

水体藻类磷代谢及藻体磷矿化研究进展

张胜花*, 常军军, 孙珮石

云南大学工程技术研究院, 云南 昆明 650091

摘要:富营养化已成为我国大多数淡水水体面临的严重环境问题,水华形成是水生态系统对水体富营养化的响应。关于氮和磷导致湖泊富营养化和蓝藻水华暴发问题,一直是湖泊富营养化的研究热点。磷作为一种大多数湖泊富营养化的限制性因素,成为研究湖泊富营养化所考虑的重点之一。环境中磷的浓度、形态、来源以及不同的配比等都会对藻类的生长、代谢活动造成一定的影响,同时磷对浮游植物种类组成,特别是蓝藻的丰度有着重要的作用。水华藻类爆发性生长时对磷的吸收及水华消亡时藻类残体中磷的矿化释放是富营养化湖泊磷物质循环不可忽视的一个组成部分,在磷的生物地球化学循环中起着非常重要的作用。鉴于此,该文综述了藻类对磷的吸收代谢及藻类残体磷矿化释放方面的研究进展,重点阐述了藻类对磷的吸收、对磷限制响应的生理机制、藻体碱性磷酸酶、磷吸收能力对藻类竞争的影响等和藻体磷的矿化释放规律及影响因素。最后在对已有研究分析的基础上,提出藻类磷代谢及藻体磷矿化方面研究的不足之处,并就藻类储磷位点、有机磷降解途径和利用方式、藻类死亡后无机磷和有机磷矿化释放机制及其对二次水华的贡献评估等方面进行了展望,以期为进一步探讨水华藻类之间的磷竞争机制和湖泊富营养化治理提供科学依据。

关键词:水华蓝藻; 磷代谢; 碱性磷酸酶; 磷矿化

中图分类号: X173

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2013) 07-1250-05

引用格式: 张胜花, 常军军, 孙珮石. 水体藻类磷代谢及藻体磷矿化研究进展[J]. 生态环境学报, 2013, 22(7): 1250-1254.

ZHANG Shenghua, CHANG Junjun, SUN Peishi. Phosphorus cycle of algae during its growth and death process: phosphorus uptake and release [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(7): 1250-1254.

富营养化已成为我国大多数淡水水体面临的严重环境问题,蓝藻水华的频繁发生是生态系统对富营养化的重要响应。关于氮和磷导致湖泊富营养化和蓝藻水华暴发的问题,一直是湖泊富营养化的研究热点。磷在生态系统中的循环是典型的沉积型循环——大量的磷进入海洋后沉积于深处,而重新返回的磷不足以补偿陆地和淡水水域中损失的磷。由于磷的不完全循环,世界上很多淡水水域都严重缺磷,使磷成为初级生产力的重要限制因素。然而,由于经济的迅速发展,人类的各种活动大大加速了磷的循环^[1],当大量的磷进入水体,往往会引起浮游植物的迅猛增长而使水体呈现富营养化。根据2007年中国环境状况公报,我国湖泊富营养化的发展趋势十分严峻,伴随着富营养化程度的加剧,蓝藻水华现象频繁发生,造成了宝贵水资源的大量浪费,严重制约经济、社会的可持续发展,影响工农业生产和居民生活^[2]。磷的生物地球化学循环在淡水生态系统中起着至关重要的作用^[3],其被认为是湖泊水体中藻类种群和密度的第一限制性营养元

素^[4],磷对浮游植物种类组成,特别是蓝藻的丰度有着重要的影响。水华藻类爆发性生长时对磷的吸收及水华消亡时磷的释放是富营养化湖泊磷物质循环不可忽视的一个组成部分,在磷的生物地球化学循环中起着非常重要的作用^[5-6],可能在新一轮水华的形成中发挥重要作用。了解水华蓝藻的磷吸收代谢规律有助于探讨水华蓝藻的磷竞争机制,加深对蓝藻水华形成机理和种间演替机制的认知,为水华防治提供理论基础,具有一定的理论和现实意义。因此,为了更好地认识藻类磷吸收代谢机制,深入开展该方面的研究工作,本文综述了国内外有关藻类磷吸收代谢方面的研究进展,并在这一基础上,分析了目前研究中的不足之处,旨在为湖泊富营养化治理提供科学依据。

