

大型浅水富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理的思考

孔繁翔, 高 光

(中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

摘要:湖泊富营养化依然是我国目前以及今后相当长一段时期内的重大水环境问题。研究蓝藻水华的形成机制,对于科学预测湖泊中蓝藻水华的产生,并采取相应措施减少其带来的影响具有重要的生态和环境意义。为探索富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理,综述了目前对我国大型浅水湖泊蓝藻水华成因研究现状和对水华形成机理的一般认识。分析了导致蓝藻水华形成的化学、物理和生物等主要环境因素,论述了蓝藻,尤其是微囊藻成为水华优势种的可能原因。认为对水华的形成需要全面认识,营养盐浓度的升高可能仅是蓝藻水华形成、且人们可以加以控制的因素之一;在探索水华成因时,不能仅仅局限于夏季蓝藻水华发生时环境特征的研究与观察,而应该提前关注蓝藻的越冬生理生态特征、春季复苏的生态诱导因子及其阈值以及在复苏后,蓝藻如何在生长过程中形成群体,并逐步成为湖泊水生生态系统中的优势种乃至形成水华的过程。并需要对蓝藻越冬的生存对策、蓝藻群体的形成的条件、蓝藻在春季复苏的触发条件及其生态阈值、以及蓝藻在与其它藻类种群竞争中取胜的生理生化特征有足够的认识。蓝藻水华的“暴发”是表观现象,其前提还是藻类一定的生物量,且是一个逐渐形成的过程。根据生态学的基本理论和野外对水华形成过程的原位观测,提出了蓝藻水华成因的四阶段理论假设。即在四季分明、扰动剧烈的长江中下游大型浅水湖泊中,蓝藻的生长与水华的形成可以分为休眠、复苏、生物量增加(生长)、上浮及聚集等 4 个阶段,每个阶段中蓝藻的生理特性及主导环境影响因子有所不同。在冬季,水华蓝藻的休眠主要受低温及黑暗环境所影响;春节的复苏过程主要受湖泊沉积表面的温度和溶解氧控制,而光合作用和细胞分裂所需要的物质与能量则决定了水华蓝藻在春季和夏季的生长状况,一旦有合适的气象与水文条件,已经在水体中积累的大量水华蓝藻群体将上浮到水体表面积聚,形成可见的水华。研究蓝藻水华的形成机理必须寻找导致水华形成的各主要生理阶段的触发因子或特异性因子,针对不同阶段蓝藻的生理特性,进行深入研究。只有这样才有可能逐步弄清蓝藻水华的形成机制,并对其发生的每一进程进行预测,寻求更加具有针对性的控制措施。

关键词:浅水湖泊;富营养化;蓝藻水华;机理

Hypothesis on cyanobacteria bloom-forming mechanism in large shallow eutrophic lakes

KONG Fan-Xiang, GAO Guang (Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 589~595.

Abstract: Eutrophication in Chinese lakes is one of the most serious water-pollution problems present and will still be in the near future. It is very important to forecast the occurrence of cyanobacteria bloom in lakes and then find a way to reduce its impact on the environment. Therefore, it is necessary to get comprehensive knowledge about the cyanobacteria bloom-forming mechanism in eutrophic lakes. The aim of this paper is to explore the bloom-forming mechanism based on the past and present research works about the development of water bloom in aquatic ecosystems. We tried to expound the dominant physical, chemical and biological factors that might induce the formation of water bloom. We also discussed the reason why cyanobacteria, especial *Microcystis*, become the dominant species in phytoplankton community. Our discussion considered that

基金项目:国家重点基础研究发展计划资助项目(2002CB412305);国家自然科学基金资助项目(40471045);中国科学院百人计划资助项目;中国科学院南京地理与湖泊研究所所长基金资助项目

收稿日期:2004-05-01;**修订日期:**2005-01-15

作者简介:孔繁翔(1957~),男,江苏人,博士,教授,从事环境生物学研究. E-mail: fxxkong@niglas. ac. cn

致谢:曹焕生、扬州帮助收集资料,陈宇炜帮助修改有关内容,谨致谢意

Foundation item: State Key Basic Research and Development Plan (No. 2002CB412305); The National Natural Science Foundation of China (No. 40471045); The One-Hundred-Scientist Program of CAS

