

铜绿微囊藻高温胁迫后的超补偿生长

秦红杰^{1,2}, 李敦海^{1*}

(1. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 将在 40℃ 条件下培养 5 d 和 10 d 的铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa* FACHB 905) 转接至新鲜培养基, 以 25℃ 培养条件下转接的相同细胞密度的培养物为对照, 然后均置于相同的培养条件下恢复生长. 研究了各培养物的生长、叶绿素 a 浓度、光系统 II 的光化学效率 (F_v/F_m)、净光合速率和呼吸速率的变化. 结果表明, 在 40℃ 高温下分别培养 5 d 和 10 d, 铜绿微囊藻的比生长速率、 F_v/F_m 等指标均受到显著抑制 ($p < 0.01$). 但在胁迫解除后的中后期, 40℃ 培养 5 d 组的比生长速率为 0.362, 显著高于其对照组的 0.301 ($p < 0.05$), 证明在恢复生长中出现超补偿生长现象; 而 40℃ 培养 10 d 组的比生长速率为 0.358, 与其对照组的 0.341 差异不显著 ($p > 0.05$), 证明在恢复生长中出现等补偿生长现象. 铜绿微囊藻的这种超补偿生长特性是其成为水华优势种的一个生物内源性因素.

关键词: 高温胁迫; 铜绿微囊藻; 超补偿生长; 光合作用; 比生长速率

中图分类号: X52 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2010)07-1504-06

Over-Compensatory Growth of *Microcystis aeruginosa* After High Temperature Stress

QIN Hong-jie^{1,2}, LI Dun-hai¹

(1. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Two groups of *Microcystis aeruginosa* FACHB 905 cultures, 40℃ and 25℃ cultures were set in present study. Both of them were cultured for 5 and 10 days before transferred to fresh medium in same cell densities and then cultured under the same conditions at 25℃. The algae which were cultured under 25℃ for all the time were set as the control. The growth, chlorophyll a concentration, F_v/F_m , net photosynthetic rate and respiration rate were determined after re-inoculation. The result showed that the high temperature treated groups have lower specific growth rate and lower F_v/F_m than those of control groups ($p < 0.01$). However, in the middle-later stage of recovery growth, the specific growth rate of 40℃ for 5 days group was 0.362, and it was significantly higher than that of control groups of 0.301 ($p < 0.05$), while the specific growth rate of 40℃ for 10 days group was 0.358, and there was no significant difference with control. 40℃ for 5 days group showed over-compensatory growth while 40℃ for 10 days group showed exact-compensatory growth. It implies that the over-compensatory growth characteristics of *Microcystis aeruginosa* is an endogenous biological factor that contributing the outbreak of blooms.

Key words: high temperature stress; *Microcystis aeruginosa*; over-compensatory growth; photosynthesis; specific growth rate

蓝藻水华已成为影响水环境质量的全球性问题^[1~3], 普遍认为温度^[4,5]、光照^[6,7]等水文、气象因子及营养盐^[8~13], 对蓝藻的生长有着直接或间接的影响作用, 而就蓝藻本身的生理特性对水华的贡献的研究不多. 补偿与超补偿效应在自然界中普遍存在, 一般由胁迫和伤害所引起, 是生物对不良环境的一种适应^[14,15]. Belsky^[16]将植物遭受伤害后的补偿作用分为超补偿 (over compensation)、等补偿 (exact compensation) 和低补偿 (under compensation) 3 类. 超补偿生长现象是生物体在遭受到营养限制、环境因子胁迫、机械损伤或应激作用后, 其生长和生理机能受到制约和影响, 但当恢复到适宜的生长条件后, 其生长却表现出高于正常条件下生长的状况, 生长状况和生理指标得到不同程度的恢复^[17].