1 藻类对磷的吸收代谢

1.1 藻类对磷的吸收

藻类摄磷和藻类生长是两个不同的过程,藻类对磷的吸收表现为“奢侈”吸收,磷酸盐是唯一能直接被浮游植物吸收利用的磷的形态。当环境中磷浓

基金项目: 国家自然科学基金项目(51008265); 国家水体污染控制与治理科技重大专项(2011ZX07303-001); 国家“十二五”科技支撑计划项目(2013BAB06B03)

作者简介: 张胜花(1979年生),女,副研究员,博士,主要从事水生态恢复研究。E-mail: zhangshenghua@yahoo.com

*通信作者

收稿日期: 2013-04-10

度较高时, 某些藻类能大量吸收环境中的磷, 将其储存在体内以维持低磷浓度时继续增殖^[7-9]。藻类对营养盐的吸收受自身细胞特点的影响和外界的影响, 不同的藻类, 对营养盐的吸收存在较大差异。环境中磷的浓度、形态、来源以及不同的配比都会对藻类的生长、代谢活动、种群和数量等造成一定的影响^[10-13]。总结目前已有的一些研究结果, 藻类对磷盐的吸收主要受细胞尺寸、细胞内的营养状态和一些环境因子的影响。小尺寸的藻细胞的磷吸收速率优于大尺寸的藻细胞^[12]。藻类对磷的吸收速率与细胞内磷积累量成反比; 而藻类的生长速率与磷积累量成正比^[8]。磷饥饿的聚球藻细胞比磷充足的聚球藻细胞对磷的吸收速率快100倍^[14]。同时, 一些环境因子如光照、温度、pH、水流速度等都会影响藻类P的代谢过程^[15-17]。

有关营养盐浓度对藻类生长、竞争以及藻类对营养盐的吸收效率之间的关系已经开展了一些研究, 并建立了一些适用的模型。如米氏方程适合用来描述稳态条件下营养盐浓度与藻类吸收速度的定量关系^[18-19]。Monod模型对研究磷和硅限制时藻类的生长非常适用^[11, 20]。而Droop认识到营养盐过度吸收的重要性, 将藻类生长速率与细胞内部营养库大小或细胞营养储量 (cell quato) 联系起来, 建立了Droop模型^[21], 它适用于大多数限制性营养盐条件。高学庆等^[7]在研究微囊藻摄磷的动力学规律时发现, 微囊藻的内禀增长率与其胞外磷浓度的关系符合Monod方程, 且内禀增长率与细胞内磷浓度的倒数成线性关系, 即符合Droop方程。Elfi等^[22]基于野外实验, 提出了磷的临界值概念, 修正了Droop模型, 并将贫营养、中营养和富营养水平联系起来。Tilman^[23]将竞争成功与否定义为利用资源至一个较低水平, 在单一限制性资源环境中, 能存活和繁殖的种类终将会将其他种类排除在外。

1.2 藻类对磷限制响应的生理机制

藻类对营养盐限制的反应是增加其对该营养盐的吸收能力和效率^[14, 24-26]。总的来说, 藻类已发展出一些适应性机制增加磷的生物可利用性: 1) 增加原生质体膜的Pi透性。在处于磷限制的条件下, 藻类细胞的磷含量随着细胞生长率的下降而下降, 而磷的吸收能力则随着细胞生长率的上升而提高^[27]。在扁藻和衣藻中已分离到高亲和性磷转运基因, 在磷限制的条件下表达^[28]。珊瑚轮藻 (Chara coralline) 在磷饥饿和磷充足时分别表现出高亲和性的Pi转运和低高亲和性的Pi转运^[29]。2) 增加碱性磷酸酶 (Alkaline phosphatase, AP) 的合成。碱性磷酸酶能将水体中磷酸单酯水解成正磷酸盐, 供藻类生长, 是藻类在磷限制条件下利用磷的重要途径。

