

杨小杰, 韩士群, 唐婉莹, 等. 凤眼莲对铜绿微囊藻生理、细胞结构及藻毒素释放与削减的影响[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(2): 376-382.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2016.02.022

## 凤眼莲对铜绿微囊藻生理、细胞结构及藻毒素释放与削减的影响

杨小杰<sup>1,2</sup>, 韩士群<sup>2</sup>, 唐婉莹<sup>1</sup>, 严少华<sup>2</sup>, 周庆<sup>2</sup>

(1. 南京理工大学化工学院, 江苏 南京 210094; 2. 江苏省农业科学院农业资源与环境研究所, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 通过共培养试验, 研究了凤眼莲对产毒铜绿微囊藻生长和毒素释放的影响。结果表明, 凤眼莲与铜绿微囊藻共培养有效抑制了铜绿微囊藻的生长, 加速了它的衰亡。凤眼莲严重破坏藻细胞的超氧化物歧化酶(SOD)系统, 共培养6 d后藻细胞SOD活性降至 $(2.67 \pm 1.68)$  U/mg, 导致超氧阴离子自由基未能及时转化。在凤眼莲影响下, 共培养4 d时铜绿微囊藻细胞就出现萎缩现象, 类囊体片层结构出现溶解, 细胞ATP水平持续快速下降。与无凤眼莲空白对照相比, 凤眼莲的存在使铜绿微囊藻毒素(MC-LR和MC-RR)的释放量显著降低, 削减速度显著加快。

**关键词:** 凤眼莲; 铜绿微囊藻; 藻毒素释放; 藻毒素削减

**中图分类号:** X52 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2016)02-0376-07

## Physiological characteristics and cell structure of *Microcystis aeruginosa* and microcystin release and reduction in *Eichhornia crassipes*-grown water

YANG Xiao-jie<sup>1,2</sup>, HAN Shi-qun<sup>2</sup>, TANG Wan-ying<sup>1</sup>, YAN Shao-hua<sup>2</sup>, ZHOU Qing<sup>2</sup>

(1. School of Chemical Engineering, Nanjing University of Science and Technology, Nanjing 210094, China; 2. Institute of Agricultural Resource and Environment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** The influence of co-cultured *Eichhornia crassipes* on physiological characteristics and cell structure of *Microcystis aeruginosa* and different types of microcystins release and reduction were studied. *E. crassipes* inhibited the growth of *M. aeruginosa* and accelerated its death. *E. crassipes* also damaged the superoxide dismutase (SOD) enzyme system of *M. aeruginosa* severely; the SOD activity of co-cultured algal cells decreased to  $(2.67 \pm 1.68)$  U/mg after 6 d, which resulted in the failure of timely transformation of superoxide anion radical. Under the stress of *E. crassipes* for 4 d, cells of *M. aeruginosa* started to shrink, the thylakoid lamella structure was dissolved, and the ATP level of algal cells declined rapidly. However, the releases of microcystin-LR and microcystin-RR from *M. aeruginosa* in the existence of *E. crassipes* was significantly less, and the reductions was quicker.

**Key words:** *Eichhornia crassipes*; *Microcystis aeruginosa*; microcystin release; microcystin reduction

收稿日期: 2015-06-30

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2015BAD13B04); 江苏省

自然科学基金项目(BK20130730)

作者简介: 杨小杰(1989-), 女, 山东聊城人, 硕士研究生, 主要从事水环境研究。(Tel) 15715187520; (E-mail) 1124772465@qq.com

通讯作者: 周庆, (E-mail) qqzhouqing@hotmail.com

近年来, 随着经济的迅猛发展和环境保护的相对滞后, 中国许多河、湖水体营养盐含量超标, 其中, 氮、磷和其他无机盐类可以大大加快湖泊的富营养化进程<sup>[1]</sup>。湖泊水体的富营养化问题呈现严重态

