

长江中游浅水湖泊磷赋存形态特征及其对浮游植物群落结构的影响： 以湖北省长湖为例*

杨新宇^{1,2}, 郭社宾¹, 向邈¹, 李学梅^{1**}, 朱挺兵¹, 魏念^{1**}

(1: 中国水产科学研究院长江水产研究所, 武汉 430223)

(2: 华中农业大学水产学院, 武汉 430072)

摘要: 磷是湖泊生态系统的关键营养元素和初级生产力的主要限制因子, 水体磷的赋存形态及其含量可显著影响浮游植物群落结构。为解析典型长江中下游浅水湖泊——湖北省长湖水体磷的赋存形态特征及其对浮游植物群落结构的影响, 并为长湖水生态修复和精细化管理提供科学依据, 于2024年3月、5月、9月、12月在长湖设置10个采样点, 系统调查了水体中磷赋存形态、其他环境因子及浮游植物群落结构。结果表明: 长湖水体总磷年均值为0.117 mg/L, 含量均值为9月>3月>5月>12月, 自西向东呈降低趋势。总体而言, 溶解态总磷(均值0.060 mg/L)对总磷的贡献略高于颗粒态总磷(均值0.056 mg/L)。就具体形态而言, 3月以颗粒态总磷为主, 5月颗粒态总磷在总磷中占比略高于溶解态总磷, 9月和12月则以溶解态总磷为主, 其中9月溶解态总磷主要以溶解态有机磷形态存在, 12月则以溶解态无机磷为主; 9月水体溶解态有机磷含量显著高于其他时期。长湖浮游植物优势门类为蓝藻门、绿藻门、硅藻门和隐藻门。非度量多维尺度排序(NMDS)和置换多元方差分析(PERMANOVA)结果显示, 浮游植物群落结构在不同时期差异显著, 且呈现一定的季节演替特征。从3月至12月, 群落结构表现为硅藻门+隐藻门+绿藻门→蓝藻门+绿藻门→蓝藻门→隐藻门+硅藻门+蓝藻门+绿藻门的变化。其中, 3月、5月和12月分别以硅藻门小环藻(*Cyclotella* sp.)、蓝藻门细小裂藻(*Merismopedia minima*)和隐藻门具尾逗隐藻(*Komma caudata*)优势度最大; 9月则以水华蓝藻微囊藻(*Microcystis* spp.)占据显著优势, 该种在5月也为优势种。冗余分析(RDA)和偏最小二乘路径建模(PLS-PM)分析结果进一步表明, 溶解态有机磷、水温、溶解态总磷和悬浮物对浮游植物群落结构影响最为显著, 且磷赋存形态对浮游植物群落结构具有显著直接效应。其中溶解态有机磷的影响最大, 对微囊藻丰度的正向作用尤为突出。综上, 研究结果表明磷赋存形态显著影响长湖浮游植物群落结构, 突出了在富营养化浅水湖泊中定量识别不同形态磷, 尤其是溶解态有机磷风险的重要性。

关键词: 磷赋存形态; 浮游植物; 长湖

Characteristics of phosphorus fractions and their effects on phytoplankton community structure in the middle reaches of the Yangtze River: a case study of Lake Changhu, Hubei*

Xinyu Yang^{1,2}, Zhibin Guo¹, Miao Xiang¹, Xuemei Li^{1**}, Tingbing Zhu¹, Nian Wei^{1**}

(1: Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China)

(2: College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430072, China)

Abstract: Phosphorus is a key nutrient in lake ecosystems and a primary limiting factor for primary productivity, with its speciation and concentration significantly influencing phytoplankton community structure. To investigate the characteristics of phosphorus

*2025-05-06 收稿; 2025-08-18 收修改稿。

国家重点研发计划项目(2023YFD2400904)和中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助(No.2023TD61)联合资助。

**通信作者: E-mail: weinian@yfi.ac.cn; xml@yfi.ac.cn。

fractions and their effects on phytoplankton assemblages in Lake Changhu, a typical shallow lake in the middle and lower reaches of the Yangtze River, and to provide a scientific basis for its ecological restoration and precision management, we conducted seasonal sampling in March, May, September, and December 2024 at 10 sites, analyzing phosphorus forms, environmental variables, and phytoplankton community composition. Results showed that the annual average total phosphorus (TP) concentration was 0.117 mg/L, with levels ordered as September > March > May > December and a decreasing gradient from west to east. Dissolved total phosphorus (DTP; mean 0.060 mg/L) contributed slightly more to TP than particulate phosphorus (PP; mean 0.056 mg/L). Seasonal variation in phosphorus forms was observed: PP dominated in March; PP slightly exceeded DTP in May; DTP prevailed in September and December, with dissolved organic phosphorus (DOP) predominant in September and dissolved inorganic phosphorus (DIP) in December. DOP in September was significantly higher than in other months. Phytoplankton were dominated by Cyanophyta, Chlorophyta, Bacillariophyta, and Cryptophyta. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) revealed significant temporal variation in community structure, showing a clear seasonal succession: from Bacillariophyta + Cryptophyta + Chlorophyta in March to Cyanophyta + Chlorophyta in May, then Cyanophyta in September, and finally Cryptophyta + Bacillariophyta + Cyanophyta + Chlorophyta in December. Dominant species included *Cyclotella* sp. (Bacillariophyta) in March, *Merismopedia minima* (Cyanophyta) in May, *Komma caudata* (Cryptophyta) in December, and *Microcystis* spp. (Cyanophyta)—a bloom-forming genus—in September, which was also dominant in May. Redundancy analysis (RDA) and partial least squares path modeling (PLS-PM) identified DOP, water temperature, DTP, and suspended solids as the most influential factors on phytoplankton community structure, with phosphorus fractions exerting significant direct effects. DOP showed the strongest effect, particularly promoting *Microcystis* spp. abundance. These results demonstrate that phosphorus speciation significantly shapes phytoplankton community structure in Lake Changhu and highlight the importance of quantitative assessment of different phosphorus forms—especially DOP—for evaluating ecological risks in eutrophic shallow lakes.

