

细胞配额解析中营养水库藻类生长的资源限制与营养阈值*

杨瑾晟^{1,2,3}, 吴越¹, 曹文雅⁴, 徐洪亮⁴, 陈开宁¹, 史小丽^{1,3**}

(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.中国科学院大学, 北京 100049)

(3.中国科学院大学南京学院, 南京 211135)

(4.德清县对河口水库管理中心, 湖州 313206)

摘要: 中营养水库作为重要饮用水源地, 其偶发性藻类水华的形成机制与营养限制动态尚不明确。本研究以浙江对河口水库为研究对象, 通过4年原位监测, 揭示了中营养水库中藻类生长速率的波动性以及生长速率与细胞配额的动态耦合关系。结果显示, 硅藻优势期(12—4月)藻类原位生长速率(μ)变幅高达 $-1.10\sim 2.76\text{ d}^{-1}$, 蓝藻优势期(7—8月)为 $-0.43\sim 0.81\text{ d}^{-1}$, 高于富营养水体, 表明中营养水库藻类具备快速增殖潜力。硅藻优势期藻类生长速率主要受氮细胞配额(CQ_N)主导($P<0.001$), 可能是光限制和低温抑制叶绿素合成及氮同化效率的结果, 因而春季增温增光过程若伴随藻类氮的细胞配额增加, 可能引发硅藻水华; 而蓝藻优势期藻类生长速率则受磷细胞配额(CQ_P)和磷环境配额(EQ_P)的协同调控($P<0.001$)。研究建议, 将TP控制在 $22\text{ }\mu\text{g/L}$ (95%CI: $15\sim 32\text{ }\mu\text{g/L}$)以下可有效控制蓝藻水华的发生($\text{Chl.}a>10\text{ }\mu\text{g/L}$)。研究创新性引入细胞配额动态解析藻类生长机制, 解决了传统依赖环境营养盐浓度与藻类生物量关系或氮磷比判断营养限制类型的认知, 为中营养水库水质管理与水华预警提供了新的理论框架。

关键词: 中营养水库, 原位生长速率, 细胞配额, 资源限制, 藻类水华

Cell quotas explained the resource limitations and nutritional thresholds on algae growth in mesotrophic reservoirs

Yang Jinsheng^{1,2,3}, Wu Yue¹, Cao Wenya⁴, Xu Hongliang⁴, Chen Kaining¹ & Shi Xiaoli^{1,3**}

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

(3: University of Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Nanjing 211135, P. R. China)

(4: Duihekou Reservoir Management Center, Huzhou 313206, P. R. China)

Abstract: Mesotrophic lakes and reservoirs, as critical sources of drinking water, exhibit unclear mechanisms governing the occurrence of occasional algal blooms and the dynamics of nutrient limitation. This study investigated Duihekou Reservoir in Zhejiang Province through four years of in situ monitoring to elucidate fluctuations in algal growth rates and their dynamic coupling with intracellular nutrient quotas. Results indicated that during the diatom-dominated phase (December–April, DIA), the in situ algal growth rate (μ) varied markedly from -1.10 to 2.76 d^{-1} , whereas during the cyanobacteria-dominated phase (July–August, CYA), it ranged from -0.43 to 0.81 d^{-1} —higher than values typically observed in eutrophic systems—suggesting a high potential for rapid algal proliferation in

* 2025-07-11 收稿; 2025-08-26 收修稿。

江苏省创新支撑计划(软科学研究)专项(BK20231516)、国家自然科学基金项目(U22A20616)和德清县对河口水库水源地生态环境保护项目(DHK-SYBH-01、DHK-SYBH-02)联合资助。

** 通信作者; E-mail: xshi@niglas.ac.cn.

mesotrophic waters. Growth rates in the DIA phase were primarily governed by nitrogen cell quotas (CQN, $P < 0.001$), which may be attributed to the suppression of chlorophyll synthesis and nitrogen assimilation efficiency under light and temperature limitations. Therefore, a springtime rise in temperature and light intensity, coupled with elevated cellular nitrogen content, could trigger diatom blooms. In contrast, growth rates in the CYA phase were co-regulated by phosphorus cell quotas (CQP) and environmental phosphorus quotas (EQP, $P < 0.001$). Maintaining total phosphorus (TP) below $22 \mu\text{g/L}$ (95% CI: $15\text{--}32 \mu\text{g/L}$) could effectively suppress cyanobacterial blooms ($\text{Chl-}a > 10 \mu\text{g/L}$). This study innovatively incorporates dynamic intracellular nutrient quotas to analyze algal growth mechanisms, overcoming the traditional reliance on ambient nutrient concentrations, algal biomass, or N:P ratios to determine nutrient limitation. The approach offers a new theoretical basis for water quality management and bloom forecasting in mesotrophic lakes and reservoirs.

Keywords: Mesotrophic lakes and reservoirs, Growth rate, Cell quota, Resource limitation, Algal blooms

中营养湖库作为重要的饮用水源地, 其藻类水华事件备受关注^[1]。与富营养系统不同, 中营养湖库通常具有较高的水体透明度和较低的营养盐本底浓度, 其局部偶发的藻类水华现象, 打破了传统上认为水华主要由水体长期富营养化所致的认知。近年研究表明, 强降雨引发的营养盐脉冲输入是中营养型湖库水华发生的重要驱动因素^[2-3]。这种脉冲事件有助于筛选出具有快速营养储存能力和高生长速率的藻类种群, 使其在竞争中占据优势, 最终导致生物量异常积累^[4]。因此, 从营养配额和生长速率角度研究藻类生物量动态变化特征, 对于揭示中营养条件下藻类水华的形成机制和实现精准预测预警具有重要意义。

氮磷营养盐对藻类的限制作用是藻类水华形成机制与防控研究中的重要科学议题之一。根据 Reynolds 营养承载力理论, 藻类能够达到的最大生物量受两个关键因素制约: (1) 限制性营养盐 (总氮、总磷) 的浓度, (2) 藻类维持正常生理功能 (如生长和增殖) 所需的最小细胞配额 (cell quota, CQ) ^[5]。其中, 总氮和总磷的浓度常与藻类生物量呈正相关, 表明了藻类生物量增长可能受到的营养限制。然而, 细胞配额对藻类生长的调控作用往往被忽视。细胞配额过低会直接限制藻细胞的增殖分裂, 导致藻类生长速率下降。一般认为, 当叶绿素 *a* 与胞内氮的比值 (即氮细胞配额的倒数 CQN^{-1}) $> 0.042 \mu\text{g Chl}a/\mu\text{g N}$ 时, 属于氮限制, 当叶绿素 *a* 与胞内磷的比值 (即磷细胞配额的倒数 CQP^{-1}) $> 0.30 \mu\text{g Chl}a/\mu\text{g P}$ 时, 属于磷限制。值得注意的是, 环境中营养盐浓度过低, 例如, 溶解性无机氮 DIN 低于 $100\text{--}130 \mu\text{g/L}$ 或可溶性活性磷 SRP 低于 $3\text{--}10 \mu\text{g/L}$ 时, 藻类对氮或磷的吸收速率就会受到限制, 进而间接降低细胞配额。但若藻类当前的细胞配额维持在较高水平 (满足或超过其最小阈值), 即便存在环境营养盐供应不足的情况, 藻类生长可能也不会受到限制^[6]。

