

DOI: 10.5846/stxb201202140200

马健荣, 邓建明, 秦伯强, 龙胜兴. 湖泊蓝藻水华发生机理研究进展. 生态学报 2013, 33(10): 3020–3030.

Ma J R, Deng J M, Qin B Q, Long S X. Progress and prospects on cyanobacteria bloom-forming mechanism in lakes. Acta Ecologica Sinica 2013, 33(10): 3020–3030.

## 湖泊蓝藻水华发生机理研究进展

马健荣<sup>1,2</sup>, 邓建明<sup>1,2</sup>, 秦伯强<sup>1,\*</sup>, 龙胜兴<sup>3</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. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 贵阳市环境监测中心站, 贵阳 550002)

**摘要:** 蓝藻水华是富营养化湖泊常见的生态灾害, 通过产生毒素、死亡分解时使水体缺氧和破坏正常的食物网威胁到饮用水安全、公众健康和景观, 会造成严重的经济损失和社会问题。揭示其发生机理是进行防治的基础。综述了蓝藻水华发生机理的主要假说和证据, 主要分为环境因子(营养盐、氮磷比、温度、微量元素、浮游动物牧食、水文和气象条件等)和生理生态特性(伪空泡、胶质鞘、CO<sub>2</sub>浓缩机制、适应低光强、贮藏营养物质、防晒、产毒素和固氮等)两个方面; 评述了主要新理论, 展望了今后的研究。到目前为止的研究表明寻找一两个关键因子并不能阐明蓝藻水华的发生机理。现存的理论或假说尽管已经在蓝藻水华的防治实践中产生重要作用, 但仍然未能清楚地阐释其发生的客观规律。认为蓝藻水华是在各种环境因子(外因)的耦合驱动下, 水华蓝藻由于其独特的生理生态特性(内因), 产生巨大的生物量而在浮游植物群落中占绝对优势, 在合适的水文气象条件下集聚于水表面而形成。因此水华机理的研究应同时关注水华蓝藻的生理生态学规律和蓝藻水华发生的各种环境条件。不同环境因子协同影响水华蓝藻的不同生理生态特性的表达, 从而影响水华的发生过程, 将可能是以后研究的重点。蓝藻水华机理的研究在微观方面正趋向于应用分子生物学手段分析蓝藻生理过程, 宏观方面则将广泛应用遥感遥测技术观测全湖蓝藻的变化规律。今后加强对水华蓝藻生理生态特性的基因表达与调控和环境多因子耦合作用于蓝藻水华过程的研究将有重要意义。蓝藻水华的机理研究包括现象、过程和原因 3 个层次的问题, 通过大量的现象和过程的研究, 不断揭示其发生过程中水华蓝藻的群落演替、种群发展、细胞活性和分子机理等变化规律, 才能找到其发生的真正原因, 为其防治提供理论依据和更好的治理措施。在蓝藻水华防治方面, 控制营养盐和生态修复可能将是今后很长时间内最根本最有效和最具操作性的方法。

**关键词:** 湖泊; 蓝藻水华; 发生机理; 进展; 展望

## Progress and prospects on cyanobacteria bloom-forming mechanism in lakes

MA Jianrong<sup>1,2</sup>, DENG Jianming<sup>1,2</sup>, QIN Boqiang<sup>1,\*</sup>, LONG Shengxing<sup>3</sup>

1 State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, China

3 Environmental Monitoring Centre of Guiyang, Guiyang 550002, China

**Abstract:** Cyanobacterial blooms present risks for drinking water safety, public health and landscape, which cause serious economic losses and social problems. To reveal cyanobacteria bloom-forming mechanism is the basis for cyanobacterial blooms prevention. We reviewed the main hypothesis and evidences of the mechanism of cyanobacteria bloom-forming, mainly including environmental factors (nutrients, TN: TP ratio, temperature, trace elements, zooplankton predation, hydrological and meteorological conditions, etc.) and physio-ecological characteristics (pseudo-vacuoles, sheath, CO<sub>2</sub>

基金项目: 国家杰出青年基金(40825004); 国家自然科学基金(41171368, 41103043, 41271355, 41230744, 51279194); 水体污染控制与治理科技重大专项(2012ZX07101-010); 江苏省自然科学基金项目(BK2009336)

收稿日期: 2012-02-14; 修订日期: 2012-10-26

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qinbq@niglas.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

concentrating , adapt to low light intensity , the storage of nutrients , sunscreen , produce toxins and nitrogen fixation , etc. ) , then commented the new theories about cyanobacteria bloom-forming mechanism and prospected the future research. The knowledge of understanding one or two key factors that does not clarify the mechanism of algal blooms. The existing theories or hypothesis have still failed to explain the objective laws of the cyanobacteria bloom-forming clearly even though they have played an important role in the practice of prevention and control of cyanobacterial blooms. Cyanobacterial blooms were multiple driven by environmental factors ( external factors ) with the advantages of its unique physio-ecological characteristics ( internal factors ) . Hence , cyanobacteria could produce enormous biomass and dominate the phytoplankton community , then bloom under water surface under suitable hydrological and weather conditions. Research on cyanobacteria bloom-forming mechanism should also concern the two aspects. It will be the focus of future research on collaborative expression of different physiological and ecological characteristics of cyanobacteria in different environmental factors , thus affecting the occurrence of algal blooms. The research on mechanism of algal blooms will expand towards the micro and macro level. Molecular biology methods will be used to study cyanobacterial physiological processes at the micro level. At the macro level , remote sensing technology will be used to observe biomass spatial-temporal cyanobacteria variation. It is very vital in the future to strengthen the research on the gene expression of cyanobacterial physio-ecological characteristics and environmental factors coupling affect on the cyanobacterial blooms process. The further investigation that should be interested for us: ( 1 ) What is the gene expression and regulation mechanism of *Microcystis* to form colonies? ( 2 ) How do environmental factors affect gene expression and regulation process of the cyanobacteria? ( 3 ) What are the quantitative relationships between meteorological factors ( radiation , wind , rainfall , etc. ) , the hydrology or the hydrodynamic process and the growth and distribution of cyanobacteria? ( 4 ) What are the quantitative relationships between nutrients and cyanobacterial growth or reproduction? Cyanobacteria bloom-forming mechanism researches include three levels: phenomena , processes and causes. To reveal the disciplines of cyanobacterial bloom in phytoplankton community succession , population development , cell activity and molecular mechanism by a large number of phenomena and processes research , will find the real cause of cyanobacterial blooms and provide a theoretical basis , and better governance measures for the prevention and treatment.

