

## 不同形态磷酸盐对铜绿微囊藻和蛋白核小球藻生长的影响\*

钱善勤<sup>1,2</sup>, 孔繁翔<sup>1\*\*</sup>, 史小丽<sup>1</sup>, 张民<sup>1</sup>, 阳振<sup>1,2</sup>, 谭啸<sup>1,2</sup>, 季健<sup>1,2</sup>

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 为了探讨不同形态磷酸盐对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)和蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)藻细胞生长的影响, 采用3种不同形态的磷酸盐: 磷酸氢二钾( $K_2HPO_4$ ), 焦磷酸钠( $Na_4P_2O_7$ )和三聚磷酸钠( $Na_5P_3O_{10}$ )作为BG-11培养基中的添加磷源. 从两种藻的生长趋势可以看出, 在 $K_2HPO_4$ 培养基中小球藻在生长初期生长速度显著高于微囊藻, 当小球藻的生长到达静止期时, 微囊藻的生长速度便超过了小球藻且其藻密度也高于小球藻; 而在焦磷酸钠和三聚磷酸钠培养基中, 小球藻的生长速度要显著高于微囊藻. 同时微囊藻和小球藻在 $K_2HPO_4$ 培养基中的生长速度则始终高于另两种磷酸盐培养基中的生长速度. 藻细胞碱性磷酸酶活性变化曲线也显示, 小球藻的磷利用能力要高于微囊藻. 由此可见, 小球藻对磷的吸收利用能力高于微囊藻, 从而表明铜绿微囊藻成为水华优势种并不是取决于其对磷酸盐的吸收利用能力.

**关键词:** 铜绿微囊藻; 蛋白核小球藻; 焦磷酸钠; 三聚磷酸钠; 碱性磷酸酶

## Effects of three types of phosphate on the growth of *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa*

QIAN Shanqin<sup>1,2</sup>, KONG Fanxiang<sup>1</sup>, SHI Xiaoli<sup>1</sup>, ZHANG Min<sup>1</sup>, YANG Zhen<sup>1,2</sup>, TAN Xiao<sup>1,2</sup> & JI Jian<sup>1,2</sup>

(1: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China)

(2: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

**Abstract:** To explore the effects of different types of phosphate on the growth of *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa*, three types of phosphate salts: dipotassium hydrogen phosphate ( $K_2HPO_4$ ), sodium pyrophosphate ( $Na_4P_2O_7$ ) and sodium polyphosphate ( $Na_5P_3O_{10}$ ) were used as phosphate sources in this experiment. The growth curves showed that, at early stage of growth in the  $K_2HPO_4$  medium, the growth rate of *C. pyrenoidosa* was significantly higher than that of *M. aeruginosa*, but on the 16th day, the growth rate of *M. aeruginosa* and its cell density were all higher than those of *C. pyrenoidosa*. The growth rate of *M. aeruginosa* and *C. pyrenoidosa* in  $K_2HPO_4$  medium were significantly higher than those in other two phosphate media. Both in the media of sodium pyrophosphate and sodium polyphosphate, the growth rate of *C. pyrenoidosa* was higher than that of *M. aeruginosa*. The changes of unicell alkaline phosphatase (APA) suggested that, the phosphate utilization of *C. pyrenoidosa* was higher than that of *M. aeruginosa*. The results suggested that the phosphate utilization capability of *C. pyrenoidosa* was higher than that of *M. aeruginosa*, indicated that phosphate utilization was not the main cause which resulted in the dominance of *M. aeruginosa* in water-bloom formation.

**Keywords:** *Microcystis aeruginosa*; *Chlorella pyrenoidosa*; sodium pyrophosphate; sodium polyphosphate; alkaline phosphatase

磷是湖泊富营养化中一种关键性因子, 同时也是一种限制性的因子, 所有的有机体都需要磷来进行能量传输以及供应生长需要<sup>[1-2]</sup>. 浮游植物利用溶解性的正磷酸盐来满足细胞生长的磷需求<sup>[3]</sup>. Mackey 等在研究红海阿克巴湾的可利用性磷与浮游植物群体磷状态的关系时发现正磷酸盐的可利用性大大影响了浮

\* 国家自然科学基金项目(40601034)资助. 2008-03-03 收稿; 2008-04-18 收修改稿. 钱善勤, 男, 1981年生, 博士研究生; E-mail: shqqian@niglas.ac.cn.

