J. Lake Sci.(湖泊科学), 2026, 38(3):000-000
DOI 10.18307/2026.0300

浮游植物生长限制因子的审视：湖泊水华精准治理的科学基础*

邹 伟[1]，秦伯强[1]，吴天浩[2]，许 海[1]，宋子豪[1]，张运林[1]，朱广伟[1**]
（1：中国科学院南京地理与湖泊研究所，湖泊与流域水安全全国重点实验室，南京 211135）
（2：中国环境科学研究院，国家环境保护饮用水水源地保护重点实验室，北京 100012）

摘 要：湖泊浮游植物异常增殖引发的水华，是全球湖泊生态环境面临的共同挑战。我国目前主要依据《地表水环境质量标准》，总氮、总磷浓度控制为核心的防控策略在实践中常陷入"高投入、低效益"的治理困境，难以实现有限资源下的高效控制。限制因子理论为摆脱该困境提供了科学基础，其核心在于识别藻类生长的"最短板"，从而提升治理措施的精准性与效能。本文基于利比希最小因子定律（决定藻类最终产量）与布兰克曼限制因子原理（调控藻类生长速率），系统解析了湖泊藻类生长的多重限制机制及其耦合关系，涵盖氮、磷、光、温、水动力及食物网调控等关键因子；评述了经验阈值法、经验模型法与实验法三类识别方法的适用场景与局限，并进一步论述了光、热等非可控因子对营养盐控藻效果的潜在影响。在此基础上，文章从精准治理视角提出三大发展方向：明晰外源营养盐的控制策略、构建藻类氮磷同化效率的"气候潜力上限–现实表现"评估框架、揭示禁渔背景下氮磷的营养级再分配机制，以回应"控什么、控多少、控哪里、如何扩容生态容量"等关键治理问题，为推动我国湖泊水华治理从粗放型营养盐控制向生态过程导向的精准调控体系转型提供有益思考。

关键词：蓝藻水华；氮磷控制；气候变化；限制因子；水生态管理

Revisiting the limiting factors of phytoplankton proliferation: A scientific basis for precision management of lake blooms

Zou Wei[1], Qin Boqiang[1], Wu Tianhao[2], Xu Hai[1], Song Zihao[1], Zhang Yunlin[1], Zhu Guangwei[1**]
(1: *State Key Laboratory of Lake and Watershed Science for Water Security, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R.China*)
(2: *Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, P.R.China*)

Abstract: Excessive phytoplankton proliferation and the resultant algal blooms constitute a widespread ecological challenge in lakes globally. In China, bloom control has predominantly relied on the Environmental Quality Standards for Surface Water, which emphasize total nitrogen and total phosphorus concentration limits. However, this concentration-based approach often yields high costs and low effectiveness, failing to achieve cost-efficient control under constrained management resources. The limiting factor theory offers a scientific basis for resolving this dilemma by identifying the "weakest link" in algal growth, thereby enhancing the precision and efficacy of management interventions. Grounded in Liebig's law of the minimum (governing final yield) and Blackman's law of limiting factors (governing growth rate), this study systematically elucidates the multiple, interacting mechanisms that constrain phytoplankton, including nitrogen, phosphorus, light, temperature, hydrodynamics, and food-web regulation. We review three principal methodologies for identifying limiting factors—empirical threshold, empirical modeling, and experimental approaches—and discuss

---

* 2025-07-22 收稿；2025-11-11 收修改稿。
国家自然科学基金项目(42571135)、国家重点研发计划项目(2022YFC3204101)和中国科学院南京地理与湖泊研究所自主部署项目(NIGLAS2022GS03)联合资助。
**通信作者：E-mail: gwzhu@niglas.ac.cn

their respective applicability and limitations. Furthermore, the modulating roles of uncontrollable environmental drivers, such as light and temperature, on the effectiveness of nutrient reduction are elaborated. From a precision lake management perspective, we propose three key directions: i) clarifying external nutrient control strategies, ii) establishing a "climatic potential–realized performance" framework to evaluate phytoplankton nitrogen and phosphorus assimilation efficiency, and iii) elucidating nutrient redistribution among trophic levels under fishing-ban policies. These insights aim to address critical management questions—what to control, how much to control, where to control, and how to enhance the ecological capacity of lakes—thereby facilitating a transition in China's lake management from coarse nutrient reduction to process-oriented, precision ecological regulation.

Keywords: Cyanobacterial blooms; Nitrogen and phosphorus control; Climate changes; Limiting factors; Lake ecosystem management.

浮游植物（phytoplankton）作为湖泊生态系统的关键初级生产者，在维持物质循环与食物网功能中具有不可替代的作用[1]。然而，其异常增殖所引发的水华现象，已成为全球湖泊治理面临的共同挑战[2-4]。在我国，太湖、巢湖、滇池等大型湖泊长期受蓝藻水华困扰，已成为水环境管理与公众关注的焦点。

目前，我国水华防控主要依据《地表水环境质量标准》等规范，以总氮、总磷浓度为管控核心，通过外源减排与内源清淤等手段抑制藻类异常增殖[5-7]。然而，治理实践普遍陷入“高投入、低效益”的困境。大量案例表明，即使氮磷浓度趋于稳定或下降，许多湖泊的水华强度并未相应减弱，甚至有所加剧[8-11]。这一“生态解耦”现象反映出静态营养盐控制策略与藻类生长的动态响应机制之间存在严重脱节。

浮游植物生长受多重因子协同调控，包括氮、磷等营养盐，以及光照、温度、水动力和下行控制效应等，其过程遵循典型的“木桶效应”，即藻类生长受限于当前最为稀缺的环境因子[12-13]。尽管限制因子理论已广泛用于湖泊水华治理，但在我国湖泊空间异质性高、气候变化引起光热条件持续变化的背景下，其向水华精准防控的转化仍受到显著制约。

理论上，任何单一因子只要被削减至限制藻类生长的水平，都可抑制藻类异常增殖；然而，湖泊治理的核心任务是资源优化，即在有限投入下实现对藻类异常增殖的高效控制。限制因子理论正是实现这一目标的科学基础，使治理措施能够精准作用于系统的“最短板”，从而提升资源配置效率。从治理可行性来看，光、温，甚至水动力等因子在流域尺度上难以人为调控，而营养盐削减与湖泊生态修复则更具可操作性。这些措施本质上是通过改变特定环境因子，影响藻类的资源获取与生长速率。然而，我国湖泊类型多样、生态背景差异显著，同一修复措施在不同水体中的效果可能存在巨大差别，因此亟须基于限制因子理论构建藻类防控的顶层设计，以精准导向实现治理措施的成本效益最优。

