

纤细席藻对重金属镍胁迫的响应研究

陈兰洲¹ 汪静¹ 武艳芳² 柯檀¹ 梁亚楠² 刘思瑶¹

(1 武汉大学 资源与环境科学学院 湖北省环境修复技术研究中心 武汉 430072;

2 武汉文科生态环境有限公司 武汉 430000)

摘要 实验研究了纤细席藻 *Phormidium tenue* 对重金属镍胁迫的光合生理响应及外源抗氧化剂的保护作用, 结果发现: 在不同浓度 Ni^{2+} 短期处理纤细席藻时, 其荧光产量随处理时间先发生急剧下降, 随后有所回升; 荧光产量随着 Ni^{2+} 浓度的增加而明显降低, 在 100 mg/L Ni^{2+} 浓度下荧光曲线的 O、J、I、P 相完全消失, 光合活性 (F_v/F_m) 丧失. 经抗氧化剂抗坏血酸 (ASC) 和 N-乙酰半胱氨酸 (NAC) 分别预处理的纤细席藻荧光产量有一定程度恢复, 且 ASC 抗氧化作用相比 NAC 更加明显, 但其保护作用均随着时间增加而逐渐减弱. 在不同浓度的 Ni^{2+} 长期胁迫时, 1 d 内抑制作用显著, 叶绿素 a、光合活性及电子传递链光合参数 (ET_0/ABS 、 ET_0/TR_0 、 RC/CS_0) 下降显著, SOD 活性升高. 实验结果表明: 镍对纤细席藻的光合生理活性具有较强的抑制作用, 而外源抗氧化剂可以短期内有效缓解重金属镍胁迫造成的损伤, 因此在吸附去除重金属时可有效提高藻类的吸附效率和循环利用.

关键词 纤细席藻; 镍; 叶绿素荧光动态; 抗氧化系统

中图分类号 X172 文献标识码 A 文章编号 1672-4321(2017)04-0045-06

The Responses of *Phormidium tenue* on the Stress of Heavy Metal Nickel

Chen Lanzhou¹, Wang Jing¹, Wu Yanfang², Ke Tan¹, Liang Yanan², Liu Siyao¹

(1 School of Resource & Environmental Science, Hubei Research Center of Environment Remediation Technology, Wuhan University, Wuhan 430072, China; 2 Wuhan Wenke Ecological Environment Ltd., Wuhan 430000, China)

Abstract The effects of nickel on *Phormidium tenue*, including photosynthetic activity, antioxidant enzymes and carbohydrate metabolism were investigated. It was found that fluorescence intensity decreased rapidly in the first 10 min after Ni^{2+} was added into the system, and partly recovered to the normal. Ni^{2+} contents could inhibit the fluorescence production of *P. tenue* and aggravated as the increase of Ni^{2+} concentration, even O-I-P phases of chlorophyll a fluorescence transients disappeared absolutely as well as F_v/F_m with 100 mg/L Ni^{2+} . The two antioxidants, ASC and NAC, were able to relieve the stress of Ni^{2+} on *P. tenue*, and ASC was better at protecting capacity, while the anti-oxidation effects decreased as extension of treatment time. The chlorophyll a content, F_v/F_m and photosynthetic parameters (ET_0/ABS 、 ET_0/TR_0 、 RC/CS_0) decreased significantly after Ni^{2+} stressing for 24 h, meanwhile SOD activity oppositely increased to defend against stress of Ni^{2+} . The results indicated that Ni^{2+} had an inhibitory effect on photosynthesis of *P. tenue*, and antioxidants could relieve effectively the inhibition, which could increase the absorption efficiency and recycling utilization of algae as bio-adsorbents.