研究表明铜绿微囊藻、水华鱼腥藻和浮游颤藻3种蓝藻胞外碱性磷酸酶活性 (APA) 与培养基中磷浓度呈负相关性^[19]。拟柱胞藻的APA也会显著上升来应对磷限制环境^[30]。缺磷条件下, 鱼腥藻的APA活性会显著升高 (Singh等)^[31]。3) 增强胞内酸性磷酸酶 (Acid phosphatase, ACP) 的活性。研究表明, 在磷限制条件下, 藻类能通过增强胞内ACP的活性^[32], 降解胞内储藏的磷供其生长。在低N、P浓度下, 水华束丝藻的酸性磷酸酶活性升高^[33]。4) 在高磷营养条件下, 藻类可以吸收过量的磷, 以聚磷酸盐的形式积蓄在体内, 帮助藻类在磷缺陷时期生长^[9]。

1.3 藻体碱性磷酸酶

水体中的无机磷消耗殆尽时, 水体中溶解的有机磷的生物可利用性显得尤为重要, 是藻类可利用的潜在磷源^[34]。碱性磷酸酶是指在碱性条件下能催化磷酸酯类化合物水解的一类酶, 在水体中一般以细胞结合态和溶解态存在^[35], 其胞外功能一直是湖泊生态研究的热点。碱性磷酸酶具有补充磷营养、指示磷缺乏和影响磷循环的作用^[36]。浮游生物均能产生磷酸酶。淡水生态系统中的碱性磷酸酶主要来源于细菌、浮游植物、浮游动物及死亡或解体的细胞。碱性磷酸酶的活性受很多生物和非生物因素的影响, 如光照、温度、pH、盐度、磷酸盐浓度、细胞尺寸等^[34, 37]。研究显示: 不同藻类的碱性磷酸酶活性对光照强度和光类型的响应不同, 一些藻类的胞外磷酸酶活性随光照强度的增加而增加^[38], 而另一些藻类在黑暗培养时碱性磷酸酶活性反而升高^[39]。当水体中的溶解性无机磷浓度较低, 不足以维持藻类、细菌生长时, 藻类、细菌体中的碱性磷酸酶受到诱导, 其活性显著的增加^[30, 40-42]。因此, 在磷限制的水体中, 藻细胞可以通过利用碱性磷酸酶为其生长补充磷营养。由于碱性磷酸酶活性与外部磷酸盐浓度呈反比, 高碱性磷酸酶活性常被看作是藻类和水体受磷限制的指示^[43]。碱性磷酸酶活性与磷营养水平之间的负相关关系主要体现在活性与正磷酸盐浓度、总磷浓度、细胞总磷浓度、细胞内富余的磷浓度、磷摄取速率等^[19, 44]。在夏季水华高发期间, 胞外无机磷浓度往往很低, 在这种情况下, 浮游植物利用有机磷化合物的能力决定了它在水体中的竞争能力^[42, 45]。在磷限制的培养条件下, 许多藻类表现出高的APA^[30], 但有的藻类在外界磷浓度很低的条件下, 甚至检测不出APA, 表明该浓度的无机磷已足够其保持正常生长^[30], 或者是该细胞磷份额较高^[37]。

1.4 藻类磷吸收能力对藻类竞争的影响

导致藻类优势种组成变化的主要原因有营养因素^[46]和物理因素^[47]。水体中营养盐的组成和浓度

影响不同的藻类交替出现水华。浮游植物群落结构随水体氮磷比(TN/TP)的不同而变化的现象在室内和野外都所有发现。1997年, Fujimoto等^[48]的室内研究表明, 铜绿微囊藻在低的氮磷比和高温下具有明显的竞争优势, 而纤细席藻在高氮磷比和温度相对较低的条件下占优势。野外的观测结果表明, 日本的琵琶湖在TN/TP高时发生鱼腥藻水华, TN/TP低时发生微囊藻水华^[49]; 在我国的滇池, 微囊藻水华和束丝藻水华也交替出现^[34]。在一些野外水体中, 也观察到当水体中磷浓度较高时暴发束丝藻水华^[50]。沈宏^[34]的研究表明, 水华束丝藻比铜绿微囊藻对磷的需求更大, 较高浓度下, 水华束丝藻的磷吸收速率明显高于较低浓度的(这也证明奢侈性消费机制也存在于水华束丝藻), 当其与微囊藻共存时, 铜绿微囊藻能迅速摄取培养基中的磷, 使培养基中的磷降低到很低的水平, 从而在竞争中占优势, 而水华束丝藻的生长则完全受到抑制。