\*\* 通讯作者; E-mail: fxxkong@niglas.ac.cn.

游植物的生长状况, 磷的营养状态将浮游植物种群结构变化以及单个细胞的营养状态紧密联系在一起<sup>[4]</sup>.

一些研究者通过室内培养实验探索了不同形态溶解性有机磷对单个藻种生长的影响. 如塔马亚历山大藻(*Alexandrium catenatum*)则能利用磷酸单酯类和磷酸二酯类有机磷化合物<sup>[5]</sup>. 张民等在研究不同磷源对铜绿微囊藻生长的影响时发现, 甘油磷酸钠比磷酸二氢钾更有利于对数期铜绿微囊藻的生长<sup>[6]</sup>. 异胶藻在无机磷、蛋黄卵磷脂及 6-磷酸葡萄糖条件下都能很好的生长, 但该藻在培养初期更容易利用大分子的卵磷脂<sup>[7]</sup>. 可见, 磷形态对不同藻类的生长有重要影响, 进而可能会影响到藻类群落的组成. 但是对于铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)之所以成为蓝藻水华优势种是否取决于其对磷元素的吸收利用能力尚缺少理论数据的支持.

碱性磷酸酶作为一种专一水解磷酸单酯的诱导酶类, 当水体中缺乏正磷酸盐时, 可在藻类及细菌体中诱导产生. 碱性磷酸酶活性的增加, 使得藻类可以利用有机磷以及无机多聚磷作为磷源<sup>[8]</sup>. Nicholson 等利用酶荧光剂和总碱性磷酸酶活性的测定方法来评估旧金山湾和蒙特里湾中浮游植物种群中磷的状态, 从而揭示了有机磷是海洋生态系统中磷循环的一个重要的可利用磷源<sup>[9]</sup>. 高光等研究太湖不同生态类型湖区水体中磷形态构成的差异及其与水体中碱性磷酸酶活性之间的关系, 发现随着水体中  $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$  浓度的增加, 水中的总碱性磷酸酶相应地减少. 碱性磷酸酶活性的增加, 使得藻类可以利用有机磷以及无机的多聚磷作为磷源, 其生长、繁殖得以持续<sup>[10-11]</sup>, 由此可以表明浮游植物的碱性磷酸酶活性表征其磷利用能力.

本实验选用了正磷酸盐、焦磷酸盐和多聚磷酸盐中具有代表性的磷酸氢二钾、焦磷酸钠和三聚磷酸钠, 研究这 3 种不同聚合状态的磷酸盐对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)和蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)生长的影响, 通过两种藻的生长曲线以及藻细胞碱性磷酸酶活性来研究比较微囊藻与小球藻的磷利用能力, 为解释蓝藻水华的形成提供了基础数据.

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa* PCC 7806)和蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)由中国科学院水生生物研究所提供. 采用 BG-11 培养基进行培养, 培养在 25℃ 的光照培养箱中, 光暗比为 12:12, 光强设置为  $39.6\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ .

3 种不同形态的磷酸盐: 磷酸氢二钾( $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ), 焦磷酸钠( $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ )和三聚磷酸钠( $\text{Na}_5\text{P}_3\text{O}_{10}$ ), 均为国产分析纯试剂. 以 BG-11 培养基中的总磷浓度( $5.44\text{mg}/\text{L}$ )为标准, 焦磷酸钠和三聚磷酸钠培养基的总磷浓度也设置为  $5.44\text{mg}/\text{L}$ , 以研究在相同总磷浓度条件下, 铜绿微囊藻与蛋白核小球藻对 3 种不同形态磷酸盐的吸收利用能力.

### 1.2 实验方法

1.2.1 试验设置 铜绿微囊藻与蛋白核小球藻的纯种培养, 在无磷 BG-11 培养基分别添加 3 种不同形态的磷酸盐作为磷源, A:  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ; B: 焦磷酸钠; C: 三聚磷酸钠, 每种设置 3 个平行.