目前, 超补偿生长研究领域已涉及反刍动物^[18]、水产动物^[19,20]、高等植物^[21,22]、陆生草本植物^[23]等. 对于水生微藻类, 由于其个体微小, 研究方法和测定手段较难控制, 因而其研究开展得尚少^[24]. 但近年来该现象在微藻类研究中也陆续报道^[15,25~27], 但大多集中在海水真核藻类, 而对于淡水原核藻类——蓝藻的研究尚鲜见报道. 且以往对藻类超补偿效应的研究主要集中在观察其细胞数量、色素和有机物含量的变化上^[28], 对于其生理指

收稿日期: 2009-09-19; 修订日期: 2009-12-24

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (973) 项目 (2008CB418002); 国家水体污染控制与治理科技重大专项 (2008ZX07103-004-01-01)

作者简介: 秦红杰 (1984~), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为水华蓝藻应对环境胁迫的生理生态学机制, E-mail: hongjieqin111@126.com

* 通讯联系人, E-mail: lidh@ihb.ac.cn

标变化探讨的较少.本研究以蓝藻水华常见优势种铜绿微囊藻为材料,从其生长和光合生理等方面进一步探讨了微藻超补偿生长的一些规律,以期为揭示微藻超补偿生长现象存在的普遍性提供科学依据,以及从生物内源性因素方面探讨蓝藻水华形成的原因.

1 材料与方法

1.1 藻种来源和培养

实验用藻种铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa* FACHB 905) 来自中国科学院水生生物研究所典型培养物保藏中心淡水藻种库.采用 150 mL 的锥形瓶于光照培养箱中培养,温度为 $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$,光照强度为 1 250 lx 持续光照.采用 BG-11 培养基^[29]静置培养,每天人工摇动 2~3 次.

1.2 实验处理

将铜绿微囊藻在 $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ 、1 250 lx 下培养 15 d 使其处于对数生长期后再转接于 150 mL 锥形瓶中.实验设高温组 (40°C) 与对照组 (25°C),培养时间设置为 5 d 和 10 d.然后以新鲜培养基重新接种上述两处理组的培养物,使其具有相同的接种密度,将其均置于 $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ 、1 250 lx 下培养.每一实验组均设 3 个平行.在培养过程中进行有关指标的测定和相关参数的计算.

1.3 光密度值的测定和相关参数的计算

用 UV-3000 紫外/可见分光光度计 (Ultrospec® 3000, Pharmacia Biotech, Biochrom Ltd., England) 直接测定培养物在 665 nm 的光密度值 D_{665} ^[30],以示铜绿微囊藻的生长.根据测定的指标,计算比生长速率 μ ^[31],以反映细胞的分裂生长能力^[32].

1.4 叶绿素 a 浓度的测定

叶绿素 a 浓度的测定参照文献[33,34].取适量新鲜培养物,离心后弃上清,收集藻体,加入与培养物等体积的 95% 乙醇,置 4°C 冰箱放置 24 h;用 UV-3000 型分光光度计在 665 nm 和 649 nm 波长下测定光密度值 D_{665} 和 D_{649} ,用公式 $c = 13.7 \times D_{665} - 5.76 \times D_{649}$ 计算叶绿素 a 浓度,单位为 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$.

1.5 叶绿素荧光的测定

叶绿素荧光用浮游植物调制叶绿素荧光仪 (PHYTO-PAM, Walz GmbH, Germany) 测定,测定在室温下进行^[35].

1.6 光合放氧与呼吸作用的测定

取培养物 2 mL,用英国 Hansatech 公司生产的

Clark 型 DW1 氧电极 (Hansatech®, U. K) 测定放氧速率,光照强度为 1 250 lx,水浴温度为 25°C .放氧稳定后记录时间不少于 10 min,放氧速率测定完毕,用不锈钢滤片阻挡光路,测定呼吸速率^[36].光合放氧与呼吸速率的单位为每 h 每 mg 叶绿素的放氧或耗氧量,即 $\mu\text{mol} \cdot (\text{mg} \cdot \text{h})^{-1}$.

2 结果与分析

2.1 铜绿微囊藻生长的变化

在 40°C 下培养铜绿微囊藻的 D_{665} 前 2 d 稍有增加,以后快速下降,到了第 10 d 仅为 25°C 下培养的 15.9%,表明在 40°C 下铜绿微囊藻的生长受到严重抑制 ($p < 0.01$),见图 1 前处理. 40°C 处理 5 d 组在前 6 d 的 D_{665} 维持在初始接种水平,说明在恢复正常温度后的 6 d 内藻细胞的生长处于延滞期,8 d 以后快速生长, D_{665} 直线上升 (图 1 恢复生长). 40°C 处理 10 d 组前 14 d 藻细胞生长处于延滞期,16 d 以后恢复快速生长 (图 1 恢复生长). 40°C 处理 10 d 组的延滞期约为 40°C 处理 5 d 组的 2 倍,表明微囊藻高温胁迫时间越长其恢复期也越长.