Keywords: Phosphorus fraction; Phytoplankton; Lake Changhu

磷是湖泊生态系统的关键营养元素和初级生产力的主要限制因子^[1-2]。湖泊水体中磷的赋存形态主要为颗粒态磷 (particulate phosphorus, PP) 和溶解态磷 (即溶解态总磷, dissolved total phosphorus, DTP), 后者包括溶解态有机磷 (dissolved organic phosphorus, DOP) 和溶解态无机磷 (dissolved inorganic phosphorus, DIP) ^[3]。PP 无法被浮游植物直接利用, 其生物可利用组分需通过解吸附、微生物矿化及光降解等过程转化为 DTP, 继而被浮游植物利用^[4-6]。DOP 可经浮游植物或细菌分泌的磷酸酯酶 (主要包括碱性磷酸酶、磷酸二酯酶和 5'-核苷酸酶) 水解为 DIP^[7]; 而 DIP 可被浮游植物通过细胞膜上的转运系统主动吸收, 因而浮游植物生长对 DIP 的响应更快且效率更高^[8]。磷的赋存形态特征决定其生物可利用性。研究普遍认为, 水体中 DTP 含量越高, 磷的生物可利用性越强^[9-10], 对浮游植物生长的促进作用更显著。此外, 不同浮游植物类群对 DOP 和 DIP 的利用能力与效率也存在着显著差异^[11]。相较于硅藻, 蓝藻和绿藻对 DOP 底物的利用能力更广、利用效率更高, 对 DIP 亲和力及吸收速率更强^[11-13]。在磷竞争环境中, 蓝藻和绿藻能更高效地获取 DOP 和 DIP 资源而占据优势。因此, 水体磷的赋存形态和含量可直接驱动浮游植物群落结构的改变。

同时, 浮游植物对磷的利用及群落动态也受到温度、光照等环境因子的影响^[14-16]。温度和光照是浮游植物生长的重要限制因子^[17]。在低温和低光照条件下, 浮游植物的生长受到显著抑制, 对磷的赋存形态变化不敏感。在适宜的温度范围内, 温度的升高一方面可促进微生物活性和碱性磷酸酶的活性, 加速 PP 和 DOP 向 DIP 的转化; 另一方面则可促进细胞内酶促反应, 有利于浮游植物光合作用和提高对磷的利用效率, 从而使浮游植物群落达到更高的生物量^[18-19]。不同浮游植物类群对温度的偏好存在差异, 蓝藻和绿藻通常更偏好高温, 硅藻偏好温度则相对低^[20]。光照则通过影响浮游植物细胞内色素组成和光合作用效率, 直接影响其生长以及对 DIP 的吸收同化^[14-15]。在一定范围内, 光照强度的增加有利于浮游植物的生长, 但不同浮游植物类群适宜的光照强度范围差异显著^[15]。

长湖是湖北省第三大淡水湖泊，典型长江中下游浅水湖泊，为兼有调蓄洪、灌溉、航运、城市补水和生态补水等多项功能的重要水域，建有国家级鮡鱼类资源保护区。前期研究表明，长湖水体属于中度富营养状态，总磷含量处于较高水平^[21]。龚森森等^[22]指出在一定范围内，长湖总磷浓度的增加可能会导致浮游植物丰度的增加，表明磷可能是长湖浮游植物群落结构的重要影响因子。但前期研究多关注总磷、总氮等常规环境因子对长湖浮游植物群落结构的影响^[23]。缺乏对不同磷赋存形态的认知，其对浮游植物群落结构影响相关研究也是缺乏的。因此，本文以长湖为研究对象，分析了长湖磷赋存形态的时空变化特征，解析了磷赋存形态及其他环境因子对浮游植物群落结构的影响，以期对长湖的精细化管控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

长湖（30°21'55.69"-30°31'36.65"N，112°12'14.07"-112°30'41.78"E）位于荆州、荆门、潜江三市交界处，流域地势西北高而东南低。湖泊平均水面面积为 131 km²，年平均水深 2.1 m。长湖流域属于亚热带湿润季风气候，四季分明，日照充足，雨热同季，雨水充沛，无霜期长。年平均气温和降雨量分别为 16.8°C 和 998.5 mm^[24]，降雨多集中在 5~9 月，占全年降水量的 60.8%，在此期间降雨多以暴雨形式出现，降雨强度大，69.7%的径流量集中在汛期（5~9 月）。地表径流和湖面降水为长湖水体的主要补给形式，水位在汛期一般高于其他月份。长湖呈东西走向，从西到东水深呈增加趋势，分为海子湖、马洪台和圆心湖 3 个湖区，海子湖狭长，马洪台和圆心湖较为宽阔。

1.2 采样点设置与采样时间

采样点的设置参考《水域生态系统观测规范》^[25]进行并根据长湖实际水域形态及水文特征进行调整。分别在海子湖区、马洪台湖区和圆心湖区设置 3（H1、H2、H3）、3（M1、M2、M3）和 4（Y1、Y2、Y3、Y4）个采样点位，共 10 个采样点位（图 1）。为探究不同时期长湖水体磷赋存形态、水环境及浮游植物群落结构差异，于 2024 年 3 月、5 月、9 月和 12 月采集磷赋存、水环境和浮游植物样品，共采样 4 次。采样前一周无降雨，采样时天气晴朗无风。

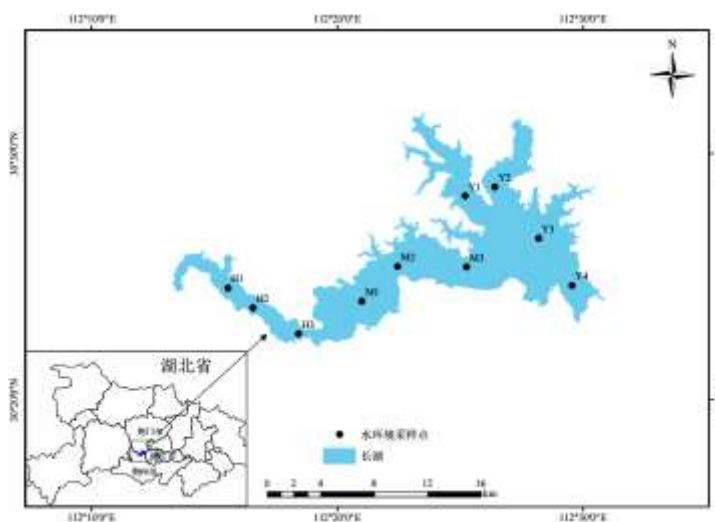


图 1 长湖采样点分布图（基于审图号为 GS（2016）2556 号的标准地图制作，底图无修改）

Fig.1 Distribution of sampling sites in Lake Changhu

1.3 样品采集和处理

使用 5000 mL 有机玻璃采水器采集各样点表层 0.5 m 处水样。浮游植物定性样品为使用 25#浮游生物网（网孔直径 0.064 mm）以“∞”字形在水体表层 0.5 m 处来回拖曳三分钟左右，收集样品至样品瓶中，加入 4%的甲醛溶液固定，带回实验室通过显微镜进行镜检和鉴定。浮游植物定量样品为采集表层 0.5 m 处水样 1000 mL 置于采样瓶中，按照 1%比例加入鲁格试剂现场固定，带回实验室静置并浓缩定容至 50 mL

