

赖氨酸抑制铜绿微囊藻生长的机理研究

林必桂, 杨柳燕, 肖琳, 曾巾

(污染控制与资源化研究国家重点实验室, 南京大学环境学院, 江苏 南京 210093)

摘要:为了探讨赖氨酸对铜绿微囊藻的抑制机理,采用人工光照培养箱培养方法,研究了不同浓度的赖氨酸对铜绿微囊藻各种生理生化特性的影响。结果表明,5 mg·L⁻¹ 以上的赖氨酸对铜绿微囊藻具有致死作用。赖氨酸在抑制铜绿微囊藻细胞 Ca²⁺Mg²⁺-ATPase 活性的同时,实现对铜绿微囊藻的抑制。赖氨酸在光照条件下抑制铜绿微囊藻叶绿素 a 含量并影响其藻胆蛋白组分构成;在黑暗条件下铜绿微囊藻具有微弱的化能异养生长能力;在微弱光照条件下对铜绿微囊藻没有抑制作用,微囊藻也不呈现光能异养生长能力。光合作用系统(PS II)是赖氨酸抑制铜绿微囊藻生长的一个作用位点,赖氨酸通过使叶绿素 a 含量下降来抑制其光合作用能力。
关键词:赖氨酸;铜绿微囊藻;ATP 酶;光合作用;机理

中图分类号:X172 文献标识码:A 文章编号:1672-2043(2008)04-1561-05

Mechanism of the Inhibition Effect of Lysine on *Microcystis aeruginosa*

LIN Bi-gui, YANG Liu-yan, XIAO Lin, ZENG Jin

(State Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, School of Environment, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

Abstract: Blooms of *Microcystis aeruginosa* (*M. aeruginosa*) are widespread in lakes throughout the world and cause many severe problems. The development of effective inhibitor is very important to control the growth of *M. aeruginosa*. Lysine known as extracellular secretion was a good inhibitor, however, the inhibiting mechanisms of Lysine on *M. aeruginosa* is still lacking so far. The present work investigated the influence of Lysine on the growth, ATPase activity and photosystem of *M. aeruginosa*. Results showed that Lysine can inhibit the growth of *M. aeruginosa* significantly at the concentration of 5 mg·L⁻¹. Lysine can inhibit the activity of Ca²⁺Mg²⁺-ATPase significantly, therefore, *M. aeruginosa* was inhibited after 24 hours and died after 96 hours. Content of chlorophyll a in *M. aeruginosa* decreased significantly and structure of phycocyanobily changed when Lysine was employed under the strong illumination. *M. aeruginosa* was not inhibited under the weak illumination, while it did not grow photoheterotrophically under such condition yet. *M. aeruginosa* had weakly ability of heterotrophic growth in the dark. It indicates that cell photosystem II (PS II) plays an important role on the growth. Lysine decreases the content of chlorophyll a and changes the structure of phycocyanobily in *M. aeruginosa*, and thereby disturbs its photosynthesis and inhibits its growth.

Keywords: Lysine; *Microcystis aeruginosa*; ATPase; photosynthesis; mechanism

铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)是一种光能自养原核生物,具有一套独特的生理学机制和进化机制,具有极强的生态学竞争优势,普遍存在于各类富营养化水体中,是水华蓝藻中危害很大的一种^[1]。如何控制铜绿微囊藻的生长是治理水体富营养化诸多问题中亟待解决的问题。Kaya 和 Yamamoto 等分别通过研究酵母提取液和溶藻细菌的胞外分泌物质,发现其共同有效成分——赖氨酸能专性抑制铜绿微囊藻的

生长,而对其他藻类没有抑制作用^[2,3]。Hehmann 对此现象进行了研究,也发现赖氨酸对铜绿微囊藻具有专性的抑制作用^[4]。随后 Kaya 等在围隔试验中发现,赖氨酸和丙二酸联合处理时能有效抑制铜绿微囊藻的生长,并使大型植物成为优势种,水体中的 pH 值也从碱性下降为中性,达到良好的处理效果^[5]。但是赖氨酸如何专性抑制铜绿微囊藻,目前还缺乏相关的研究。本文就赖氨酸对铜绿微囊藻的生长、ATP 酶活性和光合作用系统的影响开展研究,探索赖氨酸抑制蓝藻的生理生化机制,不仅能为更有效地利用赖氨酸来控制铜绿微囊藻提供依据,而且为开发特效的蓝藻抑制剂提供理论指导。

收稿日期:2008-01-16

基金项目:“973”项目(2002CB412307)

作者简介:林必桂(1982—),男,福建泉州人,硕士生,主要研究方向为环境微生物学。E-mail: linbigui@163.com

通讯联系人:杨柳燕 E-mail: yangly@nju.edu.cn.