1.2.2 接种 将磷饥饿状态的铜绿微囊藻和蛋白核小球藻以 5000r/min 离心 10min, 并用无菌水洗涤两次, 然后再接入已灭菌的培养液中, 初始的藻密度约为  $6.5\times 10^4\text{cells}/\text{ml}$ . 在 25℃ 光照培养箱中进行培养, 光暗比为 12:12, 光强设置为  $39.6\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ .

1.2.3 微囊藻、小球藻的生长曲线 用 JNOEC XS-213 型显微镜和血球计数板计数生长时期培养液中的藻细胞密度, 并绘制藻类生长曲线.

1.2.4 培养基中总磷浓度变化的测定 取 1ml 藻液, 10000r/min 离心 10min, 取上清, 加入 1ml 50g/L 的过硫酸钾溶液并定容至 10ml, 121℃ 消化 30min, 然后用以抗坏血酸为还原剂的磷钼蓝比色法进行测定.

1.2.5 碱性磷酸酶活性的测定<sup>[12]</sup> 取 2.5ml 样品, 加入已经灭菌的试管中, 随后加入 2.5ml Tris-HCl 缓冲液 (pH 8.4), 摇匀后加入 1ml 反应底物对硝基苯磷酸二钠(p-Nitrophenyl phosphate, PNP-P, Sigma 产品). 将试管避光处理放在 25℃ 的生化培养箱中, 反应 24h, 用 4ml 的 0.1mol/L 的 NaOH 溶液来终止反应. 用 UV-1600 紫外光栅分光光度计在 410nm 处测定反应产物对硝基苯酚(p-Nitrophenol, PNP)的产生量, 并计

算单位时间内单个藻细胞所产生对硝基苯酚(Nitrophenol, PNP), 并以此作为细胞碱性磷酸酶活性(Alkaline Phosphatase Activity, APA)的单位。

1.2.6 数据分析 数据采用 Excel 分析, 显著性差异采用 One-way ANOVA 分析方法,  $P < 0.05$  认为有显著性。

## 2 结果与讨论

### 2.1 纯培养条件下铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的生长曲线及总磷浓度的变化

铜绿微囊藻和蛋白核小球藻均能利用  $K_2HPO_4$ ,  $Na_4P_2O_7$ ,  $Na_5P_3O_{10}$  这三种不同形态的磷酸盐进行生长, 且在  $K_2HPO_4$  中微囊藻和小球藻的生长要显著优于在焦磷酸钠和三聚磷酸钠中的生长(图 1)。而且磷酸氢二钾的消耗量也要显著高于焦磷酸钠和三聚磷酸钠中的消耗量, 可以看出磷酸氢二钾相对于其他两种磷酸盐更有利于微囊藻与小球藻的生长。

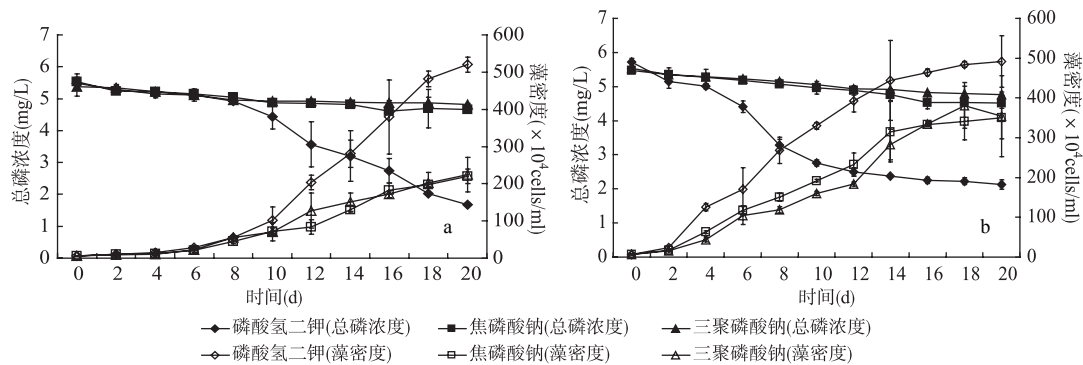


图 1 三种磷酸盐培养基中铜绿微囊藻(a)和蛋白核小球藻(b)的藻密度变化及其培养基中总磷浓度的变化

Fig.1 Changes of cell density and total phosphate of *M. aeruginosa* (a) and *C. pyrenoidosa* (b) in three different phosphate media

