

## 聚球藻对酚酸类化感物质的生长和生理响应

刘吉祥<sup>1a,1b</sup>, 刘芳宇<sup>2</sup>, 孙林鹤<sup>1a,1b</sup>, 崔 键<sup>1a,1b</sup>, 徐迎春<sup>2</sup>, 常雅军<sup>1a,1b,①</sup>, 姚东瑞<sup>1a,1b,①</sup>

[1. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园): a. 江苏省水生植物资源与水环境修复工程研究中心,  
b. 江苏省植物资源研究与利用重点实验室, 江苏 南京 210014; 2. 南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095]

**摘要:** 通过测定和比较聚球藻(*Synechococcus* sp. PCC7942)的细胞密度、细胞形态、叶绿素 *a* 含量、部分叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性,研究苯甲酸、水杨酸和阿魏酸对聚球藻的生长抑制效应及机制。结果显示:与对照(不添加酚酸类化感物质)相比,苯甲酸和阿魏酸对聚球藻的生长、叶绿素 *a* 含量和初始荧光( $F_0$ )呈低促高抑的效应;水杨酸对聚球藻的生长、叶绿素 *a* 含量和  $F_0$  值呈抑制效应,且抑制效果总体上随其浓度的升高而增强;3种酚酸类化感物质对聚球藻的PS II最大光化学效率( $F_v/F_m$ )呈抑制效应,且  $F_v/F_m$  值随着三者浓度的升高而降低。40 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸、35 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸和 60 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理 9 d,聚球藻生长的抑制率分别高达 86.80%、85.39%和 79.35%。3种酚酸类化感物质的高浓度处理造成聚球藻细胞膜破裂,内容物大量外泄,出现聚团和板结现象。随着苯甲酸浓度的升高,聚球藻的超氧化物歧化酶(SOD)活性逐渐降低,过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性逐渐升高;SOD、POD和CAT活性随着水杨酸浓度的升高而降低,随着阿魏酸浓度的升高而升高。总体上看,3种酚酸类化感物质对聚球藻的生长抑制效应由高至低依次为水杨酸、苯甲酸、阿魏酸。酚酸类化感物质不仅通过阻碍聚球藻叶绿素 *a* 合成和抑制PS II活性来抑制细胞生长,而且通过减少细胞分裂、破坏细胞膜、增加胞外絮状分泌物和影响抗氧化酶活性等途径抑制细胞繁殖或导致细胞死亡。

**关键词:** 酚酸类化感物质;聚球藻;生长抑制;叶绿素荧光参数;抗氧化酶活性

中图分类号: Q946.82<sup>+</sup>7; Q949.22 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2021)05-0010-12

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.05.02

**Growth and physiological responses of synechococcus (*Synechococcus* sp. PCC7942) to phenolic acid allelochemicals** LIU Jixiang<sup>1a,1b</sup>, LIU Fangyu<sup>2</sup>, SUN Linhe<sup>1a,1b</sup>, CUI Jian<sup>1a,1b</sup>, XU Yingchun<sup>2</sup>, CHANG Yajun<sup>1a,1b,①</sup>, YAO Dongrui<sup>1a,1b,①</sup> (1. Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences; a. Jiangsu Engineering Research Center of Aquatic Plant Resources and Water Environment Remediation, b. Jiangsu Key Laboratory for the Research and Utilization of Plant Resources, Nanjing 210014, China; 2. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(5): 10-21

**Abstract:** Inhibitory effects and mechanisms of benzoic acid, salicylic acid, and ferulic acid on growth of synechococcus (*Synechococcus* sp. PCC7942) were investigated by measuring and comparing cell density, cell morphology, chlorophyll *a* content, some chlorophyll fluorescence parameters, and antioxidant enzyme activities of *Synechococcus* sp. PCC7942. The results show that compared with the control (not adding phenolic acid allelochemicals), low and high concentrations of benzoic acid and ferulic acid have promoting and inhibitory effects on the growth, chlorophyll *a* content, and initial fluorescence ( $F_0$ ) of *Synechococcus* sp. PCC7942 respectively; salicylic acid has inhibitory effects on the growth, chlorophyll *a* content, and  $F_0$  value of *Synechococcus* sp. PCC7942, and the inhibitory effects are

收稿日期: 2021-04-13

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31700437);江苏省六大大人才高峰高层次创新人才团队项目(TD-JNHB-008);江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(19)3097]

作者简介: 刘吉祥(1997—),男,湖南常德人,硕士研究生,主要从事污染水体的生物修复及机制方面的研究。

①通信作者 E-mail: changyj@cnbg.net; shuishengzu@126.com

引用格式: 刘吉祥, 刘芳宇, 孙林鹤, 等. 聚球藻对酚酸类化感物质的生长和生理响应[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(5): 10-21.

elevated with the increase of its concentration in general; 3 phenolic acid allelochemicals have inhibitory effects on the maximum photochemical efficiency of PS II ( $F_v/F_m$ ) of *Synechococcus* sp. PCC7942, and the  $F_v/F_m$  values decrease with the increase of their concentrations. After treated with  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  benzoic acid,  $35 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  salicylic acid, and  $60 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ferulic acid for 9 d, the inhibition rates of growth of *Synechococcus* sp. PCC7942 reach 86.80%, 85.39%, and 79.35%, respectively. Treatments with high concentrations of 3 phenolic acid allelochemicals cause membranolysis and massive leakage of content of *Synechococcus* sp. PCC7942, lead to agglomeration and compaction. With the increase of benzoic acid concentration, superoxide dismutase (SOD) activity in *Synechococcus* sp. PCC7942 gradually decreases, and peroxidase (POD) and catalase (CAT) activities increase gradually; SOD, POD, and CAT activities decrease with the increase of salicylic acid concentration and increase with the increase of ferulic acid concentration. On the whole, the inhibitory effects of 3 phenolic acid allelochemicals on growth of *Synechococcus* sp. PCC7942 from high to low are salicylic acid, benzoic acid, ferulic acid. Phenolic acid allelochemicals not only inhibit the cell growth of *Synechococcus* sp. PCC7942 via interfering synthesis of chlorophyll *a* and inhibiting activity of PS II, but also inhibit cell reproduction or cause their death via reducing cell division, damaging cell membrane, increasing extracellular flocculent secretion, and affecting antioxidant enzyme activities, etc.

**Key words:** phenolic acid allelochemical; *synechococcus* (*Synechococcus* sp. PCC7942); growth inhibition; chlorophyll fluorescence parameter; antioxidant enzyme activity

化感物质是次生代谢产物,分子量较小,结构相对简单,在自然环境中易降解,生态安全性较好<sup>[1]</sup>。植物化感物质对藻类具有生长抑制效应<sup>[2]</sup>,植物化感抑藻技术是生态安全、环境友好的控藻技术<sup>[3-5]</sup>。近年来,化感作用是农业、环境科学和生态领域的研究热点之一<sup>[6]</sup>。目前已发现植物化感物质 20 余种,其中酚酸类化感物质的化感作用较强<sup>[7-8]</sup>。穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* Linn.)中的儿茶酚、五倍子酸、鞣花酸和邻苯三酚等可同时抑制铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa* Kützing)和斜生栅藻[*Scenedesmus obliquus* (Turpin) Kützing]生长<sup>[9-11]</sup>;苦草(*Vallisneria spiralis* Linn.)中的苯甲酸、阿魏酸和咖啡酸等可显著抑制铜绿微囊藻生长<sup>[2,12-13]</sup>;  $0.6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  羟基苯甲酸和  $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸可显著抑制水华鱼腥藻[*Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) de Breb.]和蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa* Chick)生长<sup>[14]</sup>;水杨酸对铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的混合体系有生长抑制效应,半致死浓度为  $64.90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ <sup>[15]</sup>;  $0.6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸对水华鱼腥藻的生长抑制效应最佳<sup>[16]</sup>。

酚酸类化感物质对蓝藻的生长抑制作用及蓝藻的生理生化响应与酚酸类化感物质和蓝藻的种类相关。酚酸类化感物质对蓝藻的化感抑制机制主要包括:1)对蓝藻细胞膜的影响与破坏,如对羟基苯甲酸会造成铜绿微囊藻细胞膜的破裂和溶解<sup>[17]</sup>;2)对蓝藻细胞光系统的影响与损坏,如邻苯二酚会对铜绿微

囊藻的 PS II 活性造成持续的、不可恢复的破坏<sup>[18]</sup>;3)影响蓝藻细胞抗氧化酶活性,如在酚酸类化感物质胁迫下,藻类的抗氧化酶活性随活性氧浓度的增加呈现先升高后降低的趋势<sup>[14,19]</sup>;4)调控蓝藻生长发育相关基因的表达<sup>[20]</sup>。聚球藻作为海洋和淡水蓝藻中最主要的代表性类群之一<sup>[21]</sup>,其结构简单,遗传多样性和生态型丰富,是微型生物生态学研究的模式种,且聚球藻基因组信息公布较早,具有成熟的遗传转化体系,在生理生化和分子生物学方面的背景信息较为清楚,是蓝藻模式种中的优势种<sup>[22-23]</sup>,可作为化感物质抑藻分子机制研究的良好材料。

