

光照强度对水华微囊藻 (*Microcystis flos-aquae*) 群体大小增长的影响^{*}

张艳晴¹, 杨桂军^{1**}, 秦伯强², 周 健¹, 许慧萍¹, 王 颖¹, 吴雅丽¹

(1: 江南大学环境与土木工程学院, 无锡 214122)

(2: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

摘 要: 大量微囊藻群体的形成和聚集是微囊藻水华形成的重要条件. 光照强度是影响微囊藻生长的重要因素之一. 为了解光照强度对水华微囊藻 (*Microcystis flos-aquae*) 群体大小增长的影响, 以太湖微囊藻水华优势种之一的水华微囊藻作为研究对象, 开展了不同光照强度对水华微囊藻群体大小增长的影响研究. 共设置 5 个不同光强处理组, 依次为 G1: 2000 lx; G2: 4000 lx; G3: 8000 lx; G4: 16000 lx; G5: 变化光照强度 (模拟野外光强). 实验期间, G1 ~ G5 组大于 100 细胞群体的平均大小分别为 255、480、630、763 和 662 cells/群体. 胞外多糖含量分析显示水华微囊藻形成的群体越大, 胞外多糖含量越高. 结果表明, 低光照强度不利于太湖水华微囊藻群体大小的增长, 而变化光照强度和高光照强度有利于水华微囊藻群体大小的增长. 研究结果解释了太湖夏季野外变化光照强度和高光照强度有利于微囊藻水华形成的原因.

关键词: 光照强度; 水华微囊藻; 群体大小; 胞外多糖; 太湖

Effect of light intensity on growth of *Microcystis flos-aquae* colonies size

ZHANG Yanqing¹, YANG Guijun¹, QIN Boqiang², ZHOU Jian¹, XU Huiping¹, WANG Ying¹ & WU Yali¹

(1: School of Environment and Civil Engineering, Jiangnan University, Wuxi 214122, P. R. China)

(2: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China)

Abstract: The formation and accumulation of massive *Microcystis* colonies was an important prerequisite in *Microcystis* blooms formation. Light intensity was an essential ecological factor affecting the growth of *Microcystis*. To understand the effect of light intensity on growth of *Microcystis* colonies size, a study was conducted on the effect of different light intensity on the colony size growth of *Microcystis flos-aquae* which was one of the dominant species of *Microcystis* bloom in Lake Taihu. In this study, five different light intensity treatments were set up as follows: G1: 2000 lx; G2: 4000 lx; G3: 8000 lx; G4: 16000 lx; G5: change light (simulating light intensity changes in the field). During the experiment, the average size of colony (above 100 cells) of *M. flos-aquae* in G1 - G5 were 255, 480, 630, 763 and 662 cells/colony, respectively. The analysis of extracellular polysaccharides showed that extracellular polysaccharides concentration increased with the increase of *M. flos-aquae* colony size. Our results showed that low light intensity was disadvantage for the growth of *M. flos-aquae* colony size. However, high light intensity and variation of light intensity were advantage for the growth of *M. flos-aquae* colony size. This study explained why light intensity changed in the field and high light intensity were in favor of the formation of *Microcystis* bloom in summer in Lake Taihu.

Keywords: Light intensity; *Microcystis flos-aquae*; colony size; extracellular polysaccharides; Lake Taihu

伴随着我国经济的快速发展, 大量污染物的产生和排放致使水体富营养化日趋严重. 由于水体富营养化, 太湖最近每年的 5—10 月都会出现微囊藻水华, 给太湖周边人们的社会生活和生产造成重大影响和损

^{*} 国家水体污染控制与治理科技重大专项项目 (2012ZX07101-013-03, 2012ZX07503-002, 2012ZX07101-013-04) 和国家自然科学基金项目 (41101053, 41230744) 联合资助. 2013-06-04 收稿; 2013-09-05 收修改稿. 张艳晴 (1990~), 女, 硕士研究生; E-mail: yanqing1990@126.com.

^{**} 通信作者; E-mail: yanggj1979@163.com.

失^[1-2]. 尽管众多学者对微囊藻水华进行了研究^[3-4], 然而, 到目前为止微囊藻水华暴发机理还不清楚.

在自然水体中, 微囊藻水华暴发时, 大量微囊藻以群体状态漂浮在水体表层^[3-5]. 微囊藻群体的大小对微囊藻在水体中的迁移速度^[6-8]、抗捕食压力^[9]和比表面积有重要的影响. Wu 等^[10]发现太湖微囊藻水华暴发时, 因为微囊藻大群体更容易克服水体扰动产生的包裹力, 同时微囊藻大群体对太阳辐射的昼夜变化反应不敏感, 所以无论是有风还是无风的情况, 大于 120 μm 的微囊藻大群体总是聚集于水体表面.