Received date: 2004-05-01; **Accepted date:** 2005-01-15

Biography: KONG Fan-Xiang, Ph. D., Professor, mainly engaged in environmental biology. E-mail: fxxkong@niglas. ac. cn

the high nutrient level is just one of the factors that control the water bloom formation in Taihu Lake. We suggested that the future research should deal with not only the cyanobacteria bloom occurring period in summer but also the colony accumulating and settling process to the sediment surface in autumn and the recruiting process in spring. We also suggested the further investigation that should be interested for us: (1) What is the over-wintering survival strategy of *Microcystis*? (2) What is the colony composition really like? (3) How does the *Microcystis* turn from small size with only a couple of individual cells into large size with hundreds of cells, then conglutinated together by sheath to form water bloom? (4) How does the alga obtain the threshold value that induce its recruitment in spring? (5) What is the biochemical and physiological characters that make cyanobacteria dominated in phytoplankton community? We considered that the outbreak of a bloom in short time is just an apparent phenomena. In fact, the bloom is the result of a variation of vertical position of large volume of algal biomass that is gradually developed and accumulated for long time. According to the ecological theory and the *in situ* observation of the water bloom in Taihu Lake, we raised the four-phase development hypothesis on the process of the cyanobacteria bloom-forming: dormancy in winter, recruitment in spring, growth and float to the water surface in summer and sink to the sediment in autumn. There are different factors that will influence the status of algae in different phases. For example, in the dormancy phases, it is likely to be controlled by low temperature and illumination; and during the recruitment; the main factors may be the temperature and dissolve oxygen on the sediment surface. In addition, the algal growth rate is controlled by the nutrient and energy needed for photosynthesis and cell division. We concluded that (1) the hydrological and meteorological condition would cause the algae to float up to the water surface and then form the water bloom; (2) the further pertinence survey is necessary to control the cyanobacteria bloom before it starts to recruit, develop and bloom.

Key words: hypothesis; large shallow lakes; cyanobacteria bloom-forming; mechanism

文章编号:1000-0933(2005)03-0589-07 中图分类号:Q948,X17 文献标识码:A

随着湖泊流域人类活动的加剧、大量的营养盐通过各种途径进入水体,使得人们越来越关注水体中营养盐的水平。国际经济发展合作组织(OECD)将这种“水体中由于营养盐的增加而导致藻类和水生植物生产力的增加、水质下降等一系列的变化,从而使水的用途受到影响”^[1]的现象定义为湖泊的富营养化,并给出了相应的评价标准。在随后的 20~30a 间,湖泊的富营养化作为评价水体的营养状态的标准而被广泛地应用^[2]。研究表明^[3]:我国目前 66% 以上的湖泊、水库处于富营养化的水平,其中重富营养和超富营养的占 22%,使得富营养化成为我国湖泊目前与今后相当长一段时期内的重大水环境问题。

与湖泊富营养化相伴随的一个普遍现象就是许多浮游植物,尤其是那些具有浮力或运动能力的藻类,通常会过度生长,形成藻类的水华^[4],从而导致水质的下降及一系列严重的水环境问题。虽然目前对“水华”一词尚未有非常精确的定义,通常大多是指浮游植物的生物量显著地高于一般水体中的平均值,并在水体表面大量聚集,形成肉眼可见的藻类聚积体^[5]。在形成水华时,水体中叶绿素 a(Chla)的浓度一般在 10mg/m³ 以上。由于广泛地存在于淡水生态系统中及其所产生的一系列严重的水环境问题,微囊藻(*Microcystis*)水华受到高度的重视而成为研究最多的一种藻类水华^[6],在世界各地及我国均有大量的报道^[7~9]。

目前人们对水华的认识大多是通过表观现象得出的。在许多情况下,藻类水华出现的速度非常快,这使得“水华”的出现存在突然性,并导致形成了蓝藻可以在短时间内以极快的速度生长的观念^[5],以致于在新闻媒体的报道乃至专业文献的描述中,水华是在很短时间内暴发、难以预测,并认为每年水华暴发的频次在逐年增加。正是因为至今不能明确诱导水华暴发的主导因子,因此目前的研究更加关注多种因子的耦联作用。研究蓝藻水华的形成机制,可以科学地预测水体中蓝藻水华的产生,并采取相应的技术措施,减少其带来的影响,具有极其重要的生态和环境意义。

1 蓝藻水华形成的环境因素

微囊藻在自然环境中适宜条件下,常常能在较短的时间内形成“水华”,其成因和主要的控制因子是什么?为什么在相同的条件下,蓝藻在与其它藻类的竞争中可以获得生长优势?这些问题一直是各国科学家所共同关注的。经过数十年的研究,目前多数观点认同蓝藻水华的形成一般是由蓝藻本身的生理特点以及温度、光照、营养盐、其它生物等诸多环境因素所引发的^[10]。

1.1 物理因素

有关实验表明微囊藻的最佳生长温度高于其它藻类^[11],但有关微囊藻适宜生长于较高温度的结论更多的是来源于野外的观测及基于其水华多发生于夏季的事实^[5],室内实验证明,太湖微囊藻的最适生长温度为 30~35℃^[11],水库中的围隔实验证实当水温为 26℃时,最适宜于微囊藻的聚集、上浮而形成水华^[12]。

水体中的光照条件会对其中生长的藻类产生重要的影响。由于蓝藻细胞体内除了具有叶绿素外,还同时具有藻胆蛋白(包括藻蓝蛋白、别藻蓝蛋白),这些色素使得蓝藻可以利用其它藻类所不能利用的绿、黄和橙色部分的光(500~600nm),从而比其