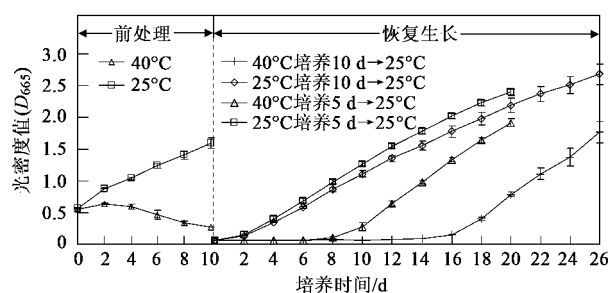


图 1 铜绿微囊藻在高温胁迫下和恢复正常温度后的生长曲线

Fig. 1 Growth curves of *M. aeruginosa* under high temperature stress and after normal temperature recovery

2.2 铜绿微囊藻比生长速率的变化

表 1 中恢复生长阶段的比生长速率 μ 值计算时的时间 t 均处在藻的对数生长期.在前处理阶段, 40°C 处理组与 25°C 对照组的比生长速率差异极显著 ($p < 0.01$),说明在 40°C 下铜绿微囊藻的生长受到了严重抑制.在恢复生长阶段, 40°C 处理 10 d 组与 25°C 处理 10 d 组的比生长速率差异不显著 ($p > 0.05$),表明铜绿微囊藻经 40°C 处理 10 d 后再转接置于 25°C 培养能够完全恢复到原来正常的比生长速率,出现等补偿生长现象; 40°C 处理 5 d 组与 25°C 处理 5 d 组在转接到 25°C 培养后,它们的比生长速率差异显著 ($p < 0.05$),说明铜绿微囊藻经 40°C 处理 5 d,在高温胁迫解除后可以出现超补偿生

表 1 铜绿微囊藻在高温胁迫下和恢复正常温度后的比生长速率

Table 1 Specific growth rate of *M. aeruginosa* under high temperature stress and after normal temperature recovery

项目	前期处理阶段		恢复生长阶段			
	40℃	25℃	40℃ 10 d→25℃	25℃ 10 d→25℃	40℃ 5 d→25℃	25℃ 5 d→25℃
t 范围 ¹⁾ /d	(0,10)	(0,10)	(16,26)	(2,12)	(8,20)	(2,14)
μ	-0.110 ± 0.002	0.150 ± 0.007	0.358 ± 0.015	0.341 ± 0.004	0.362 ± 0.022	0.301 ± 0.007

1) 表示计算比生长速率的时间段

长现象。

2.3 铜绿微囊藻叶绿素 a 浓度的变化

通过测定前处理阶段的叶绿素 a 浓度发现,铜绿微囊藻培养物在 40℃ 下培养 10 d 后其叶绿素 a 浓度仅为 25℃ 的 1.5%, 结果表明 40℃ 高温对微囊藻生长的抑制作用达到极显著水平 ($p < 0.01$, 见图 2 前处理。在解除胁迫后的恢复生长阶段 40℃ 处理 10 d 组在前 16 d 叶绿素 a 浓度维持在很低水平, 在 16 d 以后快速恢复生长进入对数生长期, 叶绿素 a 浓度逐渐增加。40℃ 处理 5 d 组在前 8 d 叶绿素 a 浓度维持在较低水平, 在 8 d 以后恢复快速生长并进入对数生长期(图 2 恢复生长)。叶绿素 a 浓度的变化趋势与 D_{665} 的变化趋势基本相同。

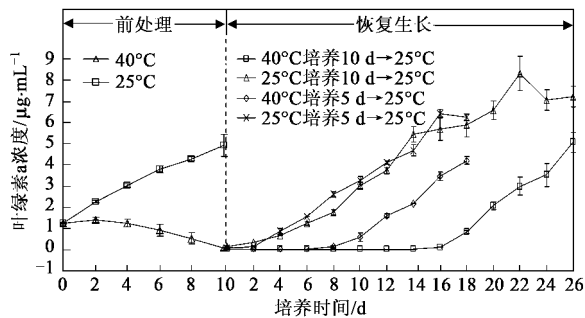


图 2 铜绿微囊藻在高温胁迫下和恢复正常温度后的叶绿素 a 浓度变化

Fig. 2 Changes of chlorophyll-a concentration in cultures of *M. aeruginosa* under high temperature stress and after normal temperature recovery