在野外条件下, 微囊藻主要以群体形态存在^[3], 而转入室内培养后以单细胞和双细胞形态为主^[11-12]. 微囊藻单细胞如何转变为微囊藻群体这一问题引起了很多关注. 有研究显示, 很多因素都可以诱导微囊藻单细胞形成微囊藻群体, 包括生物因子, 如鞭毛虫的摄食^[3,13-15]、后生浮游动物摄食^[16]、异养菌的诱导作用^[17]; 化学因子, 如微囊藻毒素^[18]; 物理因子, 如高光照强度^[19]. 尽管有关微囊藻单细胞转变为微囊藻群体的研究已经取得了很多进展, 然而到目前为止, 其机理还不是很清楚.

微囊藻大群体都是由微囊藻小群体生长而来. 影响微囊藻群体生长的因素有很多, 包括营养盐、光照、温度等. 光照是影响藻类生长最重要的生态因子之一^[20-21]. 有关光照强度对微囊藻生长的影响, 国内外学者已经做了大量研究^[22-26], 但这些研究都是探讨光照强度对微囊藻单细胞生长的影响, 有关光照强度对微囊藻群体大小增长的研究国内外未见报道. 水华微囊藻 (*Microcystis flos-aquae*) 是太湖微囊藻水华的优势种之一^[27]. 本研究以水华微囊藻为研究对象, 通过设置不同的光照强度和模拟野外变化光照强度, 探讨各光强强度以及变化光照强度对水华微囊藻群体大小增长的影响, 有助于了解太湖微囊藻水华暴发机理.

1 材料与方法

实验藻种水华微囊藻 1028 购于中国科学院水生生物研究所, 藻种培养在 1.5 L 锥形瓶中, 培养基为 BG-11^[28-29], 培养温度 25℃, 光暗比 12 h : 12 h. 藻种在 BG-11 培养基中培养一段时间后, 藻种中含有一定量的水华微囊藻单细胞、双细胞以及小群体后开始正式实验 (藻种中含 22.1% 小群体, 平均大小为 3.8 cells/群体). 分别取 10 ml 藻液加入 250 ml 锥形瓶中, 用 TN = 10 mg/L、TP = 0.5 mg/L 的 BG-11 培养基定容至 100 ml. 以上操作均在无菌操作台中进行. 使用多个光照培养箱, 将光照强度设置到实验要求强度, 然后将锥形瓶放入培养箱中, 培养温度设置为 25℃, 光暗比为 12 h : 12 h. 本实验共设置 5 个不同光强处理组: G1: 2000 lx、G2: 4000 lx、G3: 8000 lx、G4: 16000 lx、G5: 变化光强, 具体见表 1.

表 1 实验中 5 个处理组的不同光强设置
Tab. 1 Different light intensities in five treatments in this experiment

处理组	2000 lx	4000 lx	8000 lx	16000 lx
G1	06:00—18:00	—	—	—
G2	—	06:00—18:00	—	—
G3	—	—	06:00—18:00	—
G4	—	—	—	06:00—18:00
G5	06:00—07:00 17:00—18:00	08:00—09:00 16:00—17:00	10:00—11:00 14:00—15:00	12:00—13:00

实验用水华微囊藻 1028 按上述培养条件培养 21 d, 每天摇 1 次. 每 3 天采样 1 次, 采用显微镜 (尼康 E200) 记数藻细胞密度和群体大小. 对于野外紧密型的微囊藻群体, 通常直接测定群体的直径来表示群体大小. 但在室内培养下的微囊藻群体呈现较松散的立体空间结构, 且群体没有一定的固定形态, 使用通常的直径测定大小误差较大. 为避免这样的误差, 本实验通过测定单个群体的细胞数来表示群体的大小. 为便于表达, 本研究选取了单细胞、双细胞、3~10 细胞群体、10~100 细胞群体以及 100+ 细胞 (>100 细胞) 群体进行计数^[30]. 细胞计数时要求单细胞、双细胞至少取 100 个视野; 测定群体大小时至少测定 50 个群体, 然后取平均值. 另外, 溶解性胞外多糖 (sEPS) 和固着性胞外多糖 (bEPS) 含量均采用蒽酮硫酸法^[31]测定. 取每个培养瓶中的中上层藻液 10 ml, 12000 转/min 离心 15 min 后, 取出上清液, 放入 25 ml 比色管中, 用 0.45 μm 滤膜过滤, 用于测定溶解性胞外多糖含量. 上述离心获得的藻团加去离子水摇匀至 10 ml, 加 NaOH 调节 pH 为

10,置于45℃温水水浴提取4 h,然后进行离心,取上清液用0.45 μm 滤膜过滤,用于测定固着性胞外多糖含量.把所获得的多糖各取出1 ml,加入4 ml 蒽酮溶液,沸水水浴10 min,冷却后在620 nm 处比色.总胞外多糖(tEPS)含量为溶解性胞外多糖含量和固着性胞外多糖含量的总和.