本研究选取常见的酚酸类化感物质苯甲酸、水杨酸和阿魏酸为抑制剂,研究这 3 种酚酸类化感物质对聚球藻的抑制效应,分析聚球藻在细胞形态、光系统及抗氧化酶活性等方面的响应机制,以期明确酚酸类化感物质抑制聚球藻生长的生理生化机制,为酚酸类化感物质抑藻的分子机制研究提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

聚球藻 *Synechococcus* sp. PCC7942 购自中国科学院淡水藻种库,编号为 FACHB-805。供试藻种采用 pH (7.0±0.1) 的 BG-11 培养基<sup>[21]</sup>培养,培养条件为温度 (25±1) °C、光照度 4 000 lx、光照时间 12 h · d<sup>-1</sup>;每天摇动培养瓶 1~2 次,每 7~10 d 转接 1 次。

苯甲酸、水杨酸和阿魏酸均为分析纯,购自阿拉丁试剂(上海)有限公司。

## 1.2 方法

1.2.1 实验设计 将苯甲酸、水杨酸和阿魏酸分别用 BG-11 培养基配置成  $500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  母液,于  $121 \text{ }^\circ\text{C}$  高压灭菌 30 min,现配现用。取处于对数生长期的聚球藻藻液 10 mL,分别加入上述 3 种化感物质的母液至 500 mL,聚球藻细胞浓度为  $1 \times 10^4 \sim 1 \times 10^5 \text{ mL}^{-1}$ ,苯甲酸和水杨酸的浓度分别为 25、30、35 和  $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ,阿魏酸的浓度分别为 30、40、50 和  $60 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。对照为 500 mL 不添加酚酸类化感物质的 BG-11 培养基。每组 3 个重复,置于光照培养箱,培养条件同“1.1”,培养周期 9 d,定时测定相关指标。

### 1.2.2 指标测定

1.2.2.1 细胞密度测定 每天 9:00 将聚球藻培养液摇匀后,各处理取 5 mL,使用 UV-1600 紫外分光光度计(上海美谱达仪器有限公司)于波长 680 nm 处测定其吸光值(A),即为细胞密度,以 BG-11 培养基作空白对照。

1.2.2.2 细胞形态观测 实验结束当天(处理 9 d),各取一定量的聚球藻培养液于室温、 $4\ 000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$  离心 10 min,去除上清液,收集浓缩藻细胞,然后加入磷酸缓冲液(pH 7.0)配置的体积分数 2.5% 戊二醛溶液固定藻细胞<sup>[24]</sup>,置于  $4 \text{ }^\circ\text{C}$  冰箱,每 7 d 更换 1 次固定液。采用 K850 临界点干燥仪(英国 Quorum 公司)干燥后,在 Quanta 200 环境扫描电子显微镜(美国 FEI 公司)下观测聚球藻的细胞形态。

1.2.2.3 叶绿素 a 含量测定 分别于处理 0、3、6 和 9 d 取各处理摇匀的聚球藻培养液 10 mL,于室温、 $4\ 000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$  离心 10 min,去除上清液,沉淀用液氮速冻后研磨破碎,加入等体积无水乙醇<sup>[25]</sup>,混合均匀,静置至叶绿素萃取充分,然后于室温、 $4\ 000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$  离心 10 min。使用分光光度计分别于波长 665 和 649 nm 处测定上清液的吸光值,以无水乙醇为空白对照,根据公式“叶绿素 a 含量 =  $13.90A_{665} - 5.76A_{649}$ ”计算叶绿素 a 含量。

1.2.2.4 部分叶绿素荧光参数测定 分别于处理 0、3、6 和 9 d 取各处理摇匀的聚球藻培养液 20 mL,暗适应 20 min 后,利用 FluorPen 手持式叶绿素荧光仪(北京易科泰生态技术有限公司)测定聚球藻初始荧光( $F_0$ )和 PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )。

1.2.2.5 抗氧化酶活性测定 参照文献[26],于实

验结束当天(处理 9 d),取数份 50 mL 聚球藻培养液,于室温、 $4\ 000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$  离心 10 min,去除上清液,收集沉淀。用 1 mL  $0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  磷酸缓冲液(pH 7.0)在冰浴中研磨为匀浆,使用 D3024R 高速冷冻离心机(美国 Scilogex 公司)于  $4 \text{ }^\circ\text{C}$ 、 $4\ 000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$  离心 10 min,获得聚球藻粗酶提取液。聚球藻的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性分别按照 SOD 试剂盒 A001-1-2、POD 试剂盒 A084-3-1 和 CAT 可见光试剂盒 A007-1-1(南京建成生物工程研究所)的方法测定。

### 1.3 数据统计分析

采用 WPS Office 2019 软件和 Origin 2018 软件进行数据处理和图表绘制,采用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析及显著性分析( $P < 0.05$ )。

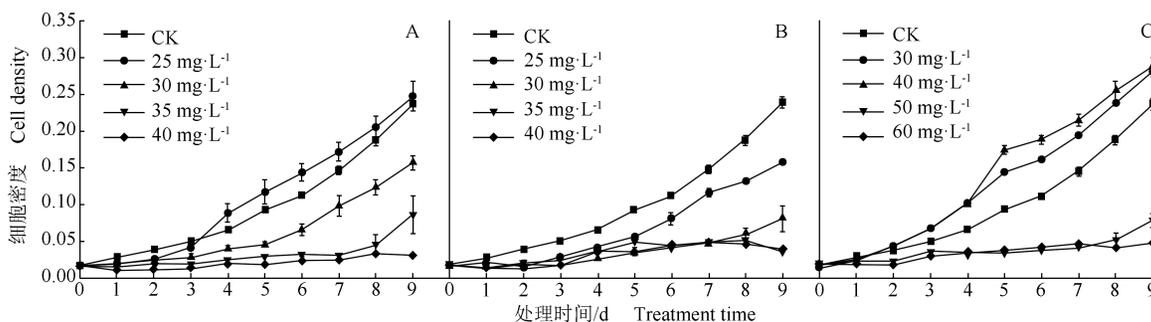
聚球藻生长抑制率(IR)计算公式为  $IR = (1 - N/N_0) \times 100\%$ 。式中,N 为处理组聚球藻细胞密度(以  $A_{680}$  表示), $N_0$  为同一处理时间对照组的聚球藻细胞密度<sup>[27]</sup>。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同浓度酚酸类化感物质处理下聚球藻的生长及细胞形态响应

2.1.1 对生长的影响 不同浓度酚酸类化感物质处理下聚球藻的生长响应见图 1,对聚球藻生长的抑制率见表 1。结果显示:与对照(不添加酚酸类化感物质)相比,随着处理时间的延长,25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸对聚球藻的生长呈现先抑制后促进效应;30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸对聚球藻的生长呈现明显的抑制效应,处理 9 d,抑制率为 33.99%;35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理 8 d,聚球藻的生长基本处于被阻止状态,而处理 9 d,35  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理组的聚球藻出现生长恢复现象,40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理组的聚球藻细胞出现衰亡现象。

与对照相比,25~40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸对聚球藻的生长呈现明显抑制效应,其中,30~40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸对聚球藻的生长抑制效应加剧,处理 8 d,抑制率在 70%左右,处理 9 d,30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理组的聚球藻出现生长恢复现象,而 35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理组的聚球藻细胞出现衰亡现象。说明水杨酸对聚球藻的抑制效应随其浓度升高而增强,处理 9 d,25、30、35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸对聚球藻生长的抑制率



CK: 对照(不添加酚酸类化感物质)The control (not adding phenolic acid allelochemicals).

A: 苯甲酸 Benzoic acid; B: 水杨酸 Salicylic acid; C: 阿魏酸 Ferulic acid.

图 1 不同浓度酚酸类化感物质处理下聚球藻的生长响应

Fig. 1 Growth response of synechococcus (*Synechococcus* sp. PCC7942) under different concentrations of phenolic acid allelochemical treatments

表 1 不同浓度酚酸类化感物质处理下聚球藻生长的抑制率 ( $\bar{X} \pm SE$ )

Table 1 Inhibition rates of growth of synechococcus (*Synechococcus* sp. PCC7942) under different concentrations of phenolic acid allelochemical treatments ( $\bar{X} \pm SE$ )

