科学通报 2016 年 第 61 卷 第 7 期: 759 ~ 770
论 文
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

太湖蓝藻水华“暴发”的动态特征及其机制

秦伯强[①*], 杨桂军[②], 马健荣[①③], 邓建明[①], 李未[①], 吴挺峰[①], 刘丽贞[①④], 高光[①], 朱广伟[①], 张运林[①]

① 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008;
② 江南大学环境与土木工程学院, 无锡 214122;
③ 中国科学院重庆绿色智能技术研究院三峡生态环境研究所, 重庆 400714;
④ 江西省科学院鄱阳湖研究中心, 南昌 330096
* 联系人, E-mail: qinbq@niglas.ac.cn

2015-07-13 收稿, 2015-09-24 修回, 2015-09-25 接受, 2016-02-01 网络版发表
国家自然科学基金(41230744, 41471021)、国家重大科技专项(2012ZX07101-010)和中国科学院重大交叉项目(KZCX2-YW-419)资助

摘要 湖泊富营养化和有害藻类水华是目前全世界普遍面临的水域生态环境问题. 太湖是典型的大型浅水富营养化湖泊, 其富营养化导致的蓝藻水华“暴发”常常呈现时间和空间上的高度变异与不稳定性. 以往的研究, 无论是国际上流行的光合作用调节的藻类细胞上浮与下沉, 还是国内流行的蓝藻水华“暴发”四阶段理论, 都无法很好地解释太湖蓝藻水华“暴发”的时空动态变化特性. 本文基于对太湖多次的野外观测与模拟实验, 提出了关于太湖蓝藻水华“暴发”的全新概念性解释. 在蓝藻细胞生长阶段, 营养盐、温度、光照等环境因素影响较为显著, 决定了蓝藻生物量的多少, 为蓝藻水华“暴发”蓄积物质基础; 在蓝藻水华暴发阶段, 则主要受蓝藻细胞(团)浮力作用与水动力湍流作用的共同影响, 决定了蓝藻水华出现后的规模、范围及位置. 野外调查显示, 在太湖这样的大型浅水湖泊, 风浪作用条件下蓝藻细胞(团)在水柱中呈均匀分布; 而当风浪消失后, 蓝藻细胞(团)即迅速上浮形成水体表面可见的水华. 蓝藻颗粒的上浮速度随着细胞团的增大而加快, 适度的扰动促使蓝藻细胞团碰撞而形成更大的细胞团, 更容易在水动力消失后快速上浮形成水华. 湖流的辐合辐散是蓝藻水华上浮后形成可见的斑块形状、位置、漂移和聚集的决定因素. 正是太湖地区风场高度多变与不稳定, 才导致太湖蓝藻水华“暴发”的时空分布呈现多变的动态特征. 上述研究结果澄清了长期以来一直困扰人们的太湖蓝藻水华难以监测、无法防控的问题, 为蓝藻水华监测、预测预警、防控及应对措施的制定提供了科学的理论依据.

关键词 太湖, 蓝藻生长, 微囊藻细胞团, 水华暴发, 水动力, 概念性模式

中国的淡水湖泊绝大多数是浅水性质, 主要分布在长江中下游地区与东部沿海地区[1]. 湖泊污染及其由此带来的富营养化是目前中国淡水湖泊面临的主要挑战[2]. 水体富营养化的一个直接后果是蓝藻水华频繁暴发[3]; 研究表明, 许多形成水华的蓝藻是有毒的[4]. 蓝藻水华的暴发, 不仅会影响饮用水供水安全[5,6], 还会导致水体食物链断裂[7], 造成的厌氧水体会影响水生生物[8], 致使水体黑臭及形成严重异味[9], 并进一步地导致水体生物多样性下降[10].

对于富营养化与蓝藻水华暴发, 人们已经有了大概的认识, 即氮、磷等营养盐浓度的增加[11,12]、较高的水温[13]、充足的光照[14,15]、以及平静的风浪条件[16~18], 都有可能促成蓝藻水华暴发. 但在太湖这样的大型浅水湖泊中, 蓝藻水华出现和持续时间常

引用格式: 秦伯强, 杨桂军, 马健荣, 等. 太湖蓝藻水华“暴发”的动态特征及其机制. 科学通报, 2016, 61: 759–770
Qin B Q, Yang G J, Ma J R, et al. Dynamics of variability and mechanism of harmful cyanobacteria bloom in Lake Taihu, China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 759–770, doi: 10.1360/N972015-00400

© 2016《中国科学》杂志社

常只有数小时(图1), 呈现出较大的时空差异, 不仅使得对其展开监测、调查、模拟与预测都非常困难; 也让我们在叙述蓝藻水华问题时经常使用“暴发”这样戏剧性的词汇, 其“出现”或者“消失”的原因俨然成了“谜”一样的问题. 同样地, 国际上也有研究认识到了蓝藻水华现象的时空多变性[19,20], 不过目前比较流行的观点则是认为蓝藻水华多于早上出现而在下午消失[21,22], 原因在于蓝藻细胞通过光合作用调节其自身的比重——白天光合作用合成的糖类物质使得细胞比重增加, 引起细胞下沉; 晚上转为呼吸作用则消耗细胞中的糖分, 使得其比重下降, 导致细胞上浮湖面, 从而在早上形成水华. 但是, 长期的观察与研究已经表明, 这样的解释并不适合太湖或者与太湖类似的大型浅水湖泊. 因为与光照调节伪空泡浮力所需的时间尺度相比, 太湖暴发蓝藻水华从出现到消失可能常常只有几个小时(表S1), 甚至于在下午出现(如图1即于午后出现). 在另外一个大型浅水富营养化湖泊巢湖, 同样也存在着蓝藻水华出现与消失较大的时空变化(表S2). 显然, 必须从光照调节机制以外来寻求新的更合理的科学解释.

太湖是中国第三大淡水湖泊, 位于长江三角洲地区, 面积2338 km^2, 平均水深2 m, 最大水深不超过3 m. 太湖的富营养化始自20世纪80年代[23], 蓝藻水华覆盖面积从开始时的梅梁湾[24]逐步扩大到整个西北太湖, 至2007年前后达到了1000 km^{2}以上, 接近湖面积的一半[25]. 2007年5月发生在无锡的饮用水危机事件, 根本原因就是富营养化导致的蓝藻水华在饮用水水源地积聚[5]. 而蓝藻水华更多地在春季开始出现, 也有研究认为是与逐步变暖的气候有关[5,26~28]. 2007年以来, 随着国家对太湖治理的开展[29], 太湖富营养化与蓝藻水华没有进一步的发展(目前监测到的蓝藻水华面积一般都不超过1000 km^2), 由蓝藻水华引发的黑水团的频率与面积也没有增加的趋势[30]. 尽管如此, 由于饮用水供给是太湖的主要功能, 为了预防蓝藻水华暴发及其可能引起的黑水团侵入饮用水水源地, 确保供水安全, 就必须深入和透彻地了解造成太湖蓝藻水华发生时空动态变化及高度异质性的原因, 为蓝藻水华预测、预防和饮用水安全保障提供科学依据和理论支撑. 尤其是近年来, 我国湖泊富营养化情况愈发普遍, 对太湖的代表性研究更紧密地切合着国家当前的重大科技需求. 本文基于太湖蓝藻水华长期野外观察、监测和研究的数据和资料, 特别针对蓝藻水华“暴发”的时空动态变化特征进行了实验与分析; 在此基础上, 提出了以太湖为代表的大型浅水湖泊蓝藻水华“暴发”的原因解释.

