

## 铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*) 和蛋白核小球藻 (*Chlorella pyrenoidosa*) 生长及光合活性对温度和光照交互作用的响应\*

刘世明<sup>1</sup>, 朱雪竹<sup>1\*\*</sup>, 张 氏<sup>2\*\*</sup>

(1: 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

(2: 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)

**摘 要:** 通过室内纯培养, 分别设定不同温度梯度(14、16、18℃)和光照梯度(100、250、360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), 以模拟全球气候变化条件下, 温带湖泊春季温度升高与光照减弱交互作用对铜绿微囊藻和蛋白核小球藻生长和光合活性的影响. 通过流式细胞计数测定其生长曲线, 观测其变化趋势, 并利用叶绿素荧光仪 PHYTO-PAM 测定藻类光合活性. 结果表明, 当温度为 18℃, 光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 铜绿微囊藻生长速率最大, 细胞密度达到  $2.99 \times 10^6$  cells/ml. 在该温度和光照强度下, 其光合活性也远高于其他实验组, 其  $F_v/F_m$  值达到最大值 0.39. 蛋白核小球藻在温度为 16 和 18℃ 时, 其生长速率差异不大, 但明显高于在温度为 14℃ 时的生长速率, 其光合活性处于波动状态. 与蛋白核小球藻相比, 温度升高和光照减弱对铜绿微囊藻生长和光合活性的促进作用更为明显, 而且随着温度的升高, 铜绿微囊藻生长对低光的偏好更为显著. 因此, 全球变暖所导致的高温低光环境可能有利于确立铜绿微囊藻在湖泊中的优势地位.

**关键词:** 铜绿微囊藻; 蛋白核小球藻; 升温; 光减弱; 光合活性

## Growth and photosynthetic capacity of *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa* in response to the interactions of temperature and light

LIU Shiming<sup>1</sup>, ZHU Xuezh<sup>1</sup> & ZHANG Min<sup>2</sup>

(1: College of Resource and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, P. R. China)

(2: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China)

**Abstract:** To simulate the effect of the interactions of elevated temperature and weakened light in spring on the growth and photosynthetic capacity of *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa*, an experiment was performed with these two strains at different temperatures (14, 16 and 18℃) and light intensities (100, 250 and 360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ). Growth curves were obtained by the results of cell counting with flow cytometry to reflect their growth trends. Photosynthetic capacity was measured by Phyto-PAM fluorometry. The results showed that the growth rate of *M. aeruginosa* reached its peak at the cell density of  $2.99 \times 10^6$  cells/ml when the temperature was at 18℃ and light intensity was 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ . At the same time, its photosynthetic capacity was much higher than other groups, and  $F_v/F_m$  values reached 0.39. While the growth rates of *C. pyrenoidosa* at the temperatures of 16 and 18℃ were similar, they were significantly higher than the growth rate at 14℃, and the photosynthetic capacity kept fluctuating throughout the experiment. Our results indicated that elevated temperature and weakened light promoted the growth and photosynthetic capacity of *M. aeruginosa*. Moreover, *M. aeruginosa* is much more likely to prefer low light intensity at high temperature than low temperature. All these might contribute to the development of *M. aeruginosa* dominance in spring in a general trend of the global warming.

**Keywords:** *Microcystis aeruginosa*; *Chlorella pyrenoidosa*; elevated temperature; weakened light; photosynthetic capacity

\* 国家自然科学基金项目(31200353)、江苏省自然科学基金项目(BK2011877)和中国科学院南京地理与湖泊研究所“一三五”战略发展规划项目(NIGLAS2012135010)联合资助. 2013-08-31 收稿; 2013-12-18 收修改稿. 刘世明(1989~), 男, 硕士研究生; E-mail: 2011103056@njau.edu.cn.

\*\* 通信作者; E-mail: mzhang@niglas.ac.cn; zhuxuezh@njau.edu.cn.

全球变暖导致春季升温过程提前,即特定区域获得相同温度的时间节点更早,而在更早的时间节点上,太阳辐射角较小,太阳辐射强度和日照时间与较迟的时间节点相比明显偏弱和偏短.因此,春季地表获得更高温度的同时,也面临着偏弱的光照强度和偏短的光照时间,形成了高温、低光环境.我国过去 50 年间,平均气温升高约 1.5~4.0℃<sup>[1]</sup>,其中太湖地区的平均气温升高 2℃左右<sup>[2]</sup>,而该地区地面接受的太阳辐射和日照时间明显下降,年日照时间每年下降 10 h<sup>[3]</sup>.同时,由于富营养化和外源污染的加剧,水体中藻类大量繁殖、湖泊水体透明度显著下降,这也直接导致湖泊水体中可利用光的降低.可见,随着全球和区域气候变化,富营养化水体中升高的温度和减弱的可利用光的环境变化正日益加剧.

