

王宁, 储昭升, 代然, 等. 氮磷限制条件下螺旋鱼腥藻伪空胞合成及其浮力特征[J]. 环境科学研究, 2015, 28(2): 228-233.

WANG Ning, CHU Zhaoheng, DAI Ran, et al. Study on formation of gas vesicles of *Anabaena spiroides* under nitrogen-limited and phosphorus-limited conditions[J]. Research of Environmental Sciences, 2015, 28(2): 228-233.

氮磷限制条件下螺旋鱼腥藻伪空胞合成及其浮力特征

王 宁^{1,2}, 储昭升^{2*}, 代 然², 孔祥云², 施春红¹

1. 北京科技大学, 北京 100083

2. 中国环境科学研究院湖泊生态环境创新基地, 环境基准与风险评估国家重点实验室, 北京 100012

摘要: 伪空胞的合成与破裂是蓝藻浮力调节的主要方式. 为研究固氮蓝藻浮力的形成及其调节能力, 以螺旋鱼腥藻为代表, 在外压作用下将螺旋鱼腥藻伪空胞压破, 分别在氮限制($\rho(\text{TN})$ 为 1.65 mg/L, $\rho(\text{TP})$ 为 1.780 mg/L)、磷限制($\rho(\text{TN})$ 为 16.50 mg/L, $\rho(\text{TP})$ 为 0.178 mg/L)条件下研究伪空胞的合成、藻细胞垂向迁移及漂浮特性. 结果表明: 螺旋鱼腥藻的伪空胞完全破裂后, 在氮限制条件下, 藻细胞恢复浮力(漂浮率 > 50%)需 56 h, 伪空胞含量恢复到初始水平($2.47 \times 10^{-7} \mu\text{L}/\text{cell}$)需要 72 h; 而在磷限制条件下伪空胞含量无法恢复到初始水平; 氮限制和磷限制条件下螺旋鱼腥藻最大垂向迁移速率分别为 1.4 和 0.8 m/d, 磷限制条件对螺旋鱼腥藻伪空胞的合成及恢复更为不利.

关键词: 伪空胞合成; 迁移速率; 漂浮率

中图分类号: X171

文章编号: 1001-6929(2015)02-0228-06

文献标志码: A

DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2015.02.09

Study on Formation of Gas Vesicles of *Anabaena spiroides* under Nitrogen-Limited and Phosphorus-Limited Conditions

WANG Ning^{1,2}, CHU Zhaoheng^{2*}, DAI Ran², KONG Xiangyun², SHI Chunhong¹

1. Department of Environmental Engineering, School of Civil and Environmental Engineering, Beijing University of Science and Technology, Beijing 100083, China

2. State Key Laboratory of Environmental Criteria and Risk Assessment, Research Center of Lake Eco-Environment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

Abstract: Production and dilution of gas vesicles and irreversible collapse of gas vesicles are the main mechanisms of buoyancy regulation of Cyanobacteria. Buoyancy and buoyancy regulation ability are factors forming the competitive advantage of Cyanobacteria, while buoyancy regulation ability is the important factor in bloom formation. The present study investigated gas vesicles, vertical migration rate and buoyancy regulation of *Anabaena* sp.. The species was pressured and collapsed gas vesicle by external forces and then cultivated in nitrogen-limited ($\rho(\text{TN}) = 1.65 \text{ mg/L}$, $\rho(\text{TP}) = 1.780 \text{ mg/L}$) and phosphorus-limited ($\rho(\text{TN}) = 16.50 \text{ mg/L}$, $\rho(\text{TP}) = 0.178 \text{ mg/L}$) environments. The results showed that after the gas vesicle collapse, for cells under the condition of nitrogen limitation, restoration of buoyancy required 56 h, and gas vesicle restoration to the initial state required 72 h. Gas vesicles of *Anabaena* sp. under phosphorus-limited could not restore to the initial state. The maximum rising rate of the cells under the nitrogen-limited and phosphorus-limited conditions were 1.4 and 0.8 m/d, respectively.

