

温度、光照强度及硝酸盐对拟柱孢藻 (*Cylindrospermopsis raciborskii* N8) 生长的影响*

于 婷, 戴景峻, 雷腊梅, 彭 亮**

(暨南大学水体富营养化与赤潮防治广东普通高校重点实验室, 广州 510632)

摘 要: 以从南亚热带水库中分离的拟柱孢藻 (*Cylindrospermopsis raciborskii* N8) 为材料, 研究了不同温度 (12、16、20、24、28、32℃)、光照强度 (6.6、12.4、21.5、30.7、62.9、106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 和硝态氮浓度 (0.5、1、2、4、8、16、32、64、128 mg/L) 下拟柱孢藻的生长特性。结果表明: 在实验设置的温度范围 (16 ~ 32℃) 内拟柱孢藻能够正常生长; 最适温度范围为 24 ~ 28℃, 在 28℃ 条件下, 具有最大比生长速率, 为 0.189 d^{-1} ; 当温度为 12℃ 时, 拟柱孢藻叶绿素 a 浓度一直降低, 显著低于其他温度组 (16 ~ 32℃)。在 6.6 ~ 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度范围内, 拟柱孢藻均呈指数增长趋势, 最适光照强度为 30.7 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 其比生长速率达到最大值, 为 0.156 d^{-1} ; 高光照强度 (62.9 ~ 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 下拟柱孢藻的比生长速率显著大于低光照强度 (6.6 ~ 12.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 处理组。拟柱孢藻开始指数增长的最低硝态氮浓度为 4 mg/L; 硝态氮浓度为 8 mg/L 时, 拟柱孢藻达到最大比生长速率 (0.155 d^{-1}); 当硝态氮浓度高于 16 mg/L 时比生长速率增加不显著。高硝态氮浓度组 (16 ~ 128 mg/L) 拟柱孢藻的叶绿素 a 浓度和比生长速率显著高于低硝态氮浓度组 (0.5 ~ 2 mg/L)。研究结果说明拟柱孢藻对温度、光照和氮源均有较宽的生态位, 有利于在较大空间尺度上进行扩散。

关键词: 拟柱孢藻; 生长; 比生长速率; 温度; 光照强度; 硝酸盐

Effects of temperature, irradiance and nitrate on the growth of *Cylindrospermopsis raciborskii* N8

YU Ting, DAI Jingjun, LEI Lamei & PENG Liang

(Department of Ecology and Key Laboratory of Eutrophication and Red Tide Prevention of Guangdong Higher Education Institutes, Jinan University, Guangzhou 510632, P. R. China)

Abstract: *Cylindrospermopsis raciborskii* N8 strain was isolated from a sub-tropical reservoir in southern China and cultured with BG-11 culture medium. The effects of temperature, irradiance and nitrate on the growth of this strain were evaluated by a designed experiment with gradients of temperature (12, 16, 20, 24, 28, 32℃), irradiance (6.6, 12.4, 21.5, 30.7, 62.9, 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) and nitrate (0.5, 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 mg/L). *C. raciborskii* N8 had normal growth at temperature between 16℃ and 32℃, and the maximum specific growth rate (0.189 d^{-1}) were observed at temperature between 24℃ and 28℃; *C. raciborskii* N8 could not survive at 12℃, and chlorophyll-a concentration was significantly lower than other temperature treatments (16 ~ 32℃). *C. raciborskii* N8 had a wide adaptation of irradiance ranging from 6.6 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ to 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. An exponential growth was found from 6.6 to 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. The optimal irradiance was 30.7 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and the maximum specific growth rate was 0.156 d^{-1} . *C. raciborskii* N8 grew faster significantly in high irradiance conditions (62.9 ~ 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) than that in low irradiance conditions (6.6 ~ 12.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$). The species began an exponential growth under nitrate of 4 mg/L, reached the highest specific growth rate (0.155 d^{-1}) at the nitrate concentration of 8 mg/L. The specific growth rates became stable when the nitrate concentration exceeded 16 mg/L. *C. raciborskii* N8 grew faster significantly in the high nitrate conditions (16 ~ 128 mg/L) than that in the low nitrate conditions (0.5 ~ 2 mg/L). The present

