

低光低温联合作用对铜绿微囊藻复苏能力的影响

汤俊¹, 宋立荣², 孙松松¹, 魏海慧¹, 万能^{1,2*}

(1. 常熟理工学院生物与食品工程学院, 常熟 215500; 2. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

摘要:运用正交实验设计方法研究了低温低光联合作用对铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa* FACHB 905, 以下称 905) 生长与光合活性的影响. 采用比色法测定了铜绿微囊藻细胞叶绿素、类胡萝卜素的含量及组成比例, 同时使用植物效率分析仪 (Water-PAM) 测定了 905 细胞的光合活性, 并通过回复培养验证了其光合作用回复的能力. 结果表明, 相对于正常培养条件, 低温低光对 *M. aeruginosa* 的生长均有不同程度的抑制作用, 在 9℃ 各处理组中, *M. aeruginosa* 基本无法生长, 因此可推测 905 细胞生长的温度阈值应高于 9℃. 在 12℃ 各处理组中, 光强为影响 905 细胞生长的主要因子, 12℃、100 lx 能促进其初期的生长, 据此推测这一条件可能为微囊藻复苏的起始条件. 15℃、100 lx 处理组中, 藻生长最快, 生物量 (以叶绿素 a 计) 最大值为 0.88 mg/L 左右, 分别为其他处理组的 2~17 倍; 并且在 15℃ 各处理组中, 905 细胞在“微光” (100 lx) 处理组中叶绿素含量, 电子传递速率及最大光量子产量均高于“低光” (500 lx) 处理组, 显示出相对于“低光”条件, 铜绿微囊藻对“微光”的适应性更强. 而回复培养的数据显示, 9℃ 和 12℃ 处理组样品在 5 d 内能迅速恢复其生长与光合活性, 并最终与 15℃ 处理组样品同样, 荧光量子产量最终保持在 0.55~0.6 左右, 并能稳定生长. 研究结果对揭示铜绿微囊藻对湖泊底泥中越冬环境条件的耐受阈值及复苏的起始条件有重要意义.

关键词:低温低光; 联合作用; 铜绿微囊藻; 阈值; 复苏

中图分类号: X52 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301 (2010) 12-2932-06

Recruitment Ability of *Microcystis aeruginosa* Under Low Light-Low Temperature Combination

TANG Jun¹, SONG Li-rong², SUN Song-song¹, WEI Hai-hui¹, WAN Neng^{1,2}

(1. School of Biology and Food Engineering, Changshu Institute of Technology, Changshu 215500, China; 2. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

Abstract: The responses of growth and PS II activities in *Microcystis aeruginosa* (FACHB 905) have been studied under a condition of low light-temperature combination use orthogonal experiment method. The contents and proportions of chlorophyll and carotenoid were determined by colorimetry, the PS II activities were assayed with a Water-PAM, and also, the photosynthesis recovery of *M. aeruginosa* was verified via reculture under a normal condition. The results showed that recruitment of *M. aeruginosa* should not be triggered since it could hardly grow under the temperature of 9℃. Under 12℃, the growth was greatly affected by the light intensity. 12℃ & 100 lx combination was considered to be the threshold value to induce recruitment of *Microcystis* due to the physiological responses in growth and photosynthetic system. The growth of algae was obviously inhibited in all samples. However, the biomass under 15℃ & 100 lx combination was the largest, which reached about 0.88 mg/L, and it was about 2-17 times compared to the other samples, respectively. We also found FACHB 905 could persist longer under low light intensity (100 lx) than a relative higher intensity (500 lx) under 15℃, since the chlorophyll content, electron transfer rate and yield were relative higher in combination. Reculture of *M. aeruginosa* was conducted after a 20 d study, samples under the temperatures of 9℃ & 12℃ recovered soon in growth characters and PS II activities during 5 days. Meanwhile, all the samples of FACHB 905 reached a rather stable growing status, with a fluorescence quantum yield about 0.55-0.6, like other normal cultured samples finally. The present results should be important to determine the tolerance threshold and even to reveal the probable mechanisms in overwintering and recruitment of *M. aeruginosa* from lake sediments.