基于上述背景，本文以利比希最小因子定律与布兰克曼速率限制理论为基础，系统梳理浮游植物限制因子的研究进展，归纳其主要类型与识别方法，并展望未来研究方向，旨在构建从生态学理论到治理实践的转化路径，为我国湖泊水华治理从粗放管控向生态过程导向的精准调控转型提供初步思考和有益见解。

1 浮游植物限制范式概述：利比希潜力限制与布兰克曼速率限制

浮游植物限制机制主要遵循两类范式：利比希最小因子定律（Liebig’s Law of the Minimum）与布兰克曼速率限制理论（Blackman’s Law of Limiting Factors）。利比希定律指出，特定植物种类最终产量由最为稀缺的单一资源决定，适用于相对稳定系统中的限制关系，例如陆地生态系统中磷对作物最终产量的约束[16-17]。布兰克曼理论则强调，在短时间尺度上，植物生长速率受制于特定时刻最为紧缺的因子，更适用于不稳定系统[18]。简言之，利比希定律决定了系统“产能上限”，而布兰克曼理论描述了“长得多快”的过程。

尽管浮游植物限制因子研究也多涉及物种的实验（例如藻类生长潜能测试），这衔接了利比希最小因子定律中针对特定物种的限制效应。但由于自然水体中浮游植物物种难以分离、物种间生态习性相近以及表征浮游植物整体概况参数更具有管理便利性[19]，现有研究多集中于群落整体（如叶绿素 *a* 浓度）

或关键类群（如蓝藻现存量）的限制因子识别[20]。在此框架下，利比希定律表现为资源对藻类生物量上限的约束[21-22]，而布兰克曼机制则体现环境因子对藻类生长速率的调控[16]。

需要强调的是，利比希与布兰克曼范式在自然湖泊中并非相互排斥，而是在不同时间尺度上共同描述藻类生长的限制过程。二者在时间维度上呈“过程—结果”的收敛关系：布兰克曼的速率限制经时间积累，最终体现为利比希意义上的生物量上限（图 1）。例如，温度与水动力等条件主导藻类的瞬时生长速率，而当生长过程持续推进并累积至磷等潜力限制因子所能支持的最大产量时，即达到系统的利比希型产量上限[14,15]。在应用层面，利比希范式用于确定“控什么”，即识别最为短缺的关键资源；布兰克曼范式用于判断“何时控、控哪里”，以识别水华暴发关键时段（如应急防控窗口）和敏感水体类型（如通江湖泊通常低风险水体）。

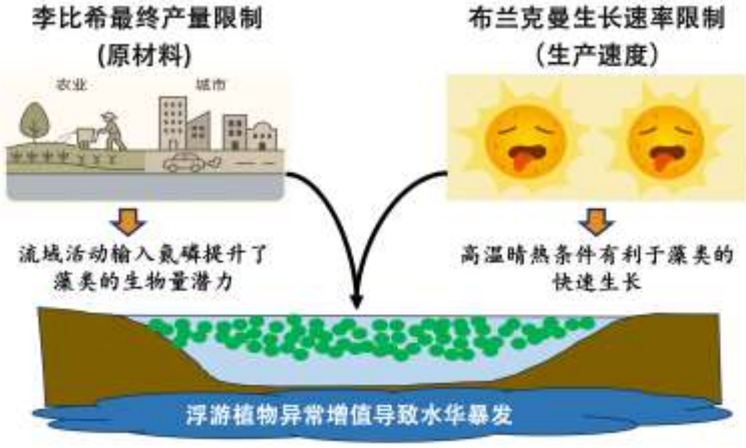

图 1 利比希最小因子定律与布兰克曼速率限制对浮游植物异常增殖的共同调控示意图

Fig. 1 Conceptual diagram illustrating the joint regulation of phytoplankton over-proliferation by Liebig’s law of the minimum and Blackman’s rate limitation

2. 浮游植物限制因子的主要类型与治理应用

2.1 营养元素限制

氮和磷因具备流域尺度的可调控性而被视为水华治理的核心靶标，其中磷凭借对藻类生物量上限的普遍限制作用，被视为湖泊中最具普适性的限制因子。Schindler 在加拿大实验湖泊开展的全湖营养削减实验，证明了外源磷输入对藻类最终产量的决定性影响；而经济合作与发展组织项目建立的磷负荷与叶绿素 a 响应关系，进一步确立了磷削减在水华治理中的核心地位[14, 15]。另一方面，野外观测表明，氮限制在湖泊生态系统中普遍存在，尤其在富营养的浅水湖泊中更为显著。营养添加实验也常记录到氮和磷共同输入所产生的协同增益效应，验证了“氮磷共限制”的广泛性[23-27]。

除氮和磷以外，其他元素如硅、铁和碳在特定生态背景下也可能成为限制因子。例如，在硅藻占优水体中，硅可能决定了藻类最终产量[28]；铁作为多种酶辅因子，在氧化还原敏感水体中易形成沉淀或有机络合物，从而限制藻类生长速率[29]；碳虽通常来源广泛，但在高强度光合作用或水体封闭条件下，CO_2 可能被迅速消耗至限制水平，引发碳限制[30]。尽管这些元素的限制作用在时空尺度上不如氮磷普遍，其在特定水体（如硅藻主导型湖泊、酸性矿山湖泊、高藻型富营养湖等）中的调控作用仍不可忽视，也具备一定的管理指示意义（图 2）。

2.2 光照和温度限制

光照兼具利比希型最终产量限制与布兰克曼型速率限制的双重作用。此外，藻类实际获得的光照，关联着地表太阳辐射与水体内部的光传输效率。例如，浅水湖泊的风浪再悬浮会通过增加浊度、削减真光层深度，从而影响藻类最终产量和生长速率[31]。温度则主要通过影响酶活与光合代谢来控制藻类生长速率。例如，在低温季节或地区，即便营养丰富，藻类生物量也较低，表现为“高营养、低藻量”的状态