处理 <sup>1)</sup> Treatment <sup>1)</sup>	不同处理时间的抑制率/% Inhibition rate at different treatment times								
	1 d	2 d	3 d	4 d	5 d	6 d	7 d	8 d	9 d
25 mg · L <sup>-1</sup> BA	29.41±0.00	32.48±0.85	16.56±6.98	-34.85±19.19	-25.71±17.46	-28.49±10.28	-17.54±8.54	-9.22±8.46	-4.07±8.31
30 mg · L <sup>-1</sup> BA	32.94±7.35	35.90±3.92	41.06±5.89	39.39±5.25	51.07±3.62	41.54±7.02	32.80±9.41	34.40±5.51	33.99±3.96
35 mg · L <sup>-1</sup> BA	47.06±2.04	49.57±3.08	60.93±2.65	60.61±3.50	67.14±3.73	70.62±2.57	78.13±1.37	75.53±7.45	75.56±13.65
40 mg · L <sup>-1</sup> BA	56.47±2.35	66.67±1.48	72.85±0.66	68.69±5.62	79.64±1.07	78.34±1.57	82.46±0.23	81.91±0.81	86.80±0.51
25 mg · L <sup>-1</sup> SA	27.06±2.35	57.69±17.96	41.72±1.32	34.85±4.87	40.36±1.99	27.60±7.58	20.50±4.22	30.32±2.51	34.27±1.52
30 mg · L <sup>-1</sup> SA	47.06±2.04	52.99±0.85	59.60±3.69	59.60±1.82	63.93±1.56	60.53±1.29	68.34±2.31	67.55±4.13	66.01±7.23
35 mg · L <sup>-1</sup> SA	47.06±5.39	47.01±0.85	50.99±2.39	47.47±4.04	47.14±8.40	59.94±3.21	64.92±2.54	72.34±4.30	85.39±0.51
40 mg · L <sup>-1</sup> SA	47.06±3.53	64.10±1.48	62.91±1.32	43.43±7.94	61.79±3.41	62.61±2.24	66.06±3.79	75.00±1.11	83.43±0.98
30 mg · L <sup>-1</sup> FA	20.00±1.18	-11.97±2.26	-33.77±4.64	-56.57±8.59	-55.71±4.02	-44.81±3.86	-33.94±1.97	-26.60±1.34	-18.96±2.31
40 mg · L <sup>-1</sup> FA	14.12±2.35	-5.98±3.73	-36.42±3.50	-55.05±9.95	-86.43±6.28	-68.55±4.94	-47.15±5.78	-35.81±6.63	-21.21±5.33
50 mg · L <sup>-1</sup> FA	24.71±1.18	37.61±4.52	27.81±5.89	50.76±0.76	62.50±0.00	66.17±0.89	71.30±1.37	72.07±5.05	66.71±3.79
60 mg · L <sup>-1</sup> FA	28.24±6.55	50.43±0.85	38.41±1.15	46.97±4.63	59.29±1.24	62.02±2.14	67.65±2.41	77.84±0.35	79.35±1.84

<sup>1)</sup> BA: 苯甲酸 Benzoic acid; SA: 水杨酸 Salicylic acid; FA: 阿魏酸 Ferulic acid.

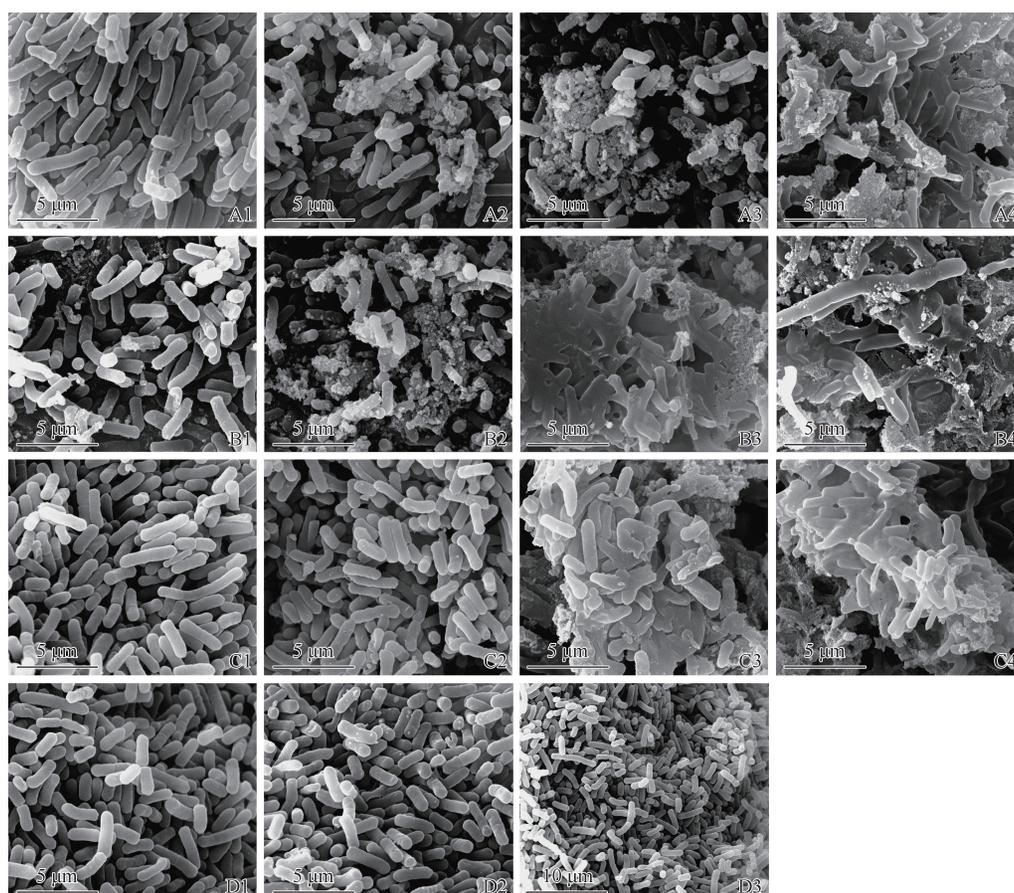
分别为 34.27%、66.01%、85.39% 和 83.43%。

与对照相比,30 和 40 mg · L<sup>-1</sup>阿魏酸明显促进聚球藻生长,而 50 和 60 mg · L<sup>-1</sup>阿魏酸处理前 8 d,聚球藻的生长基本被阻止,二者的抑制率在 75%左右;50 mg · L<sup>-1</sup>阿魏酸处理 9 d,聚球藻出现生长恢复现象。

比较 3 种酚酸类化感物质对聚球藻生长的抑制率,处理 9 d,25 mg · L<sup>-1</sup>水杨酸对聚球藻生长的抑制率为 34.26%,而 25 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸对聚球藻生长还有一定的促进作用,说明水杨酸对聚球藻的抑制效果优于苯甲酸,但 40 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸和水杨酸对聚球藻生长的抑制率均达到 85%左右;而 30 和 40 mg · L<sup>-1</sup>阿魏酸明显促进聚球藻生长。另外,苯甲酸和阿魏酸

对聚球藻的生长均呈现低促高抑现象。

2.1.2 对细胞形态的影响 不同浓度酚酸类化感物质处理下聚球藻的细胞形态响应见图 2。结果显示:对照组聚球藻分裂旺盛、生长正常,分布相对均匀,细胞个体分明、表面光滑,形态完整。25 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸以及 30 和 40 mg · L<sup>-1</sup>阿魏酸处理组的聚球藻细胞形态与对照组基本一致;30 和 35 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸抑制聚球藻的细胞生长,40 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸阻止聚球藻的细胞生长,基本抑制细胞分裂,细胞分布不均、凹陷明显,胞外出现大量絮状分泌物和内容物,部分细胞出现抱团聚集现象,且随浓度升高抱团聚集现象越明显。25 和 30 mg · L<sup>-1</sup>水杨酸抑制聚球藻细胞生长,细胞分裂相对减少,细胞表面出现皱缩和凹陷,存



A1, A2, A3, A4: 分别为 25、30、35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理 25, 30, 35, and 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  benzoic acid treatments, respectively; B1, B2, B3, B4: 分别为 25、30、35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理 25, 30, 35, and 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  salicylic acid treatments, respectively; C1, C2, C3, C4: 分别为 30、40、50 和 60  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸处理 30, 40, 50, and 60  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ferulic acid treatments, respectively; D1, D2, D3: 对照 (不添加酚酸类化感物质) The control (not adding phenolic acid allelochemicals).

图 2 不同浓度酚酸类化感物质处理下聚球藻的细胞形态响应

Fig. 2 Cell morphology response of *synechococcus* (*Synechococcus* sp. PCC7942) under different concentrations of phenolic acid allelochemical treatments

在少量胞外分泌物;35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸以及 50 和 60  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸阻止聚球藻细胞生长,细胞分裂更少、分布不均,胞外出现大量的絮状分泌物和内容物,且 50  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸导致聚球藻细胞破裂,细胞出现板结和凝聚现象。总体上看,上述 3 种酚酸类化感物质的浓度范围内,聚球藻细胞形态受影响程度随 3 种酚酸类化感物质浓度的升高而加剧。在酚酸类化感物质的作用下,随处理浓度的升高,聚球藻的细胞膜会逐渐出现皱缩、破损,细胞膜结构的破坏和功能的丧失,内容物大量外渗以及细胞黏连出现凝聚成团和板结等现象,最终细胞死亡。

## 2.2 不同浓度酚酸类化感物质处理下聚球藻的生理响应

### 2.2.1 对叶绿素 *a* 含量的影响 不同浓度酚酸类化

感物质对聚球藻叶绿素 *a* 含量的影响见表 2。结果显示:与对照 (不添加酚酸类化感物质) 相比,25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理 3 d,聚球藻叶绿素 *a* 含量显著降低,处理 6 和 9 d,叶绿素 *a* 含量明显升高;30、35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理 3~9 d,叶绿素 *a* 含量总体上显著降低,处理 9 d,叶绿素 *a* 含量分别为 0.589 5、0.168 8 和 0.014 4  $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ ,分别为对照的 79.31%、22.71% 和 1.94%,苯甲酸浓度在 30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  及以上时,聚球藻叶绿素 *a* 含量随苯甲酸浓度升高而降低。随着处理时间的延长,25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理叶绿素 *a* 含量的变化趋势与对照一致,呈逐渐升高的趋势,30 和 35  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理的叶绿素 *a* 含量呈先降低后升高的趋势。