势。中国富营养化湖泊大多伴有蓝藻水华的危害。自从 2007 年太湖水华事件后,蓝藻水华的危害引起了更多的关注<sup>[2]</sup>。

铜绿微囊藻是中国富营养化水体中最常见的水华藻类<sup>[3]</sup>。微囊藻毒素(MC)的释放对水环境功能和人畜健康造成极大危害<sup>[4-5]</sup>,因此,如何控制和削减富营养化水体中蓝藻的爆发性增长是生态学和环境科学领域的重要任务。目前,控制蓝藻水华的技术包括化学方法(投加杀藻剂、絮凝剂等)、物理方法(机械打捞除藻<sup>[6]</sup>、超声波放射线杀藻等)和生物方法(放养鱼类浮游生物、种植水生植物等)。其中,利用水生植物控制水华已成为控藻研究的热点<sup>[7]</sup>。凤眼莲[*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms]是多年生漂浮型草本植物,因其具有极强的氮、磷吸收能力,对富营养化水体修复效果显著<sup>[8]</sup>。目前虽然有凤眼莲根系分泌的几种克藻化合物对不同藻种影响的研究<sup>[9-11]</sup>,但有关凤眼莲对产毒铜绿微囊藻影响机制的研究还不够深入,且凤眼莲对产毒铜绿微囊藻不同类型毒素释放与削减影响的研究较少。

本试验通过凤眼莲和铜绿微囊藻的共培养,探究凤眼莲对铜绿微囊藻抗氧化系统、能量系统和细胞结构的影响,并研究分析凤眼莲对铜绿微囊藻不同类型毒素释放与削减特征的影响,以期探讨湖泊水体中凤眼莲与蓝藻共存时凤眼莲对蓝藻生长和毒素释放的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

产毒铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa* FACHB-912)购于中国科学院武汉水生生物研究所淡水藻种库,藻种使用 1/10 改良 Hoagland's 培养基(pH 7.0)进行培养。取江苏省农业科学院一号池塘水[HPLC 法未检出微囊藻毒素(MC-LR 和 MC-RR),叶绿素 a (Chl.a)含量为(19.53±3.94) μg/L,总氮(TN)为(7.850±0.015) mg/L,总磷(TP)为(0.373±0.013) mg/L],经滤膜(孔径 0.45 μm)过滤后,与 1/10 改良 Hoagland's 培养液按体积比 1:4(即 1 L 池塘水与 4 L 1/10 改良的 Hoagland's 培养液)混合,制得试验所需的培养液。当铜绿微囊藻生长处于对数生长期( $OD_{650} \approx 0.25$ )时,再用于和凤眼莲共培养试验。

凤眼莲(*E. crassipes*)采自江苏省农业科学院凤

眼莲保种池。先去除残体,再依次用自来水、去离子水冲洗,冲洗干净后选取大小基本一致、组织未受损伤的健康植株,用于共培养试验的凤眼莲先用 1/10 改良 Hoagland's 培养基(pH 7.0)预培养 7 d。光照培养箱设定标准培养条件:相对湿度为 75%,光照度为 3 200 lx,温度为 28 ℃,光照周期(光暗时间比)为 12 h:12 h。

### 1.2 试验方法

共培养试验于 10 L 平底敞口玻璃器皿中进行,在 10 L 处于对数生长期的铜绿微囊藻培养液中,加入初始鲜质量浓度为 16 g/L 的凤眼莲共培养,以不加凤眼莲为对照。采用标准培养条件,以考察有无凤眼莲对铜绿微囊藻生理活性的影响。每个处理设置 3 个重复,共培养液每天搅拌 1 次。每天取样测定藻细胞密度、藻细胞生理学指标、藻细胞结构和水体微囊藻毒素指标。0 d、4 d、7 d、10 d 时取对照组铜绿微囊藻样品,0 d、4 d、7 d 时取处理组铜绿微囊藻样品观察藻细胞形态。对照组和试验组的藻密度测定到第 9 d。由于处理组 6 d 后藻细胞残留量过少,因此处理组藻细胞生理学指标的取样截止到第 6 d,对照组取样截止到第 9 d。

### 1.3 测定方法

1.3.1 藻类生物量的测定 采用显微镜计数法,在显微镜下用血球计数板计数测定藻密度,每个样品重复 2 次。

1.3.2 藻类生理学指标的测定 铜绿微囊藻细胞叶绿素 a 含量测定采用热乙醇法<sup>[12]</sup>,总蛋白质浓度的测定采用 Bradford 法<sup>[13]</sup>,过氧化氢( $H_2O_2$ )含量的测定采用  $H_2O_2$  测试盒(南京建成生物工程研究所产品)。藻细胞三磷酸腺苷(Adenosine 5'-triphosphate, ATP)水平的测定采用 ATP 含量测试盒(南京建成生物工程研究所产品),超氧化物歧化酶(SOD)含量的测定采取氮蓝四唑(NBT)光还原法<sup>[14]</sup>,过氧化氢酶(CAT)的测定采用紫外分光光度法<sup>[15]</sup>。藻细胞结构通过透射电镜(TEM Philips CM100)进行观察。

