



蓝藻水华

形成过程及其环境特征研究

孔繁翔 宋立荣 等◎著



科学出版社

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

蓝藻水华

形成过程及其环境特征研究

孔繁翔★宋立荣等◎著



科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书以“蓝藻生长与水华形成的四阶段理论假说”为主线,对影响蓝藻水华形成不同阶段的主导生态因子,水华蓝藻成为优势种群的生物学、生态学原理,直至最终驱动蓝藻水华形成的环境特征进行了系统阐述。介绍了越冬期间水华蓝藻的时空分布格局及其对低温和黑暗的抗性机制,确定了水华蓝藻复苏的温度阈值及与有效积温的相关性,阐明了水华蓝藻群体形成机制及其对营养盐和光利用策略,定量描述了水文与气象要素对蓝藻水华形成的驱动作用,介绍了太湖蓝藻水华预测的技术体系及实施进展。

本书可供湖泊科学、环境科学、环境监测、生态学、藻类生物学和湖泊富营养化过程与蓝藻水华形成机制等领域的人员、环境保护管理人员及大专院校的师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

蓝藻水华形成过程及其环境特征研究/孔繁翔,宋立荣等著. —北京:科学出版社, 2011

ISBN 978-7-03-030870-2

I. ①蓝… II. ①孔… ②宋… III. ①蓝藻纲-藻类水华-研究 IV. ①Q949.22

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 072947 号

责任编辑:张 震 贺窑青/责任校对:包志虹

责任印制:钱玉芬/封面设计:无极书装

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社编务公司排版制作

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011 年 6 月第 一 版 开本: B5 (720 × 1000)

2011 年 6 月第一次印刷 印张: 27 插页: 2

印数: 1—1500 字数: 540 000

定价: 100.00 元

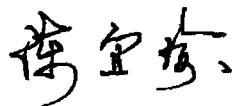
(如有印装质量问题, 我社负责调换)

序

湖泊富营养化和蓝藻水华的形成是全球重大水环境问题之一，严重制约着流域的社会和经济可持续发展。由于湖泊接纳了过量的营养物质，使蓝藻等浮游植物异常繁殖，发生“水华”，导致水体透明度下降、水质恶化，水生生态系统和水体功能受到影响和破坏，更为严重的是威胁湖泊水源地的供水安全和人类健康。因此，研究湖泊富营养化过程和蓝藻水华形成机制，掌握蓝藻水华形成的基本规律，就有可能预测蓝藻水华发生，减缓蓝藻水华危害，保障供水安全，为控制蓝藻水华和湖泊环境治理提供理论与技术支撑。

蓝藻水华的形成因其自身的复杂性及“突发性”，还有很多机制尚未被人们所认识。该书针对蓝藻自身的生物学和生态学特点，结合蓝藻水华形成的环境特征，提出了“蓝藻生长与水华形成的四阶段理论假说”，认为蓝藻水华形成是一个逐渐发展、可以预测的过程，并以太湖为主要研究对象，初步阐明蓝藻水华形成的基本过程，为我们就这一问题进行更深入的探讨提供了一个新的框架。该书是以两位作者领导的团队在近年来承担的国家重点基础研究发展计划（“973”）项目和课题及国家自然科学基金项目为基础，在宏观与微观层次上对所获得的蓝藻水华形成过程研究成果的阶段性总结。这些工作对于深化我们对蓝藻水华形成机制的认识，推进蓝藻水华控制和湖泊环境整治都具有重要的科学意义。

蓝藻水华形成机制仍然有许多有待探讨的难题，需要湖泊科学工作者和其他学科研究人员通力合作，才能在更大尺度、更深层面上取得突破。我很高兴为该书的出版作序，并期望有更多、更新的相关研究成果问世。



2011年1月

前 言

湖泊富营养化和蓝藻水华的形成目前属于全球重大环境问题，也是我国急需探索的环境科学前沿。我国长江中下游湖群多为大中型浅水湖泊，这些湖泊的空间异质性显著，易受水动力作用的影响。因此在借鉴已有的深水湖泊理论与方法来认识和解决我国富营养化湖泊蓝藻水华问题的同时，需要对大中型浅水湖泊中的蓝藻生物生态学特征进行深入研究。由于在很长一段时期里蓝藻水华被认为是短时间内的突然暴发，因此有必要对蓝藻水华的形成过程进行系统观测与深入研究，以揭示蓝藻水华发生、发展的基本规律，并对蓝藻水华进行预测预警，减少蓝藻水华对水环境和生态系统的危害，保障供水安全。