[32]。尽管光照和温度条件难以直接调控，但相关研究对于识别水华的敏感阶段和高风险水体具有重要意义，并可与营养限制作用相结合，指导流域尺度的针对性治理。典型地，在不同纬度、海拔及气候变化引起的光热背景差异下，湖泊营养控制标准应予以充分考虑和动态调整（图 2）。

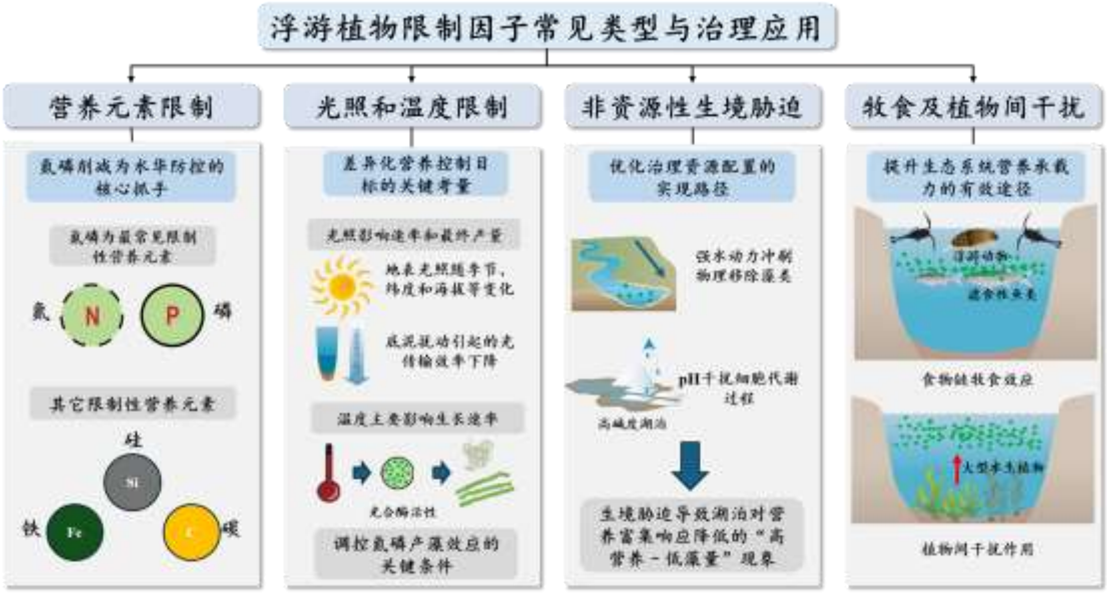

图 2 湖泊浮游植物主要限制因子类型以及治理应用示意图。

Fig.2 Schematic diagram of major types of lake phytoplankton limiting factors and their management applications.

2.3 非资源性生境胁迫

除营养限制外，多种非资源性因子可通过生境胁迫限制藻类。典型地，我国长江中下游的通江湖泊虽营养水平较高，但受强烈水力冲刷影响，浮游植物（尤其是蓝藻）的净生长速率受到显著抑制，因而其水华发生风险明显低于阻隔型湖泊[34]。同样，水体 pH 显著偏离中性范围时，会干扰藻类细胞酶活性和离子平衡，从而抑制其生长[35]。欧盟跨区域研究显示，高碱度湖泊中蓝藻生物量长期处于低位，但营养浓度处于较高水平，凸显出 pH 作为生理胁迫因子的限制作用[36]（图 2）。这类生境胁迫引起的“高营养–低藻量”现象具有重要的管理意义，可用于识别水华低风险湖泊类型，为避免过度治理提供科学依据。

2.4 自上而下及侧向过程的限制：牧食与植物间干扰

自上而下过程及同营养级间的资源竞争共同调控着浮游植物生物量。在温带湖泊，春季浮游动物牧食可显著降低藻类生物量，形成短暂的“清水期”。此过程反映了营养盐（如磷）在浮游动物体内的暂时封存，间接强化了对藻类的磷限制[37–38]。同样，滤食性鱼类（如鲢、鳙）可通过直接摄食藻类，将部分营养盐固定于较高营养级，在一定条件下降低水华风险[39]。武汉东湖的长期研究表明，鱼类调控是该湖蓝藻水华得以持续缓解的关键机制[40]。此外，大型水生植物亦可通过遮光、营养竞争、化感作用及为浮游动物提供庇护等途径，间接抑制浮游植物生长[41]（图 2）。同时，微生物群落（包括细菌及微型初级生产者）通过竞争营养盐、参与再矿化及释放代谢产物，对藻类生长过程亦具有重要的间接调控作用[1]。从湖泊治理的角度看，此类限制因子研究的意义在于：除流域营养削减外，可通过重构食物网结构或增强生态系统的营养吸纳能力，使氮、磷在不同生物类群间的流动与储存更加分散，从而提升生态系统的营养承载力，减轻对外源营养削减的单一依赖。

3 浮游植物限制因子的识别方法概述

前文系统剖析了藻类生长的多重限制因子，为理解水华成因奠定了理论基础。然而，将理论转化为精准治理实践的关键，在于准确诊断出特定时空下的主导限制因子。为此，本节系统梳理三类常用识别

技术—经验阈值法、经验模型法和实验法，重点阐述其原理、特点与适用场景。需要明确的是，限制因子识别的核心目的，并非对复杂生态过程进行完全解耦，而是在承认多因子耦合作用的前提下，精准定位特定时空尺度上主导限制因子。这一诊断直接服务于水华治理的核心决策：当前应控什么？未来需防什么？何种措施边际效益最高？

