

# 低氧化还原电位对铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 生长的抑制及恢复的影响\*

王 健<sup>1</sup>, 周天艺<sup>1\*\*</sup>, 高文程<sup>1</sup>, 浦海清<sup>1</sup>, 杨柳燕<sup>1,2\*\*\*</sup>

(1: 南京大学环境学院,南京 210046)

(2: 污染控制与资源化研究国家重点实验室,南京 210046)

**摘要:** 在实验室光照黑暗交替培养下,用半胱氨酸下调黑暗起始时的氧化还原电位(ORP),研究低电位对铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa* FACHB 469)生长的影响,并探索低电位胁迫消除后铜绿微囊藻生长的恢复潜力。结果表明,在 -50 ~ -100 mV 范围内水体 ORP 越低,其对铜绿微囊藻生长的抑制作用越强。低 ORP 可抑制铜绿微囊藻对磷的吸收,且这种抑制程度与电位变化无关。-50 ~ -75 mV 的电位对铜绿微囊藻 SOD 酶活性有促进作用,而 -90 ~ -100 mV 电位明显抑制 SOD 酶活。当低 ORP 胁迫消除后,铜绿微囊藻能够恢复至最初的生长状态,同时伴随含磷量的提高和 SOD 酶活的恢复,-50 ~ -75 mV 电位胁迫对藻消除胁迫后的生长更有促进作用。因此,低 ORP 对铜绿微囊藻的生长会产生不利影响,但是该影响是可逆的。

**关键词:** 铜绿微囊藻; 氧化还原电位; 生长抑制; 恢复; 磷; SOD 酶; 叶绿素 a

## Growth inhibition and recovery from low oxidation reduction potential to *Microcystis aeruginosa*

WANG Jian<sup>1</sup>, ZHOU Tianyi<sup>1</sup>, GAO Wencheng<sup>1</sup>, PU Haiqing<sup>1</sup> & YANG Liuyan<sup>1,2</sup>

(1: School of the Environment, Nanjing University, Nanjing 210046, P. R. China)

(2: State Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, Nanjing 210046, P. R. China)

**Abstract:** In this experiment, cysteine was used as an Oxidation Reduction Potential (ORP) adjustment to explore the responses of *Microcystis aeruginosa* (FACHB 469) under different ORPs' stimulation. A recovery experiment was also designed with *M. aeruginosa* separated from the former experiment and cultured in fresh medium. Results showed a negative effect of low ORP stimulation on the growth of *M. aeruginosa*. Within the range of -50 to -100 mV, inhibition effect was intensified with the ORP's decline. The uptake rate of phosphorus decreased under low ORP's stress but had no relationship with stress strength. A proper low ORP's stimulation (e.g. -50 and -75 mV) could intensify the SOD enzyme activity of *M. aeruginosa*, while over low (e.g. -90 and -100 mV) had negative effects. *M. aeruginosa* could recover its growing ability after removing the lower ORP's stimulation. The uptake rate of phosphorus and the SOD enzyme activity returned to normal as well. Moreover, the enhancement of growth ability was observed by a low ORP's stimulation (e.g. -50 and -75 mV). Thus, the low ORP's stimulation had negative effect on the growth of *M. aeruginosa*, however the process can be reversible.

**Keywords:** *Microcystis aeruginosa*; oxidation reduction potential; growth limit; recovery; phosphorus; SOD enzyme; chlorophyll-a

湖泊富营养化问题越来越受到公众的关注,特别是自 2007 年 5 月太湖蓝藻水华暴发事件和由洋河水库蓝藻产生异味物质导致饮用水危机以来<sup>[1]</sup>,国内外学者对暴发水华的蓝藻进行大量研究。其中,对蓝藻水华的优势种——铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 的研究最多,耐高温<sup>[2]</sup>、适应低光<sup>[3]</sup> 和低氮磷比<sup>[4]</sup> 等是其

\* 国家重点基础研究发展计划“973”项目(2008CB418102)、环保公益性行业科研专项项目(200809145)和南京大学生创新训练计划项目联合资助。2011-09-21 收稿;2011-11-06 收修改稿。王健,男,1990 年生,硕士研究生;E-mail:dfzxwjj@163.com.

