

doi: 10.11835/j.issn.1000-582X.2025.253

引用格式:毛羽丰,张琴,李宏,等.水体中湍流对藻类的影响研究进展[J].重庆大学学报,2026,49(2): 1-18.



## 水体中湍流对藻类的影响研究进展

毛羽丰<sup>1</sup>,张琴<sup>1</sup>,李宏<sup>2</sup>,杨胜发<sup>1</sup>,肖毅<sup>1</sup>,何强<sup>2</sup>,余薇薇<sup>1</sup>,何蕊序<sup>1</sup>,  
郭文淑<sup>1</sup>,叶开来<sup>1</sup>,牟新杨<sup>1</sup>,胡江<sup>1</sup>

(1. 重庆交通大学 国家内河航道整治工程技术研究中心,重庆 400074; 2. 重庆大学 三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆 400045)

**摘要:**水动力条件在藻类生长与垂向迁移中扮演重要角色,但藻类对湍流的响应尚不十分明确。文章系统阐述了湍流对藻类的生物量和垂向迁移的影响以及影响藻类湍流敏感性的关键因素。首先,湍流可通过干预细胞分裂、能量代谢(光合作用与营养吸收)等过程来影响藻类生物量的积累。其次,湍流可通过介导藻类的浮力及机械稳定性等过程来影响藻类的垂向迁移行为。最后,从藻细胞生理结构与藻细胞生长阶段的角度出发分析了影响藻类湍流敏感性的因素。针对目前研究存在的问题,从深化藻类响应的分子机制研究、强化湍流研究系统构建、耦合藻类生理过程及湍流结构以提升模拟精度等方面提出了未来研究展望,旨在为变化水动力条件下的藻类行为研究、藻华防治对策制定及水生态系统服务功能评价提供科学依据和理论支撑。

**关键词:**湍流;藻类;生物量;垂向迁移;敏感性

中图分类号:X52

文献标志码:A

文章编号:1000-582X(2026)02-001-18

## Research progress on the effects of turbulence on algae in aquatic environments

MAO Yufeng<sup>1</sup>, ZHANG Qin<sup>1</sup>, LI Hong<sup>2</sup>, YANG Shengfa<sup>1</sup>, XIAO Yi<sup>1</sup>, HE Qiang<sup>2</sup>, YU Weiwei<sup>1</sup>,  
HE Ruixu<sup>1</sup>, GUO Wenshu<sup>1</sup>, YE Kailai<sup>1</sup>, MOU Xinyang<sup>1</sup>, HU Jiang<sup>1</sup>

(1. National Engineering Technology Research Center for Inland Waterway Regulation, Chongqing Jiaotong University, Chongqing 400074, P. R. China; 2. Key Laboratory of Ecological Environment in the Three Gorges Reservoir Area, Ministry of Education, Chongqing University, Chongqing 400045, P. R. China)

**Abstract:** Hydrodynamic conditions play an essential role in algal growth and migration, but the mechanisms underlying algal responses to turbulence remain poorly understood. This paper systematically reviews the effects of turbulence on algal biomass accumulation and vertical migration, and further examines key factors affecting algal sensitivity to turbulent environments. First, turbulence regulates biomass by disrupting cellular processes, such as cell division and energy metabolism (photosynthesis and nutrient absorption). Second, turbulence alters

收稿日期:2024-11-05 网络出版日期:2025-04-03

基金项目:国家重点研发计划资助项目(2023YFB2604700);中国科协青年人才托举工程资助项目(2022QNRC001)。

Supported by the National Key R&D Program of China (2023YFB2604700), and Young Elite Scientists Sponsorship Program by CAST (2022QNRC001).

作者简介:毛羽丰(1992—),博士,副教授,博导,主要从事水环境和水生态方向的研究,(E-mail)maoyufeng@cqjtu.edu.cn。

通信作者:胡江,(E-mail)hujiang1977@cqjtu.edu.cn。

vertical migration behavior by mediating algal buoyancy and mechanical stability. Finally, factors affecting algal turbulence sensitivity are analyzed in terms of cellular physiological structures and cell cycle phases. In view of current research gaps, future directions are proposed: deepening investigations into molecular regulatory mechanisms, establishing more comprehensive turbulence research frameworks, and improving coupled models linking algal physiology with turbulent physical structures to improve simulation accuracy. This review aims to provide theoretical support for understanding algal behavior under changing hydrodynamic conditions, developing bloom prevention and control strategies, and evaluating aquatic ecosystem services.

**Keywords:** turbulence; algae; biomass; vertical migration; sensibility

藻类是水生食物网的重要组成部分,在水生态系统物质循环和能量流动方面发挥关键作用。藻类的生长和迁移对水动力条件具有很强的依赖性<sup>[1-2]</sup>,而水资源的大规模开发和水利水电工程建设进一步改变了自然水生态系统中的水动力条件<sup>[3-5]</sup>,例如,大坝的建设会造成水流稳定性、流速频率以及河流流态的改变<sup>[6-7]</sup>。

已有的研究主要是从流速角度分析水动力对藻类的影响<sup>[8-10]</sup>。在各项水动力条件中,流速通常代表水流的宏观指标。然而,流速无法揭示水流微观流动特性,难以从机制层面阐明藻类对水动力条件的响应<sup>[3]</sup>。因此,为了更有效且深入地揭示水动力对藻的影响,需要进一步从水体流动特征视角进行解析。

自然界中的流体流动状态主要有2种形式,即层流和湍流。层流是指流体以层状流动的状态,流体粒子之间的运动是有序的,呈现出平行且整齐排列的状态;而湍流则是指流体粒子以紊乱、不规则的方式流动,流体粒子之间的运动是混乱的,呈现出旋转、涡旋和乱流的状态<sup>[11]</sup>。流态的转换与流动中的局部能量梯度密切相关。在流动过程中,由于流速和压力的波动,流体内部会产生涡旋,而这些涡旋之间的能量传递是湍流形成和发展的关键因素。当外部扰动(如障碍物、流速变化等)引起能量梯度时,湍流开始从局部区域扩展至整个流场。在这一过程中,能量通过涡旋级联从大尺度传递到小尺度,涡旋之间的相互作用不断加剧,导致流动变得更加复杂,最终进入完全湍流状态。此时,整个流场充满了高度不规则的涡旋结构,呈现出强烈的随机性。随着流动的进一步发展,湍流中的能量通过涡旋的分解和细化过程逐渐耗散为热能,流动最终达到稳态,表现为能量谱的自相似性。因此,湍流的运动规律表现出以下几个显著特点:随机性、多尺度涡旋结构、涡旋级联、能量耗散、非线性相互作用、自相似性以及较强的混合扩散能力<sup>[12-13]</sup>。

在自然界中,大多数水生环境都是由大小不一的漩涡组成的湍流。相较于流速,湍流可以直接从本质上表征流动特性对藻类的深层和特定影响<sup>[14]</sup>。当水体受到风力扰动,或受到搅拌、曝气等条件作用时会产生不同强度的湍流。湍流的产生可以增加水流施加在物体表面的剪切应力,侵蚀边界层厚度<sup>[15]</sup>,改变物质分布<sup>[16]</sup>,对水环境中藻类产生影响<sup>[10,17-21]</sup>。

已有的研究通过原位或室内试验方法探究湍流对藻类的影响。原位试验主要研究风浪强度产生的湍流对藻类的影响。室内试验中用于产生湍流的常见方法有4种:振荡网格、振动台、曝气,和 Couette 气缸<sup>[22-26]</sup>,而常用的湍流测量方法主要包括以下4类:流速测量(激光多普勒流速计、粒子图像测速法、声学 Doppler 流速计)、湍流强度测量(热线风速仪、激光粒子成像测速法)、湍流能量与涡旋强度(功率谱分析法、PIV 涡旋强度测量)、数值模拟(大涡模拟、雷诺平均法)<sup>[27-30]</sup>。试验中表征湍流强度最常见的指标是湍流耗散率( $\varepsilon$ ),其次是以模拟湍流所用到的机械设置表征湍流强度,例如,每分钟转数(r/min)、搅拌强度(m/s)、振动频率(Hz)、剪切速度(m/s)及转动角速度(rev/s)等指标。近期开展了湍流对藻类生长的影响研究,例如,相较于静水,在 90 r/min 的湍流强度组中,藻的平均生长率增加了将近 2.5 倍,而当湍流强度达到 200 r/min 时,藻生长速率降低了约一半<sup>[31]</sup>。同时,不同的藻类对湍流的响应也有一定差异<sup>[10,32]</sup>。例如,在一定湍流强度(120 r/min)作用下,脆杆藻(*Fragilaria crotonensis*)的光合效率增强,齿状硅藻(*S. hantzschii*)的光合效率几乎没有变化,而小环藻(*Cyclotella meneghiniana*)的光合效率降低<sup>[33]</sup>。

已有的研究表明,不同的湍流条件对不同的藻类的影响有较大差异,但藻类对湍流的响应机制尚不十分明确。本研究从藻类的生物量、迁移以及潜在关联因素出发,从藻细胞生理代谢视角切入,系统地分析并总

结湍流对藻类的影响效应及机理,旨在为变化水动力条件下的藻类行为研究、藻华防治对策制定、水生态系统服务功能评价等提供科学依据和理论支撑。

1 湍流对藻类生物量的影响

适度的湍流强度可以提升藻类生物量,而强湍流则降低藻类的生物量。例如, San 等<sup>[17]</sup>的研究表明,在湍流强度为 0.5 Hz 时藻细胞密度峰值为 0.087 mg/L,约为静水中峰值的 145%;但当湍流强度提升至 1.5 Hz 时,藻细胞密度峰值仅为 0.060 mg/L,约为静水中峰值的 78%。Li 等<sup>[34]</sup>研究表明,当湍流强度  $\varepsilon$  在 0~0.050 58 m<sup>2</sup>/s<sup>3</sup> 范围内时,蓝藻细胞密度对湍流强度的增加呈“先升高后降低”的单峰式响应;当湍流强度为 0.022 59 m<sup>2</sup>/s<sup>3</sup> 时,细胞密度达到峰值,为每毫升  $(2.35 \pm 0.20) \times 10^6$  cells,约为静水组的 1.9 倍,但随着湍流强度的进一步增加,细胞密度降低(见表 1)。藻类作为水生食物网的重要组成部分,在水生态系统物质循环和能量流动方面发挥关键作用,其生物量的变化不仅与藻华的灭亡与爆发密切相关,还显著影响生态系统稳定性。因此,明确湍流对藻类生物量的影响机制对于藻华的控制与维护水生态系统稳定性具有重要意义。

湍流会驱动水生环境发生变化,为了应对快速的环境变化,生物可以通过激活复杂的信号网络来快速做出响应<sup>[35]</sup>,进而导致生物生理上的变化。已有研究表明,湍流可以介导细胞的增殖与代谢过程来影响藻类生物量<sup>[36-37]</sup>。