3.1 经验阈值法：限制因子快速宏观评估的辅助工具

经验阈值法依托大尺度观测数据的统计规律，为限制因子初步判断提供了一种直观且可操作的工具。常用阈值如下（表 1）：

表 1　藻类主要限制因子的经验阈值汇总

Tab.1 Summary of empirical thresholds for major algal limiting factors

类别	指标	阈值范围	限制因子	适用范围与说明
营养水平	氮磷比（N:P，质量比）	$N:P < 9$	氮限制	反映氮磷计量学层面的最终产量限制，结果易受光、温、水动力等环境背景影响，适用于大尺度初步筛查[42]
		$9 \leq N:P < 22.6$	氮磷共限制	
		$N:P \geq 22.6$	磷限制	
	可溶性无机氮	< 0.10–0.13 mg/L	氮限制	低于此范围藻类绝对生长速率受到抑制
		> 0.40 mg/L	氮不再限制	生长速率趋于稳定[43]
	可溶性反应性磷	< 3–10 μg/L	磷限制	低于此范围藻类生长速率受到抑制
		> 30 μg/L	磷不再限制	生长速率趋于稳定
光照条件	光衰减系数×水深	> 10–12	光限制	最终产量限制，适用于浅水湖泊的快速判断[31]
	光强（μmol photons/m^2/s）	100–200	光饱和区	生长速率最大化[45]
温度条件	水温（°C）	≈ 9	蓝藻复苏温度	生长速率经验阈值，受蓝藻种属影响[44]
		25–30	蓝藻快速增长温度区间	多见于夏秋季[12]
		< 30	冲刷抑制	蓝藻水华难以形成[46]
水力条件	换水周期（天）	< 100	一定程度冲刷抑制	蓝藻生长速率受限[46]
		> 100	无明显冲刷抑制	蓝藻生长速率影响较小[46]

（1）藻类最终产量限制的氮磷比阈值：该方法的基本原理是，当氮或磷相对匮乏时，该元素将成为藻类最终产量的限制因子。通常以氮磷比（N:P，质量比）标准为：$N:P < 9$ 指示氮限制，$9 \leq N:P < 22.6$ 指示氮磷共限制，$N:P \geq 22.6$ 指示磷限制[42] 需要注意的是，该方法更适用于大尺度的初步筛查与管理分区，具体湖泊的应用仍需结合水文、营养及生态背景综合判断，以避免机械套用导致误判。例如，我国通江湖泊尽管 N:P 值指示“氮磷共限制”，但藻类产量实际主要受水力冲刷的限制[34]。此外，氮磷比作为

藻类群落整体的综合指标，难以反映不同类群或物种的特异性营养响应。

（2）藻类生长速率限制的氮磷浓度阈值：在适宜气象水文条件下，以微囊藻为主的浮游植物群落在可溶性无机氮（DIN）浓度超过约 0.40 mg/L 或可溶性反应性磷（SRP）超过 30 μg/L 时，生长速率常趋于平稳[43]。而一般认为，当 DIN 低于 0.10–0.13 mg/L 或 SRP 低于 3–10 μg/L 时，藻类吸收与生长过程才受到实质性抑制[21]。这些阈值多基于受控实验确立，可为评估藻类生长受限程度提供参考，但其在原位复杂环境中的适用性仍有限，需谨慎用于治理决策。

（3）其它常见因子限制阈值：光照、温度和水力条件等非营养因子同样可成为关键限制因素。温度方面，蓝藻复苏的临界水温约为 9 ℃[44]，而微囊藻等水华蓝藻的最适生长速率温度多为 25–30 ℃[12]。当混合层深度超过真光层的 4–5 倍时，光限制藻类最终产量的现象往往占主导；在浅水湖泊中，可利用光衰减系数与水深的乘积进行简易估算，若结果大于 10–12，则表明存在显著的光限制[31]。同时，光照也可作为布兰克曼意义下的速率限制因子。一些案例研究表明光饱和常出现在约 100–200 μmol photons/m²/s 的强度范围内 [45]。当水力停留时间低于 100 天时，蓝藻生长通常受到一定抑制；若缩短至 30 d 以内，则蓝藻水华难以形成[46]。上述经验阈值虽存在一定不确定性，但仍为湖泊管理提供了便捷且直观的参考依据。

3.2 经验模型法：复杂背景下的统计推断

随着研究空间尺度的缩小，经验阈值法的适用性逐渐受限。在此背景下，基于统计推断的经验模型方法成为解析浮游植物限制因子的关键补充途径。其核心思想是构建营养盐与藻类生物量（如叶绿素 a）之间的统计关系，并依据响应模式推断系统的限制状态。拟合对数转换后的总磷或总氮与叶绿素 a 的关系后，散点图常呈现两类典型模式：（1）若二者呈稳定的线性关系，则在统计意义上支持该营养盐为藻类生物量的主要限制因子（图 3A）[22]；（2）更常见的是“楔形分布”，即在相同营养水平下，叶绿素 a 的变异范围显著扩大（图 3 B）。其生态学意义在于：分布上边界代表在最优环境条件下营养盐所能支持的藻类生物量潜力上限（即氮或磷限制的点位），而下部大量低值点则表明藻类受到其它非营养因子的抑制[47]。针对楔形分布的情形，可进一步利用营养盐–藻类潜力上限方程进行残差分析（即比较上边界潜力方程的预测值与藻类生物量实测值之间的差异），以识别具体的非营养限制因子。其原理在于：若藻类生物量系统性低于潜力预测值（即出现持续负残差），且这些残差与某一环境因子显著相关，则该因子为限制因子。例如，残差与浊度显著负相关表明光照受限；与流速负相关则提示水动力冲刷为主要抑制机制（图 3 C-D）[48]。

该方法的一个常见拓展是卡尔森提出的“四象限法”，通过建立藻类-营养盐和浊度-透明度的经验模型并进行残差分析，可同步识别氮、磷限制、非藻类浊度（即光限制）及下行摄食效应限制（图 4）[49]，其具体原理与判据依据已有系统综述详述 [50]。需要强调的是，残差分析法的可靠性在很大程度上依赖于基础经验模型的准确性（图 3 B 上边界线），在实际应用中需结合具体湖泊环境进行验证与调整。

3.3 实验法：验证限制因子的因果工具

实验法是在实验室反应器、中尺度“微宇宙”或全湖尺度下，通过人为控制氮、磷等营养因子水平，观察浮游植物特定物种、蓝藻生物量或叶绿素 a 浓度等指标的响应，并依据最终产量或生长速率的变化来识别限制因子[19, 20]。该方法的优势在于能够直接确立与藻类生长存在因果关系的环境条件，但其成本较高，且难以完全复现复杂的自然生境。因此，实验法更适合在已有观测数据的基础上，对初步统计识别的限制因子进行因果验证，从而为“控什么”提供因果证据。

4 我国浮游植物限制因子研究的未来展望

当前，我国湖泊水华治理仍普遍依赖统一的氮磷标准，常面临“高投入、低效益”的治理困境。限制因子理论的核心价值，在于为湖泊提供“精准诊断、辨证施治”的科学依据，从而以最小成本实现藻类异常增殖的有效控制。在众多环境因子中，氮、磷因其在流域尺度上的可调控性，仍是当前最可行的管理抓手。然而，其控藻效果深受光、温、水动力等因子调控，正如施肥的农作物产量效益受气候背景影响，