1 研究数据与方法

1.1 台风过境时的野外同步观测调查

为了了解强风浪对蓝藻水华生消的影响, 本研

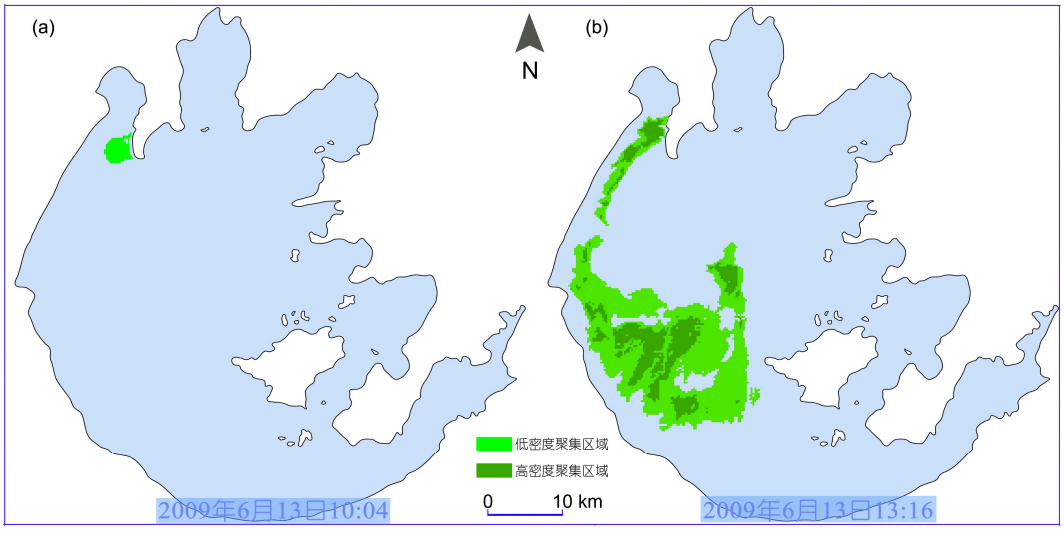


图 1 (网络版彩色)遥感卫片显示的太湖蓝藻水华面积快速变化. (a) 2009 年 6 月 13 日 10:04; (b) 2009 年 6 月 13 日 13:16

Figure 1 (Color online) The fast variation of cyanobacteria bloom area in Lake Taihu by remote sensing pictures. (a) At 10:04 on June 13, 2009 and (b) 13:16 on June 13, 2009

究选择于2009年8月12~14日莫拉克台风及2013年7月12~13日苏力台风过境太湖期间, 分别实施多参数同步监测. 于2009年莫拉克台风期间, 在太湖梅梁湾中国科学院太湖湖泊生态系统研究站(以下简称太湖站)安置风速风向探测仪(图2), 每10 min记录一次风速风向; 在乌龟山岛附近水下湖底放置多普勒流速剖面仪(Acoustic Doppler Current Profiler, ADCP)湖流观察仪(图2), 每隔30 min记录一个数据. 同时, 在相同的位置设置其他水质探头进行2个层位的探测, 分别是表层(近表层20 cm)及湖底(近湖底50 cm)处; 放置的多功能水质探测仪(YSI6600), 监测记录时间间隔为10 min; 叶绿素的监测原理是荧光探测技术, 需要放置前予以校对, 记录频度是1次/30 min.

2013年7月12~17日苏力台风过境时期, 在太湖站及乌龟山岛相同位置实施相同的高频率仪器监测, 并进行用于蓝藻细胞团上浮速率实验的水样采集. 采样时间分别为2013年7月12日中午、13日中午各1次, 13日午夜至7月15日中午期间每隔12 h采集1次, 7月15日临近午夜及7月16日早晨各1次. 采样位置分别是底部(沉积物表面以上0.1 m)、中部(沉积物表面以上1.2 m)与表层(沉积物表面以上2 m). 水样经过定量和过滤, 利用显微镜测量蓝藻细胞(团)的大小及细胞团数量.

1.2 不同大小的蓝藻细胞团上浮实验

为了测定不同大小的蓝藻细胞团上浮速率, 将在太湖站边上采集到的蓝藻(微囊藻为主)细胞颗粒经过筛网过滤(筛网孔径为425, 100, 64和20 μm), 得到粒径为>425, 100~425, 64~100, 20~64和<20 μm共5种粒径范围的微囊藻群体. 然后用显微镜计数计算5种群体范围所占比例, 并在有机玻璃柱中分别测定它们的上浮速率. 有机玻璃柱高1 m, 直径0.1 m, 每隔0.2 m设1个取样和进样口, 共6个. 将有机玻璃柱注满蒸馏水后, 用注射器将分好粒径范围的样品从最底部进样口注入; 10 min后, 同时从6个取样口取样和计数各层的细胞密度. 5种微囊藻细胞团分别注入玻璃柱进行实验, 每种均设3个重复. 总生物量(细胞数)为注射密度与注射体积的乘积, 各层生物量为各层细胞密度与有机玻璃柱体积再除以6; 各层上浮速率为各层取样口高度再除以10 min; 最后得到各种粒径细胞团的上浮速率为: 上浮速率=Σ((各层上浮速率×各层生物量)/总生物量).

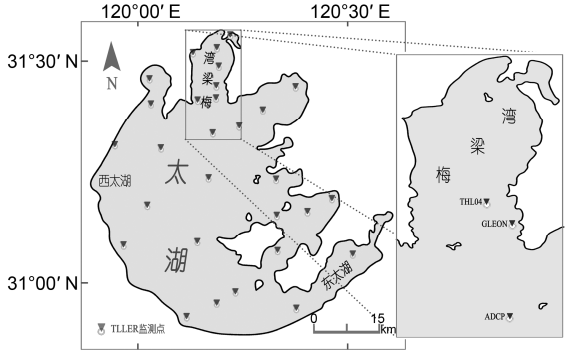


图 2 二次台风观察位置所在的太湖站及湖流监测(ADCP)所在乌龟山的位置

Figure 2 The observation location of Taihu Station and Tortoise Hill (Lake flow monitoring) (ADCP) during two typhoons

1.3 数值试验方案

为了获知风对蓝藻水华输移、堆积的影响, 采用了数值试验的方法. 通过实测的每小时风速风向数据驱动二维水动力模型, 计算出风驱动下湖流的辐合辐散值, 从而获得湖流辐合区与辐散区的空间分布, 并进一步利用经验正交分析方法(empirical orthogonal function, EOF)获得湖流辐合辐散区的主要分布特征; 再把流场的辐合辐散特征分布与卫片影像显示的蓝藻水华分布进行对比分析. 所用的数值模拟模型通过有限体积法求解N-S流体运动方程式[31], 其中湖流散度的计算公式如下:

$$\mathrm{div}A_i=\frac{\partial u_i}{\partial x}+\frac{\partial v_i}{\partial y}=\nabla\cdot\vec{u}_i, \tag{1}$$

式中, A为散度值, u, v为x, y方向上的流速, 下标i为第i个有限体积. A值为正, 即为辐散; A值为负, 即为辐合. 通过EOF获得其空间分布特征后, 取第一、二主成分特征与遥感解译获得蓝藻水华分布进行比较分析. 由于遥感获得的蓝藻水华面积不仅受水柱中蓝藻生物量的影响, 也受风浪大小的影响, 因此, 为了尽可能突出风驱动的湖流对蓝藻水华分布的影响, 需要选择风速相对较小的时间段; 同时, 必须选择蓝藻生物量较多, 足以形成水华的时间段. 为了满足以上条件, 研究选择了2012年7月16~30日——此时间段内的风速相对较小, 遥感解译蓝藻水华的图像较多. 模型输入所用的风速风向数据是设置在太湖站的高频无线自动监测数据.