高温有利于蓝藻的生长,水华蓝藻的最适生长温度一般在 25℃以上,高于绿藻和硅藻等浮游藻类<sup>[4]</sup>,Reynolds 研究发现随着温度的升高,蓝藻(铜绿微囊藻, *Microcystis aeruginosa*)的最大生长速率增加,为绿藻(斜生栅藻, *Scenedesmus obliquus*)的 2 倍,为硅藻(美丽星杆藻, *Asterionella formosa*)的 5 倍<sup>[5]</sup>.Coles 等利用蓝藻和硅藻进行实验(15~30℃)也发现了类似的结果<sup>[6]</sup>.通过室内竞争实验(17~28℃)发现在高温环境中,蓝藻能够更有效地竞争战胜绿藻、硅藻、甲藻、隐藻等真核浮游藻类成为优势种<sup>[7]</sup>.单物种的生理研究发现,蓝藻具有更低的光能需求和很好的能量平衡功能,其维持常数很低,这就意味着蓝藻只需要很少的能量来维持细胞的结构和功能<sup>[8]</sup>.因此,在光强较低条件下,与其它藻类相比蓝藻就能具有较高的生长速率.有研究表明低温条件下,高光照对蓝藻有很强的抑制作用,温度升高可以增加蓝藻对高光照环境的适应性<sup>[9]</sup>.李小龙等研究发现铜绿微囊藻光饱和点低,光合作用活性高,能高效利用较弱光强进行光合作用<sup>[10]</sup>.由此可见,蓝藻对高温及低光强的适应可能是其与其他藻类竞争生长过程中取得优势的重要原因,但是在春季藻类演替过程中,环境整体温度偏低(一般低于 20℃),那么在这种偏低温环境中温度升高和可利用光减弱是否会改变春季藻类的演替过程、加速蓝藻的优势地位确立及水华的形成仍缺乏有效的实验或者监测数据作为支撑.另外,温度升高与光照减弱的交互作用对蓝藻优势确立、物候特征变化的叠加效应强度、蓝藻响应的光化学机制亦需深入的探讨.

本文选择春季藻类演替过程中的绿藻优势种——蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)和蓝藻优势种——铜绿微囊藻为研究对象,设定不同升温幅度和光照减弱梯度,进行温度升高与光照减弱交互作用对 2 种藻生长和光化学特性变化的模拟研究,以期解释气候变化背景下的春季蓝藻优势提前机制提供科学依据.

## 1 材料和方法

### 1.1 藻种来源及培养

实验所采用的铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)、蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)均购自中国科学院水生生物研究所淡水藻种库,2 种藻均适宜生长在 CSI 培养基中.

### 1.2 实验方法

温度和光照正交实验共设置 3 个温度(14、16、18℃)和 3 个光强(100、250、360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),每个温度下共设置 3 组不同光强的实验组.在实验开始前,将培养的藻类置于低温条件下驯化,光暗比为 13 h:11 h.然后将 2 种藻接种于 250 ml 装有 CSI 培养液的锥形瓶中,置于其对应实验条件下进行培养.铜绿微囊藻的接种浓度为  $4.87 \times 10^5$  cells/ml,蛋白核小球藻的接种浓度为  $5.38 \times 10^5$  cells/ml.每个实验组设 3 个重复.

### 1.3 细胞计数

分别于实验第 1、2、5、7、12、14、16 d 取样,混匀藻液后,每次取样 2 ml,过 300 目滤膜后,立即用流式细胞仪进行细胞计数.特征生长速率( $\mu$ )由藻细胞浓度的自然对数与时间进行线性回归得到<sup>[11]</sup>,公式为:

$$\ln X = \mu t + b \quad (1)$$

式中, $\mu$  为特征生长速率( $\text{d}^{-1}$ ), $X$  为  $t$  时的藻细胞浓度, $b$  为对数期的藻细胞浓度的自然对数.