\*\* 并列第一作者;周天艺,女,1989 年生,硕士研究生;E-mail:tianyizh0@gmail.com.

\*\*\* 通信作者;E-mail:yangly@nju.edu.cn.

成为蓝藻水华优势种的原因.有研究表明铜绿微囊藻对水体氧化还原电位(ORP)变化的响应机制也可能是其成为优势种的原因之一<sup>[5]</sup>.

生物对于水体不同 ORP 具有不同的响应机制,但是富营养化水体中藻类对 ORP 的响应机制研究相对较少.自然水体中 ORP 一般呈现白天升高夜晚降低的规律波动<sup>[5]</sup>,因此在夜间低 ORP 条件下,铜绿微囊藻及好氧微生物对低 ORP 的响应机制,也可能是使其成为优势种群的一个重要生存策略.对席藻(*Phormidium sp.*)的研究表明,席藻可以形成与铜绿微囊藻类似的团粒结构,阻止外界氧气进入团粒中央,从而在内部形成一个相对厌氧的环境.此时若打散席藻的团粒结构将严重影响其光合效率,但是再降低水体的 ORP,其光合效率又可以恢复到初始状态<sup>[6]</sup>.低 ORP 可以促进铜绿微囊藻对磷的摄取,在体内形成多聚磷,以抵抗外界不良因素的影响<sup>[7]</sup>.探索铜绿微囊藻针对不同 ORP 的响应机制,以及低电位胁迫消除后铜绿微囊藻的生长恢复状况的研究还未见报道.本研究对于揭示蓝藻水华暴发的周期性和富营养化湖泊进行清淤治理后蓝藻水华重新出现的原因具有十分重要的意义.

本研究利用半胱氨酸调节藻培养液 ORP.半胱氨酸是一种能够在短时间内降低水体 ORP、含有还原性巯基的氨基酸,浓度超过 0.04% 时会对藻体产生毒害作用<sup>[6]</sup>.本试验依据自然水体 ORP 变化范围,半胱氨酸浓度梯度设置在 0.04% 以下.同时为模拟自然水体电位变化情况,每隔 24 h 在黑暗初始调节水体的 ORP.待对照组铜绿微囊藻生长到达稳定期后,结束生长抑制试验,进入铜绿微囊藻生长的恢复试验.实验通过测定铜绿微囊藻各项生理指标,探索铜绿微囊藻对不同低 ORP 的响应机制,为解释藻华暴发与环境因素之间的关系提供依据.

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa* FACHB 469)由中国科学院水生生物研究所提供,采用 BG-11 培养基在光照培养箱中培养,培养条件为光暗比 12 h:12 h、光强 2200 lx、温度 25℃.

### 1.2 试剂

半胱氨酸由中国惠兴生化试剂有限公司提供,纯度 99% 以上,其余试剂均为国产分析纯.

### 1.3 试验方法

1.3.1 试验设计 根据预试验结果,半胱氨酸的最终浓度梯度为 7.0、12.5、17.5 和 22.0 μg/ml,可以分别形成 -50、-75、-90 和 -100 mV 的起始电位.取对数生长期的铜绿微囊藻接种于 BG-11 培养基中,使每瓶的藻密度达到 10<sup>6</sup> cells/ml 后,在光照培养箱中培养,除四个培养组外,另设一对照组,每组 4 个平行.前期试验表明每天加入的半胱氨酸均可以被完全氧化,故于每天黑暗培养初始时重新加入相应剂量的半胱氨酸,使体系内 ORP 再次到达设定值.同时控制加入液体体积与取样测定所用体积相等,保证培养体系总体积不变.每天测定铜绿微囊藻生长的生理生化指标,其中实验最后一天测定铜绿微囊藻的 SOD 酶活性.

待对照组中铜绿微囊藻生长进入稳定期后,开始对受低 ORP 胁迫的铜绿微囊藻进行生长恢复试验.将同一 ORP 梯度的藻培养液混合后过滤,再用新鲜 BG-11 培养基充分洗净后重新接种至新的 BG-11 培养基中,控制接种量以保证各处理组间的藻密度与总体积相同.每一 ORP 梯度的藻培养液设定 3 个平行,另设一对照组.在上述相同的培养条件下培养,每天测定表征铜绿微囊藻生长恢复状况的生理生化指标.