与对照相比,25、30、35 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处

理聚球藻叶绿素 *a* 含量显著降低, 处理 9 d, 叶绿素 *a* 含量分别为对照的 77.40%、28.36%、3.62% 和 1.33%。随着处理时间的延长, 25、30 和 35 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的叶绿素 *a* 含量呈先降低后升高的趋势, 40 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的叶绿素 *a* 含量总体呈降低的趋势。

与对照相比, 30 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理 6 和 9 d, 聚球藻叶绿素 *a* 含量显著升高, 而 50 和 60 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理 3~9 d, 叶绿素 *a* 含量显著降低, 处理 9 d 时叶绿素 *a* 含量仅为对照的 29.99% 和 9.51%, 与阿魏酸对聚球藻生长的影响呈低促高抑的趋势一致。随着处理时间的延长, 30 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理的叶绿素 *a* 含量呈逐渐升高的趋势; 50 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理的叶绿素 *a* 含量在处理 0~6 d 基本稳定, 在处理 9 d 明显升高; 60 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理的叶绿素 *a* 含量呈先降低后升高的趋势。

25 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的聚球藻叶绿素 *a* 含量显著低于对照, 而同一浓度苯甲酸处理 6 和 9 d 时叶

绿素 *a* 含量高于对照; 40 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸和水杨酸处理 9 d, 叶绿素 *a* 含量均仅为对照的 1.5% 左右, 而 30 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理 6 和 9 d, 叶绿素 *a* 含量显著升高。总体上看, 在不同浓度和不同种类的酚酸类化感物质处理下, 聚球藻叶绿素 *a* 含量的变化趋势与其生长响应相似, 且水杨酸对聚球藻叶绿素 *a* 含量的抑制作用最好, 苯甲酸次之, 阿魏酸最差。

2.2.2 对初始荧光 (*F*<sub>0</sub>) 的影响 不同浓度酚酸类化感物质对聚球藻 *F*<sub>0</sub> 值的影响见表 3。结果显示: 25 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸处理 3 d, 聚球藻的 *F*<sub>0</sub> 值较对照显著降低, 处理 6 和 9 d, *F*<sub>0</sub> 值较对照升高, 但差异不显著; 与对照相比, 苯甲酸浓度在 30 mg · L<sup>-1</sup> 及以上时, 聚球藻的 *F*<sub>0</sub> 值总体随着苯甲酸浓度升高而显著降低。随着处理时间延长, 25 和 30 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸处理 *F*<sub>0</sub> 值的变化趋势与对照一致, 呈逐渐升高的趋势, 35 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸处理的 *F*<sub>0</sub> 值呈“升高—降低—升高”的波动变化。

与对照相比, 25~40 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理聚球藻

表 2 不同浓度酚酸类化感物质对聚球藻叶绿素 *a* 含量的影响 ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Effects of different concentrations of phenolic acid allelochemicals on chlorophyll *a* content in *Synechococcus* sp. PCC7942) ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

处理 Treatment	不同处理时间的叶绿素 <i>a</i> 含量/( $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ ) Chlorophyll <i>a</i> content at different treatment times			
	0 d	3 d	6 d	9 d
CK	0.063 1±0.001 1a	0.162 5±0.010 3a	0.358 7±0.042 9b	0.743 3±0.012 9ab
25 mg · L <sup>-1</sup> BA	0.063 1±0.001 1a	0.084 4±0.006 9b	0.489 0±0.058 9a	0.924 3±0.101 6a
30 mg · L <sup>-1</sup> BA	0.063 1±0.001 1a	0.044 5±0.004 6c	0.161 5±0.031 8c	0.589 5±0.052 7b
35 mg · L <sup>-1</sup> BA	0.063 1±0.001 1a	0.023 6±0.005 0d	0.032 7±0.016 0d	0.168 8±0.096 4c
40 mg · L <sup>-1</sup> BA	0.063 1±0.001 1a	0.000 0±0.000 0e	0.000 0±0.000 0d	0.014 4±0.004 0c

处理 Treatment	不同处理时间的叶绿素 <i>a</i> 含量/( $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ ) Chlorophyll <i>a</i> content at different treatment times			
	0 d	3 d	6 d	9 d
CK	0.063 1±0.001 1a	0.162 5±0.010 3a	0.358 7±0.042 9a	0.743 3±0.012 9a
25 mg · L <sup>-1</sup> SA	0.063 1±0.001 1a	0.053 6±0.002 4b	0.193 8±0.045 7b	0.575 3±0.036 1b
30 mg · L <sup>-1</sup> SA	0.063 1±0.001 1a	0.022 8±0.004 6c	0.051 9±0.000 7c	0.210 8±0.075 8c
35 mg · L <sup>-1</sup> SA	0.063 1±0.001 1a	0.016 3±0.002 7c	0.013 7±0.007 9c	0.026 9±0.005 8d
40 mg · L <sup>-1</sup> SA	0.063 1±0.001 1a	0.012 5±0.008 8c	0.012 5±0.004 6c	0.009 9±0.001 9d

处理 Treatment	不同处理时间的叶绿素 <i>a</i> 含量/( $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ ) Chlorophyll <i>a</i> content at different treatment times			
	0 d	3 d	6 d	9 d
CK	0.063 1±0.001 1a	0.162 5±0.010 3a	0.358 7±0.042 9b	0.743 3±0.012 9b
30 mg · L <sup>-1</sup> FA	0.063 1±0.001 1a	0.161 1±0.019 8a	0.546 0±0.042 0a	0.940 7±0.031 1a
40 mg · L <sup>-1</sup> FA	0.063 1±0.001 1a	0.138 7±0.008 3a	0.558 2±0.037 5a	0.985 4±0.068 1a
50 mg · L <sup>-1</sup> FA	0.063 1±0.001 1a	0.061 5±0.004 6b	0.067 8±0.002 9c	0.222 9±0.038 2c
60 mg · L <sup>-1</sup> FA	0.063 1±0.001 1a	0.050 5±0.007 2b	0.042 6±0.004 0c	0.070 7±0.006 9d

<sup>1)</sup> CK: 对照 (不添加酚酸类化感物质) The control (not adding phenolic acid allelochemicals); BA: 苯甲酸 Benzoic acid; SA: 水杨酸 Salicylic acid; FA: 阿魏酸 Ferulic acid. 同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference among different treatments.

的  $F_0$  值显著降低,且随水杨酸浓度的升高,处理 3 d 时  $F_0$  值先升高后降低,处理 6 和 9 d 时  $F_0$  值逐渐降低。随着处理时间延长,25 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的  $F_0$  值呈逐渐升高的趋势,30、35 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的  $F_0$  值呈“升高—降低—升高”的波动变化。

与对照相比,低浓度(30 和 40 mg · L<sup>-1</sup>) 阿魏酸处理聚球藻的  $F_0$  值升高,但总体差异不显著,而高浓度(50 和 60 mg · L<sup>-1</sup>) 阿魏酸处理的  $F_0$  值显著降低。随着处理时间延长,30、40 和 50 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理的  $F_0$  值基本呈升高的趋势,60 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理的  $F_0$  值呈“升高—降低—升高”的波动变化,其中,处理 9 d,  $F_0$  值有一定程度的恢复,这可能与聚球藻细胞的生长阻止效应被解除有关。

比较 3 种酚酸类化感物质的抑制效应发现,25、30 和 35 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理 9 d, 聚球藻的  $F_0$  值均低于同浓度苯甲酸,仅在浓度为 40 mg · L<sup>-1</sup> 时,2 个处理的  $F_0$  值均降低至 190 左右,说明水杨酸对聚球藻  $F_0$  值的抑制效应较苯甲酸更强;与对照相比,阿魏酸对聚球藻  $F_0$  值的影响仍呈现低促高抑现象。不同浓度的 3 种酚酸类化感物质对聚球藻  $F_0$  值的影响与聚

球藻的生长响应和叶绿素  $a$  含量变化一致。

2.2.3 对 PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的影响 不同浓度酚酸类化感物质对聚球藻  $F_v/F_m$  值的影响见表 3。结果显示:与对照相比,25~40 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸处理聚球藻的  $F_v/F_m$  值总体上显著降低,且苯甲酸浓度越高, $F_v/F_m$  值降幅越大。随着处理时间延长,25、30 和 35 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸处理的  $F_v/F_m$  值总体呈先降低后升高的趋势,说明这 3 个苯甲酸处理可抑制聚球藻光系统活性,但处理后期抑制效果减弱;而 40 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸处理 9 d 时  $F_v/F_m$  值降为 0。

25 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理 3 d, 聚球藻的  $F_v/F_m$  值与对照相同,处理 6 和 9 d,  $F_v/F_m$  值较对照有所降低,但差异不显著;与对照相比,30、35 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的  $F_v/F_m$  值显著降低,且水杨酸浓度越高, $F_v/F_m$  值降幅越大。随着处理时间延长,25 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的  $F_v/F_m$  值一直在 0.23 左右,30 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的  $F_v/F_m$  值呈先降低后升高的趋势,而 35 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸处理的  $F_v/F_m$  值持续下降。

与对照相比,30 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理聚球

表 3 不同浓度酚酸类化感物质对聚球藻初始荧光( $F_0$ )和 PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的影响( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>  
Table 3 Effects of different concentrations of phenolic acid allelochemicals on initial fluorescence ( $F_0$ ) and the maximum photochemical efficiency of PS II ( $F_v/F_m$ ) of synechococcus (*Synechococcus* sp. PCC7942) ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