1.3.3 微囊藻毒素(MC)含量的测定 水体总 MC-LR 和总 MC-RR 含量测定:定期采集共培养液 50 ml,经反复冻融 5 次后,超声波水浴处理 15 min,过 0.45 μm 滤膜,滤液经  $C_{18}$  固相萃取小柱(Waters, Sep-Pak® Vac 3cc)分离富集后,甲醇洗脱液悬转蒸干,重悬于 300 μl 50% 甲醇中,用高效液相色谱仪

(Agilent 1200)测定。色谱条件为 250 mm×4.6 mm 的  $C_{18}$  反相柱,柱温 40 ℃,流动相为甲醇与磷酸盐缓冲溶液(pH3.0,体积比 57:43),流速 1 ml/min,紫外可见光检测器波长 238 nm<sup>[16]</sup>。水体中溶解性 MC-LR 和溶解性 MC-RR 含量测定:定期采集共培养液 100 ml,直接过 0.45 μm 滤膜,后续滤液处理步骤和毒素测定方法与水体总 MC-LR、总 MC-RR 含量测定相同。

#### 1.4 统计分析

采用 SPSS 17.0 软件包进行统计分析,线性回归分析用于分析各指标间的相关性,处理间差异分析采用 SPSS 17.0 中的 ANOVA。

## 2 结果

### 2.1 凤眼莲对铜绿微囊藻生长的影响

如图 1 所示,在共培养条件下,空白对照组中藻细胞密度先增加,到第 5 d 开始快速衰亡;而在有凤眼莲的条件下,铜绿微囊藻生长受到抑制,第 3 d 开始快速死亡,到第 8 d 时藻细胞密度仅为初始量的 5.8%,是空白对照的 15.0%。可见,凤眼莲有效地抑制了铜绿微囊藻的生长。

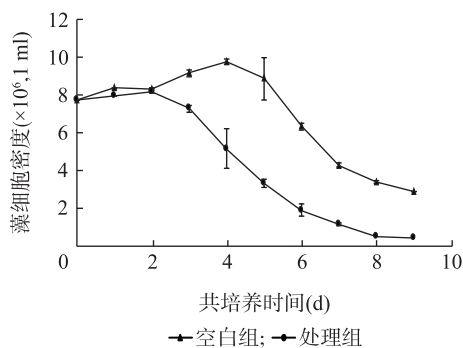


图 1 凤眼莲对铜绿微囊藻生物量的影响

Fig.1 Change in biomass of *Microcystis aeruginosa* co-cultured with *Eichhornia crassipes*

叶绿素 a (Chl.a) 是蓝藻光合作用过程中最重要的光捕获色素之一<sup>[17]</sup>。在凤眼莲影响下,共培养 4 d 后,水体中 Chl.a 含量迅速下降,显著低于空白对照( $P<0.01$ ) (图 2)。而水体中 Chl.a 含量的变化与铜绿微囊藻的细胞密度呈极显著正相关关系( $R^2=0.990$ ,  $P<0.01$ )。可见,凤眼莲能够通过控制蓝藻生长,促进蓝藻的衰亡,使藻华群体的蓝藻细胞数量减少,叶绿素 a 含量下降,从而降低了整个水华