Key words: low light-low temperature; combination; *Microcystis aeruginosa*; threshold values; recruitment

近年来,随着水体富营养化的日益加剧,蓝藻水华频繁发生,其中尤以微囊藻水华最受关注. 铜绿微囊藻由于其部分株系存在产毒机制,对人类社会生产生活带来极大的危害,引起了众多研究者的兴趣. Reynolds 等^[1]通过对微囊藻生活史的研究发现其细胞存在越冬、复苏、暴发水华及沉降 4 个不同的阶段,孔繁翔等^[2]的研究也证实了水华发生四阶段理

论的存在. 因此微囊藻独特的越冬机制和复苏后的

收稿日期: 2010-04-09; 修订日期: 2010-05-26

基金项目: 国家水体污染控制与治理科技重大专项 (2008ZX07102-005); 淡水生态与生物技术国家重点实验室开放课题项目 (2010FB15); 苏州市应用藻类学重点实验室基金项目 (SZS0806); 常熟市科技发展计划项目 (CS200904)

作者简介: 汤俊 (1980~), 女, 博士, 讲师, 主要研究方向为藻类生理生化, E-mail: tyilin929@hotmail.com

* 通讯联系人, E-mail: hbwallon@hotmail.com

竞争优势对其在湖泊中迅速暴发,形成水华,具有至重要的作用^[3-5].

目前研究表明,微囊藻的复苏可能受一系列理化、生物、水文和气象因素的影响,其中光照、温度、溶解氧及营养盐等被认为是影响藻类复苏的重要环境因子^[6-8],吴晓东等^[9]对比了太湖和巢湖的蓝藻越冬及复苏过程,发现水体营养盐浓度对这一生活史过程无显著影响,而最新研究结果表明,沉积物的性状对滇池微囊藻复苏影响较大^[10]. 目前,针对不同环境因子对微囊藻复苏影响的模拟研究较多,由于微囊藻时空分布的不同,复苏所需温度不尽相同,多数学者认为复苏起始温度应在 10℃ 左右^[8,11];而对于微囊藻复苏所需光强阈值的研究并无定论,国内外专家较多的关注于底泥黑暗环境下的模拟研究^[12,13],对于弱光照度影响藻类复苏的研究甚少^[14-17].

Wu 等^[18]通过对群体微囊藻和单细胞微囊藻的比较研究发现,黑暗和低温环境下,群体微囊藻细胞的耐受性高于单细胞微囊藻. Wan 等^[19]进一步研究发现,滇池铜绿微囊藻在底泥环境中群体细胞逐渐解聚,且细胞 PS II 在长达一个月的时间内能恢复活性. Yin 等^[20]则从分子水平研究发现了 PCC 6803 细胞中存在 ACLT 机制,即低温条件下的集胞藻对光照较为敏感,不利于藻株的存活.

复苏的影响因素是多方面的,而温度及光强的阈值是铜绿微囊藻复苏过程中必须具备的启动条件. 本研究针对这 2 个关键环境因子的联合作用,运用正交实验设计方法首次探求了低温低光的联合作用对国内淡水水体中蓝藻水华优势种——铜绿微囊藻复苏能力的影响. 研究结果对于揭示铜绿微囊藻复苏过程中的初期生长及光合系统响应机制,并对水华初期暴发的预测预警都有积极的指示作用.

1 材料与方法

1.1 藻种培养条件

实验所采用的铜绿微囊藻由中国科学院水生生物研究所淡水藻种库惠赠. 采用 BG₁₁ 培养基在 25℃,光照强度(2 500 lx)(连续光照),进行逐级扩大培养. 取对数生长期藻种接种于透明锥形瓶(体积为 1 L)中,并设置 15、12 和 9℃ 及 500、250 和 100 lx 各 3 个梯度,接种密度为 0.01(D_{665})左右,接种量为 600 mL,每个处理组设置 3 个平行,实验周期为 20 d.