Keywords: gas vesicle formation; migration velocity; floating percentage

蓝藻水华暴发常常引发水处理系统堵塞、异味、

水体缺氧等问题,更为严重的是,蓝藻还产生毒素,威胁人类健康及水生生物的安全^[1-3]. 富营养化水体中,引起蓝藻水华暴发的原因之一是蓝藻具有浮力及浮力调节能力. 蓝藻具有 3 种浮力调节方式:糖等镇重物的合成与消耗、伪空胞的合成/生长稀释、伪空胞在细胞膨压增加的情况下可逆破裂^[4-7]. 其中伪空胞的合成是蓝藻浮力调节的主要方式^[8-10]. 伪空胞合

收稿日期: 2014-01-09 修订日期: 2014-08-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(51078341); 国家自然科学基金重点
项目(50938007)

作者简介: 王宁(1990-),女,河南濮阳人, wangningia@gmail.com.

* 责任作者, 储昭升(1973-),男,安徽安庆人,研究员,博士,主要从事
湖泊富营养化研究, chuzs@craes.org.cn

成受到很多因素影响,主要有温度^[11-12]、光照^[12-13]和营养盐含量^[14-15]。Brookes等^[16]发现,藻类对光有一定的浮力变化响应,这与细胞之前的营养和光照状况有关。氮和磷限制条件下铜绿微囊藻的伪空胞合成受限,可能会导致浮力减小,藻类可通过氮或磷的补给,恢复浮力^[17]。CHU等^[18]研究发现,氮限制和磷限制对伪空胞的影响不同。

影响伪空胞合成的环境因素同时也会影响蓝藻的生长,细胞分裂对细胞内伪空胞含量的稀释作用使伪空胞的合成变得更加困难^[19-20]。伪空胞的合成直接影响蓝藻细胞的浮力及其在水柱中的垂向迁移速率,并直接影响细胞对水柱中光和营养的利用,从而影响水华的暴发^[21]。目前的研究多注重从环境因子对糖的调节来寻找浮力变化的规律,而对伪空胞的环境因子响应机制并不清楚;有关浮力的研究也大多是定性研究,有关蓝藻浮力定量变化、关键影响因子等研究则较为鲜见。目前对水华蓝藻的研究多集中在对非固氮蓝藻(微囊藻)的研究,关于定量表征固氮蓝藻(如螺旋鱼腥藻)伪空胞的合成及其对细胞浮力、迁移特性的研究较少,这使得蓝藻浮力调节理论很难应用到控藻的工程技术中。

该研究选择典型的固氮蓝藻——螺旋鱼腥藻(*Anabaena spiroides*),定量研究其在氮或磷元素缺乏条件下伪空胞的合成、细胞漂浮及垂向迁移速率等特征变化,以期解析蓝藻细胞在水柱中的运动及其对光和营养的利用特征,探讨蓝藻水华的暴发机制。

1 材料与方法

1.1 藻种和培养

螺旋鱼腥藻分离自洋河水库,为固氮蓝藻,其伪空胞的临界破裂压力为0.2 MPa^[22]。藻种用M11培养基^[23]培养,培养条件:光照为2 000 lx,光暗周期为12 h:12 h,培养温度为25℃。

氮限制和磷限制培养基:分别将M11培养基中 $\rho(\text{TN})$ 和 $\rho(\text{TP})$ 降低至原来的1/10^[18],即氮限制培养基 $\rho(\text{TN})$ 为1.65 mg/L, $\rho(\text{TP})$ 为1.780 mg/L;磷限制培养基 $\rho(\text{TP})$ 为0.178 mg/L, $\rho(\text{TN})$ 为16.50 mg/L。

螺旋鱼腥藻垂向迁移速率变化试验:将对数期的螺旋鱼腥藻分别接种至氮限制和磷限制培养基中进行培养,培养期间光照为2 000~3 000 lx,光暗周期为12 h:12 h,培养温度为25℃,每隔1~2 d取样分析螺旋鱼腥藻垂向迁移速率,对照组在M11培养基中进行培养。

