

太湖 3 种优势微囊藻对不同形态磷的吸收利用*

岳涛^{1,2}, 张德禄³, 胡春香^{1**}

(1: 中国科学院水生生物研究所藻类生物学重点实验室, 武汉 430072)

(2: 中国科学院大学, 北京 100049)

(3: 武汉理工大学生物科学与技术系, 武汉 430070)

摘要: 微囊藻 (*Microcystis*) 是最常见的淡水水华蓝藻, 它们对磷营养盐的竞争能力是其成为优势种的最主要影响因素. 本文以太湖水华中的 3 种优势微囊藻 (*Microcystis flos-aquae*, *Microcystis wesenbergii* 和 *Microcystis aeruginosa*) 为材料, 比较研究了它们对正磷酸盐 (K_2HPO_4)、三聚磷酸盐 ($Na_5P_3O_{10}$)、小分子溶解态有机磷 (葡萄糖-6-磷酸, G-6-P) 和大分子溶解态有机磷 (卵磷脂) 的吸收和利用能力. 结果发现, 3 种微囊藻对 4 种磷形态有明显的嗜好. 当磷浓度为 0.2 mg/L 时, *M. flos-aquae* 只在正磷酸盐下生长最快, *M. wesenbergii* 在三聚磷酸盐和大、小分子有机磷下生长最快, *M. aeruginosa* 在所有磷形态下生长都最慢. 而当磷浓度为 2.0 mg/L 时, *M. flos-aquae* 在所有形态磷下生长都最快. 在 2 种磷浓度下 *M. wesenbergii* 都表现出最高的溶解态无机磷比例和光合活性 F_v/F_m . 以上结果说明, 3 种藻在磷形态利用方面存在明显的互补性差异, 即低磷浓度下 *M. wesenbergii* 适宜利用的磷形态更多, 高磷浓度下 *M. flos-aquae* 适宜利用的磷形态更多, 而不论磷浓度高低, *M. aeruginosa* 对 4 种形态磷的适应性最差. 由此可知, 可利用磷形态的丰富性只是部分优势微囊藻的竞争策略.

关键词: 微囊藻; 磷形态; 溶解态无机磷; 光合活性; 太湖

Utilization of phosphorus in four forms of the three dominant *Microcystis* morphospecies in Lake Taihu

YUE Tao^{1,2}, ZHANG Delu³ & HU Chunxiang¹

(1: Key Laboratory of Algal Biology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China)

(2: University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P. R. China)

(3: Department of Biological Science and Technology, Wuhan University of Technology, Wuhan 430070, P. R. China)

Abstract: *Microcystis* is the most common bloom-forming cyanobacteria in freshwater. Its ability in phosphorus utilization is considered as a major factor for their dominance. This study chose three dominant *Microcystis* morphospecies (*Microcystis flos-aquae*, *Microcystis wesenbergii* and *Microcystis aeruginosa*) in the blooms of Lake Taihu, and compared their growth and phosphorus utilization of orthophosphate (K_2HPO_4), polyphosphate ($Na_5P_3O_{10}$), glucose-6-phosphate (G-6-P) and lecithin. The results showed that the three morphospecies represented differences to phosphorus of four forms. Under the concentration of 0.2 mg/L, *M. flos-aquae* grew fastest in K_2HPO_4 , while *M. wesenbergii* had the highest growth rates in $Na_5P_3O_{10}$ and lecithin. *M. aeruginosa* showed the lowest growth rates. On contrary, *M. flos-aquae* had the highest growth rates under the concentration of 2.0 mg/L. Furthermore, *M. wesenbergii* showed the highest dissolved inorganic phosphorus rates and photosynthetic activity in terms of F_v/F_m in both phosphorus concentrations. These results implied that there were variations in phosphorus utilization among the three morphospecies. *M. flos-aquae* had advantages in phosphorus utilization of different forms under phosphorus-replete conditions, while *M. wesenbergii* showed advantages at low phosphorus concentration. *M. aeruginosa* represented the lowest adaptability to phosphorus of different forms. Therefore, the adaptability to available phosphorus of different forms was the competitive strategy for part of *Microcystis* morphospecies.