2 统计分析

不同处理组的微囊藻群体大小和密度(包括单细胞、双细胞、3~10 细胞群体、10~100 细胞群体以及100+ 细胞群体)差异采用单因素方差进行统计分析.所有数据的统计分析都采用SPSS 18.0 软件进行.

3 结果

3.1 不同光照强度对水华微囊藻群体大小增长的影响

随着光照强度增强,水华微囊藻群体大小增大,其中变化光照强度组水华微囊藻形成的群体比低光强组G1、G2 和G3 都要大(图1).每个光照强度处理下均有大于100 细胞的群体出现,随着光照强度增大,大于100 细胞群体的平均大小增大.光照强度为16000 lx 的处理组大于100 细胞的群体最大,平均细胞数达到763 cells/群体,光照强度为2000、4000、80000 lx 处理组的大于100 细胞的群体平均细胞数分别为255、480 和630 cells/群体,模拟野外变化光照强度处理组的大于100 细胞的群体平均细胞数为662 cells/群体.统计分析显示,对于大于100 细胞群体,各光照强度处理组之间均有显著差异($P < 0.05$).其中,G1、G2、G4 和G5 组有极显著差异($P < 0.01$).所有光照强度处理组中10~100 细胞的群体差别不大,G1~G5 组10~100 细胞的群体的平均细胞数分别为40、42、43、46 和47. G1、G3、G4 和G5 组有显著差异($P < 0.01$),G1、G2 和G3 组差异不显著($P > 0.05$),G4 和G5 组也没有显著差异($P > 0.05$)(图2).

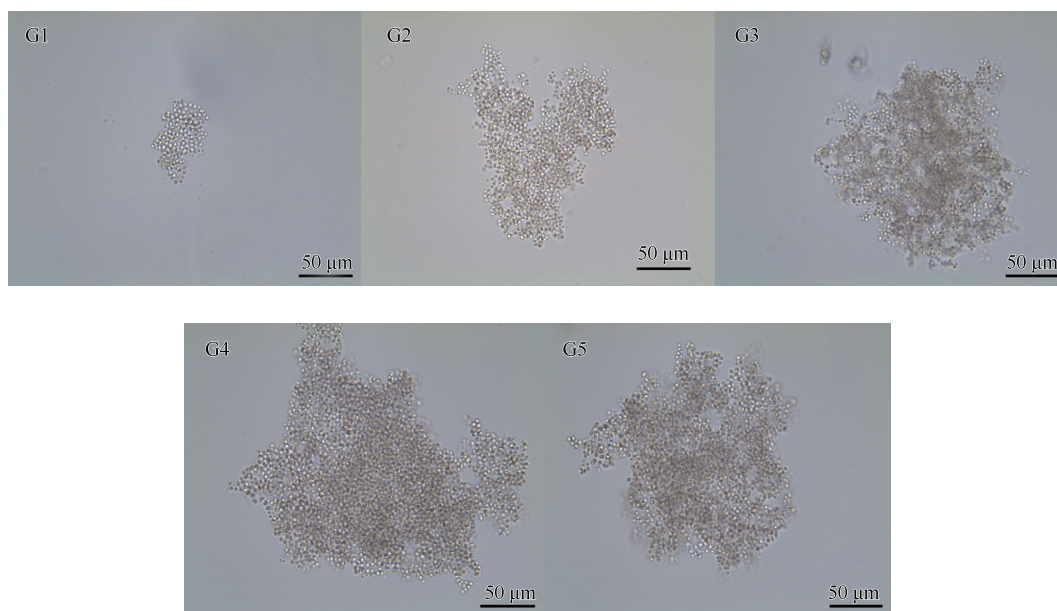


图1 不同光照强度处理组微囊藻群体大小的比较

Fig. 1 Contrast on the size of *M. flos-aquae* colonies of different light intensity treatments during the experiment

随着光照强度的增加和实验时间的增长,每个处理组中微囊藻的群体都在增大.实验第21 d,各处理组中,光强对大于100 细胞的群体大小的影响最为明显,G1 组大于100 细胞的群体大小由150 cells/群体增大到380 cells/群体;G2 组大于100 细胞的群体大小由150 cells/群体增大到650 cells/群体;G3 组大于100 细胞的群体大小由150 cells/群体增大到850 cells/群体;G4 组大于100 细胞的群体大小由150 cells/群体增大

到 900 cells/群体; G5 组大于 100 细胞的群体大小由 150 cells/群体增大到 800 cells/群体(图 3). 方差分析显示所有处理组之间大于 100 细胞的群体大小均有显著差异($P < 0.01$), 这说明光照强度对于微囊藻大于 100 细胞的群体大小影响较大.