进行定量镜检。浮游植物鉴定参考《中国淡水藻类：系统、分类及生态》^[26]、《中国流域常见水生生物图集 上下册》^[27]、《水华蓝藻生物学》^[28]及相关学术论文^[29]。一般鉴定到种，至少鉴定到属。

1.4 不同形态磷的测定

水体总磷 (TP, mg/L) 质量浓度采用原水水样经碱性过硫酸钾氧化消解后再使用磷钼蓝显色法 (《水和废水监测分析方法 (第四版)》) 测定得到^[30]。水体 DTP (mg/L) 质量浓度为采用 0.45 μm 玻璃纤维滤膜对水样过滤后, 采用过滤水经碱性过硫酸钾氧化消解后使用磷钼蓝显色法测定得到。水体 DIP (mg/L) 质量浓度是过滤水使用磷钼蓝显色法直接测定得到。PP (mg/L) 质量浓度为 TP 与 DTP 质量浓度差值; DOP (mg/L) 质量浓度为 DTP 与 DIP 质量浓度差值。

1.5 其他环境因子的测定

水样和浮游植物采样过程中同步调查环境参数。水温 (WT, °C)、pH、溶解氧 (DO, mg/L) 和电导率 (Cond, μS/cm) 使用多参数水质检测仪 (哈希, 美国) 现场测定。水深 (WD, m) 使用便携式测深仪 (Speedtech, 美国)、透明度 (SD, cm) 使用塞氏盘法现场测定。其他指标为将水样冷藏带回实验室于 24 小时内完成测定, 包括总氮 (TN, mg/L)、氨氮 (NH₄⁺-N, mg/L)、亚硝酸盐氮 (NO₂⁻-N, mg/L)、硝酸盐氮 (NO₃⁻-N, mg/L)、溶解态无机氮 (DIN, mg/L)、悬浮物 (SS, mg/L) 和化学需氧量 (COD, mg/L), 测定方法参照《水和废水监测分析方法 (第四版)》^[30]。其中 COD 采用重铬酸钾法测定; DIN 的浓度为 NH₄⁺-N、NO₂⁻-N 和 NO₃⁻-N 的浓度之和。

1.6 数据处理

1.6.1 浮游植物群落结构分析 采用丰度和优势度 (Y) 对长湖浮游植物群落结构进行分析。当 $Y \geq 0.02$ 时, 该物种为优势种。 Y 计算公式如下^[31]。

$$Y = P_i \times f_i \quad (1)$$

$$P_i = n_i / N \quad (2)$$

式中, P_i 为某一时期所有样品中第 i 种浮游植物的细胞数 (n_i) 与所有浮游植物细胞总数 (N) 的比值; f_i 为第 i 种浮游植物出现的频率。

1.6.2 数据统计分析 使用 ArcGIS10.8 绘制采样点位示意图。采用非参数方法 Kruskal-Wallis 检验分析不同时期磷赋存形态、水环境因子和浮游植物丰度差异的显著性; 检验显著的情况下, 使用 Dunn 检验进行两两分组之间的多重比较, 采用 Bonferroni 方法校正 P 值。

为更好地展示不同时期浮游植物群落结构的差异, 使用非度量多维尺度排序 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) 分析方法, 基于 Bray-Curtis 距离对样点进行空间排序, 用肋强系数 (stress) 衡量 NMDS 分析结果的可信度。当 stress < 0.2 时表示排序结果有一定解释意义, stress < 0.1 表示排序结果较好, stress < 0.05 表示结果很好^[32]。浮游植物物种组成使用优势种丰度表征, 分析前数据进行 Hellinger 转换以降低极值的影响。不同时期物种组成差异的显著性使用置换多元方差分析 (permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 在 9999 次迭代次数下进行检验。

采用典范排序分析磷赋存形态及其他环境因子与浮游植物群落之间的关系。用于排序分析的物种为长湖浮游植物优势种。数据分析前, 对浮游植物优势种丰度数据进行 Hellinger 转换, 对环境因子数据进行 $\log_{10}(x+1)$ 转换。首先, 运用去趋势对应分析 (detrended correspondence analysis, DCA) 判断数据适合线性分析还是单峰梯度分析^[33]。根据结果中 4 个排序轴的最大值选择对应的分析方法。当最大值小于 3 时, 采用冗余分析 (redundancy analysis, RDA); 最大值大于 4 时, 采用典范对应分析; 最大值介于 3 和 4 之间时, 则 2 种方法均可^[33]。计算结果中 4 个排序轴的最大值为 3.44, 介于 3 和 4 之间, 两种典范排序分析方法均可用。本研究采用 RDA 评估磷赋存形态及其他环境因子对浮游植物群落结构的影响。其次, 为降低解释变量之间的共线性效应, 先将所有环境因子作为解释变量纳入 RDA 分析, 计算各环境因子的方差膨胀因子 (variance inflation factor, VIF)。VIF 的平方根表示变量回归系数的置信区间能膨胀为与模型无关的自变量的程度, 提供了对共线性程度的参考。VIF 取值从 1 开始, 伴随多重共线性程度的升高, VIF 值将逐渐

增大。VIF 值超过 10 表明变量之间存在较大的共线性问题^[34]，后续分析剔除 VIF>10 的变量，剩余变量与转化后的物种组成进行冗余排序^[35]。随后，为减少解释变量的数量并保持由它们能够解释变差的最大化，使用前向选择（forward selection）和 Monte Carlo 检验进一步筛选变量。前向选择方法为首先构建仅含截距项的空模型，随后使用前向逐步回归将解释变量逐一纳入空模型，执行偏 RDA 分析计算剩余未纳入模型的解释变量所解释的方差，并在 9999 次置换次数下检验解释变量解释方差的显著性，若 $P<0.05$ 则添加该解释变量，直至剩余解释变量中最佳变量所解释的变差不显著为止。最后用于 RDA 的环境因子包括 2 个磷赋存形态指标和 6 个其他环境指标。磷赋存形态因子为 DOP 和 DTP，其他环境指标为 WD、SD、WT、DO、SS、NO₃-N。RDA 分析之后，基于层次分割（hierarchical partitioning, HP）原理量化磷赋存形态和其他环境因子对浮游植物群落的单独效应，评估解释变量的相对重要性^[36]。

为解析磷赋存形态、其他环境因子及其潜在交互作用对浮游植物群落结构的影响，采用偏最小二乘路径建模（partial least squares path modeling, PLS-PM）方法，以浮游植物群落组成为研究对象，评估了磷赋存形态（DOP、DTP）、氮营养水平（NO₃-N）、水体物理状态（WD、SD、SS）和水体物化水平（WT、DO）与浮游植物群落结构的关系，并量化了磷赋存形态、氮营养水平、水体物理状态和水体物化水平对浮游植物群落组成变化的贡献大小。浮游植物群落组成采用 NMDS 降维结果的第一轴和第二轴坐标值进行表征。该方法为结构方程模型的偏最小二乘法，可评估带有潜变量的复杂因果关系模型^[37]。PLS-PM 一般采用 GOF 指数（goodness of fit, GOF）判断模型整体拟合程度，GOF 值越大，模型拟合程度越高；GOF=0.10，模型拟合程度低；GOF=0.25，模型拟合程度中等；GOF=0.36，模型拟合程度高^[38]。