考虑到中营养湖库中藻类群落普遍呈现温度驱动的“冬春季硅藻优势——夏秋季蓝藻/绿藻优势”的年内演替规律, 不同类群对氮磷的需求存在差异, 造成资源限制类型可能不同, 有必要依据优势类群划分不同时段, 从营养配额的视角研究该类型水体中藻类的生长模式及环境调控机制。因此, 本研究以典型中营养水库——浙江对河口水库为研究对象, 开展了为期 4 年的月度野外调查, 监测藻类原位生长速率, 并根据年内藻类群落演替规律划分不同类群优势时期, 研究藻类原位生长速率与营养盐浓度/配额的关系, 旨在精准判别不同类群藻类生长的营养限制类型。具体研究目标包括: (1) 量化中营养水库中不同藻类类群在其优势期的原位生长速率和增殖潜力; (2) 解析不同藻类类群生长的主要受控因素; (3) 建立适合中营养水库的藻类水华防控营养管理目标。

1. 材料与方法

1.1 研究区域与采样

对河口水库 ($30^{\circ}31'04''\text{--}30^{\circ}32'51''\text{N}$, $119^{\circ}51'24''\text{--}119^{\circ}54'03''\text{E}$) 位于浙江省德清县西部, 东苕溪支流余英溪中游, 属北亚热带季风气候区。水库流域面积 148.7 km^2 , 总库容 1.47 亿 m^3 , 正常库容 0.805 亿 m^3 , 是一座结合供水、防洪、灌溉、发电等综合利用的大 (II) 型水库。本研究于 2020 年 5 月—2024 年 4 月每月中上旬对河流入库区 D1#、水库坝前取水口 D2# 两个点位进行月度调查。采用 5 L 有机玻璃采水器 (Uwitec, 奥地利) 采集各点位表层水样, 装入 20 L 聚乙烯水桶混合均匀, 其中 1 L 水样用于水体理化指标测定, 1 L 水样用 Lugol's 试剂固定浓缩至 50 mL 用于藻类鉴定, 剩余水样用于原位生长速率测定。

1.2 水体理化测定

水温 (Tem) 采用多参数水质仪 (YSI6600, 美国) 于现场测定。总氮 (TN) 通过碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法 (HJ 636—2012) 测得, 总磷 (TP) 通过钼酸铵分光光度法 (GB 11893—89) 测得; 溶解性总氮 (DTN)、溶解性总磷

(DTP) 测定前, 使用孔径为 $0.45\ \mu\text{m}$ 的格栅微孔滤膜 (MCE, $\phi=47\ \text{mm}$, 天津津腾) 进行预处理, 再分别参照 TN、TP 方法测定; 颗粒态总氮 (PTN)、颗粒态总磷 (PTP) 分别由 TN 和 DTN、TP 和 DTP 作差求得; 叶绿素 *a* (Chl*a*) 采用丙酮提取、紫外分光光度法 (HJ 897—2017) 测定。

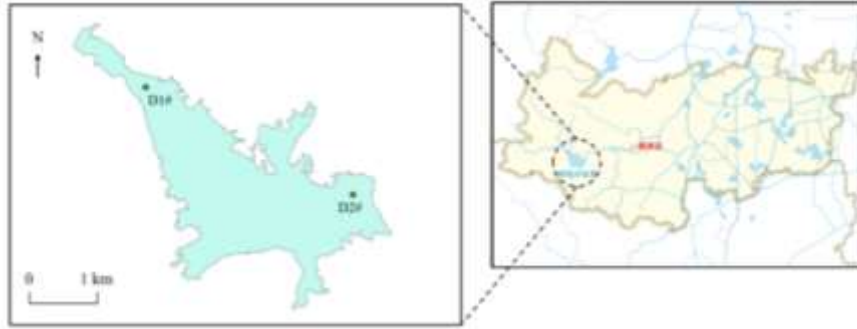


图 1 对河口水库原位生长速率观测点位

Fig.1 The observed sites of *in-situ* growth rate in Duihekou Reservoir

1.3 藻类鉴定

吸取 $0.1\ \text{mL}$ 藻类浓缩样品放入浮游植物计数框中, 利用荧光光学显微镜 (Axio Imager A2, 德国 Zeiss) 进行鉴定藻类至属或种水平, 在 10 倍目镜、40 倍物镜下进行细胞计数, 丝状藻必要时采用 100 倍油镜进行抽样计数估算每条藻丝大致细胞数, 每个样品至少计数 2 片, 每片不低于 100 个视野, 最终换算成细胞密度 (cells/L) [7]。

1.4 原位生长速率与营养配额的计算

使用自制的容积为 $1.13\ \text{L}$ 的原位培养装置 ($\phi=12\ \text{cm}$) 进行原位培养实验, 装置柱体部分材质为透明有机玻璃, 顶部和底部用孔径为 $5\ \mu\text{m}$ 的尼龙筛网固定, 在允许与外界进行营养盐交换的同时, 能够隔绝大部分易发生水华的藻细胞或藻团穿过[8]。将取得的表层水注入装置, 并放至原位培养, 每个点位设置 3 个平行, 24 h 后取出, 低温保存, 并立即带回实验室测定 Chl*a*, 方法同上。

原位生长速率计算公式如下:

$$\mu = \frac{\ln(C_t/C_0)}{t} \quad (1)$$

其中, C_t 表示原位培养 24 h 后的 Chl*a* 浓度, $\mu\text{g/L}$; C_0 表示初始的 Chl*a* 浓度, $\mu\text{g/L}$; t 为培养时间, 1 d。当 $\mu > 0$ 时, 表明原位藻类处于生长状态, 当 $\mu < 0$ 时, 表明原位藻类处于衰亡状态。

为了区分并比较环境组分和胞内组分对藻类生长速率的影响, 本研究将它们与 Chl*a* 的比值作为营养配额 (区分为环境配额 EQ 和细胞配额 CQ), 来讨论它们对藻类生长的影响。考虑到对河口水库中入流中 DTN 占 TN 的近 90%, DTP 占 TP 的近 80%, 且 D1# 点位前方为水流缓慢、水深较浅的缓冲带, 能够有效促进无机颗粒物沉降, 且水库中叶绿素 *a* 浓度与 PTN 呈极显著正相关 ($P < 0.001$), 综上所述认为水库中的颗粒态氮磷主要由浮游植物贡献。因此, 环境配额 EQ 和细胞配额 CQ 计算公式如下:

$$EQ = \frac{DTN \text{ or } DTP}{C_0} \quad (2)$$

$$CQ = \frac{PTN \text{ or } PTP}{C_0} \quad (3)$$

其中, EQ、CQ 单位为 $\mu\text{g}(\text{N or P})/\mu\text{g Chl}a$; DTN、DTP、PTN、PTP 单位均为 $\mu\text{g/L}$ 。