2.4 铜绿微囊藻叶绿素荧光的变化

铜绿微囊藻在 40℃ 下培养 10 d, F_v/F_m 迅速下降, 第 4 d 时 F_v/F_m 已经接近 0. 而在 25℃ 下 F_v/F_m 变化不明显, 处于 0.43 ~ 0.45 之间(图 3 前处理)。结果表明, 两实验组 F_v/F_m 差异极显著 ($p < 0.01$), 说明 40℃ 下铜绿微囊藻的光合系统受到的严重的损伤。

40℃ 处理 10 d 组, 胁迫解除后的 10 d 内 F_v/F_m 与刚接种时没有明显变化, 一直很低接近于 0(图 3 恢复生长)。从第 12 d 起 F_v/F_m 开始恢复, 到第 20 d 时达到最大值 0.42, 之后又稍有降低, 但始终低于

对照组 ($p < 0.05$)。实验结果表明, 40℃ 胁迫的 10 d 以后再于 25℃ 培养, 其 F_v/F_m 无法完全恢复, 光合系统的损伤不能完全修复。

40℃ 处理 5 d 组, 胁迫解除后的 2 d 内 F_v/F_m 没有明显变化(图 3), 从第 4 d 开始恢复, 到第 10 d 就已经恢复到 0.43, 到第 14 d 时达到最大值 0.47, 之后就没有大的变化, 其 10 ~ 20 d 的 F_v/F_m 与对照组差异不显著 ($p > 0.05$), 这说明 40℃ 胁迫的 5 d 后 F_v/F_m 可以完全恢复, 光合系统的损伤可以完全修复。同时也可以发现, 40℃ 处理 10 d 组在开始恢复以后其 F_v/F_m 始终低于 40℃ 处理 5 d 组 ($p < 0.01$)。表明 40℃ 处理 10 d 比 40℃ 处理 5 d 在胁迫解除后受损的光合系统需要更长的恢复期, 而且恢复的效果稍差。

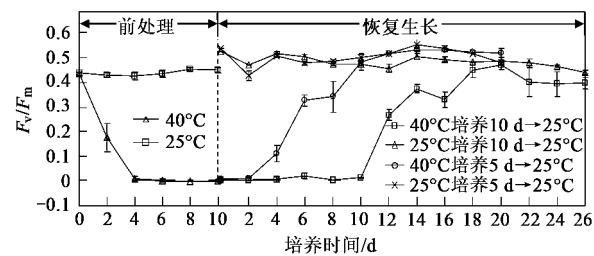


图 3 铜绿微囊藻在高温胁迫下和恢复正常温度后的 F_v/F_m

Fig. 3 Changes of F_v/F_m in *M. aeruginosa* under high temperature stress and after normal temperature recovery

2.5 铜绿微囊藻光合放氧与呼吸

图 4 显示的是经 40℃ 和 25℃ 培养 10 d 后的微囊藻转接后在 25℃ 条件下培养的呼吸速率和净光合速率曲线。图 4 中, 40℃ 10 d→25℃ 组培养前 14 d 的光合放氧和呼吸速率未测定, 因为这段时间藻处于延滞期, 叶绿素 a 含量很低, 测出的光合放氧和呼吸速率误差会很大。统计分析表明, 40℃ 10 d→25℃ 组微囊藻在对数生长期(16 ~ 26 d)的净光合速率与 25℃ 10 d→25℃ 组微囊藻在对数生长期(2 ~ 12 d)的净光合速率差异不显著 ($p > 0.05$), 而两实验组的呼吸速率差异极显著 ($p < 0.01$)。呼吸作用是生命活动所需能量的主要来源, 细胞内物质的合成、损伤后的修复以及细胞的分裂等都需要能量。从图

3 可以看出,在 40°C 10 d $\rightarrow 25^{\circ}\text{C}$ 组微囊藻在恢复生长以后的对数生长期 (16 ~ 26 d) 其 F_v/F_m 仍低于对照组,在这期间光合系统还处在缓慢的自我修复阶段,所以微囊藻需要更强的呼吸来释放更多能量以保证各项生理活动正常进行. 光合放氧和呼吸速率与铜绿微囊藻的不同生长阶段有关,在同一时间段但处于不同的生长阶段,因此导致光合放氧和呼吸速率不同,因此不具可比性.