所有数据分析均在 R（4.4.1）中进行，其中 Kruskal-Wallis 检验和 Dunn 检验使用“PMCMRplus”包进行；NMDS、DCA 和 RDA 采用“vegan”包完成；层次分割使用“rdacca.hp”包进行；PLS-PM 使用“plspm”包构建。

2 结果

2.1 水体磷赋存形态的时空特征

调查期间，长湖水体中的 TP 含量均值（ $n=40$ ）为 0.117 mg/L，变化范围为 0.043~0.261 mg/L。PP 含量均值（ $n=40$ ）为 0.056 mg/L，变化范围为 0.013~0.156 mg/L。DTP 含量均值（ $n=40$ ）略高于 PP，为 0.060 mg/L，变化范围 0.026~0.183 mg/L；其中 DIP 含量均值（ $n=40$ ）为 0.028 mg/L，变化范围为 0.009~0.110 mg/L；DOP 含量均值（ $n=40$ ）为 0.032 mg/L，变化范围为 0.001~0.104 mg/L。

长湖磷赋存形态存在显著的时间差异。Kruskal-Wallis 检验和 Dunn 检验结果表明，TP 含量在 9 月显著高于 3 月（ $n=20$, $P=0.006$ ）、5 月（ $n=20$, $P=0.013$ ）和 12 月（ $n=20$, $P<0.001$ ），后三月份之间差异不显著（ $P>0.05$ ）。PP 含量在 12 月最低，9 月显著高于 12 月（ $n=20$, $P=0.002$ ）。DIP 含量在全年差异不显著（ $n=40$, $P=0.297$ ），5 月略低于其他月份，12 月略高于其他月份。DOP 含量在 9 月显著高于 3 月（ $n=20$, $P=0.001$ ）和 12 月（ $n=20$, $P<0.001$ ），在 5 月显著高于 12 月（ $n=20$, $P=0.004$ ），3 月和 5 月之间差异不显著（ $n=20$, $P=0.845$ ）（图 2）。

从形态分布看，在 3 月，PP 为主要的磷赋存形态，所占比例均值为 63.43%；在 5 月 PP（53.83%）对总磷的贡献略高于 DTP（46.17%）。在 9 月和 12 月，DTP 为主要的磷赋存形态，所占比例均值分别为 61.06% 和 56.46%；9 月 DTP 以 DOP 为主，12 月 DTP 以 DIP 为主（图 3）。

长湖磷赋存形态存在一定的空间差异。由图 4 可知，TP 含量整体呈现出自西向东逐渐降低的趋势，DOP 占 TP 的质量分数则自西向东呈增加的趋势。另外，磷赋存形态的空间分布不同时期之间也存在一定差异。在 3 月，DTP 和 DIP 对总磷的贡献自西向东呈增加趋势，在 9 月则呈下降趋势。

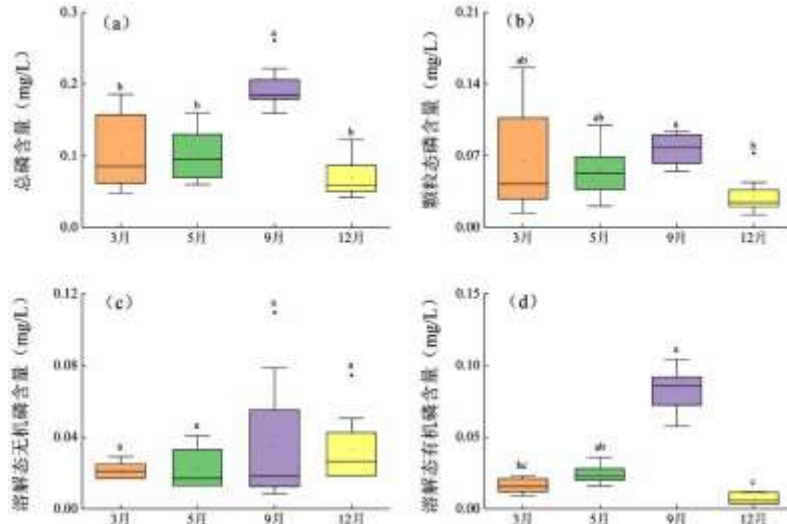


图2 不同时期长湖水体总磷 (a)、颗粒态磷 (b)、溶解态无机磷 (c) 和溶解态有机磷 (d) 含量变化

(同一指标的不同字母表示不同时期差异达到统计学显著水平 ($P < 0.05$), 有相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$))

Fig.2 Temporal variations of phosphorus fractions in water body of Lake Changhu: total phosphorus (a), particulate phosphorus (b), dissolved inorganic phosphorus (c), and dissolved organic phosphorus (d)

(Different letters above bars indicate statistically significant differences ($P < 0.05$) across different periods, and the presence of the same letter indicates no significant difference ($P > 0.05$))

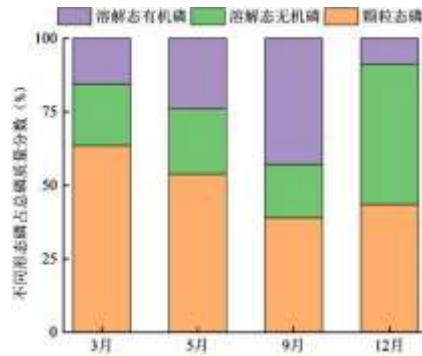


图3 不同时期长湖水体磷赋存形态占比

Figure3 Phosphorus speciation composition across different periods in water body of Lake Changhu

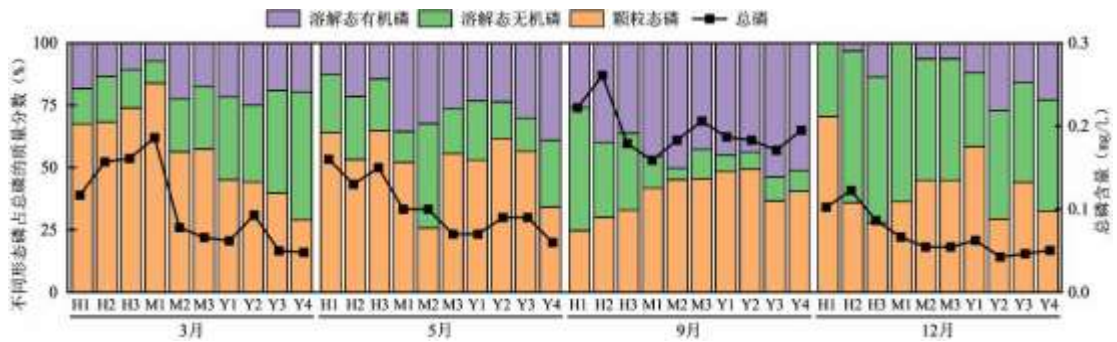


图4 不同时期长湖各站位水体总磷含量和磷赋存形态占比

Fig.4 Spatiotemporal variations of total phosphorus concentrations and phosphorus speciation composition across sampling sites in water body of Lake Changhu

