陶首仲,张顾篷,张陵蕾,等.大气 CO_2 浓度升高对水库水华优势绿藻生长及光合作用的影响 [J]. 中国环境科学, 2026,46(2):898-909.
Tao S Z, Zhang G P, Zhang L L, et al. Effects of elevated atmospheric CO_2 concentration on the growth and photosynthesis of dominant green algae in reservoir algal blooms [J]. China Environmental Science, 2026,46(2):898-909.

大气 CO_2 浓度升高对水库水华优势绿藻生长及光合作用的影响

陶首仲[1],张顾篷[2],张陵蕾[1],李 嘉[1],赵 阳[3],王宏伟[3],陈 旻[1*] (1.四川大学,山区河流保护与治理全国重点实验室,四川 成都 610065；2.中国长江三峡集团有限公司,湖北 武汉 430010；3.四川省紫坪铺开发有限责任公司,四川 成都 610091)

摘要：本文以常见的水库水华优势绿藻—小球藻(*Chlorella vulgaris*)为研究对象,通过自制 CO_2 浓度恒定装置,模拟 400μmol/mol(现状)、800μmol/mol(预测 2100 年)和 2000μmol/mol(极端)3 种 CO_2 浓度条件,于恒温光照培养箱中开展了为期 35d 的室内实验,探究 CO_2 浓度升高对藻类生长、光合活性及固碳能力的动态响应.结果表明:实验短期(24d 内)培养下高 CO_2 浓度(800,2000μmol/mol)会显著刺激藻密度增长(最高达 972.8×10^6cell/L),但长期(35d)培养下高 CO_2 浓度会抑制小球藻的增殖,缩短其生命周期;光合活性参数(F_v/F_m、rETR)对 CO_2 浓度变化不敏感,但大气 CO_2 浓度升高会抑制小球藻的生长从而间接导致其光合效率降低;增殖阶段(24d 内)藻群整体固碳量随 CO_2 浓度升高而增加(极端条件下达 35.919mgC),但个体细胞固碳效率下降;长期(35d)高 CO_2 浓度条件下,固碳量呈现负值,藻群由"碳汇"转变为"碳源",反而会加剧 CO_2 的释放.研究揭示了 CO_2 浓度升高对绿藻短期促进增殖、长期抑制生长的双阶段效应,并阐明其对水库碳循环的潜在影响.

关键词：水库；绿藻；大气 CO_2 浓度；生长响应；光合作用
中图分类号：X524 **文献标识码**：A **文章编号**：1000-6923(2026)02-0898-12

Effects of elevated atmospheric CO_2 concentration on the growth and photosynthesis of dominant green algae in reservoir algal blooms.

TAO Shou-zhong[1], ZHANG Gu-peng[2], ZHANG Ling-lei[1], LI Jia[1], ZHAO Yang[3], WANG Hong-wei[3], CHEN Min[1*] (1.State Key Laboratory of Hydraulics and Mountain River Engineering, Sichuan University, Chengdu 610065, China；2.China Three Gorges Corporation, Wuhan 430010, China；3.Sichuan Zipingpu Development Co., Ltd, Chengdu 610091, China). *China Environmental Science*, 2026,46(2)：898~909

Abstract：This paper focuses on the common dominant green alga in reservoirs algal blooms, *Chlorella vulgaris*, as the research subject. Using a homemade CO_2 concentration stabilizing device, we simulated three CO_2 concentration conditions: 400 μmol/mol (current status), 800μmol/mol (predicted for 2100), and 2000μmol/mol (extreme). A 35-day indoor experiment was conducted in a constant temperature light incubator to systematically investigate the dynamic responses of algal growth, photosynthetic activity, and carbon fixation capacity to elevated CO_2 concentrations. The results indicated that: In the short-term cultivation (within 24d), high CO_2 concentrations (800 and 2000μmol/mol) significantly stimulated algal density growth, reaching up to 972.8×10^6cells/L. However, in the long-term cultivation (35d), high CO_2 concentrations inhibited the proliferation of *Chlorella vulgaris* and shortened its lifespan. The photosynthetic activity parameters (F_v/F_m, rETR) were not sensitive to changes in CO_2 concentration. However, elevated atmospheric CO_2 levels inhibited the growth of *Chlorella vulgaris*, indirectly leading to a reduction in its photosynthetic efficiency. During the proliferation phase (within 24d), the overall carbon fixation of the algal population increased with rising CO_2 concentrations, reaching up to 35.919mg C under extreme conditions. However, the carbon fixation efficiency per cell decreased. In the long term (35d) under high CO_2 concentrations, the carbon fixation turned negative, transforming the algal population from a "carbon sink" to a "carbon source," thereby exacerbating CO_2 release. The study revealed the dual-phase effects of elevated CO_2 concentrations on green algae, with short-term promotion of proliferation and long-term inhibition of growth.

Key words：reservoir；chlorella sp；atmospheric CO_2 concentration；growth response；photosynthesis

水库作为内陆最为普遍的水体类型,在调蓄洪水和保障生活用水方面发挥着关键作用[1-3].在全球气候变暖背景下,当前大气 CO_2 浓度持续上升,若依现有趋势,至 2100 年 CO_2 浓度将从 2022 年的 420μmol/mol 升至 800~950μmol/mol[4-5].大气 CO_2 浓度持续升高会对水生生态系统造成系统性影响,可能会导致水体弱酸化,进而对淡水生物群造成伤害,影响物种群落组成,特别是无脊椎动物和鱼类[6],同

收稿日期：2025-07-02
基金项目：国家重点研发计划项目(2022YFC3202402,2022YFC3202403);四川省紫坪铺开发有限责任公司科技项目(CZC-(2024)035,ZPPC2024(研)-01)
* 责任作者, 副研究员, mchen@scu.edu.cn

时,可能会加剧浮游植物的过度生长,特别是在具有高营养负荷的低至中度碱性水体中[7-8].藻类是水库系统主要的初级生产力[9-10],可贡献将近50%的初级生产力[11].同时也是水库生态健康状态的重要指针,水库投运蓄水后藻类会迅速繁殖并持续增多[12],常表现为“无水华→偶发水华→周期性频发水华”的变化[13-15].随着大气 CO_2 浓度增加,藻类生长变化可能影响水生态系统,从而导致更多生态问题.

国内外学者在CO_2浓度升高对藻类生长影响方面已取得一定研究进展.研究表明[16-17],CO_2 浓度升高可通过改变水体碳酸平衡显著影响藻类生长过程.大气中 CO_2 浓度升高会增加水中 CO_2 的分压,从而刺激藻类生长,但不同藻类的生理响应存在差异[18].例如,升高的 CO_2 浓度会显著促进海藻的相对生长率和营养吸收百分比,但会抑制光合作用[19];CO_2 水平的增加会影响硅藻的生长速率,该影响因物种而异[20];有害甲藻对高温和高 CO_2 的长期适应可能产生与短期暴露截然不同的生理反应[21].然而,现有研究存在明显的生态类群偏向性,多聚焦于海洋浮游植物(如硅藻、甲藻)对大气 CO_2 浓度升高的响应[22],而对淡水生态系统特别是水库水华优势藻类响应大气 CO_2 浓度升高机制研究相对不足.此外,部分研究发现在高浓度CO_2的环境下绿藻可能占据更多的种群竞争优势[23-24],这可能与藻类的光合作用机制与固碳能力相关.高 CO_2 浓度会促进藻类的生长和光合能力[25],CO_2 浓度急剧增加下藻类可以通过调控CO_2浓缩机制基因保持种族竞争优势并维持水华的形成[26].然而水库水华生态系统中优势藻种对大气 CO_2 持续升高的适应策略仍不明确[27-28].因此,系统研究水库水华优势藻种对大气 CO_2 浓度升高的响应机制,特别是在生长动态、光合调节和碳固定效率等方面的响应规律还亟待进一步探明.

我国水库大部分处于中营养至轻度富营养状态[29-30],较易爆发绿藻水华事件[31],其中小球藻是较为常见的优势藻种之一,在李家河水库[32]、金盆水库[33]、东湖水库[34]、三峡水库[35]等区域均有报道.本文以小球藻为实验对象,大气 CO_2 浓度升高为背景,设计制作了可恒定控制气体 CO_2 浓度的藻类培养装置,模拟了不同大气 CO_2 浓度情景,于恒温光照培养箱中进行了为期 35d 的室内实验,旨在揭示大气 CO_2 浓度升高对淡水水库水华中优势绿藻(小球藻)生长及衰亡过程、光合作用响应及固碳效果的影响.

1　材料与方法

1.1　实验材料与条件

选用购自中国科学院武汉水生生物研究所淡水藻种库小球藻藻种(编号 FACHB-5)及其培养基(BG-11),其成分见表 1,将其充分混合后置于光照强度为 2000Lux 的光照培养箱中培养两周,光照方式设置为昼夜交替各 12h,温度为(25±1)℃,每天定时摇瓶 2 次.进入对数生长期后,将藻液在 4℃下离心并弃掉上清液,以获得实验接种藻.