1.4 遥感监测方法

本文所有遥感解译的蓝藻水华图像均来自美国

航天局大气数据系统(NASA, Atmosphere Archive and Distribution System, http://modis.gsfc.nasa.gov/). 解译方法是通过ERDAS 9.1对MODIS影像进行重投影和几何纠正, 利用近红外与红光波段的比值作为蓝藻水华信息提取的模式[32].

2 结果

2.1 莫拉克台风过境太湖的监测结果

莫拉克台风过境太湖是从2009年8月11日凌晨开始, 初始风向以西风、西北风为主, 最大风速出现在11日傍晚, 瞬时风速为11.8 m/s(图3(a)). 此后风速逐渐下降直至8月12日傍晚结束, 风向也转向东风及东北风为主. ADCP测流仪器测得的表层湖流流速, 在台风期间出现上下双向流动的典型湍流模式(图3(b)), 最大流速约为1.0 cm/s; 而在台风消退后, 垂直方向上的流速基本都是向上的, 最大的流速达到1.2 cm/s(图3(b)). 由于ADCP测流原理是测定水流中颗粒物的移动速率, 所以, 这些流速变化可以看作是有机颗粒物, 特别是藻类颗粒物的移动速率. 本次观测到的近表层颗粒在台风风浪作用消失后没有向下沉入湖底, 而是基本都呈向上的流速上浮水面, 恰恰说明蓝藻细胞团主要受到浮力的影响.

有意思的是水体近表层与近底层的叶绿素浓度

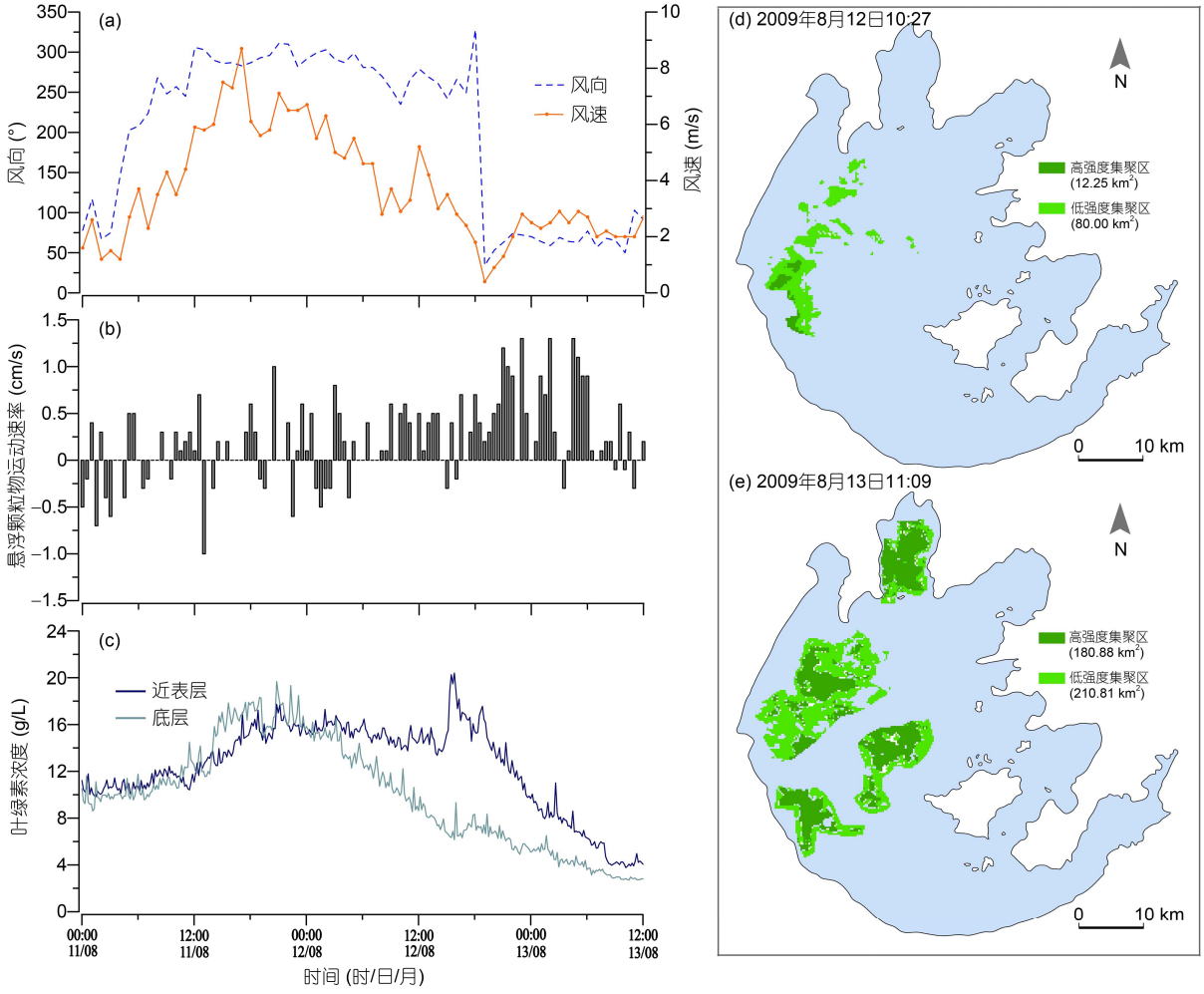


图 3 (网络版彩色)2009 年 8 月 12~13 日莫拉克台风过境太湖期间各项观测数据. (a) 台风过境期间风速与风向; (b) 近表层悬浮颗粒物上下运动速率(用ADCP观察); (c) 近表层与近底层的叶绿素浓度变化; (d) 台风期间遥感监测的蓝藻水华面积; (e) 台风过去后的蓝藻水华面积

Figure 3 (Color online) The data of obervations when Typhoon Morakot went through Lake Taihu during August 12–13, 2009. (a) The wind speed and direction when Typhoon Morakot went through; (b) the rate of movement of suspended particles near surface layer (observed by ADCP); (c) the concentration variation of Chla near surface layer and bottom layer; (d) the cyanobacteria bloom area during Typhoon Morakot by remote sensing monitoring; (e) the cyanobacteria bloom area after Typhoon Morakot went through

变化. 在台风作用期间, 上下二层的叶绿素浓度几乎是相等的, 说明此时上下水体混合充分(图3(c)前段); 但在台风过后(8月12日晚上), 叶绿素浓度近表层升高而近底层下降, 上下开始分化(图3(c)后段), 说明此时蓝藻颗粒物开始向水面上移动, 这正是蓝藻水华出现的前兆. 遥感解译的2009年8月12日上午(莫拉克台风期间)的蓝藻水华面积只有92 km^2(图3(d))很小范围; 而到8月13日上午台风减弱之后, 蓝藻水华面积一下扩展到了392 km^2(图3(e)).