表 1 湍流对藻类生物量的影响  
Table 1 Effects of turbulence on algal biomass

| 藻类                                         | 试验仪器                  | 湍流量化指标        | 湍流强度范围                                                     | 响应指标                        | 影响效应                                                                                                                                                                                        | 文献   |
|--------------------------------------------|-----------------------|---------------|------------------------------------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 铜绿微囊藻<br>( <i>Microcystis aeruginosa</i> ) | 烧杯、磁力<br>搅拌器          | 转速            | 100~200 r/min                                              | 细胞密度、叶<br>绿素 a(Chla)<br>浓度  | 在试验湍流强度范围内藻密<br>度随湍流强度的增加先增加<br>后减少<br><br>适度湍流强度( $\varepsilon < 0.000\ 17\ \text{m}^2/\text{s}^3$ )<br>有利于藻生物量积累,强湍流<br>( $\varepsilon > 0.000\ 17\ \text{m}^2/\text{s}^3$ )不利于藻生<br>物量积累 | [38] |
| 铜绿微囊藻                                      | 隔栅搅拌                  | $\varepsilon$ | 0~8.93×<br>10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> /s <sup>3</sup> | Chla 含量、<br>藻类生物量           | 适度的湍流强度促进藻的生<br>长(0~2 Hz),当湍流强度过高<br>时抑制藻类的生长(3 Hz)                                                                                                                                         | [39] |
| 铜绿微囊藻                                      | 定制液压<br>旋转装置          | 叶片角速度         | 0~17 rad/s                                                 | Chla 浓度、<br>藻类生长速<br>率、细胞密度 | 在试验湍流强度范围,藻生长<br>速率与细胞密度随着湍流强<br>度的增强先增加后减小                                                                                                                                                 | [36] |
| 铜绿微囊藻                                      | 生物反应<br>器振荡网<br>格系统   | 振动频率          | 0~3 Hz                                                     | Chla 浓度、<br>生长速率            | 藻密度随湍流强度的增加先<br>增加后减小                                                                                                                                                                       | [40] |
| 铜绿微囊藻                                      | 振荡<br>培养箱             | 转速            | 0~400 r/min                                                | Chla 浓度、<br>细胞密度            | 高曝气强度(1.2 L/min)抑制<br>了藻生物量的积累                                                                                                                                                              | [41] |
| 铜绿微囊藻                                      | 配备曝气装<br>置的圆柱形<br>反应器 | 曝气强度          | 0.16 L/min(低<br>强度);1.2 L/min<br>(高强度)                     | 生物量                         | 相较于静水,适度湍流(0.5 Hz)<br>强度增大藻密度,强湍流(2 Hz)<br>减少藻密度                                                                                                                                            | [17] |
| 天然水生环境中<br>存在的多种藻类                         | 振荡栅湍<br>流反应器          | 振动频率/Hz       | 0~2.0                                                      | Chla 浓度、<br>细胞密度            | 过高的湍流强度(4.16 rev/s)<br>抑制藻的生长及生物量的积累                                                                                                                                                        | [42] |
| 四尾栅藻<br>( <i>Scenedesus quadricaud</i> )   | 电子控制<br>的马达和<br>滑轮系统  | 角速度           | 0~4.16 rev/s                                               | Chla 浓度、<br>生长速率            | 试验范围内,湍流强度的增加<br>促进了藻类的生长                                                                                                                                                                   | [10] |
| 水华微囊藻<br>( <i>Microcystis flos-aquae</i> ) | 自行设<br>计的叶<br>轮系统     | 转速            | 0~500 r/min                                                | 生长速率、<br>Chla 浓度            |                                                                                                                                                                                             |      |

续表 1

| 藻类                                                        | 试验仪器                | 湍流量化指标        | 湍流强度范围                                                                                   | 响应指标             | 影响效应                                                                                                                                                 | 文献   |
|-----------------------------------------------------------|---------------------|---------------|------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 毛枝藻和螺旋藻<br>( <i>Stigeocloniom</i> ,<br><i>Spirulina</i> ) | 泵与<br>缓冲罐           | 雷诺数( $Re$ )   | 0~34 000                                                                                 | Chla 浓度、<br>生长速率 | 适度的湍流强度( $7\ 500 > Re > 0$ )促进藻生物量积累,强湍流( $33\ 700 > Re > 7\ 500$ )抑制藻生物量积累                                                                          | [43] |
| 衣藻<br>( <i>Chlamydomonas</i> )                            | 振动<br>系统            | 幅度、<br>振动频率   | 幅度 0.15~<br>0.45 G、频率<br>0~100 Hz                                                        | 细胞密度、<br>Chla 浓度 | 试验范围内,湍流促进了藻生物量的积累(振动处理的藻生物量比未振动处理的藻生物量增加了 27%)                                                                                                      | [44] |
| 长孢藻<br>( <i>Dolichospermum</i> )                          | 螺旋桨                 | 转速            | 0~250 r/min                                                                              | 细胞密度、<br>Chla 浓度 | 在 3 种不同的特定生长率下,藻密度皆随湍流强度增强而增强                                                                                                                        | [18] |
| 微囊藻<br>( <i>Microcystis</i> )                             | 小型<br>潜水泵           | $\varepsilon$ | $\varepsilon=2.98 \times 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s}^3$                                 | 细胞密度、<br>Chla 浓度 | 湍流促进藻生物量的积累(间歇性和连续性湍流组中藻平均密度分别是静水组的 4.23 倍和 2.91 倍)                                                                                                  | [45] |
| 水华束丝藻<br>( <i>Aphanizomenon<br/>flosaquae</i> )           | 叶轮旋<br>转搅拌          | $\varepsilon$ | 0.001 51~<br>0.050 58 $\text{m}^2/\text{s}^3$                                            | 细胞丰度             | 细胞丰度随着湍流强度的增强先增大后减小                                                                                                                                  | [34] |
| 圆筛藻<br>( <i>Coscinodiscaceae</i> )                        | 振动台                 | $\varepsilon$ | 10 $\text{cm}^2/\text{s}^3$                                                              | 藻细胞数量            | 湍流促进了藻生物量积累(湍流组中的藻生物量约为静水组的 1.7 倍)                                                                                                                   | [46] |
| 杜氏藻( <i>Dunaliella<br/>salina</i> )                       | 扬声器<br>流生物<br>反应器   | 雷诺数( $Re$ )   | 0~51                                                                                     | 藻类数量、<br>Chla 含量 | 湍流促进了藻生物量积累,试验结束时,湍流组的藻细胞密度变化率(提高了 2 倍)高于静水组(无明显变化)                                                                                                  | [47] |
| 水华鱼腥藻<br>( <i>Anabaena<br/>flos-aquae</i> )               | 六联搅拌<br>反应器         | $\varepsilon$ | 0,6.65 $\times$<br>10 <sup>-5</sup> $\text{m}^2/\text{s}^3$                              | 藻类密度、<br>比生长速率   | 相较于静水,湍流( $\varepsilon=6.65 \times 10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}^3$ )促进了藻密度的积累                                                                        | [48] |
| 复合藻                                                       | 近似均匀<br>的湍流模<br>拟系统 | $\varepsilon$ | 0~2.25 $\times$<br>10 <sup>-3</sup> $\text{m}^2/\text{s}^3$                              | 细胞密度             | 湍流强度的增加显著降低了藻密度的减少速率                                                                                                                                 | [49] |
| 复合藻                                                       | 近似均匀<br>湍流模拟<br>系统  | $\varepsilon$ | 0~1.80 $\times$<br>10 <sup>-2</sup> $\text{m}^2/\text{s}^3$                              | 细胞密度             | 湍流促进藻密度的积累(培养期间内,湍流组的最大藻密度显著高于静水组)                                                                                                                   | [50] |
| 复合藻                                                       | 振荡网格                | $\varepsilon$ | 7.9 $\times$ 10 <sup>-5</sup> ~<br>7.8 $\times$ 10 <sup>-3</sup> $\text{m}^2/\text{s}^3$ | 生物量              | 湍流促进了藻生物量的积累( $\varepsilon=7.8 \times 10^{-3} \text{ m}^2/\text{s}^3$ 的湍流组中藻生物量是 $\varepsilon=7.9 \times 10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}^3$ 的湍流组中的 6 倍) | [24] |
| 复合藻                                                       | 人工混合                |               |                                                                                          | 细胞密度             | 人工混合抑制了藻密度的积累                                                                                                                                        | [51] |

## 2 湍流对藻类增殖代谢的影响

湍流可以通过影响藻类的细胞分裂与能量代谢(光合作用及营养吸收)等过程进而影响藻类生物量的积累(见图1)。

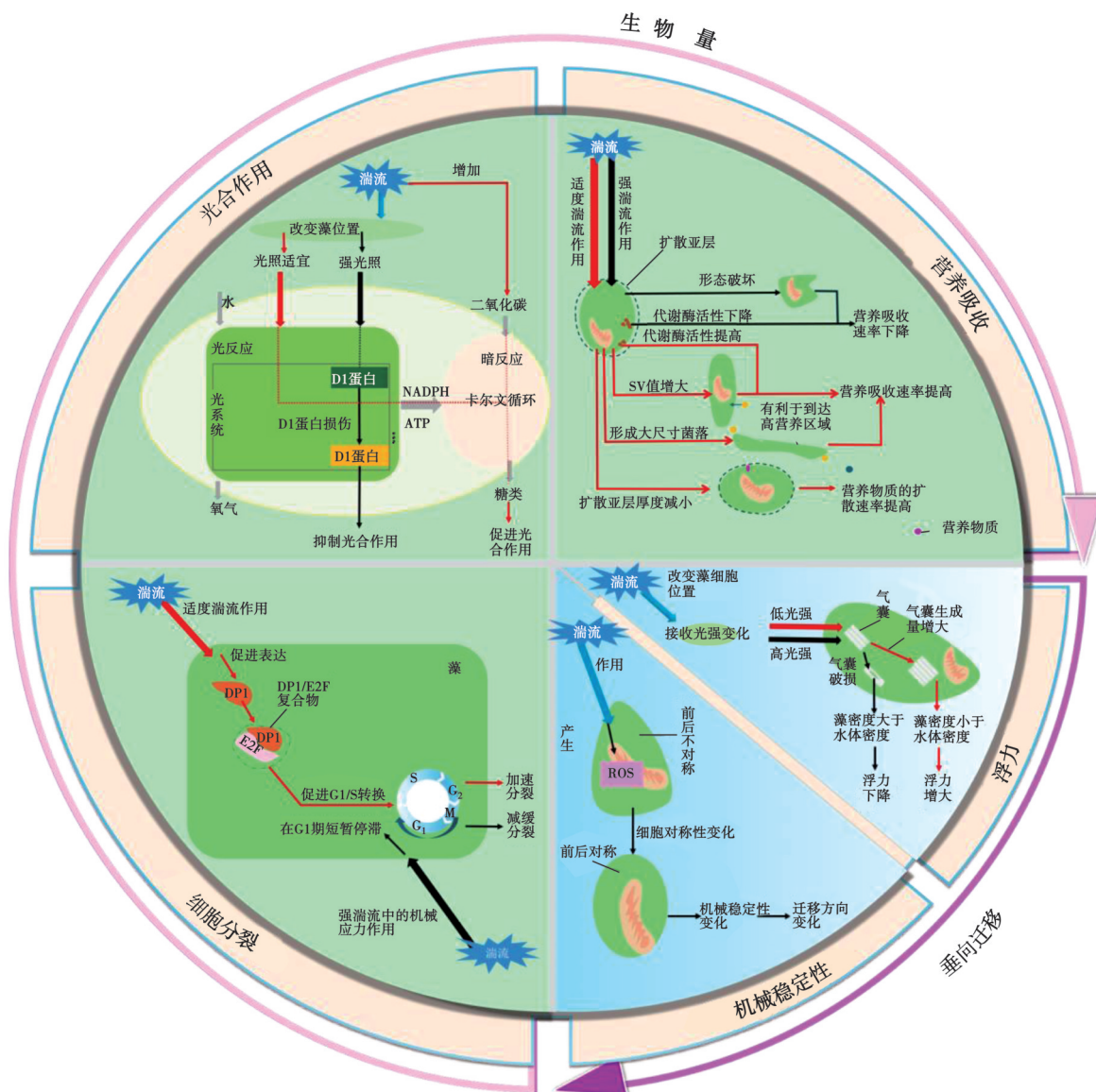


图1 湍流对藻类生物量及垂向迁移的影响机制示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the impact of turbulence on algal biomass and vertical migration