Keywords: *Microcystis*; phosphorus forms; dissolved inorganic phosphorus; photosynthetic activity; Lake Taihu

* 国家重点基础研究发展计划“973”项目(2008CB418001-1)资助. 2013-03-24 收稿; 2013-06-14 收修改稿. 岳涛 (1984~), 男, 博士研究生; E-mail: yuetao84@126.com.

** 通信作者; E-mail: cxhu@ihb.ac.cn.

蓝藻水华是湖泊富营养化进程中的一个表征阶段,其产生的主要根源是水体中氮、磷营养盐的过度增加^[1].而且不少研究认为,磷营养盐的作用较氮营养盐更重要^[2-6].但天然水体中,磷营养盐有多种形态,就藻类可以直接利用的溶解性磷而言,包括正磷酸盐(PO_4^{3-} 、 HPO_4^{2-} 、 H_2PO_4^- 、 H_3PO_4)、无机缩聚磷酸盐(焦磷酸盐、偏磷酸盐和多聚磷酸盐)和有机结合磷(氨基磷酸、磷核苷酸类化合物、磷蛋白、核蛋白、磷脂和糖类磷酸酯等)3大类.一般,正磷酸盐可被藻类直接吸收利用,但当正磷酸盐缺乏时,碱性磷酸酶的作用使藻类也可利用聚合态磷和可溶性的有机磷^[7-10].最近还发现,个别藻种在核苷酸和磷酸单酯下的生长情况好于正磷酸盐^[11].作者推测,不同藻株利用不同类型磷的能力可能是不同的.

目前,*Microcystis flos-aquae*、*Microcystis aeruginosa*、*Microcystis wesenbergii*、*Microcystis ichthyoblabe*、*Microcystis viridis*、*Microcystis novacekii* 几乎是全球最为常见的优势蓝藻^[12-18],它们优势地位的季节变化与各形态磷的时间分布和变化是密切相关的^[19].有研究表明,太湖北部的微囊藻数量主要是由总磷、可溶性磷和正磷酸盐决定的^[20].所以进一步推测,微囊藻不同优势种间的季节变化很大程度上是由它们能利用的可溶性磷的多样性和能力决定的.

因此,本文以太湖水体中分布较多的4种形态磷源^[7],即磷酸氢二钾(K_2HPO_4)、三聚磷酸钠($\text{Na}_5\text{P}_3\text{O}_{10}$)、葡萄糖-6-磷酸(G-6-P)和卵磷脂(Lecithin)分别代表小分子无机磷、较大分子无机磷——聚磷酸盐、小分子有机磷和大分子有机磷形态,以2008年太湖北部梅梁湾某样点11月的第1优势种*Microcystis flos-aquae*、9月的唯一优势种*Microcystis wesenbergii*和6月处于第2优势地位的*Microcystis aeruginosa*为研究藻种,探讨它们对各形态磷的吸收利用能力,并从它们的光合和代谢生理上探究其在磷利用方面的竞争策略,进一步揭示水华蓝藻优势地位形成的机理,为蓝藻水华的科学控制提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 材料

水华优势种*Microcystis aeruginosa*、*M. wesenbergii*和*M. flos-aquae*均分离自2008年6、9、11月的太湖北部梅梁湾水样.从典型的不同形态型的单群体,在体式显微镜下分离,经系列BG-11琼脂平板分离纯化,并经16S rRNA^[21]和*gvpA-gvpC* ITS^[22]序列验证后,单一藻种一直保存于BG-11培养基中,保存条件为:25℃、光暗比为12 h:12 h、光强为30 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$.实验过程中3种微囊藻均为群体状态.4种不同形态的磷为磷酸氢二钾(K_2HPO_4)、三聚磷酸钠($\text{Na}_5\text{P}_3\text{O}_{10}$)、葡萄糖-6-磷酸(G-6-P)和卵磷脂(Lecithin).