它藻类具有更宽的光吸收波段,能更有效地利用水下光的有效光辐射并可以生长在仅有绿光的环境中^[5]。此外,长期暴露在强光条件下对许多藻类来说可能是致命的,但微囊藻通过增加细胞内类胡萝卜素的含量而保护细胞免受光的抑制,因此,对强光有较大的忍受性^[13]。加之蓝藻仅需较少的能量就能维持其细胞的结构和功能,在较低的光照条件下蓝藻可以比其它藻类具有更高的生长速率。这样,在扰动及其它浮游生物数量较多的条件下,蓝藻就具有更多的竞争优势^[5]。

此外,水文、气候、气象等条件也可以通过影响湖泊水体的分层、混合以及光照^[14]、营养盐的可利用性等,从而直接或间接地影响蓝藻种群的细胞密度、种群组成、垂直分布、生命周期等。直接作用是由于风浪和湖流的运动将湖区内的蓝藻吹向湖岸,形成水华;而间接作用,尤其在大型浅水湖泊中,可能更多的是由于风浪的扰动,导致了大量的营养盐从沉积物中释放出来,大大增加了水体中藻类可利用的营养盐含量^[15,16]。

1.2 化学因素

在水华形成机理研究中,研究最多的可能就是有关营养盐与藻类生长之间的关系。由于蓝藻水华通常出现在富营养化的湖泊中,早期人们通常假设它们的生长可能需要较高的磷、氮浓度支撑。确实,伴随着湖泊的富营养化,尤其是水体中磷浓度的增加,通常会导致水体中浮游植物的种群组成朝着形成水华的蓝藻演替^[17]。同时,水体中总氮总磷比(TN:TP)也会显著影响着浮游植物的种群组成^[18],通常当 TN:TP<29 时,可以形成水华的蓝藻会占优势^[19]。然而,最近的研究结果表明:在较高的 TN:TP 的情况下,水体中也会形成蓝藻的水华,较低的 TN:TP 并不是蓝藻水华形成的条件,而是蓝藻水华产生的结果^[20]。当水体中溶解性磷的浓度>0.01mg/L 时,磷浓度的降低不会导致藻类生物量的减少^[21]。而在太湖的梅梁湾,水体中平均溶解性磷已经达到 0.03~0.07mg/L^[22]。因此,在湖泊富营养化过程的早期,磷作为藻类的生长限制性因子,其含量的增加,导致了藻类的大量生长。但是一旦磷进入湖泊的量大大增加,湖泊底泥中也逐步积累了大量的磷元素,在合适的环境动力作用下,有可能再次释放到水体中^[15]。在这些湖泊中,磷可能已经不再是藻类生长的限制因子,根据美国生态学家 Odum 关于“限制因子规律只有在严格的稳定条件下才能应用”的观点,由于湖泊并不是一个封闭的生态系统,因此,也许引起水华暴发的限制性因子已经发生了转换,有可能其他环境因素成为了藻类生长与水华暴发的限制因子,而营养元素的浓度只是人们可以控制的诱导因素之一,这有待人们进一步研究加以认识。

事实上,由于蓝藻的生活史、行为特点,使得它们能够更有效地适应特殊的磷环境。例如:微囊藻有较高的磷吸收的最大摄取速率(V_{max})^[23]、比其它藻类具有更强的储存磷的能力,它们可以在细胞中储存足够的磷(够细胞分裂 2~4 次)^[24]、对磷、氮等营养盐的结合力比其它藻类高^[25]等,这些特点使得它们可以更有效地利用磷,尤其在氮、磷限制的条件下,具有比其它藻类更高的竞争力。因此,在许多氮、磷浓度较低的水体中,也时常可以见到蓝藻的水华。对于生长在大型湖泊中的蓝藻而言,由于湖泊内部的营养盐循环、沉积物-水界面的交换、微生物过程等使得它们生长所需的营养盐往往可以得到再生、补充,而不必完全依赖于外界的输入^[26]。因此,与生长在小型湖泊中的相比,它们更少受营养盐的限制^[27,28]。此外,有研究报道,湖泊中风浪的扰动可能比水体中的营养盐的含量本身更能影响铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)的生长^[29]。