群体的光合生产力。

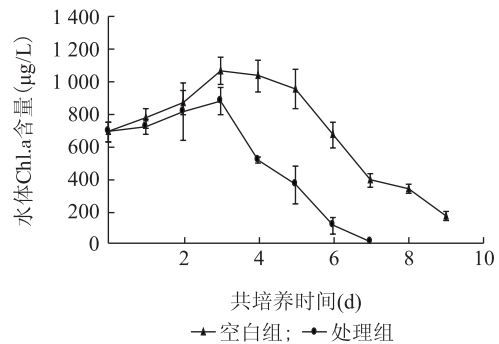


图 2 凤眼莲影响下水体中叶绿素 a (Chl.a) 含量的变化

Fig.2 Change in the content of Chl. a in the *E. crassipes* cultured water

### 2.2 凤眼莲对铜绿微囊藻抗氧化系统与活性氧含量的影响

超氧化物歧化酶(SOD)是藻细胞活性氧清除系统中一类重要的保护酶<sup>[18]</sup>,能够清除生物氧化过程中产生的超氧阴离子自由基( $O_2^{\cdot-}$ ),具有极强的抗氧化性<sup>[19]</sup>。图 3 所示,空白对照组中藻细胞 SOD 活性随时间逐渐下降,但第 9 d 时仍然维持在  $(16.74 \pm 0.84)$  U/mg。而在凤眼莲影响下,铜绿微囊藻细胞 SOD 活性呈现先增长后下降的趋势,3 d 后 SOD 活性显著低于空白对照( $P<0.05$ ),6 d 后 SOD 活性降为  $(2.67 \pm 1.68)$  U/mg。有研究发现 SOD 活性降至 1 U/mg 时,细胞内 SOD 酶系统已经被过量的  $O_2^{\cdot-}$  破坏,失去了抵御活性氧氧化伤害的能力<sup>[20]</sup>。由此推测,在凤眼莲处理 6 d 后,铜绿微囊藻细胞的 SOD 酶系统可能基本被破坏。

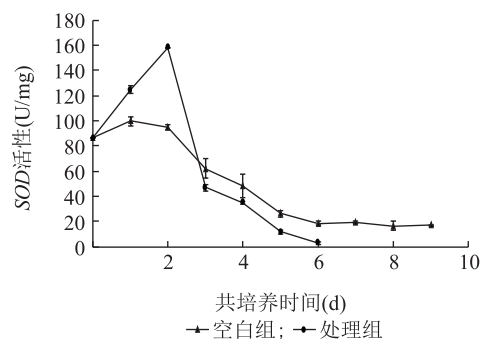


图 3 凤眼莲对铜绿微囊藻 SOD 活性的影响

Fig.3 SOD activity in *M. aeruginosa* co-cultured with *E. crassipes*

过氧化氢酶(CAT)是一种酶类清除剂,它可使 $H_2O_2$ 分解为分子氧和水,清除细胞内 $H_2O_2$ ,从而使细胞免于遭受 $H_2O_2$ 毒害,是生物防御体系的关键酶之一<sup>[21]</sup>。共培养试验中,空白组和处理组中CAT活性随着试验的进行都呈现先增高后降低的趋势(图4)。1~3 d时,处理组CAT活性显著高于对照组( $P<0.05$ ),但4 d后处理组CAT活性显著低于对照组( $P<0.05$ )。

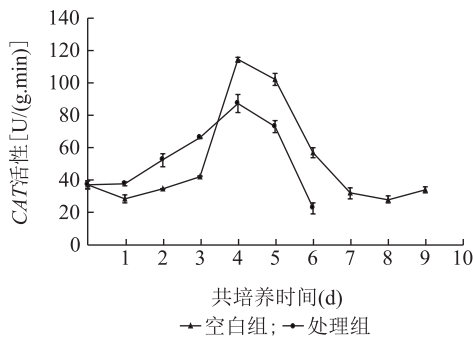


图4 凤眼莲对铜绿微囊藻CAT活性的影响

Fig.4 CAT activity in *M. aeruginosa* co-cultured with *E. crassipes*

$H_2O_2$ 是活性氧类物质(Activated oxygen species, AOS)中重要的一种,具有强氧化性,对细胞具有损伤作用<sup>[22]</sup>。处理组第1 d时, $H_2O_2$ 含量显著上升,但此后2~6 d  $H_2O_2$ 含量与初始值差异不显著( $P>0.05$ );空白组2~5 d  $H_2O_2$ 含量与初始值差异不显著( $P>0.05$ ),但第6 d、第8 d铜绿微囊藻自然衰亡时, $H_2O_2$ 的含量显著上升(图5)。可见,凤眼莲促进铜绿微囊藻衰亡与铜绿微囊藻自然衰亡下抗氧化系统损伤存在差异,凤眼莲对铜绿微囊藻抗氧化系统的损伤主要集中在SOD酶系统的破坏。