资源有限条件下, 物种倾向于以降低生长速率为代价来提高有限资源的利用效率, 因此可以通过资源利用效率和生长速率的负相关关系来验证藻类生长过程中所受的资源限制情况[9]。藻类资源利用效率 RUE 计算方法:

$$RUE_i = \frac{\ln C_0}{TN \text{ or } TP} \quad (4)$$

若验证结果和细胞配额分析结果均表明藻类生长受到某种资源的限制，则基于资源利用效率和原位生长速率的相关关系，由式（1）和式（4）可构建包含本底叶绿素 a 浓度 C_0 、营养盐浓度和生长时间 t 为自变量，生长 t 天后叶绿素 a 浓度 C_t 为因变量的藻类生物量动态模型：

$$C_t = C_0 e^{t \left(\frac{a \ln C_0}{TN \text{ or } TP} + b \right)} \quad (5)$$

结合《水华遥感与地面监测评价技术规范》（HJ 1908-2020）和《水华程度分级与监测技术规范》（DB44/T 2261-2020）中藻密度和 Chl a 进行水华等级判定，并以控制水体不发生藻类水华为目标（Chl a <10 $\mu\text{g/L}$ ），基于式（5）确定营养盐防控阈值。

1.5 数据分析

参照《湖泊（水库）富营养化评价方法及分级技术规定》，利用 Chl a 、TN、TP 加权计算对河口水库综合富营养指数 $TLI(\Sigma)$ 。在数值比较时，对环境配额 EQ 和细胞配额 CQ 取倒数处理。在 R 中使用“kruskal.test”和“dunn.test”函数进行非参数方差分析和两两比较；使用“psych”包中的“corr.test”计算藻类原位生长速率和环境因子的 Pearson 相关性；通过“lm”函数建立藻类原位生长速率（ μ ）与环境因子进行多元线性回归分析，根据 t 值判断环境因子的重要性。使用“ggplot”实现可视化，在所有分析中 $P < 0.05$ 认为具有统计学意义。

2. 结果

2.1 藻类群落结构与季节演替

对河口水库藻类主要由硅藻、蓝藻和绿藻组成，并呈现明显的季节演替特征（图 2a）。结合不同类型藻类生消节律和水库管理实际情况，本研究聚焦在藻类密度持续增长阶段，并确定 12—4 月为硅藻优势期（DIA），7—8 月为蓝藻优势期（CYA）。其中，硅藻优势期为轻度至中度水华，主要优势种为颗粒直链藻 *Melosira granulata*，硅藻细胞密度达 $2.42 \times 10^7 \pm 3.53 \times 10^7$ cells/L（均值 \pm 标准差），约占总藻丰度的 60%或以上，显著高于其他时期（<40%）（ $P < 0.01$ ，图 2b）；蓝藻优势期为中度至重度蓝藻水华，优势种为水华束丝藻 *Aphanizomenon flos-aquae*，蓝藻细胞密度为 $9.68 \times 10^7 \pm 9.41 \times 10^7$ cells/L，占总藻丰度的 80%以上，显著高于 DIA 时期（ $P < 0.001$ ，图 2c）。

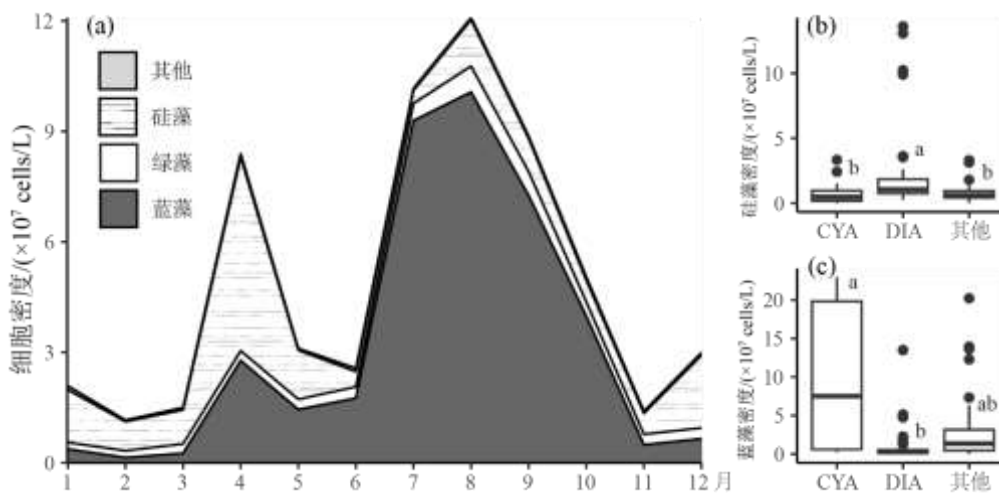


图2 对河口水库藻类群落年内演替规律(a)和不同时期硅藻 (b)、蓝藻(c)细胞密度差异 (CYA: 蓝藻优势期, DIA: 硅藻优势期, 不同小写字母表示组间差异显著, $P < 0.05$)

Fig.2 The intra-annual succession pattern of algal community (a) and the abundance of diatoms (b) and cyanobacteria (c) during different phases in Duihekou Reservoir

2.2 环境因子和藻类营养配额特征

调查期间，对河口水库综合富营养指数 $TLI(\Sigma)$ 为 44.73 ± 5.08 ，总体处于中营养水平。水库 Chl a 浓度变化幅度大，

范围为 0.06~31.81 $\mu\text{g/L}$, 且不同藻类优势期间差异显著, 蓝藻优势期平均值最高 ($P<0.001$, 图 3a)。全年水温在 8.6~33.4 $^{\circ}\text{C}$ 变化, 蓝藻优势期平均水温 ($30.93\pm 1.87^{\circ}\text{C}$) 高于硅藻优势期 ($13.61\pm 4.26^{\circ}\text{C}$) ($P<0.001$, 图 3b)。TN、DTN、PTN 浓度范围分别为 660~3010 $\mu\text{g/L}$ 、290~2750 $\mu\text{g/L}$ 和 10~640 $\mu\text{g/L}$ 。硅藻优势期的 TN 和 DTN 浓度显著高于其他时期 ($P<0.05$, 图 3c~d)。由于固氮蓝藻束丝藻大量增殖, 蓝藻优势期 PTN 浓度显著高于其他时期 ($P<0.001$, 图 3e)。水体 TP、DTP、PTP 浓度范围分别为 11~74 $\mu\text{g/L}$ 、1~45 $\mu\text{g/L}$ 和 1~49 $\mu\text{g/L}$, 在不同时期均无显著差异, 其中硅藻优势期 (34.48%) 和其他时期 (20.29%) 存在部分 DTP<10 $\mu\text{g/L}$ 的情形 (图 3f-h)。氮、磷环境配额的倒数 EQ_N^{-1} 、 EQ_P^{-1} 在 0.002~0.047 $\mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g N}$ 和 0.074~1.649 $\mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g P}$ 范围变化, 其中蓝藻优势期 EQ_N^{-1} ($0.011\pm 0.009 \mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g N}$) 极显著高于其他时期 ($P<0.001$), 即蓝藻优势期氮环境配额较低 (图 3i&j); 氮细胞配额的倒数 CQ_N^{-1} 变化范围为 0.0003~0.610 $\mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g N}$ (中位数 0.038 $\mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g N}$), 不同时期并无显著差异, 但均存在胞内氮限制情形 ($\text{CQ}_N^{-1}>0.042 \mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g N}$, 图 3k)。磷细胞配额的倒数 CQ_P^{-1} 变化范围为 0.0046~3.38 $\mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g P}$ (中位数 0.38 $\mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g P}$), 不同优势期均存在胞内磷限制情形 ($\text{CQ}_P^{-1}>0.30 \mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g P}$), 且蓝藻优势期 CQ_P^{-1} 极显著高于硅藻优势期 ($P<0.01$, 图 3l)。