处理 Treatment	不同处理时间的 $F_0$ 值 $F_0$ value at different treatment times				不同处理时间的 $F_v/F_m$ 值 $F_v/F_m$ value at different treatment times			
	0 d	3 d	6 d	9 d	0 d	3 d	6 d	9 d
CK	176.67±2.33a	433.33±4.91a	504.67±11.72a	846.33±22.88a	0.216 7±0.008 8a	0.233 3±0.008 8a	0.266 7±0.008 8a	0.253 3±0.008 8a
25 mg · L <sup>-1</sup> BA	176.67±2.33a	331.33±12.24b	553.00±32.72a	878.67±57.91a	0.216 7±0.008 8a	0.196 7±0.013 3b	0.246 7±0.003 3a	0.236 7±0.003 3a
30 mg · L <sup>-1</sup> BA	176.67±2.33a	288.00±5.57cd	353.00±25.11b	658.67±59.92b	0.216 7±0.008 8a	0.190 0±0.000 0b	0.216 7±0.003 3b	0.230 0±0.010 0a
35 mg · L <sup>-1</sup> BA	176.67±2.33a	301.00±9.54c	262.33±12.88c	358.00±75.25c	0.216 7±0.008 8a	0.090 0±0.000 0c	0.070 0±0.010 0c	0.080 0±0.010 0b
40 mg · L <sup>-1</sup> BA	176.67±2.33a	271.33±4.41d	175.33±3.38d	196.33±4.81d	0.216 7±0.008 8a	0.005 0±0.005 0d	0.016 7±0.008 8d	0.000 0±0.000 0c
处理 Treatment	不同处理时间的 $F_0$ 值 $F_0$ value at different treatment times				不同处理时间的 $F_v/F_m$ 值 $F_v/F_m$ value at different treatment times			
	0 d	3 d	6 d	9 d	0 d	3 d	6 d	9 d
CK	176.67±2.33a	433.33±4.91a	504.67±11.72a	846.33±22.88a	0.216 7±0.008 8a	0.233 3±0.008 8a	0.266 7±0.008 8a	0.253 3±0.008 8a
25 mg · L <sup>-1</sup> SA	176.67±2.33a	289.33±1.45b	419.33±31.52b	644.00±29.84b	0.216 7±0.008 8a	0.233 3±0.003 3a	0.233 3±0.013 3ab	0.226 7±0.008 8ab
30 mg · L <sup>-1</sup> SA	176.67±2.33a	299.00±25.01b	246.00±12.29c	418.33±94.11c	0.216 7±0.008 8a	0.173 3±0.016 7b	0.196 7±0.021 9b	0.203 3±0.017 6b
35 mg · L <sup>-1</sup> SA	176.67±2.33a	311.00±1.73b	227.33±8.51cd	242.00±16.86d	0.216 7±0.008 8a	0.065 0±0.005 0c	0.013 3±0.006 7c	0.003 3±0.003 3c
40 mg · L <sup>-1</sup> SA	176.67±2.33a	277.67±7.54b	182.00±4.62d	191.67±6.06d	0.216 7±0.008 8a	0.016 7±0.008 8d	0.013 3±0.003 3c	0.000 0±0.000 0c
处理 Treatment	不同处理时间的 $F_0$ 值 $F_0$ value at different treatment times				不同处理时间的 $F_v/F_m$ 值 $F_v/F_m$ value at different treatment times			
	0 d	3 d	6 d	9 d	0 d	3 d	6 d	9 d
CK	176.67±2.33a	433.33±4.91a	504.67±11.72b	846.33±22.88a	0.216 7±0.008 8a	0.233 3±0.008 8a	0.266 7±0.008 8a	0.253 3±0.008 8a
30 mg · L <sup>-1</sup> FA	176.67±2.33a	462.33±9.40a	637.00±4.36ab	989.00±10.58a	0.216 7±0.008 8a	0.243 3±0.012 0a	0.246 7±0.006 7a	0.246 7±0.003 3a
40 mg · L <sup>-1</sup> FA	176.67±2.33a	462.33±10.17a	701.33±32.57a	988.33±17.13a	0.216 7±0.008 8a	0.243 3±0.014 5a	0.240 0±0.010 0a	0.236 7±0.003 3a
50 mg · L <sup>-1</sup> FA	176.67±2.33a	329.67±13.17b	321.67±87.30c	551.00±123.57b	0.216 7±0.008 8a	0.110 0±0.000 0b	0.120 0±0.020 0b	0.115 0±0.005 0b
60 mg · L <sup>-1</sup> FA	176.67±2.33a	310.33±4.18b	235.00±8.19c	277.00±11.01c	0.216 7±0.008 8a	0.060 0±0.000 0c	0.020 0±0.005 8c	0.035 0±0.005 0c

<sup>1)</sup> CK: 对照(不添加酚酸类化感物质)The control (not adding phenolic acid allelochemicals); BA: 苯甲酸 Benzoic acid; SA: 水杨酸 Salicylic acid; FA: 阿魏酸 Ferulic acid. 同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P<0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant ( $P<0.05$ ) difference among different treatments.

藻的  $F_v/F_m$  值无显著变化,而 50 和 60  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸处理的  $F_v/F_m$  值显著降低。随着处理时间延长,30 和 40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的  $F_v/F_m$  值一直在 0.24 左右,50 和 60  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸处理的  $F_v/F_m$  值总体呈下降趋势。

比较 3 种酚酸类化感物质对聚球藻  $F_v/F_m$  值的影响发现,处理 9 d,40  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸和水杨酸处理聚球藻的  $F_v/F_m$  值均降至 0,25、30 和 35  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的  $F_v/F_m$  值低于同一浓度苯甲酸处理,而低浓度阿魏酸处理的  $F_v/F_m$  值无显著变化,高浓度阿魏酸处理的  $F_v/F_m$  值显著降低,说明水杨酸的抑制效果最佳,苯甲酸次之,阿魏酸最差。总体而言,高浓度酚酸类化感物质均可显著降低聚球藻的  $F_v/F_m$  值,甚至降为 0,但促进聚球藻生长的低浓度阿魏酸并未增加其  $F_v/F_m$  值。

**2.2.4 对抗氧化酶活性的影响** 由于高浓度酚酸类化感物质阻止聚球藻生长,聚球藻细胞的抗氧化酶活性无法测定,故只在促进和抑制聚球藻生长的浓度范围内研究酚酸类化感物质处理 9 d 时聚球藻的抗氧化酶活性。结果(表 4)显示:25、30 和 35  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理聚球藻的超氧化物歧化酶(SOD)活性均高于对照,且随浓度升高 SOD 活性逐渐下降,其中,25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理的 SOD 活性较对照升高 53.83%,差异达显著水平。25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的 SOD 活性显著高于对照,30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的 SOD 活性低于对照,但差异不显著。30、40 和 50  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸处理的 SOD 活性高于对照,且 SOD 活性随阿魏酸浓度的升高而升高,分别较对照升高 13.33%、49.58% 和 61.93%。说明同一浓度水杨酸处理对聚球藻 SOD 活性的影响较苯甲酸更强,且二者均强于阿魏酸。

聚球藻的过氧化物酶(POD)活性随苯甲酸浓度升高而升高,但低浓度(25 和 30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )苯甲酸处理聚球藻的 POD 活性与对照差异不显著,而 35  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理的 POD 活性较对照升高 24.29%,二者间差异显著。25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的 POD 活性高于对照,而 30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的 POD 活性低于对照,但差异均不显著。随阿魏酸浓度升高,聚球藻的 POD 活性逐渐升高,且 40 和 50  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸处理的 POD 活性显著高于对照。

聚球藻的过氧化氢酶(CAT)活性随苯甲酸浓度升高而升高,且 30 和 35  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  苯甲酸处理的 CAT 活性显著高于对照。25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的 CAT

活性较对照显著升高,30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的 CAT 活性与对照差异不显著,与不同浓度水杨酸处理下聚球藻 SOD 和 POD 活性的变化趋势相似。不同浓度阿魏酸处理的 CAT 活性基本随其浓度的升高而升高,与 SOD 和 POD 活性变化相似,40 和 50  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  阿魏酸处理的 CAT 活性分别较对照升高 55.10% 和 54.78%,且差异达显著水平。

比较 3 种酚酸类化感物质对聚球藻 SOD、POD 和 CAT 活性的影响发现,25  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理聚球藻的 3 种抗氧化酶活性均高于同一浓度苯甲酸处理,30  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸处理的 3 种抗氧化酶活性低于同一浓度苯甲酸处理。阿魏酸处理下聚球藻的 3 种抗氧化酶活性总体上随其浓度升高而升高。说明 3 种酚酸类化感物质对聚球藻抗氧化酶活性的影响仍表现为水杨酸最大,苯甲酸次之,阿魏酸最小,与酚酸类化感物质对聚球藻叶绿素 a 含量、 $F_0$  值和  $F_v/F_m$  值的影响以及聚球藻的生长响应相一致。

对 3 种酚酸类化感物质浓度与聚球藻细胞密度、叶绿素 a 含量、 $F_0$  值和  $F_v/F_m$  值进行曲线拟合,由于

表 4 不同浓度酚酸类化感物质对聚球藻抗氧化酶活性的影响 ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

Table 4 Effects of different concentrations of phenolic acid allelochemicals on antioxidant enzyme activities of *Synechococcus* (*Synechococcus* sp. PCC7942) ( $\bar{X} \pm SE$ )<sup>1)</sup>