本书以蓝藻的生物学与生态学特征为基础，提出了“蓝藻生长与水华形成的四阶段理论假说”，改变了“蓝藻水华暴发”的传统观点，认为蓝藻水华形成是一个逐渐发展、可以预测的过程。本书按时间序列和空间分布格局，对蓝藻生长不同阶段的主导生态因子，水华蓝藻成为优势种群的生物学、生态学原理，直至最终驱动蓝藻水华形成的环境要素及其阈值进行了系统分析。本书主要介绍越冬期间蓝藻的时空分布格局，阐述水华蓝藻对低温和黑暗的抗性机制，确定水华蓝藻复苏的温度阈值及其与有效积温的相关性。在蓝藻水华形成的理化环境特征方面，介绍水华蓝藻种群优势形成的营养盐利用策略和光利用策略；在关于水华蓝藻生长与优势形成的生物学因素方面，重点阐述水华蓝藻群体形成机制及其对营养盐利用的特性和对环境压力的抗性策略。定量描述水文与气象要素对蓝藻水华形成的驱动作用，介绍太湖蓝藻水华不同时间尺度预测的进展。

本书作者及其研究团队近年来承担了数项国家或部门资助的蓝藻水华研究项目和课题，如国家重点基础研究发展计划项目和课题（“973”项目，2002CB412300和2008CB418000）、国家自然科学基金项目（40471045、40671068、39870091）、国家科技支撑计划项目（2007BAC26B01）、国家重大水专项项目（2008ZX07103）和中国科学院知识创新工程重大项目（KZCX1-YW-14、KSCX2-1-10）。本书是对这些项目在宏观与微观层次上所获得的蓝藻水华形成机制研究成果的阶段性的总结，同时参考并引用了国内外该领域的主要研究进展。

本书第1章由孔繁翔、宋立荣、张民编写，第2章由于洋、曹焕生、吴晓东、

陶益编写,第3章由曹焕生、李阔宇、吴晓东、谭啸编写,第4章由史小丽、沈宏、张民编写,第5章由宋立荣、吴忠兴、杨州、阳振、张民、张永生编写,第6章由孔繁翔、吴晓东、于洋、曹焕生、季健、高俊峰、胡维平等编写。全书由孔繁翔和宋立荣统稿。

本书得以顺利出版,感谢国家科学技术学术著作出版基金的资助,感谢科学出版社编辑的关心和辛勤劳动。

我国众多淡水水体蓝藻水华问题严重,许多研究人员在从事蓝藻水华形成的生态学机制研究和控制技术研发时,迫切希望深入了解蓝藻水华的形成机制及其研究进展。有鉴于此,我们将阶段性研究结果加以归纳总结汇成本书,但该领域的研究进展十分迅速,加之蓝藻水华形成过程的生态学特性具有显著的区域特征,本书难免挂一漏万。作者殷切期望广大读者对本书提出批评意见和进一步完善的建议,以便更加深入地认识蓝藻水华形成规律,为我国湖泊富营养化治理与蓝藻水华控制提供理论和技术支撑。

作 者

2010年10月

目 录

序

前言

第 1 章 蓝藻生物学特性与水华形成机制概述	1
1.1 湖泊的功能与富营养化	1
1.1.1 湖泊的主要功能	1
1.1.2 湖泊的富营养化及蓝藻水华	2
1.2 蓝藻的生物学与生态学特征	4
1.2.1 蓝藻的生物学特征	4
1.2.2 蓝藻的主要种属	11
1.2.3 蓝藻的生理学特点	15
1.2.4 蓝藻生活史及其生长与消亡	24
1.2.5 微囊藻的生物及生态学特征	33
1.2.6 藻类与其他生物的相互关系	37
1.3 蓝藻水华形成机制的研究进展	40
1.3.1 蓝藻水华形成的环境因素	41
1.3.2 蓝藻水华形成的四阶段理论假说及其意义	46
1.4 国内外湖泊富营养化与蓝藻水华	50
1.4.1 国外发生蓝藻水华的典型湖泊	50
1.4.2 国内典型的富营养化湖泊	53
参考文献	59
第 2 章 水华蓝藻越冬时空分布及生理生态特征	67
2.1 蓝藻越冬的分布格局及其影响因素	67
2.1.1 国内外研究进展	67
2.1.2 水华蓝藻越冬期间群体形态和细胞超微结构	71
2.1.3 越冬期间水体和底泥中蓝藻的分布格局	75
2.1.4 影响太湖越冬蓝藻不同湖区分布的因素分析	99
2.2 越冬水华蓝藻的种群动态及特征	112