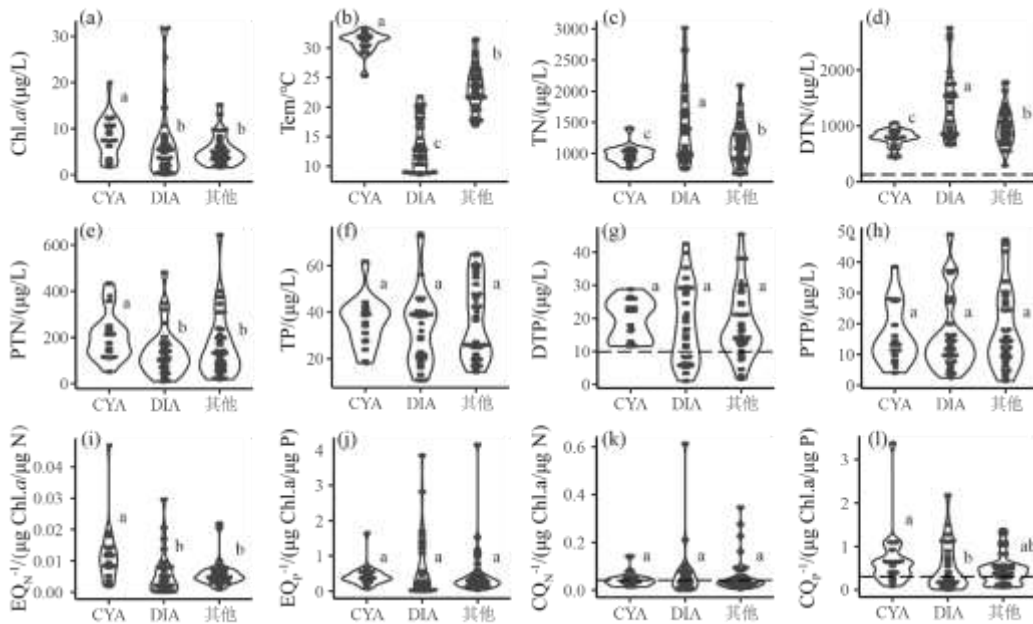


图 3 对河口水库不同时期环境因子与营养配额: 叶绿素 a 浓度 (Chl.a, a)、水温 (Tem, b)、总氮、溶解性总氮、颗粒态总氮浓度 (TN、DTN、PTN, c-e)、总磷、溶解性总磷、颗粒态总磷 (TP、DTP、PTP, f-h)、氮、磷环境配额的倒数 (EQ_N^{-1} 、 EQ_P^{-1} , i-j) 和细胞配额的倒数 (CQ_N^{-1} 、 CQ_P^{-1} , k-l)

(CYA: 蓝藻优势期, DIA: 硅藻优势期, 不同小写字母表示组间差异显著, $P<0.05$)

Figure 3. Environmental factors and nutritional quotas during during different phases in Duihekou Reservoir

2.3 藻类原位生长速率

对河口水库藻类原位生长速率 μ 在硅藻优势期表现出最大的变异性, μ 值范围为 -1.10~2.76 d^{-1} 。相比之下, 蓝藻优势期 μ 值变幅较小, 在 -0.43~0.81 d^{-1} 范围内变化, 均值为 0.25 d^{-1} 。然而, 统计学分析表明, 不同时期的藻类原位生长速率并无显著差异 (图 4a)。空间上, 位于水库上游 D1#站点藻类原位生长速率的波动显著高于坝前 D2#站点。这表明藻类在 D1#站点不仅具有更高的潜在生长速率, 同时也经历了更快速的死亡 (图 4b、4c)。

2.4 藻类原位生长速率的影响因子

硅藻优势期和蓝藻优势期的藻类原位生长速率均与本底叶绿素 a 浓度呈极显著负相关 ($P<0.001$), 而与温度呈显著正相关 ($P<0.05$)。基于营养盐浓度视角, 两个时期藻类原位生长速率与 TN、TP、DTN、PTP、PTN 均无显著相关性, 但硅藻优势期藻类原位生长速率与 DTP 呈极显著负相关 ($P<0.01$)。相比之下, 基于营养配额视角的分析揭示了

更丰富的关系：在硅藻优势期，藻类原位生长速率与氮细胞配额 CQ_N 和磷细胞配额 CQ_P 均呈显著正相关 ($P<0.01$)；在蓝藻优势期，藻类生长速率不仅与细胞配额 (CQ_N 、 CQ_P) 呈显著正相关 ($P<0.05$)，还与氮、磷的环境配额 (EQ_N 、 EQ_P) 呈显著正相关 ($P<0.05$) (表1)。

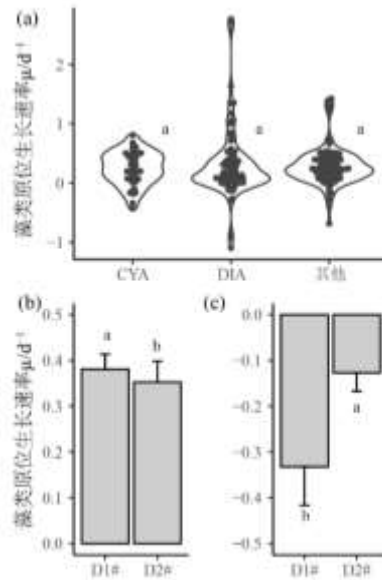


图4 不同时期藻类原位生长速率(a)，以及生长阶段 ($\mu>0$, b) 和衰亡阶段 ($\mu<0$, c) 生长速率的空间差异 (CYA: 蓝藻优势期, DIA: 硅藻优势期, 不同小写字母表示组间差异显著, $P<0.05$)

Fig.4 The *In-situ* growth rate (μ) during different phases (a), and the difference between sites when it was growing ($\mu>0$, b) and decaying ($\mu<0$, c).

基于营养配额视角进行多元回归分析, 结果表明: 硅藻优势期藻类原位生长速率与 CQ_N 呈极显著正相关 ($P<0.001$), 而与 EQ_P 、本底叶绿素 a 浓度呈极显著负相关 ($P<0.001$); 在蓝藻优势期, 藻类原位生长速率与 CQ_P 、 EQ_P 均呈极显著正相关 ($P<0.001$), 而与 EQ_N 呈极显著负相关 ($P<0.001$), 并与本底叶绿素 a 浓度呈显著负相关 ($P<0.05$) (图5)。

表1 藻类原位生长速率与环境因子的 Pearson 相关性

Tab.1 The Pearson correlation between environmental variables and the *in-situ* growth rate during different phases.