### 2.1 细胞分裂

湍流对藻类细胞分裂的影响主要表现为适度的湍流推进细胞周期(细胞生命中一系列有序的事件,从单个亲本细胞分裂产生2个新的子细胞,到这些子细胞的后续分裂<sup>[52]</sup>)的进程,进而促进细胞分裂(细胞分裂引起的细胞数量的增加称为细胞增殖)。强湍流则阻碍细胞周期的进程,进而抑制细胞分裂。

适度的湍流可以促进细胞周期蛋白的表达,激活细胞周期,加速细胞分裂进而促进增殖。Paik等<sup>[44]</sup>研究表明,相较于对照组,模拟湍流的振动处理使藻细胞的细胞周期激活相关蛋白(DP1)的表达水平提高,细胞周期抑制相关蛋白(*smt*)表达水平降低。

当湍流强度过高时,藻细胞表面所受机械应力大幅增加,造成细胞周期短暂停滞,减缓细胞分裂进而抑

制细胞增殖。在湍流中,一方面因时均流速不同,各流层间的相对运动仍然存在黏性切应力。另一方面,由于湍流质点存在脉动,相邻流动层之间动量交换,从而在流动层分界面上产生了湍流附加切应力<sup>[11]</sup>。因此,相较于层流,湍流增加了施加在藻细胞上的机械应力。在动物细胞中,机械应力已被证实在调控细胞周期进程中发挥作用。Benham-Pyle等<sup>[53]</sup>研究表明,施加于上皮单分子层的机械应力通过控制相关蛋白的转录活性影响细胞周期进程和合成期(synthesis phase, S期)的进展。对藻细胞的研究进一步证实了上述结论,Yeung等<sup>[37]</sup>研究表明,在150 r/min的湍流强度下,甲藻(*Pyrrophyta*)细胞周期短暂停滞在第一间隙期(gap phase, G1期),进入S期的时间比静水组中藻细胞延长了2~3 h。

## 2.2 能量代谢

### 2.2.1 光合作用

光合作用是藻类最重要的代谢过程之一,水体中的藻类通过光合作用进行光合固碳,从而将二氧化碳转化为储存着能量的有机物,进而促进细胞生长<sup>[40]</sup>。因此,湍流可以通过干预藻类光合作用来影响藻类生物量。

湍流对藻类光合作用的影响表现为低至中等强度的湍流可以增强藻类光合作用进而促进藻类生长,强湍流则降低光合作用进而抑制藻类生长。例如,Leupold等<sup>[54]</sup>研究表明,在湍流强度为126 cm/s时,小球藻(*Chlorella vulgaris*)的光合活性达到最大值,比静水组提高4.0%。在63~126 cm/s的湍流强度下,斜生栅藻(*Tetrademus obliquus*)的光合活性相较于静水组增加了4.8%。但在126 cm/s以上,随着湍流强度的进一步增加,二者的光合活性持续下降。

湍流可以通过改变藻类空间位置进而影响光照和碳源吸收,最终干预藻类光合作用<sup>[55]</sup>。例如,Ogilvie等<sup>[56]</sup>研究表明,低至中等强度的湍流可以改变藻类所处水环境中的位置和光能的分布,引起光照辐射的改变,有利于藻类光合作用和能量代谢。江林燕等<sup>[57]</sup>研究表明,湍流能够提高水体中CO<sub>2</sub>浓度,为藻细胞光合作用供应充足的底物,进而促进光合作用。然而,当湍流使藻类暴露于高辐照环境中时会使其光合作用降低。高辐照度会引起D1反应中心蛋白(D1蛋白)的损伤,导致光系统II(PSII)的电子传递速率降低进而抑制藻类的光合作用<sup>[58]</sup>。

### 2.2.2 营养吸收

营养物质是支撑生命的重要物质,是影响藻类生长的关键因子<sup>[59-61]</sup>。因此,湍流可以通过介导营养吸收过程进而影响藻类的生物量<sup>[62]</sup>。

湍流对藻细胞营养吸收的影响主要表现为适度的湍流强度促进藻细胞的营养吸收,强湍流阻碍藻细胞的营养吸收(见表2)。例如,Xiao等<sup>[10]</sup>研究表明,在湍流强度 $\varepsilon$ 小于 $2.26 \times 10^{-2} \text{ m}^2/\text{s}^3$ 时,随着湍流强度的增加,鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)对磷酸盐的吸收量增加,但当湍流强度 $\varepsilon$ 大于 $2.26 \times 10^{-2} \text{ m}^2/\text{s}^3$ 时,藻细胞对磷酸盐的吸收量随湍流强度的增加急剧下降。

营养通量受2个过程的影响:营养物质在细胞表面的扩散速率和细胞吸收营养物质的速率<sup>[18]</sup>。一方面,湍流可以改变营养物质在藻细胞表面的扩散速率,适度的湍流可以通过减少细胞周围扩散亚层(细胞周围分子扩散过程占主导地位的区域)厚度,进而促进营养物质在细胞表面的扩散速率。Warnaars等<sup>[63]</sup>研究表明在 $\varepsilon$ 大于 $10^{-7} \text{ m}^2/\text{s}^3$ 的湍流强度范围内细胞周围扩散亚层的厚度随湍流强度增加而急剧下降。在水生环境中,细胞表面的营养物质浓度总是低于周围的流体中营养物质的浓度<sup>[63-64]</sup>。为了进行吸收,营养盐必须克服细胞周围的扩散亚层,减少扩散亚层厚度有益于细胞的营养吸收。

另一方面,湍流可以改变藻类的形态影响细胞吸收营养物质的速率(见表3)。藻类以单细胞或群体聚集为典型特征,其大小和形态受到湍流的影响。首先,适度的湍流强度可以通过改变藻类形态大小,提升藻细胞营养吸收速率。Pahlow等<sup>[65]</sup>研究表明,对于单个细胞而言,形态学对营养吸收速率的影响主要反映在细胞表面积与体积的比值的差异上。同时,有研究表明,湍流强度的增加使藻细胞表面积与体积的比值增加<sup>[18]</sup>,有助于藻细胞摄取营养<sup>[66]</sup>。杨桂军等<sup>[67]</sup>、Qin等<sup>[68]</sup>以及Li等<sup>[69]</sup>研究表明,适度的湍流强度可以增加藻类菌落大

小。由于较大的菌落具有更大的垂直迁移速度,因此,大尺寸菌落的形成有益于藻类暴露于营养物质丰富的位置<sup>[70-74]</sup>,提升藻类的营养吸收速率。然而,高强度湍流会破坏藻类形态,降低藻细胞的营养吸收速率。Song等<sup>[36]</sup>研究表明,湍流强度 $\varepsilon$ 在 $0\sim 0.730\text{ m}^2/\text{s}^3$ 范围内,细胞变形率(变形率的值更接近1,表明藻类细胞形态更适合生长)随湍流强度增加先增大后减小,而当湍流强度 $\varepsilon$ 大于 $0.049\text{ m}^2/\text{s}^3$ 时,细胞变形率随湍流强度增加迅速降低,养分吸收率下降。Li等<sup>[69]</sup>研究表明,当湍流强度 $\varepsilon$ 大于 $3.16\times 10^{-6}\text{ m}^2/\text{s}^3$ 时,水面聚集的大尺寸菌落快速分解消失。其次,湍流可以通过影响藻细胞内相关酶的活性,进而影响藻的营养吸收过程。碱性磷酸酶(APA)是一种正磷酸单酯水解酶,主要参与藻细胞磷代谢和信号肽传导,可以补充磷营养和影响磷循环<sup>[75]</sup>。Zheng等<sup>[76]</sup>研究表明,在同一磷浓度下,APA活性先与湍流强度成正比,当湍流强度达到 $300\text{ r/min}$ 后,二者成反比。因此,湍流可以通过干预APA活性,进而影响藻类吸收营养物质的速率。同时,湍流也可以通过干预ATP合成酶活性来影响藻类吸收营养物质速率。ATP合成酶可催化胞内能量物质ATP的合成,为藻细胞的生命活动提供能量。Song等<sup>[36]</sup>研究表明,ATP合成酶的活性随湍流强度增强而增强,当湍流强度 $\varepsilon$ 大于 $0.325\text{ m}^2/\text{s}^3$ 时,ATP合成酶的活性随湍流强度的增强而降低。

表 2 湍流对藻类营养盐吸收的影响  
Table 2 Effects of turbulence on nutrient uptake by algae

| 试验藻种                                              | 响应指标                          | 影响效应                                                                                                                                       | 文献   |
|---------------------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 圆筛藻                                               | 藻类密度、磷酸盐浓度                    | 相较于静水组,湍流促进了藻对磷酸盐的吸收                                                                                                                       | [46] |
| 羊角月牙藻<br>( <i>Selenastrum<br/>capricornutum</i> ) | 藻类生长速率及硝酸盐、亚硝酸盐、溶解性磷酸盐(SRP)浓度 | 相较于静水组,低到中等强度的湍流可以减少细胞周围扩散亚层厚度,促进营养吸收                                                                                                      | [63] |
| 铜绿微囊藻                                             | 藻类生长周期、藻类密度、生长速度              | 湍流可能导致藻细胞外扩散层变薄,并促进营养物质向藻类细胞的运输                                                                                                            | [77] |
| 杜氏藻                                               | 藻类数量、Chla 含量、蛋白质及总脂肪酸浓度       | 相较于静水组,低到中等强度湍流使藻蛋白质、总脂肪酸浓度增加了 2 倍                                                                                                         | [47] |
| 微囊藻                                               | 藻类生物量、Chla 含量及铵盐浓度            | 水体紊动引起沉积物再悬浮,导致流体中磷酸盐和铵盐浓度升高,促进藻细胞营养吸收                                                                                                     | [78] |
| 水华微囊藻、<br>水华鱼腥藻                                   | 藻类生长速率以及胞内总磷(TCP)、SRP、聚磷酸盐浓度  | 适度的湍流强度(<300 r/min)提高了藻对磷酸盐的吸收率,而强湍流(>300 r/min)降低了藻对磷酸盐的吸收率                                                                               | [10] |
| 水华鱼腥藻                                             | 藻类密度、比生长速率、SRP、TCP            | 适度的湍流强度可以提升磷元素的吸收速率(较静水组提高了 89.5%)                                                                                                         | [48] |
| 长孢藻                                               | 藻类密度、细胞内氮磷、氮磷吸收速率             | 一定的比生长率下,相较于静水组,湍流强度的增加提高了藻细胞吸收氮磷的速率                                                                                                       | [18] |
| 铜绿微囊藻                                             | Chla 含量、藻类生物量、比生长率            | 相较于静水组,湍流促进了藻对磷元素的吸收                                                                                                                       | [39] |
| 铜绿微囊藻                                             | 比生长速率、磷浓度                     | 相较于静水组,适度的湍流强度(100、200 r/min)显著提高了藻对磷的吸收速率,强湍流显著降低了(300 r/min)磷吸收率                                                                         | [76] |
| 复合藻                                               | 佩克莱数( $Pe$ )、舍伍德数( $Sh$ )     | $Pe$ 和 $Sh$ 随着细胞大小和 $\varepsilon$ 的增加而增加,表明湍流增加了营养盐流向细胞的通量                                                                                 | [79] |
| 铜绿微囊藻                                             | 总氮(TN)和总磷(TP)吸收率              | 相较于静水组,适度的湍流( $\varepsilon=0.216\text{ m}^2/\text{s}^3$ )提高了藻对TN、TP的最大吸收率;强湍流( $\varepsilon=0.730\text{ m}^2/\text{s}^3$ )降低了藻对TN、TP的最小吸收率 | [36] |