1.3 生物因素

相对与物理因素和化学因素,对蓝藻水华形成的生物学因素,尤其是生物种群间相互作用的因素研究较少。已有的研究主要关注的是蓝藻本身的生理生态特征在形成优势种群过程中的作用。例如,为了获取适宜的光辐射,蓝藻常常会以形成表层水华的方式作为其适应环境的生态对策的一部分^[30]。许多种类的蓝藻细胞中具有的气囊,使得它们能够悬浮在水中,同时可以通过调节浮力来控制它们在水体中的垂直分布、昼夜迁移及形成水华的能力。这种通过浮力的控制一方面使得它们能更好地适应环境的变化,例如:漂浮到表层,增加获得光照的条件^[31]、迁移到营养盐较适宜的位置,增加营养盐供给^[32];另一方面,水华蓝藻,如微囊藻,通过细胞分裂和胶鞘形成,形成了细胞数量很多的群体,不仅增强了下沉和上浮的速度,而且减少了沉积的损失^[33]。蓝藻的这种能够进行垂直迁移的特性,使得它们在与其它藻类竞争营养盐,尤其是在竞争光的方面具有明显的优势。近期许多研究还提出了蓝藻成为优势种的其他原因,例如:蓝藻对低温以及低光强和紫外线的适应,与其他藻类相比,可以过量摄取无机碳和营养物质的能力,由于形成群体胶鞘,降低了被浮游动物摄食的可能,分泌它感物质对其他物种的抑制作用以及藻毒素对其他物种生长抑制作用等。

在自然环境中,蓝藻必须面临昼夜交替的过程,它们可能会长期或周期性处于一种厌氧的环境中。在这种条件下,蓝藻可以以发酵的形式,分解、利用光合作用时积累在细胞体内的糖原作为能量来源,从而可以维持其生命活动并生长良好。而不具备这种能力的其它藻类在暴露于黑暗、厌氧条件下 2~3h 后,细胞就会死亡和裂解^[34]。此外,湖泊中的蓝藻生命循环的过程中,还包括一个持续不断停留在表层沉积物中的阶段。在水华形成期间和水华形成以后,尤其是当生长环境条件不利时,微囊藻会聚集,进入休眠状态而沉降到相对黑暗、厌氧的表层沉积物中。在这种特殊的环境条件、细胞内贮存的丰富有机物可能为微囊藻的休眠细胞提供了复苏和生长基础。微囊藻的这种生活史策略不仅会影响水体中微囊藻的种群变动,而且可能有助于其越过环境条件恶劣的冬季^[35,36]。这一现象虽然被国内外研究者所注意,但因为其过程十分复杂,且生物量极低,用传统的方法无法进行

采样和深入分析,至今还没有完全为人们所认识^[37]。一些丝状蓝藻可以形成厚壁孢子(akinetes)以度过不良环境,但是至今没有微囊藻形成此类孢子的报道。根据已有的研究报告和作者的观察,在越冬时,微囊藻是以单细胞或数个细胞的小群体状态存在,在春季复苏时,才逐步由单细胞或小群体生长为含有数千个细胞的大群体乃至最终上浮到水面形成水华。目前对微囊藻越冬生理生态对策了解甚少。但是,如果对冬季水体底层低温黑暗极端环境条件下,水华蓝藻生存的生理生态对策有进一步认识,就有可能在冬季,即蓝藻复苏并大量繁殖形成水华之前及时采取针对性措施,为探索控制水华蓝藻技术途径提供理论根据。Kamermans 等^[38]认为,一些藻类能在春季迅速生长并在夏季形成水华的主要原因就是在冬季这些藻细胞埋于底泥中得以生存。只有蓝藻这类具有多种代谢类型的藻类才可以在此环境中保持细胞的完整性及保持光合作用的能力。Fallon 等从 Mendota 湖底泥中采集的微囊藻,经过一段时间的培养后仍然具有光合作用活性,并发现微囊藻主要集中在小于 4 cm 的底泥表层。且越冬微囊藻更能适应弱光^[39]。Tsujiura 等人研究表明,在冬季,琵琶湖(Lake Biwa)底泥表面的微囊藻高于初夏,而从仲夏到秋季则一直增加,这与水柱中藻类生物量的一般规律正好相反^[40]。作者所在课题组同样检测到,富营养化较严重的太湖梅梁湾湖区底泥表面的藻蓝素浓度要高于开阔的湖心区底泥表面;而同在梅梁湾,其冬季底泥表面的藻蓝素水平又高于夏季^①。待环境条件适宜时,处于休眠状态的藻细胞又会大量萌发,从沉积物中重新回到水体中迅速繁殖,这种从沉积物中“复苏”的种群有时会足够大到影响它们的种群动态^[41]。因此目前对冬季水华蓝藻在不同营养化状态的湖区底泥上的分布规律,以及与未来夏季形成水华的空间关联缺乏系统的认识,对春季蓝藻在底泥与上覆水之间的迁移与复苏上浮直至形成水华过程也需要进一步的研究。

水体中的浮游植物群落大小是由捕食和营养盐共同控制的,且这种变化具有季节性。一般而言,春季时捕食的影响较大,而夏季营养盐的限制更严重些^[42]。浮游动物所能摄食的最大食物颗粒,取决于其体积的大小^[43]。浮游动物在摄食时,对直径 $< 50\mu\text{m}$ 的微囊藻群体不具有选择性,而当微囊藻细胞聚集、形成较大的群体后,就可以有效地抵御原生动物的捕食^[44]。