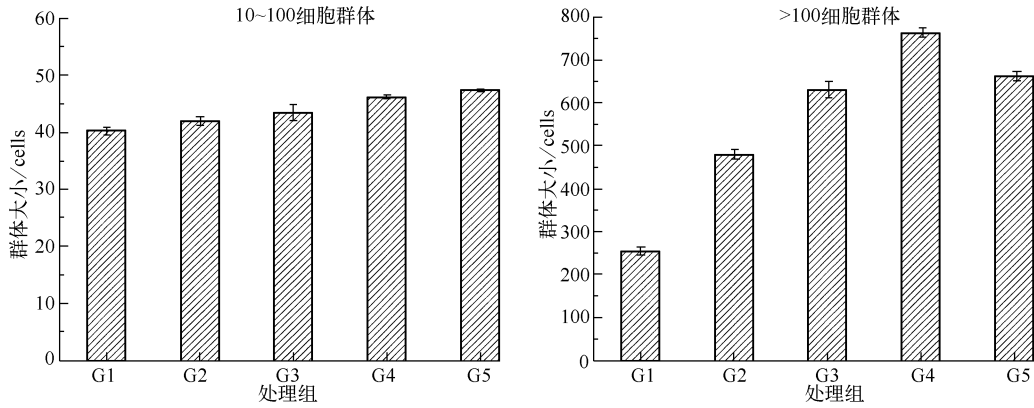


图 2 不同光照强度处理组微囊藻群体的平均大小

Fig. 2 The mean colony size of *M. flos-aquae* in the different light intensity treatments during the experiment

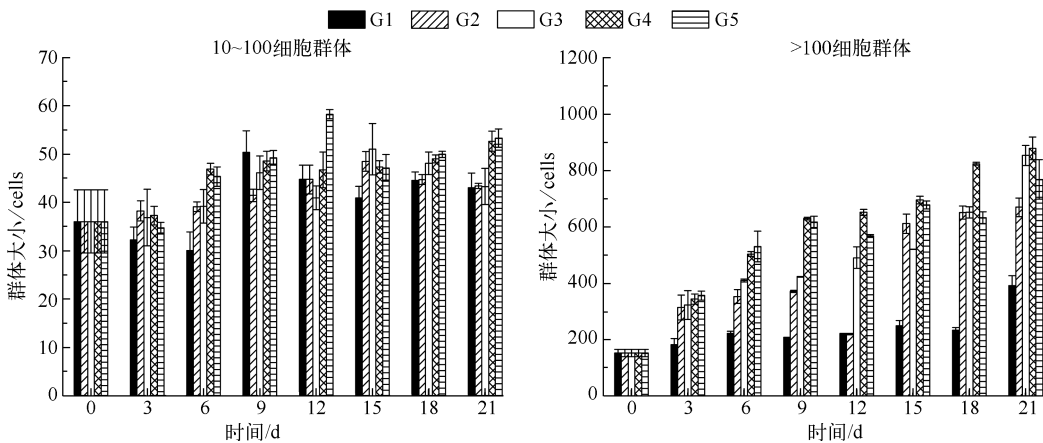


图 3 不同光照强度处理组微囊藻群体大小随时间的变化

Fig. 3 The size changes of *M. flos-aquae* colonies in different light intensity treatments during the experiment

3.2 不同光强对水华微囊藻密度的影响

G5 组(模拟野外变化光照强度)水华微囊藻密度最高, 其它处理组随着光照强度增大, 水华微囊藻的密度也有所增加(图 4). 这一结果表明, 变化光照强度比恒定光强更有利于水华微囊藻的生长. 所有处理组中 10 ~ 100 细胞群体和大于 100 细胞群体的藻密度均占总藻密度的绝大部分(图 4、图 5). 结果表明在含有水华微囊藻单细胞、双细胞和群体的混合体中, 大的微囊藻群体在竞争光照中都处于有利地位.