1.2 生物量及色素含量测定

样品中叶绿素 a 与类胡萝卜素含量测定采用 80% 的丙酮过夜提取,离心,取上清液于 663、645 和 450 nm 处测定吸收值^[21]: $\text{Chl-a (mg/L)} = 12.72 \times D_{663}$; $\text{carotenoids (mg/L)} = 4.1 \times D_{450} - 0.0435 \times \text{Chl-a}$.

1.3 叶绿素荧光参数测定

取 3 mL 培养藻样,用 Water-PAM (Waltz, Germany)测定叶绿素荧光参数,如荧光量子产量 (Yield),电子传递速率 (ETR) 及最大可变荧光 (F_v/F_m). 测定 F_v/F_m 前,样品需暗适应 30 min^[22].

1.4 回复培养

在实验结束后,将各处理组藻细胞置于常规条件下培养,并每天测定 905 细胞叶绿素荧光参数,方法同 1.3 节.

1.5 统计方法

所有实验数据表达形式均为 Means $\pm$ SD,统计分析应用 SPSS 11.0 软件,图形采用 Origin 7.0 软件绘制.

2 结果与分析

2.1 905 细胞生长及色素含量

905 细胞在 15℃ 条件下,各光照组均显示出相对较高的生长速率,生物量逐渐增加,最大生物量 (Chl-a) 为 0.88 mg/L [图 1(a)]. 在 12℃ 各处理组中,905 细胞生长缓慢,且在光强为 100 lx 处理组中,微囊藻的生物量后期呈下降趋势 [图 1(b)]. 与此相对,在 9℃ 各处理组中,微囊藻的增殖受到明显的抑制,生物量逐渐下降,且光照强度对 905 细胞生长的影响无显著差异 [图 1(c)].

实验过程中 15℃ 处理组藻体最先开始变黄,其次是 12℃、9℃,类胡萝卜素相对浓度均有不同程度

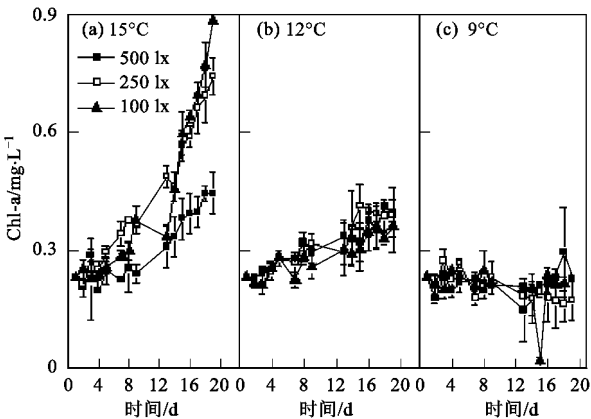


图1 低温低光对 FACHB 905 生物量的影响
Fig.1 Biomass of FACHB 905 under low temperature and low light intensity

升高,其中 15℃ 各处理组中平均增加 3.0 ± 0.53 倍,12℃ 各处理组中平均增加 2.3 ± 0.39 倍,9℃ 各处理组中平均增加 2.6 ± 0.09 倍(图 2).