表 1　BG-11 培养基

Table 1　BG-11 medium

组分	用量(mL/L)	母液浓度
硝酸钠($NaNO_3$)	10	15g/100mL dH_2O
磷酸氢二钾(K_2HPO_4)	10	2g/500mL dH_2O
硫酸镁($MgSO_4.7H_2O$)	10	3.75g/500mL dH_2O
二水氯化钙($CaCl_2.2H_2O$)	10	1.8g/500mL dH_2O
柠檬酸($C_6H_8O_7.H_2O$)	10	0.3g/500mL dH_2O
柠檬酸铁铵($Fe(NH_4)_3(C_6H_5O_7)_2$	10	0.3g/500mL dH_2O
乙二胺四乙酸二钠($EDTANa_2$)	10	0.05g/500mL dH_2O
碳酸钠(Na_2CO_3)	11	1.0g/500mL dH_2O
A5 液	1	见表注

注: H_3BO_3,$MnCl_2.4H_2O$,$ZnSO_4.7H_2O$,$Na_2MoO_4.2H_2O$,$CuSO_4.5H_2O$, $Co(NO_3)_2.6H_2O$分别为(g/L):2.86,1.86,0.22,0.39,0.08,0.05.

实验采用的BG11 培养基中,氮元素质量浓度约为 247mg/L,磷元素质量浓度约为 7.13mg/L.氮一般占小球藻细胞干重的 6%~10%[36],由此计算培养基中的氮最少可支持约 1.85×10^{11}cells/L 的藻细胞浓度[37].杨坤等[38]研究发现小球藻细胞的生长主要取决于细胞内磷含量,当水体中磷质量浓度增大到 2.48mg/L 时,水体中外源性磷已不是小球藻体生长的限制因素.因此,培养基中已提供充分的营养元素,不会成为实验过程中藻类生长的限制条件.

考虑到实验过程中养藻桶内CO_2浓度受藻类影响可能存在波动,设计一种用于在藻类培养过程中维持 CO_2 浓度恒定的装置,如图 1(a)所示.该装置由气瓶、减压阀、通气软管、流量计、空气过滤装置及养藻筒等组成,其中养藻筒上设有进气孔、通气孔与进料孔.养藻筒选用透明有机玻璃加工而成,以降低光照衰减对实验的影响.

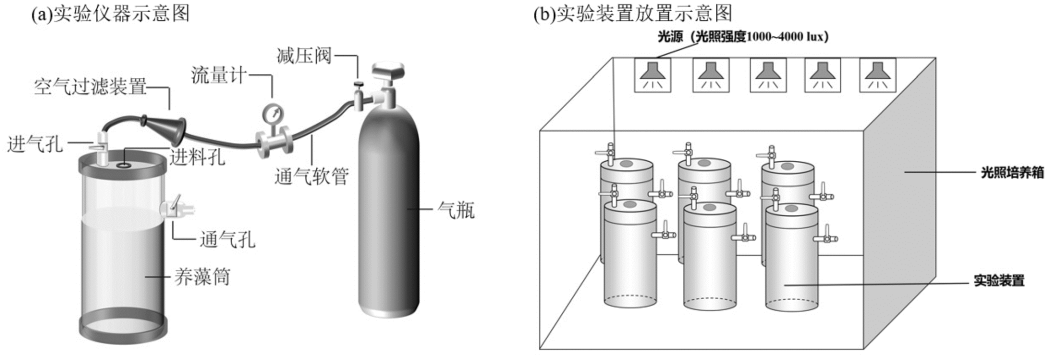


图 1 实验仪器及室内实验装置放置示意

Fig.1 Schematic Diagram of Laboratory Equipment and Indoor Experimental Apparatus Placement

1.2 实验工况设置

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)对未来大气 CO_2 浓度进行了预测[4],100a 后大气 CO_2 浓度会从现在的 400μmol/mol 升高至 800μmol/mol,马莎等[39]在研究不同藻类对 CO_2 浓度升高的响应时采用 1600μmol/mol 作为高浓度工况.考虑当前大气 CO_2 浓度发展趋势与减排努力,本研究共设置了 3 个 CO_2 浓度工况,工况 1 为 400μmol/mol,工况 2 为 800μmol/mol,工况 3 为 2000μmol/mol.所选 3 个浓度工况覆盖了大气 CO_2 浓度从当前到未来可能的变化范围,分别模拟现状条件、百年后预测条件与极端预测条件下小球藻对大气 CO_2 浓度升高时的响应情况,每个工况下平行设置两组样品以消除藻类生长所带来的误差,室内实验装置放置如图 1(b)所示.所有实验操作均在无菌条件下的超净工作台上完成.不同工况的样品培养温度均保持在 20℃,湿度为 80%,光照强度为 2000Lux,光照周期为 12L:12D,初始 pH 值为 8.5.考虑到小球藻的生命周期通常为 10~12d,因此设定本实验周期时长为 35d,以覆盖小球藻 3 次完整的生命周期,实验控制条件如表 2 所示.

表 2 实验控制条件

Table 2 Experimental control conditions

环境条件	设置情况
温度(℃)	20
湿度(%)	80
光强(lx)	2000
初始 pH 值	8.5
光照时间	12h 暗/12h 亮
初始 BG11 培养基体积(mL)	2500
实验周期(d)	35

实验开始时,通过进料孔向养藻筒内加入培养完成的藻样,之后将养藻筒置入光照培养箱中,利用通气管将养藻筒与气瓶相连,通过流量计将气瓶内恒定浓度的 CO_2 气体持续通入养藻筒中.实验开始后,每天同一时间摇匀养藻筒后进行取样测试,经核算,取样后引起的水量减少将不会产生显著影响.

1.3 指标的测定与分析

测定藻密度、叶绿素 a(Chl.a)以表示藻类生长的响应,测定光系统 II 的最大光化学效率(F_v/F_m)、相对电子传递速率(rETR)指标追踪光合活性的变化,并且测定了总碳浓度(TC)、总无机碳浓度(TIC)、总有机碳浓度(TOC)用以计算固碳能力的变化.此外,实验过程中还同步测定了各实验组的基本水质指标,包括水温、pH 值、溶解氧(DO)及电导率,以支撑讨论藻类对 CO_2 浓度的响应规律.所有指标每天取样并测定,取样后不补充培养基及藻液.

1.3.1 藻相关指标的测定 从每组样品中取 0.1mL 溶液到浮游植物计数框中,之后利用 10×40 倍光学显微镜多次计数,取平均值作为实验结果,之后按公式[40](1)换算藻细胞密度:

$$N = \frac{A}{A_a} \cdot \frac{V_c}{V_b} \cdot \frac{n}{V} \tag{1}$$

式中:N 为每升水中小球藻的细胞数量,10^6cells/L;A 为计数框面积,400mm^2;A_a 为计数面积,mm^2;V_c 为水样浓缩后的体积,10mL;V_b 为计数框体积,取 0.1mL;V 为水样浓缩前的体积,取 1L;n 为计数所得小球藻的细胞数目,cell.

在常温常压下,藻细胞中的叶绿素荧光主要来自 PS II 的 Chl.a 由于 PS II 处于光合作用过程的最上层,因此大部分光合作用的变化都会对 PS II 产生

反馈,最终导致 Chl.a 荧光的变化.因此,叶绿素荧光可以表征绝大部分光合过程的变化.Chl.a 采用丙酮提取法进行测定:首先取 10mL 藻液,过滤后加入 90%丙酮萃取液,避光环境萃取 24h 后离心,之后分别于 630,645,665 和 750nm4 个波长下测定上清液的吸光度.计算公式[41](2)如下:

$$\text{Chl.a}=\frac{[1.10\times(A_{630}-A_{750})-2.16\times(A_{645}-A_{750})+11.64\times(A_{663}-A_{750})]\cdot V_a}{V\cdot\delta} \quad (2)$$

式中:Chl.a 为每升水中叶绿素 a 浓度,mg/m^3;A_{630}、A_{645}、A_{663}、A_{750} 分别为波长为 630,645,663,750nm 下的吸光度;V为藻液体积,mL;V_a为提取定容后的体积,mL;δ 为比色皿光程,cm.

F_v/F_m 反映了 PS II 在最佳状态下能够将光能有效转化为化学能的能力,广泛应用于评估光合作用的效率和光能利用能力[42].光系统 II 的最大光化学效率(F_v/F_m)和相对电子传递速率(rETR)均使用浮游植物分类荧光仪(PHYTO-PAM-II,WALZ,德国)测定.测量光合活性参数之前需要让小球藻充分进行暗反应[43],经过反复测试,本实验将 4min 作为实验中小球藻的最佳暗反应适应时间.