伪空胞恢复、浮力变化以及垂向迁移速率变化试验:将螺旋鱼腥藻进行预培养,待藻种生长到浓度为 $5.0 \times 10^5 \text{ mL}^{-1}$ 以上时,取100 mL藻液置于100 mL的锥形瓶中,在不锈钢压力装置(直径为14.5 cm,高为8.0 cm,)中以氮气加压至1.2 MPa,保持1 min,待藻细胞内的伪空胞被压破后将压力排空,失去浮力的藻液分别转接入装有200 mL M11、氮限制或磷限制培养基的500 mL锥形瓶中,接种浓度大于 $3.0 \times 10^4 \text{ mL}^{-1}$,在温度为25℃、光照为 $(2\ 500 \pm 50) \text{ lx}$ 、光暗比为12 h:12 h条件下进行培养,每个处理设3个平行,每d人工扰动4~5次。08:30开始时取样,每隔24 h采样一次,分别测定伪空胞体积、漂浮率、垂向迁移速率。

1.2 浮力特征参数的测定

1.2.1 伪空胞体积

伪空胞体积采用毛细压力管法^[24-25]测定,装置为改进的Walsby伪空胞测定装置,采用带刻度毛细压力管,将藻液装入管中(毛细压力管内不能有气泡)后,置于石英压力管中。待温度恒定后,使用氮气施加压力,从光学显微镜(Olympus BH-2)中读取毛细压力管液面位置的变化。

1.2.2 漂浮率

漂浮率采用沉降腔法^[26]进行测定,沉降腔深度为0.5 cm。将一定条件下培养的藻细胞悬浊液1 mL注入沉降腔内,静置30 min,在显微镜下分别计算沉降腔上、下2个表面藻细胞的个数,计算细胞的漂浮率。

$$\text{漂浮率} = \frac{\text{漂浮藻细胞个数}}{\text{藻细胞总数}} \times 100\%$$

1.2.3 垂向迁移速率

根据Whitton等^[27]提出的沉降腔法,将预先培养好的藻液混合均匀注入沉降腔内,迅速置于显微镜下,以该时刻为零点开始计时,每隔一定时间利用显微镜拍照记录计数皿沉降腔内底部或顶部藻细胞的数量(可连续多照几张最后取平均值),直到细胞沉降完全。以时间为横坐标、细胞数量为纵坐标绘制细胞沉降或上浮曲线,从曲线中获得细胞沉降或上浮一半时所用的时间(t_{50}),根据文献^[26]计算细胞的垂向迁移速率。

2 结果与分析

2.1 氮、磷限制下螺旋鱼腥藻垂向迁移速率的变化

由图1可见,在氮、磷限制条件下,螺旋鱼腥藻的垂向迁移速率均呈逐渐降低趋势,分别由初始的1.9

和 2.3 m/d 降至 0.6 和 0.5 m/d. 1~3 d 磷限制下螺旋鱼腥藻垂向迁移速率的降低速率较氮限制慢,可能是氮限制下异形胞的形成需要一定时间,在形成过程中伪空胞含量减少导致垂向迁移速率快速下降;而在磷充足的培养基中进行预培养时藻细胞可能会吸收过量的磷,所以在最初的磷限制条件下伪空胞含量受到的影响较小,细胞垂向迁移速率下降较慢. 4~8 d 氮限制培养下异形胞已经形成,可以进行固氮作用,伪空胞含量受到的影响减小,垂向迁移速率的下降速率放缓;而磷限制条件下,随着细胞内磷的消耗,垂向迁移速率迅速减小. 培养 9 d 后,氮、磷限制下的细胞垂向迁移速率变化均趋缓,而此时对照组中细胞垂向迁移速率快速下降.

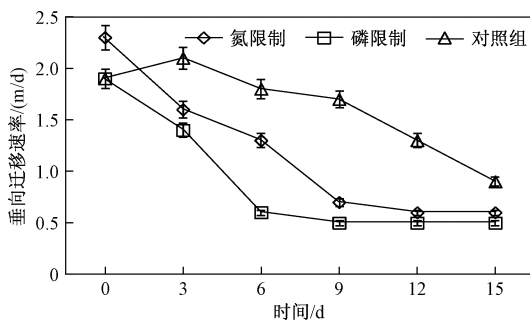


图1 氮、磷限制下螺旋鱼腥藻细胞垂向迁移速率随时间的变化

Fig. 1 The change of vertical migration velocity of *Anabaena* sp. under nitrogen-limited and phosphorus-limited conditions