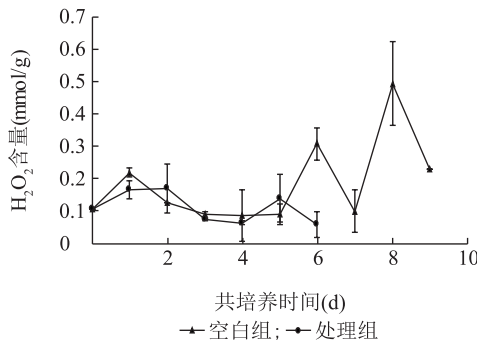


图5 凤眼莲对铜绿微囊藻 $H_2O_2$ 含量的影响

Fig.5  $H_2O_2$  content in *M. aeruginosa* co-cultured with *E. crassipes*

### 2.3 凤眼莲对铜绿微囊藻能量系统的影响

ATP是生物体内能量转换中最基本载体,作为最重要的能量分子在细胞的各种生理过程中起着重要的作用。如图6所示,空白对照组中,藻细胞ATP浓度呈现先下降后上升再下降的趋势。这可能是由于进入平稳期生长的细胞,其ATP的消耗与再生存在动态平衡的状态,但进入衰亡期后,ATP水平的下降是不可逆的。而处理组中,在凤眼莲的抑制下,铜绿微囊藻细胞ATP浓度呈现快速下降的趋势。可见,藻细胞的能量系统受到凤眼莲的破坏。