3.3 胞外多糖的含量与微囊藻群体大小的关系

G1、G2、G3、G4 和 G5 处理组水华微囊藻胞外多糖的含量分别为 0.014、0.018、0.037、0.038 和 0.036 mg/L, 随着光照强度的增强, 微囊藻胞外多糖的含量也随之增加. 单个细胞的胞外多糖含量分析结果也同样证实了这一结论, G1、G2、G3、G4 和 G5 单细胞胞外多糖的含量分别为 2.829×10^{-9} 、 3.443×10^{-9} 、 5.169×10^{-9} 、 5.332×10^{-9} 和 4.863×10^{-9} mg/cell. 统计分析显示, G1、G2 分别与 G3、G4、G5 之间胞外多糖浓度有显

著差异($P < 0.05$). 对不同处理组单细胞胞外多糖含量的显著性差异分析结果同样显示, G1、G2 分别与 G3、G4、G5 之间有显著性差异($P < 0.05$). G1 与 G2 之间无显著性差异($P > 0.05$), G3、G4 和 G5 之间也无显著性差异($P > 0.05$). 结果表明低光照强度与高光照强度对水华微囊藻群体胞外多糖含量及单细胞胞外多糖含量的影响均有显著差异, 而低光照组之间和高光照组之间没有显著差异.

4 讨论

本研究表明低光照强度不利于太湖水华微囊藻群体大小的增长, 变化光照强度和高光照强度有利于太湖水华微囊藻群体大小增长. 研究证实, 环境的变化几乎会对所有有机体的显型产生影响^[32-33], 微囊藻细胞同样具有表型可塑性, 微囊藻细胞聚集成群体的现象可能是微囊藻应对外界环境改变的一种方式. 藻类群体中各细胞的聚集主要依靠的是具有粘性的胞外多聚糖, 因此, 浮游植物群体的形成与胞外多聚糖的含量有着直接的关系^[34-38]. 杨桂军^[39]研

究发现铜绿微囊藻群体形成后胞外多聚糖要显著多于单细胞胞外多聚糖. 张民等^[40]研究也发现群体微囊藻比单细胞微囊藻具有更多的胞外多聚糖. 大量研究表明, 细胞胞外多糖的分泌与生物和非生物因子(如: 光照、营养盐和温度等)有重要关系. 杨州等^[13]研究发现原生动物的强牧食压力下铜绿微囊藻胞外多聚糖分泌量明显增加. 鱼腥藻的胞外多聚糖的释放受到温度的影响^[41]. de Philippis 等^[35]研究发现 N 限制条件下能促进蓝藻体内胞外多糖的合成, 而在 P 饥饿或 P 缺乏时, 一些藻类的多聚糖含量也会升高^[42-43].

光照强度是影响藻类胞外多糖分泌的重要因素之一. Friedman 等^[20]研究光强对海水紫球藻(*Porphyridium* sp.) 和淡水铜绿紫球藻(*Porphyridium aerugineum*) 多聚糖生产的影响时发现, 铜绿紫球藻的多聚糖含量随着光强的增加而增加. Moreno 等^[41]发现鱼腥藻(*Anabaena* sp. ATCC 33047) 胞外多聚糖的含量在一定的光照强度范围内随着光强的增加而增加. Otero 等^[44]在研究氮源和光强对 3 种株系的念珠藻(*Nostoc* sp.) 胞外多聚糖合成的影响时发现, 高光强能全面提高藻类胞外多聚糖的合成. 施军琼等^[45]在研究环境因子对铜绿微囊藻 PCC 7820 胞外多糖的影响时发现, 较高的 pH 和光强均显著提高胞外多糖的合成. 本研究结果也显示随着光照强度增强, 水华微囊藻胞外多糖含量也增加; 高光强处理组的胞外多糖含量明显高于低光强处理组. 胞外多糖含量增加有利于水华微囊藻细胞的聚集, 这可能也是本实验中水华微囊藻群体尤其是大于 100 细胞群体随着光照强度的增强而增大的原因.

研究表明太湖蓝藻水华尤其是微囊藻水华主要发生在 5—10 月之间^[1], 其中, 水华微囊藻是太湖微囊藻水华优势种之一. 影响太湖微囊藻水华形成的因素很多, 包括水温、营养盐、光照、生物因素等^[46]. 其中, 光照是影响微囊藻水华的重要因素之一. 与室内光照不同的是, 太湖夏季野外光照强度是变化的, 从早晨的弱光强到中午光强达到最高值, 随后下午光强又逐渐变弱. 研究发现太湖湖面光强最高可达 10000 ~ 70000 lx 之间^[47], 但随着深度变大, 光强会逐渐减弱. 有研究显示群体微囊藻比单细胞微囊藻具有更强的光合作用能力和耐受高光强的能力^[14]. 本实验也发现高光强和变化光照强度有利于水华微囊藻群体大小的增长, 而低光强不利于水华微囊藻群体大小的增长. 太湖夏季的高光强和变化光照强度有利于水华微囊藻群体大小增大, 大的微囊藻群体更容易漂浮聚集于水体表面, 从而形成微囊藻水华. 本研究结果解释了太湖夏季野外变化光照强度和高光照强度有利于微囊藻水华形成的原因.