处理 Treatment	各抗氧化酶活性 Each antioxidant enzyme activity		
	SOD/(U · g <sup>-1</sup> )	POD/(U · mL <sup>-1</sup> )	CAT/(U · g <sup>-1</sup> )
CK	649.04±43.90b	13.91±0.93b	15.48±0.78c
25 mg · L <sup>-1</sup> BA	998.39±5.36a	13.80±0.08b	24.17±1.68bc
30 mg · L <sup>-1</sup> BA	854.37±56.15ab	14.36±0.13b	35.16±2.40ab
35 mg · L <sup>-1</sup> BA	783.03±108.15ab	17.29±0.38a	46.21±10.89a

处理 Treatment	各抗氧化酶活性 Each antioxidant enzyme activity		
	SOD/(U · g <sup>-1</sup> )	POD/(U · mL <sup>-1</sup> )	CAT/(U · g <sup>-1</sup> )
CK	649.04±43.90b	13.91±0.93a	15.48±0.78b
25 mg · L <sup>-1</sup> SA	1 091.43±67.03a	16.04±0.84a	30.56±3.99a
30 mg · L <sup>-1</sup> SA	616.98±97.93b	13.53±0.44a	17.73±2.07ab

处理 Treatment	各抗氧化酶活性 Each antioxidant enzyme activity		
	SOD/(U · g <sup>-1</sup> )	POD/(U · mL <sup>-1</sup> )	CAT/(U · g <sup>-1</sup> )
CK	649.04±43.90c	13.91±0.93b	15.48±0.78b
30 mg · L <sup>-1</sup> FA	735.35±91.46bc	14.27±0.98b	19.06±4.17ab
40 mg · L <sup>-1</sup> FA	970.85±45.05ab	17.84±0.89a	24.01±0.69a
50 mg · L <sup>-1</sup> FA	1 050.96±77.02a	17.91±1.00a	23.96±1.70a

<sup>1)</sup> SOD: 超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase; POD: 过氧化物酶 Peroxidase; CAT: 过氧化氢酶 Catalase. CK: 对照(不添加酚酸类化感物质) The control (not adding phenolic acid allelochemicals); BA: 苯甲酸 Benzoic acid; SA: 水杨酸 Salicylic acid; FA: 阿魏酸 Ferulic acid. 同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference among different treatments.

酚酸类化感物质对聚球藻的生长存在低促高抑的现象,故采用二项式进行曲线拟合。结果(表5)显示:3种酚酸类化感物质与聚球藻的上述指标间均存在较高的浓度依赖关系, $R^2$ 值均在0.8以上,其中水杨酸浓度与细胞密度的曲线方程斜率较小,表明低浓度水杨酸对聚球藻生长的促进效果较弱。

表5 不同酚酸类化感物质浓度与聚球藻部分生理指标的曲线拟合  
Table 5 Curve fitting of concentrations of different phenolic acid allelochemicals with some physiological indexes of *Synechococcus* (*Synechococcus* sp. PCC7942)

曲线方程 <sup>1)</sup>	Curve equation <sup>1)</sup>	$R^2$
$Y_1 = -0.000 3X_{BA}^2 + 0.007 8X_{BA} + 0.239 0$		0.966 2
$Y_2 = -0.001 6X_{BA}^2 + 0.043 7X_{BA} + 0.751 6$		0.939 2
$Y_3 = -1.133 6X_{BA}^2 + 27.820 0X_{BA} + 850.520 0$		0.972 5
$Y_4 = -0.000 4X_{BA}^2 + 0.011 1X_{BA} + 0.252 6$		0.951 5
$Y_1 = -0.000 008X_{SA}^2 - 0.002 5X_{SA} + 0.239 4$		0.933 7
$Y_2 = -0.000 6X_{SA}^2 + 0.002 3X_{SA} + 0.753 2$		0.904 3
$Y_3 = -0.460 4X_{SA}^2 + 0.666 3X_{SA} + 851.730 0$		0.957 8
$Y_4 = -0.000 4X_{SA}^2 + 0.009 0X_{SA} + 0.254 8$		0.873 8
$Y_1 = -0.000 2X_{FA}^2 + 0.007 0X_{FA} + 0.239 2$		0.846 6
$Y_2 = -0.000 7X_{FA}^2 + 0.028 6X_{FA} + 0.747 4$		0.855 6
$Y_3 = -0.541 5X_{FA}^2 + 22.732 0X_{FA} + 843.350 0$		0.951 0
$Y_4 = -0.000 1X_{FA}^2 + 0.004 2X_{FA} + 0.252 4$		0.967 2

<sup>1)</sup>  $Y_1$ : 细胞密度 Cell density;  $Y_2$ : 叶绿素  $a$  含量 Chlorophyll  $a$  content;  $Y_3$ : 初始荧光 Initial fluorescence;  $Y_4$ : PS II 最大光化学效率 The maximum photochemical efficiency of PS II;  $X_{BA}$ : 苯甲酸浓度 Concentration of benzoic acid;  $X_{SA}$ : 水杨酸浓度 Concentration of salicylic acid;  $X_{FA}$ : 阿魏酸浓度 Concentration of ferulic acid.

### 3 讨 论

本研究中,随着处理时间的延长,25 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸对聚球藻的生长呈现先抑制后促进效应,而30 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸则显著抑制聚球藻生长;当苯甲酸浓度为35和40 mg · L<sup>-1</sup>时,可基本阻止聚球藻的生长。当水杨酸浓度为25~40 mg · L<sup>-1</sup>时,均抑制聚球藻细胞生长,且抑制效应随水杨酸浓度的升高而增强。聚球藻对阿魏酸的响应浓度较高,在30和40 mg · L<sup>-1</sup>浓度下聚球藻的生长被明显促进,而在50和60 mg · L<sup>-1</sup>浓度下其生长基本被阻止,体现为低促高抑现象,这与张庭廷等<sup>[14]</sup>对水华鱼腥藻和蛋白核小球藻的研究结果相似。3种酚酸类化感物质的抑藻效果由高至低依次为水杨酸、苯甲酸、阿魏酸。较低浓度的苯甲酸(25 mg · L<sup>-1</sup>)和阿魏酸(30和40 mg · L<sup>-1</sup>)可促进聚球藻的生长,可能是因为这2种酚酸类化感物质在低浓度下会与藻类的兴奋受体结合,

促进藻细胞生长<sup>[28]</sup>,还可能是低浓度酚酸类化感物质通过增加酶活性增加了细胞膜的渗透性,藻细胞更容易吸收营养物质<sup>[29]</sup>。通常认为,酚酸类物质的自氧化是其化感作用的主要机制之一,酚酸类物质自氧化会产生H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和醌,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>会造成藻细胞膜脂质过氧化,而醌经过氧化还原循环会产生活性氧,进一步影响藻细胞生长<sup>[30-32]</sup>。35 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸、30 mg · L<sup>-1</sup>水杨酸和50 mg · L<sup>-1</sup>阿魏酸对聚球藻生长的抑制效应在实验后期(处理9 d)出现解除和藻细胞生长恢复现象,可能是由于培养基中酚酸类化感物质浓度因藻细胞的吸收和自然降解等作用大大降低,导致抑藻效果减弱<sup>[33]</sup>。

光合作用作为初级生产者的重要生理过程,为化感物质的主要靶点之一<sup>[34]</sup>。聚球藻是一类光合自养原核生物,叶绿素是其主要的光合色素,化感物质能直接破坏藻细胞叶绿体或通过影响与叶绿素合成相关物质的活性阻碍藻类的叶绿素合成,降低藻细胞内的叶绿素含量<sup>[35-37]</sup>,亦或对藻细胞中捕获和传递光能的辅助功能团色素(如藻胆蛋白和别藻蓝蛋白等)造成损害<sup>[38]</sup>,间接影响藻细胞光合活性及速率,而叶绿素  $a$  含量的降低则会直接抑制藻类的繁殖和生长<sup>[39]</sup>。李锋民等<sup>[40]</sup>的研究发现,2-甲基乙酰乙酸乙酯(EMA)会降解铜绿微囊藻的叶绿素  $a$ ,使其含量降低,影响铜绿微囊藻的光合作用速率。吴程等<sup>[41]</sup>研究认为,藻胆蛋白是化感物质抑制铜绿微囊藻的关键靶点之一。本研究中,30、35和40 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸总体显著降低聚球藻叶绿素  $a$  含量,且叶绿素  $a$  含量随苯甲酸浓度的升高而降低,而低浓度苯甲酸(25 mg · L<sup>-1</sup>)处理的聚球藻叶绿素  $a$  含量随着处理时间的延长呈逐渐升高的趋势。然而,25、30、35和40 mg · L<sup>-1</sup>水杨酸均可显著降低聚球藻叶绿素  $a$  含量。阿魏酸对聚球藻叶绿素  $a$  含量的影响与其对聚球藻生长的影响基本一致,呈低促高抑的现象。总体上看,聚球藻叶绿素  $a$  的含量对酚酸类化感物质的响应与其生长响应相似,表明高浓度酚酸类化感物质会阻碍叶绿素  $a$  合成或破坏叶绿体,影响藻胆蛋白等辅助功能团色素,从而抑制生长、减少生物量。值得注意的是,35和40 mg · L<sup>-1</sup>苯甲酸、30 mg · L<sup>-1</sup>水杨酸以及50和60 mg · L<sup>-1</sup>阿魏酸处理下的叶绿素  $a$  含量在实验后期回升,说明叶绿素  $a$  的合成受阻情况随培养基中酚酸类化感物质浓度的降低而减弱。

