

铜绿微囊藻在竞争生长条件下对氧化还原电位降低的响应*

张 民^{1,2}, 孔繁翔^{1**}, 史小丽¹, 邢 鹏^{1,2}, 谭 啸^{1,2}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要: 水体中氧化还原电位的变化会对藻类生长和竞争产生直接或间接的影响. 本文采用单种培养和混合培养的方式, 研究了在铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 与斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 竞争生长过程中氧化还原电位降低对铜绿微囊藻优势形成的影响, 同时测定了铜绿微囊藻生理和形态的变化. 结果表明: 在单种培养条件下, 铜绿微囊藻的生长速率明显高于栅藻, 降低氧化还原电位对两种藻的生长速率没有影响; 在混合培养条件下, 两种藻的生长均受到了抑制, 但降低氧化还原电位却明显提高了铜绿微囊藻的生长速率, 而降低了斜生栅藻的生长速率, 说明铜绿微囊藻的竞争能力得到了加强, 斜生栅藻的竞争能力有所削弱; 同时试验也发现在竞争生长的条件下, 培养基氧化还原电位的降低诱导了铜绿微囊藻细胞体积变大, 酯酶活性增强以及叶绿素荧光强度增加, 这些生理参数的改变可能是铜绿微囊藻在环境中氧化还原电位降低时竞争能力得以增强的重要原因.

关键词: 铜绿微囊藻; 斜生栅藻; 混合培养; 竞争; 氧化还原电位

Responses of *Microcystis aeruginosa* to reducing oxidation reduction potential under competition growth condition

ZHANG Min^{1,2}, KONG Fanxiang^{1**}, SHI Xiaoli¹, XING Peng^{1,2} & TAN Xiao^{1,2}

(1: Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 20008, P. R. China)

(2: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 10039, P. R. China)

Abstract: In this study, the responses of *Microcystis aeruginosa* growth to oxidation reduction potential (ORP) reducing were studied by monospecies culture and mixed culture with *Scenedesmus obliquus*. Cell size, esterase activity and chlorophyll fluorescence intensity of *M. aeruginosa* were measured by flow cytometry. The results showed that oxidation reduction potential of medium was reduced by exogenous glutathione (GSH). In monospecies culture groups, *M. aeruginosa* has a significant higher growth rate than *S. obliquus*, and no significant effects of ORP on the two algae were found. However, in mixed culture groups, the growth of the two algae were obviously inhibited and the cell concentration of *M. aeruginosa* was still dominant. While ORP was reduced, the growth rate of *M. aeruginosa* was enhanced and that of *S. obliquus* was inhibited. Furthermore, Cell size, esterase activity and chlorophyll fluorescence intensity of *M. aeruginosa* were increased after ORP was changed. All these changes play an important role in enhancing growth rate of *M. aeruginosa*.

Keywords: *Microcystis aeruginosa*; *Scenedesmus obliquus*; mixed culture; competition; oxidation reduction potential

蓝藻水华在湖泊和水库等淡水环境中的频繁爆发,产生了一系列严重的水环境问题^[1,2],关于蓝藻水华形成机理的研究已经成为当前研究的热点问题之一. 目前已有的研究认为蓝藻水华的形成是蓝藻同其他

* 国家自然科学基金项目(40471045)、国家重点基础研究发展计划资助项目(2002CB412305)、中国科学院资源环境领域野外台站研究基金项目、中国科学院“百人计划”和中国科学院南京地理与湖泊研究所所长基金联合资助. 2006-04-03 收稿; 2006-05-11 收修改稿. 张民,男,1978年生,博士研究生;E-mail: mzhang@niglas.ac.cn.

** 通讯联系人;E-mail: fxxkong@niglas.ac.cn.

藻类在资源竞争以及相互干扰竞争(接触抑制、他感作用)的生长中取得优势的过程^[3].这一过程与蓝藻本身的生理特点以及温度、光照、营养盐、其它生物、pH、氧化还原电位等诸多环境因素有关^[4].不同环境因子影响下藻类的竞争能力以及群体结构组成的变化已广泛见于报道.如:Fujimoto 等人研究发现不同氮磷比和温度对两种蓝藻之间的资源竞争具有显著的影响^[5];Litchman 等人发现不同的光波动频率会改变藻的群体结构^[6];Huisman 等人提出不同的扰动强度会对藻对光的竞争能力产生显著影响^[7];但是未见氧化还原电位对藻类种间竞争及群体结构影响的报道.