表 3 湍流对藻类形态结构的影响

Table 3 Effects of turbulence on algae morphology and structure

| 藻类                                                | 响应指标                                                     | 影响效应                                                                                                                                                                                         | 文献   |
|---------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 长孢藻                                               | 细胞长宽比、表面积、藻丝长度                                           | 藻细胞长宽比、比表面积随着湍流强度的增加而增加,藻丝长度随着湍流强度的增加而减小                                                                                                                                                     | [18] |
| 颗粒直链藻( <i>Melosira granulata</i> )                | 细丝尺寸                                                     | 湍流( $\varepsilon=7.8\times10^{-3}\text{ m}^2/\text{s}^3$ )增加了藻细丝尺寸平均值                                                                                                                        | [24] |
| 多边舌甲藻( <i>Lingulodinium polyedrum</i> Pyrrophyta) | 平均横截面积(CSA)                                              | 适度的湍流强度( $\varepsilon=10^{-8}\sim10^{-4}\text{ m}^2/\text{s}^3$ )使藻 CSA 减小,强湍流( $\varepsilon=10^{-4}\sim10^{-3}\text{ m}^2/\text{s}^3$ )使藻类 CSA 增大                                           | [80] |
| 甲藻                                                | 细胞平均体积                                                   | 相较于静水中,模拟海面湍流运动使藻细胞平均体积减小 53%                                                                                                                                                                | [25] |
| 铜绿微囊藻                                             | 圆比、偏心率、直径增加率、变形率                                         | 相较于静水组增加,适度的湍流强度( $\varepsilon=0.013\sim0.410\text{ m}^2/\text{s}^3$ )提高藻细胞直径增加率,降低了藻细胞的圆率和偏心率,强湍流对细胞形态造成损伤                                                                                  | [36] |
| 水华鱼腥藻                                             | 藻丝长度、细胞长宽、比表面积                                           | 相较于静水组,湍流( $\varepsilon=6.65\times10^{-5}\text{ m}^2/\text{s}^3$ )增大细胞宽度、比表面积,减小细胞长度与藻丝长度                                                                                                    | [48] |
| 水华鱼腥藻                                             | 藻丝长度                                                     | 相较于静水组,湍流( $\varepsilon=2.26\times10^{-2}$ 、 $5.06\times10^{-2}\text{ m}^2/\text{s}^3$ )减小了藻丝长度(分别下降 69% 和 47%)                                                                              | [10] |
| 微囊藻                                               | 群体大小                                                     | 模拟紊动 24 h 后,湍流处理增大了藻细胞群体大小(是作用前的 3.38 倍)                                                                                                                                                     | [67] |
| 微囊藻                                               | 菌落尺寸                                                     | 水流紊动使菌落尺寸增大,水体紊动后菌落尺寸由台风前的 20.2 $\mu\text{m}$ 增大至 70.1 $\mu\text{m}$                                                                                                                         | [68] |
| 微囊藻                                               | 群体大小                                                     | 持续的湍流下,藻细胞群体的大小迅速增大                                                                                                                                                                          | [67] |
| 复合藻                                               | 总生物量 50% 的直径( $D_{50}$ )                                 | 湍流( $\varepsilon=0.364\text{ m}^2/\text{s}^3$ )培养降低了 $D_{50}$ (10 min 后, $D_{50}<100\text{ mm}$ ; 30 min 后, $D_{50}<40\text{ mm}$ )                                                          | [81] |
| 铜绿微囊藻                                             | 质量积累分布 10%( $d_{p10}$ )、50%( $d_{p50}$ )、等效球形直径( $d_e$ ) | 湍流强度的增大使藻细胞团群体分解,直径较小的藻细胞群体质量分数随紊动时间的增加而增加                                                                                                                                                   | [82] |
| 复合藻                                               | 菌落尺寸                                                     | 水流紊动使藻菌落尺寸增大,水体紊动后菌落尺寸由台风来临前的 20 $\mu\text{m}$ 增长至 50 $\mu\text{m}$                                                                                                                          | [83] |
| 复合藻                                               | 菌落平均粒径                                                   | 湍流培养增加藻菌落的平均粒径。湍流( $\varepsilon=6.17\times10^{-3}$ 、 $6.17\times10^{-3}$ 、 $1.10\times10^{-2}\text{ m}^2/\text{s}^3$ )培养后,平均粒径分别由最初的 91.26 $\mu\text{m}$ 增加至 108.2、121.8、143.6 $\mu\text{m}$ | [50] |
| 铜绿微囊藻                                             | 菌落大小                                                     | 湍流增加了藻菌落大小,湍流(50、100、200、400 r/min)组中菌落大小显著大于静水组                                                                                                                                             | [68] |

3 湍流对藻类垂向迁移的影响

湍流对藻类的迁移作用主要体现在水平迁移和垂向迁移 2 个方面<sup>[14,84]</sup>。水平迁移主要是流体对藻类的运输。由于藻类不具备固定生态位,会受到水流作用力的影响,当水体做湍流运动时,由于流体质点的脉动,湍流中存在的雷诺应力使藻类出现水平方向的迁移。湍流通过增强水体的混合和扩散作用,促进藻类在水体中的水平迁移,尤其是在强湍流区域,藻类的扩散速度明显加快。此外,湍流的多尺度涡旋结构使藻类能够在水平面内更广泛地分布,甚至在较大的水域范围内迁移<sup>[85-87]</sup>。因此,湍流对藻类水平方向上的迁移主要

受到湍流本身特征的影响,如湍流强度、涡旋结构和水流的速度等。而藻类在垂向方向的迁移行为则更为复杂,主要由于其与藻类本身特征紧密关联。垂向迁移是藻类的普遍特征,也是藻类维持正常生命活动的重要行为。形成藻华的物种中有90%可以在水体中垂向迁移<sup>[88]</sup>。垂向迁移可以使藻细胞在白天时驻留在水面以增强光能的获取,同时,藻细胞可以依靠稳定的扭矩在水柱垂向方向上迁移<sup>[89]</sup>,以进入更深的水域获取营养物质<sup>[90-91]</sup>。同时,不同于水平位置的变化,垂向位置的变化还会直接影响到藻类的生长和生理过程。研究表明,湍流可以通过调节藻细胞的浮力及机械稳定性影响藻类的垂向迁移(见图1)。

### 3.1 细胞浮力

湍流通过干预藻细胞对光照的利用改变藻细胞浮力,进而影响藻类的迁移。Singh等<sup>[92]</sup>研究表明,湍流可以改变藻类所处水环境中的位置导致藻类所受光照产生变化。同时,Fang等<sup>[70,93]</sup>研究表明,光照是影响藻细胞上浮的主要影响因素,低光强条件下,蓝藻(*Cyanobacteria*)藻细胞中伪空胞(气囊)生成量增大使得藻密度小于水体密度从而导致藻类上浮。在高光强条件下,由于细胞镇重物的生成及细胞膨压的上升,使得伪空胞塌陷破裂,浮力下降<sup>[94-95]</sup>。

### 3.2 细胞机械稳定性

湍流可以调节藻细胞的机械稳定性,进而影响藻细胞迁移。湍流可以使藻细胞内活性氧(ROS)含量增加。例如,Sengupta等<sup>[14]</sup>研究表明,在湍流刺激下初始向上迁移的细胞群体中会出现向下迁移的亚群体,对向下迁移的亚群细胞分析表明,胞内ROS含量显著增加。而ROS参与细胞形态的调节,ROS积累所影响的胞内空间调节是决定细胞形状的重要因素<sup>[96]</sup>。例如,在植物细胞的研究中表明,ROS在生长根毛尖端的局部积累促进根毛的极性(细胞在形态结构和功能上的不对称性分布)伸长生长<sup>[97]</sup>。Carrara等对2个亚群形态进行测量后发现,向上迁移细胞形态前后不对称,前窄后宽,而向下迁移细胞(ROS积累)前后对称。因此,湍流造成藻细胞内活性氧的积累可以调节藻细胞形态,而细胞形态的变化会影响其机械稳定性(由细胞形状的不对称性或细胞密度的不均匀分布产生的,其允许细胞保持其相对于重力的方向)<sup>[14,98]</sup>。藻细胞的机械稳定性可以通过稳定性参数 $A=(2B^{-1})$ 来测量,其中 $B$ 是细胞在受到扰动后旋转回其垂向平衡方向的特征时间。 $B$ 的数值越大表示稳定性越差,而 $B$ 的符号表示向上( $B>0$ )或向下( $B<0$ )稳定性<sup>[99]</sup>。Sengupta等<sup>[14]</sup>研究表明,向上迁移的藻细胞的 $B\uparrow=19.3\text{ s}\pm 13.5\text{ s}$ ,而向下迁移的藻细胞(活性氧积累)的 $B\downarrow=-23.1\text{ s}\pm 10.2\text{ s}$ 。因此,相较于未进行湍流处理前藻细胞的机械稳定性( $B=10.4\text{ s}\pm 1.5\text{ s}$ ),处理30 min后出现的2个亚群机械稳定性降低,并且具有相反的稳定性。

## 4 藻类湍流敏感性

由于湍流中流体微团的不规则运动,湍流切应力为黏性切应力与附加切应力之和<sup>[15]</sup>。随着湍流强度的增大,作用在细胞上的剪切力(切应力)也随之增大。Leupold等<sup>[54]</sup>研究表明,当湍流强度为126 cm/s时,抗剪切能力强的凯氏类小球藻(*C. reinhardtii*)比生长速率提高了7%,然而,该湍流强度使抗剪切能力弱的丝状蓝藻死亡。因此,抗剪切能力越低的藻类,其湍流敏感性越高(阈值越低)。由于不同藻类湍流敏感性的差异,湍流强度的变化会影响水体中优势藻种的更替。在特定湍流强度下,最为适应的藻类演替为优势藻大量繁殖积累生物量。例如,Nieuwe Meer湖的人工混合导致的湍流增强使水体中优势藻种由微囊藻转变为小球藻<sup>[100]</sup>。Yu等<sup>[101]</sup>研究表明,随着湍流强度的降低,优势藻种明显由小球藻属转变为微囊藻属。一方面,优势藻种的演替会影响与水质相关的生态系统服务。例如,当蓝藻成为优势藻大量繁殖不仅会加剧水体富营养化促进藻华的发生,还会增加水的浊度和pH值,从而降低生态系统服务,如常见鱼腥藻、束丝藻和颤藻等淡水丝状蓝藻会释放一类具有神经毒性的毒素(鱼腥藻毒素)进入水中危害水质健康<sup>[102-104]</sup>。另一方面,群落的演替会显著影响藻类群落结构与生态系统功能。例如,Amorim等<sup>[105]</sup>研究表明,相较于甲藻与绿藻,蓝藻成为优势藻种大量繁殖后,藻类群落中物种的丰富度、Shannon-Weiner指数(物种多样化指数)升高。藻类群落资源利用效率(resource utilization efficiency, RUE):衡量供应资源转化为新生物量的比例,与生态系统中潜在生