1.2 实验方法

1.2.1 实验设置 取指数生长期的藻液,用50 ml离心管离心15 min,弃上清液,再用无磷的BG-11培养基冲洗.离心3次后转入100 ml无磷BG-11培养基培养5~7 d,培养条件同上.同时每天测定微囊藻细胞密度,当细胞密度稳定或只有微弱增长时表示藻细胞已完全饥饿.然后将经磷饥饿的微囊藻转接到200 ml含不同磷形态(K_2HPO_4 、 $\text{Na}_5\text{P}_3\text{O}_{10}$ 、G-6-P和卵磷脂)的BG-11液体培养基的锥形瓶中,最终磷浓度设置为0.2 mg/L和2.0 mg/L.培养条件同上.接种的初始藻浓度为 1.4×10^6 cells/ml.

1.2.2 生长率的测定 本实验共培养15 d,每3 d取8 ml藻液离心收集,经冷冻干燥后测量干重,计算比生长速率^[23].

1.2.3 磷浓度的测定 细胞可溶性无机磷(DIP)用10%三氯乙酸提取,然后调节溶液pH至中性,用钼蓝比色法测量^[24].藻细胞总磷(TP)经5%过硫酸钾消解后用钼蓝比色法测量.DIP比例由细胞可溶磷与总磷比值求得.

1.2.4 PSII光化学效率的测定 取2 ml藻样,暗适应15 min后,在室温下用植物效率分析仪(Hansatech PEA, UK)测定藻细胞光系统II光化学效率(F_v/F_m).

1.2.5 数据分析 实验重复3次,显著性差异采用One-way ANOVA分析方法, $P < 0.05$ 表示有显著相关性.

2 结果

2.1 3种微囊藻在不同形态磷下的生长情况

在0.2 mg/L磷浓度下(图1a),在正磷酸盐 K_2HPO_4 中*M. flos-aquae*生长速率最高,*M. wesenbergii*次之

($P < 0.05$). 在三聚磷酸钠、小分子有机磷 G-6-P 和大分子有机磷卵磷脂中 *M. wesenbergii* 生长速率最高, *M. flos-aquae* 次之, 而 *M. aeruginosa* 生长速率均最低 ($P < 0.05$). 在 2.0 mg/L 磷浓度下 (图 1b), 在 4 种形态磷培养基中 *M. flos-aquae* 生长速率最高 ($P < 0.05$), 在 K_2HPO_4 和卵磷脂中 *M. wesenbergii* 生长率高于 *M. aeruginosa* ($P < 0.05$), 在三聚磷酸钠和 G-6-P 中与 *M. aeruginosa* 无差异 ($P > 0.05$). 对于 *M. flos-aquae* 来说, 低浓度磷时在 4 种形态磷中的生长速率无差异 ($P > 0.05$), 较高浓度磷时在三聚磷酸钠和 G-6-P 中生长速率较高 ($P < 0.05$); 对于 *M. wesenbergii*, 低浓度磷时在三聚磷酸钠和 G-6-P 中生长速率较高, 卵磷脂次之, K_2HPO_4 最低, 较高浓度磷时三聚磷酸钠最高, G-6-P 最低 ($P < 0.05$); 对于 *M. aeruginosa*, 低浓度磷时生长速率在 G-6-P 中最高 ($P < 0.05$), 其余磷形态无差异, 较高浓度磷时 4 种形态磷均无差异 ($P > 0.05$).