1 材料和方法

1.1 藻种和培养基

铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa* FACHB469) 由中科院武汉水生生物研究所提供。实验采用 BG11 培养基 (pH 7.1), 250 mL 锥形瓶内装 150 mL 藻液。取对数生长期的藻液接种, 接种初时密度为 1.5×10^6 cell·mL⁻¹ 左右。培养条件: 温度 25 ℃, 光暗比 12 h:12 h, 光照度 2 200 lx。赖氨酸配成母液后经 0.22 μm 滤膜过滤灭菌, 4 ℃ 存放; 当藻种接入培养基后, 按比例把赖氨酸加入藻液中, 每个浓度设 3 个平行。

1.2 试验仪器

UniCAM5625 型紫外-可见分光光度计, 220VOLTS 型酶标仪, LRH-250-G 型光照培养箱, D100 型超声破碎机, Microfuge 22R 型和 Avanti J-30I 型冷冻离心机, Vip SERIES -86 ℃ 型超低温冰柜, D-1 型自动蒸汽灭菌锅, DK-8D 型电热恒温水槽。

1.3 铜绿微囊藻生长曲线的测定

测铜绿微囊藻培养液的光密度 (OD_{460nm}) 和用血小球计数板计数铜绿微囊藻的密度, 得光密度 (y) 与细胞数量 (x) 的线型方程为 $y=8 \times 10^{-8}x+0.0166$, ($r^2=0.997$), 然后用光密度测定铜绿微囊藻的生长。

1.4 生理生化指标的测定

1.4.1 Ca²⁺Mg²⁺-ATPase 活性的测定

粗酶液的制备: 取藻液 20 mL, 4 ℃、10 000 r·min⁻¹ 冷冻离心 10 min, 弃上清液, 加入 3.0 mL STN 缓冲溶液 (含 0.05 mol·L⁻¹ Tris-HCl、0.4 mol·L⁻¹ 蔗糖、0.01 mol·L⁻¹ NaCl, pH 7.8, 4 ℃ 预冷), 冰浴下超声破碎 (3 min, 5 s, 5 s), 再 4 ℃、7 000 r·min⁻¹ 冷冻离心 10 min, 上清液即为粗酶液, 用于酶活性测定^[6]。Ca²⁺Mg²⁺-ATPase 活性测定采用南京建成生物工程研究所提供的 ATP 酶测试盒。

1.4.2 叶绿素 a 含量测定

采用 95% 乙醇低温暗处提取后分光光度法测定^[7]。

1.4.3 藻胆蛋白含量测定^[8]

取藻液 20 mL, 10 000 r·min⁻¹ 离心 5 min, 弃上清液后, 加入 3.0 mL PBS (0.05 mol·L⁻¹, pH 6.8), 放入超低温冰柜中 (-86 ℃) 冷冻 8 h, 然后暗处解冻, 如此反复冻融 3 次, 7 000 r·min⁻¹ 离心 10 min, 上清液用酶标仪测定 620 nm, 650 nm, 565 nm 下的光吸收值, 按下式计算藻胆蛋白各组分含量:

藻蓝蛋白 (PC, mg·L⁻¹) = (OD_{620nm} - 0.7 × OD_{650nm}) / 7.38;

别藻蓝蛋白 (APC, mg·L⁻¹) = (OD_{650nm} - 0.19 × OD_{620nm}) / 5.65;

藻红蛋白 (PE, mg·L⁻¹) = [OD_{565nm} - 2.8 (PC) - 1.34 (AP)] / 1.27。

1.5 试验数据

采用 SPSS 13.0 软件包进行独立样本 T 检验统计分析, 以 $P < 0.05$ 为显著性差异, $P < 0.01$ 为极显著性差异。

2 结果

2.1 赖氨酸对铜绿微囊藻生长的影响

由图 1 可知, 不同浓度赖氨酸处理的铜绿微囊藻在 24 h 内会继续生长。在 24 h 之后, 0.6 mg·L⁻¹ 赖氨酸对微囊藻没有显著影响; 2.0 mg·L⁻¹ 赖氨酸对微囊藻有微弱的抑制作用; 而 5.0 mg·L⁻¹ 以上赖氨酸开始明显抑制微囊藻的生长, 在 96 h 时大部分藻细胞被抑制, 镜检时可以看到藻细胞发生裂解。