2.2 氮、磷限制下螺旋鱼腥藻伪空胞的恢复

由图2可见,在对照组和氮限制条件下,伪空胞破裂后,其含量重新恢复到初始值($2.47 \times 10^{-7} \mu\text{L}/\text{cell}$)的时间分别为72和96 h;磷限制条件下伪空胞含量没有恢复到初始值,并且其恢复时间明显比氮限制条件下长. 从恢复过程看,第1天3种培养条件下伪空胞含量均恢复较慢,仅有少量增长. 随后对照组和氮限制组恢复速率加快,在48 h时对照组伪空胞含量就恢复了89%,氮限制组恢复了49%,而磷限制组仅恢复了21%;72 h时,对照组已恢复至初始值,氮限制和磷限制组分别恢复到94%和63%;96 h时对照组伪空胞含量为初始值的125%,氮限制培养条件伪空胞含量为初始值的102%,而磷限制组仅为初始值的85%. 可见磷限制抑制了伪空胞的恢复,恢复速率和恢复程度均明显低于氮限制组;氮限制条件下伪空胞含量虽然可以恢复到初始值,但恢复速率比对照组慢,并且没有对照组的恢复程度好.

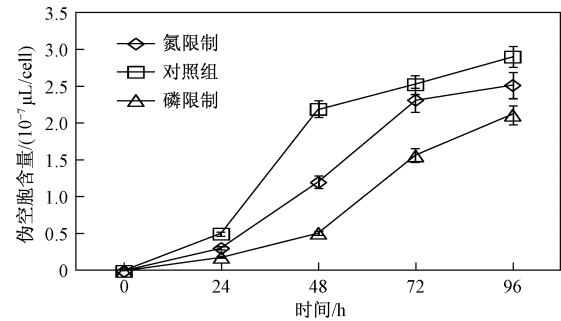


图2 螺旋鱼腥藻伪空胞的恢复

Fig. 2 The change of gas vesicle of *Anabaena* sp. following collapsed gas vesicle

2.3 氮、磷限制下螺旋鱼腥藻漂浮率的变化

伪空胞破裂后,螺旋鱼腥藻完全失去浮力,在不同培养条件下浮力恢复情况不同. 由图3可见,氮限制条件下螺旋鱼腥藻漂浮率的恢复速率比磷限制条件下快,并且恢复程度比较好. 在0~48 h内,无论是对照组还是氮、磷限制条件下漂浮率均增加缓慢,均低于10%;48~72 h螺旋鱼腥藻漂浮率快速增加,氮限制下达到65%,磷限制下为44%;96 h时对照组漂浮率已恢复至100%,而氮限制和磷限制条件下则分别为95%和82%,此时藻细胞基本全部漂浮于液面上.

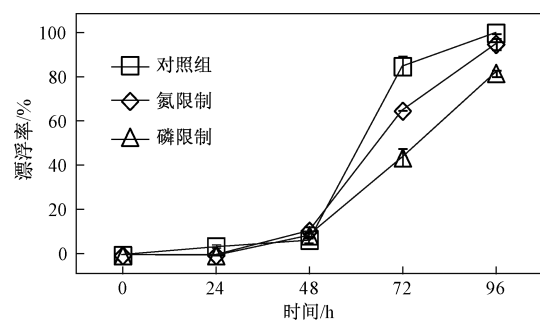


图3 氮磷限制下螺旋鱼腥藻漂浮率的变化

Fig. 3 The change of percentage of floating of *Anabaena* sp. under nitrogen-limited and phosphorus-limited conditions

2.4 氮、磷限制下螺旋鱼腥藻垂向迁移速率的恢复

伪空胞破裂后,3种培养条件下螺旋鱼腥藻垂向迁移速率的变化情况如图4所示,其中负值表示细胞下沉,正值表示细胞上浮. 由图4可见,伪空胞破裂后螺旋鱼腥藻的垂向迁移速率为-2.6 m/d. 0~24 h内伪空胞的垂向迁移速率增加缓慢. 在氮限制和磷限制培养下,螺旋鱼腥藻分别在0~40和0~62 h内处于下沉状态,对照组在0~32 h内处于下沉状态;之后螺旋鱼腥藻开始上浮,但上浮的垂向迁移速率差