2.2.1 研究背景与研究方法	112
2.2.2 太湖越冬水华蓝藻的种群动态及特征	113
2.3 越冬水华蓝藻生长及生理生态学特征	121
2.3.1 越冬期间黑暗厌氧条件下微囊藻的生长	121
2.3.2 越冬期间微囊藻叶绿素及光合作用特征	126
2.3.3 越冬期间微囊藻的磷代谢能力	137
2.3.4 越冬期间微囊藻的抗氧化能力	142
参考文献	146
第3章 水华蓝藻复苏的温度阈值及其生理特征	152
3.1 水华蓝藻复苏的研究进展	152
3.1.1 蓝藻复苏的概念及研究方法	152
3.1.2 水华蓝藻复苏的环境特征	155
3.2 水华蓝藻复苏过程研究	158
3.2.1 太湖水华蓝藻复苏的研究	158
3.2.2 不同湖泊蓝藻春季复苏的比较研究	170
3.3 复苏过程中水华蓝藻的生物学特征变化	185
3.3.1 微囊藻在复苏过程中群体大小的演变	185
3.3.2 复苏过程中水华蓝藻的生长及光合作用特征	186
3.3.3 复苏过程中微囊藻的基因型组成分析	193
参考文献	195
第4章 水华蓝藻生长与优势形成的理化环境特征	199
4.1 水华蓝藻对营养盐吸收特性的研究进展	199
4.1.1 营养盐在蓝藻水华形成过程中的作用	199
4.1.2 水体中的磷	200
4.1.3 藻类对营养盐的吸收	205
4.1.4 碱性磷酸酶在藻类生长和磷吸收中的作用	211
4.1.5 蓝藻体内聚合磷酸盐的功能	213
4.1.6 氮磷比对藻类生长的影响	214
4.2 不同蓝藻的磷代谢特征比较研究	216
4.2.1 水华蓝藻对不同磷浓度的生长和生理响应	216
4.2.2 缺磷胁迫下水华蓝藻的碱性磷酸酶比较研究	227
4.3 水华蓝藻对不同形态磷的吸收及对其优势形成的影响	233
4.3.1 太湖不同湖区生物可利用有机磷浓度在不同季节的变化	234
4.3.2 不同形态可溶性磷化合物对微囊藻生长和竞争的影响	235

4.4 磷与温度协同作用对微囊藻优势形成的影响	241
4.4.1 稀释速率对微囊藻和束丝藻竞争的影响	242
4.4.2 温度对微囊藻和束丝藻竞争的影响	246
4.4.3 有机磷添加对微囊藻和束丝藻竞争的影响	248
4.5 微囊藻的光利用能力与光响应策略对优势形成的影响	251
4.5.1 不同初始藻密度所产生的光场对微囊藻和小球藻竞争的影响	252
4.5.2 微囊藻和小球藻对不同光强、光质的响应	254
4.5.3 水动力与光照耦合对蓝藻优势形成的驱动机制	263
参考文献	272
第5章 水华蓝藻优势形成的生物学因素	280
5.1 蓝藻伪空胞及其对蓝藻优势形成的作用	281
5.1.1 蓝藻细胞中伪空胞的特性概述	281
5.1.2 伪空胞浮力调节机制概述	290
5.1.3 微囊藻伪空胞和群体细胞间隙对浮力调节贡献的研究	293
5.1.4 伪空胞研究面临的问题及未来研究方向	301
5.2 诱导微囊藻群体形成的环境因素研究	302
5.2.1 藻类诱发性群体形成的机制	302
5.2.2 非生物因子对微囊藻群体形成的诱导作用	304
5.2.3 浮游动物的摄食压力对微囊藻群体形成的影响	318
5.3 微囊藻群体与单细胞的遗传特征分析	330
5.3.1 单细胞和群体微囊藻的形态差异	331
5.3.2 单细胞和群体微囊藻的遗传特征分析	333
5.4 群体与单细胞微囊藻的光利用能力和光合产物比较	335
5.4.1 群体和单细胞微囊藻光化学响应的比较	335
5.4.2 群体和单细胞微囊藻光合作用及光合产物比较	338
5.5 微囊藻群体利用营养盐的优势及其生理响应	345
5.5.1 群体与单细胞微囊藻对磷吸收特征比较	345
5.5.2 微囊藻群体和单细胞对磷利用的生理响应比较	348
5.6 群体和单细胞微囊藻应对铜胁迫的生理比较	356
5.6.1 CuSO_4 对群体和单细胞微囊藻存活率的影响	357
5.6.2 CuSO_4 对 9 株微囊藻叶绿素含量的影响	358
5.6.3 CuSO_4 对群体和单细胞微囊藻光合放氧活性的影响	359
5.6.4 CuSO_4 对群体和单细胞微囊藻荧光参数的影响	359
5.6.5 CuSO_4 对群体和单细胞微囊藻抗氧化酶活性的影响	362