Keywords *Phormidium tenue*; Ni; chlorophyll a fluorescence transients; antioxygen system

镍是生物体的必需微量元素,可增加脲酶活性,调节氮代谢,刺激氮素和钾素积累,刺激植物生长. 缺 Ni^{2+} 时会造成小球藻生长受阻,细胞缺绿,生物量减少^[1]. 镍在自然界中以化合物的形式广泛存在. 随着采矿、冶炼、电镀等工业的发展,大量镍进入

到环境当中,引起水体、土壤及大气重金属污染. 重金属通过食物链发生生物富集,破坏生物体的正常生理代谢和功能甚至造成死亡. 通过各种途径进入水体的重金属首先会影响藻类生物,藻类对环境变化具有指示作用^[2]. 当镍离子浓度 ≤ 2 mg/L 小球

收稿日期 2017-09-12

作者简介 陈兰洲(1976-)男,教授,博士生导师,博士,研究方向:环境生物学, E-mail: chenlz@whu.edu.cn

基金项目 国家自然科学基金资助项目(31370421);湖北省技术创新专项(重大项目 2016ACA162)

藻和栅藻生长正常,而当镍浓度达到 10 mg/L 时,藻类生长几乎停止^[3].

纤细席藻是光合自养型丝状蓝藻,藻丝发达,胞外多糖丰富,藻多糖为负电荷的多聚大分子,含有羧基、羟基、巯基等多种功能团,为重金属提供了大量的吸附位点,因此可以用泌糖蓝藻来吸附污水中的重金属^[4]. 研究纤细席藻对重金属镍胁迫的响应机制,是研究纤细席藻吸附去除重金属作用机制的生理基础,能够进一步完善纤细席藻作为新型生物吸附剂在重金属环境治理上的应用.

1 材料与方法

1.1 实验材料

纤细席藻分离于宁夏沙坡头,经分离、纯化,保种于淡水培养物保藏中心(FACHB). 培养物于无菌操作台匀浆后接种到灭菌冷却至室温的 BG-11 培养基中,置于光照培养箱光强 50 $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 25 ± 1 $^\circ\text{C}$ 24 h 持续光照,通气培养至对数期.

1.2 实验方法

将培养至生长对数期的纤细席藻转移至已灭菌的 250 mL 锥形瓶中,加入 Ni^{2+} 储备液,使藻液中 Ni^{2+} 最终浓度为 0.5、10、20、50、100 mg/L. 在 10、30、60、120、240、480 min 测定纤细席藻的荧光参数. 同时在 0、24、48、72 h 时测定纤细席藻的叶绿素 a 含量、MDA 含量、SOD 活性以及荧光参数.

将培养至生长对数期的纤细席藻转移至已灭菌的 250 mL 锥形瓶中,分别加入 ASC 和 NAC 两种抗氧化剂使其终浓度为 0.5 mol/L,预处理 2 h 后加入 Ni^{2+} 储备液,终浓度为 50 mg/L,在 10、30、60、120、240、480 min 测定纤细席藻的荧光参数.

1.2.1 荧光参数测定

取经不同浓度 Ni^{2+} 处理后的纤细席藻藻液 2 mL,置于暗盒中暗适应 15 min 后采用便携式植物效率分析仪(PEA, HansatechR, UK)于室温下测定,激发光强为最大光强的 50% (约 1500 $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),记录时间为 5 s. 经处理后可获得叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-II-P)及其他荧光参数^[5].

1.2.2 叶绿素 a 含量测定

取 5 mL 藻液,冷冻离心机离心(8000 r/min, 10 min),弃上清液,收集藻体,加入 5 mL 95% 乙醇,置 4 $^\circ\text{C}$ 冰箱抽提浸取 24 h,中间摇荡 2~3 次以使叶绿素 a 充分溶出. 离心(8000 r/min, 10 min)取上清液,分光光度计测定吸光度值 D_{665} 和 D_{649} ,经计算得叶绿素 a 含量^[6].