别较大,对照组、氮限制和磷限制条件下的最大垂向迁移速率分别为 2.5、1.4 和 0.8 m/d,并且磷限制下垂向迁移速率的恢复受到的抑制作用较为明显。

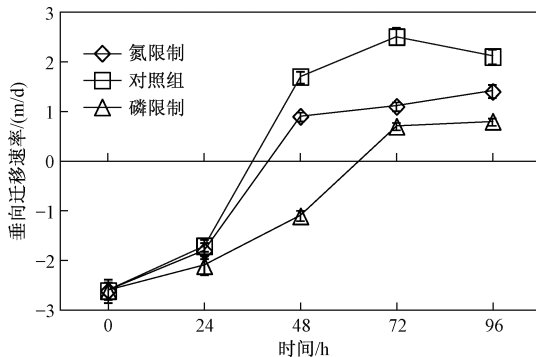


图4 伪空胞破裂后螺旋鱼腥藻垂向迁移速率的恢复
Fig. 4 The change of migration velocity of *Anabaena* sp. under nitrogen-limited and phosphorus-limited conditions following collapsed gas vesicle

3 讨论

3.1 氮、磷对螺旋鱼腥藻伪空胞合成的影响

氮、磷含量是藻类合成伪空胞的重要影响因素,在营养盐受到限制时,伪空胞的合成会受到抑制. 该研究中在氮限制和磷限制条件下,螺旋鱼腥藻伪空胞含量分别在伪空胞破裂后的 72 和 96 h 恢复到初始值,而正常培养条件下伪空胞的恢复时间为 56 h,说明营养条件受限会影响伪空胞的合成. 研究^[15]表明,氮、磷限制会造成蓝藻细胞伪空胞含量的减少,并可导致浮力的丧失,而在重新提供氮、磷后细胞浮力得以恢复. 由于组成伪空胞的唯一成分是蛋白质^[28],因此氮的缺乏会影响细胞伪空胞含量. Klemmer 等^[29]发现,在氮限制条件下蓝藻细胞的浮力消失,其原因可能是缺乏合成伪空胞结构的氮. 磷的缺乏也会降低蓝藻的浮力,其原因可能是磷的限制导致细胞中 ATP (三磷酸腺苷) 的缺乏,限制了伪空胞的合成^[15]. 螺旋鱼腥藻是固氮蓝藻,Paerl 等^[30]认为,当螺旋鱼腥藻在氮缺乏条件下,细胞中相当一部分能量将被转移用于固氮作用,所以当处在缺氮条件下时,鱼腥藻会形成具有固氮作用的异形胞并利用空气中的氮源,从而使其生长不受很大影响. 试验结果表明,氮限制条件对伪空胞合成的影响小于磷限制条件.

蓝藻浮力调节能力主要是依靠细胞密度的变化,而细胞密度取决于伪空胞和镇重物的含量^[31]. 研究证明,伪空胞的破裂对螺旋鱼腥藻的光合作用几乎没有影响^[32],但在细胞代谢和分裂过程中氮逐渐被消

耗,进而抑制了伪空胞的合成,同时镇重物含量增加,总体上导致细胞密度增加,浮力减弱. 周云龙^[33]发现,固氮蓝藻在接种至氮限制培养基中 24 h 后藻丝细胞开始转化为异形胞,40 h 后完成转化. Wolk 等^[34]研究表明,异形胞固氮形成的氮化物以酰胺形式供给营养细胞,并从营养细胞获得所需碳水化合物. 在光照充足的情况下,异形胞的形成需要一定时间,并且异形胞生成的氮物质可能优先供给营养细胞生长,所以试验中氮限制条件下细胞浮力虽然可以恢复到初始值,但恢复速率和恢复程度均比对照组小,说明在氮限制下固氮蓝藻的浮力恢复仍受到影响.