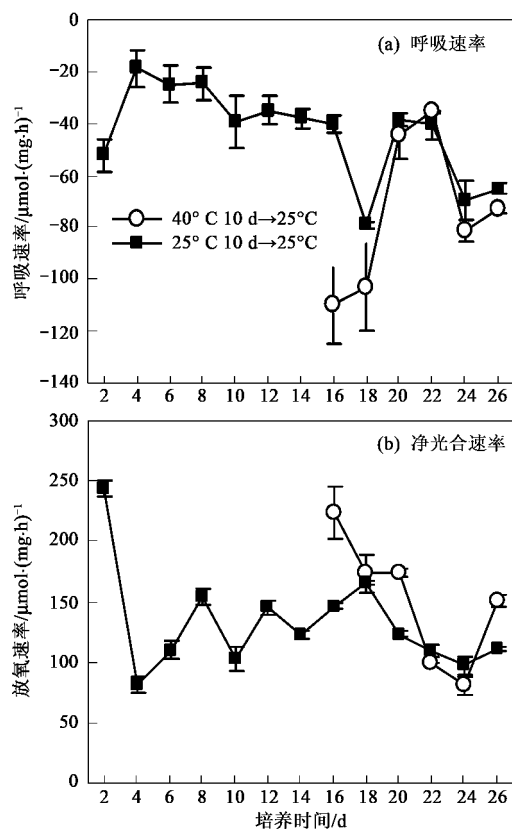


图4 微囊藻经 10 d 高温处理再恢复正常温度后的呼吸速率和净光合速率

Fig. 4 Respiration rate and net photosynthesis rate of *Microcystis aeruginosa* 905 after high temperature treatment for 10 days and then return to normal temperature

图 5 显示的是微囊藻经 5 d 高温处理再恢复正常温度后的呼吸速率和净光合速率. 其中, 40°C 5 d $\rightarrow 25^{\circ}\text{C}$ 组培养前 6 d 的光合放氧和呼吸速率未测定,因为这段时间藻处于延滞期,叶绿素 a 含量很低,测出的光合放氧和呼吸速率误差会很大. 统计分析发现, 40°C 5 d $\rightarrow 25^{\circ}\text{C}$ 组微囊藻在对数生长期 (8 ~ 16 d) 的净光合速率与 25°C 5 d $\rightarrow 25^{\circ}\text{C}$ 组微囊藻在对数生长期 (2 ~ 10 d) 的净光合速率差异不显著 ($p > 0.05$),呼吸速率差异显著 ($p < 0.05$). 在图 3 中, 40°C 5 d $\rightarrow 25^{\circ}\text{C}$ 组微囊藻在 10 ~ 16 d 其 F_v/F_m 已经

完全恢复,说明微囊藻的光合系统已经得到的完全修复,但从表 1 可以得出在 8 ~ 16 d 其比生长速率明显高于对照,也就是说在此期间藻细胞进行着快速分裂,细胞分裂繁殖首先需要合成大量的核酸、各种酶等,而这些都需要呼吸作用产生能量. 40°C 5 d $\rightarrow 25^{\circ}\text{C}$ 组微囊藻在 8 ~ 16 d 呼吸速率较对照要高,正好满足藻细胞分裂时的能量需求. 净光合速率和呼吸速率与铜绿微囊藻的不同生长阶段有关,在同一时间段但处于不同的生长阶段,因此导致净光合速率和呼吸速率不同,因此也不具可比性.

