

# 神农架地区大型水库库湾夏季 藻类-营养非线性动力学分析

王岚<sup>1</sup> 袁沅<sup>2</sup> 蔡庆华<sup>11</sup>

(1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与

生物技术国家重点实验室, 湖北 武汉 430072;

2. 加拿大纽芬兰纪念大学数学与统计学院, 圣约翰斯 NL A1C5S7)

**【摘要】:** 对大神农架地区大型水库库湾-三峡水库香溪河库湾夏季水华期间藻类的营养吸收生长构建了非线性动力学模型。模型反映了时间变化的整体趋势并可模拟藻类生物量峰值。通过改变初始磷浓度, 系统均可达到两种藻消亡的平衡态, 且模型可在一定程度上预测不同营养水平水体中水华暴发的可能性和强度。展示了动力学系统内部的变化可在一定范围内反映真实世界, 通过系统内参数的调节, 系统可达到或远离平衡态, 以朝生态环境友好的方向发展。

**【关键词】:** 藻类水华 非线性动力系统 香溪河库湾 三峡水库

**【中图分类号】:** F061.5 **【文献标识码】:** A **【文章编号】:** 1004-8227(2021)06-1480-08

藻类的生长动力学主要与大量营养元素如氮、磷和硅在空间和瞬时的波动有关<sup>[1]</sup>。在影响藻类竞争和演替的诸多因素中, 营养可能是最简单的控制因素, 但比其它因素更为重要<sup>[2]</sup>。系统动力学理论可以描述非线性微分方程系统解的定性和定量特征, 在生物学和生态学等领域具有广泛的应用。从数学生物学的观点看, 藻类-营养(P-N)系统动力学一直是研究的主题之一。如 Arino 等<sup>[3]</sup>研究了一个藻类-营养系统的动力学模型, 其中浮游动物隐含在藻类死亡项中。Dimitrov 等<sup>[4]</sup>对含营养损失项的藻类-营养系统进行了分析和数值模拟。Findlay 等<sup>[5]</sup>通过常微分方程来模拟温带海洋的藻类水华。与此同时, 具有不同复杂程度且包含营养-藻类-浮游动物(N-P-Z)相互关系的数学模型也建立起来, 并在不同地形、气候、水化学等特性的区域得到分析研究<sup>[6]</sup>。近十几年来 N-P-Z 模型研究常考虑瞬时的和迟滞的营养再循环过程<sup>[7~9]</sup>。

国内有关藻类的非线性动力学研究已有不少, 但对湖泊<sup>[10,11]</sup>和水库<sup>[12]</sup>相关研究的报道仍较少。在淡水生态系统中, 相关模型参数的取值范围主要来自于湖泊水体<sup>[10,13,14]</sup>, 这进一步增加了在水库系统中运用这类模型的难度。此外, 相关研究<sup>[10,12]</sup>仅对一种藻类开展, 当水体中有多种藻类共存或发生竞争关系时, 系统将呈现更加复杂的行为。通过一个环境因子和两种藻类动态的模拟, 通过改变初始条件观察系统将发生的变化, 通过改变系统参数考察系统所有可能的行为, 本研究将尝试展示非线性动力学模型

**作者简介:** 王岚(1983~), 女, 助理研究员, 主要研究方向为藻类学. E-mail:wanglan@ihb.ac.cn

蔡庆华 E-mail:qhcai@ihb.ac.cn

**基金项目:** 中国科学院战略先导 A 类项目(XDA23040500);国家重点研发计划项目(2017YFC0506406);国家重点实验室专项经费项目(2019FBZ01)

在未被充分研究的水库库湾水体的应用。

位于大神农架地区的三峡水库是三峡大坝蓄水形成的人工湖泊，也是我国最大的水库，面积  $1084\text{km}^2$ ，库容  $393 \times 10^6\text{m}^3$  (最高蓄水位 175m 时)。自设计之初其可能产生的社会、经济和生态环境影响就受到高度重视。2003 年初次蓄水以来，三峡水库库区水位提高、水流减缓，水生态系统发生了重大改变，以香溪河库湾为代表的部分支流库湾暴发藻类水华<sup>[15]</sup>，有关三峡水库藻类水华的研究和报道也获得了国内外广泛关注<sup>[16~21]</sup>。本研究基于 2008 年 6~8 月对香溪河库湾水华过程的连续日监测，以相继暴发的蓝藻水华和绿藻水华期间优势藻类—铜绿微囊藻和实球藻为研究对象，采用非线性动力学方法研究它们对磷营养吸收的生长动力学特性，并考察模型在初值改变和参数改变时系统行为的变化。期望藉此为探讨三峡水库支流库湾夏季水华暴发机理和控制对策提供借鉴思路。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域、采样及分析