2 藻类磷矿化释放

蓝藻水华仍在频繁暴发, 原因在于湖泊富营养化过程中, 除了外源营养盐输入之外, 营养盐的动态、静态内源释放也导致水体维持富营养水平。水体中磷的来源可分为外源性磷和内源性磷。外源性磷包括降水、径流、人为排放等在内的各种输入; 内源性磷来自水体内部的磷, 是污水排入、地表径流汇集以及水生生物残骸在水体中沉积所造成。除了底泥再悬浮会引起内源磷的释放, 藻类残体的分解也可以产生大量颗粒态、溶解态和胶体态的磷, 这些磷一部分沉积到底泥中, 另一部分会为更多藻类的生长提供养分。水华消亡时, 大量藻类的分解会导致水体营养盐含量增加, 促进新一轮水华的暴发, 并将进一步使水体的富营养状态恶化, 使得整个浅水生态系统趋于脆弱化。目前的研究显示, 水华蓝藻死亡分解后会释放大量的营养盐^[51], 这些营养盐一部分沉到底泥中或被颗粒状物质和胶体所吸附^[52], 另一部分会直接被藻类吸收利用^[53], 为更多藻类的生长提供养分, 尤其在蓝藻水华大量暴发的季节, 这一过程可能对营养盐循环起着重要作用, 促进新一轮水华的形成。蓝藻碎屑在湖水中能够很快的分解并释放出大量的氮磷等营养盐, 其分解速度受到温度, 扰动和光照强度的影响^[6], 其中磷的释放速率要高于氮^[54]。同时, 温度还能影响碱性磷酸酶活性对蓝藻体内磷的再矿化能力^[54]。周纯等研究发现太湖水体中存在的有机磷菌株胞外碱性磷酸酶活性对蓝藻碎屑有一定的响应^[55]。陈伟民和蔡后建^[51]的研究结果表明微囊藻的好氧分解符合一级动力学, 其悬浮质和颗粒性磷的维度呈指数关系递减, 微囊藻的微生物好氧降解对湖泊水质和营养

盐的循环, 特别是 PO_4^{3-} 的释放引起的二次污染不容忽视。太湖水中胶体氮、磷的主要来源为藻类产物^[57]。在细菌的作用下, 死亡了的铜绿微囊藻分解释放的溶解性磷与碱性磷酸酶的相关性要大于酸性磷酸酶^[54], 蓝藻分解后磷的含量是开始分解时的5倍^[52]。单细胞铜绿微囊藻死亡时即迅速释放出其所蓄积的磷^[58]。

3 研究展望

1) 藻类对磷的吸收代谢。藻类对磷的吸收代谢能力在藻类竞争中起到非常重要的作用。虽然目前对于磷吸收利用方面的相关研究较多, 但藻类对磷吸收方面的研究主要集中在磷缺限时藻体的生理生化响应、磷吸收动力学、碱性磷酸酶等方面。至于磷存储在什么部位, 有机磷如何降解利用、磷代谢机制究竟在水华藻类竞争中的作用等问题还没有很好的解决, 因此还有待于进一步的研究。

2) 藻体磷的矿化释放。总结目前已有的研究成果, 对于藻体磷的矿化释放只有非常初略的研究。有些蓝藻具有胶鞘, 如群体微囊藻, 其水华沉积物在细菌的作用以及一些环境因素的影响下会释放出可溶性磷, 这些细菌是降解藻细胞本身还是首先降解藻细胞外的胶鞘从而大量释放出磷? 不同藻类水华消亡以后的磷矿化释放对藻类本身复苏及其与其他蓝藻之间的竞争是否会产生影响? 因此有必要开展藻类蓄积的无机磷和藻体组成部分的有机磷具体的矿化释放途径及其在二次水华中的贡献评估等关键问题的研究。

参考文献:

- [1] HUPFER M, POTHING R, BRUGGEMANN R, et al. Mechanical resuspension of antochthonous calcite (Seekreide) failed to control internal phosphorus cycle in a eutrophic lake[J]. *Water Research*, 2000, 34: 859-867.
- [2] 杨柳燕. 湖泊蓝藻水华暴发、危害与控制[M]. 北京: 科学出版社, 2011: 3-4.
- [3] RODRIGUES M, OLIVEIRA A, QUEIROGA H, et al. Threedimensional modeling of the lower trophic levels in the Ria de Aveiro (Portugal) [J]. *Ecology Model*, 2009, 220:1274-1290.
- [4] MAINSTONE C P, PARR W. Phosphorus in rivers-ecology and management[J]. *The Science of the Total Environment*, 2002, 282-283: 25-47.
- [5] HAVENS K E, JIN K R, IRICANIN N. Phosphorus dynamics at multiple time scales in the pelagic zone of a large shallow lake in Florida, USA[J]. *Hydrobiologia*, 2007, 581: 25-42.
- [6] CHUAI X, DING W, CHEN X. Phosphorus release from cyanobacterial blooms in Meilian Bay of Lake Taihu, China[J]. *Ecological Engineering*, 2011, 37: 842-849.
- [7] 高学庆,任久长,宗志祥. 铜绿微囊藻营养动力学研究[J]. 北京大学学报: 自然科学版, 1994, 30(4):461-469.
- [8] 韩小波,孔繁翔,阎荣. 太湖铜绿微囊藻磷摄取动力学若干重要参数与其竞争优势相关研究[J]. *湖泊科学*, 2004, 16(3):253-257.