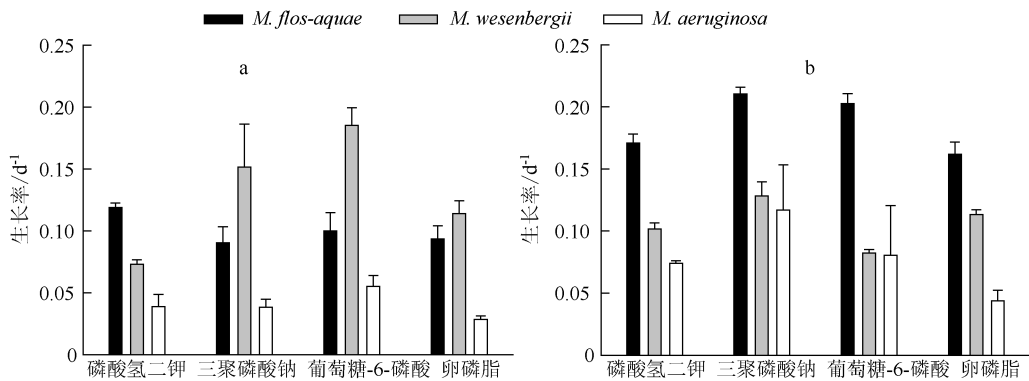


图 1 3 种微囊藻在不同形态磷培养基 (0.2 mg/L (a)、2.0 mg/L (b)) 中的生长率

Fig. 1 Growth rates of three *Microcystis* morphospecies in different phosphorus media at 0.2 mg/L (a) and 2.0 mg/L (b)

2.2 3 种微囊藻在不同形态磷下的光化学效率

除在 2.0 mg/L 的 K_2HPO_4 中 *M. flos-aquae* 和 *M. wesenbergii* 无差异外 ($P > 0.05$), *M. wesenbergii* 的 F_v/F_m 最高, 其次是 *M. flos-aquae*, *M. aeruginosa* 最低 ($P < 0.05$). 对于 *M. flos-aquae* 来说, 低浓度磷时在 4 种形态磷下 F_v/F_m 无差异 ($P > 0.05$), 较高浓度磷时在卵磷脂下 F_v/F_m 最低 ($P < 0.05$); *M. aeruginosa* 在 4 种形态磷中的 F_v/F_m 变化情况与 *M. flos-aquae* 的类似; 低浓度磷时 *M. wesenbergii* 在卵磷脂中 F_v/F_m 最高, 高浓度磷时在三聚磷酸钠中 F_v/F_m 最高 ($P < 0.05$) (图 2).

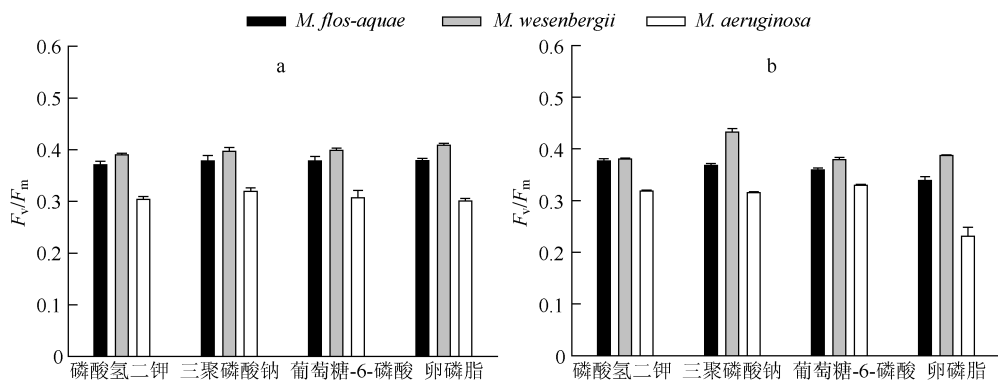


图 2 生长第 3 d 时 3 种微囊藻在不同形态磷培养基 (0.2 mg/L (a)、2.0 mg/L (b)) 中的 F_v/F_m

Fig. 2 F_v/F_m of three *Microcystis* morphospecies on the third day in different phosphorus media at 0.2 mg/L (a) and 2.0 mg/L (b)