1.2.3 丙二醛(MDA)含量测定

丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸法:取新鲜藻液 5 mL,离心后倒去上清液,收集藻体,加入 2 mL 10% 三氯乙酸(TCA),2 mL 0.6% 硫代巴比妥酸(TBA)(用碱溶液助溶,10% TCA 定容),混合均匀,100 $^\circ\text{C}$ 水浴 20 min,冷却至室温后离心(8000 r/min, 10 min),取上清液用紫外可见分光光度计分别测定其在 450、532 和 600 nm 处的吸光度,计算 MDA 含量^[7].

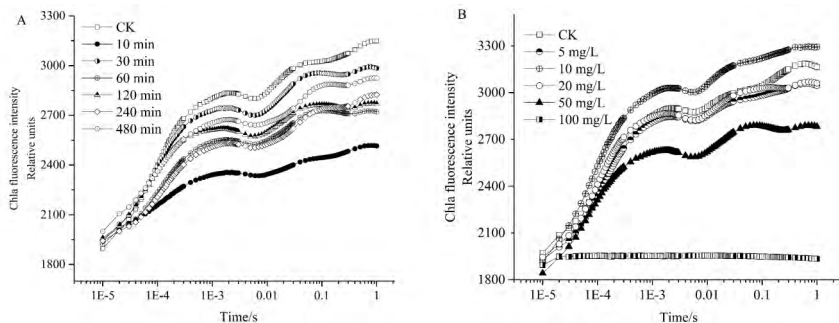
1.2.4 SOD 酶活性测定

SOD 酶活性采用氮蓝四唑法:取新鲜藻液 5 mL,离心(8000 r/min, 10 min),收集藻体分别用磷酸缓冲液(0.1 mol/L, pH 7.8)洗涤藻细胞 3 次,加入 5 mL 磷酸缓冲液(0.1 mol/L, pH 7.8),冰浴超声破碎,低温离心,上清液即为粗酶提取液. 加入粗酶液 1.0 mL,分别加入 3.1 mL 磷酸缓冲液(50 mmol/L, 含 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ EDTA Na_2),0.3 mL 甲硫氨酸溶液(220 mmol/L),0.3 mL 氯化硝基四氮唑蓝溶液(1.25 mmol/L),0.3 mL 核黄素溶液(33 $\mu\text{mol}/\text{L}$). 混匀后,将一只对照管置于暗处,另取两支对照管和待测样品置于 4000 Lux 日光灯下反应 20 min,反应结束后用黑布罩遮盖试管终止反应,具体计算方法见文献[8].

2 结果与讨论

2.1 Ni^{2+} 短期胁迫对纤细席藻叶绿素荧光动力学曲线的影响

经过 Ni^{2+} 处理后,纤细席藻的叶绿素荧光强度和荧光各相均发生了明显的变化(图 1). 当体系中 Ni^{2+} 浓度为 50 mg/L 时,随着胁迫时间的增加,纤细席藻的荧光动力学曲线呈现出荧光强度及 J、I、P 各相先下降后有所恢复的趋势,在处理 10 min 时下降到最低,随后荧光动力学曲线出现一定程度的恢复. 在 480 min 时荧光强度较空白对照组降低,曲线形状良好, J、I、P 各相均明显存在,表明电子传递链受阻并未中断. 由图 1B 可以看出,当不同浓度的 Ni^{2+} 处理 2 h 后纤细席藻的叶绿素荧光诱导动力学曲线出现不同程度的变化. 5 mg/L Ni^{2+} 与 20 mg/L 处理下相对空白对照组的荧光强度几乎没有变化, P 相稍有下降; 10 mg/L 时,其荧光可变强度和各相均出现上升; 20 mg/L 以上处理时,纤细席藻的荧光可变强度出现明显下降, J、I、P 相均下降甚至完全消失,完全失去光合活性,电子传递链受阻严重而中断.