1.3.2 铜绿微囊藻细胞密度的测定 采用比色法测定铜绿微囊藻密度.试验前,取 0.3 ml 不同浓度铜绿微囊藻藻液,利用酶标仪(Power Wave X)测定其在 680 nm 波长的吸光度值,再使用细胞计数仪(BECKMAN COULTER)对各个浓度藻液进行计数,得到藻密度与吸光度标准曲线为  $y = 10^7 x + 51653$ .从接种之日起,每隔 24 h 在黑暗期初始时取 0.3 ml 藻液,测定其在 680 nm 的吸光度值.

1.3.3 叶绿素 a 含量的测定 采用乙醇萃取叶绿素 a<sup>[8]</sup>.在恢复试验阶段,每隔 48 h 在黑暗期初始时分别取 1 ml 藻液,12000 r/min 离心 10 min 后吸取 950 μl 上清液弃去,加入 200 μl 95% 乙醇(V/V),振荡摇匀,在 4℃ 冰箱内避光萃取 24 h 后取出,12000 r/min 离心 5 min,再取 150 μl 上清液以 95% 乙醇作为参比使用酶标仪分别测定 649、665 nm 的吸光度,Chl. a 含量(μg/10<sup>8</sup> cells)计算公式为:

$$C = 13.93 A_{665} - 6.88 A_{649} \quad (1)$$

$$Chl. a = 10^8 CV_1 / (V_2 \cdot \rho) \quad (2)$$

式中,  $V_1$  为提取液体积 (ml);  $V_2$  为藻液体积 (ml);  $\rho$  为藻细胞密度 (cells/ml).

**1.3.4 单位铜绿微囊藻含磷量的测定** 采用过硫酸钾消解法预处理样品, 利用以抗坏血酸为还原剂的钼锑抗分光光度法<sup>[9]</sup> 测定培养液和藻液中的总磷含量. 取 1 ml 藻液于 2000 r/min 下离心 10 min, 取 0.5 ml 上清液用于测定培养液中含磷量. 另取 1 ml 藻液用于测定藻液中的总磷含量, 两者中各加入 1 ml 5% 过硫酸钾, 定容到 10 ml 后混匀, 于 121℃ 下消化 30 min 消解. 同样按此步骤进行标准曲线各组样的处理. 消解完成后, 加入 0.2 ml 抗坏血酸, 混匀放置 30 s 后加入 0.4 ml 钼酸盐溶液, 再次混匀反应 15 min 后测定 700 nm 处的吸光度. 单位铜绿微囊藻含磷量 ( $\mu\text{g}/10^8 \text{ cells}$ ) 计算公式为:

$$TP = 10^8 (TP_0 - TP_1) / \rho \quad (3)$$

式中,  $TP_0$  为藻液中总磷含量 ( $\mu\text{g}/\text{ml}$ );  $TP_1$  为培养液中总磷含量 ( $\mu\text{g}/\text{ml}$ );  $\rho$  为藻细胞密度 (cells/ml).

**1.3.5 超氧化物歧化酶活性的测定** 采用氮蓝四唑光化学还原反应法测定铜绿微囊藻超氧化物歧化酶 (SOD 酶) 活性<sup>[10]</sup>. 取 30 ml 藻液, 用 0.45  $\mu\text{m}$  玻璃纤维滤膜过滤后, 将滤膜置于研钵中, 加入一定量的液氮研碎, 待液氮挥发干净后再加入提取液进行研磨, 研磨至镜检无完整细胞. 完成后, 将混合液于 5000 r/min 下离心 10 min, 上清液即为粗酶液, 对其进行 SOD 酶活性的测定. 在 560 nm 波长下测定各管的吸光度, 以抑制反应 50% 的酶量为 1 个 SOD 酶单位, 用 U 表示. SOD 酶活性 ( $\text{U}/10^8 \text{ cells}$ ) 计算公式为:

$$SOD = 10^8 [V_t(A_0 - A_s)] / (0.5A_0 \cdot M \cdot V_s) \quad (4)$$

式中,  $A_0$  为对照管的光吸收值;  $A_s$  为样品管的光吸收值;  $V_t$  为样液总体积 (ml);  $V_s$  为测定时样品用量 (ml);  $M$  为 30 ml 藻液中的细胞数 (cells).