**Key Words:** lakes; cyanobacterial blooms; bloom-forming mechanism; progress; prospects

蓝藻水华发生机理是阐明蓝藻水华发生规律的生态学理论。近年来,特别是2007年太湖蓝藻水华引起的饮用水危机<sup>[1]</sup>以来,蓝藻水华一直备受各级管理部门和社会各界关注。这一重要生态学领域在不断取得新成果,不断加深人们对蓝藻水华的科学认识并作为理论基础支撑蓝藻水华的防治。最近10余年中,不断有学者对这一领域进行了总结或回顾。Dokulil和Teubner<sup>[2]</sup>使用温带和(亚)热带地区各种浅水和深水湖泊的原始数据和文献资料分析并讨论了蓝藻优势形成的机制,认为蓝藻的长期优势通常是由多种因素(营养浓度、湖泊形态、水温、水底光可用性、混合条件等)引起的。孔繁翔和高光<sup>[3]</sup>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,尤其是微囊藻属(*Microcystis*)成为水华优势种的可能原因,并提出了蓝藻水华成因的“四阶段理论”。2008年出版的Hudnell主编的书中<sup>[4]</sup>,提出了有害蓝藻水华研究的理论框架,确定研究的9个主要方向并进行了详细的论述。为推动我国这一领域的研究和蓝藻水华防治的进程,探索符合我国湖泊特征的蓝藻水华防治策略,本文尝试根据事物发展变化的内外因辩证原理,综述各种关于蓝藻水华形成的经典假说或证据(分为环境因子和水华蓝藻的生理生态特性两个方面进行),评述了我国学者关于蓝藻水华形成机理的新理论,并对今后研究做出展望。

蓝藻水华有多种相近似的定义<sup>[5-6]</sup>。目前大多数学者普遍认同蓝藻水华是在富营养化水体中蓝藻大量增殖,水体中叶绿素a浓度超过 $10\text{mg}/\text{m}^3$ 或藻细胞超过 $1.5 \times 10^7$ 个/L,并在水面形成一层蓝绿色或有恶臭的浮沫<sup>[7]</sup>。我国报道的发生水华的蓝藻共26种,其中微囊藻属10种,鱼腥藻属(*Anabaena*)12种,拟鱼腥藻属

(*Anabaenopsis*)、束丝藻属(*Aphanizomenon*)、浮丝藻属(*Planktothrix*)和拟浮丝藻属(*Planktothricoides*)各1种;国外记载了约89种<sup>[8]</sup>。蓝藻水华通过产生毒素、死亡分解时使水体缺氧和破坏正常的食物网威胁到饮用水安全、公众健康和景观,会造成严重的经济损失和社会问题<sup>[5-6]</sup>。几乎全世界的主干水系,包括非洲的维多利亚湖、欧洲的波罗的海、北美的伊利湖等都出现过严重的蓝藻水华<sup>[9]</sup>。我国是世界上蓝藻水华发生最为严重、分布最为广泛的国家之一<sup>[10]</sup>,太湖、巢湖和滇池是蓝藻水华发生最为严重的湖泊。国内外学者对蓝藻水华发生机理的研究,所关注的侧重点大致可分为外部的环境因子和水华蓝藻的生理生态特性。

## 1 环境因子

环境因子是蓝藻水华发生的外部条件,是诱导蓝藻水华发生的重要因素。因此学者们希望从众多复杂的环境中找出关键因子,主要有以下几种解释蓝藻水华发生机理的学说。

### 1.1 氮磷营养盐

总氮和总磷分别超过0.5 mg/L和0.02 mg/L,就可能暴发水华<sup>[11]</sup>。随着湖泊富营养化,特别是磷浓度的增加,通常会导致水体中蓝藻在浮游植物群落演替中占优势<sup>[12]</sup>。温带湖泊总磷浓度在0—30 μg/L时,蓝藻占优的几率为10%以下,30—70 μg/L时为40%,接近100 μg/L时,风险达到80%左右<sup>[13]</sup>。Xu等<sup>[14]</sup>在太湖进行现场营养盐添加实验表明,水体中0.014 mg/L的无机磷仍能够促进蓝藻(微囊藻属)生长,当磷的浓度升高到0.2 mg/L时,蓝藻生长不再受到磷的限制;太湖蓝藻生长需要的无机氮在0.3—0.8 mg/L之间,低于0.3 mg/L,蓝藻不能生长,高于0.8 mg/L,蓝藻生长速率增加缓慢,氮对蓝藻的生长不再有限制作用。湖水中溶解性反应磷(SRP)是蓝藻水华发生的关键因子,我国多数湖泊水体中溶解性有机磷(DOP)浓度比溶解性反应磷高1倍以上,其中大约60%左右的DOP可被碱性磷酸酶水解后供藻类生长,激发太湖浮游植物体内碱性磷酸酶活性的阈值浓度可能是0.02 mg/L的 $PO_4^{3-}$ ;当水华暴发时,水体中的磷酸盐浓度远低于暴发阈值,藻体内酶被诱导大量产生,从而使水中碱性磷酸酶的数量、活性急剧增加,水体中其他形态的磷不断分解、释放出可溶性无机磷(DIP),使得水体中由于水华暴发所消耗的 $PO_4^{3-}$ 得到补偿<sup>[15-16]</sup>。

目前普遍认为由于氮磷释放导致的水体富营养化直接促使水华的形成<sup>[17-21]</sup>,因此氮磷就成为了蓝藻水华控制的研究焦点<sup>[22-24]</sup>,控制氮还是磷曾经一度引起激烈讨论<sup>[25-27]</sup>。通过控制氮磷等营养盐控制蓝藻水华具有很强的可操作性和很好的效果<sup>[24]</sup>,在德国博登湖<sup>[28]</sup>、荷兰Veluwe湖<sup>[29]</sup>和德国Müggel湖<sup>[30]</sup>观测到,蓝藻生物量的确可以在营养盐输入减少时降低。在日本琵琶湖,富营养化得到控制后,蓝藻水华基本消失<sup>[11]</sup>。

### 1.2 总氮、总磷比

Redfield认为N:P为16时对藻类的生长是适宜的<sup>[31]</sup>,实验也证明了N:P为16时出现束丝藻水华<sup>[32]</sup>,其他实验研究不断支持并补充这一假说<sup>[33-36]</sup>。Smith<sup>[35]</sup>认为发生蓝藻水华时总氮总磷比不超过29:1。氮磷比理论获得众多学者支持的同时也不断受到质疑。Paerl等<sup>[37]</sup>认为富营养化水体的氮磷负荷都比较高,可能超过浮游植物的同化能力,氮磷比理论可能更适合于在类似安大略实验湖区营养盐相对缺乏的水体。Xie<sup>[38-39]</sup>等在武汉东湖的围隔实验证明氮磷比无论小于大于29都能发生蓝藻(微囊藻)水华;蓝藻水华的暴发导致水体pH值上升,诱导沉积物大量释放磷,使得水体氮磷比降低,因此低氮磷比是蓝藻水华暴发的结果,而不是原因。许海等<sup>[40]</sup>研究结果表明氮磷比对铜绿微囊藻和斜生栅藻(绿藻)生长的影响并不表现在一个确定值上,而与水体氮磷的绝对浓度有关,氮磷浓度比氮磷比对两种藻的生长影响更大。