叶绿素荧光参数中初始荧光( $F_0$ )是PS II反应中

心完全开放时的荧光产量,而 PS II 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 代表藻类的潜在光合能力,反映 PS II 在胁迫条件下的功能状态变化<sup>[18,27,42]</sup>。 $F_v/F_m$  值在外部环境胁迫下显著降低,说明环境胁迫会对 PS II 造成损害<sup>[43]</sup>。Zhao 等<sup>[44]</sup> 研究认为,桉树 (*Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* ‘GLGU9’) 叶的高浓度提取物处理铜绿微囊藻 3 d 后,铜绿微囊藻的  $F_v/F_m$  值显著降低。Zhu 等<sup>[45]</sup> 研究发现,穗状狐尾藻的分泌物焦碳酸和没食子酸会造成铜绿微囊藻叶绿素 *a* 含量下降,且抑制 PS II 的活性,阻断电子在 PS II 与 PS I 之间的传递。Wang 等<sup>[46]</sup> 研究认为,3.47 和 5.17 mmol · L<sup>-1</sup> 阿魏酸可完全抑制铜绿微囊藻的光合能力。本研究中,苯甲酸和阿魏酸对  $F_v$  值的影响呈低促高抑现象,而不同浓度水杨酸处理均显著降低聚球藻的  $F_v$  值,3 种酚酸类化感物质浓度较高 (35 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 苯甲酸、35 和 40 mg · L<sup>-1</sup> 水杨酸以及 50 和 60 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸) 时聚球藻的  $F_v/F_m$  值显著降低。说明高浓度酚酸类化感物质会造成聚球藻光系统反应中心的损坏,导致其光系统活性受到抑制或破坏。另一方面,3 种酚酸类化感物质在高浓度处理后期聚球藻的  $F_v$  值均出现不同程度回升,与生长响应和叶绿素 *a* 含量的变化相符合。

抗氧化酶活性的变化可反映藻细胞所受外界环境胁迫程度<sup>[47-49]</sup>,当藻类受到外界环境胁迫时,抗氧化酶活性随活性氧的增加而升高,当活性氧积累过量时则下降,且对胞内物质造成氧化损伤<sup>[50-53]</sup>。酚酸类物质自氧化还会产生 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和醌,进一步造成活性氧的升高,破坏藻细胞内的结构与生物大分子<sup>[54]</sup>。张庭廷等<sup>[15]</sup> 研究认为,酚酸类物质的自氧化是抑制铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的主要机制之一。高浓度酚酸类物质可能直接导致抗氧化酶系统崩溃,进而阻止铜绿微囊藻的生长<sup>[55]</sup>。Hua 等<sup>[4]</sup> 发现,铜绿微囊藻的抗氧化酶活性在暴露于稻草水提取物后呈浓度依赖性,且随着时间推移先升高后降低。李锋民等<sup>[40]</sup> 和 Hong 等<sup>[49]</sup> 研究发现,铜绿微囊藻细胞的抗氧化酶活性随着化感物质浓度升高呈现先升高至峰值后降低的趋势。花铭等<sup>[56]</sup> 研究认为,邻苯三酚和咖啡酸能显著抑制铜绿微囊藻的 SOD 活性。本研究中,聚球藻的 SOD 活性随苯甲酸浓度的升高而降低,但均高于对照 (不添加酚酸类化感物质),苯甲酸处理的 CAT 活性高于阿魏酸处理;SOD、POD 和 CAT 活性均随水杨酸浓度的升高而降低,说明高浓度水杨酸

处理的活性氧积累过量,影响抗氧化酶功能。然而,阿魏酸处理聚球藻的 SOD、POD 和 CAT 活性总体呈现随浓度升高而升高的趋势,其中 50 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸处理的 3 个抗氧化酶活性仍较对照显著升高,并未出现下降,未造成抗氧化酶功能的破坏,进一步的研究发现,50 mg · L<sup>-1</sup> 阿魏酸是通过抑制聚球藻细胞分裂而抑制其生长。总体上看,聚球藻抗氧化酶体系对 3 种酚酸类化感物质的敏感程度由高到低依次为水杨酸、苯甲酸、阿魏酸。

化感物质胁迫会造成藻细胞膜完整性下降,细胞内容物大量渗出<sup>[57]</sup>,抑制藻类生长,最终导致死亡,因此,细胞膜是化感物质抑藻的主要部位之一。臭椿 [*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle] 提取物和稻草水提取物可引起铜绿微囊藻形态的明显改变以及细胞破裂和内容物外泄<sup>[4,58]</sup>。酚酸类物质自氧化产生的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和醌还会进一步造成细胞膜的损伤和通透性增加<sup>[30]</sup>。李锋民等<sup>[59]</sup> 研究发现,EMA 会造成铜绿微囊藻和蛋白核小球藻的细胞膜破裂和内容物渗出,细胞内结构遭到破坏和解体。张庭廷等<sup>[17]</sup> 研究发现,对羟基苯甲酸会造成铜绿微囊藻细胞膜的破裂和溶解,且破碎藻细胞会出现絮凝现象。本研究中,在酚酸类化感物质胁迫下,聚球藻细胞膜破裂,细胞周围出现大量的絮状物为外渗的内容物或吸附的添加物,藻细胞还出现聚团现象,因此对细胞膜的破坏和通透性的改变,也是酚酸类化感物质抑藻的机制之一。

## 4 结论和展望

本研究中,酚酸类化感物质对聚球藻的生长抑制效应由高至低依次为水杨酸、苯甲酸、阿魏酸。3 种酚酸类化感物质一方面可通过阻碍聚球藻叶绿素 *a* 合成和抑制 PS II 活性来抑制藻细胞的繁殖生长,另一方面可通过减少细胞分裂、破裂细胞膜、增加胞外絮状分泌物等途径抑制或阻止藻细胞的繁殖。聚球藻抗氧化酶体系对 3 种酚酸类化感物质的敏感程度与其生长抑制效应一致,但不同的抗氧化酶 (SOD、POD 和 CAT) 对不同种类和浓度的酚酸类化感物质的响应存在差异,其中,SOD 活性随苯甲酸和水杨酸浓度的升高而降低,POD 和 CAT 活性却随苯甲酸浓度的升高而升高,随水杨酸浓度的升高而降低,而 SOD、POD 和 CAT 活性基本随阿魏酸浓度的升高而升高,这一方面可能与处理时间有关,由于实验后期

(处理6~9 d)化感效应减弱,聚球藻恢复生长,从而导致不同抗氧化酶活性的变化,另一方面也可能与不同抗氧化酶的基因或蛋白质表达以及相关调控因子有关,具体原因有待进一步的研究。