1.3.2　水质指标的测定　水温采用水银温度计,pH 值采用便携式 pH 值测定仪测定,溶解氧(DO)采用 AMI 溶解氧分析仪测定,电导率(TDS)使用多参数水质分析仪(上海雷磁仪器有限公司,中国)进行测定.

1.3.3　碳浓度指标的测定　总碳(TC)、总无机碳(TIC)、总有机碳(TOC)的浓度利用 TOC 总有机碳分析仪(TOC-L,岛津,日本)进行测定.

1.3.4　统计分析　每个样品均检测两次后将结果取平均值,进行数据分析前,对所有藻类生物量数据进行 $\log_{10}^{(x+1)}$预处理转换,以降低后续分析结果的异方差.之后利用 SPSS26 对实验数据进行单因素方差分析,利用 origin 对实验数据进行主成分分析和相关性分析,统计学显著性设定为 $P<0.05$.

1.3.5　小球藻固碳能力的量化　微藻不仅可以进行光合作用,并且能将 CO_2 高效地转化为高价值生物质[44-45].由 Behrenfeld 等[46]于 1996 年提出的深度整合模型计算公式(3)如下:

$$\text{NPP}=P^B\cdot\text{PAR}\cdot T\cdot\text{Chl.a} \quad (3)$$

式中:NPP 为初级生产力产量,mgC/(m^2·d);P^B 为单位叶绿素 a 的生产力,包含能量转化效率信息,mgC/(mgChl.a·s);PAR 为 PS Ⅱ的对应梯度的光强大小,μmol/(m^2·s);T 为光照时长,d;Chl.a-叶绿素 a 浓度,mg/m^3.

小球藻固碳响应参考公式(3)进行换算,考虑到藻类既存在光合作用,也存在呼吸作用,故 P^B 可换算为碳浓度净增量与叶绿素 a 净增量的比值,再除以 F_v/F_m,rETR 反映了藻细胞中受光合速率影响的电子传递速率,故公式中的 PAR 换为 rETR 具有固碳的科学性,直接反映了藻种细胞内的固碳过程电子传递效率,T 则为室内实验时每天的日照时长(12h).

将本研究中的藻种培养水体面积与(上式)相乘,计算得出本次室内实验的藻类固碳总量(mgC).为了成果更具有可对比性,固碳总量与实验养藻桶内 Chl.a 的比值可确定为单位 Chl.a 在单位时间的固碳速率(mgC/(mgChl.a·d)).

2　结果与分析

2.1　不同 CO_2 浓度下水体水质的变化

如图 2(a)所示,3 个工况下水质均呈弱碱性,pH 值变化趋势均为先降低再升高,从整体来看均呈现逐渐升高趋势.在实验 1~3d 内,pH 值有小幅度下降,随着实验的进行,藻类光合作用对水中 CO_2 大量吸收,从而导致水体 pH 值逐渐升高.如图 2(b)所示,3 个工况下的水温变化基本趋势一致,均在 20℃左右波动,波动范围不超过 2℃.DO 是指溶解在水中的游离态氧,它除了与温度相关,也与产氧生物量(如藻类)关系密切.如图 2(c)所示,在实验前 9d,3 个工况下的 DO 饱和度均大致呈下降趋势,并在第 9d 后呈波动上升趋势.工况 3 中水体 DO 饱和度均值最高,为 51.7%,工况 2 中水体 DO 饱和度均值最低,为 49.24%,所有工况下的水体 DO 饱和度均在 38%以上.如图 2(d)所示,3 个工况的电导率变化趋势较一致并且都比较平稳,变差分别为 0.022,0.021,0.032S/m,这反映出在 3 种 CO_2 浓度下培养小球藻,养藻筒内水体电导率变化差异微小.

2.2　不同 CO_2 浓度下小球藻密度与叶绿素含量的变化

如图 3 所示,实验开始时,3 种工况下的藻细胞密度均为 9.4×10^6cell/L.3 种工况下的小球藻密度在前 24d 均保持持续增长,生长速率表现为工况 3>工况

2>工况 1.在第 24d 后,工况 1 下的藻细胞密度继续持续增长,在实验结束时达到最大值(984.3×10^{6}cell/L),而工况 2 与工况 3 下的藻细胞密度在第 24d 达到最大值(830.5×10^{6}cell/L、972.8×10^{6}cell/L),之后细胞密度开始下降,并有小球藻细胞进入死亡代谢状态.Chl.a 作为藻细胞重要的光合色素,其浓度变化情况在一定程度上可以反应小球藻光合作用的强弱与藻细胞的生长状况之间的关系.各组 Chl.a 的初始浓度为 30.10mg/m^3,工况 1 中小球藻 Chl.a 浓度在最后 1d 达到最大值(980.30mg/m^3),工况 2 与工况 3 中小球藻 Chl.a 浓度均在第 24d 达到最大值(741.50mg/m^3、990.20mg/m^3).

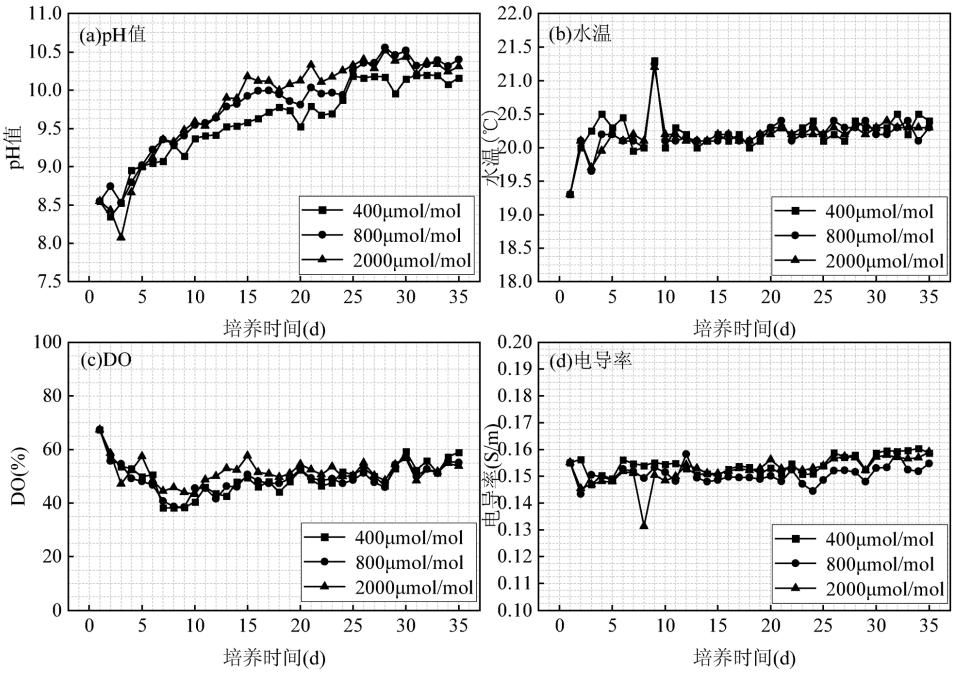


图 2 不同 CO_2 浓度下 pH 值、水温、DO、电导率随时间的变化

Fig.2 Variation of pH, water temperature, DO, and conductivity with time at different CO_2 concentrations

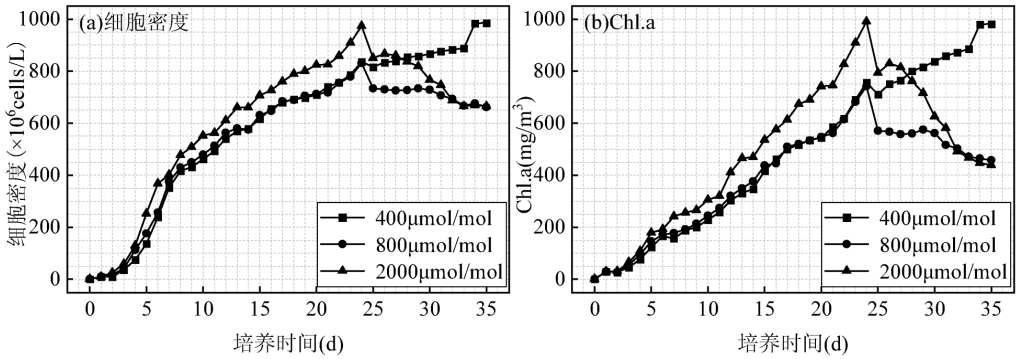


图 3 不同 CO_2 浓度下藻类细胞密度和叶绿素 a(Chl.a)的时间变化

Fig.3 Temporal changes in algal cell density and chlorophyll a (Chl.a) at different CO_2 concentrations

2.3 不同 CO_2 浓度下小球藻光合活性的变化

经暗适应处理后,如图 4(a)所示,实验开始的前 4d 内 3 种工况下小球藻的光合效率均迅速升高,其光合速率效率均在第 4d 达到最大值(工况 1 为 0.645,工况 2 为 0.640,工况 3 为 0.640),从实验第 5d 开始,3 种工况下的小球藻的光合效率出现相对稳定且幅度较小的波动,而在第 24d,工况 2 和工况 3 下的小球藻光合效率出现大幅下降,降幅超过 25%,并在第 25d 回到相对稳定状态.如图 4(b)所示,3 种工况下的 rETR 也在第 4d 达到最大值,并且与 F_v/F_m 变化规律相似.