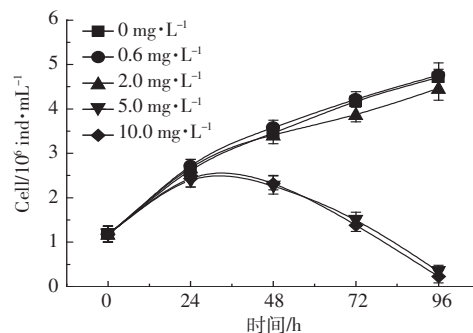


图 1 赖氨酸对铜绿微囊藻生长的影响

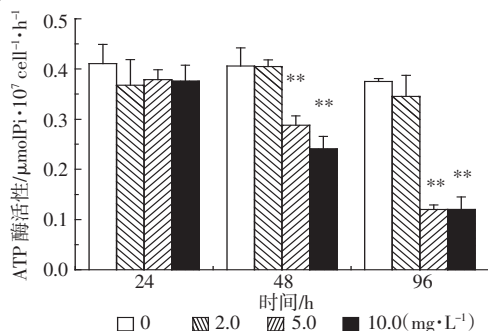
Figure 1 The effect of Lysine on the growth of *M. aeruginosa*

利用赖氨酸处理微囊藻时, 24 h 内各浓度处理的藻液颜色没有明显变化; 而 48 h 之后, 5.0 mg·L⁻¹ 以上处理的藻液开始变白、变黄, 96 h 后培养液逐渐变成乳白色, 甚至出现藻体结块、粘壁现象, 藻细胞大量破裂死亡。喻国策等提到乳酸、柠檬酸、谷氨酸和甘氨酸这 4 种有机物的存在对鱼腥藻 (*Anabaena* sp. 7120) 的生长有抑制作用, 在培养 6 d 后, 培养液渐趋无色^[9], 这与本试验结果很类似, 因此, 可推测某些酸性有机物对蓝藻存在相似的抑制作用。

2.2 赖氨酸对铜绿微囊藻 Ca²⁺Mg²⁺-ATPase 活性的影响

由图 2 可知, 在 24 h 时不同浓度赖氨酸对微囊藻细胞的 Ca²⁺Mg²⁺-ATPase 活性没有影响, 而 48 h 之后 5.0 mg·L⁻¹ 以上赖氨酸则显著抑制微囊藻藻细胞的 ATP 酶活性。Ca²⁺Mg²⁺-ATPase 存在生物细胞多个部位, 如细胞质膜上和内囊体上, 对细胞营养物质的转运和光合作用起着重要作用。Hehmann 认为, 赖氨

酸可能通过抑制微囊藻细胞的 ATP 酶活性或磷酸循环,从而抑制了微囊藻对钙、镁或其他矿质元素的吸收,进而引起微囊藻细胞的裂解^[10]。赖氨酸使微囊藻细胞的 ATP 酶活性显著下降(图 2),说明对细胞 ATP 酶的抑制可能在赖氨酸抑制微囊藻生长中起重要作用。由于 ATP 酶是细胞光合作用的重要成分,因此有必要研究赖氨酸对铜绿微囊藻光合作用系统的作用。



(* 表示与 0 mg·L⁻¹ 对照组差异显著, $P < 0.05$; ** 表示差异极显著, $P < 0.01$, 以下同)

图 2 赖氨酸对铜绿微囊藻 $\text{Ca}^{2+}\text{Mg}^{2+}$ -ATPase 活性的影响
Figure 2 The effect of Lysine on the $\text{Ca}^{2+}\text{Mg}^{2+}$ -ATPase activity of *M. aeruginosa*