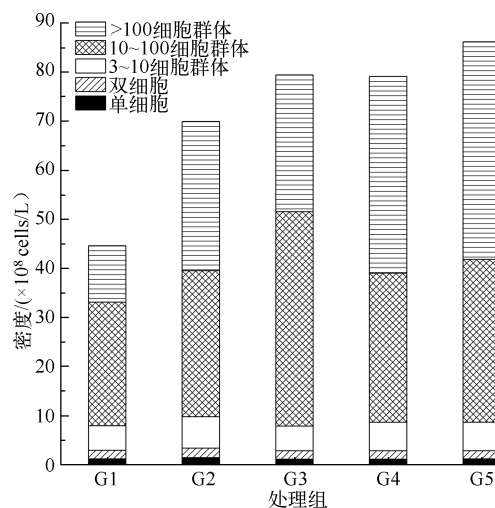


图4 不同光强处理组水华微囊藻的平均密度

Fig. 4 The mean density of different units of *M. flos-aquae* in the different light intensity treatments during the experiment

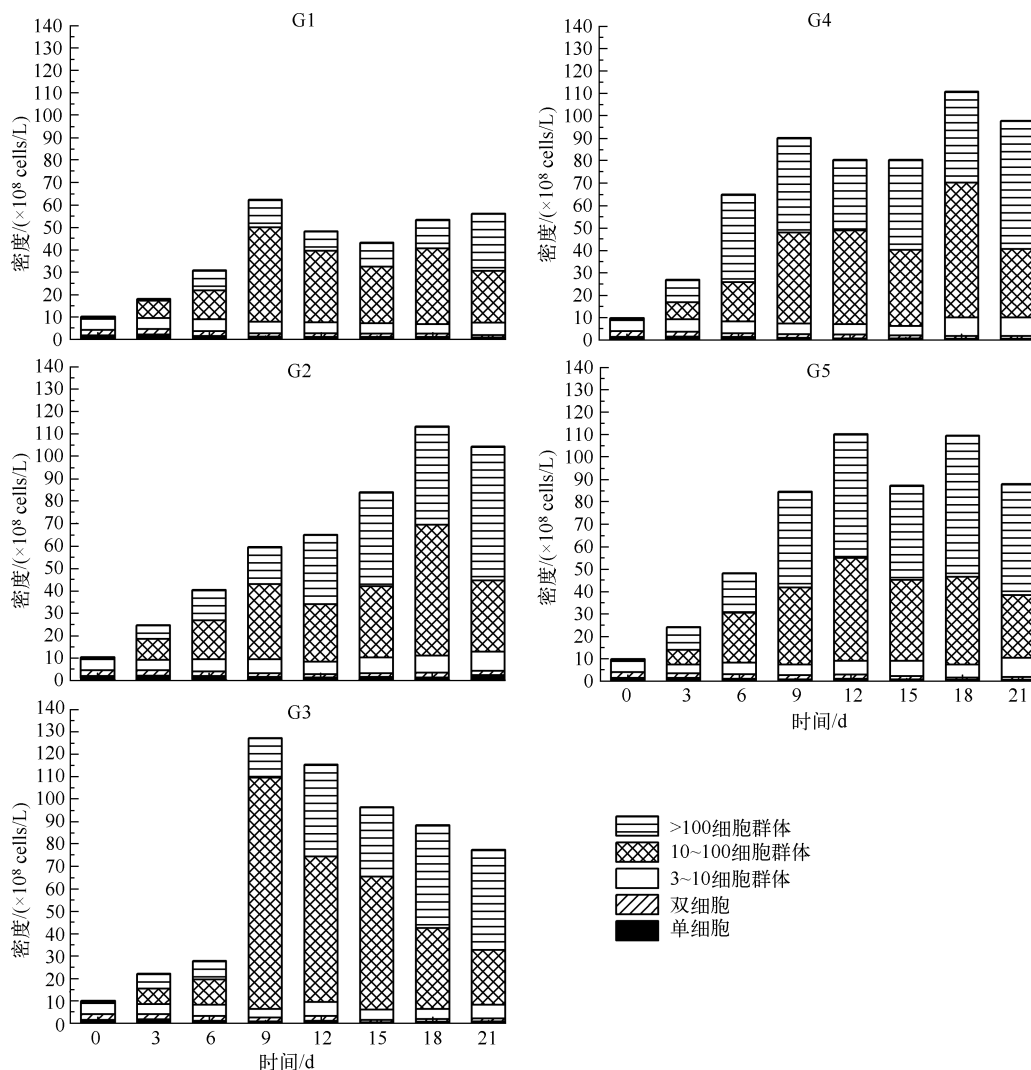


图5 不同光强处理组水华微囊藻密度随时间的变化

Fig. 5 The density variation of *M. flos-aquae* in the different light intensity treatments during the experiment