氧化还原电位是反映介质(土壤、天然水、培养基等)氧化还原状况的一个指标,在湖泊形成蓝藻水华期间,表面水华会造成水体中溶解氧含量降低,氧化还原电位也将随之降低,从而改变藻类的生长环境^[8].大型湖泊氧化还原电位平面分布并不均匀,例如,太湖氧化还原电位平面分布主要表现为入湖河道及港口岸边附近湖面较湖区敞水带低^[9],这与蓝藻水华的湖面区域分布大体一致.在梅梁湾湖区 50 cm 深度氧化还原电位呈昼夜有规律变化,白天升高,夜晚降低(图 1).另外,Weller 等人研究发现低氧化还原电位可以激发席藻(*Phormidium sp.*)的光合作用,促进其生长^[10];低的氧化还原电位也有利于铜绿微囊藻体内多聚磷的积累,增强其在不适条件下的耐受能力^[11];大量研究也表明在黑暗厌氧、低氧化还原电位条件下蓝藻可以改变资源利用方式继续生长^[12-14],而真核藻类,如绿藻,一般在光能好氧的条件下生长^[10],本实验室已有的研究表明低氧化还原电位对栅藻的生长没有显著影响.因此,低氧化还原电位很可能是蓝藻同其他藻类在种间竞争过程中能够形成优势种群的原因之一,开展藻类种间竞争过程中降低氧化还原电位对蓝藻生长、生理、形态影响的研究将有助于进一步阐明富营养化湖泊蓝藻成为优势群体并形成水华的机理.

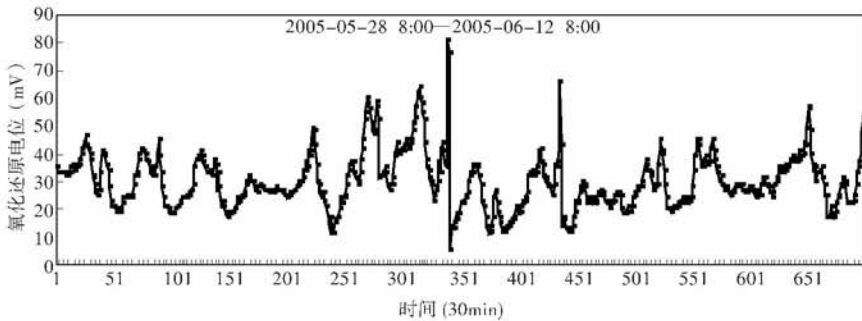


图 1 太湖梅梁湾水体 50 cm 深处的氧化还原电位昼夜变化(YSI6600, USA)

Fig. 1 Day and night changes of ORP at 50 cm depth in Meiliang Bay, Lake Taihu (YSI6600, USA)

本文以湖泊及水库等富营养化水体中的主要藻类铜绿微囊藻和斜生栅藻为试验藻种,添加外源谷胱甘肽(Glutathione, GSH)降低培养基的氧化还原电位^[15],研究了两种藻混合培养的情况下,氧化还原电位降低对铜绿微囊藻生长的影响,同时对铜绿微囊藻的生理、形态变化进行了跟踪分析,初步探讨了藻类生理、形态变化同藻类竞争生长的关系,为研究富营养化湖泊中铜绿微囊藻优势形成的机理问题提供了数据支持.

1 材料与方法

1.1 试验材料

铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)和斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*)由中国科学院武汉水生生物研究所提供,于光照培养箱中培养,培养基为 BG-11 培养基.培养条件为:光暗比 12 h: 12 h,光强 2200 lx,温度 25℃.

1.2 试验试剂

GSH 由 sigma 公司购得,其它试剂均为国产分析纯.