这种藻类对于捕食压力的适应机制同样对研究蓝藻水华形成机理有所启发。在已有水华形成机理研究过程中,虽然在微囊藻的室内培养过程中所添加的营养盐浓度远远超过一般能形成水华的湖泊环境中的浓度,例如磷和氮,光照和温度等条件也是控制在最佳状态,但是微囊藻总是以单细胞状态存在,不能形成野外常见的群体,因此在实验室内控制条件下进行模拟水华形成过程的实验中,即使其生物量达到很大,也难以观察到藻类细胞上浮到液面,积聚以至形成水华的现象。正是因为有关生态因子在室内模拟实验中无法诱导水华形成,因此至今很难验证某一因素就是水华形成的诱导因子。这也一直阻碍着此类研究的进展。究其原因,可能是由于现有的模拟实验中所考虑的仅仅是藻类生长的物理与化学因素,而几乎没有考虑其他生物的存在对其生存形式的影响,尤其是野外普遍存在的种群之间的竞争作用以及浮游动物对其形成的捕食压力。根据生物协同进化的基本规律,正是由于有浮游动物的捕食压力,藻类在长期进化过程中为抵御捕食,常常会形成藻毒素、胶鞘以及群体,以减少由于被过度捕食而导致种群灭绝的可能,这样,浮游动物也不会由于过捕而失去食物来源。捕食压力对蓝藻种群群体形成的诱导现象已在实验室模拟研究中偶见报道。例如,Burkert 等^[45]在透析隔膜实验中,由于偶然事故,分隔的透析膜突然破裂,使得隔膜另一边的鞭毛虫突然进入铜绿微囊藻培养空间,随后观察到由几十乃至几百个细胞聚合形成的群体。报道没有说明是鞭毛虫释放的诱发性化学物质还是直接的捕食压力诱发藻类细胞发生生理生化反应,导致群体形成,且其群体形态与自然湖泊的形成水华的群体还有差别;Jang 等^[46]也发现,当铜绿微囊藻与大型蚤、蚤状蚤及多刺裸腹蚤 3 种浮游动物共同培养时,不仅藻毒素增加,也能诱导群体形成;国内水生生物研究所的研究人员探讨了群体胶鞘的形成与消解在水华爆发和毒素产生中的生理生态学意义,发现失去了群体胶鞘的微囊藻仍生长良好,但是毒性及毒素的组成等生物学特性发生了重大变化。作者所在课题组曾经观察到,在实验室内采用冬季太湖底泥培养滤液,诱发纯培养的铜绿微囊藻单细胞形成了 30~60 个细胞的群体。藻类的生长导致生物量的增加与被摄食所引起的减少也许对于水华成因的认识有所帮助。

2 蓝藻水华成因的理论探讨

2.1 对蓝藻水华成因的思考与理论假设

从生态学的角度来看,蓝藻水华形成作为一种典型的生态学现象,也应该遵循生态学基本规律。尽管在已有的研究中,都注意到了生态因子对生物作用的基本规律,即生态因子对生物的综合作用,主导因子作用、直接作用和间接作用,但是似乎对蓝藻水华形成的生态因子阶段性作用关注不够。

人们所观测到的湖面出现蓝藻水华“暴发”,一般是在高温季节、强光条件和风平浪静时等特定的环境条件。事实上,如果在显微镜下观察,就可以发现,在此之前水体中已悬浮有大量的微囊藻群体。一旦气象与水文条件适合,微囊藻群体上浮、聚集在

① 孔繁翔,水华蓝藻在冬季低温及黑暗条件下生命特征与空间分布,香山科学会议论文集,北京,2003,83~85

水表面形成水华,而表层以下水体中藻类的群体却明显减少。因此,可以推断,在水华形成前后,同一水柱中的叶绿素总量可能并没有很大变化,在大多数情况下,这种突然出现的“水华”只不过是已存在、分散在水体中的藻类群体在适宜条件下的上浮、聚集、迁移至水面并为人们肉眼所见的过程,而非藻类在短时间内连续的快速生长所致^[47]。因此,蓝藻水华的出现,从表观现象上看确实是瞬时的“暴发”,但是其本质却显然有一个逐渐发展与形成过程,是藻类生物量水体中的逐渐增加的一个缓慢、可以预测的过程。其前提仍然是水体中已经存在较大的藻类生物量。准确地说,“暴发”仅仅描述了短时间内大量水华蓝藻群体的空间位置的改变,主要是从水体中上浮到水体表层或者是由于风的作用,在湖岸的局部地区大量聚集,而不是生物量的“巨变”。对这个问题的正确认识将不仅仅是名词的差异,而且将直接影响到对水华形成机理及其研究方法的确定。这也许需要从水华的严格定义及其指标来认识。如果认为叶绿素含量是水华是否形成的指标,那已有文献中所描述的每年几次的水华暴发“次”与“次”之间,水体中叶绿素含量是明显下降了然后在下次暴发时再次增加?还是一直持续维持在较高的水平?根据目前所得到的观察资料,大多数数据似乎都显示在湖泊水体中,叶绿素的含量在夏季水华发生季节,在没有人为干扰的情况下,只要环境因子合适,一般都持续以高浓度的状态存在,据此也就无“第一次”与“第二次”水华暴发之说,因为这期间叶绿素并没有迅速消失或增加。如果认为只有水华蓝藻群体上浮到水面才是形成水华的标志,根据作者及有关研究者的追踪观察发现,在夏季水华常发季节,只要气象和水文条件适合,在太湖水体中早已存在的大量微囊藻群体在一天内可以多次上浮与下沉,也就是说,每天都可以“暴发”无数次。这与现有的文献或媒体报道中所描述的某年某月某日发生水华暴发,或者某次水华暴发持续了几天,以及每年水华暴发的频次记载等描述都有一定的差异。如果认为需要同时满足叶绿素含量和上浮积聚两个指标才能认定水华的形成,也就是说,仅仅叶绿素含量的增加不能成为水华形成的判据,显然这种说法又与水质以及由其造成的生态危害的实际情况不相符合。可见,确切的水华定义或指标的确定对研究水华形成机理十分必要。