香溪河是大神农架地区三峡水库在湖北省境内最大的支流，位于三峡大坝上游 38km 处，流域面积为  $3099\text{km}^2$ ，年平均流量  $65.5\text{m}^3/\text{s}$ 。自三峡水库蓄水后其下游 20 多千米的河段成为类似湖泊的缓流水体，称为香溪河库湾<sup>[15,16]</sup>。采样点位于香溪河库湾峡口镇中国科学院/三峡总公司三峡水库香溪河生态系统实验站，距离香溪河口约 25km(图 1)。于 2008 年 6 月 24 日至 8 月 22 日(共 60 日)每日采集水下 0.5m 处水样，用于无机营养盐和藻类分析。采样及分析均按中国生态系统研究网络(CERN)水域生态系统长期监测规范执行<sup>[22]</sup>。用于营养盐测定的水样迅速加酸调至  $\text{pH} < 2$  并冷藏保存。磷酸盐( $\text{PO}_4\text{-P}$ )浓度使用连续流动分析仪 skalar++(skalar 公司，荷兰)测定。藻类样品现场用鲁哥试剂固定。藻类定量分析依据文献<sup>[1]</sup>，采用显微镜 OlympusCX21(Olympus 公司，日本)在 400 倍放大率下镜检；通过几何形状计算藻类体积，并假设藻类比重为 1 来计算藻类生物量<sup>[22]</sup>。

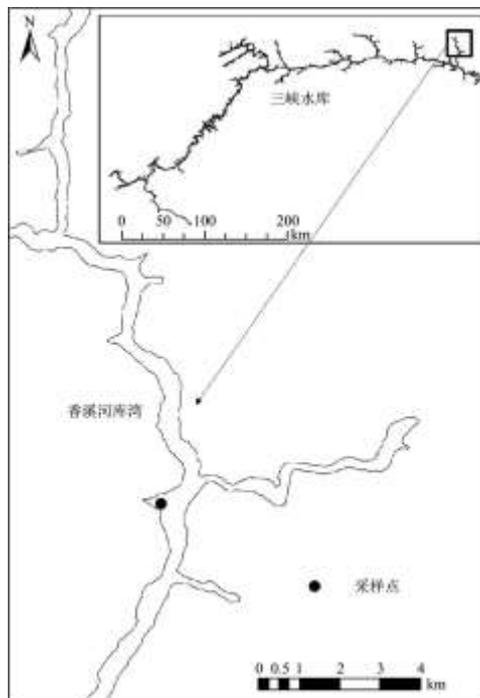


图 1 三峡水库香溪河库湾采样点位置

### 1.2 模型构建

通常认为淡水水体中藻类的限制性营养为磷<sup>[23,24]</sup>,尤其是在夏季<sup>[25]</sup>。在香溪河流域,以磷矿开发和农业施肥为代表的人类活动对水体磷含量和分布产生了显著影响<sup>[26]</sup>,而磷是影响香溪河库湾藻类总量及其组成的关键因子<sup>[17,19]</sup>。因此本模型中仅考虑磷营养的影响。采用 Michaelis-Menten 方程描述营养盐限制,在铜绿微囊藻和实球藻生长方程中也考虑两者之间的限制作用。本模型中,浮游动物的影响隐含在藻类损失项中。模型方程如下:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= dN^0 - r_1A_1N - r_2A_2N - cN \\ \frac{dA_1}{dt} &= s_1 \frac{N}{k_1 + N} A_1 - l_1A_1 - m_1A_1A_2 \\ \frac{dA_2}{dt} &= s_2 \frac{N}{k_2 + N} A_2 - l_2A_2 - m_2A_2A_1 \end{aligned} \quad (1)$$

式中:  $N$  表示磷酸盐浓度(mg/L);  $A_1$  是铜绿微囊藻生物量(mg/L);  $A_2$  是实球藻生物量(mg/L);  $d$  是初始磷酸盐的利用系数;  $N^0$  是初始磷酸盐浓度(mg/L);  $r_1$  和  $r_2$  是  $A_1$  和  $A_2$  对磷酸盐的吸收率(/d);  $c$  是磷酸盐的流失率(/d);  $s_1$  和  $s_2$  是  $A_1$  和  $A_2$  的最大生长率(/d);  $k_1$  和  $k_2$  是  $A_1$  和  $A_2$  对磷酸盐吸收的半饱和常数(mg/L);  $l_1$  和  $l_2$  是  $A_1$  和  $A_2$  的总损失率(/d);  $m_1$  和  $m_2$  分别是  $A_2$  对  $A_1$  和  $A_1$  对  $A_2$  的作用系数。

### 1.3 平衡点分析

令  $dN/dt=0$ ,  $dA_1/dt=0$ ,  $dA_2/dt=0$ , 联立可求得 3 个平衡点  $(N^*, A_1^*, A_2^*)$  分别为  $(dN^0/c, 0, 0)$ ,  $(l_2k_2/(s_2-l_2), 0, (dN^0(s_2-l_2)-cl_2k_2)/r_2l_2k_2)$  和  $(l_1k_1/(s_1-l_1), (dN^0(s_1-l_1)-cl_1k_1)/r_1l_1k_1, 0)$ ; 其余的平衡点根据  $P_3(N)=a_0+a_1N+a_2N^2+a_3N^3=0$  求得, 且根据系数  $a_i$  ( $i=0-3$ ) 的取值,  $P_3(N)$  至多有 3 个正根  $N_i$  ( $i=1, 2, 3$ )。数值模拟结果如下文。