1.3 试验方法

试验分别设置铜绿微囊藻单种培养组、斜生栅藻单种培养组、铜绿微囊藻和斜生栅藻混合培养组,根据

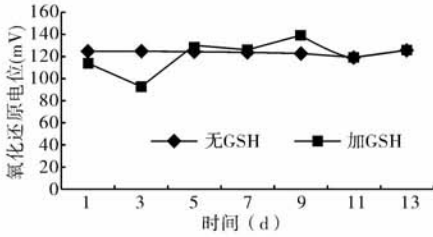


图2 GSH对培养基氧化还原电位的影响
Fig. 2 Effect of GSH on oxidation reduction potential of medium

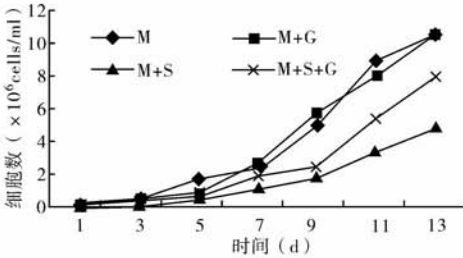


图3 不同培养条件下铜绿微囊藻的生长曲线
(M: 单种培养; M+G: 加入GSH的单种培养; M+S: 混合培养; M+S+G: 加入GSH的混合培养)

Fig. 3 Growth curves of *M. aeruginosa* under different culture conditions. (M: monospecies culture; M+G: monospecies culture with GSH; M+S: mixed culture; M+S+G: mixed culture with GSH)

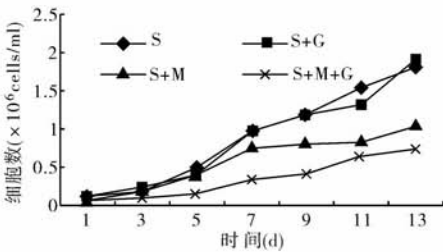


图4 不同培养条件下斜生栅藻的生长曲线
(S: 单种培养; S+G: 加入GSH的单种培养; M+S: 混合培养; M+S+G: 加入GSH的混合培养)

Fig. 4 Growth curves of *S. obliquus* under different culture conditions. (S: monospecies culture; S+G: monospecies culture with GSH; M+S: mixed culture; M+S+G: mixed culture with GSH)

预试验结果, 每组分别加入浓度为 20 mg/L 的 GSH 以降低培养基氧化还原电位, 同时另设 3 组作为空白对照, 进行不改变培养基氧化还原电位的单种培养和混合培养, 每组设置 3 个平行。取对数生长期的铜绿微囊藻和斜生栅藻进行接种, 接种前计数确保藻细胞数在 10^6 以上, 各试验组中两种藻的接种细胞数相同, 混合培养组按 1:1 比例接种, 培养条件同上。每隔一天取样进行显微镜计数, 同时进行 FDA 染色, 利用 FACSCalibur 流式细胞仪 (Becton Dickinson, USA) 测定单个细胞的细胞尺寸 (FSC-H)、酯酶活性 (FLI) 和叶绿素荧光强度 (FL3), 其中利用酯酶活性表征细胞的代谢活性^[16, 17], 叶绿素荧光强度表示相对叶绿素含量^[18]。每个样品检测细胞 10000 个, 检测到的数据用 WinMDI 软件分析, 以加入 GSH 组与空白对照组的比值表示各组细胞尺寸、酯酶活性和叶绿素荧光强度的变化, 取样的同时测定培养基的氧化还原电位变化 (Microcomputer pH/mV/Temp Meter 6171), 试验重复两次。

1.4 数据处理

实验数据采用 Excel 软件按照统计学方法进行处理, 组间比较采用 *t* 检验, 当 $p < 0.05$ 时, 认为有显著性差异, 当 $p > 0.05$ 时认为没有显著性差异。

2 结果

2.1 GSH 对培养基氧化还原电位的影响

GSH 对培养基氧化还原电位的影响见图 2, 统计分析结果显示, 在 GSH 添加的第 3 d, 谷胱甘肽导致了培养基氧化还原电位的显著下降 ($p < 0.05$), 下降 26.1%, 在第 5 d 恢复到对照组水平, 第 9 d 略有升高, 但是变化不显著。