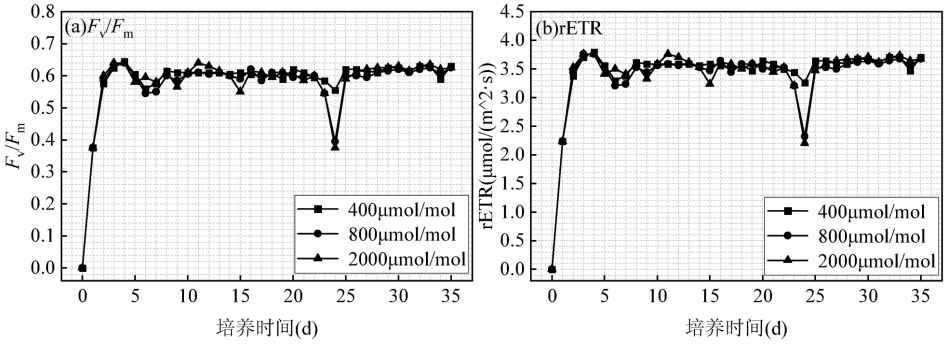


图 4　不同 CO_2 浓度下 F_v/F_m 和相对电子传递速率 rETR 的时间变化

Fig.4　Temporal variation of F_v/F_m and relative electron transfer rate rETR at different CO_2 concentrations

2.4　不同 CO_2 浓度对水体碳浓度的变化

以 21d 为节点,如图 5(a)所示工况 1 下的总碳浓度(TC)持续升高,并在最后 1d 达到最高值(38.27mg/L),工况 2 和工况 3 下的总碳浓度(TC)均呈逐渐升高趋势,分别在第 26d 和 29d 达到最高值(21.97 和 27.13mg/L),随后分别在 19.03 和 22.43mg/L 附近波动.如图 5(b)所示,3 个工况下的总无机碳浓度(TIC)前期变化趋势类似,为缓慢波动增长,在实验第 21d 后工况 3 下的总无机碳浓度(TIC)呈快速增长趋势,而工况 1 和工况 2 下变化趋于稳定,这表明工况 3 下小球藻吸收转化无机碳效率更高.结合图 5(c)和图 6,3 个工况下的总有机碳浓度(TOC)在实验前 21d 均呈快速升高,在第 21d 后工况 2 下总有机碳浓度(TOC)趋于稳定,工况 3 下总有机碳浓度(TOC)开始下降,而工况 1 下总有机碳浓度(TOC)继续增长并在实验最后 1d 达到最高值 33.87mg/L,工况 2 和工况 3 下的总有机碳浓度(TOC)都在第 21d 达到最高值(17.76 和 23.10mg/L).

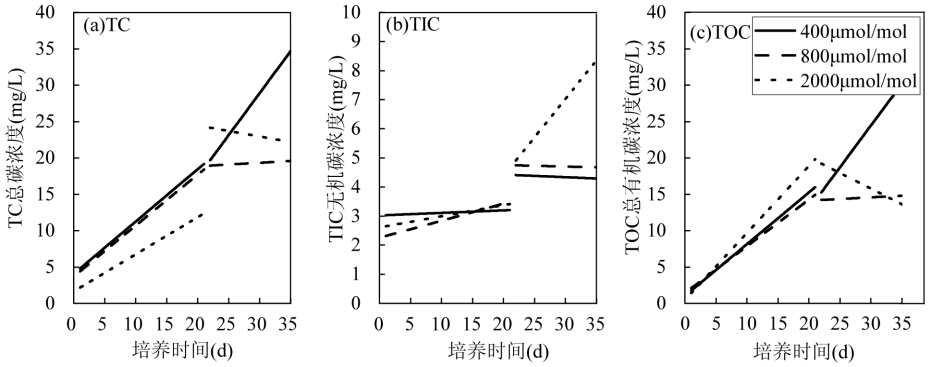


图 5　不同 CO_2 浓度下碳浓度随时间变化趋势

Fig.5　Trends of carbon concentration with time at different CO_2 concentrations

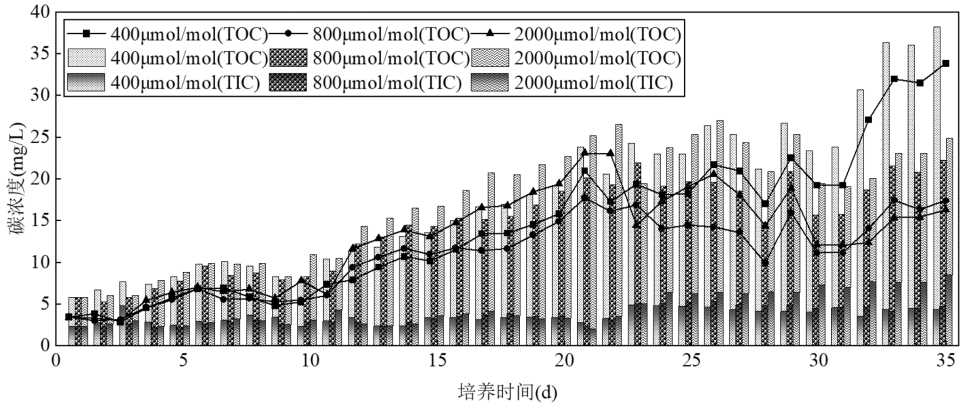


图 6　不同 CO_2 浓度下碳浓度随时间变化

Fig.6　Plot of carbon concentration versus time at different CO_2 concentrations

3 讨论

3.1 CO_2浓度对小球藻生长的影响

对与小球藻生长有关的 11 个参数进行了 PCA 分析(图 7)和相关性分析(图 8).如图 7 所示,PCA 分析结果显示了两个主要成分:生物特性参数和光合功能参数,它们占变异性的 68.6%.第一个分量(PC1)主要受生物特性参数的影响,第二个分量(PC2)主要由光合功能参数组成.在生物特征轴(PC1)上,最显著的特征是藻密度、Chl.a、pH 值、TC、TOC 和 TIC 值,在光合功能轴(PC2)上,最显著的特征是 rETR、F_v/F_m 和 DO 值.由图 8 可知,Chl.a 与小球藻生物量密切相关(P<0.05),在许多研究中,Chl.a 与藻密度呈正相关,通常用来代理藻类的生物量[47-49].结合图 3(a)、图 5 和图 6,在实验的前 8d 内小球藻处于对数生长期,TIC 在此期间小幅上升表明实验环境中的碳源充足,而 TOC 的快速上升表明小球藻正在高效地固碳并合成生物质以维持藻细胞增殖.pH 值会影响藻液对 CO_2 的吸收(P<0.05),当 pH 值处于 7~10 之间时,CO_2 以 HCO_3^-形式存在,pH>10 时主要是 CO_3^{2-}[16].在碱性条件下,CO_2 会和 OH^-结合生成 HCO_3^-,利于 CO_2 的吸收[17].结合图 2(a)和图 3(a)来看,3 个工况下藻液 pH 值在第 24d 分别达到了 9.87、9.94、10.25(工况 1~工况 3),此时藻液中的 HCO_3^-含量减少,不利于藻类固碳,影响小球藻的生长,且工况 2 和工况 3 中的部分藻出现死亡损伤,从而导致藻密度在第 24d 下降,养藻筒中水体呈浅黄色,这一实验现象可与李娜等[50]的研究结论相互印证.在高浓度 CO_2 的条件下,CO_2 可以通过细胞内外的浓度差以自由扩散的方式进入微藻细胞.与低浓度 CO_2 相比,高浓度 CO_2 下,CO_2 分子的运输效率更高,同时减少了所需的能量投入,有利于生物质的积累[51],导致前 24d 的藻细胞浓度是工况 3>工况 2>工况 1.整体来看,小球藻 Chl.a 的浓度变化规律与藻细胞密度高度相似,这与蹇陈等[47]的研究结论相似.

总的来看,随着 CO_2 浓度的升高将短期刺激小球藻进行增殖,当历经约两轮生命周期(约 24d)后,更高的CO_2浓度对小球藻的增殖产生更强的抑制效应,出现了长效抑制的影响.综合分析,推断可能是更高的 CO_2 浓度刺激了小球藻得以更快速的进行增殖,但却也破坏了小球藻的自然增殖规律,导致呈现“短期刺激增殖,长效抑制”效应.实验中出现的这种双阶段效应在天然水体中可能导致藻类群落结构和功能的变化.