5.6.6 CuSO_4 对群体和单细胞微囊藻胞外毒素含量的影响	363
参考文献	365
第 6 章 蓝藻水华形成的驱动要素及水华预测	370
6.1 水华蓝藻的原位生长速率	371
6.1.1 水华蓝藻原位生长速率检测及其意义	371
6.1.2 太湖梅梁湾水华蓝藻原位生长速率	372
6.2 水文与气象要素对蓝藻水华形成的驱动作用	378
6.2.1 水华蓝藻垂直迁移的水文与气象条件特征	379
6.2.2 水文气象因素对水华蓝藻水平输移的影响	383
6.3 太湖蓝藻水华的预测	396
6.3.1 蓝藻水华预防与预测预警的意义	396
6.3.2 国内外蓝藻水华预测预警研究进展	399
6.3.3 太湖蓝藻水华预测的技术与方法	403
参考文献	422

第1章 蓝藻生物学特性与水华形成机制概述

内容提要 本章介绍湖泊的主要功能及目前面临的富营养化过程和蓝藻水华问题。介绍蓝藻的基本生物学与生态学特征，蓝藻细胞的结构与群体形态，蓝藻的基本生理功能特征，蓝藻的生活史、空间分布及蓝藻与其他生物之间关系等基本知识；综述蓝藻水华形成机制的研究进展；简述引起蓝藻水华形成的主要环境因素；介绍蓝藻水华形成的四阶段理论假说及其意义，为认识富营养化湖泊的蓝藻水华形成过程提供背景知识。

1.1 湖泊的功能与富营养化

1.1.1 湖泊的主要功能

湖泊是陆地表面洼地积水形成的水域比较宽广、换流相对缓慢的水体。湖泊是一种独特的自然资源，具有供水、防洪、航运、旅游、灌溉、水产养殖及维系区域生态平衡等重要功能，与人类的生存发展息息相关。

湖泊作为地球表层系统的重要地理单元，是水、土、气、生各自然要素和人类活动相互作用的交汇区，是人口密集、经济和文化较为发达的地带之一。无论是自然属性，还是经济地理属性，湖泊都是多功能的，具有很高的生态系统服务价值。在湖泊提供的生态系统服务中，供水是最重要的功能。尽管江河湖库沼泽等水体中的淡水水量仅为全球淡水水量的 0.01%，水体面积不到全球面积的 1%，但据测算，淡水生态系统提供的生态系统服务价值约占全球生态系统服务价值的 40%，对人类社会可持续发展具有至关重要的作用。湖水是全球水资源的重要组成部分，湖泊是内陆水体中的供水主体，地球上湖泊（包括淡水湖、咸水湖和盐湖）总面积约为 $2\,058\,700\text{km}^2$ ，总水量约 $176\,400\text{km}^3$ ，其中淡水储量约占总水量的 52%，约为全球淡水储量的 0.26%。湖水可以不断更新，不同湖泊的更新期不一，其长短取决于其容积和入湖、出湖年径流量；湖泊利于舟楫，是水路交通的重要组成部分；湖泊是江河洪水的巨大调蓄库，在调节河川径流、维系江河水量平衡、减轻洪涝灾害和改善生态环境方面发挥着重要作用；湖泊盛产鱼、虾、蟹、贝，