### 2.2 纯培养条件下藻细胞的碱性磷酸酶活性的变化

铜绿微囊藻和蛋白核小球藻在不同磷源培养基生长过程中, 单个藻细胞所表现出来的碱性磷酸酶活性的变化(图 2)表明。微囊藻藻细胞的碱性磷酸酶活性在接种后呈现先上升后下降的趋势, 第 8d 时, 微囊藻的碱性磷酸酶活性趋于平缓。而小球藻碱性磷酸酶的活性在接种初期较高, 以后则逐渐下降, 到第 6d 酶活性的变化趋于平缓。

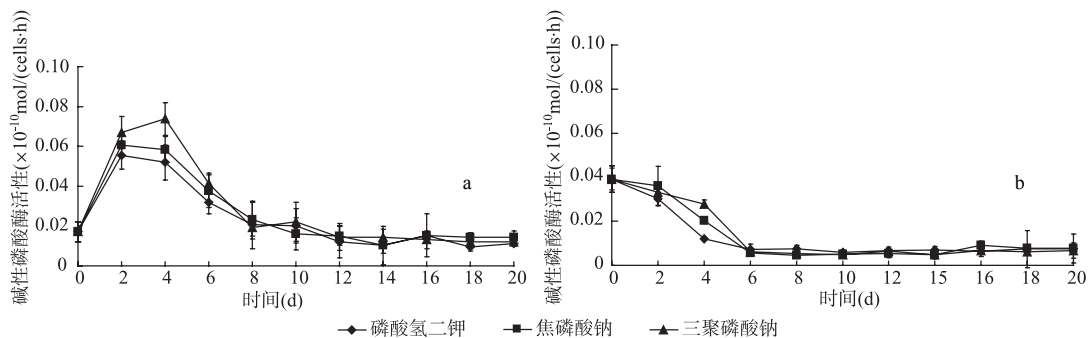


图 2 三种磷源培养基中铜绿微囊藻(a)和蛋白核小球(b)藻细胞碱性磷酸酶活性的变化

Fig.2 APA changes of *M. aeruginosa* cell (a) and *C. pyrenoidosa* cell (b) in three phosphate media

### 2.3 藻细胞碱性磷酸酶的变化曲线及其藻密度的变化

图 3、图 4 和图 5 分别表示在不同形态磷源培养基中, 微囊藻与小球藻的生长曲线及其藻细胞碱性磷酸酶活性的变化趋势. 图 3 示, 接种初时, 在磷酸氢二钾培养基中, 小球藻的藻细胞的碱性磷酸酶的活性高于微囊藻, 随着生长的进行, 小球藻的藻密度迅速增加, 小球藻的碱性磷酸酶的活性呈现下降的趋势, 而微囊藻的碱性磷酸酶活性呈现先上升后下降的趋势. 小球藻的生长速度起初高于微囊藻, 同时也提早进入生长的静止期, 而微囊藻的对数生长期持续时间较长, 最终微囊藻的密度超过了小球藻的密度. 图 4、图 5 中可见, 在焦磷酸钠和三聚磷酸钠为磷源的培养基中, 小球藻的增长速率高于微囊藻的增长速率, 而细胞碱性磷酸酶的变化与磷酸氢二钾培养基中相似.