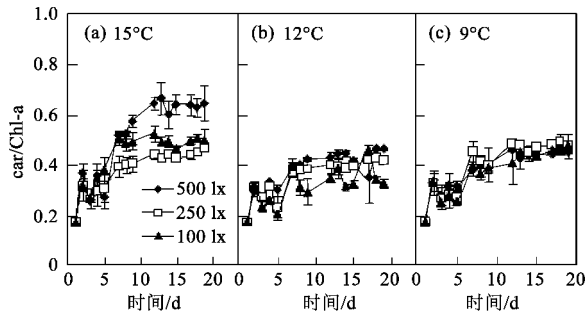


图 2 低温低光对 FACHB 905 类胡萝卜素相对含量的影响
Fig. 2 Related content of carotenoid under low temperature and low light intensity

2.2 905 细胞叶绿素荧光参数变化

2.2.1 荧光量子产量(Yield)

微囊藻细胞光合活性对低温和低光的响应差异较为显著.在 15℃ 各处理组中,Yield 在实验初期 2~3 d 内,呈现显著下降趋势,在随后的实验过程中逐步大幅上升[图 3(a)].12℃ 各处理组中,Yield 也呈现波动起伏,但在后期略有下降[图 3(b)].9℃ 各处理组呈现较明显的下降趋势[图 3(c)].但不同温度处理组中,500 lx 光强下 905 细胞 Yield 都显著低于 100 lx 光强组(图 3).

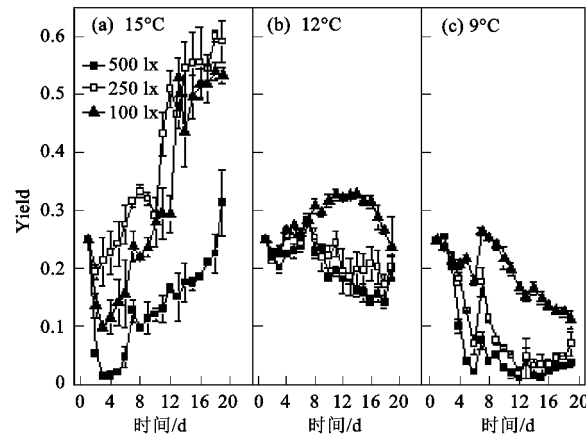


图 3 低温低光对 FACHB 905 Yield 值的影响
Fig. 3 Yield of FACHB 905 under low temperature and low light intensity

2.2.2 电子传递速率(ETR)

在 15℃ 处理组中,905 细胞的 ETR 变化趋势与 Yield 一致,在实验前期 2~3 d 中呈下降趋势,然后逐步大幅回升[图 4(a)].12℃ 处理组中 ETR 基本

保持稳定状态,但随光强降低,905 细胞 ETR 呈现略微增长的负相关变化,即 $100 \text{ lx} > 250 \text{ lx} > 500 \text{ lx}$ [图 4(b)].但 9℃ 各处理组中,ETR 均呈现不同幅度下降,最低光强组中(100 lx),ETR 逐步缓慢下降至 $2.8 \mu\text{mol electrons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;而相对高光强组中(500 lx),ETR 首先大幅下降,后期略有升高,最后为 $0.9 \mu\text{mol electrons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,仅占低光强组的 32.1% [图 4(c)].

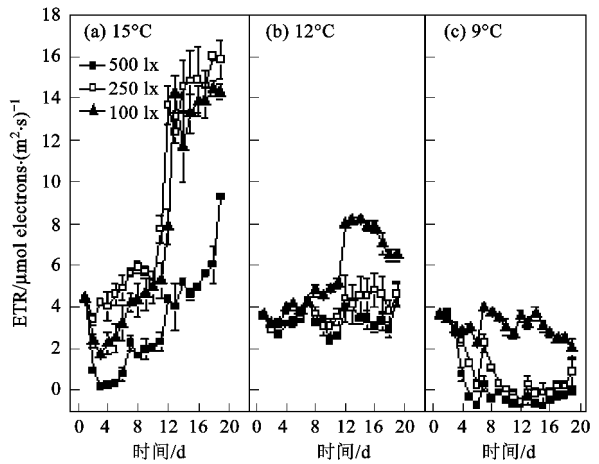


图 4 低温低光对 FACHB 905 ETRm 的影响
Fig. 4 ETRm of FACHB 905 under low temperature and low light intensity