湖泊中氮磷的产藻效应也存在显著的时空分异。因此，建议未来研究在以下三个方面进一步深化推进：第一，明晰“控什么”，厘清不同湖型中氮、磷限制的主导性与控氮可行性；第二，量化“控多少”，系统解析纬度、海拔与气候变化对藻类氮磷同化效率的影响，构建基于湖泊类型的分区营养物标准；第三，拓展“如何控”，探索通过食物链调控等下行效应，在维持外源削减的基础上进一步拓宽湖泊内部的营养承载力，从而提升整体治理成效。

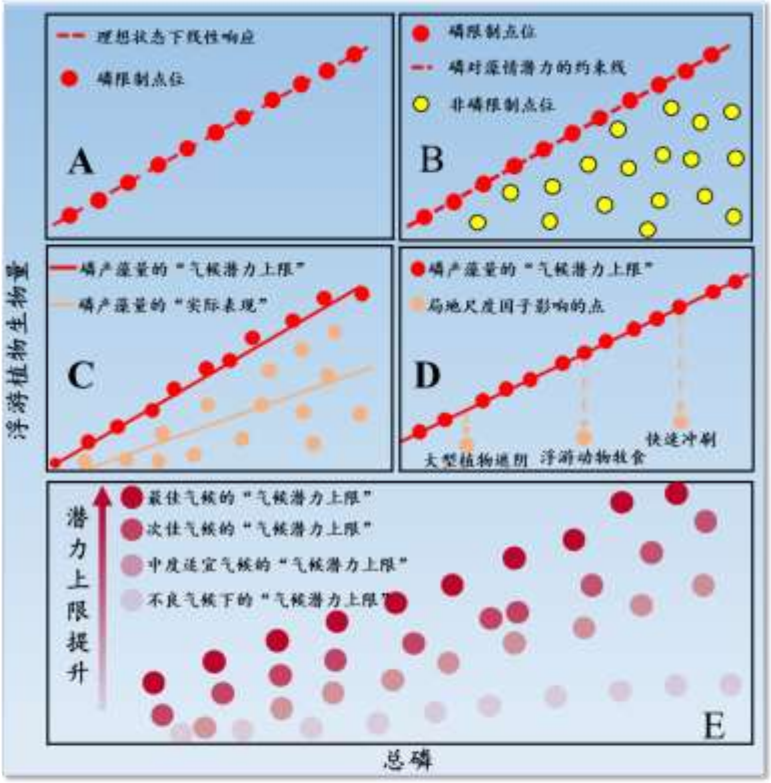

图 3 理想状态下单一磷限制与多因子共同限制下，总磷与浮游植物生物量散点分布模式示意图（A、B）。图（C–E）展示了气候因子与局地因子对浮游植物磷同化效率的调控作用机制。图（C）中，红色点表示在特定气候条件下，单位磷所能支持的浮游植物生物量潜力值（即“气候潜力上限”），以及在气候与局地因子共同作用下的实际表现值（即“实际表现”）；图（D）列举了导致藻类磷同化效率偏离“气候潜力上限”的典型局地因子；图（E）示意了气候适宜性对“气候潜力上限”的调控效应。

Fig.3 Conceptual illustration of the scatter patterns between total phosphorus and phytoplankton biomass under ideal single phosphorus limitation (A) and multiple-factor limitation (B). Panels (C–E) illustrate the regulatory effects of climatic and local factors on phytoplankton phosphorus assimilation efficiency. In panel (C), red dots represent the potential phytoplankton biomass per unit phosphorus attainable under specific climatic conditions (“climatic potential upper limit”) and the observed values under the combined influence of climatic and local factors (“actual performance”). Panel (D) lists typical local factors that cause deviations of phosphorus assimilation efficiency from the climatic potential upper limit. Panel (E) schematically depicts how climatic suitability modulates the climatic potential upper limit.

4.1 明晰外源营养盐削减策略：回答控什么

首先需明确，氮磷本身并非传统污染物，其管控必要性在于能否触发藻类异常增殖及其伴随的负面生态效应。磷被纳入水质标准，正是基于其对藻类生长的限制效应获得了科学验证[14-15]。然而，在《地表水环境质量标准》等对营养盐的强制性考核背景下，我国在实际管理中一定程度上出现了“手段（氮磷削减）与目的（藻情控制）倒置”的困境。因此，未来研究需建立基于氮磷限制格局的差异化控制策略，核心在于识别对藻类最终产量具有限制作用的营养元素，并评估系统内部过程（如固氮与反硝化）是否会抵消外源削减效果。该领域已取得一定进展，例如基于全球湖泊氮磷比阈值分析显示，水深是驱动氮

磷限制格局转换的关键因子，随着水深增加，系统往往经历由氮限制向共限制再到磷限制的连续转变[51]。未来可进一步结合经验阈值法与经验模型法，系统识别不同区域湖泊的营养限制类型。另一关键考量是系统内部对外源削减的抵消作用。经典理论认为，单一控氮可能诱发固氮蓝藻增殖，通过大气固氮弥补氮限制，从而削弱流域控氮效果[52]；但后续研究指出固氮作用高度依赖光照，而多数富营养湖泊因浊度较高难以维持持续固氮[53-54]。鉴于我国湖泊背景条件差异显著，建议在氮限制或共限制型湖泊中，通过野外观测和模拟实验等方法，定量评估大气固氮相较于外源输入的实际贡献率，为营养控制策略选择提供依据。

图 4 基于叶绿素 a（Chl*a*, μg/L）、总氮（TN, mg/L）、总磷（TP, μg/L）和透明度（SD, m）计算的营养状态指数（TSI）值的偏差，及其对浮游植物限制性因子的指示意义。

Fig. 4 Deviations of TSI values based on chlorophyll-*a* (Chl*a*, μg/L), total nitrogen (TN, mg/L), total phosphorus (TP, μg/L), and Secchi depth (SD, m), and their indication for the phytoplankton limiting factors