2.2 降低氧化还原电位对铜绿微囊藻和斜生栅藻生长的影响

图 3, 4 反映了铜绿微囊藻和斜生栅藻在不同培养条件下生长曲线, 由图可以看出, 两种藻在单种培养的条件下, 降低培养基氧化还原电位对其生长都没有明显的影响; 而混合培养条件下, 两种藻的生长均受到了不同程度的抑制, 但是氧化还原电位的降低缓解了铜绿微囊藻的受抑制程度, 而加大了斜生栅藻受抑制程度。通过两种藻的细胞数目之比也可以发现 (图 5): 在所有培养组中, 铜绿微囊藻与斜生栅藻的细胞数之比都是在逐步升高, 说明铜绿微囊藻在与斜生栅藻的竞争中生长速率始终高于栅藻, 而且数量优势在逐步加大。在单种培养条件下, 降低氧化还原电位对铜绿微囊藻与斜生栅藻的细胞数之比没有显著影响; 而正常混合培养条件下, 两种藻的细胞数之比单种培养的两种藻细胞数之比低, 说明铜绿微囊藻受到竞争抑制比斜生栅藻的受抑制程度大, 但是在降低培养基氧化还原电位组中

结果正相反, 两种藻的细胞数之比明显地高于单种培养条件下的细胞数之比, 铜绿微囊藻的受抑制程度小于斜生栅藻, 说明降低氧化还原电位使铜绿微囊藻的生长能力得到了加强。

2.3 降低氧化还原电位对铜绿微囊藻细胞尺寸的影响

降低氧化还原电位对铜绿微囊藻细胞尺寸的影响见图 6。统计分析结果显示:相对于空白对照组而言,降低氧化还原电位对于单种培养的铜绿微囊藻细胞尺寸无显著影响,而混合培养组细胞尺寸显著增大,在第 7 d 达到最大,为空白对照的 1.8 倍,但随时间延长,细胞尺寸恢复到与对照组相近的水平。

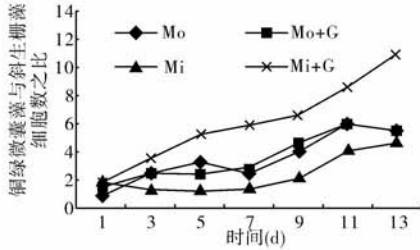


图 5 不同培养条件下铜绿微囊藻与斜生栅藻细胞数之比 (Mo: 单种培养; Mo + G: 加入 GSH 的单种培养; Mi: 混合培养; Mi + G: 加入 GSH 的混合培养)
Fig. 5 Ratios of *M. aeruginosa* to *S. obliquus* under different culture conditions. (Mo: monospecies culture; Mo + G: monospecies culture with GSH; Mi: mixed culture; Mi + G: mixed culture with GSH)

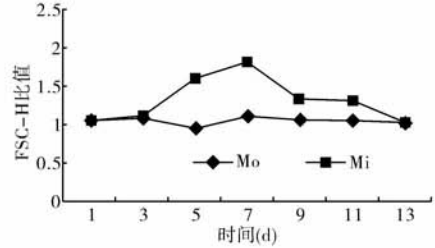


图 6 降低氧化还原电位对铜绿微囊藻细胞尺寸的影响 (Mo: 单种培养; Mi: 混合培养)
Fig. 6 Effects of reducing oxidation reduction potential on cell size of *M. aeruginosa*. (Mo: monospecies culture; Mi: mixed culture)

2.4 降低氧化还原电位对铜绿微囊藻细胞活性的影响

降低氧化还原电位对铜绿微囊藻细胞活性的影响见图 7。统计分析结果显示:相对空白对照组而言,氧化还原电位降低后,单种培养组细胞活性在第 7、9 d 均有显著增加,第 7 d 增加达到最大,为空白对照组的 1.6 倍,而混合培养组自第一天开始细胞活性就显著增加,最大值出现在第 7 d,达到空白对照组的 2.2 倍,第 9 d 后开始降低,恢复到空白对照组水平。

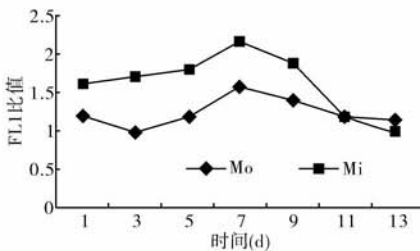


图 7 降低氧化还原电位对铜绿微囊藻酯酶活性的影响 (Mo: 单种培养; Mi: 混合培养)
Fig. 7 Effects of reducing oxidation reduction potential on esterase activity of *M. aeruginosa*. (Mo: monospecies culture; Mi: mixed culture)