## 2 结果与分析

### 2.1 香溪河库湾藻类和营养浓度的实测结果及简化模拟

2008 年香溪河库湾夏季蓝藻水华期间磷酸盐含量、铜绿微囊藻 ( $A_1$ ) 和实球藻 ( $A_2$ ) 生物量的日变化 (6 月 24 日至 8 月 22 日, 对应模拟的第 1~60d) 如图 2 所示。图 2 清晰表明了研究期间系统在日尺度上的变化是高度动态的。研究期间磷酸盐浓度最高值为 0.075mg/L, 均值为 0.022mg/L。  $A_1$  和  $A_2$  生物量的最大值出现在 7 月 2 日, 分别为 34.2 和 6.6mg/L。由于野外环境下藻类生物量的影响因素众多, 且因素间具有相互作用, 此外, 对水华开始的时刻、持续时间、最大值和生长率等参数的确定尚未统一<sup>[27]</sup>, 在此, 可以尝试通过简单的单调或单峰模型来大致反映磷营养浓度和两种藻类的变化趋势, 以对实测结果进行简化模拟。磷酸盐浓度的总体变化趋势是降低的, 可采用单调递减的形式来模拟, 且模拟的 60d 内磷酸盐浓度值始终大于 0。两种藻类生物量在实际测量中达到多个峰值, 在此若采用单峰模型来模拟, 即假设研究期间两种藻类生物量均仅达一次峰值, 则  $A_1$  对应的峰值较高、峰值开始的时刻较早而持续时间较短, 而  $A_2$  对应的峰值较低、峰值开始的时刻较晚且持续时间相对较长。

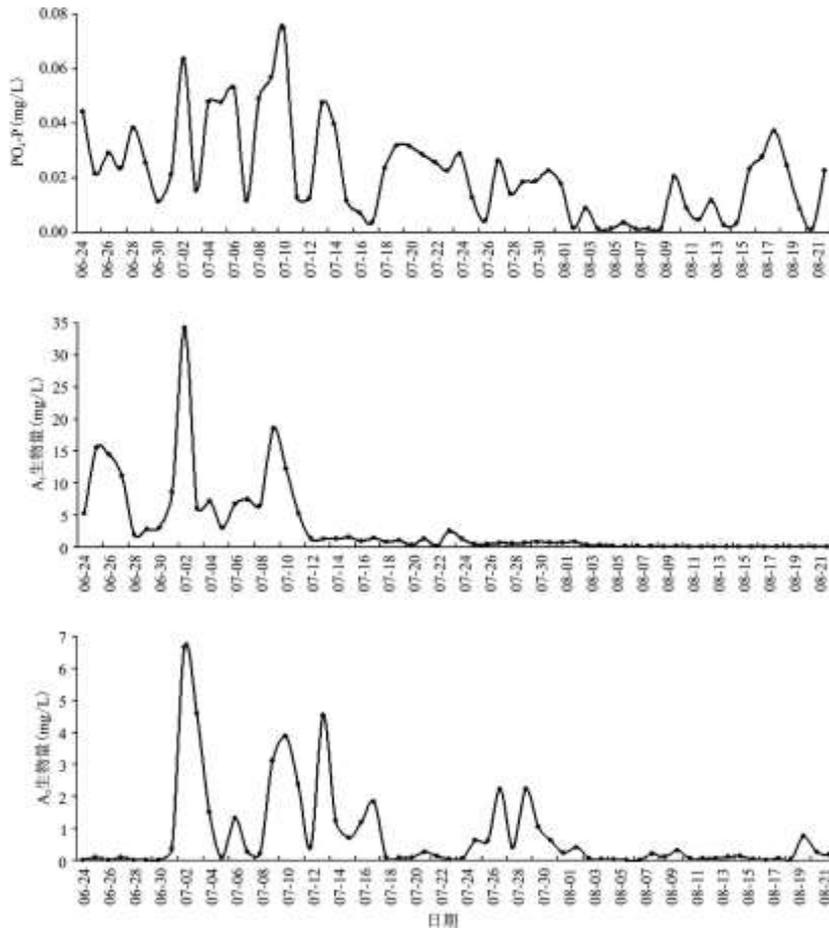


图2 香溪河库湾夏季水华期间  $PO_4\text{-P}$  浓度、 $A_1$  和  $A_2$  生物量的时间变化

模型参数依据相关文献<sup>[10, 13, 14]</sup>并结合香溪河库湾实际情况进行设置(表1)。初始值设为  $N=0.05$ ,  $A_1=5$ ,  $A_2=0.05$ 。模拟结果如图3。