2.2 苏力台风过境时对蓝藻细胞团的影响监测

2013年7月12~17日的苏力台风经过太湖期间, 根据风速大小可以将整个过程分为3个阶段. 台风前(7月12日00∶00~22∶00)风速逐渐增大, 平均风速为3.82 m/s(图4(a)); 台风期间(7月12日22∶00~7月15日18∶00)维持较高风速, 平均风速为6.63 m/s, 最大风速达到13.8 m/s(7月13日18∶00)(图4(a)); 台风减弱阶段(7月15日18∶00~7月17日00∶00)平均风速为5.26 m/s, 强风结束后, 风速逐渐减小到1 m/s(图4(a)). 调查期间, 水柱内微囊藻群体随时间逐渐变大(图4(b)), 特别是台风期间(13日12∶00~15日12∶00), 微囊藻群体从32.80 μm增大到69.43 μm, 48 h内微囊藻平均群体大小增加为原来的2.12倍(图4(b)).

苏力台风过境期间的同期遥感卫片显示, 在台风强度较大的7月12日、14日几乎看不到开敞区湖面的蓝藻水华; 但是, 在7月17日中午前后, 即台风过后, 蓝藻水华迅速出现, 面积达288 km^2(图S1).

2.3 不同粒径蓝藻细胞团的上浮速率测定

从实验结果看, 细胞团组成中大细胞团(细胞数>100)数量占据绝对多数, 这与我们野外的工作经验相一致(表1). 细胞团的上浮速率随着细胞团的增大而大幅增加, 最大的细胞团(>425 μm)上浮速率可以达到0.77±0.23 cm/s(表1); 数量最多的大细胞团(粒径介于100~425 μm)上浮速率是0.30±0.08 cm/s(表1); 粒径小于20 μm的单细胞或者多细胞上浮速率最小, 仅为0.0002±0 cm/s(表1).

2.4 风驱动的湖流对蓝藻水华的辐合辐散的数值试验

利用2012年7月16~31日的实测风场资料驱动水动力模型, 获得湖流在空间上的分布, 再利用EOF方法提取该空间分布的主要特征(第一特征值). 这里给出了EOF分析得到的7月20日湖流辐合辐散区第一特征值(可以解释65%的变化率)的空间分布(图5(b)), 与同期的遥感卫片(图5(a))进行对比可以看出, 在太湖北部竺山湾、梅梁湾、贡湖湾至湖中心区域存在一个较强的辐合区(图5(b)), 而遥感卫片上存在一个空间分布几乎等同的蓝藻水华分布区. 类似的辐合特征在7月16日、18~26日、29~30日均有出现, 而且都能够在同期有遥感影像记录中找到蓝藻水华出现的现象(Li等人, 未发表的手稿). 由此可以说明, 湖流的辐合辐散的确是决定蓝藻水华分布范围和堆积地点的主要原因之一.

3 讨论

蓝藻水华"暴发"需要具备二个基本条件: 一是充足的生物量; 二是适宜的水动力条件. 以往的大量研究都围绕着第一个条件, 即环境条件对藻类生物量的影响; 对第二个条件, 即环境条件对其暴发影响方面的研究不多. 已有的研究表明, 影响藻类生物量的环境因子包括营养盐、温度、光照等, 其本质都是为藻类水华"暴发"蓄积物质基础; 然而只有藻类生物量, 即使是足够的藻类生物量也不足以诱发水

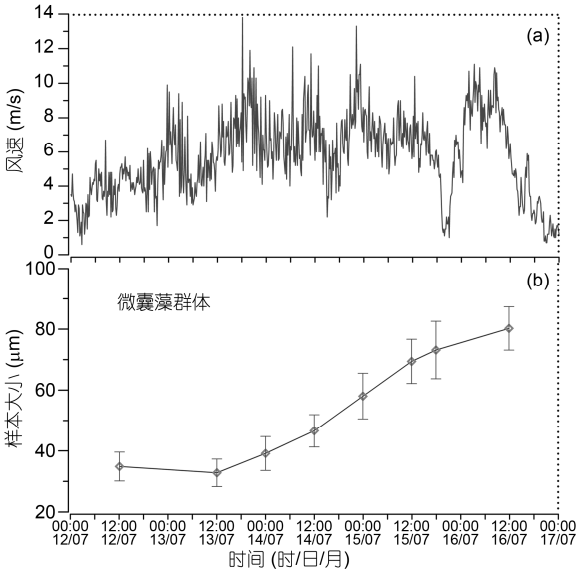


图 4 2013 年 7 月台风苏力过境太湖期间的监测数据. (a) 风速大小变化, (b) 台风前后水柱中微囊藻群体平均大小变化

Figure 4 Monitoring colony size changes when the typhoon Suli went through Lake Taihu in July, 2013. (a) Variation of wind speed and (b) the mean size variation of *Microcystis* colony before and after typhoon in the column

表 1 不同粒径的细胞团所占比例和上浮速率的比较

Table 1 The comparison on the percentage and floating rate among different size colony

	>425 μm	100~425 μm	64~100 μm	20~64 μm	<20 μm
	0.13	0.57	0.13	0.12	0.05
所占比例(100%)	0.09	0.56	0.16	0.15	0.04
	0.08	0.69	0.11	0.11	0.01
平均值	0.1	0.607	0.133	0.127	0.033
方差	0.026	0.072	0.025	0.021	0.021
	1.017	0.350	0.032	0.008	0.0002
上浮速率(cm/s)	0.700	0.210	0.020	0.012	0.0002
	0.583	0.323	0.035	0.007	0.0002
平均值	0.767	0.295	0.028	0.008	0.0002
方差	0.225	0.075	0.008	0.003	0

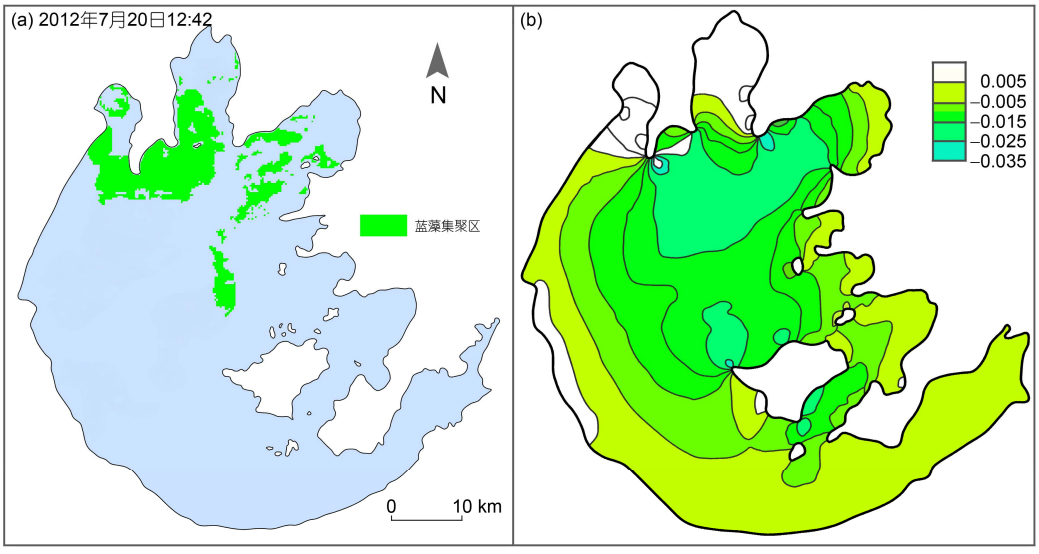


图 5 2012 年 7 月 20 日卫片显示的蓝藻水华面积与计算得到的辐散值的特征值空间分布对比

Figure 5 The comparison between the cyanobacteria bloom area by satellite images and spatial distribution of eigenvalue of divergent values by calculation on July 20, 2012