#### 参考文献:

- [1] 周志红. 植物化感作用的研究方法及影响因素[J]. 生态科学, 1999, 18(1): 35-38.
- [2] HASLER A D, JONES E. Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plants on algae and rotifers[J]. Ecology, 1949, 30(3): 359-364.
- [3] ZHANG S H, GUO L, CAO J Y, et al. Allelopathic activities of three emergent macrophytes on several monospecific cyanobacterial species and natural phytoplankton assemblages[J]. Polish Journal of Environmental Studies, 2015, 24(1): 397-402.
- [4] HUA Q, LIU Y G, YAN Z L, et al. Allelopathic effect of the rice straw aqueous extract on the growth of *Microcystis aeruginosa* [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 148: 953-959.
- [5] WANG X, JIANG C, SZETO Y T, et al. Effects of *Dracontomelon duperreanum* defoliation extract on *Microcystis aeruginosa*: physiological and morphological aspects[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2016, 23(9): 8731-8740.
- [6] 吴振斌. 大型水生植物对藻类的化感作用[M]. 北京: 科学出版社, 2016: 1-8.
- [7] RICE E L. Allelopathy [M]. London: Academic Press, 2012: 1-23.
- [8] 丁惠君, 张维昊, 周伟斌, 等. 两种酚酸类化感物质对铜绿微囊藻生长的影响[J]. 环境科学与技术, 2007, 30(7): 1-3.
- [9] NAKAI S, INOUE Y, HOSOMI M, et al. *Myriophyllum spicatum*-released allelopathic polyphenols inhibiting growth of blue-green algae *Microcystis aeruginosa*[J]. Water Research, 2000, 34(11): 3026-3032.
- [10] NAKAI S, HOSOMI M. Allelopathic inhibitory effects of polyphenols released by *Myriophyllum spicatum* on algal growth[J]. Allelopathy Journal, 2002, 10(2): 123-131.
- [11] NAKAI S, YAMADA S, HOSOMI M. Anti-cyanobacterial fatty acids released from *Myriophyllum spicatum* [J]. Hydrobiologia, 2005, 543(1): 71-78.
- [12] XIAN Q, CHEN H, LIU H, et al. Isolation and identification of antialgal compounds from the leaves of *Vallisneria spiralis* L. by activity-guided fractionation [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2006, 13(4): 233-237.
- [13] 高云霓, 刘碧云, 王 静, 等. 苦草 (*Vallisneria spiralis*) 释放的酚酸类物质对铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 的化感作用[J]. 湖泊科学, 2011, 23(5): 761-766.
- [14] 张庭廷, 吴安平, 何 梅, 等. 酚酸类物质对水华藻类的化感作用及其机理[J]. 中国环境科学, 2007, 27(4): 472-476.
- [15] 张庭廷, 韩玉珍, 何宗祥, 等. 酚酸类物质对铜绿微囊藻以及蛋白核小球藻的抑藻作用[J]. 卫生研究, 2016, 45(3): 448-451, 457.
- [16] 吴安平, 张庭廷, 何 梅, 等. 水杨酸对水华鱼腥藻的化感抑制作用及相关毒理学的初步研究[J]. 生物学杂志, 2008, 25(5): 44-47.
- [17] 张庭廷, 何 梅, 吴安平, 等. 对羟基苯甲酸对铜绿微囊藻的化感效应以及对鲤鱼的毒性作用[J]. 环境科学学报, 2008, 29(9): 1887-1893.
- [18] 甘小蓉, 王 超, 杨超慧. 4种化感物质对铜绿微囊藻生长及叶绿素荧光参数影响的比较[J]. 四川环境, 2019, 38(5): 1-6.
- [19] SHAO J, WU Z, YU G, et al. Allelopathic mechanism of pyrogallol to *Microcystis aeruginosa* PCC7806 (Cyanobacteria): from views of gene expression and antioxidant system [J]. Chemosphere, 2009, 75(7): 924-928.
- [20] 高李李, 郭沛涌. 酚酸类化感物质抑藻作用的研究进展[J]. 水处理技术, 2012, 38(9): 1-4.
- [21] RIPPKA R, DERUELLES J, WATERBURY J B, et al. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria [J]. Journal of General Microbiology, 1979, 111(1): 1-61.
- [22] SWAN J A, GOLDEN S S, LIWANG A, et al. Structure, function, and mechanism of the core circadian clock in cyanobacteria [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2018, 293(14): 5026-5034.
- [23] 颜日明. 聚球藻 7942 光自养本征生长动力学及其能量利用研究[D]. 上海: 华东理工大学生物工程学院, 2010: 1-3.
- [24] 段书惠. 植物化感物质抑藻及机理的研究[D]. 天津: 天津科技大学化工与材料学院, 2018: 45-49.
- [25] ROWAN K S. Photosynthetic pigments of algae [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1989: 334.
- [26] 邓 平. 三种沉水植物对浮游植物的化感效应研究[D]. 成都: 中国科学院水生生物研究所, 2007: 23-26.
- [27] 胡利静, 童桂香, 黄光华, 等. 水杨酸对铜绿微囊藻的化感抑制作用[J]. 南方农业学报, 2017, 48(1): 169-173.
- [28] 李 江, 刘云国, 曾光明, 等. 荸荠对铜绿微囊藻的化感抑制作用研究[J]. 中国环境科学, 2015, 35(5): 1474-1479.
- [29] KARASYOVA T A, KLOSE E O, MENZEL R, et al. Natural organic matter differently modulates growth of two closely related coccal green algal species [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2007, 14(2): 88-93.
- [30] FURUKAWA A, OIKAWA S, MURATA M, et al. (-)-epigallocatechin gallate causes oxidative damage to isolated and cellular DNA [J]. Biochemical Pharmacology, 2003, 66(9): 1769-1778.
- [31] BORS W, MICHEL C, STETTMAIER K. Electron paramagnetic resonance studies of radical species of proanthocyanidins and gallate esters [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2000, 374(2): 347-355.
- [32] NAGAYAMA K, SHIBATA T, FUJIMOTO K, et al. Algicidal effect of phlorotannins from the brown alga *Ecklonia kurome* on red

- tide microalgae[J]. *Aquaculture*, 2003, 218(1): 601-611.
- [33] NAKAI S, INOUE Y, HOSOMI M, et al. Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes[J]. *Water Science and Technology*, 1999, 39(8): 47-53.
- [34] TAN K, HUANG Z, JI R, et al. A review of allelopathy on microalgae[J]. *Microbiology*, 2019, 165(6): 587-592.
- [35] 鲁志营, 高云霓, 刘碧云, 等. 水生植物化感抑藻作用机制研究进展[J]. *环境科学与技术*, 2013, 36(7): 64-69, 75.
- [36] YE C, LIAO H, YANG Y. Allelopathic inhibition of photosynthesis in the red tide-causing marine alga, *Scrippsiella trochoidea* (Pyrrophyta), by the dried macroalga, *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta)[J]. *Journal of Sea Research*, 2014, 90: 10-15.
- [37] QIAN H, XU X, CHEN W, et al. Allelochemical stress causes oxidative damage and inhibition of photosynthesis in *Chlorella vulgaris*[J]. *Chemosphere*, 2009, 75(3): 368-375.
- [38] 马建飞, 林瀚智, 秦松. 蓝藻藻胆体的体外组装研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46(9): 1054-1061.
- [39] CARMICHAEL W W, BOYER G L. Health impacts from cyanobacteria harmful algae blooms: implications for the North American Great Lakes[J]. *Harmful Algae*, 2016, 54: 194-212.
- [40] 李锋民, 胡洪营, 种云霄, 等. 芦苇化感物质EMA对铜绿微囊藻生理特性的影响[J]. *中国环境科学*, 2007, 27(3): 377-381.
- [41] 吴程, 常学秀, 董红娟, 等. 粉绿狐尾藻(*Myriophyllum aquaticum*)对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)的化感抑制效应及其生理机制[J]. *生态学报*, 2008, 28(6): 2595-2603.
- [42] CHEN L, WANG Y, SHI L, et al. Identification of allelochemicals from pomegranate peel and their effects on *Microcystis aeruginosa* growth[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(22): 22389-22399.
- [43] YANG Z, KONG F, SHI X, et al. Effects of UV-B radiation on microcystin production of a toxic strain of *Microcystis aeruginosa* and its competitiveness against a non-toxic strain[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2015, 283: 447-453.
- [44] ZHAO W, ZHENG Z, ZHANG J, et al. Allelopathically inhibitory effects of eucalyptus extracts on the growth of *Microcystis aeruginosa* [J]. *Chemosphere*, 2019, 225: 424-433.
- [45] ZHU J, LIU B, WANG J, et al. Study on the mechanism of allelopathic influence on cyanobacteria and chlorophytes by submerged macrophyte (*Myriophyllum spicatum*) and its secretion [J]. *Aquatic Toxicology*, 2010, 98(2): 196-203.
- [46] WANG R, HUA M, YU Y, et al. Evaluating the effects of allelochemical ferulic acid on *Microcystis aeruginosa* by pulse-amplitude-modulated (PAM) fluorometry and flow cytometry[J]. *Chemosphere*, 2016, 147: 264-271.
- [47] 唐学玺, 李永祺. 抗氧化剂对扁藻久效磷毒害的抑制效应[J]. *环境科学*, 2000, 21(1): 87-89.
- [48] WANG J, XIE P. Antioxidant enzyme activities of *Microcystis aeruginosa* in response to nonylphenols and degradation of nonylphenols by *M. aeruginosa* [J]. *Environmental Geochemistry and Health*, 2007, 29(5): 375-383.
- [49] HONG Y, HU H Y, XIE X, et al. Gramine-induced growth inhibition, oxidative damage and antioxidant responses in freshwater cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* [J]. *Aquatic toxicology*, 2009, 91(3): 262-269.
- [50] ASADA K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1999, 50(1): 601-639.
- [51] ÖNCEL I, YURDAKULOL E, KELEŞ Y, et al. Role of antioxidant defense system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants[J]. *Acta Oecologica*, 2004, 26(3): 211-218.
- [52] HEJL A M, KOSTER K L. Juglone disrupts root plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase activity and impairs water uptake, root respiration, and growth in soybean (*Glycine max*) and corn (*Zea mays*) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30(2): 453-471.
- [53] ZHENG H, SUN C, HOU X, et al. Pyrolysis of *Arundo donax* L. to produce pyrolytic vinegar and its effect on the growth of dinoflagellate *Karenia brevis* [J]. *Bioresource Technology*, 2018, 247: 273-281.
- [54] LI Z H, WANG Q, RUAN X, et al. Phenolics and plant allelopathy[J]. *Molecules*, 2010, 15(12): 8933-8952.
- [55] NI L, JIE X, WANG P, et al. Effect of linoleic acid sustained-release microspheres on *Microcystis aeruginosa* antioxidant enzymes activity and microcystins production and release[J]. *Chemosphere*, 2015, 121: 110-116.
- [56] 花铭, 陈良燕, 尹大强. 邻苯三酚和咖啡酸对铜绿微囊藻的化感作用及其机理[J]. *环境化学*, 2008, 27(3): 331-334.
- [57] GROSS E M. Allelopathy of aquatic autotrophs [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22(3/4): 313-339.
- [58] MENG P, PEI H, HU W, et al. Allelopathic effects of *Ailanthus altissima* extracts on *Microcystis aeruginosa* growth, physiological changes and microcystins release [J]. *Chemosphere*, 2015, 141: 219-226.
- [59] 李锋民, 胡洪营, 种云霄, 等. 2-甲基乙酰乙酸乙酯对藻细胞膜和亚显微结构的影响[J]. *环境科学*, 2007, 28(7): 1534-1538.

(责任编辑: 张明霞)