2.3.3 3种微囊藻在不同形态磷下的胞内可溶磷比例

在 0.2 mg/L 磷浓度下 (图 3a), *M. aeruginosa* 可溶磷比例最低 ($P < 0.05$), 在 K_2HPO_4 和卵磷脂中 *M. wesenbergii* 可溶磷比例最高, *M. flos-aquae* 次之 ($P < 0.05$). 在三聚磷酸钠和 G-6-P 中 *M. flos-aquae* 与 *M. wesenbergii* 的可溶磷比例无显著差异 ($P > 0.05$). 在 2.0 mg/L 磷浓度时 (图 3b), 可溶磷比例均是 *M. wesenbergii* 最高, *M. flos-aquae* 次之, *M. aeruginosa* 最低 ($P < 0.05$). 对于 *M. flos-aquae* 来说, 低浓度磷时在 G-6-P 中可溶磷储存低于其他磷形态 ($P < 0.05$), 而在 2.0 mg/L 磷浓度时则是在 K_2HPO_4 中最高, 卵磷脂中最低 ($P < 0.05$); *M. wesenbergii* 在低浓度磷时在卵磷脂中最高, 随后是 K_2HPO_4 、三聚磷酸钠和 G-6-P, 较高浓度磷浓度时在 K_2HPO_4 中最高, 其次是三聚磷酸钠, G-6-P 和卵磷脂中最低 ($P < 0.05$); *M. aeruginosa* 的可溶磷比例在低浓度磷时 4 种磷形态下无差异 ($P > 0.05$), 较高浓度磷时在 K_2HPO_4 中最高, 随后依次是三聚磷酸钠、G-6-P 和卵磷脂 ($P < 0.05$).

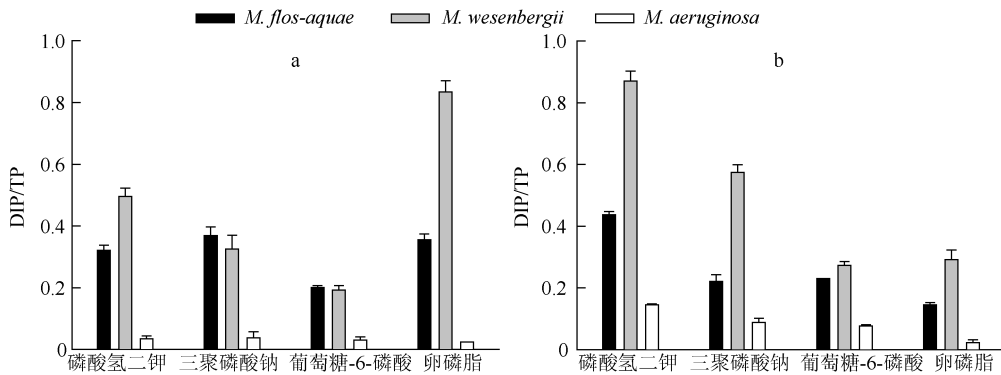


图 3 生长第 3 d 时 3 种微囊藻在不同形态磷培养基 (0.2 mg/L (a)、2.0 mg/L (b)) 中的 DIP 比例

Fig. 3 The proportion of dissolved inorganic phosphorus to total phosphorus of three *Microcystis* morphospecies on the third day in different phosphorus media at 0.2 mg/L (a) and 2.0 mg/L (b)