### 1.3 水温

Robarts和Zohary<sup>[41]</sup>认为蓝藻水华的发生主要是由于水温升高引发的。蓝藻最适温度范围是25—35℃,对高温的耐受性要强于其它藻类<sup>[42]</sup>。Tan<sup>[43]</sup>在太湖冬季泥样的模拟升温培养实验,蓝藻(微囊藻)的复苏温度(12.5℃)高于绿藻和硅藻(9℃),并且蓝藻在复苏后的比生长速率高于绿藻和硅藻。随着温度的升高,藻类群落结构也发生了变化,蓝藻在19.5℃以后占优势,占优势的蓝藻是水华形成的物质基础。蓝藻以快速生长的r对策迅速占据生态空间,获得竞争优势,并且随着温度的升高出现明显的微囊藻基因型演替现象。光合色素浓度的升高与绿藻和硅藻的复苏同步进行,但滞后于蓝藻的复苏。绿藻和硅藻的最大光合效率出现在

23℃, 而蓝藻峰值出现在 26.5℃。全球气候变暖可能从多个途径促进水华的发生<sup>[9]</sup>。

#### 1.4 微量元素

水体微量元素充足时可能促进蓝藻水华的形成。实验证明蓝藻比真核微藻需要更多的微量元素<sup>[44]</sup>。当铁的浓度在 0.1—1.0mg/L 时, 藻类开始从绿藻向蓝藻演替<sup>[45]</sup>; 铁是固氮酶的组成要素之一, 因此是固氮蓝藻的基本元素<sup>[46-47]</sup>。在研究中发现东太湖即使添加了氮磷, 但是, 藻类生物量仍然很少增长, 原因很可能是缺铁(未发表数据)。另外, 锰、铜、锌、镁、钼、钴等, 需要量极少, 但在维持细胞正常的生理功能上起着至关重要的作用, 与蓝藻水华的发生可能有密切关系。

#### 1.5 浮游动物牧食

只有当水华蓝藻能抵抗浮游动物的牧食后才能形成优势种群, 因此能抵御浮游动物牧食的大群体蓝藻大量生长形成水华<sup>[48]</sup>。在实验室用浮游动物进行的受控实验能够模拟蓝藻(微囊藻)水华的形成, 其机制是浮游动物对绿藻的捕食, 遏制了绿藻的生长, 促使蓝藻快速生长形成优势种, 这种现象在磷浓度很高时, 比较容易出现<sup>[49]</sup>。因为, 磷浓度高, 绿藻会在竞争中占优势, 但是浮游动物存在时, 会遏制绿藻生长。在灭菌培养条件下用浮游动物也能够诱导微囊藻群体的形成<sup>[50]</sup>。添加鞭毛虫, 10d 后聚集成铜绿微囊藻群体, 随后直径逐渐增加, 50d 后肉眼可见(200μm 以上); 用捕食了铜绿微囊藻的鞭毛虫滤液培养单细胞, 3d 后观察到了一些含 3—4 个细胞的群体<sup>[50]</sup>。

#### 1.6 水文条件

水文条件影响到蓝藻的生长和分布。蓝藻的生长需要稳定的水体, 水体的稳定性与微囊藻的悬浮机制密切相关<sup>[51]</sup>, 在水力滞留时间短的水体中的浮游植物组成中会失去竞争优势<sup>[52]</sup>。一般认为水力滞留时间少于 2 周时, 蓝藻难以有效地聚集形成水华<sup>[53]</sup>。在缓流的河水中蓝藻种类较少<sup>[54]</sup>。水滞留时间越长, 发生水华的可能性越大; 相反地, 滞留时间越短, 不利于藻类的繁殖, 较难以维持种群数量, 不易形成水华<sup>[55-56]</sup>。胡韧等<sup>[57]</sup>对珠海竹仙洞水库研究指出, 短水力滞留时间是控制浮游植物群落结构与数量的关键因子。赵孟绪等<sup>[58]</sup>认为在具备充分营养盐与适合水温条件下, 水体稳定性是控制汤溪水库蓝藻水华发生时间的关键因子。王孟等<sup>[59]</sup>研究长江流域红枫水库、百花水库等发现, 因水量变化而导致水库水滞留时间变长容易发生水华, 因此加大水库水量的交换, 缩短水滞留时间, 有利于抑制富营养化。

#### 1.7 气象条件

水华通常在较为稳定的水体中出现, 轻缓的风浪促进蓝藻水华的形成。大于 3 m/s 的风速可以把表层水华带到水下<sup>[60]</sup>。如太湖蓝藻形成的风速阈值是 3.1 m/s<sup>[61]</sup>。Verhagen<sup>[62]</sup>建立了风驱动下藻类受湖流影响成斑块状分布的模型; Ishikawa 等<sup>[63]</sup>对风驱动湖泊中水华蓝藻(微囊藻)的漂浮和集聚过程进行研究, 提出了“微囊藻旋回理论假说”。许秋瑾等<sup>[64]</sup>基于营养盐、光辐射等理化条件建立了太湖蓝藻的生长模型。另外, 蓝藻水华发生的基础是巨大的蓝藻生物量, 这些生物量都是由光合作用完成的, 所以光照强度和日照时间对蓝藻水华发生有重要影响<sup>[65-66]</sup>。

### 2 生理生态特性

蓝藻独特的生理生态特性是同其他浮游植物的竞争优势, 这是蓝藻水华形成的前提, 在环境适宜的环境中(如富营养化), 这种优势就充分表现出来, 大量生长而形成水华。其中某个关键的生理生态特性是许多学者极力去寻找的, 主要有如下学说解释蓝藻占优势后发生水华。

#### 2.1 伪空泡(气囊)

蓝藻具有伪空泡或伪空泡群, 调节伪空泡的浮力可使蓝藻在水柱中占有有利吸收光能的位置<sup>[67-68]</sup>。Reynolds 等<sup>[68]</sup>根据伪空泡浮力绘制了铜绿微囊藻年生活周期图, 认为铜绿微囊藻之所以在春季末到晚秋季在富营养化水体漂浮聚集水面形成水华是因为细胞内伪空泡浮力的作用, 在冬季消失沉入湖底越冬则是伪空泡坍塌失去浮力的结果, 到第 2 年越冬的藻细胞重新形成伪空泡在上浮到水体表层, 构成铜绿微囊藻的年生活周期。

## 2.2 胶质鞘

几乎所有蓝藻都有胶质包被,胶被由微原纤维构成。胶质具有重要的生理生态功能:藻丝运动、垂直分布的调节、营养储存、营养物质的整合与加工、代谢的自我调节、防御氧的侵害、防御金属的毒性、防御草食性牧食和防御被消化<sup>[8]</sup>。这些功能可能使得蓝藻在与其他浮游植物的竞争中占优势而形成水华。

微囊藻的群体是不定形的胶鞘包裹着多个细胞,最多可达数万个。群体的形成、增大和形态的持久维持是微囊藻获得种群优势进而形成水华并维持竞争优势的前提之一。光照能促进微囊藻群体尺寸的增大,群体微囊藻可能由于漂浮异质性的存在而更适应不断变化的外界环境,从而成为持久维持的优势种群<sup>[69]</sup>。蓝藻利用胞外多糖将蓝藻单细胞聚集成群体,形成充满空气的细胞间空隙产生的浮力是蓝藻水华形成的主要因素之一<sup>[70]</sup>。