华的“暴发”, 因为蓝藻水华暴发还必须出现蓝藻细胞或者细胞团的上浮, 形成于水面可见的“斑块状”水华. 这里定义的蓝藻“水华”, 是以裸眼可以观察到蓝藻细胞群体聚集为标准. 一般认为, 当藻类细胞聚集到叶绿素浓度大于10^1~10^2 mg/m^3(在太湖即相当于叶绿素浓度20 mg/m^3), 或者藻细胞大于5.0×10^7 cells/L, 就可以认定为水华的状态[30].

3.1 水动力对太湖蓝藻水华“暴发”的影响

众所周知, 蓝藻细胞自身具有的伪空泡(gas vesicle)使其可受到水的浮力作用. 同时, 在风浪存在的条件下, 蓝藻细胞(细胞团)还会受到湍流向下的裹挟作用. 因此, 最终决定蓝藻细胞(团)是否能够上浮形成表面可见水华, 取决于湍流向下裹挟与蓝藻细胞(团)所受浮力共同作用的结果. 在静止水体中, 水动力作用条件缺失, 蓝藻细胞能够通过自身新陈代谢调节其伪空泡的密度, 形成上浮或下沉, 从而在不均匀环境下更容易地获得光照、营养盐等资源[21,22,33,34]. 但是, 野外调查观察(图3)和实验室内测定(表1)都非常清楚地显示, 蓝藻细胞团上浮速率是单细胞的数百倍, 而这种级别的速率差显然无法用光照调节机制来解释. 蓝藻细胞很容易形成细胞团

(从数十个细胞至数万细胞不等)以获取更大的浮力[35], 在湖泊水面开敞、湍流扰动作用频繁的水域更加常见[34]. 因此, 就蓝藻水华"暴发"而言, 其在静止水体中更大程度上是藻类生理特征的表现, 以生理因素为主导; 而在开敞、混合作用强烈的水域, 则是蓝藻细胞团自身生理特性与水动力作用平衡的体现, 是藻类细胞团所受浮力与湖泊水体湍流作用的叠加, 物理因素影响更加显著. 太湖的蓝藻水华"暴发"就属于后者——以开阔、水浅为典型特征的太湖, 波浪与湖流发育具有较强的时空异质性, 从而对湖体内蓝藻细胞(团)产生显著影响, 使其上浮和形成表面可见水华亦呈现多变的动态特性.

野外观察发现太湖中风浪扰动会导致蓝藻细胞团增大. 苏力台风过境前后, 水柱中蓝藻细胞群体平均大小从台风前期的33 μm迅速增加到后期的70 μm以上(图4(b)), 表面水华的藻类细胞团也主要由120 μm以上的大群体组成[35]. 而细胞团增大有利于蓝藻细胞团在风浪作用消失后迅速上浮, 形成水华"暴发". 莫拉克台风过境太湖时, 野外ADCP湖流仪观测发现, 当风速达到最大时, 水体近底部与近表层的叶绿素浓度相近(图3(c)), 说明水柱中蓝藻颗粒分布趋于均匀, 此时水体上下混合充分, 以湍流作用为主; 而当风速下降到一定程度后, 则近表层叶绿素浓度迅速增加, 近底层叶绿素浓度迅速减少(图3(c)), 近表层的颗粒物(大部分为藻类颗粒)迅速上浮水面, 速率可以达到1.0 cm/s以上(图3(b)). 同期的遥感卫片也显示出, 在太湖台风期间原来面积很小的蓝藻水华, 于台风消退后的第2天面积迅速扩大到数倍(图S1). 类似的现象在其他湖泊也有记录[36]. 正是由于大群体蓝藻与单细胞或小群体蓝藻相比有更快的上浮速度[37], 所以蓝藻大群体会以更短的时间上浮至水体表层, 从而形成蓝藻水华的出现呈现所谓"暴发"式特点. 但是, 过大的扰动又会导致蓝藻细胞群体分裂[38], 因而蓝藻水华"暴发"的快慢, 也会随着水动力扰动强度的变化和蓝藻细胞团的聚合及消散而不断变化着. 也即是说, 在蓝藻生物量积累到一定程度后, 水动力是决定太湖类似湖泊蓝藻水华"暴发"与否及其"暴发"程度的关键因子. 目前的研究认为, 决定蓝藻水华上浮形成水华"暴发"的临界风速是3~4 m/s[16,38,39].

通过模型计算获取的太湖实测风向、风速作用下的湖流辐合辐散特征值在空间上的分布特征与蓝藻水华出现时的同期卫片进行对比分析, 显示二者具有非常高的吻合度(图5), 说明相对于垂直方向上的湍流作用, 水平方向上的水流辐合与辐射是具决定性的优势因素之一, 其强度决定了蓝藻水华水平迁移的快慢、漂浮的范围、聚集的程度及最终的堆积位置. 由于太湖风向、风速具有高度的不稳定性和多变性(夏季太湖地区风速与风向的离散系数都高达0.5以上), 才导致太湖蓝藻水华"暴发"具有显著的不确定性、在时间和空间上均呈现快速多变的动态特征.

综上所述, 2.3节的实验分析和野外观测结果表明, 垂直方向上的水动力作用决定蓝藻水华在水面上的可见范围和聚集程度, 即蓝藻水华是否"暴发"; 而2.4节的数值实验证实了水平方向的水动力输送是决定蓝藻水华迁移、堆积和水华形成的斑块形状的因素之一. 换言之, 是垂直方向的湍流和浮力作用以及水平方向的湖流辐合辐散作用相互叠加, 使得太湖蓝藻水华时空分布呈现出多变的动态特征.