生产莲、藕、菱、芡和芦苇等,提供了我国淡水水产品总量的 35%, 75% 的名特产鱼、虾、蟹、贝类来自于湖泊,是水产和轻工业原料的重要来源;湖泊作为湿地的主要类型之一,是极其重要的物种基因库,是迁徙性珍稀候鸟的栖息地和越冬地,也是珍稀水生动物的繁衍地和活动场所。随着人们生活水平的提高,湖泊作为重要的旅游资源,其存在大大提升了人居环境质量与品位。湖泊对其周边地区所在区域的气候具有明显的调节作用,可以使周边地区无霜期延长、气温更加宜人,为其周边发展农业和畜牧业提供了良好的局地小气候。因此,保护湖泊,通过维护湖泊生态系统健康,为人类社会的需求提供必不可少的生态系统服务功能,是全球特别是社会经济快速增长的我国的迫切任务。

1.1.2 湖泊的富营养化及蓝藻水华

湖泊作为地球表层系统中相对独立的自然综合体,与河流等其他水体相比具有较长的换水周期,而人类自古喜欢择水而居,湖泊又常常成为人类经济和社会发展的中心区域,承纳了流域大量物质的输入。这些物质进入湖泊水体中,对湖泊的水环境及其生物群落产生了极大的影响。湖泊富营养化的定义是由于天然水体接纳过量营养物质(主要指氮、磷),使藻类以及其他水生生物异常繁殖。富营养化湖泊常发生“水华”,导致水体透明度下降,溶解氧变化剧烈,造成水质恶化,从而使水生生态系统和水体功能受到影响和破坏。

湖泊通常分为贫营养湖泊和富营养湖泊,两者之间还有不同程度的过渡类型。在自然条件下,水体从贫营养状态向富营养状态发展,是水体生态系统变化的自然规律。湖泊由贫营养向中营养再向富营养的自然演化过程极其缓慢,往往需要几百万年乃至几千万年才能完成;而人类社会经济活动造成的湖泊富营养化则进展迅速,往往几十年甚至几年便可完成。

湖泊富营养化分级及其氮、磷浓度如表 1-1 所示。

表 1-1 富营养化分级及其氮、磷浓度

富营养化分级	总磷/($\mu\text{g/L}$)	总氮/($\mu\text{g/L}$)
超贫营养化	≤ 5	≤ 250
贫营养化	5~10	250~700
中营养化	10~30	500~1 000
富营养化	10~50	500~2 500
超富营养化	30~5 000	500~15 000

资料来源:引自 Wetzel, 1983。

与富营养化密切相关的问题之一是藻类过度繁殖引起的水华。其中蓝藻水华是国内外富营养化湖泊中最常见的水环境问题。Reynolds 等(2001)定义水华为分散在水柱中有浮力的浮游蓝藻在水体表面的聚集。澳大利亚和新西兰环境保护委员会(Australian and New Zealand Environment and Conservation Council)(1992)认为,在富营养化水体中蓝藻大量繁殖,水体中藻细胞叶绿素 a 浓度达 10mg/m^3 或藻细胞达 1.5×10^4 个/ml,并在水面形成一层蓝绿色而有恶臭味的浮沫时,则被认为该水体出现蓝藻水华。

蓝藻水华的发生不仅制约了湖泊水资源的可利用性,而且直接危害着人类的健康生存和社会经济的可持续发展。

首先,大量藻体消耗水体中的溶解氧使湖泊进入厌氧状态,从而引发或加速湖底营养物质的释放,造成水体的高营养负荷,导致恶性循环。对于渔业养殖的湖泊水体而言,水华发生时藻类过度增殖,溶解氧的急剧变化会对鱼类的孵化和生存产生影响,造成鱼类种群的结构变化,影响鱼的质量;水华的发生对整个水生生态环境也会产生不利影响,将导致水生生物的稳定性和多样性降低,还会使一些珍贵的鱼种消失,使养殖业的经济效益大幅度下降。

其次,蓝藻水华会影响城镇居民的正常生活用水供应,这对那些依靠富营养化水体作为饮用水源的城市来说情况尤为严重。一方面,水中的藻类会大大提高化学需氧量(COD)、生物需氧量(BOD)、悬浮固体(SS)的浓度,增加水处理负担;另一方面,含有大量藻体的原水进入水厂后容易堵塞滤池,在氯化消毒时产生三氯甲烷(THM)等有毒副产物,给净水厂的过滤造成困难,从而加大水厂运行成本,甚至导致水厂关闭。而且,藻类的代谢物如糖酸等在混凝过程中与混凝剂反应,降低了处理效果,增加了混凝剂用量,而生成的络合物又会导致管网腐蚀。严重时,大量水华蓝藻堆积降解腐败,产生甲硫醇、甲硫醚、土腥素、柠檬醛、甲基异茨醇等异味物质,恶化供水水源水质,导致供水危机,危害湖区居民的身心健康,破坏了湖泊的生态系统。