### 1.4 最大光量子产量 $F_v/F_m$

$F_v/F_m$  被称为 PS II 的最大光化学量子产量,是当所有 PS II 反应均处于开放状态时的量子产量,反映藻类对光量子的最大潜能<sup>[12-13]</sup>.分别于实验第 1、3、5、7、9、11、13 和 15 d 取样,暗适应 20 min 后,采用 Phyto-

PAM (Phyto-PAM, ED, Walz, Effeltrich, Germany) 测定样品的最大光量子产量  $F_v/F_m$ .

### 1.5 数据分析

本研究采用 SPSS 16.0 和 Origin 8.5 软件进行相关统计分析和绘图, 组间差异采用 ANOVA 分析,  $P < 0.05$  表示差异显著,  $P < 0.01$  表示差异极显著.

## 2 结果

### 2.1 温度和光照交互作用对铜绿微囊藻和蛋白核小球藻生长的影响

铜绿微囊藻在温度为 14℃ 时, 3 个光强梯度下的生长曲线都呈明显下降趋势. 光强为 360 和 250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 铜绿微囊藻在第 12 d 趋于消亡, 而 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光强下, 铜绿微囊藻并未完全消亡殆尽. 在温度为 16℃ 时, 铜绿微囊藻在光强为 100、250 和 360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时的生长速率分别为 0.037、0.043 和 0.019  $\text{d}^{-1}$ , 其生长速率非常缓慢. 在温度为 18℃ 时, 铜绿微囊藻在 3 个光强下都呈现一定的增长趋势. 光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时其增长趋势显著高于 360 和 250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的实验组 ( $P < 0.05$ ), 在第 14 d 细胞密度达到最高, 为  $3.04 \times 10^6$  cells/ml, 其生长速率为 0.160  $\text{d}^{-1}$ , 同时也是铜绿微囊藻实验组中最高的. 铜绿微囊藻细胞密度在光强为 250、360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时的第 16 d 分别达到  $2.15 \times 10^6$ 、 $1.47 \times 10^6$  cells/ml, 其生长速率分别为 0.085、0.045  $\text{d}^{-1}$  (图 1a, 表 1).

表 1 铜绿微囊藻和蛋白核小球藻在不同温度和光强下的特征生长速率

Tab. 1 The growth rates of *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa* at different temperatures and light intensities

温度/ ℃	光照强度/ ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )	特征生长速率/ $\text{d}^{-1}$	
		铜绿微囊藻	蛋白核小球藻
14	100	-0.030 ± 0.001	0.163 ± 0.007
14	250	-0.037 ± 0.001	0.205 ± 0.003
14	360	-0.036 ± 0.002	0.134 ± 0.008
16	100	0.036 ± 0.001	0.293 ± 0.012
16	250	0.044 ± 0.002	0.310 ± 0.005
16	360	0.019 ± 0.003	0.353 ± 0.004
18	100	0.164 ± 0.007	0.344 ± 0.003
18	250	0.086 ± 0.005	0.300 ± 0.003
18	360	0.045 ± 0.002	0.309 ± 0.004

当温度为 14℃, 光强为 100、360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 蛋白核小球藻的细胞密度在第 12 d 分别达到  $2.41 \times 10^6$ 、 $2.13 \times 10^6$  cells/ml; 而光强为 250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 蛋白核小球藻细胞密度在第 12 d 已经达到  $3.22 \times 10^6$  cells/ml, 高于其他 2 个光强的细胞密度, 其对应的生长速率为 0.210  $\text{d}^{-1}$ , 显著高于其他 2 个光强时的生长速率 ( $P < 0.05$ ). 当温度为 16℃, 光强为 360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 蛋白核小球藻在第 12 d 达到对数期, 细胞密度达到  $6.21 \times 10^6$  cells/ml, 而光强为 100、250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 对数期细胞密度分别只有  $5.03 \times 10^6$ 、 $5.77 \times 10^6$  cells/ml. 当温度为 18℃ 时, 蛋白核小球藻具有较高的生长速率, 在光强为 360、250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时比光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时能更快达到对数期, 细胞密度分别为  $3.85 \times 10^6$ 、 $3.23 \times 10^6$  cells/ml. 光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时的蛋白核小球藻在第 12 d 细胞密度达到最高, 为  $6.62 \times 10^6$  cells/ml (图 1b, 表 1).