5 参考文献

- [1] Chen YW, Qin BQ, Teubner K *et al.* Long-term dynamics of phytoplankton assemblages, *Microcystis* domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China. *Journal of Plankton Research*, 2003, **25**(4): 445-453.
- [2] Qin BQ, Xu PZ, Wu QL *et al.* Environmental issues of Lake Taihu, China. *Hydrobiology*, 2007, **581**(1): 3-14.
- [3] Burkert U, Hyenstrand P, Drakare S *et al.* Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Ecology*, 2001, **35**(1): 11-17.
- [4] Li YG, Gao KS. Photosynthetic physiology and growth as a function of colony size in the cyanobacterium *Nostoc sphaeroides*. *European Journal of Phycology*, 2004, **39**(1): 9-15.
- [5] Wallace, Brett B. Simulation of water-bloom formation in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Journal of Plankton Research*, 2000, **22**(6): 1127-1138.
- [6] Hutchinson GE. A treatise on limnology. New York: Wiley, 1957.

- [7] Reynolds CS. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press, 1984.
- [8] Reynolds CS. Cyanobacterial water blooms. *Advances in Botanical Research*, 1987, **13**: 67-143.
- [9] Oliver RL, Ganf GG. Freshwater blooms. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000: 149-194.
- [10] Wu XD, Kong FX. Effects of light and wind speed on the vertical distribution of *Microcystis aeruginosa* colonies of different sizes during a summer bloom. *International Review of Hydrobiology*, 2009, **94**(3): 258-266.
- [11] Reynolds CS, Jaworski GHM, Cmiech HA *et al.* On the annual cycle of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* Kütz. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B-Biological Science*, 1981, **293**: 419-477.
- [12] Bolch CJ, Blackburn SI. Isolation and purification of Australian isolates of the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* Kütz. *Journal of Applied Phycology*, 1996, **8**: 5-13.
- [13] Yang Z, Kong FX, Shi XL *et al.* Changes in the morphology and polysaccharide content of *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria) during flagellate grazing. *Journal of Phycology*, 2008, **44**: 716-720.
- [14] 吴忠兴. 我国微囊藻多样性分析及其种群优势的生理学机制研究[学位论文]. 武汉:中国科学院水生生物研究所, 2006:80-96.
- [15] Yang Z, Kong FX, Yang Z *et al.* Effect of filtered cultures of flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *International Review of Hydrobiology*, 2009, **94** (2): 143-152.
- [16] Jang MH, Ha K, Joo GJ *et al.* Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshwater Biology*, 2003, **48**: 1540-1550.
- [17] Shen H, Niu Y, Xie P *et al.* Morphological and physiological changes in *Microcystis aeruginosa* as a result of interactions with heterotrophic bacteria. *Freshwater Biology*, 2011, **56**(6): 1065-1080.
- [18] Sedmak B, Eleršek T. Microcystins induce morphological and physiological changes in selected representative phytoplanktons. *Microbial Ecology*, 2005, **50**: 298-305.
- [19] 阳 振. 微囊藻群体形成的驱动因子研究[学位论文]. 南京:中国科学院南京地理与湖泊研究所, 2010.
- [20] Friedman C, Dubinsky Z, Arad SM. Effect of light-intensity on growth and polysaccharide production in red and blue-green Rhodophyta unicells. *Bioresource Technology*, 1991, **38**: 105-110.
- [21] Shi XL, Yang LY, Wang FP *et al.* Growth and phosphate uptake kinetics of *Microcystis aeruginosa* under various environmental conditions. *Environmental Science*, 2004, **16**: 288-292.
- [22] 刘春光, 金相灿, 邱金泉等. 光照与磷的交互作用对两种淡水藻类生长的影响. *中国环境科学*, 2005, **25**(1): 32-36.
- [23] Zhou Y, Zheng LL, Wang W *et al.* Combined effects of temperature, light intensity, and nitrogen concentration on the growth and polysaccharide content of *Microcystis aeruginosa* in batch culture. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2012, **41**: 130-135.
- [24] 庄树宏, Hendrik S. 光强和光质对底栖藻类群落影响Ⅱ. 群落和种群的动态和适应模式. *生态学报*, 2001, **21**(12): 2057-2066.
- [25] 陈雪初, 孙扬才, 曾晓文等. 低光照度对源水中铜绿微囊藻增殖的抑制作用. *中国环境科学*, 2007, **27**(3): 352-355.
- [26] Esposito S, Botte V, Ludicone D *et al.* Numerical analysis of cumulative impact of phytoplankton photoresponses to light variation on carbon assimilation. *Journal of Theoretical Biology*, 2009, **261**: 361-371.
- [27] 秦伯强, 杨柳燕, 陈非洲等. 湖泊富营养化发生机制与控制技术及其应用. *科学通报*, 2006, **51**(16): 1857-1866.
- [28] Rippka R, Deruelles J, Waterbury JB *et al.* Genetic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *Journal of General Microbiology*, 1979, **111**: 1-61.
- [29] Cao HS, Yang Z. Variation in colony size of *Microcystis aeruginosa* in a eutrophic lake during recruitment and bloom formation. *Journal of Freshwater Ecology*, 2010, **25**(3): 331-335.
- [30] Huisman J, Jonker RR, Zonneveld C *et al.* Competition for light between phytoplankton species: Experimental tests of mechanistic theory. *Ecology*, 1999, **80**(1): 211-222.
- [31] Zhou Y, Liu Y, Ge J *et al.* Aggregate formation and polysaccharide content of *Chlorella pyrenoidosa* Chick (Chlorophyta) in response to simulated nutrient stress. *Bioresource Technology*, 2010, **101**: 8336-8341.
- [32] Waddington CH. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 1953, **7**(2): 118-126.
- [33] Bradshaw AD. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genomics and Genetics*, 1965, **13**: 115-155.
- [34] Pajdak-sts A, Fislkowska E, Fyda J. *Phormidium autumnale* (Cyanobacteria) defense against three ciliate grazer species.