(A) 50 mg/L Ni²⁺ 胁迫纤细席藻; (B) 不同浓度 Ni²⁺ 处理纤细席藻 2 h

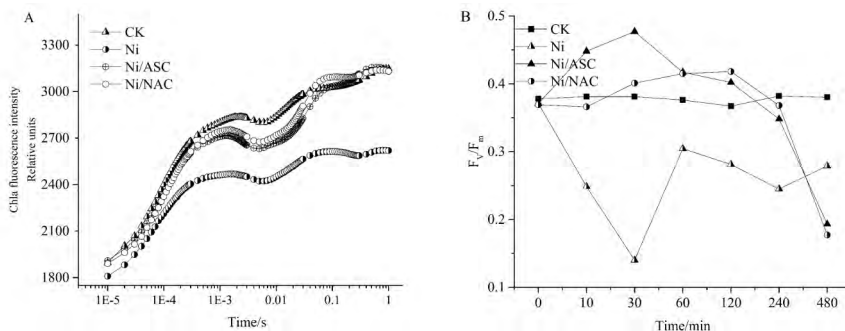
图 1 Ni²⁺ 对纤细席藻叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

Fig. 1 Effect of Ni²⁺ stress on the chlorophyll a fluorescence transients of *Phormidium tenue*

2.2 Ni²⁺ 短期胁迫下抗氧化剂对纤细席藻叶绿素荧光动力学曲线及光合活性(F_v/F_m)的影响

由图 2 可以看出,两种抗氧化剂预处理过的纤细席藻相对未处理过的,叶绿素荧光诱导动力学曲线可变强度增大,J、I 及 P 相荧光值均升高,但仍然低于空白对照组,表明 Ni²⁺ 破坏了 Q_A→Q_B 传递过程,但抗氧化剂能够在一定程度上减轻重金属对纤细席藻的胁迫影响,使电子传递不中断,光合系统 PS II 能

够正常进行光量子传递. F_v/F_m 代表的是 PS II 的最大光化学量子产量,它的高低直接反映了 PS II 反应中心的光能转换效率,也称为最大 PS II 的光能转换效率. 图 2B 显示抗氧化剂预处理组的 F_v/F_m 值明显高于未处理组,甚至略高于空白对照组,而在 240 min 后发生明显下降,这可能是因为抗氧化剂的保护作用具有一定的时效性,随着时间的延长可能发生代谢分解.



(A) 叶绿素荧光诱导动力学曲线; (B) F_v/F_m

图 2 两种抗氧化剂对 50 mg/L Ni²⁺ 处理下纤细席藻叶绿素荧光诱导动力学曲线及 F_v/F_m 的影响

Fig. 2 Effects of two antioxidants treatment on the chlorophyll a fluorescence transients and F_v/F_m of *Phormidium tenue* stressed by 50 mg/L Ni²⁺

ET₀/ABS 代表反应中心吸收光能用于电子传递的量子产额,在 Ni²⁺ 胁迫下纤细席藻用于电子传递的量子减少,抗氧化剂预处理过的纤细席藻即便受到相同浓度 Ni²⁺ 的胁迫,其用于电子传递的量子增加明显,甚至高于空白对照组(表 1). 50 mg/L Ni²⁺ 胁迫下纤细席藻 ET₀/TR₀ 活性反应中心开放程

度降低,而抗氧化剂预处理过的藻细胞活性反应中心开放有明显恢复. 抗氧化剂预处理过的纤细席藻 RC/CS₀(单位面积内反应中心数量)较未处理过的增加 18% 左右,对比空白对照组却有所减少. 因此 ASC 和 NAC 均对纤细席藻的光合系统发挥了保护作用,缓解了逆境胁迫下藻细胞的氧化损伤.