3 讨论

3.1 3 种微囊藻在不同形态磷下的生长率

正磷酸盐是大多数藻类可直接吸收利用的磷源, 而且在该磷源下, 多数藻类的生长速率高于聚合磷^[9,25], 也高于有机磷 G-1-P、ATP 和 c-AMP^[10]. 但个别赤潮藻如 *Prorocentrum micans* 和 *Chattonella marina* 在多数核苷酸和磷酸单酯下的生长的确较正磷酸盐好^[11]. 本实验也发现, 3 种微囊藻不仅均能在以 K_2HPO_4 、 $Na_5P_3O_{10}$ 、G-6-P 和卵磷脂为唯一磷源下正常生长, 而且它们对不同形态磷有明显的选择性, 且选择性还依赖于磷浓度. 即在 0.2 mg/L 的低浓度磷环境下, *M. wesenbergii* 对多种形态磷的利用都有明显优势, *M. flos-aquae* 只在正磷酸盐下有优势; 在 2 mg/L 的高浓度磷环境下, *M. flos-aquae* 对所有磷形态都有非常明显的利用优势, *M. wesenbergii* 对正磷酸盐、聚合磷和磷脂类也有较强利用优势; 相比之下, *M. aeruginosa* 在 2 种磷浓度下对所有形态磷的利用能力都最弱. 这说明不论是可以直接吸收利用的小分子, 还是依赖碱性磷酸酶水解吸收的大分子, 各种藻对磷形态的选择与藻株本身的特点有关. *M. aeruginosa* 较水华鱼腥藻、浮游颤藻在磷利用方面的弱势之前已有报道^[26]. 而 *M. wesenbergii* 对聚合磷和有机磷的吸收利用能力在 0.2 mg/L 时较 2.0 mg/L 更快, 说明该藻在磷浓度环境较低时对磷的亲合力高、磷转运系统效率更高. 有学者研究表明, 某些鞭毛藻类利用有机磷可能存在 2 种途径, 即直接吸收小分子有机磷和利用碱性磷酸酶降解大分子有机磷^[27-28], *M. wesenbergii* 在低磷浓度时利用有机磷可能存在于这方面的优势. 有报道发现 *M. aeruginosa* 利用有机磷的碱性磷酸酶基因主要受磷浓度调控, 不受磷形态的影响^[29]. 但 *M. flos-aquae* 对所有磷形态的吸收利用能力都随浓度增加而增强的现象则很不同, 这很可能是因为 *M. flos-aquae* 在磷浓度较高时碱性磷酸酶活性和转运蛋白亲和性较高, 使得对各种磷形态利用能力高.

3.2.3 种微囊藻在不同形态磷下的 F_v/F_m

3种微囊藻在各形态磷下具有不同的生长速率与其光合活性有密切关系。 F_v/F_m 反映了藻类的生理活性和营养状态,受到胁迫时一般会降低^[30-31]。尽管 *M. flos-aquae* 在所有磷浓度的正磷酸盐及 2.0 mg/L 磷浓度下在所有形态磷中的生长都最快,但 *M. wesenbergii* 在所有形态磷中的 F_v/F_m 都最高(在 2.0 mg/L 正磷酸盐中与 *M. flos-aquae* 同为最高),*M. flos-aquae* 次之,*M. aeruginosa* 最低。这一方面说明 *M. wesenbergii* 保持正常光合活性所需的磷浓度最低,可用的磷形态种类也最多,因此在低浓度磷环境中有很强的竞争优势;另一方面说明它在 2.0 mg/L 磷浓度下的光合活性也没有受到抑制,对高浓度磷也有较强的利用优势。对 *M. flos-aquae* 来说,在 0.2 mg/L 和 2.0 mg/L 磷浓度下利用正磷酸盐都较其它磷形态有优势,特别在高浓度磷时对其它各形态磷也都有很强的利用能力,而 *M. aeruginosa* 对 4 种形态磷的光合响应无差异(除 2.0 mg/L 卵磷脂更低外),都没有明显优势,且该藻种生长普遍最缓的事实也与其光合活性低相一致。

3.3.3 种微囊藻在不同形态磷下的 DIP 比例

许多蓝藻能在磷丰富时储存大量的胞内磷,当外界环境中的磷浓度降低时,利用胞内磷维持生长。DIP 是藻细胞内直接可利用的磷形态,其含量的高低一般能够反映细胞中可直接利用磷的丰富度^[32]。本研究发现,从 0.2 mg/L 和 2.0 mg/L 的磷所有浓度和磷形态下,*M. wesenbergii* 细胞中 DIP 浓度都最高,这说明 *M. wesenbergii* 不仅可利用磷形态最多,而且还使最多的磷处于随时可直接利用的状态,使藻种随时具备生长代谢优势。而 *M. flos-aquae* 在 2.0 mg/L 的磷浓度下,对三聚磷酸盐和 G-6-P 也有最大可溶磷储存,此时细胞的生长也较快,这说明 *M. flos-aquae* 对以上这 2 种磷形态的吸收利用能力也很有优势,而 *M. aeruginosa* 在磷储存方面不具优势。有学者研究 3 种赤潮藻的磷利用策略时发现,*Skeletonema costatum* 在条件适宜时占优势,而当磷缺乏时 *Prorocentrum donghaiense* 和 *Alexandrium catenella* 因对有机磷的高亲和性而表现出优势^[33]。本实验中 *M. flos-aquae* 和 *M. wesenbergii* 表现出相似的策略。在水华开始阶段(3—4 月),可溶性磷含量较丰富^[34],太湖 *M. flos-aquae* 利用其对多种营养盐,特别是正磷酸盐利用方面的绝对优势充分生长繁殖且成为第一优势种。在夏季磷含量较低时,太湖 *M. wesenbergii* 因其低浓度磷下可利用磷源类型丰富多样的优势,通过高亲和力和主动运输方式,利用死亡藻细胞所释放出的聚合磷、有机磷等^[35] 快速生长而成为第一优势种或单一优势种类,而 *M. aeruginosa* 因利用磷营养盐不如前两者而没有成为第一优势种^[12]。