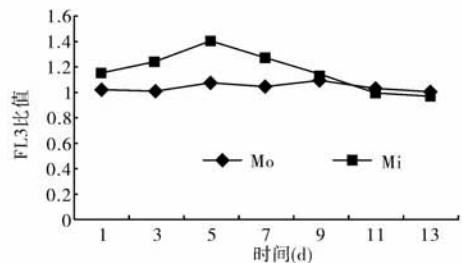


图 8 降低氧化还原电位铜绿微囊藻叶绿素荧光强度的影响 (Mo: 单种培养; Mi: 混合培养)
Fig. 8 Effects of reducing oxidation reduction potential on chlorophyll fluorescence intensity of *M. aeruginosa*. (Mo: monospecies culture; Mi: mixed culture)

2.5 氧化还原电位对铜绿微囊藻叶绿素荧光强度的影响

氧化还原电位对铜绿微囊藻叶绿素荧光的影响见图 8。统计分析结果显示:相对空白对照组而言,氧化还原电位降低后,单种培养组叶绿素荧光强度没有显著变化,而混合培养组叶绿素荧光强度明显升高,第 5 d 达最大,为空白对照的 1.4 倍,第 9 d 后恢复到空白对照水平。

3 讨论

本研究发现在混合培养条件下铜绿微囊藻和斜生栅藻的生长均受到不同程度的抑制,虽然铜绿微囊藻在细胞数量上占据明显优势,但其受抑制程度明显高于斜生栅藻.一般的藻类种间竞争主要分为两种形式,即资源竞争和相互干扰竞争,而后者又可分为直接接触抑制和他感作用^[3].本试验中由于培养基中营养丰富,不存在两种藻对资源的竞争,可见两种藻间存在着明显的相互干扰竞争,但具体是由于直接的接触抑制还是他感作用还有待进一步研究.本研究中降低培养基的氧化还原电位不影响单种培养条件下两种藻的生长速率,但是在混合培养条件下,降低氧化还原电位显著改变了两种藻的受抑制程度,铜绿微囊藻受抑制程度降低,而斜生栅藻的受抑制程度提高.说明本研究中这种氧化还原电位的降低显著提升了铜绿微囊藻在两种藻的竞争生长过程中的细胞分裂速率.本研究也通过将 GSH 加入培养基,待其氧化还原电位稳定后进行铜绿微囊藻的培养试验,根据细胞计数未发现对两种藻生长速率的影响,可以排除 GSH 作为营养物质对两种藻生长影响的可能性.

正常情况下,蓝藻有光合作用主要以水作为电子供体^[19],但是添加 GSH 后,培养基的氧化还原电位降低,使得有效的电子供体增加,大量电子供体的出现将改变蓝藻体内的电子传递^[20,21],Michal 等人研究发现外源 GSH 可以调节聚球藻(*Synechococcus elongatus*)体内电子传递和细胞内的氧化还原状态,改变其生理和形态^[22].本研究中培养基氧化还原电位的降低也将会改变两种藻光合作用的电子供体,从而改变其电子传递,但在单种培养条件下并未导致铜绿微囊藻和斜生栅藻生长速率的变化,而混合培养条件下两种藻的生长速率变化明显,说明铜绿微囊藻和斜生栅藻可能在相互干扰的竞争过程中电子供体或者电子传递发生了改变,从而导致了两种藻生长的影响.Lorimer 等人研究发现光合作用过程中由于氧和二氧化碳竞争 RUBISCO 酶(ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase)的活性位点,而抑制 RUBISCO 酶固定二氧化碳的活性,氧化还原电位的降低有利于二氧化碳对活性位点的竞争,从而可以激发蓝藻的光合作用^[23];另外,Weller 等人研究发现席藻利用自身形成的紧密结构防止氧气进入群体内部,而在内部构成厌氧或微需氧环境,降低微环境的氧化还原电位,促进自身生长^[10].铜绿微囊藻水华期间形成大量胶鞘包裹的群体结构,这可能与席藻具有相似的生长策略.因此,低氧化还原电位环境很可能是铜绿微囊藻能够提高自身生长能力的原因之一,结合野外观测太湖环境中氧化还原电位的昼夜变化以及相应的蓝藻成为优势种群并形成水华的现象,可以进一步说明氧化还原电位的变化可能是水华形成的环境要素之一.