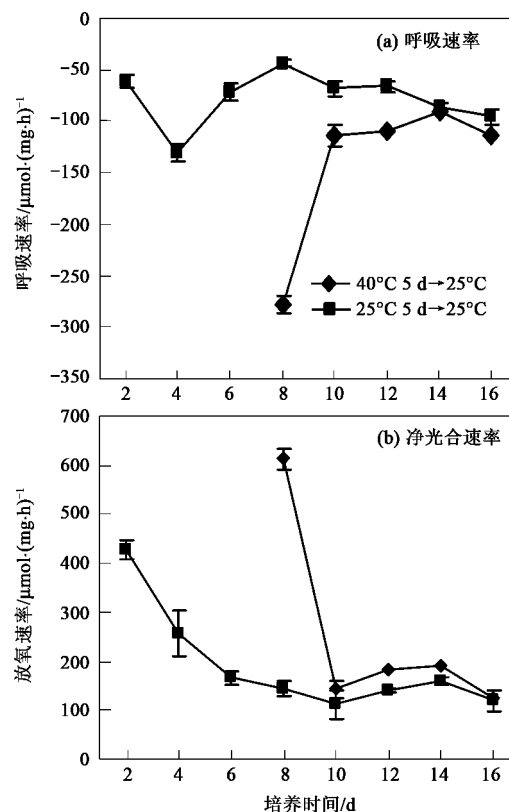


图5 微囊藻经 5 d 高温处理再恢复正常温度后的呼吸速率和净光合速率

Fig. 5 Respiration rate and net photosynthesis rate of *Microcystis aeruginosa* 905 after high temperature treatment for 5 days and then return to normal temperature

3 讨论

微囊藻在受到 40°C 高温胁迫后,在相同接种密度的情况下,与 25°C 下培养的对照组相比较, 40°C 处理组藻的光密度值、比生长速率、叶绿素 a 含量、 F_v/F_m 等指标均极显著低于其对照组. 藻生长的抑制是由于藻细胞在不良条件下不能正常地完成细胞的生理活动从而导致细胞生长迟缓、产物合成能力下降、细胞分裂受阻所致^[24].

经 40℃ 处理 5 d 后再转接于 25℃ 培养,在 0~6 d 藻处于延滞期,其 D_{665} 和叶绿素 a 含量没有明显变化,而在第 8 d 以后快速恢复生长,其比生长速率 μ 显著高于其对照组. 这表明微囊藻在经 40℃ 高温处理 5 d,在解除胁迫后的中后期才表现出超补偿生长现象,这与绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的生长补偿效应^[26] 和四列藻继盐胁迫后的超补偿生长效应^[24] 也表现在解除胁迫后的中后期相似;而与蛋白核小球藻在光限制胁迫产生的超补偿现象^[25] 和四列藻在营养限制胁迫产生的超补偿现象^[15] 都出现在恢复生长阶段的初期不同. 分析其主要的原因可能是 40℃ 高温对铜绿微囊藻的伤害过于严重,例如其 F_v/F_m 在经 4 d 高温后就已经几乎为 0 了,所以在解除胁迫后需要更长的时间才能恢复.

经 40℃ 处理 10 d 后再转接于 25℃ 培养,在 0~14 d 藻处于延滞期,其 D_{665} 和叶绿素 a 含量没有明显变化,而在第 16 d 以后快速恢复生长,而最终表现出等补偿生长现象. 前期的胁迫作用是藻细胞恢复生长阶段产生超补偿生长现象的基础,它与诱导高等动植物产生超补偿生长的外界作用如“饥饿”、“损伤”等有类似的效果^[20],所以是否表现出超补偿与前期的胁迫有很大关系. 胁迫的持续时间是影响补偿生长的一个重要因素^[17,37,38]. 本研究中 40℃ 处理 5 d 组表现出超补偿,40℃ 处理 10 d 组表现出等补偿,可能是由前期胁迫持续的时间不同造成的. 当然,如果铜绿微囊藻受高温胁迫的时间更长些,可能会出现低补偿生长甚至死亡.

微囊藻在 40℃ 下培养, F_v/F_m 迅速下降,从第 4 d 以后 F_v/F_m 都接近 0,第 4~6 d 时 F_v/F_m 一直很低(图 3). 40℃ 处理 5 d 组,在正常温度下培养 4 d 就能开始恢复部分叶绿素荧光,到第 10 d 时就可以达到对照组的水平,最后完全恢复;40℃ 处理 10 d 组,在正常温度下培养 12 d 才能缓慢恢复叶绿素荧光,一直到实验结束仍无法完全恢复到对照水平,这表明 40℃ 处理 10 d 对光合系统的损伤过于严重,部分结构发生了不可逆的损伤. 实验结果还能说明胁迫持续的时间越长,在解除胁迫后藻生长的延滞期也越长.

40℃ 处理 5 d 组和 40℃ 处理 10 d 组在解除胁迫后培养物生长到达对数生长期时,其呼吸速率均高于对照组,主要原因是此时藻细胞内的正常的生理结构仍未完全恢复,从而加快了呼吸作用.