4 参考文献

- [1] Conley DJ, Paerl HW, Howarth RW *et al.* Ecology controlling eutrophication: Nitrogen and phosphorus. *Science*, 2009, **323**: 1014-1015.
- [2] Håkanson L, Bryhn AC, Hytteborn JK. On the issue of limiting nutrient and predictions of cyanobacteria in aquatic systems. *Science of the Total Environment*, 2007, **379**: 89-108.
- [3] Paerl H. Nutrient and other environmental controls of harmful cyanobacterial blooms along the freshwater-marine continuum. In: Hudnell HK ed. *Cyanobacterial harmful algal blooms: State of the science and research needs*. Berlin: Springer-Verlag, 2008: 217-237.
- [4] Schindler DW, Hecky RE, Findlay DL *et al.* Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: Results of a 37-year whole-ecosystem experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, **105**: 11254-11258.
- [5] Wang HJ, Wang HZ. Mitigation of lake eutrophication: Loosen nitrogen control and focus on phosphorus abatement. *Progress in Natural Science*, 2009, **19**: 1445-1451.
- [6] Llebot C, Spitz YH, Sole J *et al.* The role of inorganic nutrients and dissolved organic phosphorus in the phytoplankton dynamics of a Mediterranean bay: A modeling study. *Journal of Marine Systems*, 2010, **83**: 192-209.
- [7] Bai XL, Ding SM, Fan CX *et al.* Organic phosphorus species in surface sediments of a large, shallow, eutrophic lake, Lake Taihu, China. *Environmental Pollution*, 2009, **157**: 2507-2513.
- [8] Boyer JN, Dailey SK, Gibson PJ *et al.* The role of dissolved organic matter bioavailability in promoting phytoplankton blooms in Florida Bay. *Hydrobiologia*, 2006, **569**: 71-85.
- [9] Qian SQ, Kong FX, Shi XL *et al.* Interspecific interaction between *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa* in different phosphate media. *Journal of Freshwater Ecology*, 2008, **23**: 635-642.
- [10] Shi XL, Qian SQ, Kong FX *et al.* Differences in growth and alkaline phosphatase activity between *Microcystis aeruginosa*