2.2 其他环境因子特征

如表 1 所示, 长湖水体 WD、WT 和 COD 随季节变化显著, 均在 9 月达到最高。Kruskal-Wallis 检验和 Dunn 检验结果表明, SD 在 3 月显著低于 5 月 ($n=20, P<0.001$)、9 月 ($n=20, P=0.016$) 和 12 月 ($n=20, P<0.001$); DO 在 9 月显著低于 3 月 ($n=20, P=0.004$)、5 月 ($n=20, P<0.001$) 和 12 月 ($n=20, P<0.001$); pH 在 3 月和 5 月相对更高; Cond 在 9 月显著低于 3 月 ($n=20, P<0.001$)、5 月 ($n=20, P=0.037$) 和 12 月 ($n=20, P<0.001$); SS 在 5 月显著低于 3 月 ($n=20, P<0.001$) 和 9 月 ($n=20, P<0.001$), 在 12 月显著低于 3 月 ($n=20, P=0.010$); NO_3^- -N 在 3 月显著低于 5 月 ($n=20, P=0.010$)。不同时期, 水体的 COD ($n=40, P=0.140$)、TN ($n=40, P=0.312$)、 NH_4^+ -N ($n=40, P=0.069$) 和 NO_2^- -N ($n=40, P=0.058$) 在统计学上差异并不显著, 但不同时期仍存在一定波动。DIN/DIP 比值在 5 月和 9 月较高, 在 3 月较低。

表 1 长湖水体其他环境因子特征

Tab.1 Characteristics of other environmental factors in water body of Lake Changhu

水质指标	3 月	5 月	9 月	12 月
WD (m)	1.5±0.5 ^{bc}	1.8±0.5 ^{bc}	3.1±0.5 ^a	2.4±0.8 ^{ab}
SD (cm)	11.1±2.4 ^b	38.5±13.3 ^a	30.9±7.7 ^a	38.2±10.6 ^a
WT (°C)	16.2±0.5 ^{bc}	25.3±0.4 ^{ab}	29.4±0.13 ^a	12.2±0.3 ^{cd}
DO (mg/L)	10.28±0.69 ^a	11.25±2.02 ^a	6.77±0.41 ^b	12.28±0.94 ^a
COD (mg/L)	14.10±8.13	13.60±5.23	20.60±12.03	20.40±5.21
pH	8.32±0.15 ^{ab}	8.43±0.07 ^a	8.13±0.13 ^{bc}	8.12±0.14 ^{bc}
Cond (μS/cm)	441.40±33.62 ^a	408.60±25.83 ^a	354.20±23.71 ^b	458.90±69.10 ^a
SS (mg/L)	91.0±29.7 ^a	9.3±6.2 ^c	64.0±19.6 ^{ab}	40.7±13.1 ^{bc}
TN (mg/L)	1.342±0.157	1.183±0.531	1.066±0.375	1.487±0.885
NH_4^+ -N (mg/L)	0.022±0.015	0.022±0.010	0.031±0.023	0.034±0.011
NO_2^- -N (mg/L)	0.003±0.002	0.011±0.010	0.009±0.012	0.011±0.011
NO_3^- -N (mg/L)	0.300±0.163 ^a	0.820±0.397 ^b	0.460±0.392 ^{ab}	0.690±0.345 ^{ab}
DIN/DIP	15.54±7.60 ^b	44.10±26.12 ^a	26.48±15.19 ^{ab}	22.71±5.85 ^{ab}

*表中同一指标的不同字母表示不同时期差异达到统计学显著水平 ($P<0.05$), 有相同字母表示差异不显著 ($P>0.05$); 无字母表示不同时期差异不显著 ($P>0.05$)

2.3 浮游植物群落结构

2.3.1 浮游植物种类组成与优势种

调查期间共鉴定到浮游植物 8 门 206 种, 以绿藻门、硅藻门和蓝藻门占优势。其中绿藻门种类数最多 (100 种), 占群落总物种数的 48.54%, 其次为硅藻门 (45 种) 和蓝藻门 (21 种)。从不同时期来看, 5 月和 12 月浮游植物种类数高于 3 月和 9 月; 四个时期均以绿藻门种类数占据优势, 其次是硅藻门和蓝藻门 (图 5)。

根据优势度, 长湖浮游植物有优势种 10 种 (表 2)。蓝藻门 (5 种) 在优势种中占据显著优势, 其中水华蓝藻微囊藻 (*Microcystis* spp.) 在 5 月和 9 月均为优势种。另有绿藻门、硅藻门和隐藻门各 3、1 和 1 种, 其中球衣藻 (*Chlamydomonas globosa*)、小环藻 (*Cyclotella* sp.) 和具尾逗隐藻 (*Komma caudata*) 在 3 月和 12 月均为优势种。3 月以小环藻优势度最大; 5 月和 9 月均以蓝藻门为优势类群, 5 月细小小平裂藻 (*Merismopedia minima*) 优势度最大, 9 月微囊藻优势度最大; 12 月具尾逗隐藻优势度最大。



图5 长湖不同时期浮游植物物种组成

Fig.5 Phytoplankton species composition across different periods in Lake Changhu

表2 长湖不同时期浮游植物优势种及其优势度

Tab.2 Dominant phytoplankton species and their dominance degrees across different periods in Lake Changhu

门类	优势种	3月	5月	9月	12月
蓝藻门	隐球藻 <i>Aphanocapsa</i> sp.	—	0.15	—	—
	细小平裂藻 <i>Merismopedia minima</i>	—	0.60	—	0.05
	微囊藻 <i>Microcystis</i> spp.	—	0.04	0.77	—
	假鱼腥藻 <i>Pseudoanabaena</i> sp.	—	—	0.04	—
	长孢藻 <i>Dolichospermum</i> sp.	—	—	—	0.09
绿藻门	扭曲蹄形藻 <i>Kirchneriella contorta</i>	0.03	—	—	—
	球衣藻 <i>Chlamydomonas globosa</i>	0.04	—	—	0.06
	丛球韦斯藻 <i>Westella botryoides</i>	—	0.02	—	—
硅藻门	小环藻 <i>Cyclotella</i> sp.	0.61	0.03	—	0.15
隐藻门	具尾逗隐藻 <i>Komma caudata</i>	0.14	—	—	0.23