#### 1.4 数据处理及作图

采用 Excel 2007 计算试验结果, SPSS 17.0 进行 ANOVA 统计分析, 以  $P < 0.05$  表示差异显著,  $P < 0.01$  表示差异极显著. 采用 Origin 8.5 软件作图.

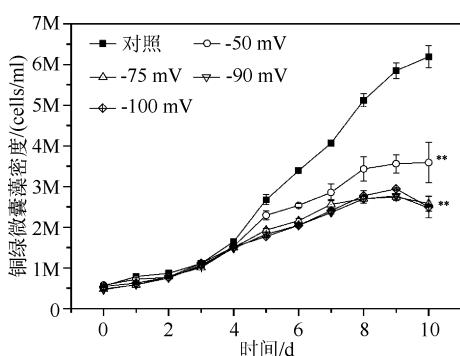


图 1 不同氧化还原电位下铜绿微囊藻生长曲线

Fig. 1 Growth curves of *M. aeruginosa* under different ORPs

## 2 结果与讨论

### 2.1 氧化还原电位对铜绿微囊藻生理特性的影响

**2.1.1 不同 ORP 下铜绿微囊藻的生长** 铜绿微囊藻的生长在试验第 2 d 进入对数期, 第 4 d 时不同 ORP 暴露后的铜绿微囊藻生长曲线开始出现差异, 对照组继续快速增长, 而其他试验组生长均受到抑制, 生长曲线逐渐平缓 (图 1). 其中 -50 mV 电位处理组对数期为 6 d, 明显大于除对照组外其他三个组 4 d 对数期, 由此可见 -50 mV 对铜绿微囊藻生长的抑制作用相对较小. 低于一定阈值的 ORP 会对铜绿微囊藻细胞的膜电位产生不利影响. 一般铜绿微囊藻的膜电位在 -10 mV 左右<sup>[11]</sup>, 在本实验设置梯度下, 铜绿微囊藻的膜电位明显受到了影响. 膜电位的变化直接影响其表面相关酶的活性, 尤其是一些与 ORP 相关的酶, 低的 ORP 会干扰这些酶的正常功能. 例如对铁氧还蛋白的干扰会影响其正常的电子传递<sup>[12]</sup>, 使得其光合作用受到抑制, 进而影响其 ATP 的合成. 而 ATP 的缺乏则会影响以 ATP 为能量的酶活, 导致藻生长受到抑制或转入衰亡期.

**2.1.2 不同 ORP 下铜绿微囊藻的磷吸收** 磷是铜绿微囊藻生长的必需元素, 过量磷也是导致蓝藻水华的重要因子之一<sup>[13]</sup>. 在低 ORP 作用下最初的 2 d 内, 处理组的单位铜绿微囊藻含磷量略高于对照组 (图 2a), 表明短时间的低 ORP 作用有利于铜绿微囊藻对磷的吸收, 这与前人的研究结果相一致<sup>[7]</sup>. 从第 4 d 起, 连续暴露的处理组的单位铜绿微囊藻总含磷量明显低于对照组, 表明连续的低 ORP 作用不利于藻吸收磷 ( $P > 0.05$ , 各处理组间无显著差异). 因此, 低 ORP 干扰铜绿微囊藻正常的生理代谢, 这种干扰可能在于低电位对

铜绿微囊藻的铁氧还蛋白的电子传递产生影响,使其ATP合成受阻,从而间接影响其它与能量相关的酶的活性,例如对以ATP作为能量的转移磷的膜蛋白的抑制作用,使得磷酸根的主动运输受到抑制<sup>[14]</sup>,最终导致磷的吸收量减少;亦或低ORP干扰细胞膜电位,导致细胞膜结构变化,使细胞膜通透性增加,细胞内含磷物质外泄<sup>[15]</sup>。