### 2.2 温度和光照交互作用对铜绿微囊藻和蛋白核小球藻光合活性的影响

铜绿微囊藻在温度为 14℃, 光强为 360、250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $F_v/F_m$  值随着时间的变化趋于 0, 细胞逐渐凋亡; 而在光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 其  $F_v/F_m$  值呈较低的状态, 维持在 0.02 左右, 保持一定的活性. 在温度为 16℃ 时, 铜绿微囊藻光合活性普遍较低. 光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的实验组其  $F_v/F_m$  值高于其他 2 个光强下, 维持在 0.20 左右. 在 3 个光强下, 铜绿微囊藻的  $F_v/F_m$  值在培养后期都呈现一定的增大趋势, 光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的实验组  $F_v/F_m$  值最高, 达到 0.32. 温度为 18℃ 时, 光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的实验组其  $F_v/F_m$  值显著高于其他 2 个光强 ( $P < 0.05$ ), 其值在第 11 d 达到最大, 为 0.39. 而光强为 360、250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的实验组其光合活性在培养初期比较低, 第 11 d 开始增大到 0.20 以上 (图 2a).

温度为 14℃, 光强为 360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 蛋白核小球藻的光合活性  $F_v/F_m$  值明显低于其它 2 个光强. 当温度为 16℃, 光强为 360、250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 其  $F_v/F_m$  值呈下降趋势, 分别从开始的 0.45 降到 0.29、0.54 降到 0.35; 而光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 其光合活性变化不大, 基本维持在开始的 0.44 左右. 温度为 18℃ 时, 蛋白核小球藻的  $F_v/F_m$  值都处于小幅上下波动状况, 在光强为 360、250 和 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,