3.2 螺旋鱼腥藻的浮力调节

伪空胞的合成和破裂是螺旋鱼腥藻浮力调节的主要方式^[27]. 蓝藻的浮力调节机制既能使藻细胞进入水体表层获得充足的光照,也可以使之进入深层水体,获得营养物质^[35],同时还可以降低蓝藻的沉降损失^[36]. 伪空胞破裂后,蓝藻向下移动,该研究中螺旋鱼腥藻最大沉降速率为 2.6 m/d (垂向迁移速率为 -2.6 m/d). 对蓝藻浮力长期调节的控制因子是细胞营养状态,这种调节主要由伪空胞的合成和细胞分裂造成的伪空胞稀释完成^[18]. 影响伪空胞合成的环境因素也同时影响蓝藻的生长^[37]. Brookes 等^[8]认为,氮能限制伪空胞的合成,从而影响细胞浮力; Kromkamp 等^[15]研究发现,磷的缺乏也会降低蓝藻的浮力. 该研究中氮限制下螺旋鱼腥藻恢复的最大垂向迁移速率比磷限制条件下大 0.6 m/d,浮力恢复受磷限制的影响较大. Karen 等^[38]研究表明,当卷曲鱼腥藻漂浮速率小于 0.5 m/h 时更有可能爆发水华. Ibelings 等^[39]研究发现,蓝藻通过浮力调节,一小部分分布于透光层的藻群所吸收光照和其生长速率的增加,可以有效地供给总藻群. 通过浮力控制,螺旋鱼腥藻能更好地适应环境变化,获得所需要的营养盐和光照,使其不受水体中光和营养分层的限制,这也是蓝藻在水体中占据优势并暴发水华的重要原因.

在温度分层湖泊中,水体容易形成光和营养分层,表层光照充足,而氮、磷容易缺乏. 在光照充足的条件下,螺旋鱼腥藻在光合作用下碳的合成增强,细胞膨压增大,伪空胞容易破裂,使细胞向深层水体迁移;当营养得到满足时,通过碳的消耗和伪空胞的合成,藻细胞又可向表层水体迁移. 根据该研究结果,固氮蓝藻聚集在水体表层,伪空胞破裂后会向水体下层迁移,即螺旋鱼腥藻向水下迁移. 试验中,在营养充足条件下,螺旋鱼腥藻在伪空胞破裂后 32 h 左右

开始向上迁移,下沉深度最大在3~5 m左右.螺旋鱼腥藻伪空胞的临界破裂压力为0.2 MPa^[22],相当于20 m水柱压力,若螺旋鱼腥藻累计迁移距离大于20 m,则其伪空胞会因压力过大而难以恢复.因此在热分层现象较弱的湖泊或浅水湖泊中(累计迁移距离小于20 m),失去浮力的鱼腥藻可以恢复浮力;而在热分层的深水湖和水库中(>15 m),失去浮力的鱼腥藻可能迁移至水面20 m以下并难以回到水体表层.

4 结论

a) 在外压作用下螺旋鱼腥藻伪空胞破裂后的恢复受到氮、磷限制的影响.伪空胞破裂后的96 h内,氮限制条件下,伪空胞含量、垂向迁移速率及漂浮率可分别恢复到初始值的102%、1.4 m/d及95%;而磷限制下则分别恢复到初始值的85%、0.8 m/d及82%.

b) 失去浮力的螺旋鱼腥藻在获得营养后的32 h后开始上浮,即下沉深度最大在3~5 m左右,表明在热分层较弱的湖泊中螺旋鱼腥藻可恢复上浮,而在热分层的深水湖泊或水库中(>15 m),螺旋鱼腥藻可能进入水体深层,由于水柱压力大于伪空胞临界破裂压力,螺旋鱼腥藻难以恢复细胞浮力并回到水体表层.