**2.1.3 不同ORP对铜绿微囊藻SOD酶的影响** SOD酶是细胞体内消除活性氧自由基的关键酶类之一。不同处理组的SOD酶活性在试验末期出现明显差异,呈现“低促高抑”的效应。即-50~-75 mV电位促进铜绿微囊藻SOD酶的活性,而-90~-100 mV电位明显抑制SOD酶活性(图2b)。这一现象表明低ORP导致膜电子传递发生障碍,产生膜脂质过氧化<sup>[16]</sup>。-50~-75 mV电位引发细胞SOD酶活上升,以消除其带来的不利影响,但是当电位低至-90~-100 mV时,低电位对细胞膜上的SOD酶产生毒性效应,使其酶活下降。

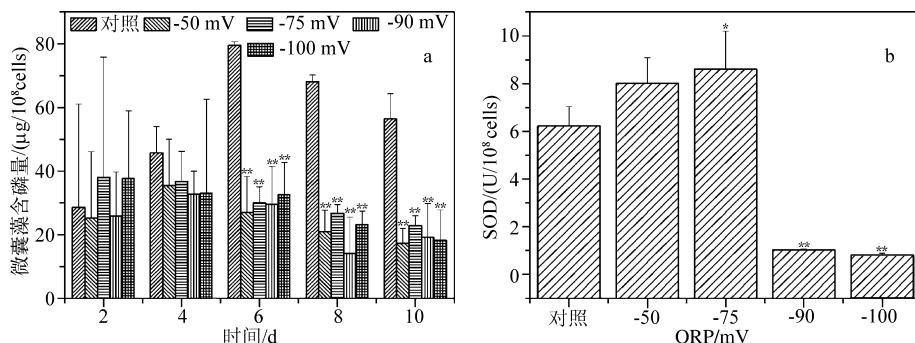


图2 不同ORP对铜绿微囊藻含磷量(a)和SOD酶活性(b)的影响

Fig. 2 The contents of phosphorus(a) and SOD activity (b) in *M. aeruginosa* under different ORPs

ORP是衡量水体氧化还原能力的指标,它受到生物和非生物因素的影响。当草型湖泊中大型植物覆盖面积达到80%~100%时,底质表层水体的ORP会显著降低<sup>[17]</sup>;在太湖梅梁湾蓝藻水华形成时,死亡藻体消耗水体中大量溶解氧,也会使得水体ORP大幅下降<sup>[7,18]</sup>,这些生物因素都会影响水体的ORP。在非生物因素中,水体中氧化还原性物质的含量对ORP的影响起主导作用。比如随着湖泊富营养化程度的加剧,湖泊水体中积累的易降解小分子有机物含量增多,导致水体耗氧量增加,ORP降低<sup>[19]</sup>。而其它的非生物因素如温度、光照、水体酸碱度和风的扰动等<sup>[17]</sup>,主要通过影响水体中还原性物质的氧化速率和复氧速率,间接影响水体的ORP。ORP与水中溶解氧浓度的对数呈正相关,与pH值呈负相关<sup>[20]</sup>。低ORP有利于底质中磷的释放<sup>[21]</sup>,沉积物表层藻类和细菌等生物在低ORP时不能有效储磷是导致底质磷释放的重要原因。在大量暴发微囊藻水华的水体中,由于微囊藻的衰亡等导致水体ORP下降,形成不利于微囊藻自身生长的环境条件,从而抑制其不断增殖,这可能是生物自我调控的方式之一。

## 2.2 不同ORP暴露后铜绿微囊藻的恢复试验

**2.2.1 ORP暴露铜绿微囊藻的生长恢复** 低ORP胁迫消除后,铜绿微囊藻在第2 d进入对数生长期,在整个试验期内均保持对数生长。四种ORP暴露后处于对数生长期的藻比生长速率分别为0.533、0.408、0.433和0.385 d<sup>-1</sup>(图3a)。-50 mV电位暴露的恢复组的铜绿微囊藻获得了最大的比生长速率,且这种优势在培养6 d后逐渐显现出来;-75 mV电位暴露的恢复组在进入对数期后,培养第8 d的藻密度与对照组基本一致,第9、10 d略大于对照组;-90 mV和-100 mV两个恢复组在试验期内保持相对一致的生长速率,并且藻密度均低于对照组,表明-90和-100 mV电位的连续作用对铜绿微囊藻产生一定的损伤,导致藻密度与对照组具有差异,但是此差异随着试验天数的增加而不断缩小。