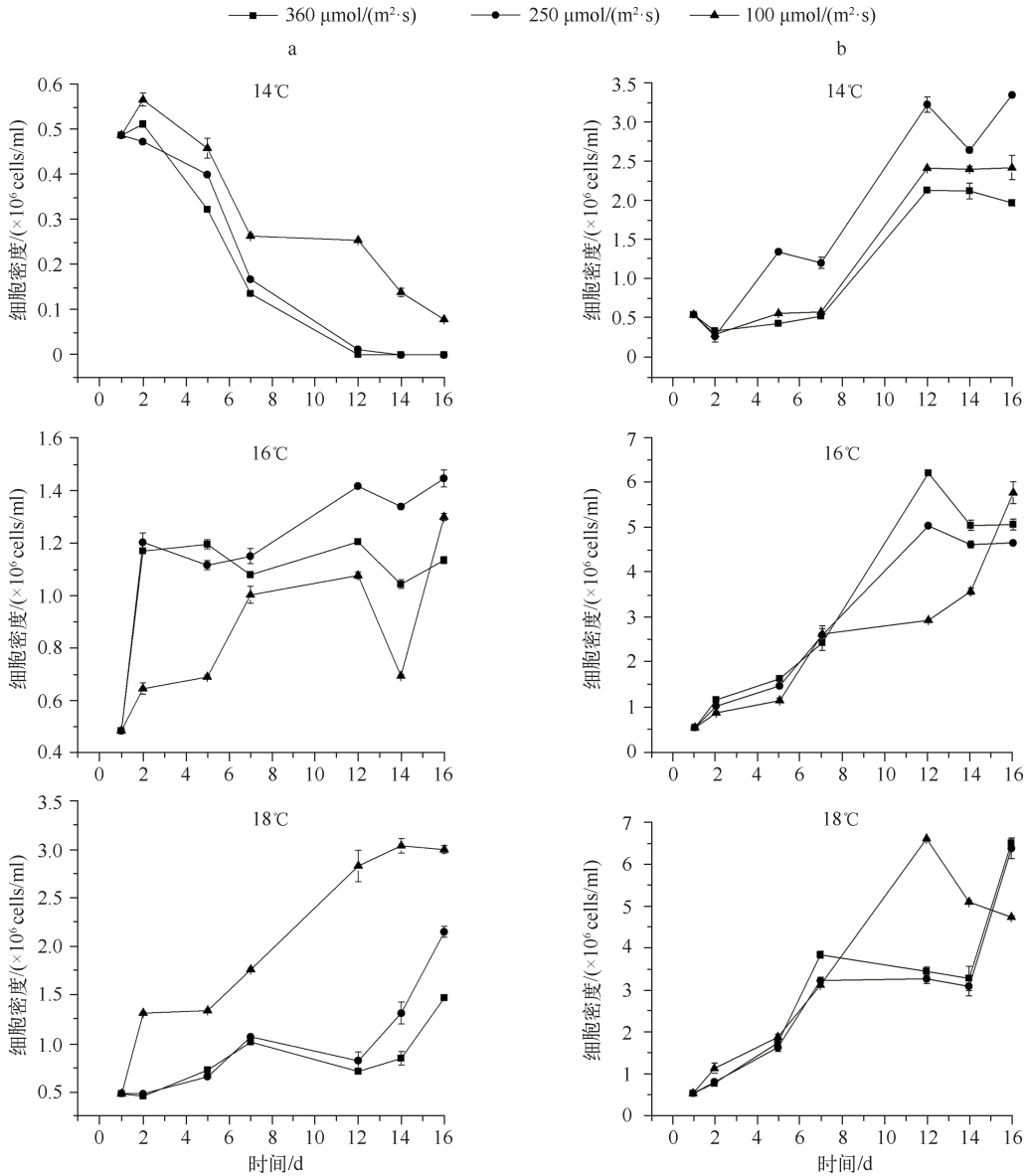


图 1 不同温度和光强下铜绿微囊藻(a)和蛋白核小球藻(b)的生长曲线  
 Fig. 1 Growth curves of *Microcystis aeruginosa*(a) and *Chlorella pyrenoidosa*(b) at different temperatures and light intensities

$F_v/F_m$ 值分别在 0.34、0.40 和 0.43 上下波动,都处于比较高的状态(图 2b).

### 3 讨论

在春季湖泊生态系统中,浮游藻类群落通常随温度的增加形成以硅藻为主的春季水华,继而转为绿藻,而后变成蓝藻.不少研究者发现,全球变暖使得这种演替过程提前<sup>[14-18]</sup>.温度升高可能对蓝藻复苏、形成优势的时间提前有重要影响.而太阳辐射是湖泊生态系统的主要能量来源,它直接决定了湖泊中浮游植物的光合作用能力,继而影响整个湖泊生态系统的物质循环和能量循环.春季蓝藻复苏的过程大致分为恢复活