环境	硅藻优势期	蓝藻优势期	环境	硅藻优势期	蓝藻优势期
因子	μ_{DIA}	μ_{CYA}	因子	μ_{DIA}	μ_{CYA}
TN	-0.107	-0.085	Tem	0.227*	0.366*
TP	-0.160	0.243	C_0	-0.275**	-0.479***
PTN	-0.033	-0.096	CQ_N	0.283**	0.455**
PTP	0.101	0.265	CQ_P	0.369***	0.368*
DTN	-0.104	-0.017	EQ_N	0.113	0.351*
DTP	-0.323**	0.005	EQ_P	-0.051	0.362*

2.5 蓝藻水华的营养限制阈值

对河口水库藻类生长速率与氮磷的资源利用效率均呈极显著负相关 ($P<0.01$), 其中磷的资源利用效率 RUE_{TP} 对蓝藻优势期藻类生长速率的解释度最高 ($R^2=0.28$, 图 6a&6b)。由于蓝藻优势期时藻类原位生长速率与磷的细胞配额和环境配额均呈极显著正相关 (图 5b), 研究基于原位生长速率—磷的资源利用效率的线性关系, 推演了蓝藻优势期不同初始生物量 (叶绿素 a 浓度表征) 在不同 TP 浓度下藻类生物量的动态变化, 结果显示, 将总磷控制在一定浓度下, 藻类可达到的最高生物量随时间推移并无明显变化, 从而较好地指示水华防控目标下的磷控制阈值: 以无水华发生 ($Chl.a<10 \mu g/L$) 为目标, 对河口水库 TP 需控制在 $22 \mu g/L$ (95% CI: $15\sim 32 \mu g/L$) 以下 (图 6c)。

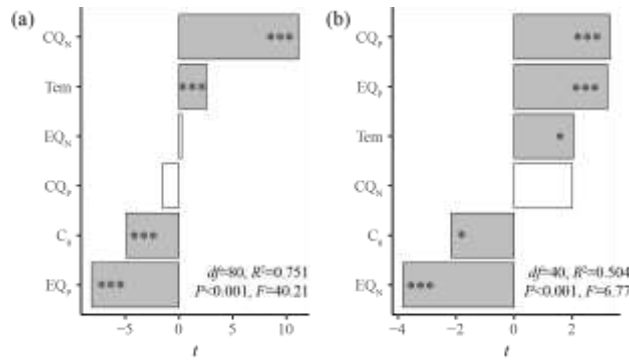


图5 硅藻优势期 (a) 和蓝藻优势期 (b) 藻类原位生长速率与环境因子的多元线性回归结果

Fig.5 Effects of environmental variables on the *in-situ* growth rate during DIA (a) and CYA (b)

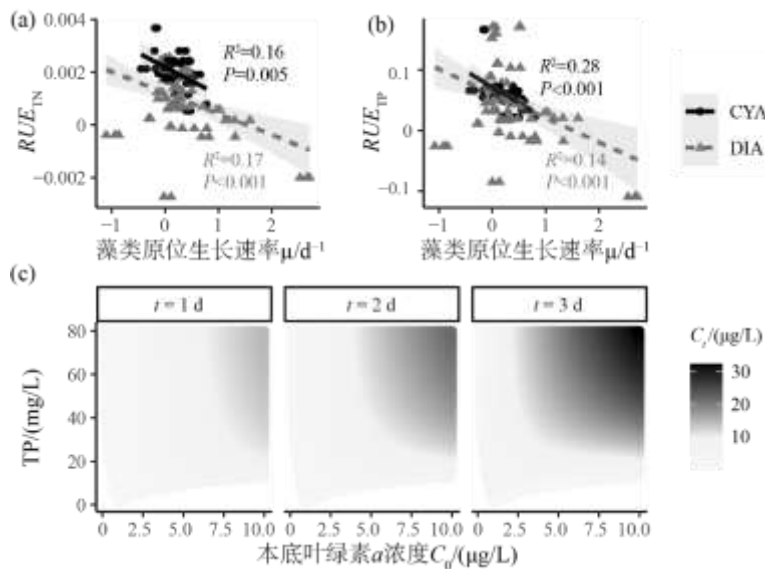


图6 不同时期藻类原位生长速率 μ 与 TN 资源利用效率 RUE_{TN} (a) 和 TP 资源利用效率 RUE_{TP} (b) 的关系及蓝藻优势期不同本底叶绿素 a 和 TP 浓度下藻类生物量动态推演结果 (c) (CYA: 蓝藻优势期, DIA: 硅藻优势期)

Fig.6 The relationship between the algal *in-situ* growth rate of algae and the TN resource utilization efficiency (a) and the TP resource utilization efficiency (b) during different phases, and the deduced algal biomass dynamic under different initial Chl.a and TP concentration during cyanobacteria dominance phase (c)

3 讨论

3.1 中营养湖库的藻类原位生长速率

虽然硅藻优势期和蓝藻优势期的藻类原位生长速率并无显著差异, 但硅藻优势期藻类原位生长速率表现出显著更高的变异性, 其变幅 ($-1.10 \sim 2.76 \text{ d}^{-1}$) 是蓝藻优势期 ($-0.43 \sim 0.81 \text{ d}^{-1}$) 的 3.1 倍 (图 4a)。这种高变异性可能与硅藻的生理生态特性有关: 硅藻通常具有较宽的营养盐适应范围^[10], 能够快速生长^[11], 但在冬季硅藻的生长通常受光和温度的限制, 而非严格的营养盐限制, 因此其生长动态对气象条件的变化更为敏感^[12,13], 进而在该时期呈现出较大的变幅, 具体机制将在第 3.2 节中详细讨论。

值得注意的是, 对河口水库蓝藻原位生长速率比富营养化水体表现出更大的可变性。利用藻蓝素变化估算对河口水库蓝藻优势期藻类原位生长速率范围为 $-1.58 \sim 1.63 \text{ d}^{-1}$, 其变幅是富营养湖泊巢湖的 1.7 倍 ($1.16 \sim 0.69 \text{ d}^{-1}$)^[8]。然而, 这种高原位生长速率伴随的高度可变性, 意味着中营养湖库中的蓝藻水华可能不会像富营养湖泊那样长期维持。富营养湖泊 (巢湖) 通常具有较高的外源污染负荷, 以及风浪扰动等造成的较强内源释放, 共同促成了水体营养盐的持续高供给^[14,15]。这种环境更接近于“恒化培养”条件, 环境浓度和细胞配额充足, 因此藻类生长速率的变化幅度相对较

小，但高的 TN、TP 浓度支持了湖泊中高生物量的长期稳定。相比之下，以对河口水库为代表的中营养湖库的营养盐本底较低，加之基本径流流量较小，深水湖库的内源释放影响有限，使得营养盐输入主要依赖于降雨事件驱动的脉冲式供给^[16, 17]。这种间歇性的营养盐供给模式类似于“批式培养”条件，藻类快速吸收营养盐后细胞配额增加，并支持之后的生长增殖过程，因而呈现明显的“增长-衰减”模式，这一过程中细胞配额的变化决定了藻类的生长动态和最终生物量的积累，而生物量与 TN、TP 的关系可能弱化(图 7)。本研究观测到的入库区藻类动态波动性显著高于库心区，进一步证明了这种由营养盐脉冲式输入主导的生长模式(图 4b-c)。