在微囊藻大量生长的季节,往往在水体表面和水华堆积区域气温能够达到近 40℃,根据本实验结

果,推测微囊藻的生长和光合生理必然受到胁迫. 当然,受到如实验设置的持续 5~10 d 的 40℃ 高温在自然条件是罕见的. 在夜晚,气温会下降,微囊藻的生理机能得以恢复,可能会表现出超补偿生长,生成更多的水华生物量. 这种超补偿生长效应是微囊藻水华生物量骤增(水华暴发)的原因之一.

4 结论

(1) 铜绿微囊藻在 40℃ 高温下分别培养 5 d 和 10 d,培养物的光密度值 D_{665} 、比生长速率 μ 、叶绿素 a 含量、 F_v/F_m 等指标均显著低于其对照,说明铜绿微囊藻在 40℃ 高温下处理 5~10 d,其生长和光合生理均会受到胁迫.

(2) 铜绿微囊藻经长期(10 d)高温处理,在胁迫解除的中后期(16~26 d)表现出等补偿生长,而其光系统 II (PS II) 的光化学效率 (F_v/F_m) 无法完全恢复;铜绿微囊藻经短期(5 d)高温处理,在胁迫解除的中后期(8~20 d)表现出超补偿生长,且其光系统 II (PS II) 的光化学效率 (F_v/F_m) 可以完全恢复,短期高温更有利于微囊藻水华的暴发.

(3) 铜绿微囊藻的这种超补偿生长特性是其成为水华优势种的一个生物内源性因素.

致谢:感谢藻类分类与资源利用学科组提供 Clark 型 DW1 氧电极;感谢安彦君在 PHYTO-PAM 和氧电极使用上的热心帮助.

参考文献:

- [1] Shen H, Song L R. Comparative studies on physiological responses to phosphorus in two phenotypes of bloom-forming *Microcystis* [J]. *Hydrobiologia*, 2007, **592**:475-486.
- [2] Haande S, Ballot A, Rohrlack T, et al. Diversity of *Microcystis aeruginosa* isolates (Chroococcales, Cyanobacteria) from East-African water bodies [J]. *Arch Microbiol*, 2007, **188**(1):15-25.
- [3] Chen F Z, Xie P, Qin B Q. Different competitive outcomes among four species of cladocerans under different alga combinations of colonial *Microcystis* spp. and green alga *Scenedesmus obliquus* [J]. *Hydrobiologia*, 2007, **581**:209-215.
- [4] Takamura N, Iwabe T, Rasuno M. Photosynthesis, primary production of *Microcystis aeruginosa* in lake Kasumigaura [J]. *Plankton Res*, 1985, **7**:303-312.
- [5] 国家环保总局宣教中心. 环境教育教师指南[M]. 北京:气象出版社, 2002. 37.
- [6] Sancho M E M, Castillo J M J, Yousfi F E I. Photoautotrophic consumption of phosphorus by *Scenedesmus obliquus* in a continuous culture. Influence of light intensity [J]. *Process Biochem*, 1999, **34**(8):811-818.
- [7] 李久生. 环境教育论纲[M]. 南京:江苏教育出版社, 2005.