## 2.3 CO<sub>2</sub> 浓缩机制

蓝藻能高效吸收浓缩低浓度的 CO<sub>2</sub>,在细胞内积聚比外界高几百到几千倍的 CO<sub>2</sub> 浓度<sup>[71]</sup>。因此蓝藻不仅能在低 CO<sub>2</sub> 浓度环境下能竞争,还能在蓝藻占优势的情况下将 CO<sub>2</sub> 浓度降到自身仅能利用的水平来确保其优势。另外,蓝藻由于漂浮能力,漂浮到水面可以利用大气中的 CO<sub>2</sub>,因此更具优势<sup>[72]</sup>。群体微囊藻对无机碳的高利用率有可能在不同种微囊藻水华的维持中起到了一定的作用<sup>[73]</sup>。具有 CO<sub>2</sub> 浓缩机制的蓝藻通过以上行为不断占据优势,大量繁殖形成水华。

## 2.4 适应低光强

Mur 等<sup>[74-75]</sup>和 Zevenboon 等<sup>[76]</sup>认为蓝藻细胞不仅含有叶绿素 a、β-胡萝卜素,还有多种辅助捕光色素,如藻蓝素(C-phycoerythrin)、藻红素(C-phycoerythrin)和别藻蓝素(allophycoerythrin)等,能有效地捕获光能,在不同深度的水柱中都可以生存,在光密度较低的条件能利用一些特殊波长的光能,因而比其他藻类有较高的生长速率,从而形成水华。

## 2.5 贮藏营养物质

蓝藻细胞可以贮藏过量的营养物质以供环境中营养物质减少时利用。Pettersson 等<sup>[36]</sup>根据他们对 Erken 湖刺胞藻的观察,发现当刺胞藻下沉在沉积物表面时吸收了大量的磷,贮藏在细胞内,到藻群体萌发向水面迁移时为细胞生长提供磷源。蓝藻通过在营养充足时过量吸收而大量生长而形成水华。

## 2.6 防晒

在强光条件下暴露的藻类细胞可能致死,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,对强光有较大的忍受性<sup>[77]</sup>。紫外线 UV-A 和 UV-B 辐射是对生命系统有害的,会造成生物大分子的损伤。紫外线照射时,蓝藻的代谢合成的一种氨基酸(MAAs),具有防止紫外线伤害的作用<sup>[78]</sup>。因此,相对于其他藻类,蓝藻更容易在烈日炎炎的夏季形成水华。

## 2.7 产毒素

常见的水华蓝藻几乎都能够产生毒素<sup>[79]</sup>,会对人类和动物的健康和生命构成严重威胁<sup>[24]</sup>。可能是蓝藻在自然环境中应对其他浮游植物竞争和被捕食的重要生存竞争策略。kehr 等<sup>[80]</sup>实验表明,微囊藻毒素可能对微囊藻群体形成的影响是非常重要的,并因此获得压倒其他浮游植物的竞争优势。Gan 等<sup>[81]</sup>发现微囊藻毒素在微囊藻群体形态的维持中具有重要作用,产毒微囊藻细胞在生长过程中释放到胞外的微囊藻毒素具有信号物质的功能,它可通过激活产毒及非产毒微囊藻细胞中部分与多糖合成相关基因的表达,诱导一系列胞外多糖产物的释放,进而促进微囊藻群体的聚集;若清除释放到胞外的微囊藻毒素分子,微囊藻群体的尺寸则会显著减小。水华蓝藻可能通过毒素持续维持种群优势,从而在条件适宜时形成水华。

## 2.8 固氮

固氮蓝藻(如鱼腥藻)可以转化利用空气中的氮气<sup>[82]</sup>,因此在缺氮的环境中固氮蓝藻具有绝对优势,在条件适宜时就会形成水华。

### 3 蓝藻水华发生机理的新理论

近年来我国学者提出有关蓝藻水华发生机理的新理论主要有以下几个。

#### 3.1 环境因子与生理特征共同作用

秦伯强等<sup>[1]</sup>认为蓝藻之所以能够爆发性生长形成水华一方面与蓝藻本身的生理特征有关,另一方面则与系统内物理、化学、生物环境有关。湖泊富营养化实际上是氮、磷等生源要素增加、积累的过程,而湖泊沉积物实际上就是营养盐的储蓄库<sup>[83]</sup>。对于浅水湖泊沉积物中磷的释放,风浪的动力作用将大幅度增加总磷的浓度,因此蓝藻水华暴发的原因与湖泊物理环境如光照(或透明度)、温度和适宜的水动力有关,也与湖泊化学环境如氮磷浓度及氮磷比等有关,还与形成水华的蓝藻本身的某些生理特征有关,如气囊及抗拒紫外线伤害的能力,从而在对光照和营养盐的竞争中处于优势地位<sup>[19]</sup>。此观点在理论上符合生态学的基本原理,本文就是在这一理论的基础上展开综述;但由于大多数学者倾向于从众多复杂因子中找到关键因子以利于蓝藻水华的防治,各种研究结果相对独立,目前缺乏充足的证据阐明各种环境因子如何影响蓝藻的各种生理生态特征,从而最终形成水华。

#### 3.2 正反馈调节

谢平<sup>[84]</sup>认为氮磷的大量输入导致水体营养盐浓度的增加,且氮磷比一般较低(如生活污水)。能形成群体的蓝藻在春末夏初开始增加,一旦超过牧食者所能控制的密度,便会快速攀升,开始大量聚集在表层,水体浑浊度增加,光照强度下降,蓝藻较强的低光利用效率使它们具有竞争优势。同时,随着蓝藻光合作用的大幅增加,水体 pH 的上升,CO<sub>2</sub>浓度大幅下降,蓝藻对 CO<sub>2</sub>的低半饱和常数  $K_s$  使它们具有竞争优势。蓝藻在表面堆积还使其能直接利用空气中的 CO<sub>2</sub>而更具竞争优势。pH 的增加促使富含铁磷的沉积物大量释放磷(可能还有铁),从而导致水华氮磷比的降低,这样形成水华的蓝藻又可以增加它们自身的磷(铁)共给于生物量的增长。因此,形成水华的蓝藻还特别具有这种利用磷(铁)的正反馈优势。

这一理论很好地阐明了部分环境因子与蓝藻部分生理生态特征的相互作用而形成水华的过程,很值得借鉴。但在不同的湖泊环境中可能关键因子不一样,发生蓝藻水华的关键过程也可能不尽相同,而且还有很多可能的重要环境因子和生理生态特性没有提及。

#### 3.3 四阶段理论假说

孔繁翔和高光认为蓝藻水华的“暴发”是表现现象,是蓝藻要先具有一定的生物量为前提的逐渐形成的过程,并提出了蓝藻水华成因的四阶段理论假设——“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(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;春季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”<sup>[3]</sup>。四阶段理论假说已经应用于蓝藻水华的预防、预测和预警的实践中<sup>[85]</sup>。四阶段理论假说使得蓝藻水华研究的思路变得更加清晰,更能有序地揭开蓝藻水华暴发原因。但浅水湖泊中蓝藻水华的暴发过程并不一定经历此 4 个阶段,如在太湖中,冬季仍然发现蓝藻水华。