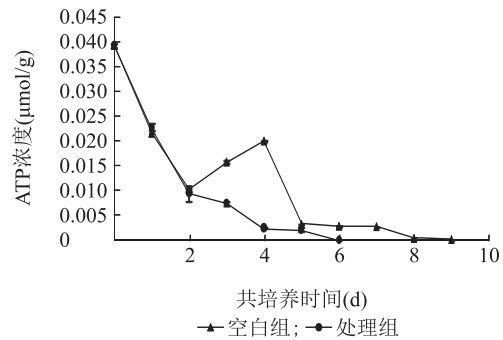


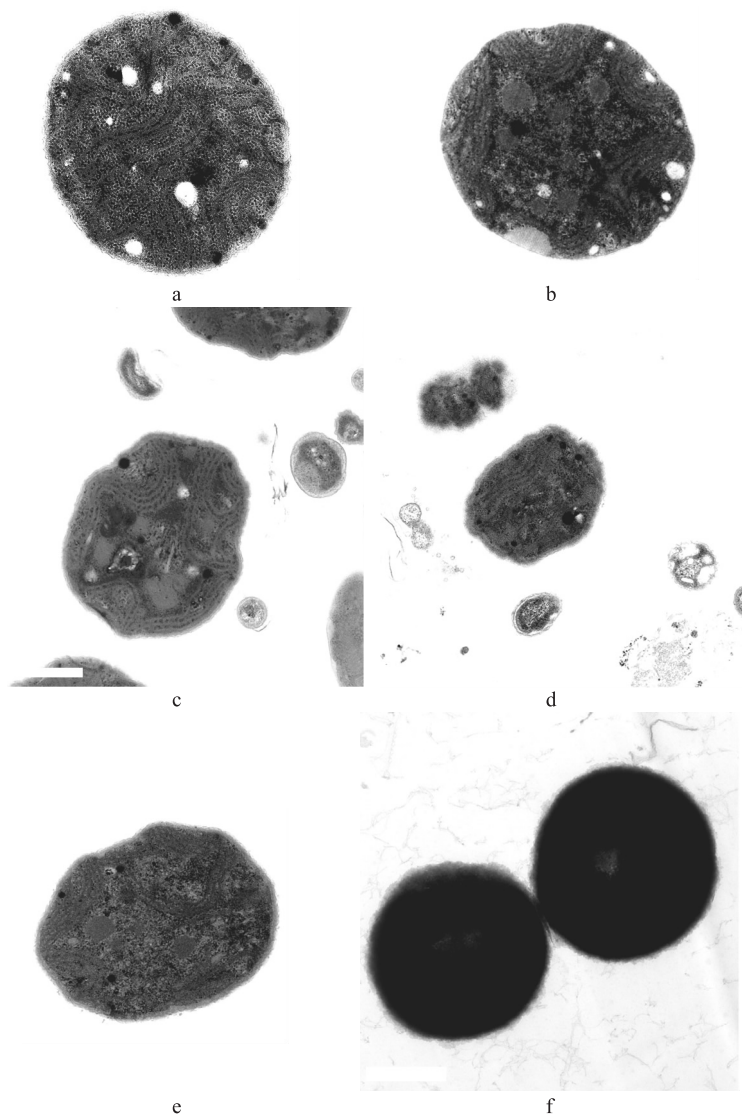
图6 凤眼莲对铜绿微囊藻ATP浓度的影响

Fig.6 ATP concentration in *M. aeruginosa* co-cultured with *E. crassipes*

### 2.4 凤眼莲对铜绿微囊藻细胞结构的影响

铜绿微囊藻细胞在透射电镜(TEM)下呈现圆形或椭圆形,正常的铜绿微囊藻细胞细胞壁完整,细胞膜与细胞壁紧密结合,含有大量片层类囊体和气泡组成的强透光区类囊体,其片层外表面上附有藻胆体用来捕捉光的激发能,藻细胞无核膜,类囊体非常丰富,多分布在周边区,类囊体大致与细胞壁侧壁平行排列(图7)。对照组第4 d时,细胞处于增殖阶段,此时细胞结构依然是完整的;对照组第7 d时,细胞处于衰亡期,此时细胞开始萎缩,细胞壁与细胞膜开始分离;对照组第10 d时,细胞处于衰亡末期,细胞严重萎缩,细胞壁不再完整,有破裂现象,细胞死亡。而在凤眼莲影响下,处理组第4 d时,细胞就出现萎缩现象,类囊体出现溶解,细胞上出现凹陷;处理组第7 d时,细胞膜与细胞壁相互溶解,细胞内部结构模糊不清,看不到片状类囊体,细胞死亡。可见,在凤眼莲影响下,铜绿微囊藻细胞的类囊体发生分解,蓝藻细胞的光捕捉能力下降,导致细胞生长所需的能量和有机物供给不足,细胞代谢活性降低,生长受到抑制。





a: 正常细胞; b: 对照组第 4 d 细胞; c: 对照组第 7 d 细胞; d: 对照组第 10 d 细胞; e: 处理组第 4 d 细胞; f: 处理组第 7 d 细胞。

图 7 铜绿微囊藻细胞的透射电镜 (TEM) 照片

Fig.7 Images of *M. aeruginosa* cells under transmission electron microscope (TEM)

## 2.5 凤眼莲对铜绿微囊藻藻毒素释放与削减的影响

生产毒素是产毒蓝藻生长过程中基本的构成要素<sup>[22]</sup>。产毒铜绿微囊藻细胞死亡或细胞通透性增强时均会向水体释放藻毒素 (MC), 导致生态失衡, 而且藻毒素通过食物链传递到人体, 在干脏中积累, 危害人类健康<sup>[23-24]</sup>。当铜绿微囊藻尚未进入衰亡阶段时, 大部分 MC 存在于细胞内, 少部分释放到水体中, 细胞死亡后大量的 MC 释放到水体中 (图 8)。MC-LR 是 MC 中急性毒性最强的。凤眼莲处理组水体总 MC-LR 含量的最高值为空白对照的

69.16%±0.43%, 水体溶解性 MC-LR 含量的最高值为空白对照的 60.10%±0.60% (图 8)。从降解速度来看, 凤眼莲处理组的水体溶解性 MC-LR 经过 8.5 d 基本降解完毕, 比空白组快 1.5 d; 水体溶解性 MC-RR 经过 7 d 基本降解完毕, 比空白对照组快 1.5 d。可见, 凤眼莲的存在使铜绿微囊藻 MC 的释放量降低, MC 的降解速度加快。