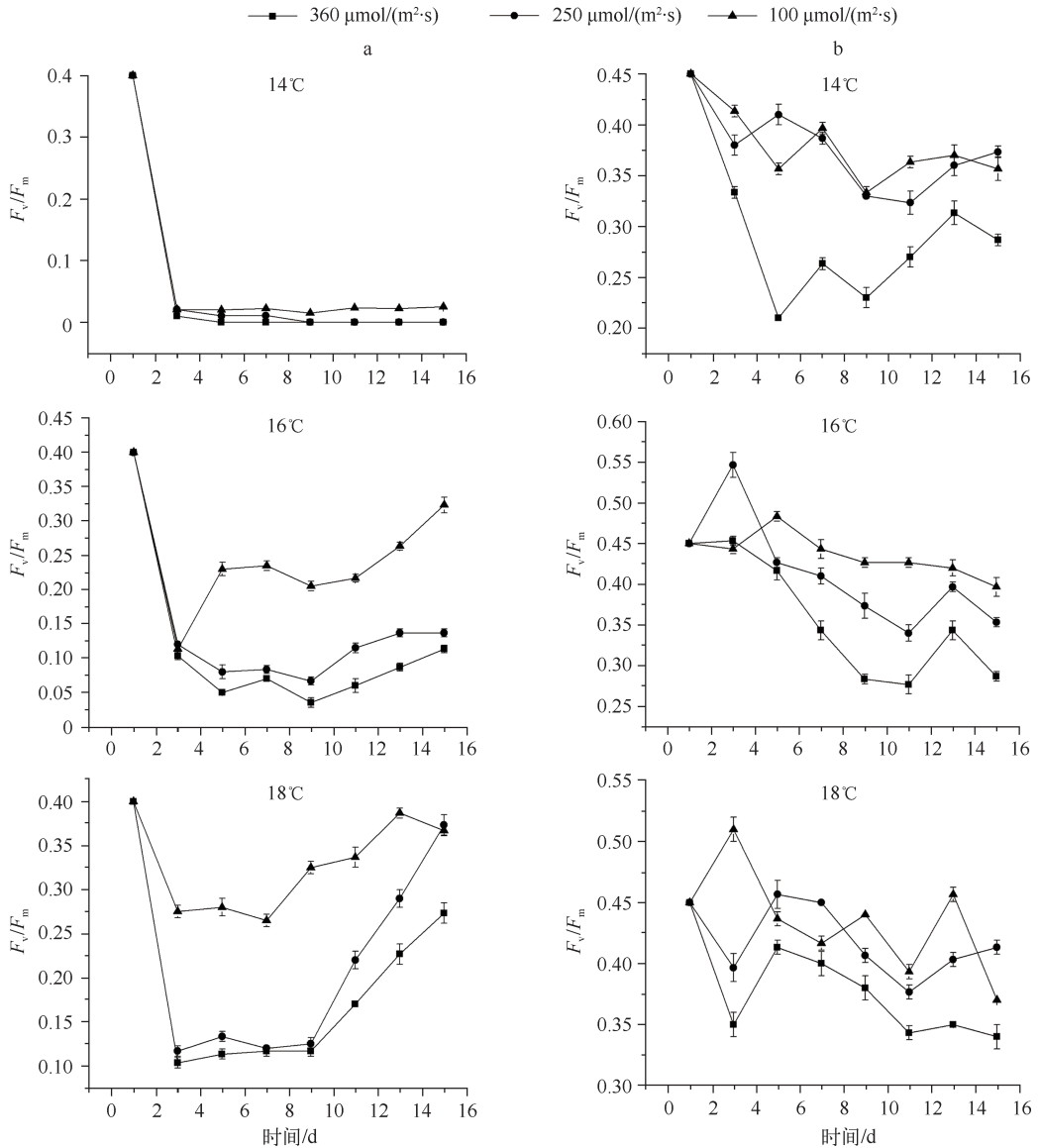


图2 不同温度和光强下铜绿微囊藻(a)和蛋白核小球藻(b)的光合活性变化

Fig. 2 The photosynthetic capacity of *Microcystis aeruginosa*(a) and *Chlorella pyrenoidosa*(b) at different temperatures and light intensities

性、开始生长及向水体迁移的一系列过程<sup>[19]</sup>,并受到温度、光照、营养盐等各种因素的影响<sup>[20]</sup>.大量研究表明,温度是影响蓝藻复苏的重要因子<sup>[21-24]</sup>,但光照在其复苏生长过程中的作用仍缺乏认识.

本研究中铜绿微囊藻在温度为14℃、3个光强时衰退消亡,但光强为100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时铜绿微囊藻保持一定的光合活性,约为0.10左右,这可能是因为在低温条件下,光照的减弱对铜绿微囊藻存活率与复苏期的PS II活性有促进作用.而温度为18℃时铜绿微囊藻的生长速率大于16℃,这表明铜绿微囊藻在较高的温度下有更高的生长速率,升温可以直接对铜绿微囊藻生长产生促进作用.在相同温度下光照的差异对铜绿微囊藻的生长有显著影响( $P < 0.05$ ).在温度为18℃,光强为100、250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,铜绿微囊藻生长速率分别为0.160、0.085  $\text{d}^{-1}$ ,大于光强为360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时的生长速率,分别高出约3、2倍.在温度

为 16℃, 光强为 100、250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 铜绿微囊藻的生长速率分别为 360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时的 1.8、2.2 倍. 这表明低温状态下光强的增加对铜绿微囊藻生长及其 PS II 活性有抑制作用, 这与汤俊等的研究结果一致<sup>[25]</sup>. 而温度为 16℃ 实验组, 光强为 250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时铜绿微囊藻的生长速率大于 360  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 这可能是由于在低温状态下, 高光强对铜绿微囊藻生长有一定的抑制作用. 这表明在春季相对低温的情况下, 升高温度和减弱光照强度可能有利于铜绿微囊藻的生长, 而且随着温度的升高, 铜绿微囊藻对光照强度的敏感性更为显著. 全球变暖导致春季升温过程提前, 春季地表获得更高温度的同时, 也同时面临着偏弱的光照强度和偏短的光照时间. 气候变暖所产生的这种温度的升高和光照的减少最终导致温度和光照在时间和纬度上“错配”<sup>[26]</sup>, 因而形成的高温和低光环境可能有助于蓝藻的生长.

对于蛋白核小球藻, 在实验所设置的条件下都能生长. 蛋白核小球藻在温度为 16、18℃ 时的生长速率大于温度为 14℃ 时, 这也表明温度的升高有利于蛋白核小球藻的生长, 但是在 16、18℃ 时温度升高的作用并不明显 ( $P > 0.05$ ). 从光照来看, 蛋白核小球藻与铜绿微囊藻不同的是, 光强的减弱并没有对其生长产生显著的促进作用 ( $P > 0.05$ ), 各光照组中蛋白核小球藻的生长速率差异远没有铜绿微囊藻的差异大, 可见蛋白核小球藻对光强的响应并不敏感.