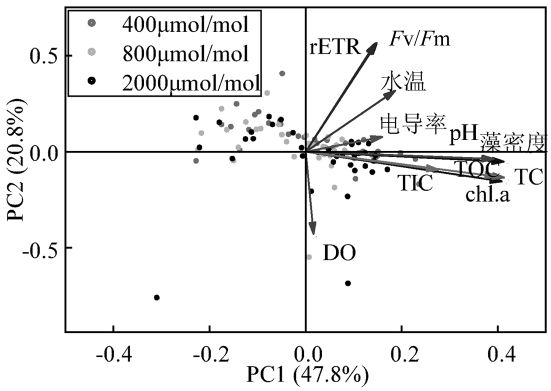
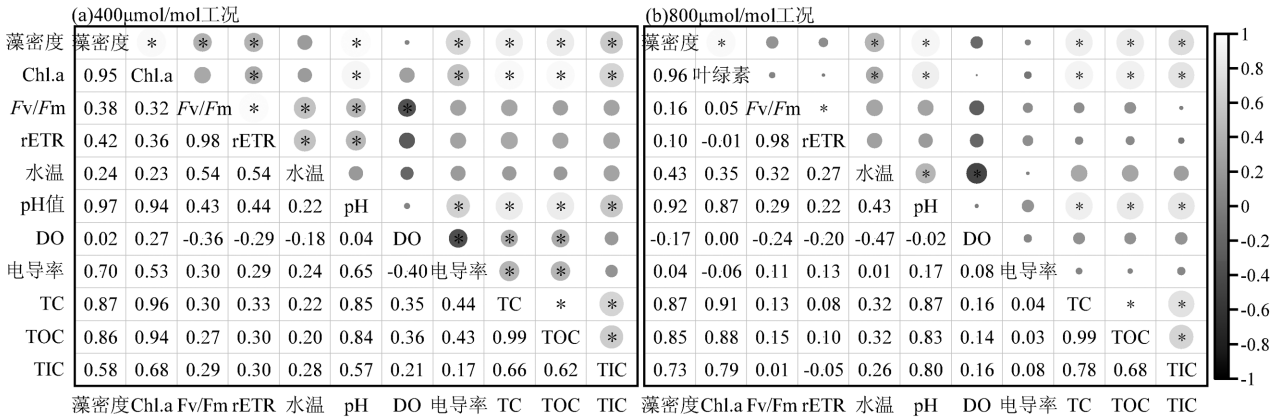


图 7 小球藻生长参数主成分分析结果

Fig.7 Results of principal component analysis of growth parameters of Chlorella vulgaris



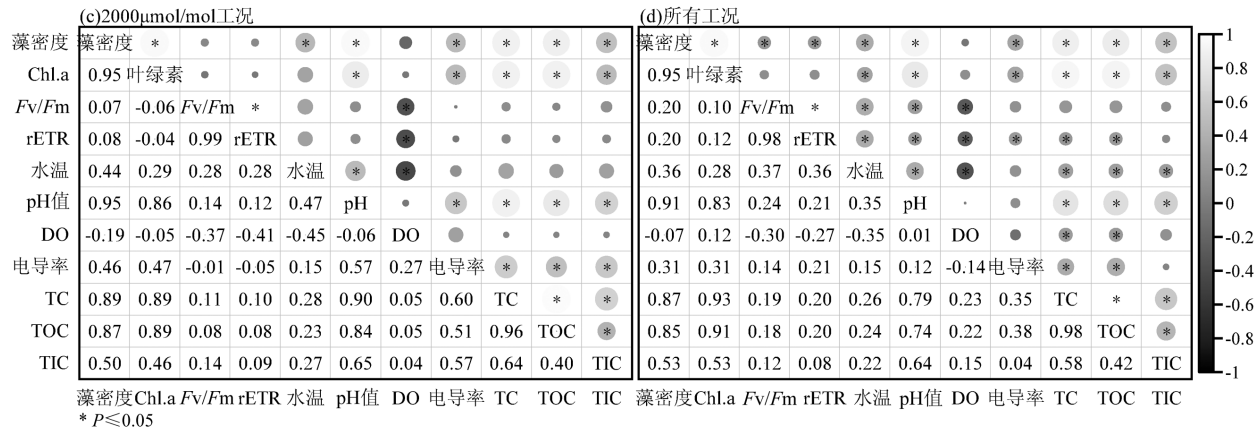


图 8　不同指标间相关性分析

Fig.8　Results of correlation analysis between different indicators

3.2　CO_2 浓度对小球藻光合活性的影响

通过 PCA 分析可知,rETR、F_v/F_m 和 DO 之间紧密相关,可以一定程度上反映小球藻的光合性能.结合图 2(c)和图 3(a)可知,3 种工况下的 DO 值在前 8d 内快速下降,且小球藻在前 8d 内呈对数生长态势,这是由于小球藻在生长前期要大量吸收溶解氧进行呼吸作用维持繁殖.结合图 2(a)可知,在实验前 3d,3 种工况下的 pH 值都有小幅度下降,由于小球藻在前期的大量繁殖导致 DO 不足,要维持对数生长必须大量吸收藻液中的 HCO_3^- 进行光合作用,从而导致 3 种工况下的 F_v/F_m 在前 4d 都呈升高态势.Tay 等[52]在对热带海洋微藻研究中也有类似的结果,其 F_v/F_m 与 rETR 均在培养的第 4d 达到最大值,并且两者变化规律相似.在实验第 5d 后 F_v/F_m 几乎稳定在 0.6 左右,Cecchin 等[51]在研究 CO_2 浓度对小球藻光合作用的影响时发现,CO_2 浓度对 PSII 最大量子产量的影响很小,甚至没有影响,且 F_v/F_m 的值稳定在 0.7,此外他们还发现高 CO_2 条件(3%)与空气条件(0.04%)相比,叶绿体/细胞含量没有显著差异.任何导致 PSII 的任何部分失活或损伤的“压力”都会导致藻的光合活性相应降低[53].在实验的第 24d,由于在中、高 CO_2 浓度下的小球藻的生长受到了抑制,部分藻已经进入死亡代谢期,导致 F_v/F_m 在实验第 24d~25d 变化差值较大.随着小球藻的自我调节能力,F_v/F_m 又很快回到稳定状态.由图 8 可知,F_v/F_m 与 rETR 呈显著相关性($P<0.05$),这证明 rETR 与 F_v/F_m 是藻类中关系密切的荧光参数,设置不同的 CO_2 浓度条件并没有使小球藻不同的荧光参数间出现较大的差异.总的来看,大气 CO_2 浓度的升高对小球藻光合活性的影响较小,但大气 CO_2 浓度升高会抑制小球藻的生长从而间接影响其光合活性.

3.3　CO_2 浓度对小球藻固碳效果的影响

微藻相较于陆生生物不仅分布广泛,可在海洋、河湖、盐泽地等复杂环境中生长,并且具有更快的生长速度及固碳效率[54-55],对 CO_2 的生物固定能力是陆生植物的 50 倍,而且每固定 1.83kg CO_2 就可以产出 1kg 微藻生物质[56-57].大气 CO_2 浓度的变化会引起小球藻生长及光合活性的变化,从而影响小球藻的固碳效果.根据前述分析可知,本次室内实验过程中的中、高 CO_2 浓度工况下总有机碳浓度(TOC)均在第 21d 出现了峰值(17.76mg/L 和 23.10mg/L),结合小球藻的生长情况,本次小球藻的固碳响应分析以 24d 为节点,分为两个阶段分析:第 1~24d,第 25~35d,计算结果如图 9 所示.

图 9(a)结果表明,实验过程中不同 CO_2 浓度条件下,小球藻在前 24d 的固碳量表现为工况 3>工况 2>工况 1(28.739,29.730 和 35.919mgC).小球藻的固碳速率却表现为工况 1>工况 2>工况 3(3.58,3.49,2.89mgC/(mgChl.a·d)),其非线性拟合后的公式如下:

$$y=(-6\times10^{-7})x^2+0.001x+3.2926 \qquad (4)$$

式中:y 为单位 Chl.a 在单位时间的固碳速率;x 为气体中的 CO_2 浓度.

当小球藻群体处于增殖阶段时,固碳响应规律表现为随着气体 CO_2 浓度的升高而使得固碳量增加,高浓度 CO_2 有利于微藻培养,因为它能直接扩散到类囊体并富集在 Rubisco 酶周围,简化传输和转化过程,提高固碳效率[17],这在一定程度对于未来可能发生 CO_2 浓度升高情景是有利的.然而,

单位 Chl.a 的单位时间内固碳速率却是下降的,这意味着固碳量增多的原因主要是由于小球藻的快速增殖,而单个的小球藻生长周期内细胞储存的含碳有机物量是减少的.研究表明,当温度、光照和 CO_2 浓度更为适宜时,蓝藻的增殖周期将缩短 10%~30%,藻细胞将合成的有机物更多用于生长并增殖,而储存在体内的有机物则相应减少[58].此类研究成果也从侧面证明了本研究中的小球藻也存在着相关的动态固碳机制,前述的藻密度变化也印证了此过程.