表1 模型参数设置

符号	意义	取值
d	初始磷酸盐的利用系数	0.0132
$N^0$	初始磷酸盐浓度	0.05mg/L
$r_1$	$A_1$ 对磷酸盐的吸收率	0.0001/d
$r_2$	$A_2$ 对磷酸盐的吸收率	0.0001/d
c	磷酸盐流失率	0.09/d
$s_1$	$A_1$ 的最大增长率	1.08/d
$s_2$	$A_2$ 的最大增长率	1.42/d

$k_1$	$A_1$ 对磷酸盐吸收的半饱和常数	0.03mg/L
$k_2$	$A_2$ 对磷酸盐吸收的半饱和常数	0.04mg/L
$l_1$	$A_1$ 的总损失率	0.4/d
$l_2$	$A_2$ 的总损失率	0.3/d
$m_1$	$A_2$ 对 $A_1$ 的作用系数	0.0005
$m_2$	$A_1$ 对 $A_2$ 的作用系数	0.0005

从模拟结果来看，设置的参数条件下所采用的模型总体反映了磷营养和两种藻类的时间动态，磷酸盐浓度总的变化趋势和藻类生物量峰值等信息与上文假设的情况相符。

## 2. $A_1$ 和 $A_2$ 均消亡的情景模拟

根据前设的参数条件，仅改变  $N$  的初始值为 0.005、0.03 和 0.1mg/L，分别代表贫营养、中营养和富营养三种状态，模拟的 3 个参数的变化依次展示于图 4~6。可以看到，它们最终都达到了  $(dN^0/c, 0, 0)$  的平衡点。不同的是，贫营养条件对应的初始磷浓度下， $A_1$  和  $A_2$  呈下降趋势直至为 0；而中营养和富营养条件对应的初始磷浓度条件下， $A_1$  和  $A_2$  都首先达到一个峰值后下降。由于  $A_1$  初始浓度高于  $A_2$ ，达到峰值时  $A_1$  的生物量也高于  $A_2$ 。此外，富营养条件对应的初始磷浓度条件下的  $A_1$  和  $A_2$  的峰值远高于中营养水平下的峰值。

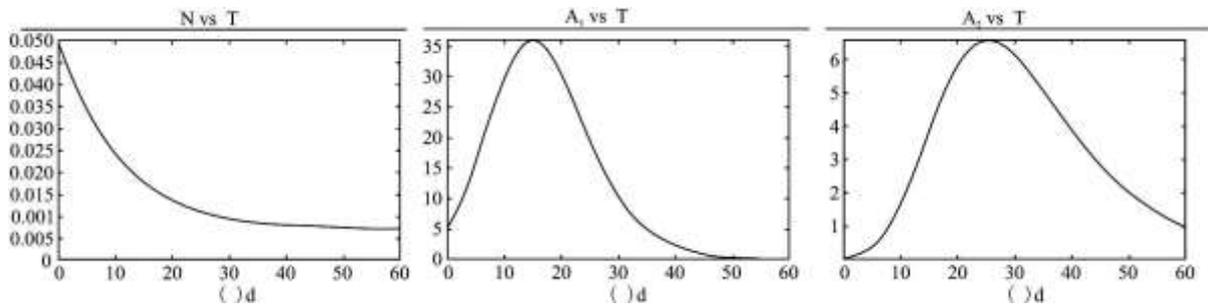


图 3 模拟的香溪河库湾蓝藻水华期间  $N$ 、 $A_1$  和  $A_2$  的时间动态 (2008 年 6 月 24 日-8 月 22 日, 60d)

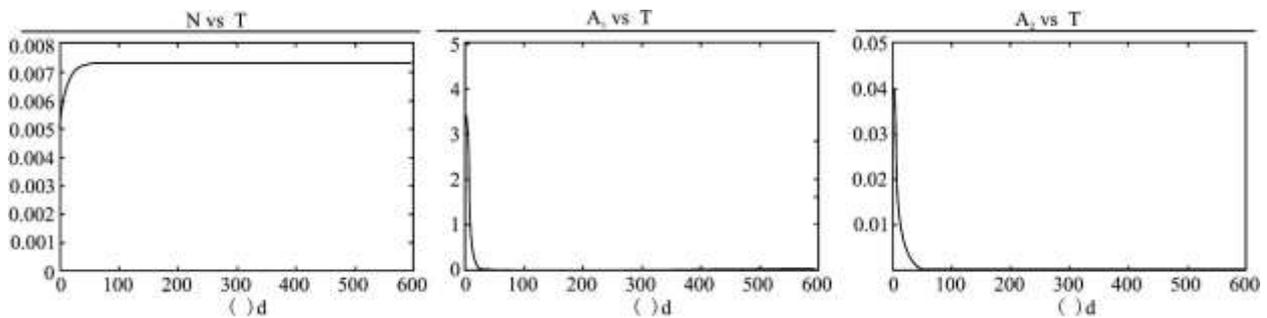


图 4 更改初始  $N$  为 0.005mg/L 的时间动态模拟结果 (600d)