## 3 讨论

凤眼莲能够通过根系分泌化感物质对铜绿微囊藻细胞产生胁迫, 并加速它的衰亡。在凤眼莲的胁

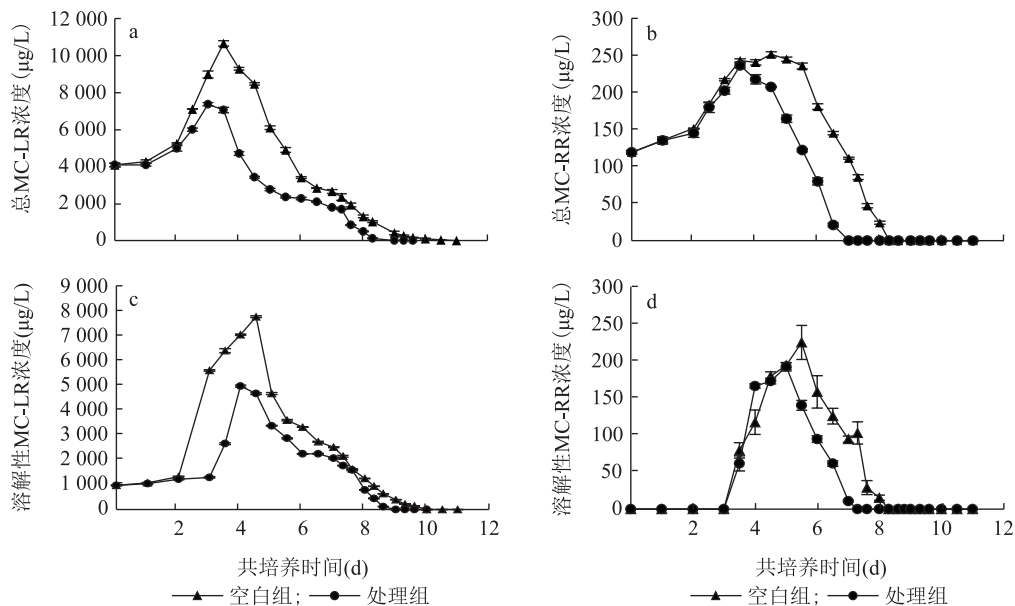


图8 凤眼莲影响下水体中藻毒素(MC)浓度的变化

Fig.8 Change in the concentration of microcystins in the water cultured with *E. crassipes*

迫下,铜绿微囊藻细胞 *SOD* 活性出现短期增强的应激性反应,随后降低。这与芦苇<sup>[25]</sup>、水稻<sup>[26]</sup>化感物质对铜绿微囊藻 *SOD* 活性的影响一致,但从 *SOD* 活性降低的程度来看,凤眼莲对铜绿微囊藻 *SOD* 酶系统的破坏性更强。

有研究发现,凤眼莲可以通过破坏铜绿微囊藻光合色素藻蓝蛋白和藻蓝蛋白/别藻蓝蛋白的水平对铜绿微囊藻整个光合系统中的能量捕获与电子传递过程进行干扰<sup>[2]</sup>。而这些光合色素和电子传递链组分正位于类囊体膜上。本研究结果表明,凤眼莲对铜绿微囊藻类囊体结构造成了损伤,机体能量供给不足,ATP 含量迅速下降。推测凤眼莲对铜绿微囊藻电子传递链干扰所形成的电子漏和产生的大量超氧阴离子,对类囊体造成了无法及时修复的损伤。而 ATP 含量的迅速下降,是否为类囊体上磷脂依赖性 ATP 酶的功能性损伤所致,有待进一步研究。

凤眼莲虽然能够有效地抑制铜绿微囊藻的生长,加速藻细胞的衰亡,但其影响下藻毒素(MC)的释放量显著低于铜绿微囊藻自然衰亡时的释放量,且 MC 的降解速度显著快于自然衰亡时的速度。我们先前的研究发现,凤眼莲对 MC 的富集能力并不强。自然界存在的大量不同种类的藻毒素降解微生物是 MC 降解的关键<sup>[27]</sup>。郑有坤等<sup>[28]</sup>的研究结果

表明,凤眼莲能够有效提高水体细菌的多样性,改变细菌的群落结构。推测凤眼莲可能有助于提升水体中降解藻毒素微生物的丰度,而这种促进作用是凤眼莲根系提供了更多的附着载体所致,还是凤眼莲根系可以分泌某些物质促进此类微生物的生长有待继续研究。