#### 3.4 生理潜能发挥与适应竞争策略

刘永定<sup>[5]</sup>认为形成水华的蓝藻生长繁殖是快速还是缓慢,和它在什么条件下如何发挥其生理潜能有很大关系。在某些情况下,能够以光能转换率 10% 的效率生长,而同样的物种,在另外的条件下只能以光能转换率 0.2% 的效率生长;另一方面,水华蓝藻能在较短时间形成大规模“水华”,这些都与它们的适应和竞争策略有关,即细胞内具有精细的伪空胞结构-自主浮力调节机理、三套色素系统-低光补偿机制、细胞磷库和营养储藏转化-奢侈消费机制、高效吸收和同化二氧化碳-无机碳浓缩机制、固氮-营养补偿机制、休眠-回避不良条件机制、产毒-尚不明确的竞争机制、种群演替-生态位替补竞争机制<sup>[5]</sup>。此观点强调了外部条件对蓝藻生理的影响,符合理论和实践,但还需阐明外部条件如何具体影响蓝藻生理潜能发挥,以及不同适应竞争策略在不同条件下对蓝藻水华发生的贡献。

### 3.5 信号假说

蓝藻在外界信号(低温、黑暗、升温、光照等)的驱动下使得细胞内某些基因体系被打开或关闭,这种“开关”通过节律性的调节转录来建立;某些基因活动的产物反过来改变环境的条件,使它们能更好地适应环境,并在富营养化水体中形成水华和消失<sup>[8]</sup>。铜绿微囊藻的基因组序列中就包含有程序性死亡序列<sup>[86]</sup>,实验证明在氧化作用的压力下可诱导铜绿微囊藻细胞的程序性死亡<sup>[87-88]</sup>。信号假说深入到分子水平解释蓝藻水华发生的机理,用现代分子生物学手段研究水华问题,是一大突破。但证据还很少,需要进一步研究。

## 4 蓝藻水华发生机理的讨论

以上提到的各种环境因子和各种生理生态特性,既然有学者提出,并且有实验证据,这表明这些因素都会对蓝藻水华的形成有重要作用。但具体到不同类型的湖泊,则可能由于环境不同,而关键因素各异。国内外典型湖泊水华的主要影响因子就不太相同<sup>[89]</sup>。到目前为止的研究表明希望寻找一两个关键因子就能阐明水华发生机理的做法并不太理想,现存的理论或假说尽管已经在蓝藻水华的防治实践中产生重要作用,但仍然未能清楚地阐释蓝藻水华发生的客观规律,仍需要进一步的研究。根据事物发展变化的内外因辩证原理,内因是事物发展变化的根据,外因事物变化的条件,外因通过内因起作用。蓝藻水华是在内外因同时作用下发生的。水华蓝藻本身具有的生理生态特性是蓝藻水华发生的内因,环境因子是蓝藻水华发生的外因,环境因子通过作用于生理生态特而形成蓝藻水华。适宜的环境条件如温度、光照、营养盐和长滞留时间等耦合的情况下,激发了本来具有独特生态特性的蓝藻的旺盛生长与快速繁殖,最终在浮游植物中处于绝对优势地位同时形成巨大的生物量,浮于水体表面,并由于风浪等外力而在沿岸或湖湾堆积。

如微囊藻属,在养分充足的灭菌培养的简单环境中,各种环境条件相对稳定,环境压力小,一般以单细胞形式存在,其生理生态特性潜能没有充分发挥;而在自然环境中比较复杂,各种环境因子不断变化,环境压力较大,其生理生态特性充分体现出来,一般以群体形式存在,群体在胶质鞘的包被下形成稳定的微环境,可以更好的抵御病毒入侵、浮游动物的捕食等环境因子的剧烈变化。群体密度小于水,产生很大的浮力而浮到水体表面。当所有的环境因子的变化都适宜微囊藻生长时,便大量增殖,最终在适宜的水文气象条件下大量集聚于水表,形成水华。

蓝藻水华的机理研究包括现象、过程和原因 3 个层次的问题(图 1)。蓝藻水华发生的现象的研究依赖于大量的野外调查,弄清水华发生的地点、规模、时间、频率、环境特征等一般信息,回答“是什么?是怎么样的?”。蓝藻水华发生的过程的研究要弄清蓝藻水华发生的物质、能量和信息变化的时空序列,如蓝藻生物量如何变化最终导致水华发生,回答“怎样发生的?”。蓝藻水华发生的原因是蓝藻水华机理研究最核心的问题,是对水华现象和过程问题的深入和凝练,回答“为什么发生?”。因此,要通过大量的现象和过程的研究,不断揭示蓝藻水华发生过程中水华蓝藻的群落演替、种群发展、细胞活性和分子机理等变化规律,才能发现蓝藻水华发生的真正原因。

不同的水华蓝藻起源、结构和代谢不同,其生理生态特性会有一定差异,对环境因子的响应也不太一样。对占优势的水华蓝藻作具体测定和分析,有助于确切地找到这些藻类水华发生的原因。

## 5 展望

随着人类活动对水环境的干扰增加和全球气候变化的影响,蓝藻水华将可能会更加频繁和广泛发生。目前我国政府和社会已经高度关注蓝藻水华的防治,为揭示蓝藻水华发生机理提供了重要机遇。蓝藻水华机理研究必须从内因和外因同时进行。特别是不同环境因子协同影响水华蓝藻的不同生理生态特性的表达,从而影响水华的发生过程,将可能是以后研究的重点。在研究趋势上,和其他生态学领域一样,蓝藻水华的研究正向宏观和微观的

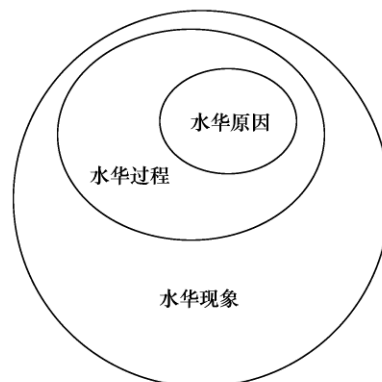


图 1 蓝藻水华机理研究的层次示意图

Fig. 1 Research level schematic of cyanobacteria bloom-forming mechanism

两个方向扩展。宏观方面,用遥感遥测技术分析整个湖泊的蓝藻水华的发生和发展 and 消亡的轨迹;微观则深入到基因、蛋白质等分子水平探索水华蓝藻的生理生态特性。

孔繁翔和高光<sup>[3]</sup>曾经在 2005 年提出当时迫切需要进行研究的内容。但到目前为止仍有一些问题仍未完全得到解决,如蓝藻过度增值的主导因素和微囊藻群体形成的条件。今后加强对水华蓝藻生理生态特性的基因表达与调控和环境多因子耦合作用于蓝藻水华过程的研究将有重要意义。例如,微囊藻群体形成的基因表达和调控机制是怎样的?环境因子如何影响蓝藻的基因表达和调控过程?气象因素(太阳辐射、风、降雨等)影响蓝藻的生长和分布的定量关系是怎样的?水文水动力过程对蓝藻的生长和分布的定量关系?营养盐和蓝藻生长繁殖的定量关系?