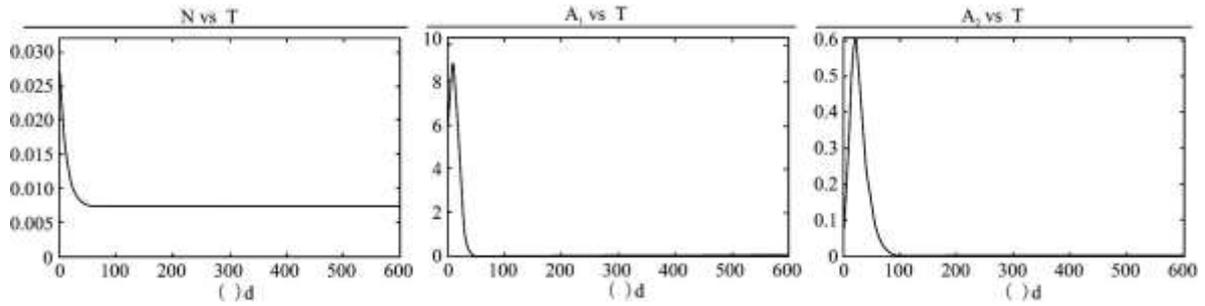


图 5 更改初始 N 为 0.03mg/L 的时间动态模拟结果 (600d)

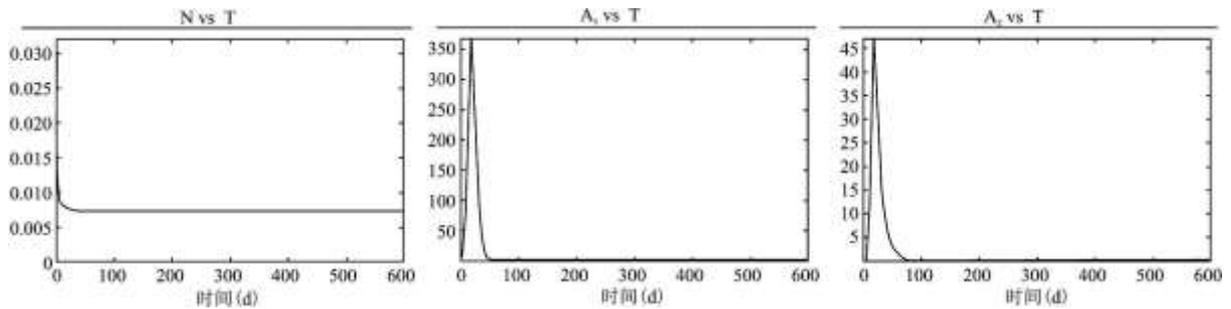


图 6 更改初始 N 为 0.1mg/L 的时间动态模拟结果 (600d)

### 2.3 $A_1$ 存活、 $A_2$ 消亡的情景模拟

设置模型参数如表 2, 并设初始条件为:  $N=0.02$ ,  $A_1=5$ ,  $A_2=0.05$ 。模拟结果如图 7 所示。

由图 7 可以看到, 在表 2 的参数条件下,  $A_1$  和  $A_2$  均在时间变化中达到一次峰值( $A_1$  的峰值生物量高于  $A_2$ ), 但随后  $A_1$  稳定存在,  $A_2$  逐渐消亡。这表明, 若模型能较好的反映野外观测, 水体中将有短暂的  $A_1$  和  $A_2$  共存的时期, 但它们对营养竞争的结果是  $A_1$  获胜, 并将长期稳定地占据优势地位。

### 2.4 $A_1$ 和 $A_2$ 共存的情景模拟

设置模型参数如表 3, 并设初始条件为:  $N=0.02$ ,  $A_1=5$ ,  $A_2=0.05$ 。模拟结果如图 8 所示。

图 8 表明, 基于表 3 的参数设置, 模型也可达到两种藻共存的平衡态。根据模拟结果, 系统约在第 200d 左右达到平衡。平衡时磷酸盐浓度低于初值, 而藻类生物量高于初值。在达到平衡态之前, 系统将经历一系列振荡过程。

表 2 模型参数设置

符号	意义	取值
d	初始磷酸盐的利用系数	0.0375
$N^0$	初始磷酸盐浓度	0.02mg/L

$r_1$	A <sub>1</sub> 对磷酸盐的吸收率	0.0004/d
$r_2$	A <sub>2</sub> 对磷酸盐的吸收率	0.0005/d
$c$	磷酸盐流失率	0.05/d
$s_1$	A <sub>1</sub> 的最大生长率	1.32/d
$s_2$	A <sub>2</sub> 的最大生长率	1.22/d
$k_1$	A <sub>1</sub> 对磷酸盐吸收的半饱和常数	0.03mg/L
$k_2$	A <sub>2</sub> 对磷酸盐吸收的半饱和常数	0.04mg/L
$l_1$	A <sub>1</sub> 的总损失率	0.4/d
$l_2$	A <sub>2</sub> 的总损失率	0.3/d
$m_1$	A <sub>2</sub> 对A <sub>1</sub> 的作用系数	0.0002
$m_2$	A <sub>1</sub> 对A <sub>2</sub> 的作用系数	0.0003

