微囊藻休眠体复苏机制的研究进展

万 能1,2,汤 俊1,宋立荣2

(1. 常熟理工学院生物与食品工程学院,江苏 常熟 215500;

2. 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)

摘要:围绕我国淡水水体中最常见水华优势种 - 微囊藻(Microcystis) 其休眠体复苏机制国内外主要研究进展进行了介绍及评述。涵盖了微囊藻休眠体越冬过程中细胞形态及结构变化和光合活性及生理代谢变化;介绍了微囊藻休眠体在复苏过程中的主要环境影响因子;并指出了今后新方法、新技术在此领域的应用和研究热点及方向。

关键词:微囊藻;休眠;复苏;水华;研究进展

中图分类号:Q142.7 文献标志码:A 文章编号:1674-3075(2010)04-0113-05

近30年来,随着人类活动对环境的破坏加剧,许多湖泊、池塘、水库乃至河流都出现了严重的蓝藻水华,水华主要是一些具有伪空胞(gas vacuole)的属,如微囊藻属(Microcystis)、束丝藻属(Aphanizomenon)、鱼腥藻属(Anabaena)、颤藻属(Oscillatoria)异常增殖并漂浮于水面形成的(Reynolds & Walsby, 1975)。我国许多水体中所发生的蓝藻水华大部分以铜绿微囊藻(Microcystis aeruginosa)为优势种。微囊藻水华能带来环境污染、水质安全、景观破坏等多方面问题。因此,寻求控制及削减微囊藻水华生物量成为众多科学工作者的目标,而了解微囊藻水华发生机制,特别是其休眠体上浮并形成水华的机制是迫切需要解决的难题,也会为将来建立水华预测预报体系及水华暴发早期的防控技术提供资料。

1 微囊藻休眠体细胞特性及安全越冬机制

微囊藻的生活史可以分为 4 个阶段:浮游带生长(Growth)一沉降至底部(Sinking out)一底泥表层越冬(Overwintering)一复苏至水体中(Reinvasion)(图1)(Reynolds et al,1981)。孔繁翔等(2005)也证实了太湖微囊藻细胞也存在类似生活史阶段,微囊藻细胞在底泥表面越冬是一种为了适应恶劣环境而启动的自我保护措施,与其他蓝藻不同的是,微囊藻并不形成厚壁孢子(akinete),而是以营养体形态

收稿日期:2010-03-29

基金项目:国家重大科技专项(2008ZX07102-005);淡水生态与生物技术国家重点实验室开放项目(2010FB15);常熟市科技项目(CS200904)联合资助。

通讯作者:宋立荣。E - mail:lrsong@ihb.ac.cn

作者简介:万能,1978 年生,男,博士,讲师,主要从事水华蓝藻的生态生理学研究。E – mail;hbwallon@ hotmail.com

休眠越冬,这也为来年春、夏季的迅速暴发提供了有利条件;Wesenberg - Lund(1904)首次在底泥中观察到微囊藻活体,而有些细胞在底泥中甚至存活超过100年(Stockner & Lund, 1970)。Preston et al (1980)通过¹⁵N标记,揭示了铜绿微囊藻在底泥表面越冬的现象,并指出越冬的藻细胞成为来年夏季水华暴发的种源,这一发现推动了关于微囊藻复苏的生态生理学研究;随后不断有学者发现底泥表面存在大量微囊藻细胞(Takamura et al,1984;Boström et al,1989;Tsujimura et al,2000)。即便微囊藻以营养细胞的形式聚集在底泥表面越冬,但这种休眠细胞与正常营养细胞在细胞结构与代谢机制上仍是有区别的,这些差异成为确保微囊藻安全越冬的基础。

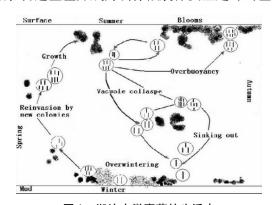


图 1 湖泊中微囊藻的生活史

Fig. 1 Life history of Microcystis in lakes

Reynolds et al(1981)通过对微囊藻生活史的研究,发现其细胞形态变化分为6个阶段(St. I~VI),其中,St. IV 是越冬末期或复苏早期的象征,此时细胞聚集成簇,且经过一段时间生长能复苏进入水柱;St. V 细胞呈球形,新胶鞘形成,厚度仅为数微米,且群体直径较小;而 Wan et al(2008)研究了滇池群体微囊藻在模拟底泥环境中的越冬过程,发现群体细