表 1 抗氧化剂对 Ni²⁺ 短期胁迫纤细席藻光合性能指数的影响

Tab. 1 Effects of Ni²⁺ on the photosynthetic parameters of *Phormidium tenue*

处理组	ET ₀ /ABS	ET ₀ /TR ₀	RC/CS ₀
CK	0.099 ± 0.001a	0.284 ± 0.004c	222.60 ± 0.003a
Ni	0.058 ± 0.005a	0.204 ± 0.004b	168.01 ± 0.007b
Ni/ASC	0.161 ± 0.004d	0.400 ± 0.003ab	198.41 ± 0.005b
Ni/NAC	0.138 ± 0.007e	0.319 ± 0.001b	206.30 ± 0.002d

注: a、b、c、d、e 表示使用单因素方差分析中在 p < 0.05 的置信区间内数据之间的差异显著性

2.3 Ni²⁺ 长期对胁迫纤细席藻后叶绿素荧光动力学曲线及 F_v/F_m 的变化

随胁迫时间的增加, Ni²⁺ 对纤细席藻光合效应的影响显著(图3)。5 mg/L Ni²⁺ 处理1 d后, 纤细席藻的荧光强度降低不明显, J、P 相发生下降。5 mg/L 及以上浓度处理时, 可变强度逐渐降低, O、J、I、P 各相下降。100 mg/L Ni²⁺ 处理纤细席藻1 d时, 叶绿素荧光诱导动力学曲线强度降到最低点, 各相完全消失, 表明积累的 QA⁻ 完全被氧化, 反应中心无法再接受光量子而失活。随着时间的增加, 各浓

度处理组下 Q_A→Q_B 电子传递链受损程度加剧。在3 d时, 高浓度(>50 mg/L) 处理组的荧光强度明显下降, 各相强度显著降低甚至消失。图3D显示的是 Ni²⁺ 长期胁迫下纤细席藻最大光化学效率(F_v/F_m) 的变化。随着时间的延长和浓度的增加, F_v/F_m 显著降低。在1 d时, 各处理组的 F_v/F_m 明显低于空白对照组(p<0.05), 在3 d后 F_v/F_m 极显著降低(p<0.01)。100 mg/L 处理组在1 d时 F_v/F_m 已下降到最低, 光合系统失活。

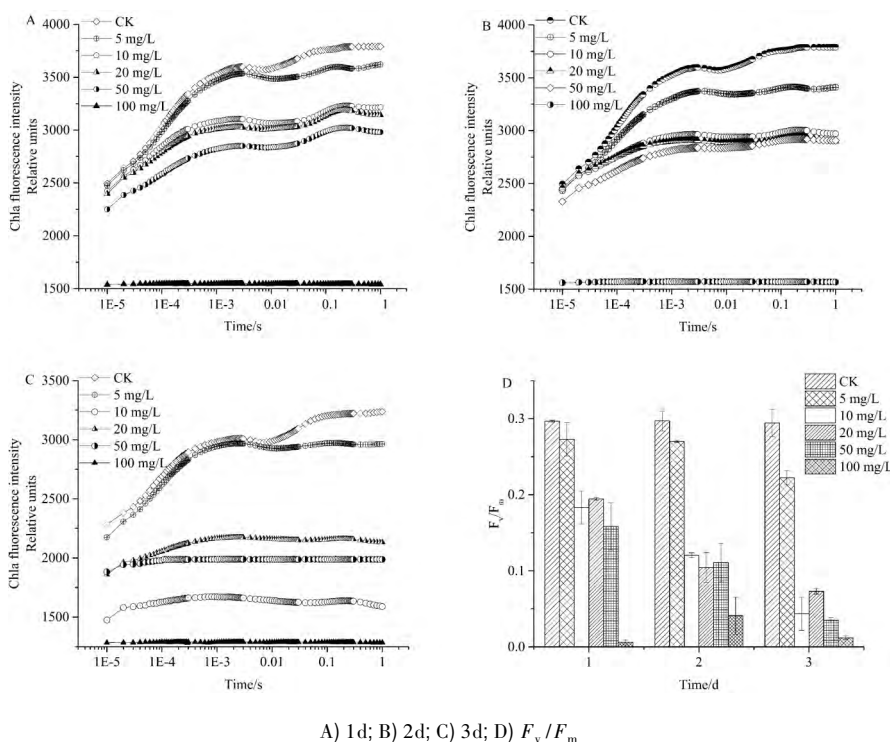


图3 Ni²⁺ 长期胁迫下纤细席藻叶绿素荧光诱导动力学曲线及 F_v/F_m 的变化

Fig. 3 Effects of Ni²⁺ stress on the chlorophyll a fluorescence transients and F_v/F_m of *Phormidium tenue*