3.2 蓝藻细胞团可能的形成机制

苏力台风过境太湖时的野外观察发现, 风浪扰动会导致蓝藻细胞团增大(图4); 而蓝藻细胞团的增大会使蓝藻细胞团更容易上浮(表1), 形成水体表面可见的蓝藻水华. 关于蓝藻细胞团的形成机制目前仍然不是很清楚. 一般认为, 蓝藻作为原核生物的一种(也称为蓝细菌)具有某些细菌的特征, 如细胞的聚合(或者絮凝)[40]. 现有的研究表明, 蓝藻细胞在外部环境胁迫条件下会分泌大量的胞外多糖(extracellular polysaccharides, EPS)[41], 这些胞外多糖具有保护蓝藻细胞免于病毒、捕食或脱水等危害的作用[40]. 因此, 蓝藻胞外多糖的分泌本质上是生物应对外界不利环境因素的一种反应. 当温度、光照、扰动和氮磷营养盐等环境因素呈现不利状态时, 都会诱使蓝藻胞外多糖分泌增加[41]; 太湖野外调查发现, 蓝藻水华频繁暴发的水域胞外多糖含量也偏高, 能够间接地说明这一点[42]. 尽管太湖水体整体呈现富营养化状态, 但是当大量蓝藻细胞聚集时, 也很可能出现营养盐缺乏的情况[43]; 而据已有文献报道, 当细胞生长面临营养盐缺乏时, 细胞为了节约能量, 会将通过光合作用固定的胞内物质转移分泌至细胞外——这既是蓝藻细胞的生存策略[42], 也是蓝藻水华"暴发"水域出现高浓度胞外多糖的原因.

此外, 还有一些研究提出了促使蓝藻细胞团形

成的其他因素. 其中比较有代表性的, 如浮游动物摄食能诱导蓝藻细胞团出现或者促进蓝藻细胞团增大, 从而有助于水华形成[44,45]. 对于摄食状态下蓝藻细胞团的形成机制, 有观点认为是蓝藻细胞个体为了逃避被捕食而聚集的生存策略[44]; 也有观点认为是大型浮游动物选择性摄食小型藻类, 客观上促进了蓝藻群体数量增加以获取竞争优势[46,47]. 另有研究发现, 环境中的藻毒素也能促进蓝藻细胞团的形成, 因为藻毒素会显著地诱导藻细胞释放大量的胞外多糖[48]. 与太湖蓝藻细胞团及水华形成受到较强水动力影响相比较, 上述两种情况更有可能出现在相对静止的富营养化水体中. 需要特别指出的是, 大量的统计分析显示, 形成水华的蓝藻细胞团的大小与其生长速率没有显著关系, 说明细胞团所包含的细胞个体(团)功能并没有分化[49]; 而且, 生物作用(如前述的捕食或者竞争)诱导的细胞团形成也不能用化感作用来解释[50]. 这些研究进一步地说明了, 蓝藻细胞团的形成与发育可能尚未具备生理学上的意义, 而仅仅是一种物理或者化学上的粘合, 其上浮水面形成可见水华的过程也极可能只是物理机械作用的结果.

3.3 太湖蓝藻水华暴发模式的概念性解释

基于上面的认识, 本文认为太湖蓝藻水华的“暴发”实际经历了4个阶段. 第一阶段是蓝藻细胞增殖阶段: 在适宜的温度、光照和营养盐条件下, 蓝藻单细胞通过分裂与增殖从发育成小的多细胞群体, 而小细胞团的形成很可能是外部环境胁迫下胞外多糖分泌产生的粘合作用的结果. 第二阶段是蓝藻细胞团形成阶段: 水柱中具有一定生物量基础的蓝藻颗粒(或蓝藻小细胞团)在风浪扰动下发生碰撞, 在短时间内快速形成大细胞群体; 这样的过程可能会重复多次, 并随着风速的变化再现多阶段和间歇性的发展. 第三阶段是蓝藻细胞团上浮阶段: 水柱中的蓝藻生物量积累至一定程度, 且大群体细胞团占多数; 同时, 风速小于细胞(团)上浮的临界风速(<3 m/s)条件下蓝藻细胞团快速向水面聚集. 在聚集过程中, 细胞群体碰撞几率增加, 较小体量的细胞团更容易粘合形成更大的群体从而加速蓝藻水华的出现. 第四阶段是蓝藻水华暴发阶段: 漂浮在水面上的蓝藻水华在湖流的辐合或辐散作用下, 发生水平方向的漂移和聚集, 最终呈现蓝藻水华“暴发”的态势(图6).

上述蓝藻水华暴发机理有别于传统深水、温带湖泊的下沉-休眠-复苏-上浮的四阶段理论[51]. 由于本研究选取的太湖等大型浅水湖泊基本都位于亚热带地区, 冬季温度相对较高, 因而微囊藻并不会全部下沉进入休眠状态, 而只是光合作用活性和生长率下降; 一旦冬季低温过后环境条件变得适宜(主要是光照和温度)便能迅速恢复生长状态. 太湖站1991~

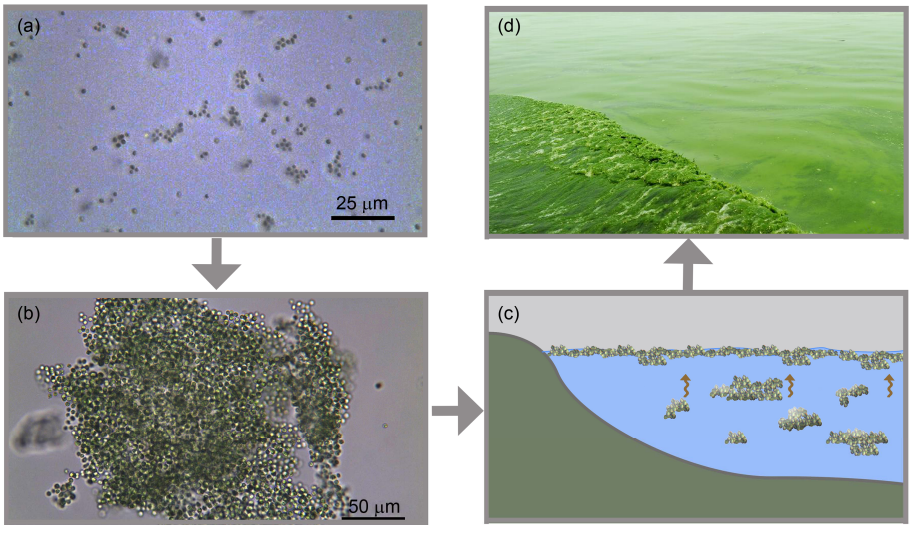


图 6 太湖蓝藻水华“暴发”的概念性解释框图. (a) 蓝藻细胞分裂增殖; (b) 碰撞形成大细胞团; (c) 大细胞团上浮形成可见水华; (d) 湖流携带的迁移与堆积

Figure 6 The conceptual explaining diagrams of “breakout” of cyanobacteria bloom in Lake Taihu. (a) Cyanobacteria cell division and proliferation; (b) large colony formation through collision; (c) large colony floating upward to form visible bloom; (d) cyanobacteria bloom transportation and migration along the onshore zone

2010年的长期监测数据表明, 冬季水柱中微囊藻细胞丰度平均值为6×10^6个/L; 遥感卫片也证实了大面积的水华于冬季也经常出现(图S2).