灾害蓝藻水华的防治是蓝藻水华机理研究的最终目的。大多数学者认同的防治思路是:从多种环境因子中找出关键因子,然后弄清楚关键因子的作用机制,最后找到相应的方法切断关键因子的作用。但就今后很长时间内,技术条件,外因中只有营养盐和水文条件是能够被人为有效控制的;而在富营养条件下,即便通过控制蓝藻的生理生态特性达到控制某种蓝藻水华的目的,也难免会出现其它有害藻类水华。水文条件的改变可以通过水利工程来实现,如引江济太,带走了污染物,缩短了水力滞留时间,缓解了蓝藻水华发生的强度;但污染物进入其它生态系统中造成了新的污染。因此蓝藻水华的防治最根本最有效和最具有操作性的,是控制营养盐。首先必须控源减排,减轻营养负荷,控制蓝藻产生巨大生物量的基础;进而修复受损的生态系统,使得“藻型”湖区向“草型”转化,从根本上限制蓝藻的生长;最后对流域进行综合调控,减少人类活动对湖泊生态系统的干扰和破坏,并实现其生态服务功能的最大化。蓝藻水华防治应遵循以防为主,防治结合的理念。在充分认识蓝藻水华发生机理的基础上,加大湖泊生态环境的修复和保护力度;综合运用多种监测预警技术,不断提高监测预警的准确率;不断巩固防范水华发生的应急处理体系,开发各种应急技术;尽可能资源化利用蓝藻,使蓝藻成为经济藻类,如利用蓝藻的高生物量生产生物柴油<sup>[90]</sup>。使用经济手段防治蓝藻水华的发生值得探索,如招聘当地渔民参与湖泊生态保护和管理工作,达到减少人为对湖泊生态的干扰或破坏的目的。

致谢:张运林研究员对写作给予帮助,高光研究员在交流时提供资料信息,特此致谢。

#### References:

- [1] Qin B Q, Wang X D, Tang X M, Feng S, Zhang Y L. Drinking Water Crisis Caused by Eutrophication and Cyanobacterial Bloom in Lake Taihu: Cause and Measurement. *Advances in Earth Science*, 2007, 22(9): 896-906.
- [2] Dokulil M T, Teubner K. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*, 2000, 438: 1-12.
- [3] Kong F X, Gao G. Hypothesis on cyanobacteria bloom-forming mechanism in large shallow eutrophic lakes. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 589-595.
- [4] Hudnell H. K. Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs. 2008. Berlin: Springer Press, 619: 1-949.
- [5] Liu Y D. Control cyanobacterial blooms productivity fundamentally. *Science and Technology Daily*, October 26(2), 2009.
- [6] Paerl H W, Halla N S, Calandrino E S. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of The Total Environment*, 2011, 409(10): 1739-1745.
- [7] Australian and New Zealand Environment and Conservation Council, Australian Water Quality Guidelines for Fresh and Marine Waters, National Water Quality Management Strategy. Australian and New Zealand Environment and Conservation Council, Canberra. 1992.
- [8] Hu H J. Cyanobacterial biology. Beijing: Science Press, 2011: 18, 128-132, 252-265.
- [9] Paerl H W, Huisman J. Blooms Like It Hot. *Science*, 2008, 320: 57-58.
- [10] Wu Q L, Xie P, Yang L Y, Gao G, Liu Z W, Pan G, Zhu B Z. Ecological Consequences of Cyanobacterial Blooms in Lakes and Their Countermeasures. *Advances in earth science*, 2008, 11: 1115-1123.
- [11] Kong F X, Song L R. Algal blooms process and its environmental characteristics. Beijing: Science Press, 2011: 43.
- [12] Steiberg C E W, Hartmann H M. Planktonic bloom forming cyanobacteria and the eutrophication of lake and rivers. *Freshwater Biology*, 1988, 20: 279-287.
- [13] Downing J A, Watson S B, McCauley E. Predicting Cyanobacteria dominance in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2001, 58: 1905-1908.
- [14] Xu H, Paerl H W, Qin B, Zhu G, Gao G. Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu, China. *Limnology and Oceanography*, 2010, 55: 420-423.
- [15] Qin B Q, Hu W P, Chen W M. Water environment evolution process and mechanism in Lake Taihu. Beijing: Science Press, 2004: 200-201,



- 209–225.
- [16] Zhang M, Xie P, Xu J, Yang B Q, Yang H. Spatial and temporal variations of the internal phosphorus loading and formation mechanism in Lake Chaohu—a large shallow lakes. *Science in China ( Series D Earth Sciences)*, 35 ( Suppl. II): 2005: 63–72.
- [17] Conley D J, Paerl H W, Robert W, Boesch D F. Controlling Eutrophication: Nitrogen and Phosphorus. *Science*, 2009, 323: 1014–1015.
- [18] Schindler D W, Hecky R E. Eutrophication: More Nitrogen Data Needed. *Science*, 2009, 8: 721–725.
- [19] Qin B Q. Progress and prospect on the eco-environmental research of Lake Taihu. *Journal of Lake Sciences*, 2009, 21 ( 4): 445–455.
- [20] O’Neil J M, Davis T W, Burford MA, Gobler C J. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae*, 2012, 14: 313–334.
- [21] Hautier Y, Niklaus P A, Hector A. Competition for Light Causes Plant Biodiversity Loss After Eutrophication. *Science*, 2009, 324: 636–638.
- [22] Paerl H W, Xu H, McCarthy M J, Zhu G, Qin B. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a hyper-eutrophic lake ( Lake Taihu, China): The need for a dual nutrient ( N & P) management strategy. *Water Research*, 2011, 45: 1973–1983.
- [23] Paerl H W, Paul V J. Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*, 2012, 46( 5): 1349–1363.
- [24] Brookes J D, Carey C C. Resilience to Blooms. *Science*, 2011, 334: 46–47.
- [25] Conley D J, Paerl H W, Robert W. Eutrophication: Time to Adjust Expectations–Response. *Science*, 2009, 324: 724–725.
- [26] Schelske C L. Eutrophication: Focus on Phosphorus. *Science*, 2009, 324: 722.
- [27] Bryhn A C, Håkanson Lars. Eutrophication: Model Before Acting. *Science*, 2009, 324: 723.
- [28] Stich H B, Brinker A. Oligotrophication outweighs effects of global warming in a large, deep, stratified lake ecosystem. *Global Change Biology*, 2010, 16: 877–888.
- [29] Ibelings B W, Portielje R, Lammens EHRR. Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: Lake Veluwe as a case study. *Ecosystems*, 2007, 10, 4–16.
- [30] Wagner C, Adrian R. Cyanobacteria dominance: Quantifying the effects of climate change. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54: 2460–2468.
- [31] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*. 1958, 46, 205–221.
- [32] Schindler D W. Evolution of phosphorus limitation in lakes ( Natural mechanisms compensate for deficiencies of nitrogen and carbon in eutrophied lakes). *Science*, 1977, 195: 260–262.
- [33] Rhee G Y, Gotham I J. Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *Journal of Phycology*, 1980, 16: 486–489.
- [34] Smith V H. Low Nitrogen to Phosphorus Ratios Favor Dominance by Blue-Green Algae in Lake Phytoplankton. *Science*, 1983, 221( 4611): 669–671.
- [35] Smith V H. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1986, 43: 148–153.
- [36] Pettersson K. The role of *Gloeotrichia echinulata* in the transfer of phosphorus from sediments to water in Lake Erken. *Hydrobiologia*, 1993, 253: 123–129.
- [37] Paerl H W, Fulton R S, Moisaner P H. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *World Science*, 2001, 1: 76–113.
- [38] Xie L Q, Xie P, Li S X. The low TN: TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* bloom?. *Water Research*, 2003, 37: 2973–2080.
- [39] Xie L Q, Xie P, Tang H J. Enhancement of dissolved phosphorus release from sediment to lake water by *Microcystis* blooms—an enclosure experiment in a hyper-eutrophic, subtropical Chinese lake. *Environmental Pollution*, 2003, 122: 391–399.
- [40] Xu H, Zhu G W, Qin B Q, Gao G. Influence of nitrogen-phosphorus ratio on dominance of bloom-forming cyanobacteria ( *Microcystis aeruginosa*). *China Environmental Science*, 2011, 31 ( 10): 1676–1683.
- [41] Roberts R D, Zohary T. Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1987, 21: 391–399.
- [42] Nalewajko C, Murphy T P. Effects of temperature, and availability of nitrogen and phosphorus on the abundance of *Anabaena* and *Microcystis* in Lake Biwa, Japan: an experimental approach. *Limnology*, 2001, 2: 45–48.
- [43] Tan X, Kong FX, Zhang M, Yu Y. Recruitment of Phytoplankton from Winter Sediment of Lake Taihu: A Laboratory Simulation. *Journal of Freshwater Ecology*, 2009, 24( 2): 339–341.
- [44] Rueter J G, Petersen R R. Micronutrient effects on cyanobacterial growth and physiology. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1987, 21: 434–435.
- [45] Morton S D, Lee T H. Algae blooms: possible effects of iron. *Environmental Science and Technology*, 1974, 8( 7): 673–674.
- [46] Fay P. Oxygen relations of nitrogen fixation in cyanobacteria. *Microbiology Reviews*, 1992, 56: 340–373.
- [47] Hyenstrand P, Rydin E, Gunnerhed M, Linder J, Blomqvist P. Response of the cyanobacterium *Gloeotrichia* to iron and boron additions—an experiment from Lake Erken. *Freshwater Biology*, 2001, 46: 735–741.
- [48] Haney J F. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1987, 21: 467–475.
- [49] Wang X D. The experimental simulation of cyanobacteria bloom-forming. PhD thesis, 2010: 1–3.
- [50] Yang Z. Driving factors of *Microcystis* colony formation. PhD thesis, 2010: 1–2.