## 3 讨论

### 3.1 铜绿微囊藻和蛋白核小球藻对不同形态磷酸盐的吸收作用

磷是藻类生长发育所必需的一种元素, 磷在水体生态系统中的作用以及浮游植物对磷酸盐的吸收利用已经有了很广泛的研究<sup>[13-16]</sup>. 浮游植物对不同形态磷酸盐的代谢机理不同, 正磷酸盐是最容易被浮游植物吸收, 且对浮游植物生长促进作用显著的一种磷酸盐<sup>[17-18]</sup>. 铜绿微囊藻与蛋白核小球藻对磷酸氢二钾的利用效率最高, 同样生长 20 d 后, 磷酸氢二钾培养基总磷浓度为(微囊藻 1.68mg/L, 小球藻 2.12mg/L)(图 1), 焦磷酸钠培养基中总磷浓度为(微囊藻 4.66mg/L, 小球藻 4.51mg/L), 三聚磷酸钠培养基中总磷浓度为(微囊藻 4.82mg/L, 小球藻 4.75mg/L), 从这些数据中可以计算出在单位时间内磷酸氢二钾的消耗量最大, 显著高于焦磷酸钠和三聚磷酸钠的消耗量. 而焦磷酸钠和三聚磷酸钠的消耗量之间并不存在显著的差异. 藻细胞在磷酸氢二钾中的生长速度也显著高于另外两种磷酸盐. 从而说明了在这三种不同形态的磷酸盐中, 磷酸氢二钾最有利于藻类的生长. 同时可以看出微囊藻利用最容易被吸收的磷酸盐

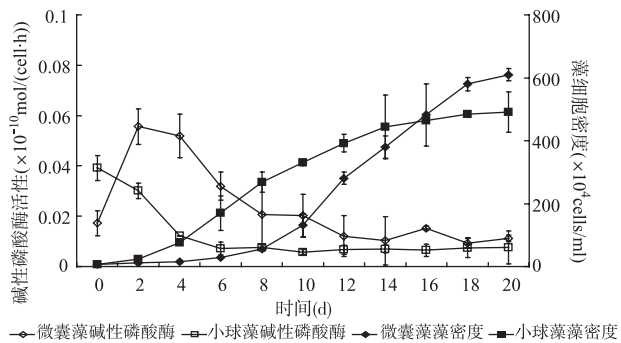


图 3 铜绿微囊藻与蛋白核小球藻在磷酸氢二钾培养基中的生长曲线及其碱性磷酸酶活性的变化曲线

Fig.3 Growth curve of *M. aeruginosa* and *C. pyrenoidosa* and changes of their cellular APA in the medium of  $K_2HPO_4$

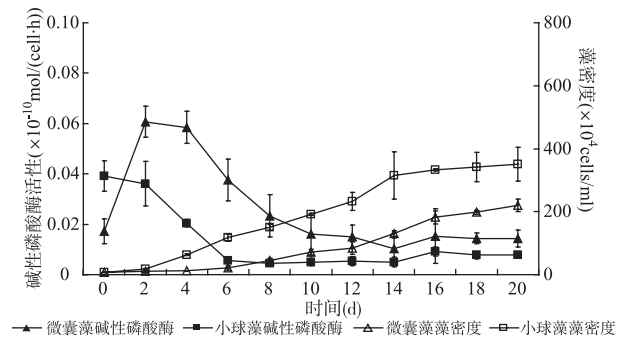


图 4 铜绿微囊藻与蛋白核小球藻在焦磷酸钠培养基中的生长曲线及其碱性磷酸酶活性的变化曲线

Fig.4 Growth curve of *M. aeruginosa* and *C. pyrenoidosa* and changes of their cellular APA in the medium of sodium pyrophosphate

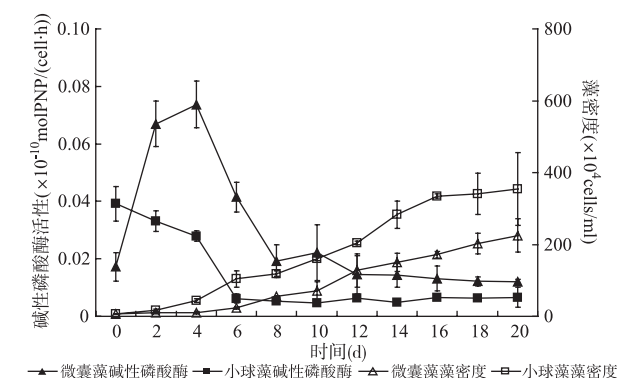


图 5 铜绿微囊藻与蛋白核小球藻在三聚磷酸钠培养基中的生长曲线及其碱性磷酸酶活性的变化曲线

Fig.5 Growth curve of *M. aeruginosa* and *C. pyrenoidosa* and changes of their cellular APA in the medium of sodium polyphosphate