产力相关,与藻类物种丰富度与多样化呈正相关<sup>[106-107]</sup>。RUE 的升高或降低影响群落生产力以及养分储存的能力,进而影响水生态系统的能量循环和物质循环等功能<sup>[108]</sup>。因此,明确藻类的湍流敏感性对厘清藻类对水动力条件的响应及维护水体生态功能具有重要意义。研究表明,藻细胞结构、形态特征与生长阶段对藻类湍流敏感性起着关键作用(见表 4)。

表 4 藻类的湍流阈值  
Table 4 Turbulence threshold of algae

| 藻类    | 细胞特征                                                | 试验湍流范围                                                     | 湍流阈值                                                                                   | 阈值点效应                         | 文献    |
|-------|-----------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|-------|
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 100~200 r/min                                              | 150 r/min                                                                              | 藻生长速率最高                       | [38]  |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | $\varepsilon=0\sim0.730\text{ m}^2/\text{s}^3$             | $0.297\text{ m}^2/\text{s}^3$<br>$0.325\text{ m}^2/\text{s}^3$                         | 藻的营养盐吸收率最高<br>藻的能量代谢最佳        | [36]  |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 0~400 r/min                                                | 300 r/min                                                                              | Chla 含量最高                     | [109] |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 0~200 r/min                                                | 120 r/min                                                                              | 藻营养盐消耗量最大,抗氧化酶活性最高            | [110] |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 0~900 r/min                                                | 300 r/min                                                                              | 藻比生长率最高                       | [57]  |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 0~3 Hz                                                     | 2 Hz                                                                                   | 藻生物量最大                        | [38]  |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 0~400 r/min                                                | 100 r/min                                                                              | 藻平均菌落尺寸最大,细胞丰度、生长速率最大         | [40]  |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 1~4 Hz                                                     | 2 Hz                                                                                   | 藻的代谢活性最佳,脂酶活性最高               | [111] |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | $\varepsilon=0\sim8.93\times10^{-3}\text{ m}^2/\text{s}^3$ | $3.25\times10^{-3}\text{ m}^2/\text{s}^3$                                              | 藻密度最高                         | [39]  |
| 铜绿微囊藻 | 圆形;直径 3.0~7.0 μm;细胞壁含少量的纤维素;无鞭毛;单细胞                 | 0~200 r/min                                                | 150 r/min                                                                              | 藻生长最佳                         | [77]  |
| 水华鱼腥藻 | 具有细胞壁;无鞭毛;丝状细胞                                      | $\varepsilon=0\sim8.01\times10^{-2}\text{ m}^2/\text{s}^3$ | $5.06\times10^{-2}\text{ m}^2/\text{s}^3$<br>$2.26\times10^{-2}\text{ m}^2/\text{s}^3$ | 藻最大光合电子转移速率最高<br>藻对磷酸盐的吸收速率最高 | [10]  |
| 斜生栅藻  | 尺寸 5~0 μm;三层细胞壁,主要成分为纤维素;无鞭毛;4 个细胞聚集成集落存在           | 60~200 r/min                                               | 90 r/min                                                                               | 藻的比生长速率最大                     | [112] |
| 斜生栅藻  |                                                     | 0~5.89 m/s                                                 | 1.26 m/s                                                                               | 藻光合活性最高                       | [54]  |
| 水华束丝藻 | 圆柱形;长 4.0~12.1 μm,宽 3.6~5.6 μm;细胞壁成分主要为肽聚糖;无鞭毛;丝状细胞 | 100~400 r/min                                              | 300 r/min                                                                              | 藻密度最大                         | [34]  |
| 小球藻   | 尺寸 5~10 μm;具有 17~21 nm 厚的单层细胞壁,主要成分为纤维素,无鞭毛;单细胞     | 0~5.89 m/s                                                 | 1.26 m/s                                                                               | 藻光合活性最高                       | [54]  |

| 续表 4                                          |                                                          |                                                                                            |                                            |           |       |
|-----------------------------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------|-----------|-------|
| 藻类                                            | 细胞特征                                                     | 试验湍流范围                                                                                     | 湍流阈值                                       | 阈值点效应     | 文献    |
| 甲藻                                            | 多数甲藻具有细胞壁;多数有双鞭毛;单细胞,少数群体为具分枝的丝状体                        | $\varepsilon=1\times 10^{-8}\sim 1\times 10^{-4}\text{ m}^2/\text{s}^3$                    | $1\times 10^{-3}\text{ m}^2/\text{s}^3$    | 藻细胞分裂率最高  | [80]  |
| 长孢藻                                           | 长度一般在 15~2 400 $\mu\text{m}$ ;具有细胞壁;无鞭毛;丝状体              | $\varepsilon=0\sim 3.03\times 10^{-2}\text{ m}^2/\text{s}^3$ (特定生长率为 0.1 $\text{d}^{-1}$ ) | $1.54\times 10^{-2}\text{ m}^2/\text{s}^3$ | 藻的氮磷摄取率最高 | [18]  |
| 三角褐指藻<br>( <i>Phaeodactylum tricornutum</i> ) | 长 15~27 $\mu\text{m}$ ,宽 3~5 $\mu\text{m}$ ;有细胞壁;无鞭毛;单细胞 | 0.68~2.45 m/s                                                                              | 1.56 m/s                                   | 藻生物量最大    | [113] |

4.1 细胞壁

细胞壁的组成成分与层数会影响藻类的湍流敏感性。首先,细胞壁能维持细胞的形态、增强细胞的机械强度,为藻细胞提供支撑与剪切保护。例如,Michels等<sup>[114]</sup>研究表明,88 Pa的高剪切应力对具有细胞壁的扁藻(*T. suecica*)的生存能力没有不利影响。Barbosa等<sup>[115]</sup>研究表明,细胞壁缺陷的莱茵衣藻突变体比野生型莱茵衣藻(具有细胞壁)抵抗剪切的能力弱。同时,细胞壁的组成成分可以影响藻类湍流敏感性。蓝藻细胞(*Cyanobacteria*)的细胞壁由肽聚糖组成,绿藻细胞(*Chlorophyta*)细胞壁中大多含有纤维素,以上成分可以为藻类细胞壁提供刚性,而细胞壁的刚性可以为藻细胞提供一定的剪切保护。再者,细胞壁的层数的增加可提升藻细胞的抗剪切能力,Leupold等<sup>[54]</sup>研究表明,在相同的剪切强度下,具有多层细胞壁的斜生栅藻比只有单层细胞壁的小球藻的生长率更高。

4.2 细胞形态结构

藻细胞的湍流敏感性也与细胞形态结构(大小、形状以及鞭毛)有关。首先,细胞尺寸是影响藻类湍流敏感性的关键因素。基于Kolmogoroff理论,湍流由不同大小的涡流组成,大涡流极其不稳定,会分解成较小的微涡,而当细胞尺寸接近微涡尺寸时,湍流中的剪切力更容易对藻细胞造成影响,但当细胞尺寸大于微涡时,剪切力对藻细胞造成的影响相对较小<sup>[9]</sup>。

其次,细胞形态影响藻类的湍流敏感性。由于湍流所施加的剪切力容易使藻链(细丝)断裂,当藻链断裂时细胞活力下降,生存能力降低<sup>[114,116]</sup>,相较于球状藻类,细丝或链状生长的藻类可能会增加其湍流敏感性。射流研究表明,小球藻可以应对 $10^7\text{ Pa}$ 的自由射流压力并从压力中恢复,野生型莱茵衣藻能从 $1.5\times 10^6\text{ Pa}$ 的射流压力中恢复,而丝状螺旋藻(*Spirulina platensis*)只能从 $2\times 10^5\text{ Pa}$ 的射流压力中恢复<sup>[117]</sup>。

再者,鞭毛是原生质神经伸出细胞外形成的较为脆弱的鞭状物,因此,其存在会增加藻类的湍流敏感性。相较于其他藻类,具有双鞭毛的甲藻的抗剪切能力显著降低<sup>[118]</sup>。

4.3 生长阶段

研究表明,相较于未处于分裂状态的藻细胞,经历分裂的细胞其细胞壁和细胞膜更为脆弱<sup>[114]</sup>,藻类在细胞分裂过程中更容易受到湍流的影响<sup>[119]</sup>。例如,Michels等<sup>[114]</sup>对海洋鞭毛叶绿藻(*Tetraselmis suecica*)、球等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)、中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)和牟氏角毛藻(*Chaetoceros muelleri*)的研究表明,处于静息状态的藻细胞相较于处于分裂状态的藻细胞具有更强的抗剪切性。同时,Zhang等<sup>[18]</sup>根据形态与养分吸收速率的相关性分析表明,快速生长的藻类对剪切力更为敏感,特定生长率为0.6  $\text{d}^{-1}$ 的长孢藻的湍流敏感性远高于SGR为0.1  $\text{d}^{-1}$ 和0.3  $\text{d}^{-1}$ 的长孢藻。

5 结 论

首先,总结了湍流对藻类生物量的影响效应,并从细胞分裂及能量代谢2个层面解析了其潜在机理。其次,讨论了湍流对藻类垂向迁移的影响机制,最后,总结了影响藻类湍流敏感性的因素。

1)湍流能通过影响藻类的细胞分裂过程进而影响藻类生物量。适度的湍流可以促进细胞周期蛋白的表

达,激活细胞周期,加速细胞分裂进而促进增殖,而强湍流使藻细胞所受机械应力大幅增加,使细胞周期短暂停滞,减缓细胞分裂进而抑制细胞增殖。

2)湍流也可介导藻类的能量代谢过程进而影响藻类生物量,一方面,湍流通过影响光合作用影响藻类的生物量。湍流可以改变藻类所处水环境中的位置和光能的均匀分布,引起光照辐射的改变,有利于藻类光合作用。但当湍流使藻类暴露于高辐照环境中时,高辐照度会引起D1蛋白损伤,导致PSII的电子传递速率降低从而降低藻类的光合作用。另一方面,藻类通过影响营养吸收过程影响藻类的生物量。适度的湍流可以减少细胞周围扩散亚层厚度、调节藻类形态、提高酶活性进而促进藻细胞营养吸收过程。而高强度湍流则会破坏细胞形态,降低酶活性从而抑制藻细胞的营养吸收过程。

3)湍流可通过干预藻类浮力及机械稳定性进而影响藻类的垂向迁移。首先,湍流可以改变藻类所处水环境中的位置引起光照变化,而光照的变化会干预藻细胞内镇重物的积累及伪空胞生成量进而影响藻细胞浮力,最终影响细胞垂向迁移。其次,湍流可以改变细胞形态影响藻细胞的机械稳定性进而影响藻细胞垂向迁移。

4)细胞壁、细胞形态结构、生长阶段是影响湍流敏感性的主要因素。首先,细胞壁层的组成与层数会影响藻类对湍流的敏感性,其为藻类增加刚性以提升藻细胞的抗剪切能力。其次,细胞尺寸、形状和鞭毛影响湍流敏感性。最后,细胞的生长阶段也影响藻类的湍流耐受性,处于分裂状态中的藻细胞相较于未处于分裂状态中的藻细胞更脆弱。