本研究也发现在混合培养组中降低培养基氧化还原电位引起了铜绿微囊藻的自身生理、形态的重大变化,即导致了细胞体积的变大、酯酶活性的增强以及叶绿素荧光强度的增加,而单种培养组除了酯酶活性略有升高外其他均没有显著变化,这在一定程度上解释了铜绿微囊藻生长速率的变化.铜绿微囊藻酯酶活性以及叶绿素荧光强度在培养基氧化还原电位降低之初就显著升高,说明氧化还原电位的降低迅速刺激了铜绿微囊藻的生长;而细胞体积变大出现在氧化还原电位降低最显著的第 3d 之后,说明细胞内含物在这一过程中逐步积累,到第 5d 时才表现出细胞体积的显著增加;各指标在经历不同的显著增加后逐步恢复到空白对照水平,这可能是培养基氧化还原电位恢复后,铜绿微囊藻失去了氧化还原电位降低的刺激的结果.叶绿素荧光是叶绿素受激发后释放出的自发荧光,其强度反应了细胞的叶绿素含量^[18],叶绿素荧光强度的增加说明细胞内的叶绿素含量增加,同时本研究中细胞体积变大,说明细胞内含物出现了积累,这是否就是叶绿素含量的增加所导致的结果还有待进一步研究.叶绿素含量的增加则说明铜绿微囊藻的光合作用能力得到了加强,这与 Weller 等人利用席藻的研究结果相一致^[10],而光合作用的增强必然增加细胞代谢活性——酯酶活性,促进铜绿微囊藻的生长,因此可见铜绿微囊藻生理和形态等指标的改变是其生长能力以加强的保障.

利用混合培养方式研究藻类种间竞争的报道很多^[24-27],这些研究主要以传统的细胞计数方法反映种间竞争过程中藻类生长速率的变化以及最终的竞争结果.本研究中首先利用传统的细胞计数方法检测了竞争条件下降低氧化还原电位对铜绿微囊藻生长速率的影响;同时利用流式细胞仪,在混合培养中鉴别出其中的目的物种,并对其在整个竞争生长过程中的生理生化特征进行了跟踪分析,快速原位的检测方式反映了活体细胞的真实状况,这是传统的检测方法根本无法进行的.另外利用流式细胞仪可以对试验样本中的

每个细胞进行检测和分析,本试验的检测值为 10^4 个细胞的平均值,如此大量的样本分析数据用传统的实验方法很难快速获取,因而流式细胞仪的检测结果具有大样本的统计学意义,使得检测结果更加可信。本研究主要探讨了混合培养条件下铜绿微囊藻对氧化还原电位降低的响应,这种混合培养试验结果比单物种试验结果更加符合野外多物种共存的实际情况,更具生态学意义。

4 结论

(1) 铜绿微囊藻和斜生栅藻间存在相互干扰的竞争抑制,而降低培养基氧化还原电位可以提高铜绿微囊藻的细胞分裂速率,提升其生长能力。

(2) 混合培养条件下降低培养基氧化还原电位导致铜绿微囊藻细胞尺寸变大、细胞活性增强以及叶绿素荧光强度增加,这可能是铜绿微囊藻生长速率得以提升,并形成优势群体的重要原因。