2.3 赖氨酸对铜绿微囊藻光合作用系统的影响

由图 3 可知,在光照条件下,从 24 h 开始 5.0 mg·L⁻¹ 以上赖氨酸即对微囊藻叶绿素 a 含量有极显著的抑制作用。由表 1 可知,在 48 h 时,藻胆蛋白各组分中藻蓝蛋白(PC)相对含量下降,藻红蛋白(PE)相对含量增高,别藻蓝蛋白(APC)相对含量不变。说明光照条件下,5.0 mg·L⁻¹ 以上赖氨酸会影响藻细胞藻胆蛋白组分构成,其作用点在于藻蓝蛋白(PC)和藻红蛋白(PE)。藻胆蛋白是蓝藻光合作用捕光天线的主要功能团,位于捕光天线——藻胆体内,它包括 PC 和 APC 和 PE 三种蛋白,具有捕获光能并将能量高效传递给光系统 II (PS II) 反应中心——叶绿素 a 的功能^[11]。因此,微囊藻藻胆蛋白组分构成的变化会影响到它的光反应效率。

试验发现,在黑暗条件下(将培养微囊藻的锥形瓶用铝箔严密包裹,置于光照培养箱内培养),96 h 内不同浓度赖氨酸对微囊藻均无明显的抑制作用,直到一星期以后藻液才逐渐变黄死亡。据报道铜绿微囊藻在黑暗条件下具有利用有机底物进行化能异养生长的能力^[12]。由图 4 可知,在 96 h 之内,黑暗条件下不同浓度的赖氨酸对微囊藻叶绿素 a 含量没有抑制作用,其中 2.0 mg·L⁻¹ 赖氨酸处理的微囊藻叶绿素 a 含量出现显著增加。由表 2 可知,赖氨酸对微囊藻藻胆蛋

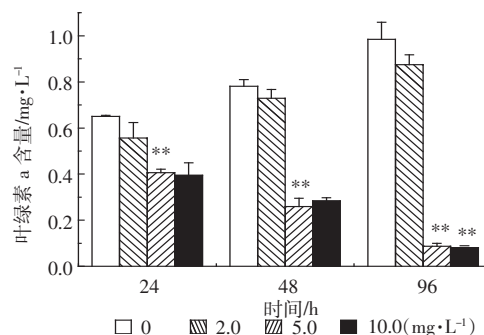


图 3 光照条件下赖氨酸对铜绿微囊藻叶绿素 a 含量的影响
Figure 3 The effect of Lysine on the chlorophyll a content of *M. aeruginosa* under illumination condition

表 1 光照条件下 48 h 时铜绿微囊藻藻胆蛋白各组分含量
Table 1 The percentage of phycobiliprotein in *M. aeruginosa* at 48 h under illumination condition

赖氨酸/mg·L ⁻¹	PC/%	APC/%	PE/%
0	20.78±1.02	17.90±0.40	61.32±1.42
2.0	19.20±0.54	17.74±0.35	63.06±0.85
5.0	5.39±0.49**	19.83±3.26	74.78±3.48**
10.0	6.41±0.55**	20.39±3.41	73.19±3.52**

注: * 表示与 0 mg·L⁻¹ 对照组差异显著, $P < 0.05$; ** 表示差异极显著, $P < 0.01$; 以下同。

白组分构成没有影响。说明在黑暗条件下,微囊藻具有利用赖氨酸进行化能异养生长的能力,但是此能力很微弱,不足以维持藻细胞的持久生长。

试验还发现,在微弱光照条件下(光照度 600~1 100 lx),不同浓度赖氨酸对微囊藻也没有抑制作用,因此对微囊藻在弱光照条件下利用赖氨酸的能力(即其光能异养生长能力)进行研究。光能异养生长的研究可以通过在含有有机碳源的培养基中加入光合作用抑制剂——二氯苯基二甲甲基脲(DCMU)来实现,此时细胞光合作用系统 II (PS II) 的活性被抑制,非环式电子传递被阻止, NADPH 不再产生, CO₂ 不再被还原同化,但光系统 I (PS I) 仍在起作用,细胞仍可通过环式磷酸化进行 ATP 的合成^[13]。实验表明 10 μmol·L⁻¹ DCMU 即可完全抑制微囊藻生长。接种后,加入赖氨酸的同时加入 10 μmol·L⁻¹ DCMU,并在弱光照条件下培养,并以正常光照条件下 10 μmol·L⁻¹ DCMU 处理作为空白对照。由图 5 和表 3 可知,各处理组与 DCMU 空白对照对微囊藻叶绿素 a 含量和藻胆蛋白组分构成的影响情况是基本一致的。因此,在弱光照条件下起抑制作用的是 DCMU,即微囊藻在弱光照条件下不能通过 PS I 系统来维持生长,它没有利用赖氨酸进行光能异养生长的能力。