- [51] Oliver R L. Floating and sinking in gas-vacuolate cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 1994, 30: 161-173.
- [52] Reynolds C S. *Ecology of phytoplankton*. Cambridge, Cambridge university press, 2006: 1-435, 535.
- [53] Jones I D, Elliott J A. Modelling the effects of changing retention time on abundance and composition of phytoplankton species in a small lake. *Freshwater Biology*, 2007, 52(6): 988-997.
- [54] Sengen C D. *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge, Cambridge University Press, 1988: 442.
- [55] Straskraba M, Dostalkova I, Hejzlar J, Vyhnanek V. The effects of reservoir on phosphorus concentration. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 1995, 80: 403-413.
- [56] Osmi K, Eisaku Y, Shinobu F, Toyohisa M. A study on the role of hydraulic retention time in eutrophication of the Asahi River Dam reservoir. *Water Science Technology*, 1998, 37: 245-252.
- [57] Hu R, Xiong J X, Han B P. Structure and dynamics of phytoplankton assemblage in a small eutrophic reservoir with a short residence time. *Ecological environment*, 2008, 17(4): 1319-1326.
- [58] Zhao M X, Han B P. Analysis of factors affecting cyanobacteria bloom in a tropical reservoir (Tangxi reservoir). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1554-1561.
- [59] Wang M, Wu H J, Ma J A. Large-scale eutrophication of the reservoir characteristics of the Yangtze River Basin and genetic analysis. *Resources and Environment of the Yangtze River Basin*, 2004, 13(5): 477-481.
- [60] Webster I T, Hutchinson P A. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes revisited. *Limnology and Oceanography*, 1994, 35: 365-373.
- [61] Cao H S, Kong F X, Luo L C, Shi X L, Yang Z, Zhang X F, Tao Y. Effects of wind-induced waves on vertical phytoplankton distribution and surface blooms of *Microcystis aeruginosa* in Lake Taihu. *Journal of Freshwater Ecology*, 2006, 21(2): 231-238.
- [62] Verhagen J H G. Modelling phytoplankton patchiness under the influence of wind-driven currents in lakes. *Limnology and Oceanography*, 1994, 39(7): 1551-1565.
- [63] Ishikawa K. Transport and accumulation of bloom-forming cyanobacteria in a large, mid-latitude lake: the gyre-*Microcystis* hypothesis. *Limnology*, 2002, 3: 87-96.
- [64] Xu Q J. Algae growth model of Lake Taihu. *Journal of Lake Sciences*, 2001, 13: 149-157.
- [65] Yang D F, Chen S T, Hu J, Wu J P, Wang H. The size order of light, temperature and nutrients on phytoplankton growth affect. *Marine Environmental Science*, 2007, 3: 201-207.
- [66] Mur L R, Schreurs H. Light as a selective factor in the distribution of phytoplankton species. *Water Science and Technology*, 1995, (32) 4: 25-34.
- [67] Walsby A E. Gas vesicles. *Microbiological Review*. 1994, 58(1): 94-144.
- [68] Reynolds C S, Jaworski G H M, Cmiech H A, Leedale G F. On the annual cycle of the blue-green algae *Microcystis aeruginosa* Kütz, emend Elekin. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 1981, 293: 419-477.
- [69] Xiao Y, Gan N Q, Liu J, Zheng L L, Song L R. Heterogeneity of buoyancy in response to light between two buoyant types of cyanobacterium *Microcystis*. *Hydrobiologia*, 2012, 679: 297-311.
- [70] Zhang Y S, Li H Y, Kong F X, Yu Y, Zhang M. Role of conony intercellular space in the cyanobacteria bloom-forming. *Environmental Science*, 2011, 32(6): 1062-1067.
- [71] Espie G S, Miller A G, Birch D G. *Simultaneous* transport of CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> by the cyanobacteria *Synechococcus* UTEX. *Plant Physiology*, 1988, 87: 551-554.
- [72] Shapiro J. The role of carbon dioxide in the initiation and maintenance of blue-green dominance in lakes. *Freshwater biology*, 1997, 14: 371-383.
- [73] Wu X H, Wu Z X, Song L R. Phenotype and temperature affect the affinity for dissolved inorganic carbon in a cyanobacterium *Microcystis*. *Hydrobiologia*, 2011, 675: 175-186.
- [74] Mur L R, Gons H J. Competition of the green algae *Scenedesmus* and the blue-green *Oscillatoria*. *Mitt. Internat. Verein. Limnology*, 1978, 21: 473-479.
- [75] Mur L R. Cyanobacteria in the environment//Chorus I and Bartram J, eds. *Toxic Cyanobacteria in water. A guide to their public health consequences, monitoring and management*. E&FN Spon, London and New York, 1999: 15-34.
- [76] Zevenboon W, Mur L R. N<sub>2</sub>-fixing cyanobacteria: Why they do not become dominant in Dutch, hypertrophic lakes//Barica J, Mur L R. *Hypertrophic ecosystems*, Junk. 1980: 123-130.
- [77] Paerl H W, Tucker J, Bland P T. Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green (*Microcystis aeruginosa*) surface blooms. *Limnology and Oceanography*, 1983, 28: 847-857.
- [78] Balskus E P, Walsh C T. The Genetic and Molecular Basis for Sunscreen Biosynthesis in Cyanobacteria. *Science*, 2010, 329: 1653-1656.
- [79] Codd, G A. 1995. Cyanobacterial toxins: Occurrence, properties and biological significance. *Water Science and Technology*, 32(4): 149-156.
- [80] Kehr J C, Zilliges Y, Springer A. A mannan binding lectin is involved in cell-cell attachment in a toxic strain of *Microcystis aeruginosa*. *Molecular Microbiology*, 2006, 59(3): 893-906.