- Aquatic Microbial Ecology*, 2001, **23**: 237-244.
- [35] de Philippis R, Margheri MC, Pelosi E *et al.* Exopolysaccharide production by a unicellular cyanobacterium isolated from a hypersaline habitat. *Journal of Applied Phycology*, 1993, **5**(4): 387-394.
- [36] Wustman BA, Gretz MR, Hoagland KD. Extracellular matrix assembly in diatoms (Bacillariophyceae) (I. A model of adhesives based on chemical characterization and localization of polysaccharides from the marine diatom *Achnanthes longipes* and other diatoms). *Plant Physiology*, 1997, **113**(4): 1059-1069.
- [37] Van RM, Janse I, Noordkamp DJB *et al.* An inventory of factors that effect polysaccharide production by *Phaeocystis globosa*. *Journal of Sea Research*, 2000, **43**: 297-306.
- [38] Thornton D. Diatom aggregation in the sea: mechanisms and ecological. *European Journal of Phycology*, 2002, **37**: 149-161.
- [39] 杨桂军. 浮游植物对营养盐和浮游动物胁迫的响应研究[学位论文]. 南京: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 2008.
- [40] 张 民, 孔繁翔. 单细胞和群体微囊藻光化学响应的差异. 中国水环境污染控制与生态修复技术学术研讨会, 2008.
- [41] Moreno J, Vargas MA, Olivares H *et al.* Exopolysaccharide production by the cyanobacterium *Anabaena* sp. ATCC 33047 in batch and continuous culture. *Journal of Biotechnology*, 1998, **60**: 175-182.
- [42] Nicolaus B, Panico A, Lama L *et al.* Chemical composition and production of exopolysaccharides from representative members of heterocystous and non-heterocystous cyanobacteria. *Phytochemistry*, 1999, **52**(4): 639-647.
- [43] Roux JM. Production of polysaccharide slime by microbial mats in the hypersaline environment of a western Australian solar saltfield. *International Journal of Salt Lake Research*, 1996, **5**(2): 103-130.
- [44] Otero A, Vincenzini M. Extracellular polysaccharide synthesis by *Nostoc* strains as affected by N source and light intensity. *Journal of Biotechnology*, 2003, **102**(2): 143-152.
- [45] 施军琼, 马剑敏, 吴忠兴. 环境因子对铜绿微囊藻 7820 胞外多糖的影响. 河南师范大学学报, 2008, **36**(5): 119-123.
- [46] Paerl W, Fulton RS, Moisander PH *et al.* Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on Cyanobacteria. *Science World*, 2001, (1): 76-113.
- [47] 陈宇炜, 高锡云, 陈伟民等. 太湖微囊藻的生长特征及其分离纯培养的初步研究. 湖泊科学, 1999, **11**(4): 351-355.