中才能在试验后期占据优势,而在其他形态里边不占优势,间接说明微囊藻对其他两种形态磷的利用能力不强。

在磷酸氢二钾为磷源的培养基中,小球藻在起始时期的增长速率高于微囊藻,当生长进行到第 14d,小球藻的生长进入静止期,此时微囊藻的生长还在指数期,微囊藻的生长超过了小球藻,从而也表明了微囊藻在磷充足的时候,进入指数期生长需要更长的时间(图 3)。而在小球藻达到静止期这一阶段,小球藻的磷酸氢二钾的消耗为 0.2166mg/(L·d),而微囊藻的磷消耗速率则为 0.1715mg/(L·d),可见在此阶段小球藻的磷消耗速率高于微囊藻。而图 4、图 5 中则显示,在焦磷酸钠和三聚磷酸钠为磷源的培养基中,小球藻的生长速度始终高于微囊藻,小球藻对焦磷酸钠和三聚磷酸钠的吸收速率分别为 0.0475mg/(L·d)和 0.0389mg/(L·d),而微囊藻对焦磷酸钠和三聚磷酸钠的吸收速率分别为 0.0435mg/(L·d)和 0.0277mg/(L·d),小球藻对这两种不同形态磷的吸收速率要高于微囊藻。同样也表明小球藻的对聚合态磷酸盐的利用能力高于微囊藻。这个同样说明了小球藻的对这几种磷的吸收利用能力要高于微囊藻。

在研究铜绿微囊藻的磷代谢机理研究时发现,处于延迟期的铜绿微囊藻能从水环境中吸收外源性磷,对数生长期,藻利用体内的磷进行代谢以满足生长的需要。即使外界还有较高的磷,铜绿微囊藻中总磷浓度也随着其生长而不断下降;在稳定期的初期微囊藻中可溶性磷含量达到最高值,藻中聚磷含量在对数期末明显增加,随后下降<sup>[19]</sup>。

在铜绿微囊藻对有机磷和无机磷的吸收的研究中发现,磷形态及其质量浓度对铜绿微囊藻的指数增长时间影响较大,从而对其最大现存量的影响较大<sup>[20]</sup>。不同种类的蓝藻对磷的生理响应也不相同,缺磷条件下,水华鱼腥藻对低磷环境的适应能力较强,浮游颤藻其次,铜绿微囊藻最差;在磷充足条件下,微囊藻对磷过量吸收的能力明显高于其他两种蓝藻<sup>[21]</sup>,表明了铜绿微囊藻对低磷状况适应性较差,只是在磷源充足时才表现出很好的磷吸收能力。从而也表明了湖泊富营养化状态下,铜绿微囊藻在众多蓝藻中能成为优势种的原因。

### 3.2 铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的碱性磷酸酶活性

碱性磷酸酶作为湖泊水体中的一种重要的酶类,其在磷的生物地球化学循环过程中的作用,已为日益增多的研究所证实<sup>[22-23]</sup>。关于碱性磷酸酶调控机理的研究,最早发现浮游植物体内的碱性磷酸酶是一种诱导酶,当水体中的溶解性无机磷的浓度较低时,浮游植物、细菌体中的酶被诱导大量产生,通过酶的作用,水体中的有机磷化合物被水解,释放出无机磷<sup>[24]</sup>。

碱性磷酸酶同时也是水体系统中生物可利用性有机磷的一个量度,Dyhrman 和 Ruttenberg 在研究海岸系统中可溶性有机磷库(DOP)以及有机磷的循环作用时,将碱性磷酸酶活性作为生物可利用性有机磷的衡量标准并以此来研究海岸生态系统中碱性磷酸酶的活性<sup>[25]</sup>。