* 国家自然科学基金项目(31070416)、暨南大学科研培育与创新基金项目(11612322)和国家级大学生创新创业训练计划项目(1210559020)联合资助。2013-27-25 收稿;2013-09-16 收修改稿。于婷(1988~),女,硕士研究生; E-mail: yuting198807012@163.com.

** 通信作者; E-mail: tpengliang@jnu.edu.cn.

experiments demonstrated that *C. raciborskii* N8 can adapt for wide temperatures, irradiance and nitrates, and has a potential to colonize and distribute in divers water body over a large scale.

Keywords: *Cylindrospermopsis raciborskii* N8; growth; specific growth rate; temperature; irradiance; nitrate

拟柱孢藻 (*Cylindrospermopsis raciborskii*) 是继微囊藻、鱼腥藻和束丝藻之后出现的一类新型丝状水华蓝藻, 它广泛地分布于不同的水体中, 且具有潜在的产毒能力^[1-3]. 拟柱孢藻被认为是热带亚热带地区的特征性种类, 大量报道称该种在巴西、澳大利亚及泰国等国家或地区的湖泊和水库中存在并成为优势种^[4-5]. 根据拟柱孢藻分布区的扩展, 推断其具有较强的入侵性, 随着全球气候变暖, 已发现其种群分布不断由热带亚热带地区向温带地区扩散^[6-7], 近年来在法国和波兰的水体中都发现拟柱孢藻, 在我国的广东、山东、浙江、云南、湖北及台湾地区水体中也有发现^[8-10]. 拟柱孢藻在亚热带和温带地区的发生呈季节变化, 在热带地区拟柱孢藻可终年发生水华, 据此推测其属于热带种类, 且对低温有一定的耐受性^[11-12]. Reynolds 等研究表明, 拟柱孢藻对光照有较强的适应性, 能耐受低光, 通常不会在水体表层形成水华^[13]. 拟柱孢藻对氮、磷营养盐的利用效率高, 吴忠兴等研究发现, 拟柱孢藻比微囊藻、束丝藻具有更高的胞外磷酸酶活性, 能高效裂解有机磷供其生长利用^[14]. 拟柱孢藻能够适应不同的氮源, 能在低氮条件下产生异形胞, 固定空气中的氮, 且能有效利用有机氮^[15-17]. 但拟柱孢藻对温度、光照和营养盐的适应性特征主要基于野外观测, 其具体的适应范围及其阈值确定有待进一步的室内研究数据. 本文以从广东省水库中分离的拟柱孢藻为实验对象, 在不同温度、光照强度和氮浓度条件下进行培养, 研究拟柱孢藻的生长特性和对温度、光照强度和氮浓度的适应范围, 为揭示拟柱孢藻水华发生机制提供基础数据.

1 材料与方法

1.1 藻种分离与培养

从广东省发生拟柱孢藻 (*Cylindrospermopsis raciborskii* N8) 水华的水库中采样, 用毛细管分离法在显微镜下挑取单根丝体, 无菌水洗涤 3~5 次, 转至 2~3 ml BG-11 培养基中, 置于 28℃ 恒温光照培养箱中培养, 4 周左右丝体明显生长后, 转移至锥形瓶中继续培养, 设定光照强度为 35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、光暗周期比为 12 h:12 h.