4 结论

对于湖泊富营养化和蓝藻水华问题, 国际上已经有了许多研究成果, 但主要关注的是浮游植物种群及其生长和生物量累积等方面, 而对于蓝藻水华出现与消散机制, 则缺乏有深度的研究. 尤为遗憾的是, 国际上现有的研究成果也不完全适合我国湖泊的情况, 特别是太湖这样的大型浅水富营养化湖泊, 其蓝藻水华"暴发"的快速出现与消散、以及空间上的高度分异就很难用光照调节机制来解释. 本研究已经明确, 水动力的影响对太湖蓝藻水华"暴发"是具有决定性的. 太湖水动力影响下的蓝藻水华"暴发"机制, 是蓝藻细胞基于其独特的生理特征(譬如细胞分泌的胞外多糖导致的细胞群体的形成、细胞具有伪空泡使得其具有上浮至水面的生理趋向), 于风浪扰动条件下通过碰撞形成大群体, 并在风浪作用趋弱时快速上浮形成表面可见水华——即水华"暴发". 这一过程中, 不仅是蓝藻细胞"大群体"快速上浮受制于水动力条件的强弱变化, 其漂浮到水面后的细胞聚集程度、扩散范围、空间分布、迁移走向以及最后的堆积都受制于水动力决定的湖流辐合辐散状态. 这一概念性机制的提出, 为蓝藻水华的预测预警及其预防提供了可能[32,33]. 对于太湖这样以饮用水供给为主要功能的大型浅水富营养化湖泊, 精准的水华预警预测可以提高打捞蓝藻的效率, 对维持湖泊生态系统稳定, 确保饮用水供水安全, 促进区域经济社会可持续发展都具有非常重要的实际意义.

致谢 文章中大量使用了中国科学院太湖湖泊生态系统研究站的监测资料, 其获取得益于由国际合作项目(Global Lake Ecosystem Observation Network, GLEON)协助建立的自动高频在线监测站, 以及由中国科学院资助的重大交叉项目支持的自动监测站设备购置与维护. 文章中所用的卫片资料由中国科学院遥感应用与数字地球研究所王世新研究员、中国科学院南京地理与湖泊研究所马荣华研究员等人提供. 中国科学院南京地理与湖泊研究所李枫博士对文章结构调整及文字编辑做出了重要贡献. 在此一并致谢.

参考文献

1 Qin B Q. Approaches to mechanisms and control of eutrophication of shallow lakes in the middle and lower reaches of the Yangze River. J Lake Sci, 2002, 14: 193–202 [秦伯强. 长江中下游浅水湖泊富营养化发生机制与控制途径初探. 湖泊科学, 2002, 14: 193–202]
2 Liu J, Yang W. Water sustainability for China and beyond. Science, 2012, 337: 649–650
3 Huisman J, Matthijs H C, Visser P M. Harmful Cyanobacteria. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2005
4 Chorus E I, Bartram J. Toxic Cyanobacteria in Water: A Guide to Their Public Health Consequences, Monitoring and Management. London: E & FN Spon, 1999. 17
5 Qin B Q, Zhu G W, Gao G, et al. A drinking water crisis in Lake Taihu, China: Linkage to climatic variability and lake management. Environ Manage, 2010, 45: 105–112
6 Guo L. Doing battle with the green monster of Taihu Lake. Science, 2007, 317: 1166
7 Micheli F. Eutrophication, fisheries, and consumer-resource dynamics in marine pelagic ecosystems. Science, 1999, 285: 1396–1398
8 Diaz R J, Rosenberg R. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. Science, 2008, 321: 926–929
9 Ma Z, Xie P, Chen J, et al. *Microcystis* blooms influencing volatile organic compounds concentrations in Lake Taihu. Fresen Environ Bull, 2013, 22: 95–102
10 Vonlanthen P, Bittner D, Hudson A, et al. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. Nature, 2012, 482: 357–362
11 Schindler D. Eutrophication and recovery in experimental lakes: Implications for lake management. Science, 1974, 184: 897–899
12 Smith V H, Tilman G D, Nekola J C. Eutrophication: Impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. Environ Pollut, 1999, 100: 179–196
13 Paerl H W, Hall N S, Calandrino E S. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. Sci Total Environ, 2011, 409: 1739–1745
14 Foy R, Gibson C, Smith R. The influence of daylength, light intensity and temperature on the growth rates of planktonic blue-green algae. Brit Phycol J, 1976, 11: 151–163

15 Reynolds C S. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press, 2006
16 Cao H S, Kong F X, Luo L C, et al. Effects of wind and wind-induced waves on vertical phytoplankton distribution and surface blooms of *Microcystis aeruginosa* in Lake Taihu. J Freshwater Ecol, 2006, 21: 231–238
17 Hunter P, Tyler A, Willby N, et al. The spatial dynamics of vertical migration by *Microcystis aeruginosa* in a eutrophic shallow lake: A case study using high spatial resolution time-series airborne remote sensing. Limnol Oceanogr, 2008, 53: 2391–2406
18 Wu T, Qin B, Zhu G, et al. Dynamics of cyanobacterial bloom formation during short-term hydrodynamic fluctuation in a large shallow, eutrophic, and wind-exposed Lake Taihu, China. Environ Sci Pollut Res, 2013, 20: 8546–8556
19 George D. Physical and chemical scales of pattern in freshwater lakes and reservoirs. Sci Total Environ, 1993, 135: 1–15
20 Pobel D, Robin J, Humbert J F. Influence of sampling strategies on the monitoring of cyanobacteria in shallow lakes: Lessons from a case study in France. Water Res, 2011, 45: 1005–1014
21 Oliver R L. Floating and sinking in gas-vacuolate cyanobacteria. J Phycol, 1994, 30: 161–173
22 Reynolds C S, Oliver R L, Walsby A E. Cyanobacterial dominance: The role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. New Zeal J Mar Fresh, 1987, 21: 379–390
23 Qin B Q, Xu P, Wu Q, et al. Environmental issues of lake Taihu, China. Hydrobiologia, 2007, 581: 3–14
24 Chen Y, Qin B Q, Teubner K, et al. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis*-domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China. J Plankton Res, 2003, 25: 445–453
25 Zhang Y, Lin S, Qian X, et al. Temporal and spatial variability of chlorophyll a concentration in Lake Taihu using MODIS time-series data. Hydrobiologia, 2011, 661: 235–250
26 Duan H, Ma R, Xu X, et al. Two-decade reconstruction of algal blooms in China's Lake Taihu. Environ Sci Technol, 2009, 43: 3522–3528
27 Zhang M, Duan H T, Shi X L, et al. Contributions of meteorology to the phenology of cyanobacterial blooms: implications for future climate change. Water Res, 2012, 46: 442–452
28 Deng J, Qin B Q, Paerl H W, et al. Earlier and warmer springs increase cyanobacterial (*Microcystis* spp.) blooms in subtropical Lake Taihu, China. Freshwater Biol, 2014, 59: 1076–1085
29 Stone R. China aims to turn tide against toxic lake pollution. Science, 2011, 333: 1210–1211
30 Qin B Q, Li W, Zhu G W, et al. Cyanobacterial bloom management through integrated monitoring and forecasting in large shallow eutrophic Lake Taihu (China). J Hazard Mater, 2015, 287: 356–363
31 Li W, Qin B, Zhu G. Forecasting short-term cyanobacterial blooms in Lake Taihu, China, using a coupled hydrodynamic–algal biomass model. Ecohydrology, 2014, 7: 794–802
32 Ma R H, Kong F X, Duan H T, et al. Spatio-temporal distribution of cyanobacteria blooms based on satellite imageries in Lake Taihu, China (in Chinese). J Lake Sci, 2008, 20: 687–699 [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: 687–699]
33 Walsby A E. Gas vesicles. Microbiol Rev, 1994, 58: 94
34 Walsby A E, Hayes P K, Boje R, et al. The selective advantage of buoyancy provided by gas vesicles for planktonic cyanobacteria in the Baltic Sea. New Phytol, 1997, 136: 407–417
35 Wu X, Kong F. Effects of light and wind speed on the vertical distribution of *Microcystis aeruginosa* colonies of different sizes during a summer bloom. Int Rev Hydrobiol, 2009, 94: 258–266
36 Reynolds C S. The ecology of the planktonic bluegreen algae in the North Shropshire Meres, England. Fld Stud, 1971, 3: 409–432
37 Xiao Y, Gan N, Liu J, et al. Heterogeneity of buoyancy in response to light between two buoyant types of cyanobacterium *Microcystis*. Hydrobiologia, 2012, 679: 297–311
38 O'Brien K R, Meyer D L, Waite A M, et al. Disaggregation of *Microcystis aeruginosa* colonies under turbulent mixing: Laboratory experiments in a grid-stirred tank. Hydrobiologia, 2004, 519: 143–152
39 Webster I, Hutchinson P A. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes revisited. Limnol Oceanogr, 1994, 39: 365–373
40 Sheng G P, Yu H Q, Li X Y. Extracellular polymeric substances (EPS) of microbial aggregates in biological wastewater treatment systems: A review. Biotechnol Adv, 2010, 28: 882–894
41 De Philippis R, Vincenzini M. Exocellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible applications. FEMS Microbiol Rev, 1998, 22: 151–175
42 Liu L, Qin B Q, Zhu G W, et al. Distribution of dissolved acidic polysaccharides (dAPS) during cyanobacteria blooms in northern Lake Taihu. Limnology, 16: 21–29
43 Xu H, Paerl H W, Qin B, et al. Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu, China. Limnol Oceanogr, 2010, 55: 420–432