#### 参考文献:

- [1] 陈水勇,吕一峰. 水体富营养化的形成、危害和防治[J]. 环境科学与技术,1992(2): 11-15.
- [2] 周庆,韩士群,严少华,等. 凤眼莲对铜绿微囊藻生长及藻毒素与营养盐释放的影响[J]. 环境科学,2014, 35(2): 597-604.
- [3] 吴晓东,孔繁祥. 水华期间太湖梅梁湾微囊藻原位生长速率的测定[J]. 中国环境科学,2008, 28(6): 552-555.
- [4] 尹干,李慧明,陈健,等. 外源一氧化氮对微囊藻毒素诱导青菜氧化胁迫的缓解[J]. 江苏农业学报,2015, 31(2): 253-259.
- [5] 胡乐琴,吴春燕,杨秀文,等. 微囊藻毒素 ELISA 检测方法的建立与评估[J]. 江苏农业科学,2015,43(9): 340-343.
- [6] 严少华,刘海琴,张志勇,等. 水葫芦控制性种养技术研究[J]. 环境科学导刊,2011, 30(4): 5-7, 16.
- [7] 江中央,郭沛涌. 陆生植物对藻类化感抑制作用的研究进展[J]. 工业水处理,2011, 31(12): 13-17.
- [8] 王智,张志勇,韩亚平,等. 滇池湖湾大水域种养水葫芦对水质的影响分析[J]. 环境工程学报,2012, 32(11): 3827-3832.

- [9] 杨善元, 俞子文, 孙文浩, 等. 凤眼莲根系中抑藻物质分离与鉴定[J]. 植物生理学报, 1992, 18(4): 399-402.
- [10] 刘洁生, 陈之兰, 杨维东, 等. 凤眼莲根系丙酮提取物抑制赤潮藻类生长的机制研究[J]. 环境工程学报, 2006, 26(5): 815-820.
- [11] 陈之兰, 杨维东, 刘洁生, 等. 凤眼莲根系分泌物对塔玛亚历山大藻的化感作用[J]. 水生生物学报, 2005, 29(3): 313-317.
- [12] WINTERMANS J F G M, DE MOTS A. Spectrophotometric characteristics of chlorophyll a and b and their pheophytins in ethanol[J]. Biophysica Acta, 1965, 109(2): 448-453.
- [13] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding[J]. Analytical Biochemistry, 1976, 72(1-2): 248-254.
- [14] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [15] 杨兰芳, 庞静, 彭小兰, 等. 紫外分光光度法测定植物过氧化氢酶活性[J]. 现代农业科技, 2009(20): 364-366.
- [16] GB/T 20466-2006 水中微囊藻毒素的测定[S].
- [17] GANTT E. Phycobilisomes: Light-harvesting pigment complexes[J]. Bioscience, 1975, 25(12): 781-788.
- [18] SCANDALIOS J G. Oxygen stress and superoxide dismutases[J]. Plant Physiology, 1993, 101(1): 7-12.
- [19] 徐靖, 赵兰华, 宋功武. 化学发光法测定SOD活性的干扰因素及消除方法[J]. 分析科学学报, 2002, 18(4): 321-323.
- [20] DAT J, VANDENABEELE S, VRANOVA E, et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses[J]. Cell and Molecular Life Science, 2005, 57: 779-795.
- [21] ONCE L, YURDAKULOL E, KELES Y, et al. Role of antioxidant defense system and bio-chemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants[J]. Acta Oecologica-International Journal of Ecology, 2004, 26(3): 211-218.
- [22] SHIM I S, MOMOSE Y, YAMAMOT O, et al. Inhibition of catalase activity by oxidative stress and its relationship to salicylic acid accumulation in plants[J]. Plant Growth Regulation, 2003(39): 285-292.
- [23] FALCONER I R. An overview of problems caused by toxic blue-green algae (cyanobacteria) in drinking and recreational water[J]. Environment Toxicology, 1999, 14: 5-12.
- [24] BACKER L C, MC NEEL S V, BARBER T, et al. Recreational exposure to microcystins during algal blooms in two California lakes[J]. Toxicon, 2010, 55: 909-921.
- [25] 李锋民, 胡洪营, 种云霄, 等. 芦苇化感物质EMA对铜绿微囊藻生理特性的影响[J]. 中国环境科学, 2007, 27(3): 377-381.
- [26] 张余霞, 张玲, 张阳阳, 等. 盐京九号水稻种植水对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)抑制作用的研究[J]. 南京师范大学学报: 工程技术版, 2010, 10(4): 99-104.
- [27] CHRISTOFFERSON K, LYCK S, WINDING A. Microbial activity and bacterial community structure during degradation of microcystins[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2002, 27(2): 125-136.
- [28] 郑有坤, 刘凯, 熊子君, 等. 大水面放养水葫芦对富营养化湖泊水体可培养细菌群落结构的影响[J]. 微生物学通报, 2015, 42(1): 42-53.

(责任编辑: 张震林)