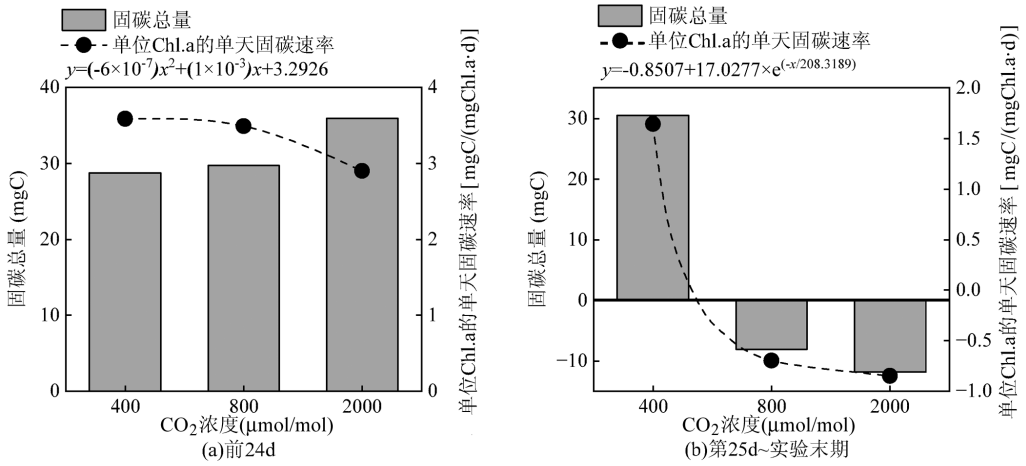


图 9 前 24d 和第 25d 至实验末期小球藻细胞单位水体固碳量及固碳速率

Fig.9 Carbon sequestration per unit of water and rate of carbon sequestration by Chlorella cells during the first 24 days and from the 25th to the end of the experiment

图 9(b)表明,实验过程中不同 CO_2 浓度条件下,小球藻在第 25d 至实验末期小球藻的固碳量表现为工况 1>工况 2>工况 3(30.443,−8.107,−11.835mgC).小球藻的固碳速率表现为工况 1>工况 2>工况 3(1.65、−0.70、−0.85mgC/(mgChl.a·d)),非线性拟合后的公式如下:

$$y = -0.8507 + 17.0277 \times e^{-\frac{x}{208.3189}} \quad (5)$$

式中:y 为单位 Chl.a 在单位时间的固碳速率;x 为气体中的 CO_2 浓度.

上述结果表明,工况 1 的小球藻仍处于快速的增殖阶段,而工况 2 和工况 3 的小球藻则处于衰亡阶段,这与前述发现的“短期刺激增殖,长效抑制”规律相吻合.当气体 CO_2 浓度低(400μmol/mol)时,小球藻的生长及固碳响应仍遵循着自然状态,即增殖的同时也将含碳有机物进行储存,并保持 10~12d 的生命周期进行增殖,故并未出现长效抑制的现象.值得注意的是,工况 2 和工况 3 的小球藻由“碳汇”变为“碳源”,这可能与小球藻碳浓缩机制和衰亡过程有关.碳酸酐酶(CA)是一种含锌的金属酶,已被发现在 CCM 中起着重要作用,并通过催化 CO_2 可逆水合作用成碳酸氢盐和质子来帮助固定大气中的 CO_2[59].Kho 等[60]研究发现在高 CO_2 浓度条件下,小球藻细胞在整个培养期间表现出对碳酸酐酶和铁氧还蛋白氢化酶的持续抑制,这些酶参与碳浓缩机制,同样 Abomohra 等[61]也指出过量的 CO_2 会抑制碳酸酐酶.当气体 CO_2 浓度高(800 和 2000μmol/mol)时,小球藻细胞受到了长期的损伤抑制,故约历经 2 次完整生长周期后,于第 25d 左右的增殖生长减缓,前期生长的藻细胞则发生破裂,释放出有机物,经过分解后重新释放进入水体和气体中,故固碳量为负值,固碳速率也出现了负值.Li 等[23]认为叶绿素从光中吸收的能量如果没有得到有效利用,叶绿素将被激发到三重态(^{3}CHL*)并产生($^1O_2$)或其他活性氧(ROS),这些 ROS 被认为是新陈代谢的压力来源,它们可以氧化生物分子,例如脂质、蛋白质和 DNA,从而改变它们的结构和功能,从而可能损害细胞.有研究对比了不同 CO_2 浓度、pH 值和光照强度下的绿藻门衣藻属生长情况,结果表明尽管所有菌株在高 CO_2 条件下都表现出相似的生长,但藻细胞的 pgrl1+flvB 双突变体该条件下的生长受到损害,观察到的 pgrl1 突变体的生长损伤表明,PCEF 的代偿导致代谢失衡(固碳机制),可能会影响藻细胞长期生长[62-63],该研究揭

示的机制与本文中的现象可以相互印证解释.

综上,随着气体 CO_2 浓度升高,若藻类群落处于增殖阶段,则固碳量将得到增加,但个体细胞的固碳能力表现下降,随着气体 CO_2 浓度升高,若藻类群落处于长效抑制阶段,藻类将由“碳汇”转变为“碳源”,进一步加剧了 CO_2 浓度的释放升高.研究结果表明短期的增殖可能导致藻类群落的快速变化,而长期的抑制效应可能影响水库的碳循环动态.

4　结论

4.1　揭示了不同大气 CO_2 浓度背景下小球藻生长特征的响应规律.大气 CO_2 浓度升高在藻类增殖前期会促进藻生长率的增加,工况 1 下的藻细胞密度在实验最后 1d 达到最高值(984.3×10^6cell/L),工况 2 和工况 3 下则在第 24d 达到最高值(830.5×10^6 和 972.8×10^6cell/L),而高浓度 CO_2 会缩短小球藻的生命周期,具体表现为前期刺激藻类增殖,提高其生长效率,后期提前小球藻进入衰亡期的时间并加速衰亡速率.

4.2　从光合效率的角度阐明了大气 CO_2 浓度变化对小球藻生长特征的影响机制.在增殖初期,大气 CO_2 浓度变化对光合作用影响不显著.然而,随着藻细胞增殖,高浓度 CO_2 会降低光合活性,抑制光合作用,从而影响藻类的持续生长.

4.3　探究了不同大气 CO_2 浓度对小球藻固碳能力的干扰效应.大气 CO_2 浓度升高后,能在短时期通过加快藻细胞增殖提高整体对大气中CO_2的固定能力,但由于大气中高浓度CO_2提前使藻类进入衰亡期并抑制光合作用,整体而言,小球藻的固碳能力在整个生长周期中随 浓度升高而减弱.

参考文献:

[1] 胡　莲,郑志伟,杨　志,等.三峡水库小江回水区水华暴发期浮游植物群落结构及其与环境因子的关系 [J]. 湖泊科学, 2024,36(4):1026−1039.
Hu L, Zheng Z W, Yang Z, et al. Community structure of phytoplankton in different water layers and its relationship with environmental factors during the period of algal bloom in Xiaojiang River backwater area of Three Gorges Reservoir [J]. Journal of Lake Sciences, 2024,36(4):1026−1039.

[2] 许月萍,陆豪楠,于欣廷,等.基于深度学习集合预报的水库闸门防洪优化调度 [J]. 水科学进展, 2024,35(6):900−913.
Xu Y P, Lu H N, Yu X T, et al. Optimization of gate operation for reservoir flood control based on deep learning ensemble forecasting [J]. Advances in Water Science, 2024,35(6):900−913.

[3] 周　帆,陈　晨,徐　韬,等.云贵高原一座典型高原水库浮游植物群落演替特征及其与环境因子的关系 [J]. 湖泊科学, 2024,36(3):695−707.
Zhou F, Chen C, Xu T, et al. Succession characteristics of phytoplankton community and its relationship with environmental factors in a typical plateau reservoir in Yunnan−Guizhou Plateau [J]. Journal of Lake Sciences, 2024,36(3):695−707.

[4] Barros V, Stocker T F, Qin D, et al. IPCC. Managing the risks of extreme events and disas−ters to advance climate change adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. Cambridge University Press, Cambridge UK and NewYork, USA, 2012,582.

[5] Shi Y H, Ni R Y, Zhao Y. Review on multidimensional adsorbents for CO_2 capture from ambient air: Recent advances and future perspectives [J]. Energy & Fuels, 2023,37(9):6365−6381.