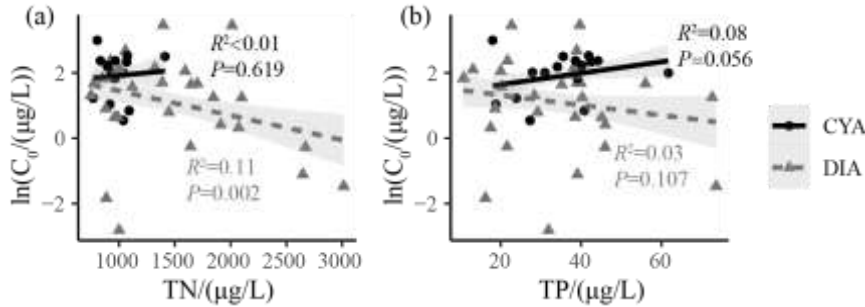


图 7 不同时期藻类生物量与 TN (a) 和 TP (b) 的关系 (CYA: 蓝藻优势期, DIA: 硅藻优势期)

Fig.7 The relationship between algal biomass and TN (a) and TP (b) during different phases

3.2 藻类生长的资源利用与营养限制

Logistic 种群增长模型的核心假设是：在资源有限条件下，高密度种群的增长速率会因资源竞争而降低。本研究中，藻类原位生长速率在硅藻优势期和蓝藻优势期均与本底叶绿素 *a* 浓度呈极显著负相关(表 1、图 5)，符合 Logistic 模型的特征，表明中营养水库中藻类生物量受资源限制调控。在以往的研究中，通常通过检验叶绿素 *a* 对氮磷浓度变化的响应敏感性来判断营养限制状态^[18]，或者根据 N:P 阈值标准来判断水体的营养限制类型(N:P<9 为氮限制，9≤N:P<22.6 为氮磷共限制，N:P≥22.6 为磷限制)^[19]。对河口水库 84.55%的样品 N:P>22.6(范围 14.0~118.4)，指示磷限制为主。然而，本研究观察到的叶绿素 *a* 浓度与 TN、TP 不相关或呈负相关(图 7)，藻类生长速率与 TN、TP 亦无显著相关性(表 1)，因为资源限制条件下藻类吸收的营养未必用于分裂生长、转化为生物量，也可能存储在胞内以适应环境变化^[20, 21]。这表明了仅依赖环境营养盐浓度或 N:P 来揭示中营养湖库藻类-资源关系的存在局限性。

Droop 模型认为藻类生长速率不仅受环境营养盐浓度驱动，更取决于胞内营养盐配额(cell quota)^[22]。对河口水库多数情况下 DTN 浓度大于 130 µg/L(图 3d)，DTP 浓度大于 10 µg/L(图 3h)，即环境底物浓度并未限制藻类对营养盐的吸收；但 45.34%的样品 $CQ_N^{-1} > 0.042 \mu\text{g Chl.}a/\mu\text{g N}$ 、59.66%的样品 $CQ_P^{-1} > 0.3 \mu\text{g Chl.}a/\mu\text{g P}$ ，表明对河口水库藻类氮、磷的细胞配额不足，藻类生长受到胞内氮磷营养的限制。藻类原位生长速率在硅藻优势期和蓝藻优势期均与氮、磷细胞配额呈显著正相关(表 1)，且与氮、磷的资源利用效率均呈极显著负相关($P < 0.01$ ，图 6a&6b)，均表明基于营养配额视角能够解析对河口水库藻类生长的限制类型。相比之下，氮磷比作为营养限制判断方法的局限性在于，其仅仅反映环境营养盐相对浓度，未能捕捉藻类实际的生理状态和生长动态。此外，氮磷比还忽略了藻类不同类群在营养需求、吸收利用能力和固氮能力上的差异^[23]，易导致判断结果出现偏差。此外，由于其他限制的存在，藻类最大生物量的受限模式应该是动态的，通常从冬季的光限制向春季的磷限制过渡，并在夏末可能出现阶段性的氮限制^[24]；而当环境营养盐浓度支撑藻类生物量过高，并形成水华在水柱表面堆积时，这时主要为光限制，其浓度变化与藻类的生长限制脱钩^[25]。本研究中高 N:P(主要源于高 DTN，表明磷限制)与实质性的氮限制并存(表现为氮的细胞配额限制)，正是这一局限性的典型例证。

在硅藻优势期，藻类原位生长速率主要与氮磷的细胞配额呈极显著正相关(表 1)，但多元线性模型结果显示，该时期藻类原位生长速率主要受氮的细胞配额影响，而与磷的细胞配额无关(图 5a)。一方面，由于多元线性模型考虑了多个变量的共同影响，藻类对不同资源的响应敏感性也可能造成部分相关关系变化，即硅藻对氮的细胞配额变化更加敏感；另一方面，这与硅藻的生存策略也相符：研究表明，硅藻生长对氮的需要较高，以满足叶绿素和蛋白质的合成，而对磷的需求通常较低^[26]。硅藻优势期的光限制和低温可能抑制叶绿素合成及氮同化效率，使藻类氮的细胞配额表现受限，但实质是光和温度限制的结果，而环境氮浓度充足。因此，即便 DTN 浓度较高，冬春季受光照、温度影

响,藻类生长仍受到限制^[27]。相比之下,虽然硅藻优势期 34.84%的样品 DTP 浓度小于 10 μg/L (图 3j),并且依据 CQ_P^{-1} (均大于 0.3 μg Chl.a/μg P) 判断为磷限制,但因硅藻的磷需求较低,相对适应低磷条件,而有限的磷资源补充可能会促进藻类多样性增加,加剧不同类群间竞争,反而抑制了藻类生长速率^[28, 29]。例如,磷增加可能诱导冬春季蓝藻竞争优势上升^[30],加剧硅藻-蓝藻资源竞争。因此,该时期原位生长速率与 DTP 呈极显著负相关(表 1),多元线性模型中原位生长速率也与磷的环境配额 EQ_P 呈极显著负相关(图 5a)。综上,在硅藻优势期,藻类生物量积累与营养盐浓度的直接关联较弱,其生长动态更易受光照、温度等条件调控。春季增光、增温过程若伴随硅藻氮的细胞配额提升,则存在硅藻水华风险。

多元回归模型显示,蓝藻优势期藻类生长速率主要受磷的细胞配额(CQ_P)和环境配额(EQ_P)的正向驱动,同时受氮的环境配额(EQ_N)的显著负向影响(图 5b),这反映了固氮蓝藻(束丝藻)的独特生态策略。研究表明,束丝藻对磷具有较高亲和力、能够储存并利用颗粒磷等,且在磷饥饿后能对营养脉冲式快速响应^[4, 31]。因此,在夏季蓝藻优势期间,磷的有效供给(如降雨冲刷带来磷负荷)会促发中营养水体中蓝藻快速增殖,磷负荷削减是蓝藻水华防控的关键举措。此外,夏季高温增强反硝化,常导致水体氮浓度偏低。虽然对河口水库中 DTN 浓度>130 μg/L,不会限制藻类吸收,但束丝藻作为固氮蓝藻,在低氮环境具有竞争优势。氮的环境配额(EQ_N)增加会促进非固氮藻类(如微囊藻)的优势,加剧种间竞争,从而抑制束丝藻主导的群落整体生长速率^[32, 33]。因此,在蓝藻优势期,磷输入控制是抑制水华暴发的关键管理措施,但同时也需关注氮负荷削减,以抑制非固氮蓝藻增长并降低生态风险。