参考文献(References):

- [1] CATHERINEA Q, SUSANNAC W, ISIDORA E S, *et al.* A review of current knowledge on toxic benthic freshwater cyanobacteria: ecology, toxin production and risk management [J]. *Water Research*, 2013, 47(15): 5464-5479.
- [2] PAERL H W, HALL N S, CALANDRINO E S. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change [J]. *Science of the Total Environment*, 2011, 409(10): 1739-1745.
- [3] CHORUS I, BARTRAM J. Toxic Cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management [M]. London: Spon Press, 1999: 5-7.
- [4] KLEMER A R, CULLEN J J, MAGEAU M T, *et al.* Cyanobacteria buoyancy regulation: the paradoxical roles of carbon [J]. *Journal of Phycology*, 1996, 32: 47-53.
- [5] KLEMER A R, FEUILLADE J, FEUILLADE M. Cyanobacterial blooms: carbon and nitrogen limitation have opposite effects on the buoyancy of *Oscillatoria* [J]. *Science*, 1982, 215: 1629-1631.
- [6] FELICITAS P. Distribution, formation and regulation of gas vesicles [J]. *Nature Reviews: Microbiology*, 2012, 10: 705-715.
- [7] KINSMAN R, IBELINGS B W, WALSBY A E. Gas vesicle collapse by turgor pressure and its role in buoyancy regulation by *Anabaena flosaquae* [J]. *The Journal of General and Applied Microbiology*, 1991, 137: 1171-1178.
- [8] BROOKES J D, GEORGE G G. Variations in the buoyancy response of *Microcystis aeruginosa* to nitrogen, phosphorus and light [J]. *Journal of Plankton Research*, 2001, 23(12): 1399-1411.
- [9] WALSBY A E. Gas vesicle [J]. *Microbiological Reviews*, 1994, 58(1): 94-144.
- [10] WALSBY A E. Structure and function of gas vacuoles [J]. *Bacteriological Reviews*, 1972, 36(1): 1-32.
- [11] BRUNBERG A K, BLOMQUIST P. Benthic overwintering of *Microcystis* colonies of under different environmental conditions [J]. *Journal of Plankton Research*, 2002, 24: 1247-1252.
- [12] FELICITAS P, REGINA F, KARIN F, *et al.* Effect of anoxic conditions and temperature on gas vesicle formation in halobacterium salinarum [J]. *Halophiles and Hypersaline Environments*, 2011(5): 237-248.
- [13] DEACON C, WALSBY A E. Gas vesicle formation in the dark, and in light of different irradiances, by the cyanobacterium *Microcystis* sp. [J]. *British Phycological Journal*, 1990, 25(2): 133-139.
- [14] OVERMANN J, CYPIONKA H, PFENNIG N. An extremely low-light-adapted phototrophic sulfur bacterium from the Black Sea [J]. *Limnology and Oceanography*, 1992, 37(1): 150-155.
- [15] KROMKAMP J, HEUVEL A V D, MUR L R. Formation of gas vesicles in phosphorus-limited cultures of *Microcystis aeruginosa* [J]. *Journal of General Microbiology*, 1989, 135: 1933-1939.
- [16] BROOKES J D, GANF G G, GREEN D, *et al.* The influence of light and nutrients on buoyancy, filament aggregation and flotation of *Anabaena circinalis* [J]. *Journal of Plankton Research*, 1999, 21(2): 327-341.
- [17] KONOPKA A, KROMKAMP J C, MUR L R. Buoyancy regulation in phosphate-limited cultures of *Microcystis aeruginosa* [J]. *FEMS Microbiology Letters*, 1987, 45(3): 135-142.
- [18] CHU Zhaosheng, JIN Xiangcan, YANG Bo, *et al.* Buoyancy regulation of *Microcystis flos-aquae* during phosphorus-limited and nitrogen-limited growth [J]. *Journal of Plankton Research*, 2007, 29(9): 739-745.
- [19] PORAT R, TELTSCH B, DUBINSKY Z, *et al.* Effect of light and pressure on gas vesicle formation and buoyancy in *Aphanizomenon ovalisporum* Forti (*Cyanobacteria*) from Lake Kinneret, Israel [J]. *Arch Hydrobiol Spec Issues Adv Limnol*, 2005, 55: 333-348.
- [20] PORAT R, TELTSCH B, PERELMAN A. Diel buoyancy changes by the cyanobacterium *Aphanizomenon ovalisporum* from a shallow reservoir [J]. *Journal of Plankton Research*, 2001, 23(7): 753-763.
- [21] UTKILEN H C, OLIVER R L, WALSBY A E. Buoyancy regulation in a red *Oscillatoria* unable to collapse gas vacuoles by turgor pressure [J]. *Archiv für Hydrobiologie*, 1985, 102: 319-329.
- [22] 孔祥云. 鱼腥藻在水体中的迁移特征及影响因素研究 [D]. 北京: 北京科技大学, 2012.
- [23] WALSBY A E, HAYES P K, ROLF B. The gas vesicles, buoyancy and vertical distribution of cyanobacteria in the Baltic Sea [J]. *European Journal of Phycology*, 1995, 30(2): 87-94.