外源加入不同浓度的 Ni²⁺ 处理3 d后, 纤细席藻的 PS II 反应中心电子传递链受阻, 反应活性降低(表2)。随着重金属浓度的增加及处理时间的延长, 反应中心吸收光能用于电子传递的量子逐渐减

少, 具活性反应中心的开放程度和单位面积内反应中心的数量均持续降低, 100 mg/L 处理组的反应中心完全关闭, 纤细席藻完全丧失光合活性。

表2 不同浓度 Ni²⁺ 胁迫下纤细席藻光合性能指数的变化

Tab.2 Effects of Ni²⁺ on photosynthetic parameters of *Phormidium tenue*

参数	时间/d	CK	5 mg/L	10 mg/L	20 mg/L	50 mg/L	100 mg/L
ET ₀ /TR ₀	1	0.683 ± 0.009a	0.637 ± 0.012a	0.634 ± 0.008b	0.662 ± 0.007b	0.691 ± 0.006bc	0.344 ± 0.002a
	2	0.624 ± 0.009a	0.648 ± 0.009a	0.574 ± 0.004b	0.604 ± 0.009b	0.728 ± 0.006b	0.379 ± 0.003d
	3	0.617 ± 0.011ab	0.636 ± 0.010c	0.578 ± 0.003b	0.586 ± 0.011ab	0.661 ± 0.005a	0.250 ± 0.002d
RC/CS ₀	1	93 ± 3a	93 ± 1b	66 ± 1c	72 ± 1ab	60 ± 2b	1 ± 0a
	2	84 ± 1a	95 ± 1a	42 ± 1ab	44 ± 1ac	29 ± 1b	7 ± 0a
	3	84 ± 1a	76 ± 2a	20 ± 0cd	26 ± 2b	20 ± 0b	0 ± 0a
ET ₀ /ABS	1	0.203 ± 0.001d	0.174 ± 0.003b	0.116 ± 0.002cd	0.113 ± 0.001a	0.110 ± 0.002c	0.002 ± 0.000d
	2	0.208 ± 0.001d	0.190 ± 0.001b	0.064 ± 0.001d	0.063 ± 0.001a	0.066 ± 0.001c	0.051 ± 0.001d
	3	0.182 ± 0.001a	0.146 ± 0.001bc	0.028 ± 0.001d	0.043 ± 0.001a	0.032 ± 0.001c	0.003 ± 0.000c

注: a、b、c、d、e 表示使用单因素方差分析中在 p < 0.05 的置信区间内数据之间的差异显著性

2.3 Ni²⁺ 长期胁迫下纤细席藻叶绿素 a、SOD、MDA 含量的变化

在加入 Ni²⁺ 后, 随处理时间的延长和 Ni²⁺ 浓度的增加, 纤细席藻的叶绿素 a 含量逐渐降低(图 4A)。5 mg/L Ni²⁺ 处理 3 d 后, 纤细席藻的叶绿素 a 含量相对对照组并未发生显著下降。10~100 mg/L 处理组的叶绿素 a 在 1 d 后即发生明显下降, 3 d 后相对同期对照组下降 10.67%、20.07%、25.28%、50.74%。

