phycologia*, 2006, **45**(6): 642-647.
- [27] Axelson L, Ryberg H, Beer S. Two modes of bicarbonate utilization in the marine green macroalga *Ulva lactuca*. *Plant Cell Environ*, 1995, **18**: 439-445.
- [28] Amoroso G, Sültemeyer D, Thyssen C *et al.* Uptake of HCO₃⁻ and CO₂ in cells and chloroplasts from the microalgae *Chlamydomonas reinhardtii* and *Dunaliella tertiolecta*. *Plant Physiol*, 1998, **116**(1): 193-201.