需强调的是，在营养盐处于冗余阶段时，藻类生长主要受温度和光照等自然因子调控，对营养盐浓度变化并不敏感。由于光热条件难以人为调节，通过持续降低营养盐，使其逐步取代光热并重新成为实际限制因子，仍是实现藻类长期控制的主要途径。以太湖为例，2007–2020 年间氮磷长期处于冗余状态，藻情主要由光热条件主导；直至 2021 年起，部分湖区才逐步显现出营养盐限制特征，随着氮磷浓度持续下降，藻类生物量也呈现同步下行趋势[11]。由此可见，明确“控什么”旨在为长期治理指明方向，并不能等同于短期见效。在实践中，仍需结合经验模型法等动态识别实际限制因子[48-49]，科学预估滞后周期，建立对治理时效的合理预期。

4.2 构建藻类氮磷同化效率的“气候潜力上限-实际表现”评估框架：回答控多少、控哪里

与农田生态系统中气候背景决定施肥对作物产量的潜力上限，田间管理影响实际产出的机制相似，气候背景决定了湖泊中氮磷产藻量“潜力上限”（图 3C），而局地环境因子则调控其“实际表现”（图 3D）。例如，我国东部平原浅水湖泊及深水千岛湖的研究显示，尽管叶绿素 a 与总磷呈楔形分布，但其潜力上限与总磷浓度保持稳健的 1:1 比例关系（单位 μg/L），体现了"一分磷一分藻"的定量限制规律，该关系为区域尺度的预防性磷阈值制定提供了依据[48,55]。然而，关于纬度和海拔引起的光热差异如何影响不同生态区间的氮磷产藻潜力的研究仍较缺乏，亟需深入开展，以建立生态分区下的差异化营养盐阈值体系。在时间尺度上，气候变化同样驱动着“气候潜力上限”的动态变化。例如，太湖长期数据表明，气候变暖与风速下降显著提升了单位氮磷的产藻潜力，致使基于逐年潜力上限推演的总磷控制阈值持续收紧；至 2020 年，总磷需控制在 52 μg/L 以下，方能将叶绿素 a 潜力上限约束在 20 μg/L 以内[56]。这种变化可能导致水华季节延长、分布北移等生态响应[57]。因此，有必要采用经验模型法（如 95%分位数回归）动态评估潜力上限的时序变化，并据此制定适应气候变化的弹性管控标准（如图 3E）。需要强调的是，基于“气候潜力上限”设定阈值时需警惕统计因果混淆。例如，气候变暖可能通过促进底泥释磷而刺激藻类繁殖，导致高生物量区间的营养盐-藻类关系呈现双向作用 [58]。故建议将经验模型的阈值推算限定于中低叶绿素 a 水平（如＜60 μg/L），以提升阈值设定的科学性与管理可行性。

然而，在大多数湖泊中，藻类实际生物量往往低于其气候潜力上限。这种差距主要源于局地环境因子的抑制作用，如水力冲刷、大型水生植物竞争和浮游动物牧食等过程，均会降低单位营养盐的实际产藻效率，导致“实际表现”普遍低于“气候潜力上限”（图 3D）。这一现象为识别营养富集水华高风险水体提供了重要依据：通过分析实际藻类产量与潜力上限之间的偏离程度（即 3.2 节论述的残差分析），可有效辨别水华敏感湖泊，并预测限制因子变化后的藻情演变趋势。典型案例是通江湖泊多呈现“高营养–低藻量”的解耦状态，而阻隔性湖泊则普遍表现为“高营养–高藻量”的偶联状态[48]。因此，有必要基于区域尺度的“气候潜力上限–实际表现”框架开展残差分析（如图 3D 虚线箭头所示），系统识别导致藻类响应受限的关键局地因子，从而为氮磷富集背景下高风险湖泊的识别与分级管理提供科学依据。

4.3 明晰禁渔背景下氮磷的营养级再分配：回答下行效应调控的生态扩容能力

健康的湖泊生态系统可通过多营养级食物链（如浮游动物—鱼类）实现营养盐的高效传递与生物封存，从而有效抑制藻类异常增殖，这一过程可理解为湖泊的“生态扩容”能力[59]。近年来，“十年禁渔”等生态保护政策的实施，正显著重塑长江中下游浅水湖泊的鱼类群落结构。鱼类生物量、体型组成与种群结构的潜在改变，将深远影响原有的下行控制格局。在此背景下，经典下行控制路径（如浮游动物牧食）[37]与非经典路径（如滤食性鱼类直接摄食藻类）[39]之间的交互作用日趋复杂，其复合效应通过多种机制影响藻类种群与营养盐归趋：滤食性鱼类（如鲢、鳙）可直接转移氮磷至更高营养级；鱼类对浮游动物的捕食压力可能削弱其牧食作用，间接助长藻华；鱼类行为（如底泥扰动、摄食水生植物）也会改变水体光环境与营养盐分布，进而影响藻类与大型植物的竞争关系。这些路径并非孤立存在，而是随鱼类组成、水文条件与营养本底发生非线性耦合，构成复杂的调控网络。目前，针对禁渔背景下鱼类结构变化对下行控制能力的系统性研究仍十分匮乏，尤其是不同控制路径如何通过氮磷的营养级再分配实现“生态扩容”的机制尚不明确。未来研究应依托长期生态观测与操控实验，阐明不同功能群鱼类在经典与非经典控制路径中的作用机理及其对氮磷跨营养级传递的差异性贡献，以推动富营养化治理由化学控制向上下行综合调控转型。

5 参考文献

[1] Reynolds C S. The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press, 2006.

[2] Hou X, Feng L, Dai Y *et al*. Global mapping reveals increase in lacustrine algal blooms over the past decade. *Nature Geoscience*, 2022, **15**(2): 130-134. DOI: 10.1038/s41561-021-00887-x.

[3] Ho J C, Michalak A M, Pahlevan N. Widespread global increase in intense lake phytoplankton blooms since the 1980s. *Nature*, 2019, **574**(7780): 667-670. DOI: 10.1038/s41586-019-1648-7.

[4] Feng L, Wang Y, Hou X *et al*. Harmful algal blooms in inland waters. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2024, **5**(9): 631-644. DOI:10.1038/s43017-024-00578-2.

[5] 国家环境保护总局, 地表水环境质量标准(GB 3838-2002), 2002, 中国环境科学出版社: 北京.

[6] 中华人民共和国水利部, 地表水资源质量评价技术规程(SL 395-2007), 2007.