* “—” 表示优势度 $Y < 0.02$ 。

2.3.2 浮游植物丰度变化 长湖浮游植物丰度均值 ($n=40$) 为 72.18×10^6 cells/L, 变动范围为 $2.47 \times 10^6 \sim 469.77 \times 10^6$ cells/L。Kruskal-Wallis 检验和 Dunn 检验结果表明 (图 6), 5 月浮游植物丰度均值 (215.62×10^6 cells/L) 显著高于 3 月 (31.58×10^6 cells/L; $n=20$, $P=0.011$)、9 月 (29.75×10^6 cells/L; $n=20$, $P=0.012$) 和 12 月 (11.78×10^6 cells/L; $n=20$, $P < 0.001$); 其他月份 (3 月、9 月和 12 月) 两两之间浮游植物丰度差异不显著 ($P > 0.05$)。

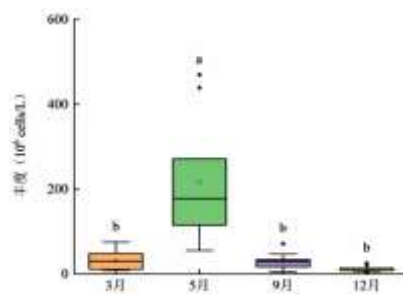


图6 长湖不同时期浮游植物丰度差异

(图中不同字母标注表示不同时期间差异达到统计学显著水平 ($P < 0.05$), 相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$))

Fig.6 Phytoplankton abundance across different periods in Lake Changhu

(Different letters above bars indicate statistically significant differences ($P < 0.05$) across different periods, and the presence of the same letter indicates no significant difference ($P > 0.05$))

如图 7 所示，3 月浮游植物丰度主要由硅藻门、隐藻门和绿藻门贡献，相对丰度均值分别为 52.35%、25.51%和 19.65%。5 月和 9 月浮游植物丰度均以蓝藻门占据绝对优势，相对丰度均值分别达到 76.50%和 84.96%；5 月绿藻门在浮游植物总丰度中占一定比例，为 14.84%。12 月各站位浮游植物组成存在一定差异，海子湖区和马洪台湖区 6 个站位浮游植物丰度主要由隐藻门（相对丰度均值为 41.78%）和硅藻门（相对丰度均值为 29.60%）贡献，圆心湖区 4 个站位则主要由蓝藻门（相对丰度均值为 53.36%）和绿藻门（相对丰度均值为 17.67%）贡献。从 3 月至 12 月，长湖浮游植物整体表现为硅藻门+隐藻门+绿藻门→蓝藻门+绿藻门→蓝藻门→隐藻门+硅藻门+蓝藻门+绿藻门的变化特征。

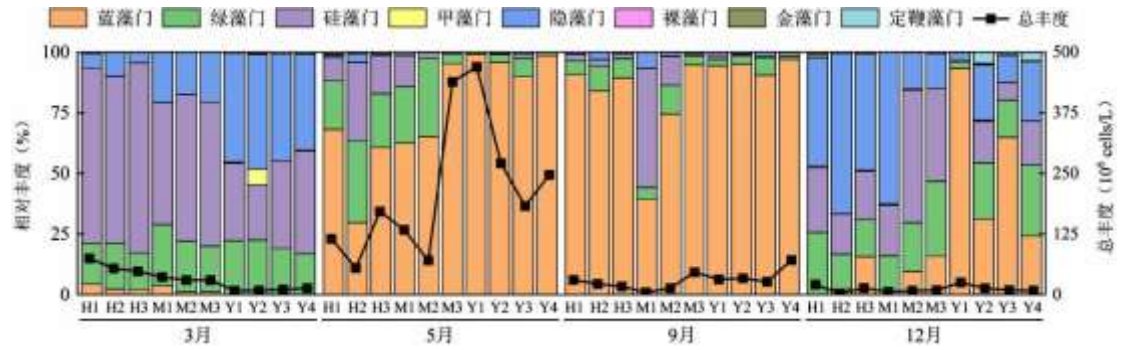


图 7 长湖不同时期浮游植物总丰度和相对丰度

Fig.7 Total abundance and relative abundance of phytoplankton across different periods in Lake Changhu

2.3.3 浮游植物群落结构差异 NMDS 分析的 stress 为 0.065，表明排序结果较好。浮游植物群落在排序图中呈现出明显的季节聚集特征（图 8）。3 月和 12 月样点的空间排序相对距离更近，表明 3 月与 12 月间浮游植物群落结构具有一定的相似性。从图中箭头可以看出，群落结构的季节变化轨迹并非简单的线性变化。从 3 月到 5 月的群落变化方向与后续月份的变化方向存在明显转折。具体表现为：从 3 月到 5 月后有“折返”现象，通过 9 月最终在 12 月回归到与 3 月有一定相似的状态，长湖浮游植物群落存在季节演替。PERMANOVA 结果进一步表明长湖浮游植物群落结构在不同时期存在显著差异 ($F=32.54, P<0.001$)，其中 9 月与 3 月 ($F=83.81, P<0.001$)、5 月 ($F=24.64, P<0.001$) 及 12 月 ($F=33.20, P<0.001$) 差异极显著，5 月与 3 月 ($F=50.93, P<0.001$) 和 12 月 ($F=18.14, P<0.001$) 差异极显著，3 月与 12 月差异极显著 ($F=7.27, P<0.001$)。

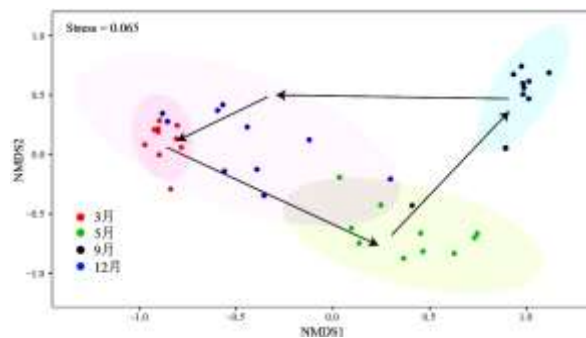


图 8 长湖浮游植物群落结构的非度量多维尺度排序图

Fig.8 Non-metric multidimensional scaling plot of phytoplankton community structure in Lake Changhu