2.2.3 最大可变荧光(F_v/F_m)

F_v/F_m 也在初期呈现下降的趋势,随后在不同温度和光照处理组中差异显著.15℃ 处理组中,最大可变荧光参数均在数天之后表现出大幅上升趋势,且相对高的光强处理下, F_v/F_m 上升幅度小于相对低光强组[图 5(a)].12℃ 各处理组中, F_v/F_m 在前期出现略微下降后,后期表现较为一致,最终基本稳定于 0.35 左右[图 5(b)].在 9℃ 处理组中,100 lx 光强处理下的 905 细胞表现出与 12℃ 处理组类似的变化,而相对高的光强不利于 F_v/F_m 维持稳定,呈现急剧下降的趋势,但实验后期仍能部分恢复[图 5(c)].

2.3 回复培养

在置于常规条件下恢复生长过程中,各处理组 905 细胞均显示出了快速增长的趋势.尤其 12℃,9℃ 处理组中在回复生长的第 3 d 藻液由黄色转为绿色.且除 15℃ 处理组中 Yield 略有下降外,其他各组均大幅增长,但后期各组 Yield 值均恢复到 0.55~0.6 之间(图 6).ETR 变化趋势与 Yield 相似,均在后期恢复到正常条件下培养的状态(图 7).

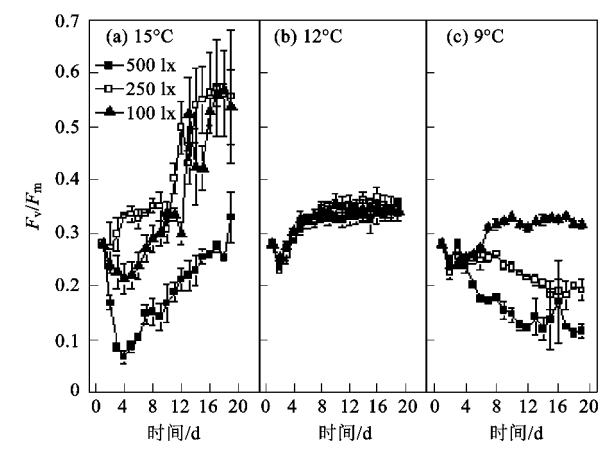


图 5 低温低光对 FACHB 905 F_v/F_m 的影响
Fig. 5 F_v/F_m of FACHB 905 under low temperature and low light intensity

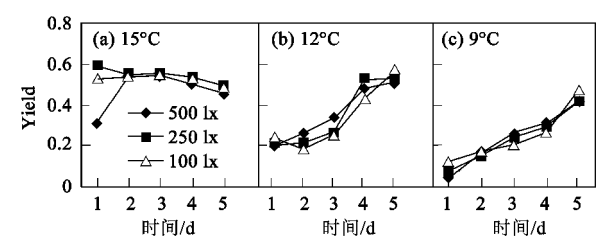


图 6 回复培养条件下各处理组的 Yield 值变化
Fig. 6 Variations of Yield in FACHB 905 under normal reculture

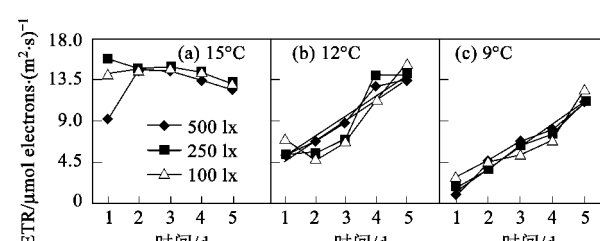


图 7 回复培养条件下各处理组的 ETR 变化
Fig. 7 Variations of ETR in FACHB 905 under normal reculture

3 讨论

低温和低光下,铜绿微囊藻生长受到一定程度的抑制,表现出生物量增长率降低,色素合成减缓,光合系统活性受抑等.在本实验过程中,也证实了这些现象的存在.但低温和低光的协同作用,对微囊藻细胞的生理活性研究并不透彻.为了更好地讨论本实验结果,笔者以下将各处理光强划分为低光(500 lx)、弱光(250 lx)及微光(100 lx),以示区别.