胞逐渐变小并最终解聚成单细胞个体,且伪空胞逐渐消失,丧失浮力,与 Reynolds 等人研究结果相似。而细胞形态与结构对于微囊藻的安全越冬也有较大影响,相对于藻群体微囊藻而言,单细胞微囊藻对黑暗和低温环境更为敏感(Wu et al,2008)。

Thomas & Walsby (1986) 研究发现,20℃时,微 囊藻细胞通过夜间对碳水化合物的消耗来降低细胞 密度,从而增加浮力,但在8℃时,微囊藻则因为糖 代谢速率较低,反而逐渐失去上浮力。在自然水体 中也发现类似现象,秋季水温的逐渐下降,会导致光 合作用中固定的 CO。无法及时通过糖原代谢被消 耗,积累下来的糖原物质导致微囊藻细胞密度增大, 引起微囊藻的沉降,进入越冬期。越冬期微囊藻细 胞内除了存在营养体细胞内常见的核糖体、羧化体、 糖原颗粒、多聚磷酸体外,有时还存在聚β羟丁酸 (PHB), 当秋季积累的糖原消耗殆尽时, 能为细胞 继续提供碳源(Dawes & Senior, 1973); 李阔宇 (2004)的研究也证实,经低温黑暗处理的微囊藻细 胞糖原颗粒、PHB 含量明显少于稳定期细胞,并以 此推断自然环境中越冬期微囊藻应该是靠消耗前期 积累的糖原和 PHB 以维持其代谢活动。当春季水 温回升,微囊藻开始重新生长,当体内能量物质存储 过量,细胞开始早期伪空胞的合成,此时湖泊底层的 低光环境对伪空胞的合成起着重要作用(Deacon & Walsby,1990),而此环境中的厌氧环境使得微囊藻 群体细胞更容易重新获得上迁至水柱的浮力(Oliver et al,1985),这一系列研究阐明了微囊藻的沉降并 如何在底泥环境中存活且安全越冬的机制。

2 越冬期微囊藻休眠体的生理响应

2.1 微囊藻休眠体的光合活性

越冬机制保证了微囊藻细胞在条件不适时能安全度过,但其如何重新进入水柱、迅速生长并暴发形成水华,取决于细胞生理活性,特别是复苏早期微囊藻休眠体的光合作用能力。一般认为冬季湖泊底泥是极端的低光、低温环境,Gombos et al(1994)指出,低温下光抑制恢复速度减慢会加剧光抑制,Krause(1994)对此的解释是低温会减慢 PsbAIPsbD 蛋白合成速率,导致 PS II 光损伤 - 修复的动态平衡破坏,进而导致光抑制加剧;同时,底泥厌氧环境中的铁、硫等化学物质,特别是较高含量的硫会造成微囊藻的光系统损伤(Cohen et al,1986;Terjung et al,1996)。但在微囊藻中,研究者初期并未发现这种低光综合症(low - light syndrome)导致的光损伤

(Ohad et al,1994)。Takamura et al(1984)早期的研究发现,在 Kasumigaura 湖底越冬的微囊藻细胞的光合活性甚至要高于水柱中细胞,并据此推测微囊藻细胞在底泥中并没有受到光合抑制;李阔宇等(2004)的研究也证实底泥中与水柱中收集到的微囊藻细胞最适光强无显著差异,均为30 μE/m²·s; Wan et al(2008)进一步追踪了这一越冬过程,通过对 Dianchi Lake 中群体微囊藻的模拟研究发现,这种光损伤在底泥胁迫环境的早期(11 d)会出现,但随后 PS II 活性能逐步恢复至正常水平(16 d); PS II 活性的修复机制仍然未知,有可能是不饱和脂肪酸加速了光损伤的恢复过程,在环境温度降低的情况下,膜脂脂肪酸不饱和程度升高是多种蓝藻普遍存在的一种现象(Gombos et al,1994)。