- [81] Gan N Q, Xiao Y, Zhu L, Wu Z X, Liu J, Hu C L, Song L R. The role of microcystins in maintaining colonies of bloom-forming *Microcystis* spp. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(3): 730-742.
- [82] Blomqvist P, Pettersson A, Hyenstrand P. Ammonium-nitrogen: A Key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Archiv für Hydrobiologie*, 1994, 132: 141-161.
- [83] Qin B Q, Yang L Y, Chen F Z, Zhu G W, Zhang L, Chen Y Y. lake eutrophication mechanism and control technology and its applications. *Science Bulletin*, 2006, 51(16): 1857-1866.
- [84] Xie P. Cyanobacteria bloom-forming mechanism—from biological evolution, biogeochemical and ecological points. Beijing: Science Press, 2007: 1-195.
- [85] Kong F X, Ma R H, Gao J F, Wu X D. The theory and practice of prevention, forecast and warning on cyanobacteria bloom in Lake Taihu. *Journal of Lake Sciences*, 2009, 21(3): 314-328.
- [86] Frangeul L, Quillardet P, Castets A M. Highly plastic genome of *Microcystis aeruginosa* PCC 7806, a ubiquitous toxic freshwater cyanobacterium. *BMC Genomics*, 2008, 9: 274.
- [87] Ross C, Vázquez L S, Paul V. Toxin release in response to oxidative stress and programmed cell death in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Toxicology*, 2006, 78: 66-73.
- [88] Bouchard J N, Purdie D A. Effect of elevated temperature, darkness, and hydrogen peroxide treatment on oxidative stress and cell death in the bloom-forming toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Journal of Phycology*, 2011, 47: 1316-1325.
- [89] Zhang Y, Luo S, Li W F, Zhang X Q. Research Progress of the Occurrence Mechanism of Different Lakes. *Journal of Capital Normal University (Natural Science Edition)*, 2011, 32(6): 73-78.
- [90] Savage N. Algae: The scum solution. *Nature*, 2011, 474: S15-S16.

#### 参考文献:

- [1] 秦伯强,王小冬,汤祥明,冯胜,张运林. 太湖富营养化与蓝藻水华引起的饮用水危机-原因与对策. *地球科学进展*, 2007, 22(9): 896-906.
- [3] 孔繁翔,高光. 大型浅水富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理的思考. *生态学报*, 2005, 25(3): 589-595.
- [5] 刘永定. 从根本上控制蓝藻水华的生产力. *科技日报*, 2009-10-26(2) [2012-02-12]. [http://www.stdaily.com/kjrb/content/2009-10/26/content\\_117187.htm](http://www.stdaily.com/kjrb/content/2009-10/26/content_117187.htm).
- [8] 胡鸿钧. 水华蓝藻生物学. 北京: 科学出版社, 2011: 18, 128-132, 252-265.
- [10] 吴庆龙,谢平,杨柳燕,高光,刘正文,潘纲,朱本占. 湖泊蓝藻水华生态灾害形成机理及防治基础研究. *地球科学进展*, 2008, 23(11): 1115-1123.
- [11] 孔繁翔. 蓝藻生物学特性与水华形成机制概述//孔繁翔,宋立荣. 蓝藻水华过程及其环境特征研究. 北京: 科学出版社, 2011: 43.
- [15] 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, 209-225.
- [16] 张敏,谢平,徐军,刘兵钦,杨洪. 大型浅水湖泊——巢湖内源磷负荷的时空变化特征及形成机制. *中国科学(D 辑地球科学)*, 35(增刊 II): 2005: 63-72.
- [19] 秦伯强. 太湖生态与环境若干问题的研究进展及其展望. *湖泊科学*, 2009, 21(4): 445-455.
- [40] 许海,朱广伟,秦伯强,高光. 氮磷比对水华蓝藻优势形成的影响. *中国环境科学*, 2011, 31(10): 1676-1683.
- [49] 王小冬. 蓝藻水华形成的实验模拟[D]. 南京: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 2010: 1-3.
- [50] 阳振. 微囊藻群体形成的驱动因子研究[D]. 南京: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 2010: 1-2.
- [57] 胡韧,熊江霞,韩博平. 具有短水力滞留的小型富营养化水库浮游植物群落结构与动态. *生态环境*, 2008, 17(4): 1319-1326.
- [58] 赵孟绪,韩博平. 汤溪水库蓝藻水华发生的影响因子分析. *生态学报*, 2005, 25(7): 1554-1561.
- [59] 王孟,邬红娟,马经安. 长江流域大型水库富营养化特征及成因分析. *长江流域资源与环境*. 2004, 13(5): 477-481.
- [64] 许秋瑾. 太湖藻类生长模型研究. *湖泊科学*, 2001, 13: 149-157.
- [65] 杨东方,陈生涛,胡均,吴建平,黄宏. 光照、水温和营养盐对浮游植物生长重要影响大小的顺序. *海洋环境科学*, 2007, 3: 201-207.
- [70] 张永生,李海英,孔繁翔,于洋,张民. 群体细胞间空隙在微囊藻水华形成过程中的浮力调节作用. *环境科学*, 2011, 32(6): 1062-1067.
- [82] 秦伯强,杨柳燕,陈非洲,朱广伟,张路,陈宜瑜. 湖泊富营养化发生机理与控制技术及其应用. *科学通报*, 2006, 51(16): 1857-1866.
- [84] 谢平. 蓝藻水华发生机理——从生物进化、生物地球化学和生态学观点. 北京: 科学出版社, 2007: 1-195.
- [85] 孔繁翔,马荣华,高俊峰,吴晓东. 太湖蓝藻水华的预防、预测和预警的理论与实践. *湖泊科学*, 2009, 21(3): 314-328.
- [89] 张艳会,罗上,李伟峰,张小晴. 不同湖泊水华发生机制研究进展. *首都师范大学学报(自然科学版)*, 2011, 32(6): 73-77.