在本实验中,温度应该是 905 细胞增长的首要因素.905 细胞的生物量依次为 $9^{\circ}\text{C} < 12^{\circ}\text{C} < 15^{\circ}\text{C}$,

且在 15°C , 100 lx 下微囊藻生物量最大,为 0.88 mg/L,显示出在低温下,微囊藻细胞对“相对高”的低光更为敏感; 12°C 条件下,905 细胞能维持生长,但生物量增加缓慢;而在 9°C 条件,光照强度不能成为影响微囊藻增殖的环境条件,微囊藻生物量在所有处理组中都呈逐渐下降趋势,尤其在中后期生物量迅速下降,这与李杰等^[23]的实验结果一致. Fallon 等^[17]也证实野外湖泊中,水温超过 10°C ,微囊藻即可开始缓慢生长,与本实验结果相似.由此,笔者可推测微囊藻的生长温度最低阈值应 $> 9^{\circ}\text{C}$,而 12°C 、100 lx 的协同作用极有可能为微囊藻春季复苏的起始环境条件, i 等^[24]通过模拟研究发现太湖蓝藻的复苏温度应为 12.5°C ,与本研究结果一致.

类胡萝卜素具有捕获光能并将其传递到叶绿素 a 的功能,同时能够保护叶绿素分子.在低温低光条件下,类胡萝卜素与叶绿素的比值(car/Chl-a)在各处理组中均有不同程度升高(图 2).在 15°C 条件下,各组上升幅度最大,证明类胡萝卜素合成增加,有可能是应对低温的微囊藻抵御胁迫作用所致,通过快速增加其合成量以缓解由于叶绿素分子受到光氧化损伤而导致的光合机能的衰减,从而维持 905 细胞的生长.但在这一温度处理下,905 细胞对“微光”和“弱光”环境的耐受性要高于“低光”,其类胡萝卜素合成量也较“低光”条件下少.而在 12°C 和 9°C 条件下,类胡萝卜素相对含量变化趋势初期升高后,逐渐趋于稳定,且在不同光照强度下类胡萝卜素浓度差异不显著.究其原因,笔者认为 12°C 和 9°C 条件下,905 细胞生长缓慢,甚至生物量下降,对其色素的合成有重要抑制作用.

905 细胞 Yield 值和 ETR 变化趋势类似,在实验初期均出现下降趋势,但 12°C 温度下各处理组下降幅度远低于 15°C 和 9°C 各处理组.通常在实验藻种扩培时,均采用的常规培养条件,但在实验开始时,藻种被转入实验条件下,由于温度和光强的突然变化,会在前期出现适应性调整,在本实验中表现为光合活性的下降. Wan 等^[19]通过在滇池的原位实验已证实铜绿微囊藻细胞在进入底泥环境后光合系统和抗氧化系统均出现类似变化;而 Wu 等^[18]也证实了群体微囊藻和单细胞微囊藻在黑暗、低温环境中也会发生这一变化,这都与本研究结果一致.在后期的实验过程中,905 细胞的 Yield 和 ETR 在不同处理组中还表现出较大的差异,其变化趋势与微囊藻细胞的生长趋势一致,温度成为影响光合活性的限

制性因子.但同一温度条件下 PS II 活性均与光强呈负相关,即“微光”条件下的实际荧光量子产量高于“低光”条件,相对电子传递速率也表现出相似规律.在 15℃ 处理组中差异尤为显著,“低光”组 Yield 仅占“弱光”组的 58.5%,而 ETR 约为 64.7%,这一结果显示在 15℃ 低温条件下,905 细胞对相对高的光强耐受性较低,与 Yin 等^[20]对另一种水华蓝藻集胞藻的研究相吻合,且有研究表明这一机制可能同样存在于微囊藻细胞内^[25].