[6] Hasler C T, Jeffrey J D, Schneider E V C, et al. Biological consequences of weak acidification caused by elevated carbon dioxide in freshwater ecosystems [J]. Hydrobiologia, 2018,806:1−12.

[7] Verspagen J M H, Van de Waal D B, Finke J F, et al. Rising CO_2levels will intensify phytoplankton blooms in eutrophic and hypertrophic lakes [J]. PloS one, 2014,9(8):e104325.

[8] 汪欣澜,郭　印,李　丰,等.基于时间序列分析的青草沙水库浮游植物群落结构的变化 [J]. 环境科学, 2024,45(10):5800−5810.
Wang X L, Guo Y, Li F, et al. Changes in phytoplankton community structure in qingcaosha reservoir based on time series analysis [J]. Environmental Science, 2024,45(10):5800−5810.

[9] Gogoi P, Das S K, DasSarkar S, et al. Environmental factors driving phytoplankton assemblage pattern and diversity:Insights from Sundarban eco−region, India [J]. Ecohydrology&Hydrobiology, 2021,21(2):354−367.

[10] 肖玉娜,程靖华,莫晓聪,等.丹江口水库浮游植物群落时空变化及其与环境因子的关系 [J]. 湖泊科学, 2023,35(3):821−832.
Xiao Y N, Cheng J H, Mo X C, et al. Spatio−temporal variation of phytoplankton community and its relationship with environmental factors in Danjiangkou Reservoir [J]. Journal of Lake Sciences, 2023,35(3):821−832.

[11] Behrenfeld M J, Randerson J T, McClain C R, et al. Biospheric primary production during an ENSO transition [J]. Science, 2001,291(5513):2594−2597.

[12] 黎　睿,汤显强,刘新波,等.三峡水库中小洪水调度对支流库湾浮游植物的影响及机制 [J]. 环境科学, 2024,45(9):5308−5317.
Li R, Tang X Q, Liu X B, et al. Impact and mechanism of medium and small flood regulation in the three gorges reservoir on the phytoplankton in tributary bays [J]. Environmental Science, 2024,45(9):5308−5317.

[13] 袁　俊,曹志刚,马金戈,等.1980s 以来巢湖藻华物候时空变化遥感分析 [J]. 湖泊科学, 2023,35(1):57−72.
Yuan J, Cao Z G, Ma J G, et al. Remote sensed analysis of spatial and temporal variation in phenology of algal blooms in Lake Chaohu since 1980s [J]. Journal of Lake Sciences, 2023,35(1):57−72.

[14] 贺诗文,张运林,李　娜,等.中营养湖泊(四川邛海)偶发性藻类水华遥感提取及原因初探 [J]. 湖泊科学, 2025,37(2):389−400.
He S W, Zhang Y L, Li N, et al. Occasional algal blooms in Lake Qionghai(Sichuan), a mesotrophic lake: Remote sensing extraction and preliminary investigation of their causes [J]. Journal of Lake

Sciences, 2025,37(2):389−400.

[15] 黄林生,倪贵高,王 康,等.浅水湖泊水生植被和藻类水华时空演变遥感长期监测:以太湖流域长荡湖为例(1985~2021 年) [J]. 湖泊科学, 2025,37(2):368−378.
Huang L S, Ni G G, Wang K, et al. Long−term remote sensing monitoring of the spatiotemporal evolution of aquatic vegetation and algal blooms in shallow lakes: A case study of Lake Changdang in the Taihu Basin (1985~2021) [J]. Journal of Lake Sciences, 2025,37(2): 368−378.

[16] Qiu Renhe, Gao Song, Lopez P A, et al. Effects of pH on cell growth, lipid production and CO_2 addition of microalgae Chlorella sorokiniana [J]. Algal Research, 2017,28:192−199.

[17] 朱世钰,何勇锦,王明兹,等.微藻固定燃煤电厂烟气 CO_2 的研究进展 [J/OL]. 化工进展, 1−20[2024−12−28].
Zhu S Y, He Y J, Wang M Z, et al. Research progress on microalgae to fix CO_2 in flue gas from coal−fired power plants [J/OL]. Chemical Industry and Engineering Progress, 1−20[2024−12−28].

[18] Urabe J, Togari J U N, Elser J J. Stoichiometric impacts of increased carbon dioxide on a planktonic herbivore [J]. Global Change Biology, 2003,9(6):818−825.

[19] Jiang, Heng, et al. Growth densities regulate the response to elevated CO_2in a farmed seaweed Pyropia haitanensis (Bangiales, Rhodophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 2021,33(4):2359−2366.

[20] Shi D, Li W, Hopkinson B M, et al. Interactive effects of light, nitrogen source, and carbon dioxide on energy metabolism in the diatom Thalassiosira pseudonana [J]. Limnology and Oceanography, 2015,60(5):1805−1822.

[21] Schenone L, Aarons Z S, García−Martínez M, et al. Mixotrophic protists and ecological stoichiometry: connecting homeostasis and nutrient limitation from organisms to communities [J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2024,12:1505037.

[22] Ma J, Wang P. Effects of rising atmospheric CO_2 levels on physiological response of cyanobacteria and cyanobacterial bloom development: A review [J]. Science of the Total Environment, 2021, 754:141889.

[23] Li C T, Trigani K, Zuniga C, et al. Examining the impact of carbon dioxide levels and modulation of resulting hydrogen peroxide in Chlorella vulgaris [J]. Algal Research, 2021,60:102492.

[24] Lines, T, Orr P, Beardall J. Elevated CO_2 has differential effects on five species of microalgae from a subtropical freshwater lake: possible implications for phytoplankton species composition [J]. Journal of Phycology, 2021,57(1):324−334.

[25] Morales−Pineda M, Garcia−Gomez M E, Bedera−Garcia R, et al. CO_2 levels modulate carbon utilization, energy levels and inositol polyphosphate profile in chlorella [J]. Plants, 2022,12(1):129.

[26] 杜雨欣,郑保海,李佳欣,等.微囊藻 CO_2−浓缩机制基因型的动态变化及其对 CO_2 的竞争效应 [J]. 湖泊科学, 2023,35(5):1584−1593.
Du Y X, Zheng B H, Li J X, et al. Dynamic changes of genotypes of Microcystis CO_2−concentration mechanism and their competitive effects on CO_2 [J]. Journal of Lake Sciences, 2023,35(5):1584−1593.

[27] Lim Y A, Chong M N, Foo S C, et al. Analysis of direct and indirect quantification methods of CO_2 fixation via microalgae cultivation in photobioreactors: A critical review [J]. Renewable and Sustainable Energy Reviews, 2021,137:110579.

[28] Xu P L, Li J, Qian J, et al. Recent advances in CO_2 fixation by microalgae and its potential contribution to carbon neutrality [J]. Chemosphere, 2023,319:137987.

[29] 曹晓峰,冀泽华,兰华春,等.气候变化背景下我国湖库型水源富营养化控制与饮用水安全保障策略 [J]. 中国工程科学, 2022,24(5): 34−40.
Cao X F, Ji Z H, Lan H C, et al. Eutrophication control of lake/reservoir water sources and assurance of drinking water safety in china considering global climate change [J]. Strategic Study of CAE, 2022,24(5):34−40.

[30] 朱广伟,许 海,朱梦圆,等.我国城市水源水库水质风险成因及对策 [J]. 湖泊科学, 2024,36(1):1−16.
Zhu G W, Xu H, Zhu M Y, et al. Mechanisms and countermeasures of water quality risks in reservoirs using as drinking water sources in China [J]. Journal of Lake Sciences, 2024,36(1):1−16.

[31] 周卢茜,裘钱玲琳,唐剑锋,等.城市湖泊春季绿藻水华特征及其影响因素——以宁波月湖为例 [J]. 湖泊科学, 2019,31(4):1023−1034.
Zhou L X, Qiu Q L L, Tang J F, et al. Characteristics of spring green algae blooms and their influencing factors in an urban lake, Moon Lake in Ningbo City, China [J]. Journal of Lake Sciences, 2019,31(4): 1023−1034.

[32] 闫苗苗,张海涵,黄廷林,等.分层型水库藻类季相演替的细菌种群驱动机制 [J]. 环境科学, 2021,42(1):221−233.
Yan M M, Zhang H H, Huang T L, et al. Mechanism of algal community dynamics driven by the seasonal water bacterial community in a stratified drinking water reservoir [J]. Environmental Science, 2021,42(1):221−233.

[33] 王晨旭,黄廷林,李 楠,等.人工强制混合对金盆水库水体藻类群落结构时空演替的影响 [J]. 环境科学, 2020,41(5):2166−2176.
Wang C X, Huang T L, Li N, et al. Effect of artificial mixing on temporal and spatial succession of algae community structure in jinpen reservoir [J]. Environmental Science, 2020,41(5):2166−2176.