- [9] 杨柳燕,王勤,史小丽,等. 铜绿微囊藻磷代谢过程研究[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(4): 686-689.
- [10] HODGKISS I J, LU S H. The effects of nutrients and their ratios on phytoplankton abundance in Junk Bay, Hong Kong[J]. *Hydrobiologia*, 2004, 512: 215-229.
- [11] 金相灿, 郑朔方. 有机磷和无机磷对铜绿微囊藻生长的影响及动力学分析[J]. 环境科学研究, 2006, 19(5):40-44.
- [12] SHEN H, SONG L. Comparative studies on physiological responses to phosphorus in two phenotypes of bloom-forming *Microcystis*[J]. *Hydrobiologia*, 2007, 592, 475-486.
- [13] WANG Z, LI D, LI G, et al. Mechanism of photosynthetic response in *Microcystis aeruginosa* PCC 7806 to low inorganic phosphorus[J]. *Harmful Algae*, 2010, 9:613-619.
- [14] RITCHIE R J, DONELLE A T, LARKUM A W D. Phosphate limited cultures of the cyanobacterium *Synechococcus* are capable of very rapid, opportunistic uptake of phosphate[J]. *New Phytologist*, 2001, 152: 189-201.
- [15] AGAWIN N S, DUARTE C M, AGUSTI S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production[J]. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45:591-600.
- [16] IRENE K E, BMNBERG A K. The importance of shallow sediments in the recruitment of *Anabaena* and *Aphanizomenon* (Cyanophyceae)[J]. *Journal of Phycology*, 2004, 40:831-836.
- [17] 金相灿, 储昭升, 杨波, 等. 温度对水华微囊藻及孟氏浮游蓝藻生长、光合作用及浮力变化的影响[J]. 环境科学学报, 2008, 28(1): 50-55.
- [18] LATASA M, BERDALET E. Effect of nitrogen and phosphorus starvation on pigment composition of cultured marine dinoflagellate *Heterocapsa* sp[J]. *Journal of Plankton Research*, 1994, 16:83-94.
- [19] 谭香, 沈宏, 宋立荣. 三种水华蓝藻对不同磷浓度生理响应的比较研究[J]. 水生生物学报, 2007.31(5):693-699.
- [20] KILHAM P, HECKY R E. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton[J]. *Limnology and Oceanography*, 1988, 33: 776-795.
- [21] DROOP M R. Some thoughts on nutrient limitation in algae[J]. *Journal of phycology*, 1973, 9: 264-272.
- [22] ELFIFI I R, TURPIN D H. Steady-state luxury consumption and the concept of optimum nutrient ratios: a study with phosphate and nitrate limited *Selenastrum minutum* (Chlorophyta)[J]. *Journal of phycology*, 1985, 21: 592-602.
- [23] TILMAN D. Resource competition and community structure. Princeton: Princeton University Press, 1982: 89-103.
- [24] DYHRMAN S, AMMERMAN J, VANMOOY B. Microbes and the marine phosphorus cycle[J]. *Oceanography*, 2007, 20: 110-116.
- [25] WU Z, SHI J, LI R. Comparative studies on photosynthesis and phosphate metabolism of *Cylindrospermopsis raciborskii* with *Microcystis aeruginosa* and *Aphanizomenon flos-aquae*[J]. *Harmful Algae*, 2009, 8:910-915.
- [26] POSSELT A J, BURFORD M A, SHAW G. Pulses of phosphate promote dominance of the toxic cyanophyte *Cylindrospermopsis raciborskii* in a subtropical water reservoir[J]. *Journal of phycology*, 2009, 45:540-546.
- [27] OLIVER R L, GANF G G. Freshwater blooms[M]. The Ecology of Cyanobacteria (Eds Whitton B A and Potts M), Dordrecht (Netherlands): Kluwer Academic Publishers, 2000: 149-194.
- [28] CHUNG C C, HWANG S P, CHANG C. Identification of a high-affinity phosphate transporter gene in a prasinophyte alga, *Tetraselmis chui*, and its expression under nutrient limitation[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69:754-759.
- [29] MIMURA T, REID R J, SMITH F A. Control of phosphate transport across across the plasma membrane of *Chara wrallina*. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49:13-19.
- [30] WU Z, ZENG B, LI R, et al. Physiological regulation of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) in response to inorganic phosphorus limitation[J]. *Harmful Algae*, 2012, 15: 53-58.
- [31] SINGH S K, TIWARI D N. Control of alkaline phosphatase activity in *Anabaena oryzae* Fritsch. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 157: 467-472.
- [32] LEE T M. Phosphate starvation induction of acid phosphatase in *Ulva lactuca* L. (Ulcales, Chlorophyta)[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2000, 41:19-25.
- [33] 刘永梅, 刘永定, 李敦海, 等. 氮磷对水华束丝藻生长及生理特性的影响[J]. 水生生物学报, 2007, 31(6):774-779.
- [34] 沈宏. 两种水华蓝藻对磷的生理生化响应及竞争的研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2007.
- [35] CHROST R J. Microbial enzymes in aquatic environments[M]. New York: Spring-Verlag New York Inc, 1991: 317-321.
- [36] 周易勇, 付永清. 水体磷酸酶: 来源、特征及其生态学意义[J]. 湖泊科学, 1999, 11(2): 274-282.
- [37] HEMANDEZ I, NIELL F X, WHITTON B A. Phosphatase activity of benthic marine algae: An overview[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2002, 14: 475-487.
- [38] HERNÁNDEZ I, NIELL F X, FERNÁNDEZ J A. Alkaline phosphatase activity of the red alga *Corallina elongata* Ellis et Solander. *Scientia Marina*, 1992, 60:297-306.
- [39] WEICH R G, GRANÉLI E. Extracellular alkaline phosphatase activity in *Ulva lactuca* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1989, 129:33-44.
- [40] 沈宏, 宋立荣, 周培疆, 等. 有机磷农药对滇池微囊藻生长和摄磷效应的影响[J]. 水生生物学报, 2007, 31(6):863-868.
- [41] QUIGG A, FINKEL Z V, IRWIN A J, et al. The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton[J]. *Nature*, 2003, 425: 291-294.
- [42] 钱善勤, 孔繁翔, 张民, 等. 铜绿微囊藻和蛋白核小球藻对不同形态有机磷的利用及其生长[J]. 湖泊科学, 2010, 2(3): 411-415.
- [43] NEWMAN S, MCCOMICK P V, BACKUS J G. Phosphatase activity as an early warning indication of wetland eutrophication: problems and prospects[J]. *Journal of applied phycology*, 2003, 15:45-59.
- [44] HOPPE H G. Phosphatase activity in the sea[J]. *Hydrobiologia*, 2003, 512: 215-229.
- [45] SPIJKERMAN E, COESEL P F M. Alkaline phosphatase activity in two planktonic desmid species and possible role of an extracellular envelope[J]. *Freshwater Biology*, 1998, 39:503-513.
- [46] HLAILI A S, CHIKHAOUI M A, GRAMI B E I, et al. Effects of N and P supply on phytoplankton in Bizerte Lagoon (western Mediterranean) [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 333: 79-96.
- [47] BERTRAND C, FAYOLLE S, FRANQUET E, et al. Responses of the planktonic diatom *Asterionella formosa* Hassall to abiotic environmental factors in a reservoir complex (south-eastern France) [J]. *Hydrobiologia*, 2003, 501: 45-58.
- [48] Fujimoto N, Sudo R. Nutrient- Limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N : P supply ratios and temperatures. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42: 250-256.
- [49] NALEWAJKO C, MURPHY T P. Effects of temperature, and availa-