-50~-75 mV电位作用后,藻的恢复生长活力略有提高,而-90~-100 mV电位作用后,藻的恢复生长活力相对降低,但是各组藻密度间无显著差异( $P > 0.05$ )。低ORP暴露只延长铜绿微囊藻生长的延迟期,对铜绿微囊藻对数期的生长没有影响,因此受低ORP作用的铜绿微囊藻在胁迫因解除后能够恢复生长。

**2.2.2 ORP暴露铜绿微囊藻恢复生长时含磷量** ORP暴露后恢复阶段单位数量(10<sup>8</sup> cells)藻体的含磷量表

明,在试验初期,各组间的单位数量藻体含磷量略有差异,随着试验的进行藻体含磷量不断增加(图3b). 试验第3d后,-50 mV电位暴露的恢复组单位藻体磷含量迅速提高,表现出较高的磷吸收速率,而其他更低电位恢复组的单位数量藻体含磷量略有提高. 在第5 d时各恢复组藻体的含磷量均达到最高值,仅-90 mV电位暴露的恢复组与对照组有显著差异. 第7 d和第9 d,各恢复组单位藻体的含磷量均维持在一个较高水平.

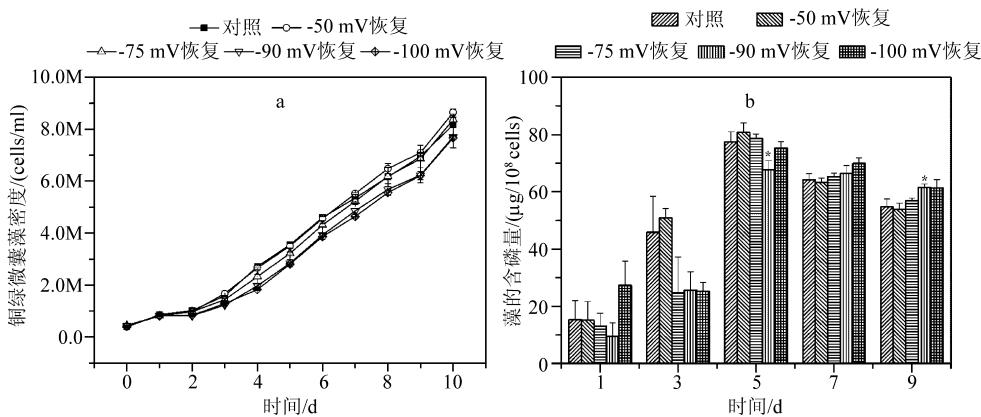


图3 ORP 暴露铜绿微囊藻的恢复生长曲线(a)和含磷量(b)

Fig. 3 Growth curves(a) and content of phosphorus (b) of *M. aeruginosa* recovered from different ORPs

在试验初期,各ORP暴露的恢复组间铜绿微囊藻存在对磷吸收能力的差异,然而这种差异会随着培养天数的增加而逐渐减小直到消失. 尽管藻的吸磷能力在低电位培养时受到抑制,但是这种抑制作用是可逆转的. 随着藻体恢复生长时间的延长,藻对磷的吸收能力可以得到恢复,且原先的低电位暴露能够增强铜绿微囊藻的吸磷能力.