[34] 孙文秀,武道吉,裴海燕,等.山东某新建水库浮游藻类的群落结构特征及其环境驱动因子 [J]. 湖泊科学, 2019,31(3):734−745.
Sun W X, Wu D J, Pei H Y, et al. Phytoplankton community structure and environmental factors in a newly built reservoir, Shandong Province [J]. Journal of Lake Sciences, 2019,31(3):734−745.

[35] 樊磊磊,黎 司,虞丹尼,等.三峡水库回水末端浮游藻类分布特征及其与 DOM 荧光特性的相关性研究 [J]. 光谱学与光谱分析, 2015, 35(8):2198−2202.
Fan L L, Li S, Yu D N, et al. Planktonic algae's distribution and correlation with dissolved organic matters' fluorescence in the end of the three gorges reservoir's back water zone [J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2015,35(8):2198−2202.

[36] Richmond A, Hu Q. Handbook of microalgal culture: applied phycology and biotechnology [M]. New Jersey: Wiley−Blackwell, 2013.

[37] 郝聚敏,郑 江,黎中宝,等.3 种微藻在特定波长下的光密度与其单位干重·细胞浓度间的关系研究 [J]. 安徽农业科学, 2011,39(28): 17399−17401.
Hao J M, Zheng J, Li Z B, et al. Study on the relationships between optical density at certain wavelength and cell dry weight and cell concentration of three microalgae [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2011,39(28):17399−17401.

[38] 杨 坤,卢文轩,李 静.小球藻磷吸收的初步研究 [J]. 安全与环境学报, 2016,16(5):216−220.
Yang K, Lu W X, Li J. Preliminary study on the phosphorus absorption of Chlorella vulgaris [J]. Journal of Safety and

Environment, 2016,16(5):216−220.

[39] 马　莎,张继红,刘　毅,等.不同种类浮游植物对 CO_2 浓度升高的响应 [J]. 渔业科学进展, 2019,40(1):27−35.
Ma S, Zhang J H, Liu Y, et al. The response of different types of phytoplankton to the elevated CO_2 concentration [J]. Progress in Fishery Sciences, 2019,40(1):27−35.

[40] 中华人民共和国水利部.内陆水域浮游植物监测技术规程 SL 733−2016 [S]. 北京:中国水利水电出版社, 2016.
Ministry of water resources of the people's republic of China. Technical code for phytoplankton monitoring in inland waters SL 733−2016 [S]. Beijing: China Water & Power Press, 2016.

[41] 中华人民共和国国家环境保护总局.水和废水监测分析方法(第四版) [M]. 北京:中国环境科学出版社, 2002.
State environmental protection administration of China. Methods for monitoring and analysis of water and wastewater (4th ed.)[M]. Beijing: China Environmental Science Press, 2002.

[42] 华　卉,殷高方,赵南京,等.基于叶绿素荧光动力学的压载水活体藻细胞数表征参数选择研究 [J]. 光学学报, 2021,41(6):0617001.
Hua H, Yin G F, Zhao N J, et al. Study on selecting characterization parameters of viable algae cells number in ballast water based on chlorophyll fluorescence kinetics [J]. Acta Optica Sinica, 2021,41(6): 0617001.

[43] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence−a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000,51(345):659−668.

[44] 郭宝文,李　煦,宗保宁,等.微藻固碳实现 CO_2 减排与生物质增值 [J]. 石油学报(石油加工), 2023,39(3):668−678.
Guo B W, Li X, Zong B N, et al. Carbon fixation by microalgae to achieve CO_2 emission reduction and biomass valorization [J]. Acta Petrolei Sinica (Petroleum Processing Section), 2023,39(3):668−678.

[45] 莫壮洪,朱俊英,李　煦,等.微藻生物固定 CO_2 耦合污染物减排技术应用及展望 [J]. 石油学报(石油加工), 2024,40(5):1430−1445.
Mo Z H, Zhu J Y, Li X, et al. Application and prospect of the coupled technology of CO_2 fixation and pollutant emission reduction by microalgae [J]. Acta Petrolei Sinica (Petroleum Processing Section), 2024,40(5):1430−1445.

[46] Behrenfeld M J, Bale A J, Kolber Z S, et al. Confirmation of iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean [J]. Nature, 1996,383(6600):508−511.

[47] 蹇　陈,杨　艺,刘婷婷,等.三峡库区汉丰湖水体 CO_2 及 CH_4 排放特征及影响因素 [J]. 中国环境科学, 2024,44(12):7046−7062.
Jian C, Yang Y, Liu T T, et al. Spatial−temporal dynamics and influencing factors of CO_2 and CH_4 fluxes in a double−water−level regulated Hanfeng Lake in the Three Gorges Reservoir [J]. China Environmental Science, 2024,44(12):7046−7062.

[48] Schmadel N M, Harvey J W, Choi J, et al. River control points for algal productivity revealed by transport analysis [J]. Geophysical Research Letters, 2024,51(5):e2023GL105137.

[49] Toskey E K, Bollens S M, Rollwagen−Bollens G, et al. Stream algal biomass associations with environmental variables in a temperate rainforest [J]. Water, 2024,16(11):1533.

[50] 李　娜,毕永红,高大文,等.大气 CO_2 浓度变化对铜绿微囊藻生长的影响 [J]. 水生生物学报, 2011,35(4):698−702.
Li N, Bi Y H, Gao D W, et al. Effects of CO_2 concentration on growth of microcystis aeruginosa [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2011,35(4): 698−702.

[51] Cecchin M, Paloschi M, Busnardo G, et al. CO_2 supply modulates lipid remodelling, photosynthetic and respiratory activities in Chlorella species [J]. Plant, cell & environment, 2021,44(9):2987−3001.

[52] Tay Z H Y, Ng F L, Thong C H, et al. Evaluation of selected tropical marine microalgal cultures for use in biophotovoltaic platforms [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2024,108(1):71.

[53] Chuka−ogwude D, Ogbonna J C, Moheimani N R. Adjustments of the photosynthetic unit and compensation mechanisms of tolerance to high ammonia concentration in Chlorella sp. grown in food waste digestate [J]. Algal Research, 2020,52:102106.

[54] Scapini T, Woiciechowski A L, Manzoki M C, et al. Microalgae−mediated biofixation as an innovative technology for flue gases towards carbon neutrality: A comprehensive review [J]. Journal of Environmental Management, 2024,363:121329.

[55] Zhu J Y, Guo B W, Qie F X, et al. A sustainable integration of removing CO_2/NO_x and producing biomass with high content of lipid/protein by microalgae [J]. Journal of Energy Chemistry, 2022,73: 13−25.

[56] Kong W W, Shen B X, Lyu H H, et al. Review on carbon dioxide fixation coupled with nutrients removal from wastewater by microalgae [J]. Journal of Cleaner Production, 2021,292:125975.

[57] Bhola V, Swalaha F, Ranjith K R, et al. Overview of the potential of microalgae for CO_2 sequestration [J]. International Journal of Environmental Science and Technology, 2014,11(7):2103−2118.

[58] 邓　睿,许萍萍,凡盼盼,等.铜绿微囊藻光合活性对 LED 光短期暴露的响应 [J]. 水生生物学报, 2023,47(1):71−79.
Deng R, Xu P P, Fan P P, et al. Responses of photosynthetic activity of microcystis aeruginosa on short−term exposure to different LED lights [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2023,47(1):71−79.

[59] Ashour M, Mansour A T, Alkhamis Y A, et al. Usage of Chlorella and diverse microalgae for CO_2 capture−towards a bioenergy revolution [J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2024,12:1387519.

[60] Koh H G, Cho J M, Jeon S, et al. Transcriptional insights into Chlorella sp. ABC−001: a comparative study of carbon fixation and lipid synthesis under different CO_2 conditions [J]. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts, 2023,16(1):113.

[61] Abomohra A, Ali S S, Ramadan H, et al. Microalgae−based wastewater treatment: Mechanisms, challenges, recent advances, and future prospects [J]. Environmental Science and Ecotechnology, 2023, 13:100205.

[62] 李　波,张羽珩,邓　睿,等.流速对梅尼小环藻生长与光合活性的影响 [J]. 生态学杂志, 2022,41(7):1385−1390.
Li B, Zhang Y H, Deng R, et al. Effects of water velocity on the growth and photosynthetic activity of *Cyclotella meneghiniana* (diatom) [J]. Chinese Journal of Ecology, 2022,41(7):1385−1390.

[63] 胡智泉,刘永定,肖　波.微囊藻毒素对几种淡水微藻的生长和光合活性的影响 [J]. 生态环境学报, 2008,17(3):885−890.
Hu Z Q, Liu Y D, Xiao B. Effects of microcystin on the growth and photosynthetic activity of algae in freshwater [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2008,17(3):885−890.

作者简介：陶首仲(2002−),男,四川成都人,四川大学硕士研究生,研究方向为生态与环境水力学.taoshouzhong@stu.scu.edu.cn.