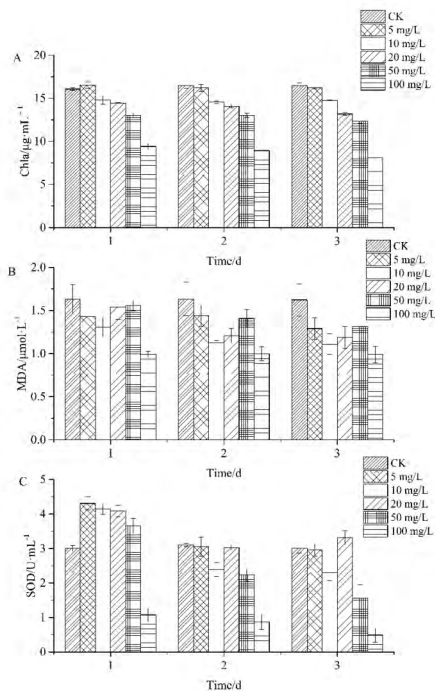
图 4B 显示了 Ni²⁺ 长期胁迫下纤细席藻 MDA 含量的变化。在加入 Ni²⁺ 后, 随着时间的增加, 藻体 MDA 含量总体呈现下降的趋势, 随着 Ni²⁺ 浓度的升高, 其 MDA 含量出现相比同期对照组先上升再下降的趋势, 但总体并未增加。5、10、20、50 mg/L 处理组在 1 d 时相对同期对照组 MDA 含量降低 12.47%、19.88%、5.62%、4.49%, 而最高浓度 100 mg/L 处理下纤细席藻 MDA 含量低于对照组 39.07%, 此后 3 d 均无明显变化, 藻细胞已经失去活性。

由图 4C 可以看出, 随着处理时间的延长和 Ni²⁺ 浓度的增加, 纤细席藻 SOD 活性呈现出逐渐下降的趋势。在处理 1 d 后, 低浓度 (<100 mg/L) 处理组的 SOD 活性相对对照组分别上升了 43.32%、37.78%、35.80%、21.53%, 而 100 mg/L 处理组的 SOD 活性在 1、2、3 d 胁迫下均低于同期对照组 60% 以上, 细胞损伤加剧。在经过 2 d 和 3 d 处理后, SOD 酶活性降低, 但基本保持不变, 这可能跟机体的适应性有关。

3 讨论

藻类在遭受环境胁迫时, 其光合作用首先受到影响。光合电子传递是在 PS I 和 PS II 两个光化学系统串联进行, 当光能被光合色素吸收后传递至 PS II 系统反应中心, 激发叶绿素 P680, 引起电荷分离, 产生的电子将质醌 (PQ) 还原后, 又传递至细胞色素 b6f 复合体, 再由电子载体质蓝素 (PC) 转移至 PS I, 这种电子传递过程中产生的光合膜两侧的质子浓度差推动合成 ATP 和 NADPH^[9]。而叶绿素荧光 (O-J-I-P test) 能够直观反映植物光合作用的情况, 因此常用来研究和探测环境胁迫对植物光合作用生理的影响^[10]。

Ni²⁺ 胁迫下, 纤细席藻的 OJIP 曲线形状改变, 荧光产量下降, J、P 相降低, 当 Ni²⁺ 达到 100 mg/L



A) 叶绿素 a; B) MDA; C) SOD

图 4 Ni²⁺ 长期胁迫下纤细席藻叶绿素 a、MDA、SOD 含量的变化

Fig. 4 Effects of Ni²⁺ stress on the cellular chlorophyll a, MDA and SOD content of *Phormidium tenue*