F_v/F_m 是衡量光化学效率的重要参数,通常情况下,仅存在种间差异,所以被用来表征生理胁迫下的光系统变化.本实验中,12℃ 各处理组中,光强对 F_v/F_m 的影响无差异,在经历 3 d 左右的适应期后,逐渐回复,并最终稳定于 0.347 ± 0.009 附近.在另 2 个温度处理组中,也发现了类似 Yield 和 ETR 的变化趋势,光强与 F_v/F_m 变化呈现负相关,15℃ 条件下,“弱光”、“微光”处理组的光化学效率在后期逐渐上升至正常水平,稳定在 0.6 左右,但“低光”组 F_v/F_m 为“弱光”组的 61.3%;同比下,9℃ 处理组中 F_v/F_m 最大值为 0.35,显示了 905 细胞光合系统在此温度下受到了损伤,且“低光”组(500 lx)仅占“微光”组(100 lx)的 36.7%.

在藻类生理实验中,回复培养通常用来衡量细胞在受到胁迫后,其生理指标恢复正常水平的能力与速度,受到广泛应用.本实验回复培养(25℃, 2 500 lx)结果显示,除 15℃ 处理组 905 细胞 PS II 活性呈缓慢下降趋势外,12℃、9℃ 两处理组中藻细胞的光合活性呈迅速回复趋势,且回复率分别符合 $y = 2.26x + 2.7$, $R^2 = 0.9639$; $y = 2.41x - 0.85$, $R^2 = 0.9734$ 的线性回归曲线(以 ETR 计).各处理组样品在回复培养 5 d 后,基本能维持在正常培养样品同一水平,显示出 905 细胞前期所受低温低光胁迫的光合活性抑制现象已基本消失.

4 结论

(1)低温低光对 *M. aeruginosa* 905 的生长均有不同程度的抑制作用,在温度 $\leq 9^\circ\text{C}$ 时,温度成为微囊藻细胞生长的限制因子,光照强度对生长的影响无差异,因此微囊藻的生长温度的最低阈值应高于 9℃.

(2)在温度 $\geq 12^\circ\text{C}$ 时,光照强度开始成为影响微囊藻增殖的主要因子.12℃,100 lx 可能为微囊藻复苏的起始环境条件.

(3)在低温条件下,光强的增加对藻体存活率

乃至复苏期的 PS II 活性有抑制作用.

(4)905 细胞在低温低光下,能较长时间保持其光合活性,并且在回复培养中能迅速恢复生长及光合系统活性,这一现象应能用于解释野外环境中微囊藻的越冬以及复苏机制.

参考文献:

- [1] Reynolds C S, Jaworski G H M, Cmiech H A, et al. On the annual cycle of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenkin [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 1981, **293**(1068): 419-477.
- [2] 孔繁翔, 阎荣, 韩小波. 富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理的思考及初步研究[A]. 见:湖泊有毒藻类控制与生态修复国际学术研讨会论文集[C]. 无锡, 2003. 271-277.
- [3] Barbiero R P, Welch E B. Contribution of benthic blue-green algal recruitment to lake populations and phosphorus translocation [J]. Freshwater Biology, 1992, **27**(2): 249-260.
- [4] Forsell L, Pettersson K. On the seasonal migration of the cyanobacterium *Gloeotrichia echinulata* in Lake Erken, Sweden, and its influence on the pelagic population [J]. Marine and Freshwater Research, 1995, **46**(1): 287-293.
- [5] Perakis S S, Welch E B, Jacoby J M. Sediment-to-water blue-green algal recruitment in response to alum and environmental factors[J]. Hydrobiologia, 1996, **318**(3): 165-177.
- [6] Rengefors K, Karlsson I, Hansson L A. Algal cyst dormancy—a temporal escape from herbivory[J]. Proceedings of the Royal Society B, 1998, **265**(1403): 1353-1358.
- [7] Van Dok W, Hart B T. Akinete germination in *Anabaena circinalis* (Cyanophyta) [J]. Journal of Phycology, 1997, **33**(1): 12-17.
- [8] 李阔宇, 宋立荣, 万能. 底泥中微囊藻复苏和生长特性的研究[J]. 水生生物学报, 2004, **28**(2): 113-118.
- [9] 吴晓东, 孔繁翔, 张晓峰, 等. 太湖与巢湖水华蓝藻越冬和春季复苏的比较研究[J]. 环境科学, 2008, **29**(5): 1313-1318.
- [10] 万能, 汤俊, 李林, 等. 滇池北湖湖湾不同底泥性状对微囊藻复苏影响的模拟[J]. 湖泊科学, 2009, **21**(6): 806-812.
- [11] 陶益, 孔繁翔, 曹焕生, 等. 太湖底泥水华蓝藻复苏的模拟. 湖泊科学, 2005, **17**(3): 231-236.
- [12] 万能. 滇池微囊藻越冬及复苏的生态生理学研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所. 2008.
- [13] 吴生才, 陈伟民. 太湖底泥中微囊藻环境适应性的实验研究[J]. 海洋湖沼通报, 2004, **4**: 41-45.
- [14] Hansson L A, Rudstam L G, Johnson T B, et al. Patterns in algal recruitment from sediment to water in a dimictic, eutrophic lake[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1994, **51**(12): 2825-2833.
- [15] Hansson L A. Algal recruitment from lake sediments in relation to grazing, sinking, and dominance patterns in the phytoplankton community[J]. Limnology and Oceanography, 1996, **41**(6): 1312-1323.
- [16] Brunberg A K, Blomqvist P. Recruitment of *Microcystis*

(Cyanophyceae) from lake sediments: The importance of littoral inocula[J]. Journal of Phycology, 2003, **39**(1): 58-63.

[17] Fallon R D, Brock T D. Overwintering of *Microcystis* in lake Mendota[J]. Freshwater Biology, 1981, **11**(3): 217-226.

[18] Wu Z X, Song L R, Li R H. Different tolerances and responses to low temperature and darkness between waterbloom forming cyanobacterium *Microcystis* and a green alga *Scenedesmus* [J]. Hydrobiologia, 2008, **596**: 47-55.

[19] Wan N, Tang J, Li Q M, *et al.* The responses of *Microcystis* to sediment environments and the assessment for its overwintering-a simulation study in a novel device[J]. Fresenius Environmental Bulletin, 2008, **17**(12b): 2146-2151.

[20] Yin C T, Li W Z, Du Y, *et al.* Identification of a gene, *ccr-1* (*slr1242*), required for chill-light tolerance and growth at 15℃ in *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J]. Microbiology, 2007, **153**(4): 1261-1267.

[21] Richards F A, Thompson T G. The estimation and characterization of plankton population by pigment analysis. II. A spectrographic method for the estimation of plankton pigments [J]. Journal of Marine Research, 1952, **11**: 156-172.

[22] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, **51**(345): 659-668.

[23] 李杰, 欧丹云, 宋立荣. 微囊藻衰亡过程研究——四种模拟胁迫条件下微囊藻的衰亡生理[J]. 湖泊科学, 2008, **20**(5): 549-555.

[24] 王, 孔繁翔, 于翔等. 升温过程对藻类复苏和群落演替的影响[J]. 中国环境科学, 2009, **29**(6): 578-582.

[25] Yang Y, Yin C T, Li W Z, *et al.* α-tocopherol is essential for the acquired chill-light tolerance (ACLT) in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803[J]. Journal of Bacteriology, 2008, **190**(5): 1554-1560.