从光合活性来看, 温度为 18℃, 光强为 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时铜绿微囊藻的光合活性在整个实验过程中明显高于其他光照与温度实验组, 光合活性的变化趋势与实验所测的细胞生长变化趋势一致. 铜绿微囊藻在 16、18℃ 下, 光合活性随着光强的减弱而增强, 而蛋白核小球藻未呈现这样的变化规律. 温度为 16℃ 时, 铜绿微囊藻的光合活性变化趋势与细胞生长变化曲线的不一致性可能是因为在低温条件下, 微囊藻生长受到抑制, 而其自身对环境的适应性可能使得其保持较高的 PS II 活性, 但这不一定意味着其初级生产力也会与其 PS II 活性同步. 在春季湖泊生态系统中, 高温和低光将对铜绿微囊藻的光合活性有增强作用, 因而对其生长也起一定的促进作用, 从而有利于之后其在湖泊的优势地位确立. 因此, 春季地表形成的高温低光环境可能会对春季蓝藻生长的关键阶段产生一定影响<sup>[27]</sup>, 从而会有助于铜绿微囊藻的优势地位的形成. 但全球气候变化产生的效应是复杂的, 不可能是单一的效应, 还有其他的条件包括水文、气象、气候、人类干扰等各种因素, 目前综合的效应对蓝藻复苏过程的研究仍比较缺乏, 有待进一步探索.

大量研究表明铜绿微囊藻的最佳生长温度为 25℃ 以上<sup>[28-29]</sup>, 但气候变化所引起的温度升高不会在短时间内达到这么高的温度, 因此在整个春季演替过程中, 铜绿微囊藻并非处于其最佳的生长温度, 已有研究表明气候变暖可能会使蓝藻水华加重, 但不一定能使蓝藻的生长速率增大<sup>[30]</sup>. 本研究发现高温低光环境依然有利于铜绿微囊藻保持一定的生理活性, 促进其生长. 但是铜绿微囊藻的生长速率依然低于蛋白核小球藻, 可见, 蓝藻在湖泊中取得优势地位的原因并不能仅归功于其生长速率的增大. 另外, 本研究仅进行了室内模拟实验, 其所采用的光照等条件仍与宏观的地表光照条件以及具体水体中不同水层、不同水质(浑浊度)等条件下的光照条件具有差异, 有必要继续开展野外条件下的模拟研究, 从而明确气候变化促进春季蓝藻优势地位确立提前的机制.

#### 4 结论

在较低温度范围内, 温度升高和光照减弱能显著促进铜绿微囊藻生长和光合活性的提高, 对蛋白核小球藻影响不显著, 而且随着温度的升高, 铜绿微囊藻生长对低光的偏好更为显著, 因此温度升高和光照减弱的交互作用将提升铜绿微囊藻在与蛋白核小球藻生长竞争中的优势度. 在自然条件下, 全球和区域气候变化导致的春季湖泊内相对的高温、低光环境可能会加快铜绿微囊藻在湖泊中的优势地位确立, 从而导致水华的提前发生.

致谢: 龚伊、李胜男、覃宝利、杜明勇、杨燕等在实验过程中提供了热心帮助, 在此表示感谢.

#### 5 参考文献

- [1] Piao S, Ciais P, Huang Y *et al.* The impacts of climate change on water resources and agriculture in China. *Nature*, 2010, 467(7311):43-51.
- [2] Zhang M, Duan HT, Shi XL *et al.* Contributions of meteorology to the phenology of cyanobacterial blooms: Implications for