再次,由于有些藻类还可分泌毒素,引起鸟类、牛、羊等动物中毒,可能还有致突变作用,对人类也有很大的潜在危险,严重影响了饮用水水质,损害人类健康。此外,蓝藻水华对休闲渔业的发展也极为不利。休闲渔业是集渔业与游钓、休闲、旅游观光、水族观赏为一体的产业。水体一旦富营养化,将导致透明度下降、水体浑浊、有臭味等,严重影响了湖区应有的美学价值,使水域的旅游价值降低或消失。我国一些有名的风景游览湖泊,如杭州的西湖、无锡的太湖、武汉的东湖、长春的南湖、昆明的滇池等都面临这个问题,东湖已有的天然游泳场因此而无法正常运行。

总体而言,湖泊富营养化的实质是由于营养物质输入输出的失衡,造成湖泊

生态系统中各物种的种间平衡被打破,导致某单一物种的过度生长(如蓝藻的恶性繁殖),从而进一步破坏了系统的物质循环和能量流动,最终使整个生态系统逐步走向消亡。

1.2 蓝藻的生物学与生态学特征

1.2.1 蓝藻的生物学特征

蓝藻即蓝藻门,又称蓝绿藻,是一门最原始、最古老的藻类植物。蓝藻属兼性光能自养型原核生物,因而又称为蓝细菌。细菌和蓝藻虽然同属原核生物,但细菌大多营异养生活,而蓝藻能进行光合作用并释放氧气,营自养生活。

蓝藻细胞结构如图 1-1 所示。蓝藻的主要生物学特征是植物体简单,为单细胞生物,有时呈各式群体和丝状体形态。群体的形成主要是由最近分裂的细胞产生的子细胞没有分离,而又继续进行子细胞分裂所形成的群体,但群体中的细胞仅由胶鞘包裹,细胞之间并无直接联系。细胞中无真核,但细胞中央含有核物质,通常呈颗粒状或网状,没有核膜和核仁,但具有核的功能,故称其为原核生物。蓝藻是世界上最古老的能进行光合放氧的原核生物,它含有叶绿素 a,但无叶绿素 b,且没有叶绿体。一些蓝藻能在多种逆境条件下存活,且能够固氮,是某些极端环境中的主要初级生产者,它们在生态学上的重要性早已被人们所认知。

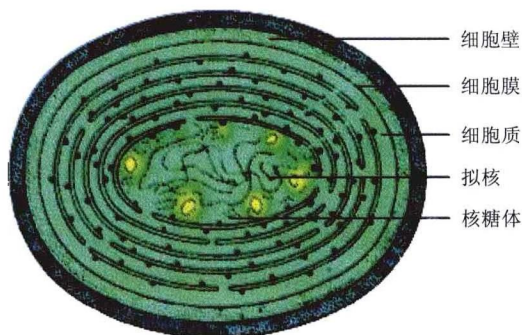


图 1-1 蓝藻细胞结构模式图

蓝藻在地球上大约出现在距今 35 亿~33 亿年前的前寒武纪时期。那时地球表面缺乏大气层的保护,水体中的生物主要是蓝藻和细菌。在 20 亿~15 亿年前,地球上的生物界一直是细菌和蓝藻的世界,蓝藻是有机物的生产者,而细菌则是消费者、分解者,构成了生态系统的两极。从前寒武纪早、中期的蓝藻化石可以看