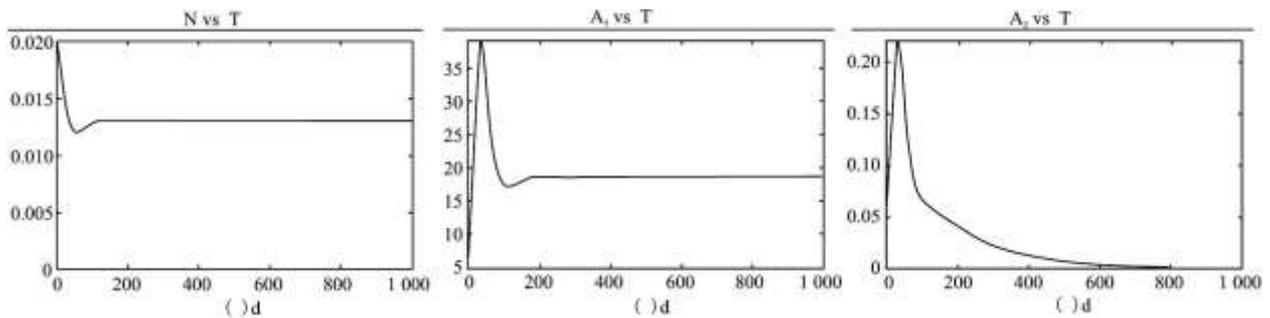


图7 A<sub>1</sub>存活、A<sub>2</sub>消亡的情景模拟(1000d)

### 3 讨论

本研究展示了一个简单的两种藻对营养竞争的模型在香溪水库湾蓝藻水华期间的应用。虽然不能细致地描述两种藻类和磷营养的时间动态，但模型反映了总体变化趋势并可以较好地模拟生物量峰值。应看到，野外实际监测的结果远比模拟结果复杂。由于本研究模拟的时间不长(两个月)，通过细化或采用结构更复杂的模型可以更真实地反映实际变化情况。

实际上，由于本研究中的非线性动力学模型形式简单，且约束条件较少，任何单一环境因子与藻类的关系若能归结为本研究中模拟的情形，则可以采用这个模型。当然，由于影响藻类动态的环境因子甚多，且在不同时间尺度下影响藻类动态的环境因子有显著差异<sup>[28]</sup>，当考虑多个环境因子如营养和水动力条件的共同作用时，则需要进一步深化和改进模型。

表3 模型参数设置

符号	意义	取值
----	----	----

d	初始磷酸盐的利用系数	0.0375
$N^0$	初始磷酸盐浓度	0.02mg/L
$r_1$	$A_1$ 对磷酸盐的吸收率	0.002/d
$r_2$	$A_2$ 对磷酸盐的吸收率	0.005/d
c	磷酸盐流失率	0.018/d
$s_1$	$A_1$ 的最大生长率	1.3/d
$s_2$	$A_2$ 的最大生长率	1.252/d
$k_1$	$A_1$ 对磷酸盐吸收的半饱和常数	0.03mg/L
$k_2$	$A_2$ 对磷酸盐吸收的半饱和常数	0.04mg/L
$l_1$	$A_1$ 的总损失率	0.4/d
$l_2$	$A_2$ 的总损失率	0.3/d
$m_1$	$A_2$ 对 $A_1$ 的作用系数	0.0009
$m_2$	$A_1$ 对 $A_2$ 的作用系数	0.0007

本研究中的数值模拟有助于加深对水华期间生态系统动态的理解。如基于已有的模拟条件，本研究改变了初始磷浓度，发现系统均能达到两种藻消亡的平衡态，以此可以较好的理解初始磷浓度对水华过程的影响。模拟结果表明，相对于贫营养，中营养和富营养条件下的水体暴发水华的可能性更大；随着富营养化程度的加重，水华的强度也明显增加。文献结果表明，在一定的初始磷浓度范围内，初始磷浓度越大，藻类生物量峰值越大<sup>[10,29]</sup>。本研究进一步深化了此观点，即指出贫营养条件藻类生物量可能持续下降，水体不产生水华。因此，本研究所应用的模型可以在一定程度上预测不同营养条件下水华暴发的可能性和强度。