2.4 磷赋存及其他环境因子对浮游植物群落结构的影响

RDA 排序结果表明，8 个解释变量共同解释了浮游植物群落结构 75.53%的变异率，其中第一轴解释率为 45.11% ($F=57.16, P<0.001$)，第二轴解释率为 20.24% ($F=25.65, P<0.001$)，表明前两轴能较好地反映磷赋存和其他环境因子对浮游植物群落结构的影响（图 9(a)）。层次分割结果（图 9(b)）表明，DOP 对长湖浮游植物群落结构影响最大，其次是 WT、DTP 和 SS。5 月浮游植物群落主要受 SD 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的正向影响；9 月浮游植物群落主要受 DOP、DTP、WD 和 WT 的正向影响；3 月和 12 月浮游植物群落主要受 SS

和 DO 的正向影响以及 WT、DOP、DTP 的负向影响。微囊藻在高 DOP、DTP、WT 和 WD 的水体中丰度更高；细小平裂藻在高 SD、NO₃-N 和低 SS 水体中丰度更高；具尾逗隐藻和小环藻则在低 WT、DOP 和高 SS 水体中具有更高丰度。

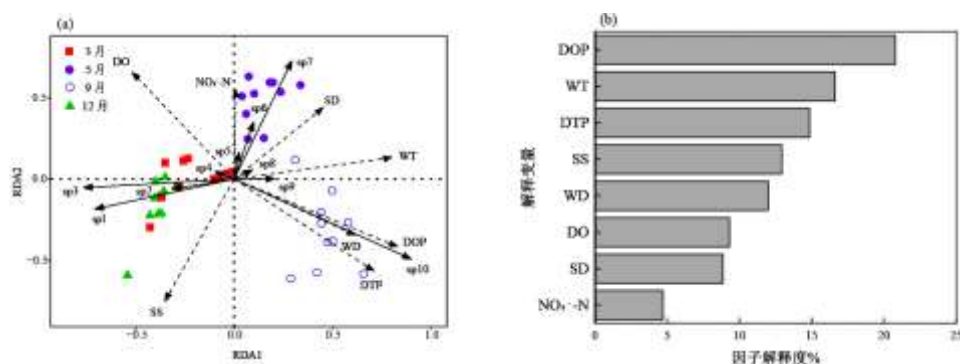


图9 长湖浮游植物群落结构与磷赋存形态和其他环境因子的冗余分析(a)及解释度(b)

(sp1 具尾逗隐藻 *Komma caudata*, sp2 球衣藻 *Chlamydomonas globosa*, sp3 小环藻 *Cyclotella* sp., sp4 扭曲蹄形藻 *Kirchneriella contorta*, sp5 韦斯藻 *Westella botryoides*, sp6 隐球藻 *Aphanocapsa* sp., sp7 细小平裂藻 *Merismopedia minima*, sp8 长抱藻 *Dolichospermum* sp., sp9 假鱼腥藻 *Pseudoanabaena* sp., sp10 微囊藻 *Microcystis* spp., DOP 溶解态有机磷, DTP 溶解态总磷, WD 水深, SD 透明度, WT 水温, DO 溶解氧, SS 悬浮物, NO₃-N 硝酸盐氮。分图 a 中, 实线箭头表示环境因子, 虚线箭头表示浮游植物优势种, 点表示不同时期样点。箭头长度表示该变量对浮游植物群落的解释程度, 相关性越大, 箭头越长; 箭头之间的夹角反映变量间的相关性: 夹角越小, 相关性越高; 锐角表示正相关, 钝角表示负相关, 直角则不相关)

Fig.9 Redundancy analysis (a) and explained variation (b) of phytoplankton communities and phosphorus fractions and other environmental factors in Lake Changhu

(sp1: *Komma caudata*, sp2: *Chlamydomonas globosa*, sp3: *Cyclotella* sp., sp4: *Kirchneriella contorta*, sp5: *Westella botryoides*, sp6: *Aphanocapsa* sp., sp7: *Merismopedia minima*, sp8: *Dolichospermum* sp., sp9: *Pseudoanabaena* sp., sp10: *Microcystis* spp., DOP: dissolved organic phosphorus, DTP: dissolved total phosphorus, WD: water depth, SD: transparency, WT: water temperature, DO: dissolved oxygen, SS: suspended solids, NO₃-N: nitrate. Solid arrows in panel a represent environmental factors, dashed arrows represent dominant phytoplankton species, and points indicate sampling sites from different periods. The length of an arrow indicates the extent to which the variable explains the distribution of the phytoplankton community; the longer the arrow, the stronger the correlation. The angle between arrows reflects the correlation between variables: a smaller angle indicates a stronger correlation, with acute angles representing positive correlations, obtuse angles indicating negative correlations, and right angles suggesting no significant correlation.)

PLS-PM 模型 GOF 值为 0.59, 表明模型拟合效果好 (图 10)。磷赋存形态和水体物理状态对浮游植物群落组成具有极显著的直接效应 ($P<0.001$); 氮营养水平对浮游植物群落组成影响不显著 ($P=0.334$)。水体物化水平对浮游植物群落组成的直接影响不显著 ($P=0.703$), 但对磷赋存形态具有极显著的直接效应 ($P<0.001$)。水体物理状态对氮营养水平具有显著负向影响 ($P=0.046$), 对磷赋存形态影响则不显著 ($P=0.329$)。

3 讨论

3.1 长湖磷赋存形态特征

长湖 TP 年均值为 0.117 mg/L, 高于同时期梁子湖 (0.06 mg/L; 2023 年)^[39]、巢湖 (0.066 mg/L; 2023 年)^[40]和太湖 (0.077 mg/L; 2024 年)^[41]等长江中下游其他浅水湖泊的年均 TP 含量, 为地表水湖库 V 类水标准 (GB 3838-2002), 总体处于较高水平。长湖 TP 含量自西向东逐渐降低 (图 4), 与前期余明勇等报道的长湖西北部 TP 含量高于东南部结果一致。这一空间分布特征可能与长湖西北部承纳大部分入湖径流, 同时人类活动更为密集有关^[42]。长湖西北部地区集中了荆州区中心城区以及 6 个乡镇, 人口密度大、

生活污水排放量高，导致该区域磷污染负荷相对较大^[42]。此外，长湖围栏围网全面拆除前，西部的海子湖区和马洪台湖区养殖活动强度较大^[43]，沉积物磷污染程度更高，可能也对水体 TP 产生了持续影响^[44]。在传统水产养殖过程中，过量投加的饵料和养殖生物粪便等进入水体后，未被分解部分沉积于底质，形成了富磷养殖区沉积物，长期影响水体磷浓度^[45-46]。