正是由于水华的“暴发”的前提是一定的藻类生物量,因此在探索夏季水华的成因时,不能仅仅局限于夏季蓝藻水华发生时环境特征的研究与观察,而应该提前关注蓝藻的越冬生理生态特征、春季复苏的主要生态诱导因子及其阈值以及在复苏后,蓝藻如何在生长过程中形成群体,并逐步成为湖泊水生生态系统中的优势种乃至形成水华的过程。

因此,根据生态因子作用的一般特征以及对太湖蓝藻水华形成过程的野外原位观测,作者认为可以提出这样的假设:在四季分明、扰动剧烈的长江中下游大型浅水湖泊中,蓝藻的生长与水华的形成可以分为休眠、复苏、生物量增加、上浮和积聚形成水华等 4 个主要的阶段。在不同阶段中,微囊藻的生理特征及其主导生态因子完全不同(表 1)。因此,应根据其不同的生理阶段,对蓝藻水华形成过程进行更有针对性的深入研究。其实这 4 个阶段的时间分段也不是绝对的,不同阶段之间彼此也有重叠。例如,在春季,藻类一边复苏,同时生长也已经开始,而在生长过程中,只要有合适的气象与水文条件,生物量足够大时,藻类群体就有可能上浮到水面形成水华。事实上,许多研究已经在这些不同的阶段分别进行了多年的探索,尤其是蓝藻生长和水华形成阶段的研究,已极大地丰富了人们对蓝藻水华成因的认识。本文提出的假说一方面强调了其他阶段可能其主导因子有所不同,力图使蓝藻水华形成机理研究更为系统化;另外,如果能了解蓝藻在极端环境中,尤其在冬季水底黑暗条件下蓝藻生存的生理生态对策,而这又是蓝藻生命周期中必需经历的、且是最薄弱和生物量很低的环节,确定春季水华蓝藻复苏的诱导因子,就有可能为探索在蓝藻休眠期或复苏前采取更加有针对性的控制蓝藻的新技术提供理论根据。

表 1 蓝藻生长及水华形成的主要阶段及主导影响因子

Table 1 The dominating factors that influence the growth of cyanobacteria and development of bloom in different phases

时间(月)time	生理阶段 The phases of life	生命现象特征 Characters of life	主要控制因子 The dominating factors to control
11~2 Nov. ~Feb.	衰亡、休眠(?) Feeble, dormancy(?)	代谢基本停止(?) Metabolism halt(?)	低温与黑暗 Low temperature and dark
3~4 Mar. ~Apr.	复苏 Recruitment	生理、生化活性缓慢恢复,群体形成 Recruitment of physiological and biochemical activity; formation of colony	温度、溶解氧、营养盐 Temperature, dissolve oxygen, and nutrients
4~9 Apr. ~Sep.	生物量增加 Biomass increase	光合作用、细胞增殖 Photosynthesis, cell multiplication	光合作用需要的能量与物质 Energy and material needed for photosynthesis
5~10 May~Oct.	上浮、积聚 Float and assemble on the surface of the water	气囊与胶鞘 Gas vesicle and mucilage	气象、水文条件 Weather and hydrological condition

2.2 需要进一步研究的内容

虽然对蓝藻的生长以及生理特征等方面已有大量的研究。但要验证上述的假设,仍有一些关键的问题需要深入探索。目前迫切需要进行研究的内容有:寻找导致水华形成的各主要生理阶段的触发因子或特异性因子。例如:蓝藻如何越过冬天的低温