44 Burkert U, Hyenstrand P, Drakare S, et al. Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. Aquat Ecol, 2001, 35: 11–17
45 Yang Z, Kong F X, Shi X L, et al. Morphological response of *Microcystis aeruginosa* to grazing by different sorts of zooplankton. Hydrobiologia, 2006, 563: 225–230
46 Yang G J, Qin B Q, Gao G, et al. Effect of *Ceriodaphnia cornuta* in colony formation of *Microcystis* in Lake Taihu (in Chinese). J Lake Sci, 2009, 21: 495–501 [杨桂军, 秦伯强, 高光, 等. 角突网纹溞在太湖微囊藻群体形成中的作用. 湖泊科学, 2009, 21: 495–501]
47 Zhou J, Yang G J, Qin B Q, et al. Effects of nitrogen and phosphorous on colony formation of *Microcystis aeruginosa* (in Chinese). Res Environ Sci, 2014, 27: 1251–1257 [周健, 杨桂军, 秦伯强, 等. 氮磷对铜绿微囊藻群体形态的影响. 环境科学研究, 2014, 1251–1257]
48 Gan N, Xiao Y, Zhu L, et al. The role of microcystins in maintaining colonies of bloom-forming *Microcystis* spp. Environ Microbiol, 2012, 14: 730–742
49 Nielsen S L. Size-dependent growth rates in eukaryotic and prokaryotic algae exemplified by green algae and cyanobacteria: Comparisons between unicells and colonial growth forms. J Plankton Res, 2006, 28: 489–498
50 Jonsson P R, Pavia H, Toth G. Formation of harmful algal blooms cannot be explained by allelopathic interactions. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 11177–11182
51 Kong F X, Gao G. Hypothesis on cyanobacteria bloom-forming mechanism in large shallow eutrophic lakes. Acta Ecol Sin, 2005, 25: 589–595 [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: 589–595]

补充材料

图 S1 太湖蓝藻水华面积快速变化
图 S2 巢湖蓝藻水华面积快速变化
表 S1 太湖蓝藻水华暴发时间间隔
表 S2 巢湖蓝藻水华面积快速变化记录

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Dynamics of variability and mechanism of harmful cyanobacteria bloom in Lake Taihu, China

QIN BoQiang[1], YANG GuiJun[2], MA JianRong[1,3], DENG JianMing[1], LI Wei[1], WU TingFeng[1], LIU LiZhen[1,4], GAO Guang[1], ZHU GuangWei[1] & ZHANG YunLin[1]

[1] *Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;*
[2] *Environment and Civil Engineering School, Jiangnan University, Wuxi 214122, China;*
[3] *Chongqing Institute of Green and Intelligent Technology, Chinese Academy of Sciences, the Three Gorges Institute of Ecological Environment, Chongqing 400714, China;*
[4] *Poyang Lake Research Center, Jiangxi Academy of Science, Nanchang 330096, China*

Eutrophication of lakes and harmful algae blooms are recently widespread water ecological environmental issues all over the world. Lake Taihu is a typical large shallow and eutrophic lake, and the cyanobacteria blooms induced by eutrophication have always been presenting high spatial-temporal variability and instability that made it very difficult to monitor and predict. Many previous publications have related to the eutrophication and cyanobacteria bloom with the most attention paid to phytoplankton growth, biomass increase and dominant species, while a few works addressed the appearance/disappearance of cyanobacteria bloom; however, none of them could explain the swift shift of cyanobacteria bloom in time and space in Lake Taihu. Based on the long-term field observation data and simulation experiments in Lake Taihu, here we presented a physical process controlled cyanobacteria bloom formation mechanism. In Lake Taihu, the visible cyanobacteria bloom occurrence was mainly controlled by the hydrodynamic intensity. When the cyanobacteria biomass accumulated in the water column, the large size colonies would increase during the process of cell division and proliferation, cells and colonies collisions, colonies aggregation (due to the stick extracellular polysaccharides) and disaggregation (due to the intensive turbulence). The bloom would occur if the wind influence decline and the colonies suspended at water column were able to float to the water surface to form bloom and scum. These colonies floating at the surface couldnot migrate downward because of the large size and great buoyancy; furthermore, they would drift to the downwind zone. But even the hydrodynamic process played the key role in the cyanobacteria bloom formation in this large shallow lake; it couldnot exclude the existence of other dynamics determining the cyanobacteria bloom formation. During the calm weather periods, the light controlled colonies diurnal migration, the zooplankton predation induced colony formation, and toxic materials induced colony aggregation, all would promote the cyanobacteria bloom formation. Thus these physiological induced cyanobacteria bloom occurrence modes and physical process controlled modes would alternatively take place in this large shallow lake. This revised cyanobacteria bloom occurrence dynamics in large eutrophic lake provided the possibility for forecasting and preventing the cyanobacteria bloom. Because Lake Taihu has been functioning as drinking water source for millions of around people, precise prediction and precaution of the bloom could increase the efficiency of cyanobacteria bloom collection, which had important practical significance for reducing the nutrient loading for reuse by cyanobacteria and decreasing the risk of cyanobacteria scum decaying induced drinking water pollution.

Lake Taihu, growth of cyanobacteria, colony of Microcystis, breakout of blooms, hydrodynamic force, conceptual model

doi: 10.1360/N972015-00400