[7] Shi XL, Yang JS, Chen KN *et al*. Review on the control and mitigation strategies of lake cyanobacterial blooms. *J Lake Sci*, 2022, **34**(2): 349-375. DOI: 10.18307/2022.0201. [史小丽, 杨瑾晟, 陈开宁等. 湖泊蓝藻水华防控方法综述. 湖泊科学, 2022, **34**(2): 349-375.]

[8] Zhang S, Arhonditsis G B, Ji Y *et al*. Climate change promotes harmful algal blooms in China's lakes and reservoirs despite significant nutrient control efforts. *Water Research*, 2025, **277**: 123307. DOI: 10.1016/j.watres.2025.123307.

[9] Janatian N, Olli K, Cremona F *et al*. Atmospheric stilling offsets the benefits from reduced nutrient loading in a large shallow lake. *Limnology and Oceanography*, 2020, **65**(4): 717-731. DOI: 10.1002/lno.11342.

[10] Weyhenmeyer G A, Broberg N. Increasing algal biomass in Lake Vänern despite decreasing phosphorus concentrations: A lake-specific phenomenon?. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 2014, **17**(4): 341-348. DOI: 10.1080/14634988.2014.976532.

[11] Zou W, Xu H, Zhu G *et al*. Why do algal blooms intensify under reduced nitrogen and fluctuating phosphorus conditions: The underappreciated role of non-algal light attenuation. *Limnology and Oceanography*, 2023, **68**(10): 2274-2287. DOI:

10.1002/lno.12421.

[12] Paerl H W, Otten T G. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial ecology*, 2013, **65**(4): 995-1010. DOI: 10.1007/s00248-012-0159-y.

[13] Chen J, Liu J, Han S *et al*. Nontraditional biomanipulation: A powerful ecotechnology to combat cyanobacterial blooms in eutrophic freshwaters. *The Innovation Life*, 2023, **1**(3): 100038-1-100038-17. DOI: 10.59717/j.xinn-life.2023.100038.

[14] Schindler D W. Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. *Science*, 1974, **184**(4139): 897-899. DOI: 10.1126/science.184.4139.897.

[15] Vollenweider R A, Kerekes J. The loading concept as basis for controlling eutrophication: philosophy and preliminary results of the OECD programme on eutrophication. *Progress in Water Technology*, 1980, **12**(2). DOI: 10.1016/B978-0-08-026024-2.50005-5.

[16] Von Liebig J F. Chemistry in its application to agriculture and physiology. JM Campbell, 1843.

[17] Spohn M. Interactions of nitrogen and phosphorus in plant nutrition-Analysis of a 60-years old field experiment. *Plant and Soil*, 2025, **510**(1): 275-289. DOI: 10.1007/s11104-024-06920-3.

[18] Blackman F F. Optima and limiting factors. *Annals of botany*, 1905, **19**(74): 281-295. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a089000.

[19] Xie Y, Chen S, Zhou F *et al*. Development of a Hybrid Algal Population Prediction (HAPP) Model by Algae Growth Potential Estimation and Time Series Regression and Its Application in One Reservoir in China. *Water Research*, 2025, 124419. DOI: 10.1016/j.watres.2025.124419.

[20] Elser J J, Bracken M E, Cleland E E *et al*. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 2007, **10**(12), 1135-1142. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x.

[21] Reynolds C S. Eutrophication and the management of planktonic algae: what Vollenweider couldn't tell us. Special publication. Freshwater Biological Association, Ambleside, 1992, 3.

[22] Dillon P J, Rigler F H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnology and oceanography*, 1974, **19**(5): 767-773. DOI: 10.4319/lo.1974.19.5.0767.

[23] Shatwell T, Köhler J. Decreased nitrogen loading controls summer cyanobacterial blooms without promoting nitrogen-fixing taxa: Long-term response of a shallow lake. *Limnology and Oceanography*, 2019, **64**(S1): S166-S178. DOI: 10.1002/lno.11002.

[24] Harpole W S, Ngai J T, Cleland E E, *et al.* Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology letters*, 2011, 14(9): 852-862.

[25] Davidson E A, Howarth R W. Nutrients in synergy. *Nature*, 2007, **449**(7165): 1000-1001. DOI: 10.1038/4491000a.

[26] Paerl H W, Chaffin J D, Cheshire J H *et al*. Dual phosphorus and nitrogen nutrient reduction will be more effective than a phosphorus-only reduction in mitigating diatom and cyanobacterial blooms in Lake Erie, USA–Canada. *Limnology and Oceanography*, 2024, **69**(12): 2913-2928. DOI:10.1002/lno.12719.

[27] Chorus I, Spijkerman E. What Colin Reynolds could tell us about nutrient limitation, N: P ratios and eutrophication control. *Hydrobiologia*, 2021, **848**(1): 95-111. DOI: 10.1007/s10750-020-04377-w.

[28] Hamilton Jr D H. Nutrient limitation of summer phytoplankton growth in Cayuga Lake. *Limnology and Oceanography*, 1969, **14**(4): 579-590. DOI: 10.4319/lo.1969.14.4.0579.

[29] North R L, Guildford S J, Smith R E H *et al*. Evidence for phosphorus, nitrogen, and iron colimitation of phytoplankton communities in Lake Erie. *Limnology and Oceanography*, 2007, **52**(1): 315-328. DOI: 10.4319/lo.2007.52.1.0315.

[30] Hein M. Inorganic carbon limitation of photosynthesis in lake phytoplankton. *Freshwater Biology*, 1997, **37**(3): 545-552. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1997.00180.x.

[31] Scheffer M. Ecology of shallow lakes. Chapman & Hall, 1998.

[32] Lund J W. Eutrophication. *Nature*, 1967, **214**(5088): 557-558. DOI: 10.1038/214557a0.

[33] Friedland K D, Mouw C B, Asch R G *et al*. Phenology and time series trends of the dominant seasonal phytoplankton bloom across global scales. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, **27**(5): 551-569. DOI: 10.1111/GEB.12717.

[34] Zou W, Zhu G, Cai Y *et al*. Quantifying the dependence of cyanobacterial growth to nutrient for the eutrophication management

of temperate-subtropical shallow lakes. *Water Research*, 2020, **177**: 115806. DOI: 10.1016/j.watres.2020.115806.

[35] Carlson R E. Expanding the trophic state concept to identify non-nutrient limited lakes and reservoirs. *Enhancing the states's lake management programs*, **1991**: 59-71.