- [24] CHU Zhaosheng, JIN Xiangcan, NORIO I, *et al.* The effect of temperature on growth characteristics and competition between cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* and *Oscillator mougeotii* in a shallow, eutrophic lake simulator system [J]. *Hydrobiologia*, 2007, 581(1):217-223.
- [25] WALSBY A E, KINSMAN R, GEORGE K I. The measurement of gas vesicle volume and buoyant density in planktonic bacteria [J]. *Journal of Microbiological Methods*, 1992, 15(4):293-309.
- [26] 杨波, 储昭升, 金相灿. 毛细压力管法测定不同形态蓝藻气囊的压力破裂曲线 [C] // 中国环境科学学会. 中国水环境污染控制与生态修复技术高级研讨会论文集. 北京: 中国环境科学学会, 2006:304-308.
- [27] WHITTON B A, POTTS M. The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space [M]. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000:149-194.
- [28] KONOPKA A E, LARA J C, STALEY J T. Isolation and characterization of gas vesicles from *Microcycylus aquaticus* [J]. *Archives of Microbiology*, 1977, 112(2):133-140.
- [29] KLEMER A R, FEUILLADE J, FEUILLADE M. Cyanobacterial blooms: carbon and nitrogen limitation have opposite effects on the buoyancy of *Oscillatoria* [J]. *Science*, 1982, 215:1629-1631.
- [30] PAERL H W, KELLAR P E. Nitrogen-fixing *Anabaena*: physiological adaptations instrumental in maintaining surface blooms [J]. *Science*, 1979, 204:620-622.
- [31] WALSBY A E. Homeostasis in buoyancy regulation by planktonic cyanobacteria [J]. *FEMS Symposium*, 1988, 44:99-116.
- [32] 代然, 储昭升, 于秀娟, 等. 压力下伪空胞破裂对3种水华蓝藻生长及光合作用的影响 [J]. *环境科学研究*, 2012, 25(1):30-35.
- [33] DAI Ran, CHU Zhaoshen, YU Xiujuan, *et al.* Effects of gas vesicle collapse under pressure on growth and photosynthesis of three planktonic cyanobacteria strains [J]. *Research of Environmental Sciences*, 2012, 25(1):30-35.
- [33] 周云龙. 异形胞与蓝藻的固氮 [J]. *生物学通报*, 1994(11):5-6.
- [34] WOLK C P. Movement of carbon from vegetative cells to heterocysts in *Anabaena cylindrica* [J]. *Journal of Bacteriology*, 1968, 96:2138-214.
- [35] BROOKES J D, GEORGE G G, OLIVER R L. Heterogeneity of cyanobacterial gas-vesicle volume and metabolic activity [J]. *Journal of Plankton Research*, 2000, 22(8):1579-1589.
- [36] REYNOLDS C S, WALSBY A E. Water-blooms [J]. *Biological Reviews*, 1975, 50:437-481.
- [37] HAYES P K, WALSBY A E. An investigation into the recycling of gas vesicle protein derived from collapsed gas vesicles [J]. *Journal of General Microbiology*, 1984, 130:1591-1596.
- [38] KAREN J W, GEORGE G G. Effect of cell flotation on growth of *Anabaena circinalis* under diurnally stratified conditions [J]. *Journal of Plankton Research*, 2004, 26:1183-1197.
- [39] IBELINGS B W, MUR L R, WALSBY A E. Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Microcystis* in two shallow lakes [J]. *Journal of Plankton Research*, 1991, 13:419-436.

(责任编辑:郑朔方)