- future climate change. *Water Research*, 2012, **46**(2):442-452.
- [ 3 ] 张运林,秦伯强,陈伟民等.太湖无锡地区近40a来日照的变化特征分析. *气象科学*,2003,**23**(2):231-236.
- [ 4 ] Robarts RD, 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**(3):391-399.
- [ 5 ] Reynolds CS. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Oldendorf/Luhe: Institute of Freshwater Ecology, 1997:25-36.
- [ 6 ] Coles JF, Jones RC. Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river. *Journal of Phycology*, 2000, **36**(1):7-16.
- [ 7 ] Jöhnk KD, Huisman J, Sharples J *et al.* Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*, 2008, **14**(3):495-512.
- [ 8 ] 韩博平,韩志国,付翔.藻类光合作用机理与模型.北京:科学出版社,2003:12-15.
- [ 9 ] Jiang HB, Kong RQ, Xu XD. The N-acetylmuramic acid 6-phosphate etherase gene promotes the growth and cell differentiation in cyanobacteria under light-limiting conditions. *Journal of Bacteriology*, 2010, **192**(8):2239-2245.
- [ 10 ] 李小龙,耿亚红,李夜光等.从光合作用特性看铜绿微囊藻的竞争优势. *武汉植物学研究*,2006,**24**(3):225-230.
- [ 11 ] 金相灿,储昭升,杨波.温度对水华微囊藻及孟氏浮游蓝藻生长、光合作用及浮力变化的影响. *环境科学学报*, 2008,**28**(1):50-55.
- [ 12 ] Kolber Z, Zehr J, Falkowski PG. Effects of growth irradiance and nitrogen limitation on photosynthesis energy conversion in photosystem II. *Plant Physiology*, 1988, **88**(3):923-929.
- [ 13 ] 吴晓东,孔繁翔,曹焕生等.越冬浮游植物光合作用活性的原位研究. *湖泊科学*,2007,**19**(2):139-145.
- [ 14 ] Meis S, Thackeray SJ, Jones ID. Effects of recent climate change on phytoplankton phenology in a temperate lake. *Freshwater Biology*, 2009, **54**(8):1888-1898.
- [ 15 ] Adrian R, Deneke R, Mischke U *et al.* A long-term study of the Heiligensee (1975 - 1992). Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems. *Archiv für Hydrobiologie*, 1995, **133**(3):315-337.
- [ 16 ] Weyhenmeyer GA. Warmer winters: are planktonic algal populations in Sweden's largest lakes affected? *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2001, **30**(8):565-571.
- [ 17 ] 商兆堂,任健,秦铭荣等.气候变化与太湖蓝藻暴发的关系. *生态学杂志*,2010,**29**(1):55-61.
- [ 18 ] 王成林,潘纬玉,韩月琪等.全球气候变化对太湖蓝藻水华发展演变的影响. *中国环境科学*,2010,**30**(6):822-828.
- [ 19 ] 曹焕生,孔繁翔,谭啸等.太湖水华蓝藻底泥中复苏和水生长的比较. *湖泊科学*,2006,**18**(6):585-589.
- [ 20 ] 马荣华,孔繁翔,段洪涛等.基于卫星遥感的太湖蓝藻水华时空分布规律认识. *湖泊科学*,2008,**20**(6):687-694.
- [ 21 ] Ståhl-Delbanco A, Hansson LA. Effects of bioturbation on recruitment of algal cells from the 'seed bank' of lake sediments. *Limnology and Oceanography*, 2002, **47**(6):1836-1843.
- [ 22 ] Brunberg AK, Blomqvist P. Benthic overwintering of *Microcystis* colonies under different environmental conditions. *Journal of Plankton Research*, 2002, **24**(11):1247-1252.
- [ 23 ] Latour D, Sabido O, Salençon MJ *et al.* Dynamics and metabolic activity of the benthic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in the Grangent Reservoir (France). *Journal of Plankton Research*, 2004, **26**(7):719-726.
- [ 24 ] Stahl-Delbanco A, Hansson LA, Gyliström M. Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis* at low N:P ratios. *Journal of Plankton Research*, 2003, **25**(9):1099-1106.
- [ 25 ] 汤俊,宋立荣,孙松松等.低光低温联合作用对铜绿微囊藻复苏能力的影响. *环境科学*,2010,**12**(12):2932-2937.
- [ 26 ] Wagner C, Adrian R. Cyanobacteria dominance: Quantifying the effects of climate change. *Limnology and Oceanography*, 2009, **54**(6):2460-2468.
- [ 27 ] 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.
- [ 28 ] 赵颖,张永春.流动水体下的温度对铜绿微囊藻生长的影响. *污染防治技术*,2008,**21**(2):39-41.
- [ 29 ] 郑忠明,白培峰,陆开宏.铜绿微囊藻和四尾栅藻在不同温度下的生长特性及竞争参数计算. *水生生物学报*,2008,**32**(5):720-727.
- [ 30 ] Lüring M, Eshetu F, Faassen EJ *et al.* Comparison of cyanobacterial and green algal growth rates at different temperatures. *Freshwater Biology*, 2013, **58**(3):552-559.