越冬期微囊藻光合活性的有效维持得益于底泥特殊的低光低温耦合环境,微囊藻在 20° 及黑暗的环境中 $2 \sim 3$ 周以后,细胞的光合活性迅速下降,且生物量降至初始状态的 5% 或更低, 3 周后, $85\% \sim 99\%$ 的细胞死亡(Fallon & Brock, 1979); Yin et al (2007) 也证实,低温下(4°) PCC6803 对于光照极为敏感,藻细胞在 10 d 左右失去活性,研究者认为微囊藻中同样存在这一现象; Yang et al (2008) 则发现,经低温(15°) 驯化处理的藻细胞 α – 维生素 E含量较高,并能耐受高光,但这一现象还有待在野外越冬的群体细胞中验证。

2.2 微囊藻休眠体的代谢活性

Latour et al(2004)对法国 Grangent 水库的研究 发现,底泥中微囊藻细胞酯酶活性也存在季节性变 动,冬季(4℃)底泥中微囊藻细胞酯酶活性相对低 而且稳定,而且其活性随深度的变化呈梯度分布,表 层活性高于深层。除此之外,微囊藻毒素(microcystin)在越冬过程中的分布也有研究;有报道指出,休 眠体胞内毒素含量较高,似乎并没有释放,很可能对 休眠体的越冬及复苏起积极作用(Ihle et al,2005)。

3 微囊藻休眠体复苏的环境影响因素

3.1 温度

环境条件对微囊藻休眠体的复苏起着重要作用,其中温度、光照、水动力学目前被认为是较为重要的环境因子。孔繁翔等(2009)对太湖微囊藻的复苏进行了跟踪监测,发现了其复苏的"积温效应",但室内培养的藻细胞与野外样品的复苏起始温度相差较大,分别为14℃和9℃;而国外也有研究表明,当温度上升到7℃左右时,微囊藻在湖泊底泥

表面开始缓慢生长,当温度上升到15℃时,微囊藻 群体开始复苏进入水体中(Reynolds, 1973; Thomas & Walsby, 1986);李阔宇等(2004)也研究发现,微 囊藻在底泥中开始生长所需要的最低温度为10℃, 但这个温度并不能使其复苏进入水体;陶益等 (2005)以采自太湖底泥中的微囊藻作为研究对象, 发现其进入水柱并开始生长的最适温度为18~ 20℃;但随后有研究发现,太湖泥样中的蓝藻复苏温 度仅需 12.5℃(谭啸等,2009)。对于浅水富营养化 湖泊而言,微囊藻的复苏与水深似乎无关,几乎可以 发生在全湖范围。但在深水湖泊中,微囊藻的复苏 大部分都发生在浅水区域,温跃层以下的藻类复苏 对浮游带水华暴发的贡献几乎可以忽略(Hansson, 1996);Tsujimura et al(2000)对日本 Biwa 湖的研究 也发现,在北部深水区湖湾(70~90 m)的底泥中群 体微囊藻的数量多于南部的浅水区(4 m),而目深 水区没有发现群体微囊藻的季节变动。

3.2 光照

深水区除了底层水温较低外,光照强度过低也是抑制微囊藻复苏的重要环境因子。春季环境温度开始逐渐上升,浅水区底泥表面接受到适当的光照,许多蓝藻细胞的休眠体光合作用开始恢复,并在底泥表面开始分裂,缓慢生长,形成新的群体,对于微囊藻而言,这个光强的阈值应不低于5 μE/m²·s(Reynolds et al,1981)。但深水湖泊的温跃层成为了藻类复苏的"瓶颈",限制了藻类的迁移。Brunberg & Blomqvist(2003)研究了瑞典的 Limmaren 湖(平均深度 4.7 m,最大深度 7.8 m)在夏季(6~9月)的蓝藻复苏的情况,当底泥表面光强小于 40μmol/m²·s时(1~2 m),底泥中的微囊藻 50% 能复苏,而光强小于 1μmol/m²·s时(6~7 m),其复苏率只有 8%。