1.2 温度和光照强度设置

取生长良好的 0.1 ml 拟柱孢藻藻株, 在显微镜下计数, 计算出藻细胞浓度, 用 BG-11 培养基将藻液稀释到浓度约为 10^5 cells/ml, 然后转移 30 ml 稀释摇匀后的藻液至 50 ml 比色管, 置于光照培养箱中培养, 光暗周期为 12 h:12 h. 设置 6 个温度梯度: 12、16、20、24、28 和 32℃, 光照强度为 35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 设置 6 个光照强度梯度: 6.6、12.4、21.5、30.7、62.9 和 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 温度为 28℃. 每个处理组设置 3 个平行.

1.3 硝酸盐浓度设置

以 BG-11 培养基为基础, 调整硝酸盐浓度, 设置 9 个硝态氮浓度梯度: 0.5、1、2、4、8、16、32、64、128 mg/L. 每个处理组设置 3 个平行. 取一定体积生长良好的拟柱孢藻液, 于 5000 转/min 离心 15 min, 弃上清液, 用 15 mg/L 的碳酸氢钠溶液洗涤后再次离心, 重复 3 次, 然后用无菌水稀释, 饥饿培养 2 d 后, 取相同体积藻液转移至装有约 30 ml 不同硝态氮浓度培养基的比色管中, 置于 28℃ 恒温光照培养箱中培养, 光照强度为 35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$.

1.4 拟柱孢藻生长曲线的测定

每天定时取样, 遮光处理 20 min 后用 TD-700 Fluorometre 荧光仪测定藻液叶绿素 a 的浓度, 用来表征拟柱孢藻的生长状况. 当每组实验每天叶绿素 a 浓度平均增长值低于 5% 时, 认为该组实验已达到最大现存量, 即可停止测定. 比生长速率 (μ) 指在某一时间段间隔内藻类的生长速率, 计算公式^[18]为:

$$\mu = (\ln x_2 - \ln x_1) / (t_2 - t_1) \quad (1)$$

式中, x_1 为 t_1 时藻类的生物量, x_2 为 t_2 时藻类的生物量. 实验得到的数据采用 SPSS 16.0 软件进行处理分析, 方差分析 (ANOVA) 中 $P < 0.05$ 表示显著水平, 并用 Origin 8.0 软件作图.

2 结果与分析

2.1 温度对拟柱孢藻生长的影响

12℃条件下,拟柱孢藻叶绿素 a 浓度从实验开始就一直降低(图 1a),两周内叶绿素 a 浓度降至 1 μg/L 以下,16℃条件下,拟柱孢藻表现出较长的适应期,至第 6 d 才进入增长期,且未出现明显的快速增长期;温度为 20~32℃时,拟柱孢藻均在 4 d 内进入指数生长期,且叶绿素 a 浓度明显高于低温处理组(12~16℃),最大值达到 139.8 μg/L. 当温度为 16、20、24 和 28℃时,拟柱孢藻的比生长速率随着温度升高而增大,分别为 0.1095 ± 0.0002 、 0.1475 ± 0.0002 、 0.1891 ± 0.0068 和 $0.1893 \pm 0.0076 \text{ d}^{-1}$,在 28℃条件下达到最大值;随着温度继续升高至 32℃,比生长速率减小,为 $0.1450 \pm 0.0045 \text{ d}^{-1}$. ANOVA 结果表明,在 24~28℃温度之间,拟柱孢藻比生长速率无显著差异,且明显高于其他温度处理组($P < 0.05$),说明拟柱孢藻生长的适宜温度范围为 24~28℃,对温度具有较宽耐受范围.