藻细胞在缺磷状态时候,其碱性磷酸酶的活性会发生明显变化,不仅碱性磷酸酶的合成量增加,而且活性也有所增强<sup>[26]</sup>。在缺磷情况下或者在大分子有机磷作为磷源的情况下,培养基中的碱性磷酸酶活性会迅速提高<sup>[27]</sup>,蓝藻在难溶性磷中的碱性磷酸酶活性要高于在可溶性磷中的活性<sup>[28]</sup>。在低磷条件下,水华鱼腥藻、浮游颤藻和铜绿微囊藻三种蓝藻所产生的碱性磷酸酶(APA)的能力由高至低为:水华鱼腥藻>浮游颤藻>铜绿微囊藻。磷缺乏时,水华鱼腥藻产生的胞外 APA 约是铜绿微囊藻的 10 倍,是浮游颤藻的 5 倍<sup>[20]</sup>,从而说明了铜绿微囊藻在低磷条件的磷利用能力较低。

从图 2 所示的碱性磷酸酶变化曲线可以看出,经过长时间磷饥饿处理后,铜绿微囊藻的藻细胞中的磷被消耗殆尽,藻细胞的生长也受到很大的限制,致使藻细胞分泌碱性磷酸酶的能力也有所下降,接种后微囊藻藻细胞吸收磷元素之后其碱性磷酸酶的活性则表现出上升的趋势,而蛋白核小球藻则能忍受长时间的磷饥饿处理,细胞碱性磷酸酶的活性随着磷饥饿的进行而逐渐升高,在饥饿处理结束后仍然能够保持很好的对磷吸收利用的能力。从而表明了小球藻比微囊藻对低磷浓度有更好的适应性,低磷环境下磷利用效率更高。

在接种后,小球藻的生长速率显著高于微囊藻,随着小球藻细胞数目的增加,使得单个小球藻细胞的碱性磷酸酶的活性呈现下降的趋势。而在接种起始时期,微囊藻中的碱性磷酸酶活性较低,接种后,由于微囊藻藻细胞碱性磷酸酶活性的增加速率要大于藻细胞的增加速率,所以单个细胞的碱性磷酸酶的活性呈现明显的上升。在对数增长期之后,藻细胞体内已经积累了足够其生长繁殖所需的磷,这时藻细

胞的达到稳定期, 所分泌的碱性磷酸酶的量会减少, 此时细胞碱性磷酸酶活性的变化也逐渐趋于平缓。通过碱性磷酸酶的变化, 我们可以发现微囊藻和小球藻在生长的各个阶段对磷元素利用能力的大小, 从而比较两种藻的磷利用能力, 由此可以发现对磷的利用能力并不是铜绿微囊藻成为水华优势种的原因。