3.3 蓝藻水华的防控阈值

相较于硅藻水华,蓝藻水华因其发生频次和强度显著增加,并且产毒、产嗅蓝藻形成优势种对饮用水安全构成的严重威胁^[34],具有更大的生态影响而更受关注。确定科学合理的营养盐防控阈值对于保护处于贫中营养状态的湖库意义重大。此前,藻类水华暴发的氮磷浓度阈值主要基于实验室控制实验、长期野外观测数据及其大尺度调查研究确定。例如,在太湖通过营养稀释和生物富集实验比较微囊藻在不同氮或磷浓度下的生长速率,确定了抑制微囊藻水华的阈值:TN 浓度低于 800 μg/L,TP 的浓度低于 50 μg/L^[35]。一项长达 13 年的时序观测数据也表明,太湖在水华高发期将 Chl.a 控制在中营养水平(<10 μg/L)所需的 TN 和 TP 阈值分别为 1800 μg/L 和 40 μg/L^[36]。然而,由于营养补给模式的不同,中营养系统的优势类群与富营养系统存在较大差异,在富营养系统中得到的营养阈值可能并不适用于贫中营养系统。本研究基于营养配额视角,通过资源利用效率(本底生物量自然对数/营养盐浓度)与原位生长速率的关系(图 6b),综合考虑资源受限条件下本底生物量、营养盐对藻类生长的影响,推导出蓝藻水华的 TP 阈值为 22 μg/L (95% CI: 15~32 μg/L,图 6c)。在贫营养的千岛湖,通过约束线回归检验 TP 与 Chl.a 的 95%分位数的相关性,考虑了较低 TP 浓度下 Chl.a 所能达到的高值,得到 Chl.a < 10 μg/L 的营养盐严格管控目标为 TP < 12.5 μg/L^[37],与本研究确定的营养管控下限接近。此外,若要控制千岛湖西北部湖湾的蓝藻水华,需要氮磷双重控制,其中 TP 应低于 20 μg/L^[37];跨营养梯度的大规模调查得到的蓝藻水华发生的防控阈值也为 TP < 20 μg/L^[38, 39],均接近本研究确定的营养管控目标。这些证据表明利用营养配额解析藻类原位生长速率能够科学反映藻类群落对资源动态的响应,这对中营养型湖库中的藻类水华预测预警具有重要意义。

4 结论与展望

通过对浙江对河口水库藻类的长期原位监测,揭示了中营养湖库中藻类的生长规律和生长潜力,并对其营养限制情况进行了深入分析,得到如下结论:

(1) 对河口水库中藻类群落呈现“冬春季硅藻——夏季蓝藻”的年内演替规律,12—4 月为硅藻优势期,优势种为颗粒直链藻(*Melosira granulata*);7—8 月为蓝藻优势期(CYA),优势种为水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquae*)。

(2) 硅藻优势期藻类原位生长速率的变幅较大(-1.10~2.76 d⁻¹),是蓝藻优势期(-0.43~0.81 d⁻¹)的 3.1 倍,表明中营养湖库中藻类剧烈的生消波动。

(3) 对河口水库有 45.34%的情形叶绿素 a 与胞内氮的比值 $CQ_N^{-1} > 0.042 \mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g N}$,59.66%的情形叶绿素 a 与胞内磷的比值 $CQ_P^{-1} > 0.30 \mu\text{g Chl.a}/\mu\text{g P}$,表明氮、磷细胞配额限制了藻类的生长速率,但不同时期的具体限制类型不同:硅藻优势期藻类生长速率受氮细胞配额影响($P < 0.001$),但实质是光、低温限制的结果,因而春季增温增光过程若伴随藻类氮的细胞配额增加,可能引发硅藻水华;蓝藻优势期则主要受磷细胞配额和磷环境配额影响($P < 0.001$),应优先对 TP 加以控制以防止夏季蓝藻水华发生;基于 Chl.a < 10 μg/L 的蓝藻水华防控目标,TP 需控制在 22 μg/L (95%

CI: 15~32 µg/L) 以下。

研究表明,中营养湖库中藻类生长虽然受到显著的营养限制,但藻类具有较大的生长潜力,当营养盐因强降雨等形成脉冲式补充时,容易引发藻类水华;中营养湖库中藻类生消的高波动性可能导致传统环境营养盐浓度与藻类生物量的相关性弱化,而通过结合细胞配额与环境配额分析,可更精准识别营养限制类型及藻类响应机制。未来,可以考虑将其与多因素模型集成,以提高藻华预测能力,并结合营养盐输入动态,量化脉冲式营养负荷(如暴雨径流)对藻类生长速率的短期影响,优化水华防控的时间窗口,从而为饮用水源地的水质保护和藻类水华的精准防控提供科学支撑。此外,光照以及生物互作(如种间竞争)对藻类群落的生长动态的影响不可忽视,未来可重点围绕这些因素开展定量化研究。