**2.2.3 ORP 暴露铜绿微囊藻恢复生长时叶绿素a含量** 叶绿素a含量常用来表征光合作用的能力强弱. 各恢复组中单位数量藻体叶绿素a的含量经历了先降低后升高的过程,而在整个试验过程中,不同电位暴露的各恢复组间叶绿素a含量均无显著差异( $P > 0.05$ ,图4a). 在恢复生长试验初期,由于铜绿微囊藻加入到新培养基中,需要通过合成各种物质为进入对数期生长做准备,因此在试验第2 d单位藻体中叶绿素a含量比较高. 之后,铜绿微囊藻进入对数生长期,藻细胞的快速增加使单位藻体的叶绿素a含量迅速下降. 在对数生长期中,新生藻开始合成叶绿素a,导致单位藻体的叶绿素a含量不断增加,直到第10 d与初始值几乎相等. 同时,试验后期各恢复组中叶绿素a含量无明显差异,表明各恢复组光合作用能力基本一致,低电位胁迫未对恢复后藻的光合作用产生明显的不利影响.

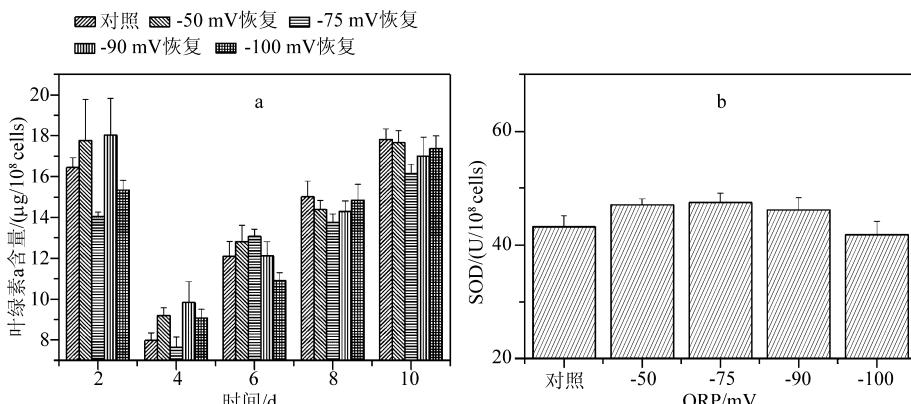


图4 ORP 暴露铜绿微囊藻恢复生长时叶绿素含量(a)和恢复生长后SOD酶活性(b)

Fig. 4 The contents of chlorophyll-a(a) and SOD activity (b) of *M. aeruginosa* recovered from different ORPs

2.2.4 ORP 暴露铜绿微囊藻恢复生长时 SOD 酶活性 ORP 暴露铜绿微囊藻恢复生长后期各恢复组的 SOD 酶活性几乎相等(图 4b). 尽管在恢复试验初始各 ORP 暴露组藻的 SOD 酶活性不同,但是经恢复生长后各组的 SOD 酶活性无显著性差异( $P > 0.05$ ). 进一步说明低电位对铜绿微囊藻生长的影响是可逆的,即当低电位胁迫消除后,铜绿微囊藻可以恢复到原来的生长状态.

在富营养化程度较高的水体中,营养盐浓度处于很高水平,但未见微囊藻水华大面积暴发. 在这样的情况下采取底泥疏浚等工程,将导致底泥中的还原性有机质含量降低,ORP 升高. 这使得本来持续的水体低电位对藻类生长的抑制因素被消除,可能导致新一轮藻华暴发. 尽管底泥疏浚主要是去除湖泊中大量营养物质<sup>[22]</sup>,但是其带来底泥 ORP 的改变可能也是影响蓝藻生长的因素之一. 同时,蓝藻水华周期性暴发也可能跟其形成 ORP 周期性变化有关.

### 3 结论

1) 连续的低 ORP 暴露能抑制铜绿微囊藻(FACHB 469)的生长,其中 -50 mV 的抑制作用较小,低于 -75 mV 电位对铜绿微囊藻的抑制作用增强.

2) 连续的低 ORP 暴露能抑制铜绿微囊藻对磷的吸收,且这种抑制程度与 ORP 高低无关. -50 ~ -75 mV 电位作用后铜绿微囊藻的 SOD 酶活增加,而 -90 ~ -100 mV 电位作用使得铜绿微囊藻 SOD 酶活明显降低.

3) 低 ORP 对铜绿微囊藻生长的影响具有可逆性,当这一胁迫消除后,铜绿微囊藻可以恢复到原来的生长状态,藻类中磷含量增加,叶绿素合成恢复正常、过氧化损伤消失, -50 ~ -75 mV 电位暴露后甚至可能提高铜绿微囊藻的生长量.