及湖底的低光照乃至黑暗环境?在这种特殊的环境中藻类生存的极值是什么?蓝藻在春季复苏的触发条件及其生态阈值?蓝藻在与其它藻类种群竞争中取胜的生理与生化特征?蓝藻过度增值的主导因素?蓝藻的气囊的形成、浮力控制的条件?微囊藻群体形成的条件及其在水华形成过程的作用?以及气象与水文因素与蓝藻群体在水体中空间垂直位置改变速率的定量关系等。只有这样才有可能逐步弄清蓝藻水华的形成机制,并对其发生的每一进程进行早期预测,寻求更加具有针对性的控制措施,尽量减少由于蓝藻水华导致的水质恶化带来的经济与社会危害。

References:

- [1] OECD. *Eutrophication of Waters. Monitoring, Assessment and Control*. Final Report, OECD Cooperative Program on Monitoring of Inland Waters (Eutrophication Control), Environment Directorate, OECD, Paris, 1982. 154.
- [2] Ryding S O and Rast W. *The control of eutrophication of lakes and reservoirs*, Vol. 1. UNESCO, London, 1989. 37~63.
- [3] Huang Y P. *Contamination and control of aquatic environment in Lake Taihu*. Beijing: Science Press, 2001.
- [4] Shapiro J. Blue-green algae: why they become dominant. *Science*, 1972, **179**:382~384.
- [5] Oliver R L and Ganf G G. Freshwater blooms, In: Whitton, B. A. and M. Potts eds. *The Ecology of Cyanobacteria*, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000. 149~194.
- [6] Dokulil M T and Teubner K. Cyanobacterial dominance in eutrophic lakes: Causes-Consequences-Solutions. *J. Lake Sci.*, 1998, **10**:357~370.
- [7] Dokulil M, Chen W and Cai Q. Anthropogenic impacts to large lakes in China; the Tai Hu example. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 2000, **3**:81~94.
- [8] Tilzer M M and Geller W. Global water supply and threats to global water supply. In: Sund H, ed. *Environmental protection and lake ecosystem*. Beijing: China Science & Technology Press, 1993. 61~66.
- [9] Jin X, Liu H, Tu Q, et al. *Eutrophication of lakes in China*. Beijing: Chinese Research Academy of Environmental Sciences, 1990.
- [10] Paerl W, Fulton R S, Moisaner P H, et al. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *Sci World*, 2001, **1**: 76~113.
- [11] Chen Y W, Gao X Y. Study on variations in spatial and temporal distribution of *Microcystis* in Northwest Taihu. Lake and its relations with light and temperature. In: CAI Qiming. *Ecology of Taihu Lake*. China Meteorological Press, 1998. 142~148.
- [12] Hua J B, Zong Z X. Experimental research on formation of algae bloom in Yanghe reservoir. *Universitatis Pekinensis (Acta Scientiarum Naturalium)*, 1994, **30**:476~484.
- [13] Paerl H W, Tucker J and Bland P T. Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green (*Microcystis aeruginosa*) surface blooms. *Limnol. Oceanogr.*, 1983, **28**:847~857.
- [14] Zhang Y L, Qin B Q, Chen W M, et al. Analysis on distribution and variation of beam attenuation coefficient of Taihu Lake's water. *Analysis in water science*, 2003, **14**: 447~453.
- [15] Qin B Q, Hu W P, Gao G, et al. Driving mechanism of sediment resuspension and conceptual pattern of internal release in Taihu Lake. *Chinese Science Bulletin*, 2003, **48**:1822~1831
- [16] Fan C X, Zhang L, Qin B Q, et al. Estimation of dynamic release of phosphorus from suspended particles under wave in Lake Taihu. *Science in China (Series D)*, 2003, **33**:760~768.
- [17] Steiberg C E W and Hartmann H M. Planktonic bloom forming cyanobacteria and the eutrophication of lake and rivers. *Freshwater Biol.*, 1988, **20**:279~287.
- [18] Schindler D W. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 1977, **195**:260~262.
- [19] Smith V H. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, 1983, **221**:669~671.
- [20] Xie L, Xie P, Li S, et al. The low TN:TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms? *Water Res.*, 2003, **37**:2073~2080.
- [21] Sas H. *Lake restoration and reduction of nutrient loading: expectations, experiences, extrapolations*. St Augustin: Academia Verlag Richarz, 1989.
- [22] Qin B Q, Hu W P, Chen W M. *Succession process and mechanism of aquatic environment in Lake Taihu*. Beijing: Science Press, 2004. 200~201.
- [23] Kromkamp J, Van D, Heuvel A, et al. Phosphorus uptake and photosynthesis by phosphate-limited cultures of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Br. Phycol. J.*, 1989, **24**:347~355.
- [24] Sommer U. Comparison between steady and non-steady state competition; experiments with natural phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 1985, **30**:335~346.
- [25] Fujimoto N and 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**:250~256.
- [26] Hudson J J, Taylor W D and Schindler D W. Planktonic nutrient regeneration and cycling efficiency in temperate lakes. *Nature*, 1999,

400:659~661.