#### 4 参考文献

- [1] Smith VH, Joye SB, Howarth RW. Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnol Oceanogr*, 2006, **51**(1, part2): 351-355.
- [2] Schindler DW. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnol Oceanogr*, 2006, **51**(1, part2): 356-363.
- [3] Cembella AD, Antia NJ, Harrison PJ. The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: A multidisciplinary perspective. Part 2. *CRC Crit Rev Microbiol*, 1984, **65**: 3205-3212.
- [4] Mackey KRM, Labiosa RG, Calhoun M *et al.* Phosphorus availability, phytoplankton community dynamics, and taxon-specific phosphorus status in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Limnol Oceanogr*, 2007, **52**(2): 873-885.
- [5] Oh SJ, Yamamoto T, Katakura Y *et al.* Utilization of dissolved organic phosphorus by the two toxic dinoflagellates, *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). *Fisheries Science*, 2002, **68**: 416-424.
- [6] 张 民, 史小丽, 蒋丽娟等. 两种外源性磷及震荡对铜绿微囊藻生长的影响. *应用与环境生物学报*, 2002, **8**(5): 507-510.
- [7] 黄世玉, 黄邦钦. 不同磷源对藻类生长及其生化组成的影响. *台湾海峡*, 1997, **16**: 458-464.
- [8] Wynne D, Kaplan B, Berman T. Phosphatase activities in lake Kinneret phytoplankton. In: Chróst RJ ed. *Microbial enzymes in aquatic environments*. New York: Springer-Verlag, 1991: 220-226.
- [9] Nicholson D, Dyhrman S, Chavez F *et al.* Alkaline phosphatase activity in the phytoplankton communities of Monterey Bay and Francisco Bay. *Limnol Oceanogr*, 2006, **51**(2): 874-883.
- [10] 高 光, 秦伯强, 朱广伟等. 太湖梅梁湾中碱性磷酸酶的活性及其与藻类生长的关系. *湖泊科学*, 2004, **16**(3): 245-252.
- [11] 高 光, 朱广伟, 秦伯强等. 太湖水体中碱性磷酸酶的活性及磷的矿化速率. *中国科学(D辑), 地球科学*, 2005, **35**(增刊II): 157-165.
- [12] Berman T. Alkaline phosphatases and phosphorus availability in lake Kinneret. *Limnol Oceanogr*, 1970, **15**: 663-674.
- [13] Benitez-Nelson, C. The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems. *Earth Sci Rev*, 2000, **51**: 109-135.
- [14] Taft JL, Loftus ME, Taylor WR. Phosphate uptake from phosphomonoesters by phytoplankton in the Chesapeake Bay. *Limnol Oceanogr*, 1977, **22**(6): 1012-1021.
- [15] Deborde J, Anschutz P, Chaillou G *et al.* The dynamics of phosphorus in turbid estuarine systems: Example of the Gironde estuary(France). *Limnol Oceanogr*, 2007, **52**(2): 862-872.
- [16] Smith VH, Responses of estuarine and coastal marine phytoplankton to nitrogen and phosphorus enrichment. *Limnol Oceanogr*, 2006, **51**(1, part 2): 377-384.
- [17] 王圣瑞, 赵海超, 金相灿等. 沉水植物黑藻对不同磷化合物的转化与吸收. *中国环境科学*, 2005, **25**(6): 682-686.
- [18] 李 英, 吕颂辉, 徐 宁等. 东海原甲藻对不同磷源的利用特征. *生态科学*, 2005, **24**(4): 314-317.
- [19] 许 海, 杨林章, 茅 华等. 铜绿微囊藻、斜生栅藻生长的磷营养动力学特征. *生态环境*, 2006, **15**(5): 921-924.
- [20] 杨柳燕, 王 勤, 史小丽等. 铜绿微囊藻磷代谢过程研究. *农业环境科学学报*, 2005, **24**(4): 686-689.
- [21] 谭 香, 沈 宏, 宋立荣. 三种水华蓝藻对不同磷浓度生理响应的比较研究. *水生生物学报*, 2007, **31**: 693-699.
- [22] Labry C, Delmas D, Herbland A. Phytoplankton and bacterial alkaline phosphatase activities in relation to phosphate and DOP availability within the Gironde plume waters (Bay of Biscay). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, (318): 213-225.
- [23] Dyhrman ST, Palenik B. Phosphate stress in cultures and field populations of the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* detected by a single-cell alkaline phosphatase assay. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, **65**: 3205-3212.
- [24] Reichardt W. Catalytic mobilization of phosphate in lake water and by Cyanophyta. *Hydrobiologia*, 1971, **38**: 377-394.
- [25] Dyhrman ST, Ruttenger KC. Presence and regulation of alkaline phosphatase activity in eukaryotic phytoplankton from the coastal ocean: Implications for dissolved organic phosphorus remineralization. *Limnol Oceanogr*, 2006, **51**(3): 1381-1390.
- [26] 秦 捷, 卿人韦, 兰利琼等. 缺磷威胁对沙角衣藻碱性磷酸酶的影响. *四川大学学报(自然科学版)*, 2001, **38**(6): 892-895.
- [27] 王 艳, 唐海溶. 不同形态的磷源对球形棕囊藻生长及碱性磷酸酶的影响. *生态科学*, 2006, **25**(1): 38-40.
- [28] Ramalingam N, Prasanna BG. Effects of Aluminum phosphate on alkaline phosphatase activity of polyurethane foam immobilized cyanobacteria. *Current Microbiology*, 2006, **53**: 194-197.