- and *Chlorella pyrenoidosa* in response to media with different organic phosphorus. *Journal of Limnology*, 2011, **70**: 21-25.
- [11] Wang ZH, Liang Y, Kang W. Utilization of dissolved organic phosphorus by different groups of phytoplankton taxa. *Harmful Algae*, 2011, **10**: 113-118.
- [12] Chen W, Peng L, Wan N *et al.* Mechanism study on the frequent variations of cell-bound microcystins in cyanobacterial blooms in Lake Taihu: Implications for water quality monitoring and assessments. *Chemosphere*, 2009, **77**: 1585-1593.
- [13] Tan X, Kong FX, Zeng QF *et al.* Seasonal variation of *Microcystis* in Lake Taihu and its relationships with environmental factors. *Journal of Environmental Sciences*, 2009, **21**: 892-899.
- [14] Yamamoto Y, Nakahara H. Seasonal variations in the morphology of bloom-forming cyanobacteria in a eutrophic pond. *Limnology*, 2009, **10**: 185-193.
- [15] Liu X, Lu XH, Chen YW. The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: An 11-year investigation. *Harmful Algae*, 2011, **10**: 337-343.
- [16] Otten TG, Paerl HW. Phylogenetic inference of colony isolates comprising seasonal *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China. *Microbial Ecology*, 2011, **62**: 907-918.
- [17] Cai YF, Kong FX, Shi LM *et al.* Spatial heterogeneity of cyanobacterial communities and genetic variation of *Microcystis* populations within large, shallow eutrophic lakes (Lake Taihu and Lake Chaohu, China). *Journal of Environmental Sciences*, 2012, **24**: 1832-1842.
- [18] Šejnová L, Maršálek B. *Microcystis*. In: Whitton BA ed. Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time. Netherlands; Springer, 2012: 195-228.
- [19] 董云仙, 洪雪花, 贺彬等. 云南省高原深水湖泊程海磷形态分布和变化. 湖泊科学, 2012, **24**: 341-346.
- [20] 周全. 太湖北部水华形成初期的特征、影响因子及预警指标研究[学位论文]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2013.
- [21] Davis TW, Berry DL, Boyer GL *et al.* The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*, 2009, **8**: 715-725.
- [22] Tan XM, Zhu T, Shen S *et al.* Role of Rbp1 in the acquired chill-light tolerance of cyanobacteria. *Journal of Bacteriology*, 2011, **193**: 2675-2683.
- [23] Istvánovics V, Shafik HM, Prěsing M *et al.* Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures. *Freshwater Biology*, 2000, **43**: 257-275.
- [24] Murphy J, Riley JP. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 1962, **27**: 31-36.
- [25] 钱善勤, 孔繁翔, 史小丽等. 不同形态磷酸盐对铜绿微囊藻和蛋白核小球藻生长的影响. 湖泊科学, 2008, **20**: 796-801.
- [26] 谭香, 沈宏, 宋立荣. 三种水华蓝藻对不同磷浓度生理响应的比较研究. 水生生物学报, 2007, **31**: 693-699.
- [27] 黄世玉, 黄邦钦. 不同磷源对藻类生长及其生化组成的影响. 台湾海峡, 1997, **16**: 458-464.
- [28] Huang B, Ou L, Hong H *et al.* Bioavailability of dissolved organic phosphorus compounds to typical harmful dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* Lu. *Marine Pollution Bulletin*, 2005, **51**: 838-844.
- [29] Harke M, Berry D, Ammerman J *et al.* Molecular response of the bloom-forming cyanobacterium, *Microcystis aeruginosa*, to phosphorus limitation. *Microbial Ecology*, 2012, **63**: 188-198.
- [30] Consalvey M, Perkins RG, Paterson DM *et al.* Pam fluorescence: A beginners guide for benthic diatomists. *Diatom Research*, 2005, **20**: 1-22.
- [31] Ou MM, Wang Y, Cai WM. Physiological and biochemical changes in *Microcystis aeruginosa* Qutz. in phosphorus limitation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**: 692-702.
- [32] Dignum M, Matthijs H, Pel R *et al.* Nutrient limitation of freshwater cyanobacteria: Tools to monitor phosphorus limitation at the individual level. In: Huisman J, Mattijs HCP, Visser PM eds. Harmful cyanobacteria. Netherlands: Springer, 2005: 65-86.
- [33] Ou LJ, Wang D, Huang BQ *et al.* Comparative study of phosphorus strategies of three typical harmful algae in Chinese coastal waters. *Journal of Plankton Research*, 2008, **30**: 1007-1017.
- [34] Xu H, Paerl HW, Qin BQ *et al.* Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu, China. *Limnology and Oceanography*, 2010, **55**: 420-432.
- [35] Chuai XM, Ding W, Chen XF *et al.* Phosphorus release from cyanobacterial blooms in Meiliang Bay of Lake Taihu, China. *Ecological Engineering*, 2011, **37**: 842-849.