5 参考文献

- [1] Reinl KL, Brookes JD, Carey CC *et al.* Cyanobacterial blooms in oligotrophic lakes: Shifting the high-nutrient paradigm. *Freshwater Biology*, 2021, **66**(9): 1846-1859. DOI: 10.1111/fwb.13791.
- [2] Chen WQ, Meng YY, Shan YG *et al.* The driving forces of sporadic cyanobacterial blooms in oligo-meso trophic waters: A case study of Fangbian Reservoir, Nanjing. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(5): 1452-1460. DOI:10.18307/2022.0504. [陈文权,孟洋洋,单延功等.寡—中营养型水体偶发性蓝藻水华的驱动因素分析——以南京方便水库为例.湖泊科学,2022,34(5):1452-1460.]
- [3] Zhang MX, Zhang YL, Deng JM *et al.* High-resolution temporal detection of cyanobacterial blooms in a deep and oligotrophic lake by high-frequency buoy data. *Environmental Research*, 2022, **203**. DOI: 10.1016/j.envres.2021.111848.
- [4] Solovchenko A, Gorelova O, Karpova O *et al.* Phosphorus Feast and Famine in Cyanobacteria: Is Luxury Uptake of the Nutrient Just a Consequence of Acclimation to Its Shortage? *Cells*, 2020, **9**(9). DOI: 10.3390/cells9091933.
- [5] Reynolds CS. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- [6] 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.
- [7] 胡鸿钧, 魏印心. 中国淡水藻类——系统分类及生态. 北京: 科学出版社, 2006.
- [8] Yang Z, Shi XL, Chen KN *et al.* Spatial-temporal variations of the in-situ growth rate of bloom-forming cyanobacteria and their environmental factors in Lake Chaohu, China. *Journal of Lake Sciences*, 2021, **33**(4): 1043-1050. DOI:10.18307/2021.0407. [阳振,史小丽,陈开宁等.巢湖水华蓝藻原位生长率的时空变化及其环境影响因子.湖泊科学,2021,33(4):1043-1050.]
- [9] Prater C, Phan T, Elser JJ *et al.* Understanding stoichiometric constraints on growth using resource use efficiency imbalances. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, **121**(19). DOI: 10.1073/pnas.2319022121.
- [10] Zepemick BN, McKay RML, Martin RM *et al.* A tale of two blooms: do ecological paradigms for algal bloom success and succession require revisiting? *Journal of Great Lakes Research*, 2024, **50**(3): 102336. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2024.102336>.
- [11] Inomura K, Karlusich JJP, Dutkiewicz S *et al.* High growth rate of diatoms explained by reduced carbon requirement and low energy cost of silica deposition. *Microbiology Spectrum*, 2023, **11**(3): e03311-22. DOI: 10.1128/spectrum.03311-22.
- [12] Kong XZ, Seewald M, Dadi T *et al.* Unravelling winter diatom blooms in temperate lakes using high frequency data and ecological modeling. *Water Research*, 2021, **190**. DOI: 10.1016/j.watres.2020.116681.
- [13] Zhu GW, Jin YW, Ren J *et al.* Characteristics of diatom blooms in a reservoir-water supply area and the countermeasures in Taihu Basin, China. *Journal of Lake Sciences*, 2016, **28**(1): 9-21. DOI:10.18307/2016.0102. [朱广伟,金颖薇,任杰等.太湖流域水库型水源地硅藻水华发生特征及对策分析.湖泊科学,2016,28(1):9-21.]
- [14] Huang J, Arhonditsis GB, Zhang Y *et al.* The critical role of hydrological distance in shaping nutrient dynamics along the watershed-lake continuum. *Earth's Future*, 2024, **12**(10): e2024EF004860. DOI: <https://doi.org/10.1029/2024EF004860>.
- [15] Sondergaard M, Bjerring R, Jeppesen E. Persistent internal phosphorus loading during summer in shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 2013, **710**(1): 95-107. DOI: 10.1007/s10750-012-1091-3.
- [16] Sterner RW, Reinl KL, Lafrancois BM *et al.* A first assessment of cyanobacterial blooms in oligotrophic Lake Superior. *Limnology and Oceanography*, 2020, **65**(12): 2984-2998. DOI: <https://doi.org/10.1002/lno.11569>.
- [17] Jeppesen E, Kronvang B, Meerhoff M *et al.* Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential

adaptations. *J Environ Qual*, 2009, **38**(5): 1930-41. DOI: 10.2134/jeq2008.0113.

[18] Hecky RE, Kilham P. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, 1988, **33**(4part2): 796-822. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.4part2.0796>.

[19] Qin B, Zhou J, Elser JJ *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.

[20] Li H, Barber M, Lu J *et al*. Microbial community successions and their dynamic functions during harmful cyanobacterial blooms in a freshwater lake. *Water Research*, 2020, **185**: 116292. DOI: 10.1016/j.watres.2020.116292.

[21] Kaplan-Levy RN, Hadas O, Summers ML *et al*. Akinetes: Dormant Cells of Cyanobacteria. In: Lubzens E, Cerda J, Clark M eds. Dormancy and Resistance in Harsh Environments. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2010:5-27.

[22] Droop MR. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1974, **54**(4): 825-855. DOI: 10.1017/S002531540005760X.

[23] Lurling M, Eshetu F, Faassen E *et al*. Comparison of cyanobacterial and green algal growth rates at different temperatures. *Freshwater Biology*, 2013, **58**. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02866.x.

[24] Weisse T. Limnocoology: The Ecology of Lakes and Streams. *Journal of Plankton Research*, 2008, **30**: 489-490. DOI: 10.1093/plankt/fbn013.

[25] Quinlan R, Filazzola A, Mahdavian O *et al*. Relationships of total phosphorus and chlorophyll in lakes worldwide. *Limnology and Oceanography*, 2021, **66**(2): 392-404. DOI: 10.1002/lno.11611.

[26] Finkel ZV, Beardall J, Flynn KJ *et al*. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 2010, **32**(1): 119-137. DOI: 10.1093/plankt/fbp098.

[27] Busseni G, Vieira FRJ, Amato A *et al*. Meta-omics reveals genetic flexibility of diatom nitrogen transporters in response to environmental changes. *Molecular Biology and Evolution*, 2019, **36**(11): 2522-2535. DOI: 10.1093/molbev/msz157.

[28] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, **412**(6842): 72-76. DOI: 10.1038/35083573.

[29] Ptačnik R, Solimini AG, Andersen T *et al*. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, **105** (13): 5134-5138. DOI: 10.1073/pnas.0708328105.

[30] Reinl KL, Harris TD, North RL *et al*. Blooms also like it cold. *Limnology and Oceanography Letters*, 2023, **8** (4): 546-564. DOI: 10.1002/lol2.10316.

[31] Jentzsch L, Grossart HP, Plewe S *et al*. Response of cyanobacterial mats to ambient phosphate fluctuations: phosphorus cycling, polyphosphate accumulation and stoichiometric flexibility. *ISME Communications*, 2023, **3** (1): 6. DOI: 10.1038/s43705-023-00215-x.

[32] Zhang M, Shi XL, Yang Z *et al*. Characteristics and driving factors of the long-term shifts between *Microcystis* and *Dolichospermum* in Lake Taihu and Lake Chaohu. *Journal of Lake Sciences*, 2021, **33**(4): 1051-1061. DOI:10.18307/2021.0408. [张民, 史小丽, 阳振等. 太湖和巢湖中微囊藻(*Microcystis*)与长孢藻(*Dolichospermum*)的长时序变化及其驱动因子. 湖泊科学, 2021, **33**(4):1051-1061.]

[33] Xu H, Chen J, Zhu GW *et al*. Effect of concentrations of phosphorus and nitrogen on the dominance of cyanobacteria. *Journal of Lake Sciences*, 2019, **31**(5): 1239-1247. DOI:10.18307/2019.0518. [许海, 陈洁, 朱广伟等. 水体氮、磷营养盐水平对蓝藻优势形成的影响. 湖泊科学, 2019, **31**(5):1239-1247.]

[34] Treuer G, Kirchoff C, Lemos MC *et al*. Challenges of managing harmful algal blooms in US drinking water systems. *Nature Sustainability*, 2021, **4**(11): 958-964. DOI: 10.1038/s41893-021-00770-y.

[35] Xu H, Paerl HW, 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.

[36] Cao J, Tian ZB, Chu ZS *et al*. Nitrogen and phosphorus control thresholds of cyanobacterial blooms in Lake Taihu. *J. Lake Sci*, 2022, **34**(4):1075-1089. DOI:10.18307/2022.0403. [曹晶, 田泽斌, 储昭升等. 太湖蓝藻水华暴发的氮磷控制阈值分析. 湖泊科学, 2022, **34**(04): 1075-1089.]

[37] 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: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2024.122787>.

[38] 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: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.115806>.

[39] Verspagen JMH, Ji X, Liu QX *et al*. Large-scale variation in phytoplankton community composition of >1000 lakes across the USA. *Environmental Research: Ecology*, 2022, **1**(1): 015001. DOI: 10.1088/2752-664X/ac788c.