时, J、I、P 相完全消失, 纤细席藻完全丧失光合活性。而外源添加细胞保护剂 ASC 和 NAC 能够一定程度地缓解环境胁迫对植物造成的损伤。NAC 是维持细胞正常生理代谢的含巯基化合物, 能够在 DNA 损伤、UV 辐射损伤、重金属胁迫等方面发挥保护作用, 其解毒机制可能表现在直接清除 ROS、补充减少的 GSH 两方面^[11]。实验表明在外源 ASC 和 NAC 预处理纤细席藻后, 相比未经预处理的处理组, 叶绿素荧光诱导曲线荧光产量和各 J、I、P 相下降不明显, 曲线形状良好, ASC 和 NAC 均对 Ni²⁺ 胁迫下的纤细席藻的电子传递链产生缓解损伤作用, 反应中心活性甚至有所上升。Ni²⁺ 胁迫纤细席藻时, 叶绿素 a 含量随着 Ni²⁺ 浓度和时间的增加而呈现下降趋势, 其他研究也表明高浓度 Ni²⁺ 抑制叶绿素的合成^[5, 12], 影响光合作用。

重金属胁迫不仅引起光合作用的变化, 还会导致自由基积累造成细胞氧化损伤。MDA 是膜脂过氧化的产物之一, 反映了细胞氧化损伤的程度。SOD 是清除活性氧的第一道防线, 是抗氧化系统重要的保护酶之一。Ni²⁺ 胁迫纤细席藻时, 所有处理组的 MDA 含量均低于空白组, 并随着处理时间的延长而逐渐降低, 同时, SOD 活性在低浓度处理 1 d

后大幅上升,最高高于空白组 43.32%,随着处理时间的延长呈现下降趋势,表现了在低浓度 Ni^{2+} 胁迫下纤细席藻的抗氧化酶活性升高,清除了自由基,因而 MDA 含量下降,而高浓度 Ni^{2+} 胁迫纤细席藻在第 1 d 处理后已经失去细胞活性. Tian 等^[13] 研究发现杜氏盐藻随着在 UV-B 辐射胁迫时间延长,其 SOD、CAT 和 POD 活性均发生先升高后降低的现象.

参 考 文 献

- [1] 刘国栋. 植物营养元素-Ni [J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(1): 103-108.
- [2] 裴国凤, 胡江, 王青, 等. 东湖围隔与主体湖区浮游植物群落结构的比较研究 [J]. 中南民族大学学报(自然科学版), 2016, 35(3): 21-25.
- [3] 金 璘. 锰、镍、铬对藻类生长影响的初步研究 [J]. 苏州科技学院学报, 1991, 8(2): 37-42.
- [4] 谢作明, 陈兰洲, 李敦海, 等. 土壤丝状蓝藻在荒漠治理中的作用研究 [J]. 水生生物学报, 2007, 31(6): 886-890.
- [5] 吴赛君, 周香君, 赵 剑, 等. 镍和砷对铜绿微囊藻光合效应的影响 [J]. 环境科学与技术, 2015, 38(10): 27-31.
- [6] 李合生, 孙 群, 赵世杰, 等. 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.
- [7] Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, et al. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat [J]. Plant Cell Environ, 2001, 24(12): 1337-1344.
- [8] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases: occurrence in higher plants [J]. Plant Physiol, 1977, 59(2): 309-314.
- [9] 高坤山. 藻类固碳-理论、进展、方法 [M]. 北京: 科学出版社, 2014: 18-21.
- [10] Chen L, Xie M, Bi Y, et al. The combined effects of UV-B radiation and herbicides on photosynthesis, antioxidant enzymes and DNA damage in two bloom-forming cyanobacteria [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2012, 80: 224-230.
- [11] Hur J M, Hyun M S, Lim S Y, et al. The combination of berberine and irradiation enhances anti-cancer effects via activation of p38 MAPK pathway and ROS generation in human hepatoma cells [J]. J Cell Biochem, 2009, 107(5): 955-964.
- [12] 鲁 艳, 李新荣, 何明珠, 等. 重金属对盐生草光合生理生长特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(2): 370-376.
- [13] Tian J Y, Yu J. Changes in ultrastructure and responses of antioxidant systems of algae (*Dunaliella salina*) during acclimation to enhanced ultraviolet-B radiation [J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2009, 97(3): 152-160.