2.2 光照强度对拟柱孢藻生长的影响

拟柱孢藻在 6 个光照强度梯度条件下,均从第 1 d 进入指数生长期,且持续时间较长,大约为 13 d. 在 6.6 和 12.4 μmol/(m²·s)光照强度下,拟柱孢藻在整个生长过程中,叶绿素 a 浓度低于其他光照处理组. 在 21.5~106.4 μmol/(m²·s)光照强度下,拟柱孢藻的叶绿素 a 浓度相近(图 1b). 光照强度为 6.6、12.4、21.5 和 30.7 μmol/(m²·s)时,拟柱孢藻的比生长速率分别为 0.1169 ± 0.0016 、 0.1140 ± 0.0005 、 0.1430 ± 0.0012 和 $0.1556 \pm 0.0012 \text{ d}^{-1}$,说明在一定光照强度范围内,拟柱孢藻的比生长速率随着光照强度的增大而逐渐增大,在 30.7 μmol/(m²·s)光照强度下达到最大值;随着光照强度继续增大,比生长速率下降,但无明显下降趋势,62.9 和 106.4 μmol/(m²·s)光照强度时,比生长速率分别为 0.1484 ± 0.0012 和 $0.1403 \pm 0.002 \text{ d}^{-1}$. ANOVA 结果表明:高光照强度处理组(62.9~106.4 μmol/(m²·s))拟柱孢藻比生长速率明显大于低光照强度处理组(6.6~12.4 μmol/(m²·s))($P < 0.05$),说明拟柱孢藻生长的最适光照强度约为 30.7 μmol/(m²·s),对光照强度的耐受范围较宽.

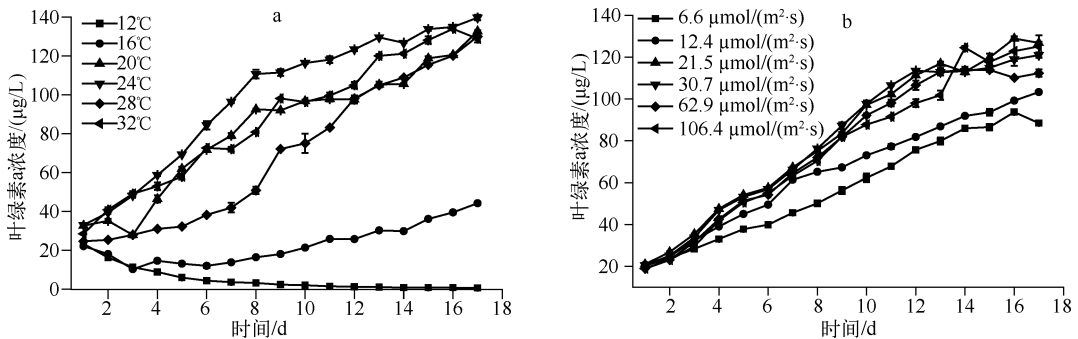


图 1 不同温度(a)和光照强度(b)下拟柱孢藻生长曲线

Fig. 1 Growth curves of *Cylindrospermopsis raciborskii* N8 under different temperatures(a) and irradiance(b)

2.3 硝酸盐浓度对拟柱孢藻生长的影响

拟柱孢藻在 0.5~2 mg/L 硝态氮浓度范围内生长缓慢,未出现明显的指数生长期,生长期仅维持 3 d,叶绿素 a 浓度明显小于其它硝态氮浓度组. 在 4 mg/L 硝态氮浓度下,拟柱孢藻在第 2 d 即进入指数生长期,叶绿素 a 浓度有明显的增长,而硝态氮浓度在 16~128 mg/L 范围内,拟柱孢藻从第 2 d 进入指数生长期后,维持约 11 d 后才进入稳定期,各处理组间叶绿素 a 浓度无显著差异. 说明高硝态氮浓度条件有利于拟柱孢藻生长,且对硝态氮浓度具有较宽的适应范围(图 2). 硝态氮浓度为 0.5、1、2、4、8、16、32、64 和 128 mg/L 时,拟柱孢藻的比生长速率分别为 0.0575 ± 0.0024 、 0.0973 ± 0.0069 、 0.1301 ± 0.0007 、 0.1469 ± 0.0027 、 0.1545 ± 0.0027 、 0.1406 ± 0.0011 、 0.1425 ± 0.0011 、 0.1403 ± 0.0006 和 $0.1390 \pm 0.0018 \text{ d}^{-1}$,说明在 0.5~8 mg/L 硝态氮浓度范围内,随着硝态氮浓度升高拟柱孢藻比生长速率增大;随着硝态氮浓度继续升高,比生长速率无