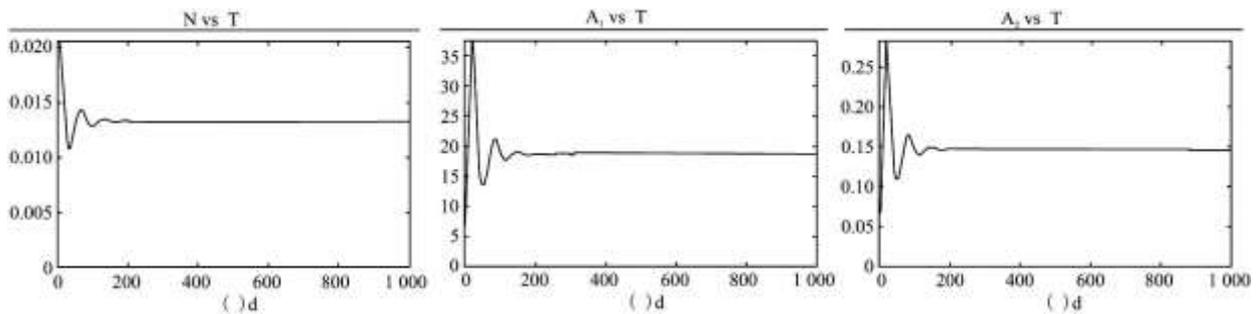


图8  $A_1$ 和 $A_2$ 共存的情景模拟(1000d)

通过铜绿微囊藻长期占据优势和两种藻共存的情景模拟，发现另外两种不同的平衡态。第一种平衡态是湖泊和水库管理者所不期望的结果，即一方面初始磷浓度在中营养水平附近而系统中产生了铜绿微囊藻水华；另一方面最终的竞争结果是铜绿微囊藻成为了水体中稳定存在的优势物种。在野外条件下，微囊藻长期平衡态是客观存在的，而其打破一直是生态和环境工作者

研究的重点和难点<sup>[30,31]</sup>。实球藻长期占据优势地位的实际意义不大,因此在本研究中未作分析。第二种平衡态中磷酸盐浓度和藻类生物量保持长期恒定,这样的模拟结果已与真实的生态系统相距甚远,因为营养动态可能还受气象水文等条件制约,藻类发展则不仅受营养和竞争作用的影响,通常还要经历季节演替,其受许多环境条件的共同影响从而表现出复杂的时间动态<sup>[32]</sup>。

参数的改变可以使系统在平衡态之间转变,也可以打破平衡态的存在。野外条件下参数的改变可能是自然条件的变化,也可能是人为影响产生的。周捷等<sup>[14]</sup>对太湖蓝藻生长特征的非线性动力学分析研究,结果表明藻类生长过程存在稳定状态,且该状态和系统初值无关,当系统参数发生改变时,稳定状态随之改变。虽然真实的生态系统并非封闭系统,其变化远比藻类-营养这样的系统复杂,但本研究展示了动力学系统内部的变化可在一定范围内反映真实世界,并可做一定程度上的预测,因而系统内部性质变化如何促使系统更快达到平衡态和打破不利的平衡态仍是值得深入研究的问题。

## 4 结论

(1)对大神农架地区香溪河库湾夏季水华期间优势藻类-铜绿微囊藻和实球藻与磷营养的关系构建了非线性动力学模型。模型反映了两种藻类对磷营养竞争的总体变化趋势,对实测的藻类生物量峰值进行了较好的模拟。通过模型数值模拟能加深对水华发生、发展和消亡等动态的理解。

(2)将非线性动力学模型应用于不同情境的模拟,获得了铜绿微囊藻和实球藻竞争排斥、共存和共亡等多种平衡态,对其参数的生态学意义展开分析能指导环境保护和生态修复实践,使系统朝有利平衡态的维持和不利平衡态的远离方向发展。

### 参考文献:

- [1]胡鸿钧,魏印心.中国淡水藻类:系统、分类及生态[M].北京:科学出版社,2006.
- [2]ROELKE D L,ELDRIDGE P M,CIFUENTES L A.A model of phytoplankton competition for limiting and nonlimiting nutrients:Implications for development of estuarine and nearshore management schemes[J].Estuaries,1999,22(1):92-104.
- [3]DE ARINO O,BOUSHABA K,BOUSSOUAR A.A mathematical model of the dynamics of the phytoplankton-nutrient system[J].Nonlinear Analysis:Real World Applications,2000,1(1):69-87.
- [4]DIMITROV D T,KOJOUHAROV H V.Analysis and numerical simulation of phytoplankton-nutrient systems with nutrient loss[J].Mathematics and Computers in Simulation,2005,70(1):33-43.
- [5]FINDLAY H S,YOOL A,NODALE M,et al.Modelling of autumn plankton bloom dynamics[J].Journal of Plankton Research,2006,28(2):209-220.
- [6]TURNER E L,BRUESEWITZ D A,MOONEY R F,et al.Comparing performance of five nutrient phytoplankton zooplankton (NPZ) models in coastal lagoons[J].Ecological Modelling,2014,277:13-26.
- [7]JANG S R T,BAGLAMA J.Nutrient-plankton models with nutrient recycling[J].Computers & Mathematics With Applications,2005,49(2-3):375-378.
- [8]DAS K,RAY S.Effect of delay on nutrient cycling in phytoplankton-zooplankton interactions in estuarine

---

system[J]. *Ecological Modelling*, 2008, 215(1-3):69-76.