- [27] Reynolds C S, Reynolds S N, Munawar I F, *et al.* The regulation of phytoplankton population dynamics in the world's largest lakes. *Aquatic Ecosystem Health and Management*. 2000, **3**:1~21.
- [28] Guildford S J, Hendzel L L, Kling H J, *et al.* Effects of lake size on phytoplankton nutrient status. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1994, **51**:2769~2783.
- [29] Zhang M, Shi X L, Jiang L J, *et al.* Effects of two exogenous phosphorus and shake on the growth of *Microcystis aeruginosa*. *Chinese Journal of Applied & Environmental biology*, 2002, **8**: 507~510
- [30] Paerl H W and Ustach J F. Blue-green algal scums; an explanation for their occurrence during freshwater blooms. *Limnol. Oceanogr.*, 1982, **27**:212~217.
- [31] Agusti S and Philips E J. Light absorption by cyanobacteria; Implications of the colonial growth form. *Limnol. Oceanogr.*, 1991, **37**:434~441.
- [32] Ganf G G and Oliver R L. Vertical separation of light and available nutrients as a factor causing replacement of green algae in the plankton of stratified lake. *J. Ecol.*, 1982, **70**:829~844.
- [33] Reynolds C S. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biol.*, 1984, **14**: 111~142.
- [34] Stal L J and Moezelaar R. Fermentation in cyanobacteria. *FEMS Microbiol. Rev.*, 1997, **21**:179~211.
- [35] Brunberg A K and Blomqvist P. Recruitment of *Microcystis* (Cyanophyceae) from lake sediments; The importance of littoral inocula. *J. Phycol.*, 2003, **39**: 58~63.
- [36] Brunberg A K and Blomqvist P. Benthic overwintering of *Microcystis* colonies under different environmental conditions. *J. Plankton Res.*, 2002, **24**:1247~52.
- [37] Vincent W F and Goldman C R. Evidence for algal heterotrophy in Lake Tahoe, California-Nevada. *Limnol. Oceanogr.*, 1980, **25**:89~99.
- [38] Kamermans P, Malta E J, Verschuure J M, *et al.* Role of cold resistance and buriak for winter survival and spring initiation of an *Ulva* spp. (Chlorophyta) bloom in a eutrophic lagoon (Veerse Meer lagoon, The Netherlands). *Marine Biology*, 1998, **131**:45~51.
- [39] Fallon R D and Brock T D. Overwintering of *Mirocystis* in Lake Mendota. *Freshwater Biol.*, 1981, **11**:217~226.
- [40] Tsujimura S, Tsukada H, Nakahara H, *et al.* Seasonal variation of *Microcystis* populations in sediments of Lake Biwa, Japan. *Hydrobiologia*, 2000, **434**: 183~192.
- [41] Perakis S S, Welch E B and Jacoby J M. Sediment-to-water blue-green algal recruitment in response to alum and environmental factors. *Hydrobiologia*, 1996, **318**: 165~177.
- [42] Vanni M J and Temte J. Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 1990, **35**:697~709.
- [43] Burns C W. The relationship between body size of filter feeding cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.*, 1968, **13**:675~678.
- [44] Lynch M and Shapiro J. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 1981, **38**:798~817.
- [45] Burkert U, Hyenstrand P, Drakare S, *et al.* Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Ecology*, 2001, **35**: 9~17.
- [46] Jang M H, Ha K, Joo G J, *et al.* Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshwater Biology*, 2003, **48**:1540~1550.
- [47] Reynolds C S. The ecology of the planktonic blue-green algae in the North Shropshire meres. *Field Studies*, 1971, **3**: 409~432.

参考文献:

- [3] 黄漪平 主编. 太湖水环境及其污染控制. 北京: 科学出版社, 2001.
- [11] 陈宇炜, 高锡云. 西太湖北部微囊藻时空分布及其与光温等环境因子关系的研究. 见: 蔡启铭主编. 太湖环境生态研究(一). 北京: 气象出版社, 1998. 142~148.
- [12] 华锦彪, 宗志祥. 洋河水库“水华”发生的实验研究, 北京大学学报(自然科学版), 1994, **30**:476~484.
- [14] 张运林, 秦伯强, 陈伟民, 等. 太湖水体光学衰减系数的分布及其变化特征, 水科学进展, 2003, **14**: 447~453.
- [15] 秦伯强, 胡维平, 高光, 等. 太湖沉积物悬浮的动力机制及内源释放的概念性模式. 科学通报, 2003, **48**:1822~1831.
- [16] 范成新, 张路, 秦伯强, 等. 风浪作用下太湖悬浮态颗粒物中磷的动态释放估算. 中国科学(D辑), 2003, **33**:760~768.
- [22] 秦伯强, 胡维平, 陈伟民. 太湖水环境演化过程与机理. 北京: 科学出版社, 2004. 200~201.
- [29] 张民, 史小丽, 蒋丽娟, 等. 两种外源性磷及振荡对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)生长的影响, 应用与环境生物学报, 2002, **8**:507~510.