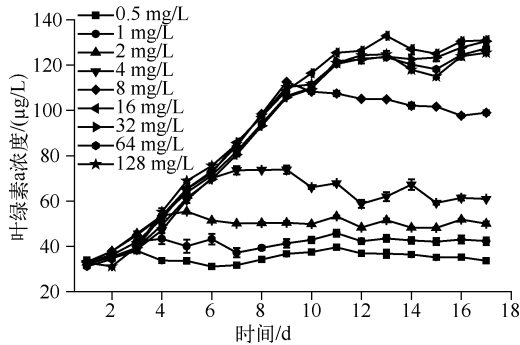


图2 不同硝态氮浓度下拟柱孢藻生长曲线

Fig. 2 Growth curves of *Cylandrospormopsis raciborskii* N8 under different nitrate concentrations

发现拟柱孢藻在温度为 13.5 ~ 31.8℃ 之间的水库常年分布; 孙育平等^[22]在拟柱孢藻全年占绝对优势的广东省水库发现, 该水库水温常年较高, 在 14.61 ~ 30.70℃ 间波动. 本研究拟柱孢藻能够正常生长的温度范围为 16 ~ 32℃, 与野外观测一致. Shafik 等^[23]研究表明拟柱孢藻能够正常生长的最低温度范围为 15 ~ 22℃, 最适温度范围为 29 ~ 31℃. Soares 等^[24]报道了拟柱孢藻的比生长速率在 27℃ 和 32℃ 下最大. 本研究表明, 拟柱孢藻在 12℃ 呈现负增长, 16℃ 才出现缓慢生长, 推测拟柱孢藻生长的最低水温应在 12 ~ 16℃ 之间; 拟柱孢藻最大比生长速率出现在 28℃, 表明该藻株对高温具有较好的适应, 但也能在较低的温度条件下生长, 具有较宽的温度耐受范围, 这可能是拟柱孢藻在我国由热带亚热带地区到温带地区有广泛分布的重要原因之一.

3.2 光照强度对拟柱孢藻生长的影响

光照强度也是影响藻类生长的重要因子, 在饱和光照强度内, 随着光照强度的增加, 藻类的光合速率加快; 超过饱和光照强度, 藻类的光合速率反而减弱直至停止. Fabbro 等^[25]在澳大利亚热带地区的 1 个水库中发现发生拟柱孢藻水华时水体表面光照强度达到最大值, 为 2500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; Bouvy 等^[11]在研究巴西发生拟柱孢藻水华的水体时发现, 水华时水体光照强度变化范围为 14 ~ 830 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. Briand 等^[6]发现自然水体中拟柱孢藻生长较好的光照强度范围为 30 ~ 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 最适光照强度为 80 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 本研究中拟柱孢藻在 30.7 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度条件下具有最大比生长速率, 且在高光照强度条件下 (62.9 ~ 106.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 的比生长速率明显大于低光照强度条件 (6.6 ~ 12.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$). 据此推测拟柱孢藻对光照强度具有较宽适应范围, 既能耐受低光照强度, 对高光照强度也具有一定适应能力. 这可能是由于拟柱孢藻具有伪空泡, 能够在水体中发生垂直迁移, 来适应水体光照强度的变化^[26]. 由于水体对光照的吸收具有选择性, 不同水体中光谱组成不同, 对拟柱孢藻的生长和产毒特性具有一定的影响^[27]. 本文的研究对象 *Cylandrospormopsis raciborskii* N8 与自然环境中其它拟柱孢藻株系对光照的适应存在很大差异, 这可能是由于自然环境下光谱组成和光照周期与培养箱中具有较大差异, 也可能是不同拟柱孢藻株系对水环境长期适应的结果.