4) 实验室研究表明铜绿微囊藻具有适应 ORP 变化的生理性机制,ORP 作为环境因素之一调控蓝藻水华的生长,关于天然水体中藻类暴发与水体 ORP 关系有待进一步进行野外研究.

### 4 参考文献

- [1] 朱广伟. 太湖富营养化现状及原因分析. 湖泊科学, 2008, **20**(1): 21-26.
- [2] McQueen DJ, Lean DRS. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1987, **44**(3): 598-604.
- [3] Zevenboom W. N<sub>2</sub>-fixing cyanobacteria: Why they do not become dominant in shallow hypertrophic lakes. *Aquatic Ecology*, 1982, **16**(2): 289-290.
- [4] Downing JA, Watson SB, McCauley E. Predicting cyanobacteria dominance in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2001, **58**(10): 1905-1908.
- [5] 张民, 孔繁翔, 史小丽等. 铜绿微囊藻在竞争生长条件下对氧化还原电位降低的响应. 湖泊科学, 2007, **19**(2): 118-124.
- [6] Weller D, Doemel W, Brock TD. Requirement of low oxidation-reduction potential for photosynthesis in a blue-green alga (*Phormidium* sp.). *Archives of Microbiology*, 1975, **104**(1): 7-13.
- [7] Shi X, Yang L, Kong F et al. Intracellular phosphorus metabolism and growth of *Microcystis aeruginosa* in dark/light cycles under various redox potential difference conditions. *Hydrobiologia*, 2007, **581**(1): 167-176.
- [8] 杨彩根, 宋学宏, 孙丙耀. 浮游植物叶绿素 a 含量简易测定方法的比较. 海洋科学, 2007, **31**(1): 6-9.
- [9] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法:第 4 版. 北京:中国环境科学出版社, 2002: 243-248.
- [10] Beauchamp C, Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 1971, **44**(1): 276-287.
- [11] 陈灏, 潘纲, 张明伟. 藻细胞不同生长阶段的海泡石凝聚除藻性能. 环境科学, 2004, **25**(6): 85-88.
- [12] 李荣贵. 蓝细菌 Fd:NADP<sup>+</sup> 氧化还原酶的研究[学位论文]. 北京:北京大学, 1997.
- [13] 陈琼. 氮、磷对水华发生的影响. 生物学通报, 2006, **41**(5): 12-14.
- [14] 杨桂娣, 王海斌, 陈荣山等. 不同价态无机砷胁迫下水稻秧苗的营养生理与分子响应. 中国生态农业学报, 2009, **17**(6): 1187-1190.
- [15] 万逢义. 溶酶体膜结构成分及膜物理状态对其质子通透性的影响[学位论文]. 北京:中国科学院生物物理研究所, 2003.

所, 2003.

- [16] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*, 2003, **91**(2): 179-194.
- [17] Boros G, Søndergaard M, Takács P et al. Influence of submerged macrophytes, temperature, and nutrient loading on the development of redox potential around the sediment-water interface in lakes. *Hydrobiologia*, 2011, **665**(1): 117-127.
- [18] Moezelaar R, Stal LJ. Fermentation in the unicellular cyanobacterium *Microcystis* PCC7806. *Archives of Microbiology*, 1994, **162**(112): 63-69.
- [19] Nes EH, Rip WJ, Scheffer M. A theory for cyclic shifts between alternative states in shallow lakes. *Ecosystems*, 2007, **10**(1): 17-27.
- [20] 尹军, 刘志生, 赵可等. 饮用水中无机成分与氧化还原电位的关系. 环境与健康杂志, 2006, **23**(2): 148-151.
- [21] Bligham JM, Schwertmann U, Carlson L et al. A poorly crystallized oxyhydroxysulfate of iron formed by bacterial oxidation of Fe(II) in acid mine waters. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1990, **54**(10): 2743-2758.
- [22] 濩培民, 王国祥, 胡春华等. 底泥疏浚能控制湖泊富营养化吗? 湖泊科学, 2000, **12**(3): 269-279.