由以上分析可知,赖氨酸对微囊藻光合作用系统中的叶绿素 a 含量、藻胆蛋白组分构成以及 $\text{Ca}^{2+}\text{Mg}^{2+}$ -

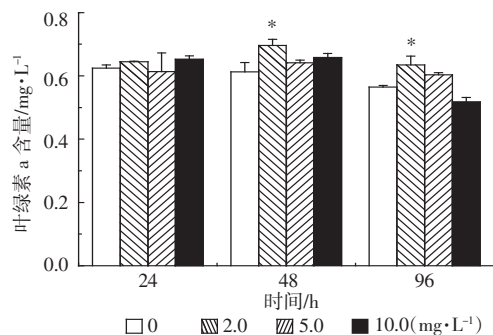


图 4 黑暗条件下赖氨酸对铜绿微囊藻叶绿素 a 含量的影响
Figure 4 The effect of Lysine on the chlorophyll a content of *M. aeruginosa* under dark condition

表 2 黑暗条件下 96 h 时铜绿微囊藻藻胆蛋白各组分含量
Table 2 The percentage of Phycobiliprotein in *M. aeruginosa* at 96 h under dark condition

赖氨酸/mg·L ⁻¹	PC/%	APC/%	PE/%
0	19.85±1.08	20.43±0.16	59.72±0.93
2.0	19.48±1.29	20.29±0.71	60.23±1.99
5.0	20.02±0.84	19.87±0.34	60.11±1.13
10.0	17.88±0.84	19.70±1.35	62.41±0.69

ATPase 活性都具有显著影响;光照条件是赖氨酸对微囊藻起抑制作用的一个敏感条件,也说明光合作用系统是赖氨酸抑制微囊藻的一个作用位点。

3 讨论

蓝藻除了可以利用 NO₃ 等无机氮源进行生长,也可以利用一些有机氮进行生长,如 Neilson 和 Larsson 研究了 7 种蓝藻对有机氮作为惟一氮源的生长情况,结果发现这 7 种蓝藻只能利用尿素、尿酸盐和少数一些氨基酸(谷氨酸、天门氨酸、精氨酸和鸟氨酸)进行生长;另外一些单细胞蓝藻(如 *Synechococcus* PCC 7002)利用有机氮源的范围较广,可以利用大部分的氨基酸^[14]。但是某些氨基酸也可以对蓝藻的生长起抑制作用,如苯丙氨酸可以抑制 *Synechocystis* sp.29108 的生长,不过它们的抑制机理目前并不清楚^[15]。一般来说,化学物质的抑藻机理主要是抑制细胞壁的合成、酶活性或者光合作用。本试验发现外加的 L-赖氨酸对铜绿微囊藻生长的抑制机制主要使其光合作用能力下降。

蓝藻是原核生物,细胞内无叶绿体,但是有非垛叠类囊体,类囊体表面结合藻胆体,PS I、PS II、Cytb6/f 复合体和 ATP 合成酶等 4 种蛋白都在类囊体上。光合作用的光反应,即光化学反应、电子传递和光合磷酸化就是在 4 种复合体上进行的。PS I 和 PS II

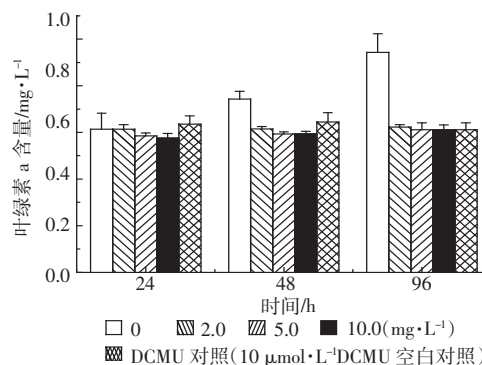


图 5 弱光照条件下赖氨酸对铜绿微囊藻叶绿素 a 含量的影响
Figure 5 The effect of Lysine on the chlorophyll a content of *M. aeruginosa* under weak illumination condition