致谢:扬州、曹焕生、于洋、刘爱菊博士在论文写作过程中给予了宝贵的建议,在此表示感谢。

5 参考文献

- [1] Collins M. Algal toxins. *Microbiol Rev*, 1978, **42**: 725 - 746.
- [2] Codd G A. Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control. *Ecol Eng*, 2000, **16**: 51 - 60.
- [3] Begon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*, 3rd ed. Oxford: Blackwell, 1996: 287.
- [4] Paerl W, Fulton R S, Moisaner P H. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *Sci World*, 2001, **1**: 76 - 113.
- [5] Fujimotol N, Sudo R. Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N : P supply ratios and temperatures. *Limnol & Oceanogr*, 1997, **42**(2): 250 - 256.
- [6] Litchman E, Klausmeier C A. Competition of Phytoplankton under Fluctuating Light. *The American Naturalist*, 2001, **157**(2): 170 - 187.
- [7] Huisman J, Sharples J, Stroom J *et al*. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology*, 2004, **85**: 2960 - 2970.
- [8] Moezelaar R and Stal L J. Fermentation in the unicellular cyanobacterium *Microcystis* PCC7806. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 1994, **50**: 491 - 509.
- [9] 孙顺才,黄漪平主编.太湖.北京,海洋出版社,1993:201.
- [10] Donald W, William D, Thomas D B. Requirement of low oxidation-reduction potential for photosynthesis in a blue-green alga (*Phormidium* sp.). *Arch Microbiol*, 1975, **104**: 7 - 13.
- [11] Shi X, Yang L, Niu X *et al*. Intracellular phosphorus metabolism of *Microcystis aeruginosa* under various redox potential in darkness. *Microbiological Research*, 2003, **158**: 345 - 352.
- [12] De Philippis R., Margheri M C, Vincenzini M. Fermentation in symbiotic and free-living cyanobacteria. *Arch Hydrobiol Algal Stud*, 1996, **83**: 459 - 468.
- [13] Moezelaar R, Stal L J. Fermentation in the unicellular cyanobacterium *Microcystis* PCC7806. *Arch Microbiol*, 1994, **162**: 63 - 69.
- [14] Moezelaar R. Stal L J. A comparison of fermentation in the cyanobacterium *Microcystis* PCC7806 grown under a light/dark cycle and continuous light. *European Journal of Phycology*, 1997, **32**: 373 - 378.
- [15] 周德庆主编.微生物学教程(第二版),北京:高等教育出版社,2002:115.
- [16] Franklin N M, Adams M S, Stauber J L. Development of an improved rapid enzyme inhibition bioassay with marine and freshwater microalgae using flow cytometry. *Arch Environ Contam Toxicol*, 2001, **40**: 469 - 480.
- [17] Regel R H, Ferris M J, Ganf G G. Algal esterase activity as a biomeasure of environmental degradation in a

- freshwater creek. *Aquat Toxicol*, 2002, **59**: 209-223.
- [18] Lage O M, Sansonetty F, O'Connor J E. Flow cytometric analysis of chronic and acute toxicity of copper(II) on the marine dinoflagellate *Amphidinium carterae*. *Cytometry*, 2001, **44**(3): 226-235.
- [19] Stal L J, Moezelaar Roy. Fermentation in cyanobacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 1997, **21**: 179-211.
- [20] Aharon O, Moshe S. Anaerobic heterotrophic dark metabolism in the cyanobacterium *Oscillatoria limnetica*: Sulfur respiration and lactate fermentation. *Arch Microbiol*, 1979, **122**: 77-84.
- [21] Sen C K, Packer L. Antioxidant and redox regulation of gene transcription. *FASEB J*, 1996, **10**: 709-720.
- [22] Michal K, Josef K, Jiri M. Cell aggregation of the cyanobacterium *Synechococcus Elongatus*: Role of the electron transport chain. *J Phycol*, 2000, **36**: 662-668.
- [23] Lorimer G H, Andrews T J. Plant photorespiration and inevitable consequence of the existence of atmospheric oxygen. *Nature*, 1973, **243**: 359-360.
- [24] Ducobu H, Huisman J, Jonker R R and. Mur L R. Competition between a prochlorophyte and a cyanobacterium under various phosphorus regimes comparison with the droop model. *J Phycology*, 1998, **34**: 467-476
- [25] Huisman J, Jonker R R, Zonneveld C, Weissing F J. Competition for light between phytoplankton species experimental tests of mechanistic theory. *Ecology*, 1999, **80**(1): 211-222
- [26] Hyenstrand P, Burkert U, Pettersson A and Blomqvist P. Competition between the green alga *Scenedesmus* and the cyanobacterium *Synechococcus* under different modes of inorganic nitrogen supply. *Hydrobiologia*, 2000, **435**: 91-98.
- [27] Drakare S. Competition between picoplanktonic cyanobacteria and heterotrophic bacteria along crossed gradients of glucose and phosphate. *Microbial Ecology*, 2002, **44**: 327-335.