[9] CAI Q H, MOHAMAD Z, YUAN Y. Modeling on an ecological food chain with recycling[J]. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 2012, 17(12):4856-4869.

[10] 周捷, 曾诚, 王玲玲. 太湖蓝藻生长特征的非线性动力学分析[J]. *水生生物学报*, 2009, 33(5):931-936.

[11] 王立, 高崇, 王小艺, 等. 蓝藻生长时变系统非线性动力学分析及水华预测方法[J]. *化工学报*, 2017, 68(3):1065-1072.

[12] 王海云. 三峡库区水华暴发演变的非线性行为效应研究[J]. *人民长江*, 2010, 41(19):48-51.

[13] 丁玲, 逢勇, 李凌, 等. 水动力条件下藻类动态模拟[J]. *生态学报*, 2005, 25(8):1863-1868.

[14] BOWIE G L, MILLS W B, PORCELLA D B, et al. Rates, Constants, and Kinetics Formulations in Surface Water Quality Modeling (second edition) [M]. Athens, Georgia: Environmental Research Laboratory, Office of Research and Development, U. S. Environmental Protection Agency, 1985.

[15] 蔡庆华, 胡征宇. 三峡水库富营养化问题与对策研究[J]. *水生生物学报*, 2006, 30(1):7-11.

[16] YE L, HAN X Y, XU Y Y, et al. Spatial analysis for spring bloom and nutrient limitation in Xiangxi bay of Three Gorges Reservoir[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2007, 127(1-3):135-145.

[17] 况琪军, 周广杰, 胡征宇. 三峡库区藻类种群结构与密度变化及其与氮磷浓度的相关性分析[J]. *长江流域资源与环境*, 2007, 16(2):231-235.

[18] 王岚, 蔡庆华, 张敏, 等. 三峡水库香溪河库湾夏季藻类水华的时空动态及其影响因素[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(8):1940-1946.

[19] WANG L, CAI Q H, TAN L, et al. Longitudinal differences of phytoplankton community during a period of small water level fluctuations in a subtropical reservoir bay (Xiangxi Bay, Three Gorges Reservoir, China) [J]. *International Review of Hydrobiology*, 2011, 96(4):381-396.

[20] WANG L, CAI Q H, TAN L, et al. Phytoplankton development and ecological status during a cyanobacterial bloom in a tributary bay of the Three Gorges Reservoir, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2011, 409(19):3820-3828.

[21] 朱永锋, 琚珊珊, 蔡庆华, 等. 三峡水库春季浮游植物群落特征及影响因素[J]. *长江流域资源与环境*, 2019, 28(12):2893-2900.

[22] 蔡庆华. 水域生态系统观测规范[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2007.

[23] HECKY R E, KILHAM P. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment[J]. *Limnology and Oceanography*, 1988, 33(4):796-822.

- 
- [24]TEISSIER S,PERETYATKO A,DE BACKER S,et al.Strength of phytoplankton-nutrient relationship:evidence from 13 biomanipulated ponds[J].Hydrobiologia,2012,689(1):147-159.
- [25]DENG J,SALMASO N,JEPPESEN E,et al.The relative importance of weather and nutrients determining phytoplankton assemblages difers between seasons in large Lake Taihu,China[J].Aquatic Sciences,2019,81(3):48.
- [26]孙婷婷,唐涛,申恒伦,等.香溪河流域不同介质中碳、氮、磷的分布特征及相关性研究[J].长江流域资源与环境,2015,24(5):853-859.
- [27]MIERUCH S,FREUND J A,FEUDEL U,et al.A new method of describing phytoplankton blooms:Examples from Helgoland Roads[J].Journal of Marine Systems,2010,79(1-2):36-43.
- [28]LIU X,FENG J F,WANG Y Q.Chlorophyll a predictability and relative importance of factors governing lake phytoplankton at different timescales[J].Science of the Total Environment,2019,648:472-480.
- [29]郑朔方,杨苏文,金相灿.铜绿微囊藻生长的营养动力学[J].环境科学,2005,26(2):152-156.
- [30]刘聚涛,杨永生,高俊峰,等.太湖蓝藻水华灾害灾情评估方法初探[J].湖泊科学,2011,23(3):334-338.
- [31]孔繁翔,马荣华,高俊峰,等.太湖蓝藻水华的预防、预测和预警的理论与实践[J].湖泊科学,2009,21(3):314-328.
- [32]WANG L,CAI Q H,XU Y Y,et al.Weekly dynamics of phytoplankton functional groups under high water level fluctuations in a subtropical reservoir-bay[J].Aquatic Ecology,2011,45(2):197-212.