3.3 硝酸盐浓度对拟柱孢藻生长的影响

一般认为藻类最易利用氨氮, 氨氮可直接被藻类吸收利用合成氨基酸, 藻类对硝酸盐的利用主要通过硝酸还原酶催化, 将 NO_3^- 逐步还原为 NH_4^+ , 该反应过程非常快且亲和力强, 所以硝酸盐常作为藻类培养基的氮素来源^[28-29]. 本实验结果表明: 硝态氮浓度对拟柱孢藻的生长具有较大影响, 硝态氮浓度在 0.5 ~ 4 mg/L 范围内时, 拟柱孢藻的叶绿素 a 浓度和比生长速率均较低, 实验开始的 1 ~ 4 d 内拟柱孢藻叶绿素 a 浓度有增长趋势, 随后的 5 ~ 8 d 叶绿素 a 浓度下降, 9 ~ 11 d 叶绿素 a 浓度又有所上升, 并发现在拟柱孢藻丝状藻体末端分化出异形胞, 这可能是在低硝态氮浓度组, 拟柱孢藻最初能够利用培养基中的低浓度氮源满足自身生长, 当氮源消耗殆尽时, 分化出异形胞固定来自大气中的氮气, 维持短暂的生长. Burford 等^[30]通过原位实验和历史数据分析发现, 当水体中溶解态氮源消耗完之后, 拟柱孢藻形成异形胞并进行固氮. Spröber 等^[31]在

显著变化 ($P > 0.05$). ANOVA 结果表明: 硝态氮浓度为 8 mg/L 时, 拟柱孢藻比生长速率明显大于其他硝态氮浓度处理组 ($P < 0.05$), 达到最大值 0.155 d^{-1} , 高硝态氮浓度组 (16 ~ 128 mg/L) 拟柱孢藻的比生长速率无显著差异, 但明显大于低硝态氮浓度组 (0.5 ~ 2 mg/L) ($P < 0.05$), 说明拟柱孢藻生长的最适硝态氮浓度为 8 mg/L.

3 讨论

3.1 温度对拟柱孢藻生长的影响

温度对藻类生长和发育具有重要的调节作用, 对酶的活性、营养物的吸收利用效率及细胞分裂周期等方面都存在不同程度的影响, 温度过高或过低, 藻类的生命活动都会受到影响^[19-20]. Soares 等^[21]发

拟柱孢藻对不同氮源吸收和固定的研究中发现,添加氮氮 4~8 h 后,拟柱孢藻固定大气中 N_2 的速率下降,8~24 h 后,拟柱孢藻恢复到最初 N_2 固定速率.但在高硝态氮浓度组(8~128 mg/L)拟柱孢藻具有较好的生长趋势,快速进入指数生长期,且维持时间较长,整个实验过程中无异形胞出现.这可能是在无机氮源充足时,拟柱孢藻吸收利用无机氮源的速率远高于固氮速率^[32],较高的 NH_4^+ 浓度同时也会抑制藻类固氮酶的活性^[33].据此推测拟柱孢藻吸收利用氮源机制取决于细胞内的氮含量,能够根据环境中氮源条件来选择吸收利用无机氮源,或固定空气中的 N_2 .拟柱孢藻这种对氮源的利用特性也是其不断入侵各种富营养化水体的重要因子之一^[34].