## 6 展 望

开展湍流对藻类影响的研究对发展生态水利学具有重要科学意义。现有研究有效提升了对藻类在湍流条件下生长、迁移的理解,但在响应过程、研究方法和耦合机制方面仍有待进一步深入。因此,从以下3个方面提出了未来研究展望。

### 6.1 从分子层面深入解析藻细胞的响应机理

目前的研究表明,藻类细胞分裂、光合过程、营养吸收等过程在湍流胁迫下会发生改变,湍流可以通过干预藻细胞生理代谢进而影响藻生物量。然而,目前的研究多聚焦于藻类生物量和表观生理指标的响应,进而导致难以完整阐明湍流对藻的影响。因此,未来的研究需要结合分子生物学等手段,深入揭示藻类代谢过程对湍流的响应机理。

### 6.2 强化湍流研究系统构建

已有的研究成果多是基于人工产生的湍流试验中得到。人工湍流系统中通常使用机械(如叶轮、振荡网格)对水体进行振荡、搅拌、曝气以产生湍流,其具有便捷、高效等优点。但上述研究体系实际上简化了复杂的自然环境,与原位湍流条件有一定差异<sup>[120]</sup>。首先,自然水生环境中的湍流强度相对现有室内试验产生的人工湍流强度较低<sup>[121]</sup>,其次,自然环境中的湍流是一个三维非定常混沌、非线性过程,在时间和空间上具有高度偶发性。再者,实际流动总是受边界的影响,而受边界影响较大的大尺度涡旋的运动并不是各向同性的<sup>[122]</sup>。因此,已有研究中以不断产生各向同性湍流为目标的湍流模拟无法完全代表自然条件。由此,未来需对原位湍流的时空特性进行深入细致的分析,在此基础上设计具有相似性(包括几何相似、运动相似、动力学相似等)的模拟装置,明确装置内湍流特性应有的空间结构,并据此完善湍流对藻影响研究的系统构建。

### 6.3 耦合藻类生理行为及湍流特性以提升数值模型精度

当前关于藻类对湍流响应的数值模拟研究取得了显著进展,主要集中在藻类在湍流环境中的生长、运动分布变化。例如,Li等<sup>[69]</sup>通过耦合流体的垂直混合过程和藻类生理过程评估了湍流对藻类生物量与垂向分布的影响,Croze等<sup>[123]</sup>通过DNS和分析理论展示了可游动藻细胞在不同流态下(层流与湍流)的扩散和漂移行为,Wang等<sup>[31]</sup>通过模拟河湖系统中藻类的生长过程揭示了藻类在不同湍流强度下生长变化。但一些数值模拟的研究往往忽略了藻类细胞的微观结构和生理行为(如游泳能力、分裂生长等)与湍流特性之间的耦合。实际上,藻类在湍流中不仅受到流场的影响,还表现出一系列复杂的生理行为,如分裂增殖、自旋游泳和趋光等<sup>[98,124-125]</sup>,这些因素在现有的模拟中尚未得到充分考虑。与此同时,当前的湍流模拟研究多集中于理想化的

湍流模型(如标准均匀湍流场),依赖假设的湍流参数,如湍流黏性和流动速度等。然而,这些假设参数可能无法准确反映自然水体中复杂湍流的真实特性。湍流的多个重要特性,如不规则性、快速扩散性、涡旋运动、猝发现象、拟序结构和动能耗散,对藻类生理行为有着直接的影响。例如,Croze等<sup>[123]</sup>研究表明,相较于层流,湍流会显著减弱藻类的螺旋定向效应(即微小颗粒,如藻类和细菌,在流体中的运动和定位方式),这一现象与湍流的多个特性密切相关。此外,湍流的特性还对藻类的细胞生长和增殖产生了重要影响<sup>[31,126]</sup>。因此,需要从机理层面深入探讨湍流特性与藻类生理行为之间的耦合机制,并将这一机制引入到数值模型中,以便更精确高效地实现对藻华的监测、预警和控制。

## 参考文献

- [1] 高圻烽,何国建,方红卫,等.三峡库区支流中水体的垂向掺混对于藻类生长的影响[J].水利学报,2017,48(1): 96-103.  
Gao Q F, He G J, Fang H W, et al. Effects of vertical mixing on algal growth in the tributary of Three Gorges Reservoir[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2017, 48(1): 96-103. (in Chinese)
- [2] Fan H, He D M, Wang H L. Environmental consequences of damming the mainstream Lancang-Mekong River: a review[J]. Earth-Science Reviews, 2015, 146: 77-91.
- [3] Song Y. Hydrodynamic impacts on algal blooms in reservoirs and bloom mitigation using reservoir operation strategies: a review[J]. Journal of Hydrology, 2023, 620: 129375.
- [4] Wang L F, Xin Z H, Xu B, et al. Impacts of reservoir operation on hydrodynamic and thermal conditions in a large deep reservoir and the potential ecological impacts[J]. Journal of Water Resources Planning and Management, 2023, 149(7): 04023028.
- [5] 董哲仁,张晶,赵进勇.环境流理论进展述评[J].水利学报,2017,48(6): 670-677.  
Dong Z R, Zhang J, Zhao J Y. Comments upon progress of environmental flows assessments[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2017, 48(6): 670-677. (in Chinese)
- [6] 李哲,陈永柏,李翀,等.河流梯级开发生态环境效应与适应性管理进展[J].地球科学进展,2018,33(7): 675-686.  
Li Z, Chen Y B, Li C, et al. Advances of eco-environmental effects and adaptive management in river cascading development[J]. Advances in Earth Science, 2018, 33(7): 675-686. (in Chinese)
- [7] Cheng Y F, Nijssen B, Holtgrieve G W, et al. Modeling the freshwater ecological response to changes in flow and thermal regimes influenced by reservoir dynamics[J]. Journal of Hydrology, 2022, 608: 127591.
- [8] 李林,朱伟.流动条件下四尾栅藻对铜绿微囊藻生长的影响[J].重庆大学学报,2013,36(7): 121-126.  
Li L, Zhu W. Effects of *Scenedesmus quadricauda* on the growth of *Microcystis aeruginosa* under fluid motion[J]. Journal of Chongqing University, 2013, 36(7): 121-126. (in Chinese)
- [9] Hadiyanto H, Elmore S, Van Gerven T, et al. Hydrodynamic evaluations in high rate algae pond (HRAP) design[J]. Chemical Engineering Journal, 2013, 217: 231-239.
- [10] Xiao Y, Li Z, Li C, et al. Effect of small-scale turbulence on the physiology and morphology of two bloom-forming cyanobacteria[J]. PLoS One, 2016, 11(12): e0168925.
- [11] Nieuwstadt F T M, Boersma B J, Westerweel J. Turbulent flows[M]// Nieuwstadt F T M, Westerweel J, Boersma B J. Turbulence: introduction to theory and applications of turbulent flows. Cham: Springer International Publishing, 2016: 87-123.
- [12] Dou H S. Singularity of navier-stokes equations leading to turbulence[J]. Advances in Applied Mathematics and Mechanics, 2021, 13(3): 527-553.
- [13] Dou H S. Origin of turbulence: energy gradient theory[M]. Singapore: Springer, 2022.
- [14] Sengupta A, Carrara F, Stocker R. Phytoplankton can actively diversify their migration strategy in response to turbulent cues[J]. Nature, 2017, 543(7646): 555-558.
- [15] Lazier J R N, Mann K H. Turbulence and the diffusive layers around small organisms[J]. Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers, 1989, 36(11): 1721-1733.
- [16] 杨智婷,冯民权.扰动对湖泊沉积物磷释放的模拟试验研究[J].环境科学与技术,2022,45(S1): 104-110.  
Yang Z T, Feng M Q. A simulated experimental study on the release of phosphorus from lake sediments by disturbance[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 45(S1): 104-110. (in Chinese)
- [17] San L, Long T Y, Liu C. Algal bioproductivity in turbulent water: an experimental study[J]. Water, 2017, 9(5): 304.

- [18] Zhang S Q, Xiao Y, Li Z, et al. Turbulence exerts nutrients uptake and assimilation of bloom-forming *Dolichospermum* through modulating morphological traits: field and chemostat culture studies[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 671: 329-338.
- [19] 赵雨婷, 鄢碧鹏, 叶飞, 等. 流动影响铜绿微囊藻生长的实验研究[J]. *环境科学与技术*, 2015, 38(11): 120-124.  
Zhao Y T, Yan B P, Ye F, et al. Experimental study on the effect of flow on the growth of *Microcystis aeruginosa*[J]. *Environmental Science & Technology*, 2015, 38(11): 120-124. (in Chinese)
- [20] 毛羽丰, 郭文淑, 李宏, 等. 湍流与盐度交互作用对藻类生长和群落结构的影响[J/OL]. *中国环境科学*, 2024, 1-16. <https://doi.org/10.19674/j.cnki.issn1000-6923.20241224.010>.  
Mao Y F, Guo W S, Li H, et al. The interaction between turbulence and salinity on algae growth and community structure[J/OL]. *China Environmental Science*, 2024, 1-16. <https://doi.org/10.19674/j.cnki.issn1000-6923.20241224.010>. (in Chinese)
- [21] 李佳琦, 谢平, 陈悦悦, 等. 光照耦合机械搅拌对铜绿微囊藻生长及产毒的影响[J/OL]. *三峡生态环境监测*, 2025, 1-14. <https://link.cnki.net/urlid/50.1214.X.20250515.1630.003>.  
Li J Q, Xie P, Chen Y Y, et al. Effects of light and mechanical agitation on growth and toxin production of *Microcystis aeruginosa*[J/OL]. *Ecology and Environmental Monitoring of Three Gorges*, 2025, 1-14. <https://link.cnki.net/urlid/50.1214.X.20250515.1630.003>. (in Chinese)
- [22] Warnaars T A, Hondzo M, Carper M A. A desktop apparatus for studying interactions between microorganisms and small-scale fluid motion[J]. *Hydrobiologia*, 2006, 563(1): 431-443.
- [23] Striebel M, Kirchmaier L, Hingsamer P. Different mixing techniques in experimental mesocosms: does mixing affect plankton biomass and community composition?[J]. *Limnology and Oceanography, Methods*, 2013, 11(4): 176-186.
- [24] Fraisse S, Bormans M, Lagadeuc Y. Turbulence effects on phytoplankton morphofunctional traits selection[J]. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(3): 872-884.
- [25] Zirbel M J, Veron F, Latz M I. The reversible effect of flow on the morphology of *ceratocorys horrida* (peridinales, dinophyta)[J]. *Journal of Phycology*, 2000, 36(1): 46-58.
- [26] Sullivan J M, Swift E. Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates1[J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(1): 83-94.
- [27] Bradshaw P. Measurement techniques[M]//An introduction to turbulence and its measurement. Amsterdam: Elsevier, 1971: 85-105.
- [28] Lenahan K, Schatzman D, Wilson J. Hot-film and hot-wire anemometry for a boundary layer active flow control test: ARC-E-DAA-TN10716[R/OL]. 2013-08-30. <https://ntrs.nasa.gov/citations/20140007373>.
- [29] Oishi Y, Onuma S, Tasaka Y, et al. Wall shear stress measurement of turbulent bubbly flows using laser Doppler displacement sensor[J]. *Flow Measurement and Instrumentation*, 2024, 96: 102546.
- [30] Scharnowski S, Bross M, Kähler C J. Accurate turbulence level estimations using PIV/PTV[J]. *Experiments in Fluids*, 2018, 60(1): 1.
- [31] Wang H, Zhou Y Y, Xia K, et al. Flow-disturbance considered simulation for algae growth in a river-lake system[J]. *Ecohydrology*, 2016, 9(4): 601-609.
- [32] Thomas W H, Gibson C H. Quantified small-scale turbulence inhibits a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* Stein[J]. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers*, 1990, 37(10): 1583-1593.
- [33] Wang P L, Shen H, Xie P. Can hydrodynamics change phosphorus strategies of diatoms?: nutrient levels and diatom blooms in lotic and lentic ecosystems[J]. *Microbial Ecology*, 2012, 63(2): 369-382.
- [34] Li Z, Xiao Y, Yang J X, et al. Response of cellular stoichiometry and phosphorus storage of the cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* to small-scale turbulence[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2017, 35(6): 1409-1416.
- [35] Andrade-Linares D R, Lehmann A, Rillig M C. Microbial stress priming: a meta-analysis[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(4): 1277-1288.
- [36] Song Y, Zhang L L, Li J, et al. Mechanism of the influence of hydrodynamics on *Microcystis aeruginosa*, a dominant bloom species in reservoirs[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 636: 230-239.
- [37] Yeung P K, Wong J Y. Inhibition of cell proliferation by mechanical agitation involves transient cell cycle arrest at G1 phase in dinoflagellates[J]. *Protoplasma*, 2003, 220(3/4): 173-178.
- [38] Missaghi S, Hondzo M, Sun C, et al. Influence of fluid motion on growth and vertical distribution of cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*[J]. *Aquatic Ecology*, 2016, 50(4): 639-652.