出,最原始的蓝藻是一些简单的单细胞球状蓝藻,30多亿到25亿年前的蓝藻都属于这种类型;25亿~17亿年前才出现一些丝状蓝藻,到19亿年前在丝状蓝藻中出现了带异形胞的念珠藻。蓝藻比细菌要稍高一等,原始的蓝藻能在没有氧气的环境中生活,并且对太阳光光谱中的紫外线具有抗性,因此可以在没有大气层保护的地球表面水体中生存。前寒武纪的早、中期,大气中的游离氧主要是由蓝藻的光合作用过程释放的,从而使大气的性质由还原性逐渐转为氧化性。直到真核藻类的出现,由于它们也是放氧生物,才使大气中氧的成分快速增加。因为所有的真核生物都需要氧气,否则不能生存,所以,蓝藻的出现对整个生物界的进化发展具有极其重要的意义。可以说,没有蓝藻,地球表面现在的其他所有的生物类群都不能生存,只有蓝藻的光合作用释放大量游离氧形成的大气层阻挡了紫外线对其他生物类群的伤害,才使其他生物能够进化发展,从水生逐渐向陆生发展。早期的蓝藻都是水生的,以后才逐渐向陆生发展,成为湿生或树生的蓝藻。在真菌和陆地植物出现以后,蓝藻又发展出与某些真菌生物的共生关系,如地衣等,常成为恶劣环境中生态系统形成与发展的先锋植物。

1.2.1.1 细胞壁及其群体胶鞘

蓝藻细胞壁和细菌细胞壁的化学组成类似,主要为黏肽或肽聚糖,约占细胞壁干重的50%,这是蓝藻区别于其他藻类的特征之一。细胞壁分内外两层,内层是纤维素,少数人认为是果胶质和半纤维素,细胞壁外有胶鞘,主要为果胶酸和黏多糖,不含纤维素。有些种类的胶鞘很稠密,可有明显的层理,有相当的厚度;有些种类胶鞘则没有层理,含水程度极高,以致不易观察到,很易水化。相邻细胞的胶鞘可互相溶合,形成多细胞的群体,群体胶鞘中可有棕、红、灰等非光合作用色素。当大量藻细胞聚集在一起时,这种群体胶鞘被为藻细胞形成一层天然保护屏障,可以保持藻体的水分,优先吸附金属离子和营养盐,为藻细胞提供营养,抵御蓝藻噬藻体的侵蚀,而且这种多糖胶鞘不能被纤维素酶等多种酶降解,使其藻体体积远远大于单细胞,因此可以保护藻细胞,使其免于被过度吞食。常见的水华蓝藻微囊藻属在生长季节其群体所含细胞可达几千个,被不定形的胶鞘包裹着。正是由于蓝藻适应性强,分布范围广,所以成为危害最大的水华藻类。

微囊藻胶鞘由一些黏性多糖构成,可以使微囊藻细胞聚成群体。实验室培养的微囊藻群体的胶鞘会逐渐消失,由群体变为单细胞。但自然环境中生长的微囊藻在其整个生活史中始终具有胶鞘。目前大多数学者认为微囊藻胶鞘具有重要的生物学意义:胶鞘为微囊藻提供了一个稳定的微环境;微囊藻胶鞘中含有丰富的营养物,有利于微囊藻的生长;胶鞘与微囊藻的浮力调节有关;胶鞘可以通过增加群体体积保护微囊藻,使其免受牧食生物的捕食;胶鞘为微囊藻细胞提供了低

氧化还原电位的微环境，这种微环境可以使微囊藻避免受环境中氧气的危害。

微囊藻群体外周胶鞘的厚度在其生活史中呈规律性变动，即从春季到秋季逐渐增厚。春季，微囊藻群体的外周胶鞘厚度一般为 $4\sim 6\mu\text{m}$ ，从湖泊底泥中刚刚迁移至水体中的微囊藻外周胶鞘厚度小于 $3\mu\text{m}$ 。到了秋季外周胶鞘厚度为 $15\sim 34\mu\text{m}$ 。在越冬微囊藻群体中，外周胶鞘厚度一般是 $20\sim 40\mu\text{m}$ 。Sirenko 等(1972)认为微囊藻外周胶鞘的厚度与环境中的氧气有关，外界环境的氧气浓度越高，微囊藻的胶鞘厚度越厚。

1.2.1.2 原生质体

蓝藻细胞的原生质体分为外围的色素区和中央区两部分。细胞中央为中央区，内含拟核，它不是真正的细胞核，是一种初级型的细胞核，只具核质，而无核仁和包裹核质的核膜，但含有 DNA 分子，具有核的功能。色素区在中央区周围，细胞内不具叶绿体、线粒体、高尔基体、内质网和液泡等细胞器，蓝藻细胞含有各种色素、蓝藻淀粉和伪空泡等。蓝藻含叶绿素 a，无叶绿素 b，含数种叶黄素和胡萝卜素，还含有光合作用的辅助色素藻胆素。藻胆素是蓝藻的特征色素，包括蓝藻藻蓝素、蓝藻藻红素和别藻蓝素等。蓝藻细胞及藻体通常呈蓝色或蓝绿色。但也有少数种类含有较多的藻红素，藻体多呈红色。蓝藻虽无叶绿体，但在电镜下可见细胞质中有很多光合膜，称为类囊体，只是这些类囊体没有被叶绿体膜所包裹，单条，多分布于细胞周围原生质内，各种光合色素均附于类囊体膜上，光合作用过程在此进行。蓝藻细胞内储藏的光合产物主要为蓝藻淀粉和蓝藻颗粒体等。