4 结论

拟柱孢藻对温度具有较宽的耐受范围,在 16~32℃ 条件下,均能够正常生长,最适生长温度范围为 24~28℃;在 28℃ 条件下具有最大比生长速率,为 $0.189 d^{-1}$.在 6.6~106.4 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 光照强度范围内,拟柱孢藻均具有较好的生长趋势,最适光照强度约为 30.7 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$,此时比生长速率达到最大值,为 $0.156 d^{-1}$;拟柱孢藻在高光照强度条件下(62.9~106.4 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$)的比生长速率远大于低光照强度(6.6~12.4 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$)条件.拟柱孢藻对硝态氮浓度具有较宽的适应范围,在 0.5~128 mg/L 硝态氮浓度内均能正常生长,在硝态氮浓度为 0.5~2 mg/L 时,拟柱孢藻生长缓慢,生长过程中出现固氮异形胞;拟柱孢藻生长的最适硝态氮浓度为 8 mg/L,此时比生长速率达到最大值,为 $0.155 d^{-1}$;当硝态氮浓度高于 8 mg/L 时,拟柱孢藻能维持快速生长,且整个生长过程中无异形胞出现.综上所述,温度、光照强度和硝酸盐浓度的变化均导致拟柱孢藻的比生长速率发生变化,拟柱孢藻对温度、光照强度和氮源的较宽适应特性使其保持竞争优势,为其入侵不同水体和不断扩散提供可能性,拟柱孢藻发生水华可能是多种环境因子综合作用的结果.

5 参考文献

- [1] Saker ML, Thomas AD, Norton JH. Cattle mortality attributed to the toxic Cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in an outback region of North Queensland. *Environmental Toxicology*, 1999, **14**(1): 179-182.
- [2] Bernard C, Harvey M, Briand JF et al. Toxicological comparison of diverse *Cylindrospermopsis raciborskii* strains: evidence of liver damage caused by French *C. raciborskii* strain. *Environmental Toxicology*, 2003, **18**(3): 176-186.
- [3] Hong Y, Steinman A, Biddanda B et al. Occurrence of the toxin-producing cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Mona and Muskegon Lakes, Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 2006, **32**: 645-652.
- [4] Padiśák J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya and Subba Raju, an expanding highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge*, 1997, **107**(4): 563-593.
- [5] Li R, Carmichael WW, Brittain S et al. Isolation and identification of the cyanotoxin cylindrospermopsin and deoxycylindrospermopsin from a Thailand strain of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria). *Toxicon*, 2001, **39**(7): 973-980.
- [6] Briand JF, Le Boulanger C, Humbert JF. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: selection, wide physiological tolerance, or global warming? *Journal of Phycology*, 2004, **40**(2): 231-238.
- [7] Vidal L, Kruk C. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) extends its distribution to Latitude 34°53' S: taxonomical and ecological features in Uruguayan eutrophic lakes. *Pan American Journal of Aquatic Sciences*, 2008, **3**(2): 142-151.
- [8] Briand JF, Robillot C, Quibler-Llobéras C et al. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France. *Water Research*, 2002, **36**: 3183-3192.
- [9] Kokociński M, Dziga D, Spooł L et al. First report of the cyanobacterial toxin cylindrospermopsin in the shallow, eutrophic lakes of western Poland. *Chemosphere*, 2003, **74**: 669-675.
- [10] 林秋奇,雷腊梅,韩博平. 南亚热带不同营养水平水库的蓝藻组成与动态. *生态学杂志*, 2007, **26**(7): 102-103.
- [11] Bouvy M, Molica R, De Oliveira S et al. Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom *Cylindrospermopsis raciborskii* in a shallow reservoir in the semi-arid region of northeast Brazil. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, **20**: 285-297.
- [12] Dokulil MT, Mayer J. Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis limnothrix* association in a

- highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna. *Algological Studies*, 1996, **83**: 179-195.
- [13] Reynolds CS, Huszar V, Kruk C *et al.* Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 2002, **24**(5): 417-428.
- [14] Wu Z, Shi J, Li R. Comparative studies on photosynthesis and phosphate metabolism of *Cylindrospermopsis raciborskii* with *Microcystis aeruginosa* and *Aphanizomenon flos-aquae*. *Harmful Algae*, 2009, **8**: 910-915.
- [15] Ogawa RE, Carr JF. The influence of nitrogen on heterocyst production in blue-green algae. *Limnology and Oceanography*, 1969, **14**: 342-351.
- [16] Présing M, Herodek S, Vörös L *et al.* Nitrogen fixation, ammonium and nitrate uptake during a bloom of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Lake Balaton. *Archiv für Hydrobiologie*, 1996, **136**: 553-562.
- [17] See JH, Bronk DA, Lewitus AJ. Uptake of Spartina-derived humic nitrogen by estuarine phytoplankton in axenic and non-axenic culture. *Limnology and Oceanography*, 2006, **51**: 2290-2299.
- [18] Guillard RRL. Methods for microflagellates and nan-noplankton. In: Stein J ed. Handbook of phycological methods :culture methods and growth measurements. London: Cambridge University, 1973: 80-81.
- [19] Goldman JC, Mann R. Temperature-influenced variations in speciation and the chemical composition of marine phytoplankton in outdoor mass cultures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1980, **46**: 29-39.
- [20] Parke M. Studies on marine flagellates. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1949, **28**: 255-285.
- [21] Soares MCS, de Rocha MIA, Marinho MM *et al.* Changes in species composition during annual cyanobacterial dominance in a tropical reservoir: physical factors, nutrients and grazing effects. *Aquatic Microbial Ecology*, 2009, **57**: 137-149.
- [22] 孙育平, 王晓辉, 胡 韧等. 南亚热带高产渔业水库——显岗水库敞水区浮游植物群落结构的季节变化特征. 应用与环境生物学报, 2010, **16**(2): 228-234.
- [23] Shafik HM, Herodek S, Présing M *et al.* Factors affecting growth and cell composition of cyanoprocaroyte *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju. *Archiv für Hydrobiologie, Algological Studies*, 2001, **103**: 75-93.
- [24] Soares MCS, Lüring M, Huszar VLM. Growth and temperature-related phenotypic plasticity in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Phycological Research*, 2013, **61**: 61-67.
- [25] Fabbro LD, Duivenvoorden LJ. Profile of a bloom of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju in the Fitzroy River in tropical central Queensland. *Marine and Freshwater Research*, 1996, **47**(5): 685-694.
- [26] Shafik HM. Morphological characteristics of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynka) Seenaya et Subba Raju in laboratory cultures. *Acta Biologica Hungarica*, 2003, **54**: 121-136.
- [27] Dyble J, Tester PA, Litaker RW. Effects of light intensity on cylindrospermopsin production in the cyanobacterial HAB species *Cylindrospermopsis raciborskii*. *African Journal of Marine Science*, 2006, **28**(2): 309-312.
- [28] 杨 柳, 章 铭, 刘正文. 太湖春季浮游植物群落对不同形态氮的吸收. 湖泊科学, 2011, **23**(4): 605-611.
- [29] Gu B, Havens K, Schelske C *et al.* Uptake of dissolved nitrogen by phytoplankton in a eutrophic subtropical lake. *Journal of Plankton Research*, 1997, **19**(6): 759-770.
- [30] Burford MA, O' Donohue MJ. A comparison of phytoplankton community assemblages in artificially and naturally mixed subtropical water reservoirs. *Freshwater Biology*, 2006, **51**(5): 973-982.
- [31] Spröber P, Shafik HM, Présing M *et al.* Nitrogen uptake and fixation in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* under different nitrogen conditions. *Hydrobiologia*, 2003, **506-509**: 169-174.
- [32] Moisaner PH, Paerl HW, Zehr JP. Effects of inorganic nitrogen on taxa-specific cyanobacterial growth and *nifH* expression in a subtropical estuary. *Limnology and Oceanography*, 2008, **53**(6): 2519-2532.
- [33] Stewart WDP. Nitrogen fixation by photosynthetic microorganisms. *Annual Review of Microbiology*, 1973, **27**: 283-316.
- [34] Moisaner PH, Cheshire LA, Braddy J *et al.* Facultative diazotrophy increases *Cylindrospermopsis raciborskii* competitiveness under fluctuating nitrogen availability. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, **79**: 801-811.