3.3 水动力及营养盐

水动力学对微囊藻复苏的影响主要体现在物理扰动、生物扰动两方面,但关于扰动对微囊藻复苏的作用,不同的研究者得出了不同的结论。 Hansson et al(1994)在 Mendota 湖(水深 7 m)的研究显示,风浪与底泥中藻类的复苏没有关联,由此他们推测藻类的复苏应该是一个主动的过程;但更多的研究者认为风浪所引起的再悬浮对藻类复苏起到了促进作用(Schelske et al,1995; Kremp,2001); Verspagen et al(2005)在荷兰 Volkerak 湖的研究显示,微囊藻的复苏是风浪或者生物搅动的结果,是一个被动的过程。但从另一个角度来分析,扰动也可能导致藻类

向底泥深层垂直迁移,而底泥中含有大量的细菌和微生物,它们中的一部分能裂解微囊藻细胞,因此底泥深层的藻细胞存活率远低于0~2 cm 层,对复苏的贡献量也非常低(Daft et al,1975;Takamura et al,1984)。

营养盐形态浓度及比例被认为是影响蓝藻水华种群组成及暴发的重要因素,而目前研究发现,这一因素也可能影响到微囊藻的复苏。在瑞典的浅层、中营养湖泊 Krankesjön(平均深度 1.5 m,TN:1 300 μg/L, TP:38 μg/L)的研究首次发现,增加营养盐浓度和改变氮磷比均能影响到微囊藻的复苏及其种群的生物量,而且较低的 N: P有利于微囊藻的复苏(Stâhl - Delbanco et al,2003)。但底泥中营养盐的浓度和比例应该不是启动微囊藻复苏的先决条件,万能等(2009)研究发现,在滇池污染最严重的北部湖湾中,微囊藻并不能从底泥中复苏,这一区域的微囊藻水华应该是风向或流场导致的水平运动累积结果。

4 微囊藻休眠体复苏的研究前景

目前对微囊藻休眠体复苏机制的研究主要集中在环境因子如温度、光照、水动力学、营养盐对复苏过程的影响及对水华贡献量的估算。但底泥环境极为复杂且原位样品采集难度大,使得相关进展较慢。近年来,国内外报道了一些微囊藻越冬及复苏研究的新技术,如 Latour et al(2004)运用流式细胞仪对法国水库底泥中微囊藻酯酶活性进行了研究;徐瑶等(2007)运用分子生物学方法对底泥中微囊藻进行了检测;Wan et al(2008)利用新型装置模拟研究了原位条件下底泥中微囊藻的生理响应。但如何实现对底泥中微囊藻细胞进行精确定量的方法仍有待研究。

孔繁翔等(2010)分析了太湖蓝藻越冬时空格局,并进行了预测预报,取得了较好效果。但即便如此,大型浅水湖泊中微囊藻休眠体的越冬场所及其生境选择性问题也仍有争议,目前绝大多数学者认为休眠体细胞应存在底泥表面越冬,但底部越冬的微囊藻虽然在数量上是浮游带微囊藻的3~6倍,但是这少数的浮游带藻细胞很有可能才是来年水华暴发的主要力量(Verspagen,2004)。对这一问题的研究探索,有助于发展水华暴发初期的预测预报理论及技术,对我国大型浅水湖泊富营养化防治工作有重要的理论意义和实际应用价值。

参考文献:

- 孔繁翔,曹焕生,谭啸. 2010. 水华蓝藻复苏的研究进展与水华预测[J]. 环境监控与预警,2(1):1-4.
- 孔繁翔, 马荣华, 高俊峰, 等. 2009. 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, 21(3): 314 -328.
- 李阔宇, 宋立荣, 万能. 2004. 底泥中微囊藻复苏和生长特性的研究[J]. 水生生物学报, 28(2): 113-118.
- 谭啸, 孔繁翔, 于洋, 等. 2009. 升温过程对藻类复苏和群落演替的影响[J]. 中国环境科学, 29(6): 578-582.
- 陶益, 孔繁翔, 曹焕生, 等. 2005. 太湖底泥水华蓝藻复苏的模拟[J]. 湖泊科学, 17(3): 231-236.
- 万能, 汤俊, 李林, 等. 2009. 滇池北部湖湾不同底泥性状 对微囊藻复苏影响的模拟[J]. 湖泊科学, 21(6): 806 -812.
- 徐瑶,李仁辉,王国祥,等. 2007. 湖泊底泥中微囊藻 DNA 的分子检测[J]. 湖泊科学,19(4):492-496.
- Boström B, Pettersson A K, Ahlgren I. 1989. Seasonal dynamics of a cyanobacteria dominated microbial community in surface sediments of a shallow, eutrophic lake [J]. Aquatic Sciences, 51: 153 178.
- Brunberg A K, Blomqvist P. 2003. Recruitment of *Microcystis* (Cyanophyceae) from lake sediments: The importance of littoral inocula[J]. Journal of Phycology, 39(1): 58 63.
- Cohen Y, Jorgensen B B, Padan E, et al. 1986. Adaptation to hydrogen sulfide of oxygenic and anoxygenic photosynthesis among cyanobacteria [J]. Applied and Environmental Microbiology, 51: 398 – 407.
- Daft M J, McCord S B, Stewart W D P. 1975. Ecological studies on algal lysing bacteria in fresh waters [J]. Freshwater Biology, 5(6): 577 596.
- Dawes E A, Senior P J. 1973. The role and regulation of energy reserve polymers in micro organisms [J]. Advances in Microbial Physiology, 10: 135 166.
- Deacon C, Walsby A E. 1990. Gas vesicle formation in the dark, and in light of different irradiances, by the cyanobacterium *Microcystis* sp. [J]. British Phycological Journal, 25: 133-139.
- Fallon R D, Brock T D. 1979. Lytic Organisms and Photooxidative Effects: Influence on Blue Green Algae (Cyanobacteria) in Lake Mendota, Wisconsin[J]. Applied and Environmental Microbiology, 38(3): 499 505.
- Gombos Z, Wada H, Murata N. 1994. The recovery of photosynthesis from low temperature photo inhibition is accelerated by the unsaturation of membrane lipids: a mechanism of chilling tolerance [J]. Proceedings of National Academy of Sciences USA, 91: 8 787 8 791.

- Hansson L A, Rudstam L G, Johnson T B, et al. 1994. Patterns in algal recruitment from sediment to water in a dimictic, eutrophic lake [J]. Canadian Journal of Fisherys and Aquatic Sciences, 51: 2 825 2 833.
- Hansson L A. 1996. Algal recruitment from lake sediments in relation to grazing, sinking, and dominance patterns in the phytoplankton community [J]. Limnology and Oceanography, 41(6): 1 312 1 323.
- Ihle T, Jähnichen S, Benndorf J. 2005. Wax and Wane of Microcystis (Cyanophyceae) and microcystins in lake sediments: a case study in Quitzdorf reservoir (Germany)
 [J]. Journal of Phycology, 41(3): 479 488.
- Krause G H. 1994. Photoinhibition induced by low temperature. In: Baker N R, Bowyer (eds). Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular to the Field[M]. Oxford, BIOS Scientific Publishers: 331 348.
- Kremp A. 2001. Effects of cyst resuspension on germination and seeding of two bloom – forming dinoflagellates in the Baltic sea[J]. Marine Ecology Progress Series, 216: 57 – 66.
- Latour D, Sabido O, Salencon M J, et al. 2004. Dynamics and metabolic activity of the benthic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in the Grangent reservoir (France) [J]. Journal of Plankton Research, 26(7): 719-726.
- Ohad I, Keren N, Zer H, et al. 1994. Light induced degradation of the photosystem II reaction center D1 protein in vivo: an integrative approach. In: Baker N R, Bowyer (eds). Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular to the Field[M]. Oxford, BIOS Scientific Publishers:161 171.
- Oliver R L, Thomas R H, Reynolds C S, et al. 1985. The sedimentation of buoyant *Microcystis colonies* caused by precipitation with an iron containing colloid[J]. Proceedings of the Royal Society of London B, 223; 511 528.
- Preston T, Stewart W D P, Reynolds C S. 1980. Bloom forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* overwinters on sediment surface [J]. Nature, 288; 365 367.
- Reynolds C S. 1973. Growth and buoyancy of *Microcystis aerug-inosa* Kütz. emend. Elenkin in a shallow eutrophic lake [J]. Proceedings of the Royal Society B; Biological Sciencess, 184; 29 50.
- Reynolds C S, Walsby A E. 1975. Water blooms [J]. Biological Reviews, 50(4): 437 481.
- Reynolds C S, Jaworski G H M, Cmiech H A, et al. 1981. On the annual cycle of the blue green alga *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenkin [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciencess, 293: 419 477.
- Schelske C L, Carrick H J, Aldridge F J. 1995. Can wind in-