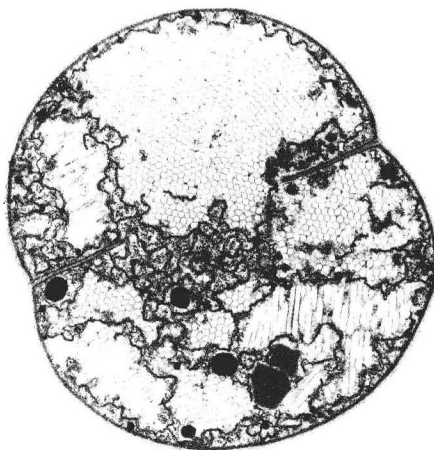


图 1-2 微囊藻细胞超微结构图(引自 Walsby, 1994)

藻蓝素不溶于有机溶剂，但将细胞研磨破碎后其可自体溶解，很容易被水提取，

成为胶体状态。藻蓝素的化学结构与叶绿素有相似之处,并且也有收集光能的功能。藻蓝素吸收光谱的最大值在光谱的橙红部分。作为聚光色素,藻蓝素可以收集光能,像漏斗一样,把光聚集起来,传到中心色素的叶绿素分子进行光合作用。具有藻胆色素系统的蓝藻,其捕光光谱更宽,在弱光下吸收光能的能力更强,是适应低光的有机体。自然水体中,随着水深的加剧,水体中光照强度逐渐降低。然而,蓝藻的这种生理特征使其生长受水体中光照强度的影响不大,这对其种群在竞争中的生存与优势形成十分有利。微囊藻细胞的超微结构如图 1-2 所示。

1.2.1.3 伪空胞

蓝藻作为湖泊中浮游植物的主要优势种,其浮力的调节是其生存与生长的主要条件。1895 年德国微生物学家 Klebahn 利用光学显微镜观察到蓝藻细胞内有含有气体的气囊,可以为细胞提供浮力。1965 年, Bowen 和 Jensen 运用超薄切片技术证实这些气囊由众多圆柱形的气泡叠加而成,于是将这些气泡命名为伪空胞或伪空胞(图 1-3)。

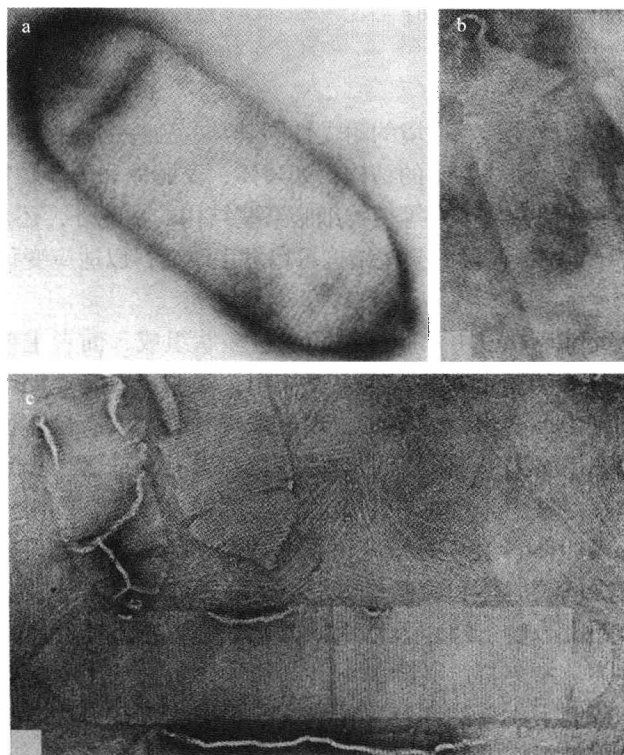


图 1-3 伪空胞结构图(引自 Walsby, 1972)

(a: 完整伪空胞; b: 短柄完整伪空胞; c: 破碎的伪空胞)