表 3 弱光照条件下 96 h 时铜绿微囊藻藻胆蛋白各组分含量
Table 3 The percentage of Phycobiliprotein in *M. aeruginosa* at 96 h under weak illumination condition

赖氨酸/mg·L ⁻¹	PC/%	APC/%	PE/%
0	24.66±0.75	15.93±0.15	59.41±0.60
2.0	17.45±0.27**	18.88±0.47**	63.67±0.64**
5.0	17.83±1.24**	19.08±0.34**	63.09±0.98**
10.0	16.91±0.44**	18.13±0.45**	64.96±0.42**
DCMU(对照)	19.62±0.11	20.89±0.10**	59.49±0.03

是多亚基蛋白,主要包括天线系统和反应中心部分,前者的主要作用是捕获光能,而后者主要是利用前者捕获的光能进行原初光化学反应^[16]。在光照条件下,赖氨酸对光反应中心叶绿素 a 具有显著的抑制作用;在黑暗条件下,赖氨酸对铜绿微囊藻不起抑制作用,且 PS I 不能单独维持藻细胞的持久生长,说明 PS II 的损伤是赖氨酸抑制微囊藻生长的重要原因。一般情况下,PS II 受损伤的部位有 PS II 氧化侧、PS II 反应中心或者 PS II 原初电子受体。笔者认为赖氨酸可能抑制了微囊藻的 PS II 反应中心,扰乱了 D1 蛋白周转,降低反应中心的光反应效率,使得天线系统捕获的大部分光能只能以热辐射形式耗散,即微囊藻利用光能的效能降低,其半饱和光强可能下降,因此,正常的光照强度在此时可能超过光反应的界限而产生光抑制。

外加 L-赖氨酸在光照条件下使微囊藻的 PC 相对含量下降、PE 相对含量升高,而黑暗条件对藻胆蛋白组分构成没有影响,说明光照条件是赖氨酸影响藻胆蛋白组分构成的影响因子。由于不同的光质和光强可以引起蓝藻藻胆蛋白的类型和含量的变化,蓝藻可以通过改变藻胆蛋白的组分和含量来有效地捕获光能^[17],因此当 PS II 受到损伤、光反应效率降低时,可能会诱发光反应的天线系统——藻胆蛋白通过调节其

组分构成来适应这一变化。由以上分析可推测,外加 L-赖氨酸可能主要通过抑制微囊藻细胞的 PS II 反应中心,以及抑制光反应中心叶绿素 a 的含量,从而扰乱藻胆蛋白组分构成等,使微囊藻的光合作用系统受到破坏。

PS II 和 PS I 之间的电子传递过程中会在光合膜两侧建立质子膜梯度,它可以驱动 ATP 酶合成 ATP。因此,当 PS II 受到损伤时,会使这种 ATP 合成缺乏驱动能量,导致 ATP 酶活性降低(图 2)。另外一方面,由于在活体中不管是氧化磷酸化还是光合磷酸化,ATP 合成均与电子传递耦联,因此 ATP 合成受到抑制反过来也会导致细胞内电子传递链受到限制^[18],由此可能进一步导致细胞功能紊乱,如抑制细胞对钙镁等矿物质元素的吸收等,进而使细胞生长受到抑制。

4 结 论

(1) 赖氨酸对铜绿微囊藻具有专性抑制作用,本文对其抑制机理进行了研究,结果表明 $5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上的赖氨酸对铜绿微囊藻具有致死作用。在处理 24 h 时,铜绿微囊藻的生长开始受到抑制,在 96 h 时细胞大量破裂死亡。

(2) 赖氨酸对铜绿微囊藻细胞的 $\text{Ca}^{2+}\text{Mg}^{2+}$ -ATPase 活性具有抑制作用。

(3) 在光照培养条件下赖氨酸使铜绿微囊藻的叶绿素 a 含量下降并影响其藻胆蛋白组分构成;在黑暗条件下铜绿微囊藻具有微弱的化能异养生长能力;在弱光照条件下赖氨酸对微囊藻没有抑制作用,但是微囊藻也不呈现光异养生长能力。