- [8] 刘丽萍. 滇池水华特征及成因分析[J]. 环境科学研究, 1999, **12**(5):36-37.
- [9] 万蕾, 朱伟, 赵联芳. 氮磷对微囊藻和栅藻生长及竞争的影响[J]. 环境科学, 2007, **28**(6):1230-1235.
- [10] 施玮, 吴和岩, 赵耐青, 等. 淀山水质富营养化和微囊藻毒素污染水平[J]. 环境科学, 2005, **26**(5):55-61.
- [11] Wei B, Sugiura N, Maekawa T, *et al.* Use of artificial neural network in the prediction of algal blooms [J]. Water Res, 2001, **35**(8):2022-2028.
- [12] 门玉洁, 胡洪营. 芦苇化感物质 EMA 对铜绿微囊藻生长及藻毒素产生和释放的影响[J]. 环境科学, 2007, **28**(9):2058-2062.
- [13] 李磊, 侯文华. 荷花和睡莲种植水对铜绿微囊藻生长的抑制作用研究[J]. 环境科学, 2007, **28**(10):2180-2186.
- [14] 刘晓娟, 段舜山, 李爱芬. 绿色巴夫藻受紫外 (UV-B) 胁迫后的超补偿生长效应[J]. 应用生态学报, 2007, **18**(1):169-173.
- [15] 段舜山, 郭羽丰, 刘振乾, 等. 四列藻在营养限制胁迫下的超补偿生长研究[J]. 生态学报, 2003, **23**(7):1297-1304.
- [16] Belsky A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence [J]. American Naturalist, 1986, **127**:870-892.
- [17] 陈志伟, 侯先志, 赵志恭. 反刍家畜补偿生长能力的研究进展[J]. 中国草食动物, 1999, **1**(5):35-38.
- [18] 王燕妮, 张志蓉, 郑曙明. 鲤鱼的补偿生长及饥饿对淀粉酶的影响[J]. 水利渔业, 2001, **21**(5):6-7.
- [19] 吴立新, 董双林. 水产动物继饥饿或营养不足后的补偿生长研究进展[J]. 应用生态学报, 2000, **11**(6):943-946.
- [20] Hayward R S, Noltie D B, Wang N. Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates [J]. Trans Am Fish Soc, 1997, **126**:316-322.
- [21] Sadras V O. Compensatory growth in cotton after loss of reproductive organs[J]. Field Crops Res, 1995, **40**:1-49.
- [22] Tuomi J, Nilsson P, Astrom M. Plant compensatory responses: bud dormancy as adaption to herbivore [J]. J Ecol, 1994, **75**(5):1429-1436.
- [23] 张荣, 杜国祯. 放牧草地群落的冗余与补偿[J]. 草业学报, 1998, **7**(4):13-19.
- [24] 郭羽丰, 段舜山, 李爱芬, 等. 四列藻继盐胁迫后的超补偿生长[J]. 海洋科学, 2005, **29**(5):37-42.
- [25] 刘宁宁, 段舜山. 蛋白核小球藻在光胁迫下的超补偿现象[J]. 生态科学, 2002, **21**(1):53-54.
- [26] 刘晓娟, 段舜山, 李爱芬. 绿色巴夫藻在 UV-B 胁迫后的生长补偿效应[J]. 生态学报, 2006, **26**(6):1763-1771.
- [27] 李大鹏, 林贞贤. 龙须菜 (*Gracilaria lemaneiformis*) 在营养限制胁迫后对 NH_4^+ -N 的超补偿吸收研究[J]. 海洋与湖沼, 2005, **36**(4):307-312.
- [28] 陈海魁, 张鑫. 生物超补偿生长的研究现状和应用前景[J]. 甘肃农业, 2009, **3**:46-47.
- [29] Stanier R Y, Kunisawa R, Mandel M, *et al.* Purification and properties of unicellular blue-green algae (Order Chroococcales) [J]. Bacteriol Rev, 1971, **35**:171-205.
- [30] 康丽娟, 潘晓洁, 常锋毅, 等. HCO_3^- 碱度增加对铜绿微囊藻光合活性和超微结构的影响[J]. 武汉植物学研究, 2008, **26**(1):70-75.
- [31] 孙军, 宁修仁. 海洋浮游植物群落的比生长率[J]. 地球科学进展, 2005, **20**(9):939-945.
- [32] 张玉娟, 曹宇, 王朝晖, 等. N、P 营养盐对塔玛亚历山大藻 (*Alexandrium tamarense*) 生长的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, **14**(6):482-486.
- [33] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000. 134-138.
- [34] Winternans J F, De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol [J]. Biochim Biophys Acta, 1965, **109**:448-453.
- [35] 康丽娟, 潘晓洁, 常锋毅, 等. HCO_3^- 碱度对铜绿微囊藻生长与光合活性的影响[J]. 长江流域资源与环境, 2008, **17**(5):775-779.
- [36] 李敦海, 宋立荣, 刘永定. 葛仙米光合活性对盐胁迫的反应[J]. 水生生物学报, 1999, **23**(5):420-424.
- [37] 邱岭泉, 赵吉伟, 崔喜顺, 等. 水产养殖动物补偿生长的研究概况[J]. 水产学杂志, 2004, **17**(2):93-99.
- [38] 伍喜林, 杨凤. 动物补偿生长效应研究[J]. 中国饲料, 2003, **5**:9-11.