- bility of nitrogen and phosphorus on the abundance of *Anabaena* and *Microcystis* in Lake Biwa Japan: An experimental approach[J]. *Limnology*, 2001, 2: 45-48.
- [50] VAHTERA E, LAANEMETS J, PAVELSON J, et al. Effect of upwelling on the pelagic environment and bloom-forming cyanobacteria in the western Gulf of Finland, Baltic Sea[J]. *Journal of Marine Systems*, 2005, 58:67-82.
- [51] 李柯,关保华,刘正文. 蓝藻碎屑分解速率及氮磷释放形态的实验分析[J]. *湖泊科学*, 2011, 23(6): 919-925.
- [52] 孙小静,秦伯强,朱广伟. 蓝藻死亡分解过程中胶体态磷、氮、有机碳的释放[J]. *中国环境科学*, 2007, 27(3): 341-345.
- [53] VÖRÖS L, BALOGH K V, KONCZ E, et al. Phytoplankton and bacterioplankton production in a reed-covered water body[J]. *Aquatic Botany*, 2003, 77: 99-110.
- [54] HE X B, REN L L, LIN Y H, et al. Dynamics of water-extractable phosphorus during the degradation of *Microcystis aeruginosa* by four bacteria species[J]. *Ecological Engineering*, 2009, 35: 570-575.
- [55] 周纯,宋春雷,曹秀云,等. 太湖不同解有机磷菌株胞外碱性磷酸酶活性对蓝藻碎屑的响应[J]. *水生生物学报*, 2012, 36(1): 119-125.
- [56] 陈伟民,蔡后建. 微生物对太湖微囊藻的好氧降解研究[J]. *湖泊科学*, 1996, 8(3): 248-252.
- [57] 孙小静,秦伯强,朱广伟,等. 风浪对太湖水体中胶体态营养盐和浮游植物的影响[J]. *环境科学*, 2007, 28(3): 506-511.
- [58] 张胜花,葛芳杰,王红强,等. 不同氮磷营养条件下铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*)对正磷酸盐的蓄积效果[J]. *长江流域资源与环境*, 2008, 17(6): 909-913.

Phosphorus cycle of algae during its growth and death process: phosphorus uptake and release

ZHANG Shenghua*, CHANG Junjun, SUN Peishi

Research Institute of Engineering and Technology, Yunnan University, Kunming 650091, China

Abstract: Eutrophication, with a response of algal bloom in the water ecosystem, has been becoming a severe environmental problem encountered by most of the freshwater bodies in China. The theme on lake eutrophication and algal bloom caused by excessive nitrogen and phosphorus is always a hot topic in the field of lake eutrophication research. Phosphorous, one of the main limiting factors for the eutrophication in most of lakes, is regarded as one of the key points required attention when doing research on lake eutrophication. The algal growth and metabolism can be influenced by phosphorous concentration, source, form and their proportion, and phosphorous plays a crucial role on the species composition of phytoplankton, especially relative abundance of cyanobacteria. Absorption for phosphorus at algal explosive growth and subsequently mineralization and release of phosphorus in the alga after their death was significant components for phosphorous recycling in the eutrophic lakes, which plays a crucial role in phosphorous biogeochemical cycle. Thus, in the paper, the research advances on the phosphorous absorption and metabolism in algae, and mineralization and release of phosphorous after their death were summarized. The algal absorption for phosphorus, physiological mechanism of algae responded to phosphorous limitation, alkaline phosphatase in algae, and influence of phosphorous absorption capacity on the competitions between algae, and mineralization and release of phosphorus in algae was primarily focused. Finally, shortages of presented researches on the metabolism and mineralization of phosphorus in alga was assessed, and storage sites for phosphorus, degradation pathway and utilization pattern of organophosphorus, mechanisms of organophosphorus mineralization and phosphorus release in algae as well as their contributions to secondary algal bloom were prospected on the basis of the analysis of presented researches. It was hoped that scientific basis on probing phosphorous competitive mechanism between algae further and treatment of lake eutrophication can be provided.

Key words: bloom-forming cyanobacteria; phosphorous metabolism; alkaline phosphatase; phosphorous mineralization