- duced resuspension of meroplankton affect phytoplankton dynamics [J]. Journal of North American Benthological Society, 14: 616 630.
- Ståhl Delbanco A, Hansson L A, Gyllströäm M. 2003. Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis at low* N:P ratios [J]. Journal of Plankton Research, 25 (9): 1 099 1 106.
- Stockner J G, Lund J W G. 1970. Live algae in post glacial lake deposites [J]. Limnology Oceanography, 15(1): 41 –58.
- Takamura N, Yasuno M, Sugahara K. 1984. Overwintering of *Microcystis aeruginosa* Kütz in a shallow lake [J]. Journal of Plankton Research, 6(6): 1019-1029.
- Terjung F, Maier K, Otteken D, et al. 1996. Influence of sulfide on oxygenic photosynthesis of cyanobacteria: Investigations by chlorophyll fluorescence decay measurements [J]. Photosynthetica, 32: 455 461.
- Thomas R H, Walsby A E. 1986. The effects of temperatures on recovery of buoyancy by *Microcystis*[J]. Journal of General Microbiology, 132(6): 1 665 1 672.
- Tsujimura S, Tsukada H, Nakahara H, et al. 2000. Seasonal variations of *Microcystis* populations in sediments of lake Biwa, Japan[J]. Hydrobiologia, 434(3): 183 192.
- Verspagen J M H, Snelder E O F M, Visser P M, et al. 2004.
 Recruitment of benthic *Microcystis* (Cyanophyceae) to the water column: internal buoyancy changes or resuspension [J]. Journal of Phycology, 40(2): 260 270.
- Verspagen J M H, Snelder E O F M, Visser P M, et al. 2005.

- Benthic pelagic coupling in the population dynamics of the harmful cyanobacterium *Microcystis*[J]. Freshwater Biology, 50(5): 854 867.
- Visser P M, Ibelings B W, Mur L R. 1995. Autumnal sedimentation of *Microcystis* spp. as result of an increase in carbohydrate ballast at reduced temperature [J]. Journal of Plankton Research, 17: 919 933.
- Wan N, Tang J, Li Q M, et al. 2008. The responses of *Microcystis* to sediment environments and the assessment for its overwintering a simulation study in a novel device [J]. Fresenius Environmental Bulletin, 17(12b); 2 146 2 151.
- Wesenberg Lund C. 1904. Studies over de dansk soers lankton. I. Tekst [M]. Copenhagen: Glydendanske Boghandel.
- Wu Z X, Song L R, Li R H. 2008. Different tolerances and responses to low temperature and darkness between water-bloom forming cyanobacterium *Microcystis* and a green alga *Scenedesmus*[J]. Hydrobiologia, 596: 47 55.
- Yang Y, Yin C T, Li W Z, et al. 2008. α tocopherol is essential for the acquired chill light tolerance (ACLT) in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J]. Journal of Bacteriology, 190: 1 554 1 560.
- Yin C T, Li W Z, Du Y, et al. 2007. Identification of a gene, ccr 1 (sll1242), required for chill light tolerance and growth at 15°C in *Synechocystis* sp. PCC 6803[J]. Microbiology, 153: 1 261 1 267.

(责任编辑 万月华)

Recruitment Mechanisms of Dormant Microcystis: A Review

WAN $\text{Neng}^{1,2}$, TANG Jun^1 , SONG Li-rong^2

- (1. School of Biology and Food Engineering, Changshu Institute of Technology, Changshu 215500, China;2. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology,Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)
- **Abstract**: This paper reviewed the recent progresses on recruitment mechanisms of *Microcystis*, which is the most popular species in freshwater in China, in the past decades. The article introduced: 1. the morphological changes and structure differences between dormant and vegetable cells; 2. photosynthetic activities and metabolism variations; 3. main environmental factors which can affect the progress of recruitment. The application of new techniques and the hotspot issues in future are also discussed.

Key words: *Microcystis*: Dormancy: Recruitmen: Water bloom: Review