[36] Carvalho L, McDonald C, de Hoyos C *et al*. Sustaining recreational quality of European lakes: minimizing the health risks from algal blooms through phosphorus control. *Journal of Applied Ecology*, 2013, **50**(2): 315-323. DOI: 10.1111/1365-2664.12059.

[37] Lampert W, Fleckner W, Rai H *et al*. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase 1. *Limnology and oceanography*, 1986, **31**(3): 478-490. DOI: 10.4319/LO.1986.31.3.0478.

[38] Mazumder A, Havens K E. Nutrient-chlorophyll-Secchi relationships under contrasting grazer communities of temperate versus subtropical lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1998, **55**(7): 1652-1662. DOI: 10.1139/cjfas-55-7-1652.

[39] Chen J, Liu J, Han S *et al*. Nontraditional biomanipulation: A powerful ecotechnology to combat cyanobacterial blooms in eutrophic freshwaters. *The Innovation Life*, 2023, **1**(3): 100038-1-100038-17. DOI: 10.59717/j.xinn-life.2023.100038.

[40] Liu JK, Xie P. Unraveling the enigma of the disappearance of water bloom from the east lake (Lake Donghu) of Wuhan. *Resources and Enuironment in the Yangtza Basin*, 1999, **8**(3): 312-319. [刘建康, 谢平. 揭开武汉东湖蓝藻水华消失之谜, 长江流域资源与环境, 1999, **8**(3): 312-319.]

[41] Mulderij G, Van Nes E H, Van Donk E. Macrophyte–phytoplankton interactions: the relative importance of allelopathy versus other factors. *Ecological modelling*, 2007, **204**(1-2): 85-92. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2006.12.020.

[42] Guildford S J, Hecky R E. Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship?. *Limnology and oceanography*, 2000, **45**(6): 1213-1223. DOI: 10.4319/lo.2000.45.6.1213.

[43] Xu H, Paerl H W, Qin B *et al*. Determining critical nutrient thresholds needed to control harmful cyanobacterial blooms in eutrophic Lake Taihu, China. *Environmental Science & Technology*, 2015, **49**(2): 1051-1059. DOI: 10.1021/es503744q.

[44] Kong FX, Ma RH, Gao JF *et al*. The theory and practice of prevention, forecast and waring on cyanobacteria bloom in Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2009, **21**(3): 314-328. DOI:10.18307/2009.0302.[孔繁翔, 马荣华, 高俊峰等. 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.]

[45] Falkowski & Raven 2013, *Aquatic Photosynthesis*, 2nd ed., Princeton University Press

[46] Reynolds C S, Lund J W G. The phytoplankton of an enriched, soft-water lake subject to intermittent hydraulic flushing (Grasmere, English Lake District). *Freshwater Biology*, 1988, **19**(3): 379-404. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1988.tb00359.x.

[47] Kaiser M S, Speckman P L, Jones J R. Statistical models for limiting nutrient relations in inland waters. *Journal of the American Statistical Association*, 1994, **89**(426): 410-423. DOI: 10.1080/01621459.1994.10476763.

[48] Zou W, Zhu G, Xu H *et al*. Elucidating phytoplankton limiting factors in lakes and reservoirs of the Chinese Eastern Plains ecoregion. *Journal of Environmental Management*, 2022, **318**: 115542. DOI: 10.1016/j.jenvman.2022.115542.

[49] Carlson R E, Havens K E. Simple graphical methods for the interpretation of relationships between trophic state variables. *Lake and Reservoir Management*, 2005, **21**(1): 107-118. DOI: 10.1080/07438140509354418.

[50] Song ZH, Zou W, Gui ZF *et al*. Research progress and prospect of nutritional status index of common lakes in China. *J Lake Sci*, 2024, **36**(4): 987-1000. DOI: 10.18307/2024.0401. [宋子豪, 邹伟, 桂智凡等. 我国常用湖泊营养状态指数研究进展与展望. 湖泊科学, 2024, **36**(4): 987-1000.]

[51] Qin B, Zhou J, Elser J J *et al*. Water depth underpins the relative roles and fates of nitrogen and phosphorus in lakes. *Environmental Science & Technology*, 2020, **54**(6): 3191-3198. DOI: 10.1021/acs.est.9b05858.

[52] Schindler D W. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 1977, **195**(4275): 260-262. DOI: 10.1126/science.195.4275.260.

[53] Scott J T, McCarthy M J. Nitrogen fixation may not balance the nitrogen pool in lakes over timescales relevant to eutrophication management. *Limnology and Oceanography*, 2010, **55**(3): 1265-1270. DOI: 10.4319/lo.2010.55.3.1265.

[54] Jansen L S, Sobota D, Pan Y *et al*. Watershed, lake, and food web factors influence diazotrophic cyanobacteria in mountain lakes. *Limnology and Oceanography*, 2024, **69**(3): 681-699. DOI: 10.1002/lno.12523.

[55] Xu H, Zou W, Zhu G *et al*. Impoundment-induced stoichiometric imbalance exacerbated phosphorus limitation in a deep

subtropical reservoir: Implications for eutrophication management. *Water research*, 2025, **269**: 122787. DOI: 10.1016/j.watres.2024.122787.

[56] Zou W, Zhu G, Xu H, et al. Temporal dependence of chlorophyll a–nutrient relationships in Lake Taihu: Drivers and management implications[J]. Journal of Environmental Management, 2022, 306: 114476. DOI: 10.1016/j.jenvman.2022.114476

[57] Szydlowski D K, Bollini K A, Pace M L *et al*. Aquatic heatwaves increase surface chlorophyll concentrations in experimental and reference lakes. *Limnology and Oceanography Letters*, 2025. DOI:10.1002/lol2.70024.

[58] Pan T, Brookes J, Cui C *et al*. Decoupling Phytoplankton Biomass—Sediment Phosphorus Interaction Induced by Lower Incident Radiation Mainly Drives the Attenuation of Harmful Algal Blooms in Lake Taihu, China. *Water Resources Research*, 2025, **61**(6): e2024WR039014. DOI: 10.1029/2024WR039014.

[59] Heisler J, Glibert P M, Burkholder J A M *et al*. Eutrophication and harmful algal blooms: a scientific consensus. *Harmful algae*, 2008, **8**(1): 3-13. DOI: 10.1016/j.hal.2008.08.006.