- [39] 程昊, 张海平. 缺磷及高光照条件下紊动对铜绿微囊藻生长的影响[J]. 中国环境科学, 2020, 40(2): 816-823.  
Cheng H, Zhang H P. Effect of flow turbulence on the growth of *Microcystis aeruginosa* under phosphorus deficiency and high light intensity conditions[J]. China Environmental Science, 2020, 40(2): 816-823. (in Chinese)
- [40] Zhong C N, Yang G J, Qin B Q, et al. Effects of mixing intensity on colony size and growth of *Microcystis aeruginosa*[J]. Annales de Limnologie: International Journal of Limnology, 2019, 55: 12.
- [41] He Q, Wang Y Y, Li M. Influences of aeration induced turbulence on growth and competition of *Microcystis* and *Scenedesmus* in the presence of sediments with varying particle sizes[J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2022, 40(1): 142-152.
- [42] Hondzo M M, Kapur A, Lembi C A. The effect of small-scale fluid motion on the green alga *Scenedesmus quadricauda*[J]. Hydrobiologia, 1997, 364(2): 225-235.
- [43] Hondzo M, Wang H. Effects of turbulence on growth and metabolism of periphyton in a laboratory flume[J]. Water Resources Research, 2002, 38(12): 1277.
- [44] Paik S M, Jin E, Sim S J, et al. Vibration-induced stress priming during seed culture increases microalgal biomass in high shear field-cultivation[J]. Bioresource Technology, 2018, 254: 340-346.
- [45] Yang G J, Tang X M, Wilhelm S W, et al. Intermittent disturbance benefits colony size, biomass and dominance of *Microcystis* in Lake Taihu under field simulation condition[J]. Harmful Algae, 2020, 99: 101909.
- [46] Peters F, Arin L, Marrasé C, et al. Effects of small-scale turbulence on the growth of two diatoms of different size in a phosphorus-limited medium[J]. Journal of Marine Systems, 2006, 61(3/4): 134-148.
- [47] Chengala A, Hondzo M, Mashek D G. Fluid motion mediates biochemical composition and physiological aspects in the green alga *Dunaliella primolecta* butcher[J]. Limnology and Oceanography: Fluids and Environments, 2013, 3(1): 74-88.
- [48] 高遐, 肖艳, 石锦安, 等. 紊流扰动对水华鱼腥藻细胞生理的影响[J]. 水生生物学报, 2017, 41(2): 486-490.  
Gao X, Xiao Y, Shi J A, et al. effect of small-scale turbulence on cell biology of *Anabaena flos-aquae*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2017, 41(2): 486-490. (in Chinese)
- [49] Kang L, He Y X, Dai L C, et al. Interactions between suspended particulate matter and algal cells contributed to the reconstruction of phytoplankton communities in turbulent waters[J]. Water Research, 2019, 149: 251-262.
- [50] Liu M Z, Ma J R, Kang L, et al. Strong turbulence benefits toxic and colonial cyanobacteria in water: a potential way of climate change impact on the expansion of harmful algal blooms[J]. Science of the Total Environment, 2019, 670: 613-622.
- [51] Huang T L, Wen C C, Wang S, et al. Controlling spring dinoflagellate blooms in a stratified drinking water reservoir via artificial mixing: effects, mechanisms, and operational thresholds[J]. Science of the Total Environment, 2022, 847: 157400.
- [52] Liu L J, Michowski W, Kolodziejczyk A, et al. The cell cycle in stem cell proliferation, pluripotency and differentiation[J]. Nature Cell Biology, 2019, 21(9): 1060-1067.
- [53] Benham-Pyle B W, Pruitt B L, James Nelson W. Mechanical strain induces E-cadherin-dependent Yap1 and  $\beta$ -catenin activation to drive cell cycle entry[J]. Science, 2015, 348(6238): 1024-1027.
- [54] Leupold M, Hindersin S, Gust G, et al. Influence of mixing and shear stress on *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus obliquus*, and *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. Journal of Applied Phycology, 2013, 25(2): 485-495.
- [55] 俞秋燕, 钱俊霖, 刘青, 等. 光周期对微绿球藻生长和物质生产的影响[J]. 环境科学与技术, 2023, 46(3): 56-64.  
Yu Q Y, Qian J L, Liu Q, et al. Effects of photoperiod on the growth and substance production of *Nannochloris oculata*[J]. Environmental Science & Technology, 2023, 46(3): 56-64. (in Chinese)
- [56] Ogilvie B G, Mitchell S F. Does sediment resuspension have persistent effects on phytoplankton? Experimental studies in three shallow lakes[J]. Freshwater Biology, 1998, 40(1): 51-63.
- [57] 江林燕, 江成, 周伟, 等. 水体扰动对铜绿微囊藻生长影响的规律及原因[J]. 环境化学, 2012, 31(2): 216-220.  
Jiang L Y, Jiang C, Zhou W, et al. Growth of *Microcystis aeruginosa* under different disturbance[J]. Environmental Chemistry, 2012, 31(2): 216-220. (in Chinese)
- [58] Chen J H, Chen S T, He N Y, et al. Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem II increases photosynthetic efficiency and crop yield[J]. Nature Plants, 2020, 6(5): 570-580.
- [59] 吕萍, 李慧莉, 徐勇, 等. 营养物质对铜绿微囊藻生长和藻际细菌的影响[J]. 环境科学, 2022, 43(10): 4502-4510.  
Lyu P, Li H L, Xu Y, et al. Effects of nutrients on the growth of *Microcystis aeruginosa* and bacteria in the phycosphere[J]. Environmental Science, 2022, 43(10): 4502-4510. (in Chinese)
- [60] 姜晓静, 谢嘉慧, 马凯, 等. 天鹅湖沉积物中解磷菌的解磷能力及其对硬毛藻生长的影响[J]. 生态环境学报, 2024, 33(4):

- 633-644.
- Jiang X J, Xie J H, Ma K, et al. Phosphate solubilizing ability of phosphate-solubilizing bacteria in sediments and its effects on the growth of *Chaetomorpha* sp. in Swan Lagoon[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2024, 33(4): 633-644. (in Chinese)
- [61] 刘璐璐, 邵思城. 菌藻共生系统净化养殖废水研究进展[J/OL]. 三峡生态环境监测, 2025, 1-15. <https://link.cnki.net/urlid/50.1214.X.20250514.1301.002>.
- Liu L L, Shao S C. Research progress on the purification of aquaculture wastewater by bacteria and algae symbiosis system[J/OL]. Ecology and Environmental Monitoring of Three Gorges, 2025, 1-15. <https://link.cnki.net/urlid/50.1214.X.20250514.1301.002>. (in Chinese)
- [62] 张亚锋, 王旭涛, 殷克东. 南海台风引发藻华的生物机制[J]. 生态学报, 2018, 38(16): 5667-5678.
- Zhang Y F, Wang X T, Yin K D. Biological mechanisms of typhoon-induced blooms in the South China Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(16): 5667-5678. (in Chinese)
- [63] Warnars T A, Hondzo M. Small-scale fluid motion mediates growth and nutrient uptake of *Selenastrum capricornutum*[J]. Freshwater Biology, 2006, 51(6): 999-1015.
- [64] Estrada M, Berdalet E. Phytoplankton in a turbulent world[J]. Scientia Marina, 1997, 61(S1): 125-140.
- [65] Pahlow M, Riebesell U, Wolf-Gladrow D A. Impact of cell shape and chain formation on nutrient acquisition by marine diatoms[J]. Limnology and Oceanography, 1997, 42(8): 1660-1672.
- [66] Tambi H, Flaten G, Egge J K, et al. Relationship between phosphate affinities and cell size and shape in various bacteria and phytoplankton[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2009, 57: 311-320.
- [67] 杨桂军, 钟春妮, 秦伯强, 等. 野外模拟扰动对太湖微囊藻群体大小的影响[J]. 湖泊科学, 2017, 29(2): 363-368.
- Yang G J, Zhong C N, Qin B Q, et al. Effects of in situ simulative mixing on colony size of *Microcystis* in Lake Taihu[J]. Journal of Lake Sciences, 2017, 29(2): 363-368. (in Chinese)
- [68] Qin B Q, Yang G J, Ma J R, et al. Spatiotemporal changes of cyanobacterial bloom in large shallow eutrophic Lake Taihu, China[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 451.
- [69] Li N, Gao X P, Sun B W. Modeling physical and physiological processes reveals the role of turbulence in the prerequisites for microcystis blooms[J]. Water Resources Research, 2024, 60(2): e2023WR035620.
- [70] Fang F, Yang L Y, Gan L, et al. DO, pH, and Eh microprofiles in cyanobacterial granules from Lake Taihu under different environmental conditions[J]. Journal of Applied Phycology, 2014, 26(4): 1689-1699.
- [71] Xiao M, Li M, Reynolds C S. Colony formation in the *Cyanobacterium* microcystis[J]. Biological Reviews, 2018, 93(3): 1399-1420.
- [72] Shen H, Song L R. Comparative studies on physiological responses to phosphorus in two phenotypes of bloom-forming *Microcystis*[J]. Hydrobiologia, 2007, 592(1): 475-486.
- [73] Li M, Zhu W, Guo L L, et al. To increase size or decrease density? Different *Microcystis* species has different choice to form blooms[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 37056.
- [74] Zhu W, Feng G Y, Chen H M, et al. Modelling the vertical migration of different-sized *Microcystis* colonies: coupling turbulent mixing and buoyancy regulation[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2018, 25(30): 30339-30347.
- [75] 李廷轩, 叶代桦, 张锡洲, 等. 植物对不同形态磷响应特征研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(6): 1536-1546.
- Li T X, Ye D H, Zhang X Z, et al. Research advances on response characteristics of plants to different forms of phosphorus[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2017, 23(6): 1536-1546. (in Chinese)
- [76] Zheng Y, Mi W J, Bi Y H, et al. The response of phosphorus uptake strategies of *Microcystis aeruginosa* to hydrodynamics fluctuations[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2017, 24(10): 9251-9258.
- [77] Zhang H P, Cui Y F, Zhang Y H, et al. Experimental study of the quantitative impact of flow turbulence on algal growth[J]. Water, 2021, 13(5): 659.
- [78] Zhu M Y, Paerl H W, Zhu G W, et al. The role of tropical cyclones in stimulating cyanobacterial (*Microcystis* spp.) blooms in hypertrophic Lake Taihu, China[J]. Harmful Algae, 2014, 39: 310-321.
- [79] Barton A D, Ward B A, Williams R G, et al. The impact of fine-scale turbulence on phytoplankton community structure[J]. Limnology and Oceanography: Fluids and Environments, 2014, 4(1): 34-49.
- [80] Sullivan J M, Swift E, Donaghay P L, et al. Small-scale turbulence affects the division rate and morphology of two red-tide