(4) 光合作用系统(PS II 反应中心)是赖氨酸抑制铜绿微囊藻的一个作用位点。

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* Kutz. Emend. Elenkin[J]. *Limnology and Oceanography*, 1981, 29(3): 419-477.
- [2] Kaya K, Sano T. Algicidal compounds in yeast extract as a components of microbial culture media[J]. *Phycologia*, 1996, 35: 117-119.
- [3] Yamamoto Y, Kouchiwa T, Hodoki Y. Distribution and identification of actinomycetes lying cyanobacteria in a autrophic lake[J]. *Journal of Applied Phycology*, 1998, 10: 391-397.
- [4] Hehmann A, Watanabe M M, Kaya K. Killing of *Microcystis* by an amino acid: results of laboratory and enclosure experiment[J]. *Verh Int Verein Limnol*, 2002, 28: 1147-1150.
- [5] Kaya K, Liu Y D, Shen Y W. Selective control of toxic *Microcystis* water blooms using Lysine and malonic acid: an enclosure experiment[J]. *Environmental Toxicology*, 2005, 20: 170-178.
- [6] 钟 键, 彭建新, 史晓虹, 等. 鱼腥藻类囊体膜及其性质的研究[J]. *植物学报*, 1997, 39(3): 259-265.
- ZHONG Jian, PENG Jian-xin, SHI Xiao-hong, et al. Studies on photosynthetic membrane and its characterization in *Anabaena azollae* [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(3): 259-265.
- [7] 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. 134-137.
- LI He-sheng. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Educational Press, 2000. 134-137.
- [8] 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[D]. 武汉: 中国科学院武汉水生生物研究所, 2006. 64-65.
- WU Zhong-xing. Studies on the genetic diversity and morphological and physiological adaptation of *Microcystis* [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, the Chinese Academy of Sciences, 2006. 64-65.
- [9] Padgett M P, Krogmann D W. Large scale preparation of pure phyco-biliproteins[J]. *Photosynthesis Research*, 1987, 11: 225-235.
- [10] 喻国策, 丛 威, 蔡昭铃, 等. 有机碳化合物对鱼腥藻 7120 生长的影响[J]. *水生生物学报*, 2003, 27(3): 238-242.
- YU Guo-ce, CONG Wei, CAI Zhao-ling, et al. Effects of organic compounds on the growth of *Anabaena* sp. 7120 [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2003, 27(3): 238-242.
- [11] Hehmann A, Kaya K, Watanabe M M. Selective control of *Microcystis* using an amino acid - a laboratory assay[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2002, 14: 85-89.
- [12] 王兆新, 袁峻峰, 杨红军, 等. 三种有机物对铜绿微囊藻异养生长的影响[J]. *上海师范大学学报(自然科学版)*, 2001, 30(1): 97-98.
- WANG Zhao-xin, YUAN Jun-feng, YANG Hong-jun. Effects of three organic compounds on the heterotrophic growth of *Microcystis aeruginosa* [J]. *Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences)*, 2001, 30(1): 97-98.
- [13] 余利红, 郭厚良, 徐旭东, 等. 光合抑制剂 DCMU 对异养生长蓝藻叶绿素合成的作用[J]. *水生生物学报*, 2002, 26(1): 102-104.
- YU Li-hong, GUO Hou-liang, XU Xu-dong, et al. Effect of the photosynthesis inhibitor DCMU on chlorophyll II synthesis in heterotrophic cyanobacteria [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2002, 26(1): 102-104.
- [14] Neison A H, Larson T. The utilization of organic nitrogen for growth of algae: physiological aspects[J]. *Physiol Plant*, 1980, 48: 542-553.
- [15] Hall G C, Jensen R A. Enzymological basis for growth inhibition by L-phenylalanine in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. 29108[J]. *Journal of Bacteriology*, 1980, 144: 1034-1042.
- [16] 韩博平, 韩志国, 付 翔. 藻类光合作用机理与模型[M]. 北京: 科学出版社, 2003. 29-34.
- HAN Bo-ping, HAN Zhi-guo, FU Xiang. Algae photosynthesis: mechanisms and models[M]. Beijing: Science Press, 2003. 29-34.
- [17] Grossman A R, Bhaya D, He Q. Tracking the light environment by cyanobacteria and the dynamic nature of light harvesting [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2001, 276: 11449-11452.
- [18] Donald A B. Advances in photosynthesis - the molecular biology of cyanobacteria [M]. Pennsylvania USA: Kluwer Academic Publishers, 1995. 1162-1169.