- dinoflagellates[J]. Harmful Algae, 2003, 2(3): 183-199.
- [81] Li M, Xiao M, Zhang P, et al. Morphospecies-dependent disaggregation of colonies of the cyanobacterium *Microcystis* under high turbulent mixing[J]. Water Research, 2018, 141: 340-348.
- [82] O'Brien K R, Meyer D L, Waite A M, et al. Disaggregation of *Microcystis aeruginosa* colonies under turbulent mixing: laboratory experiments in a grid-stirred tank[J]. Hydrobiologia, 2004, 519: 143-152.
- [83] Tsuchiya K, Kuwahara V S, Yoshiki T M, et al. Response of phytoplankton and enhanced biogeochemical activity to an episodic typhoon event in the coastal waters of Japan[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2017, 194: 30-39.
- [84] 赵巧华, 徐嘉, 刘玲, 等. 垂向湍流、温、光对浅水湖泊下沉藻类垂向分布的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(13): 5465-5475.  
Zhao Q H, Xu J, Liu L, et al. Coupled effects of vertical turbulence, temperature and light on vertical distribution of sinking algae[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5465-5475. (in Chinese)
- [85] Liu H D, Zheng Z C, Young B. Three-dimensional numerical simulations of hydrodynamics with algae transport and its biological behaviors in surface water systems[J]. Ocean Engineering, 2019, 183: 116-131.
- [86] Wu X D, Kong F X, Chen Y W, et al. Horizontal distribution and transport processes of bloom-forming *Microcystis* in a large shallow lake (Taihu, China)[J]. Limnologia, 2010, 40(1): 8-15.
- [87] Deng J C, Chen F, Liu X, et al. Horizontal migration of algal patches associated with cyanobacterial blooms in an eutrophic shallow lake[J]. Ecological Engineering, 2016, 87: 185-193.
- [88] Smayda T J. Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea[J]. Limnology and Oceanography, 1997, 42(5part2): 1137-1153.
- [89] O'Malley S, Bees M A. The orientation of swimming biflagellates in shear flows[J]. Bulletin of Mathematical Biology, 2012, 74(1): 232-255.
- [90] Bollens S M, Rollwagen-Bollens G, Quenette J A, et al. Cascading migrations and implications for vertical fluxes in pelagic ecosystems[J]. Journal of Plankton Research, 2011, 33(3): 349-355.
- [91] Wirtz K, Lan Smith S. Vertical migration by bulk phytoplankton sustains biodiversity and nutrient input to the surface ocean[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 1142.
- [92] Singh S P, Singh P. Effect of temperature and light on the growth of algae species: a review[J]. Renewable and Sustainable Energy Reviews, 2015, 50: 431-444.
- [93] Fang F, Gao Y, Gan L, et al. Effects of different initial pH and irradiance levels on cyanobacterial colonies from Lake Taihu, China[J]. Journal of Applied Phycology, 2018, 30(3): 1777-1793.
- [94] Hayes P K, Lazarus C M, Bees A, et al. The protein encoded by gvpC is a minor component of gas vesicles isolated from the cyanobacteria *Anabaena flos-aquae* and *Microcystis* sp.[J]. Molecular Microbiology, 1988, 2(5): 545-552.
- [95] 方菲, 栗一帆, 朱文涵, 等. 蓝藻水华暴发过程中的浮力调节机制[J]. 湖泊科学, 2023, 35(4): 1139-1152.  
Fang F, Su Y F, Zhu W H, et al. The mechanism of buoyancy regulation in the process of cyanobacterial bloom[J]. Journal of Lake Sciences, 2023, 35(4): 1139-1152. (in Chinese)
- [96] Gapper C, Dolan L. Control of plant development by reactive oxygen species[J]. Plant Physiology, 2006, 141(2): 341-345.
- [97] Foreman J, Demidchik V, Bothwell J H F, et al. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth[J]. Nature, 2003, 422(6930): 442-446.
- [98] Roberts A M. Geotaxis in motile micro-organisms[J]. Journal of Experimental Biology, 1970, 53(3): 687-699.
- [99] Carrara F, Sengupta A, Behrendt L, et al. Bistability in oxidative stress response determines the migration behavior of phytoplankton in turbulence[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(5): e2005944118.
- [100] Huisman J, Sharples J, Stroom J M, et al. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species[J]. Ecology, 2004, 85(11): 2960-2970.
- [101] Yu Q, Liu Z W, Chen Y C, et al. Modelling the impact of hydrodynamic turbulence on the competition between *Microcystis* and *Chlorella* for light[J]. Ecological Modelling, 2018, 370: 50-58.
- [102] Escalas A, Catherine A, Maloufi S, et al. Drivers and ecological consequences of dominance in periurban phytoplankton communities using networks approaches[J]. Water Research, 2019, 163: 114893.
- [103] Padisák J, Borics G, Grigorszky I, et al. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the water framework directive: the assemblage index[J]. Hydrobiologia, 2006, 553(1): 1-14.
- [104] 罗丛强, 王素钦, 左俊, 等. 鱼腥藻毒素的生态毒性研究及展望[J]. 生态毒理学报, 2022, 17(5): 217-225.

- Luo C Q, Wang S Q, Zuo J, et al. Research and prospects of eco-toxicity of anatoxins[J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2022, 17(5): 217-225. (in Chinese)
- [105] Amorim C A, do Nascimento Moura A. Ecological impacts of freshwater algal blooms on water quality, plankton biodiversity, structure, and ecosystem functioning[J]. Science of the Total Environment, 2021, 758: 143605.
- [106] Chai Z Y, Wang H, Deng Y Y, et al. Harmful algal blooms significantly reduce the resource use efficiency in a coastal plankton community[J]. Science of the Total Environment, 2020, 704: 135381.
- [107] Filstrup C T, Hillebrand H, Heathcote A J, et al. Cyanobacteria dominance influences resource use efficiency and community turnover in phytoplankton and zooplankton communities[J]. Ecology Letters, 2014, 17(4): 464-474.
- [108] Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes[J]. Nature, 2015, 526(7574): 574-577.
- [109] Huang J, Xu Q J, Xi B D, et al. Impacts of hydrodynamic disturbance on sediment resuspension, phosphorus and phosphatase release, and cyanobacterial growth in Lake Tai[J]. Environmental Earth Sciences, 2015, 74(5): 3945-3954.
- [110] 王文超, 徐绍峰, 徐梦瑶, 等. 水体扰动对铜绿微囊藻生长和酶活性的影响[J]. 军事医学, 2019, 43(6): 448-453.  
Wang W C, Xu S F, Xu M Y, et al. Effects of water disturbance on growth and enzyme activities of *Microcystis aeruginosa*[J]. Military Medical Sciences, 2019, 43(6): 448-453. (in Chinese)
- [111] Regel R H, Brookes J D, Ganf G G, et al. The influence of experimentally generated turbulence on the Mash01 unicellular *Microcystis aeruginosa* strain[J]. Hydrobiologia, 2004, 517(1): 107-120.
- [112] 颜润润, 逢勇, 王珂, 等. 不同培养条件下扰动对两种淡水藻生长的影响[J]. 环境科学与技术, 2007, 30(3): 10-12.  
Yan R R, Pang Y, Wang K, et al. Disturbance effect on growth of two species of algae under different culture conditions[J]. Environmental Science & Technology, 2007, 30(3): 10-12, I. (in Chinese)
- [113] Mazzuca Sobczuk T, García Camacho F, Molina Grima E, et al. Effects of agitation on the microalgae *Phaeodactylum tricornutum* and *Porphyridium cruentum*[J]. Bioprocess and Biosystems Engineering, 2006, 28(4): 243-250.
- [114] Michels M H A, van der Goot A J, Vermuë M H, et al. Cultivation of shear stress sensitive and tolerant microalgal species in a tubular photobioreactor equipped with a centrifugal pump[J]. Journal of Applied Phycology, 2016, 28(1): 53-62.
- [115] Barbosa M J, Albrecht M, Wijffels R H. Hydrodynamic stress and lethal events in sparged microalgae cultures[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2003, 83(1): 112-120.
- [116] Wang C, Lan C Q. Effects of shear stress on microalgae: a review[J]. Biotechnology Advances, 2018, 36(4): 986-1002.
- [117] Bronnenmeier R, Märkl H. Hydrodynamic stress capacity of microorganisms[J]. Biotechnology and Bioengineering, 1982, 24(3): 553-578.
- [118] Gallardo-Rodríguez J J, López-Rosales L, Sánchez-Mirón A, et al. New insights into shear-sensitivity in dinoflagellate microalgae[J]. Bioresource Technology, 2016, 200: 699-705.
- [119] García Camacho F, Gallardo Rodríguez J J, Sánchez Mirón A, et al. Determination of shear stress thresholds in toxic dinoflagellates cultured in shaken flasks[J]. Process Biochemistry, 2007, 42(11): 1506-1515.
- [120] Arnott R N, Cherif M, Bryant L D, et al. Artificially generated turbulence: a review of phycological nanocosm, microcosm, and mesocosm experiments[J]. Hydrobiologia, 2021, 848(5): 961-991.
- [121] Peters F, Redondo J M. Turbulence generation and measurement: application to studies on plankton[J]. Scientia Marina, 1997, 61(S1): 205-228.
- [122] Hu F, Zhao S N. Turbulence question: how do view “the homogenous and isotropic turbulence”?[J]. Scientia Sinica Physica, Mechanica & Astronomica, 2015, 45(2): 024701.
- [123] Croze O A, Sardina G, Ahmed M, et al. Dispersion of swimming algae in laminar and turbulent channel flows: consequences for photobioreactors[J]. Journal of the Royal Society, Interface, 2013, 10(81): 20121041.
- [124] Chen X, Zeng L, Wu Y H, et al. Swimming characteristics of gyrotactic microorganisms in low-Reynolds-number flow: *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. Energy, Ecology and Environment, 2017, 2(5): 289-295.
- [125] Liu Y J, Yu L, Yao Z Z, et al. The effects of turbulence on the growth of three different diatom species[J]. Frontiers in Marine Science, 2024, 11: 1400798.
- [126] Long T Y, Wu L, Meng G H, et al. Numerical simulation for impacts of hydrodynamic conditions on algae growth in Chongqing Section of Jialing River, China[J]. Ecological Modelling, 2011, 222(1): 112-119.