图 10 偏最小二乘法路径模型分析磷赋存形态、氮营养水平、水体物理状态和物化水平对浮游植物群落结构的影响

(DOP 溶解态有机磷, DTP 溶解态总磷, WD 水深, SD 透明度, SS 悬浮物, WT 水温, DO 溶解氧, $\text{NO}_3\text{-N}$ 硝酸盐氮; GOF 表示整个模型的拟合优度; 潜变量之间箭头的方向代表回归路径方向, 红色箭头表示正效应, 蓝色箭头表示负效应; 潜变量箭头上的数字表示路径系数, 数字后*表示路径系数的显著性, *代表 $P<0.05$, **代表 $P<0.01$, ***表示 $P<0.001$; 潜变量方框中的 R^2 表示方差解释度; 外方框表示概念模型的观测变量和载荷值, 载荷值反映潜变量与观测变量之间相关性, 越高越好)

Fig.10 The effects of phosphorus fractions, nitrogen level, water physical state and physicochemical level on phytoplankton community structure by partial least squares path modeling

(DOP: dissolved organic phosphorus, DTP: dissolved total phosphorus, WD: water depth, SD: transparency, SS: suspended solids, WT: water temperature, DO: dissolved oxygen, $\text{NO}_3\text{-N}$: nitrate. GOF indicates the goodness of fit of the entire model. The direction of the arrows between latent variables represents the direction of regression paths, with red arrows indicating positive effects and blue arrows indicating negative effects. Numbers on the arrows denote path coefficients, with asterisks indicating their significance levels (* for $P<0.05$, ** for $P<0.01$, and *** for $P<0.001$). R^2 values inside the latent variable boxes represent the proportion of variance explained. The outer boxes show the observed variables and their loadings, where loadings reflect the strength of the relationships between latent and observed variables — the higher the loading, the stronger the correlation)

DTP 对长湖水体 TP 的贡献略高于 PP, 这与太湖^[47]和巢湖^[48]水体以 PP 为主要磷赋存形态的情况存在一定差异 (图 4), 表明长湖水体磷的生物可利用性相对更高。水体 DTP 主要来源于沉积物和水体 PP 的内源释放, 以及入湖径流所带来的外源输入。在长江中下游其他退养湖泊如巢湖^[45]和青岚湖^[44]的研究中, 均发现沉积物的内源释放是水体磷的主要来源。沉积物中的磷以多种形态存在, 其中生物可利用磷 (BAP) 是沉积物中潜在的、易于释放出来被水生生物直接利用, 或可通过自然过程转化为有效形式的磷^[49]。在退养湖泊的沉积物中, 生物可利用磷通常占比较高^[44-45], 这可能导致了长湖水体中 DTP 水平较高。

长湖 DOP 含量在夏末秋初的 9 月达到最高 (图 4), 与巢湖不同形态磷的年内波动研究结果^[48]一致。考虑到采样当年 9 月降雨量较低 (长湖周边荆州站月累计降水量仅 15.8 mm, 数据来源: 国家气象科学数据中心), 农业面源磷随地表径流入湖的外源输入对长湖水体磷的影响可能有限。9 月水体显著更高的 DOP 含量可能与较高的水温 (表 1, 图 10) 导致内源磷释放增强有关。温度升高可促进微生物活性, 显著加快有机质的降解及沉积物-水界面磷的释放^[50]。此外, 9 月长湖蓝藻水华进入衰亡期, 虽仍以微囊藻占据绝对优势 (表 2), 但相对 5 月, 浮游植物丰度下降 (图 6)。在蓝藻衰亡过程中, 藻细胞裂解可直接释放 DOP^[51]; 同时大量藻类残体沉积, 增加沉积物表层有机质含量并降低溶解氧, 进一步加速有机质的降解和 DOP 的释放^[52]。

长湖水体 DIP 在不同时期差异并不显著（图 2），这可能与持续的沉积物-水界面磷释放及环境微生物转化活动有关。在浮游植物丰度最高的 5 月，水体 DIP 略低，而在浮游植物丰度最低的 12 月，水体 DIP 略高（图 2、图 6），表明浮游植物生长对 DIP 的吸收可能对水体 DIP 含量产生了一定影响，但总体未达到显著水平。此外，5 月和 9 月浮游植物快速生长过程中大量吸收 DIP，可能对沉积物-水界面产生“泵吸”效应^[53-54]，进一步促进沉积物中磷的释放，以补充水体 DIP。

3.2 长湖浮游植物群落结构特征及磷赋存形态和其他环境因子的影响

长湖浮游植物优势门类为蓝藻门、绿藻门、硅藻门和隐藻门，与洪湖^[55]和巢湖^[56]等其他富营养化浅水湖泊具有相似性。绿藻门在浮游植物种类组成中占据显著优势（图 5），但其丰度占比较低（图 7）。与长湖 2015-2016 年研究结果^[57]相比，绿藻门丰度占比明显降低，而蓝藻门丰度占比显著升高，表明近十年来长湖浮游植物群落结构已发生了明显变化。

长湖浮游植物群落结构在不同时期差异显著，并呈现一定的季节演替特征（图 7-8）。硅藻门和隐藻门逗隐藻属耐弱光照且偏好低温^[31,56]，在 3 月和 12 月水温较低、悬浮物较高的时期小环藻和具尾逗隐藻占据显著优势（表 1，图 9），其中小环藻在 3 月占据绝对优势（表 2）。水体高悬浮物通常导致水下光学衰减加剧，浮游植物可利用光照受限^[58]，抑制了不耐弱光类群的生长；同时高悬浮物反映水体扰动较大，有利于比重较大的小环藻在水体中保持悬浮并有效摄取营养盐^[31,59]，从而获得竞争优势。5 月和 9 月随着水温升高、光照增强，环境条件更有利于蓝藻（细小平裂藻、微囊藻等）生长。微囊藻因其对高温、强光的适应性以及较高的营养盐利用能力^[60-61]，在这两个时期均成为优势种，并在 9 月达到绝对优势（表 2）。尽管关于细小平裂藻生态偏好和生理特性的研究相对较少，但大量野外调查表明该种在多个湖泊春、夏、秋季均可占据显著优势^[62-64]，表明其具有较强的环境适应性和竞争能力，因而在 5 月优势度最高。

RDA 和 PLS-PM 结果均表明，DOP 和 DTP 是影响长湖浮游植物群落结构的重要因子（图 9-10）。5 月和 9 月长湖水体 DIN/DIP 比值显著高于 16，表明水体浮游植物生长受到磷的限制^[65]。在此条件下，具有更高磷利用效率的物种更易占据优势。微囊藻丰度与长湖水体 DOP 和 DTP 含量显著正相关（图 9），这与其在磷获取与利用上的适应优势密切相关。一方面，微囊藻自身可以分泌溶解态碱性磷酸酶，有效利用水体中 DOP^[66-67]。另一方面，与长孢藻相比，微囊藻的藻际细菌具有更高效的 DOP 降解能力和更广泛的 DOP 底物利用能力^[68-70]，进一步促进了微囊藻对水体 DOP 的利用。此外，微囊藻可通过上调高亲和力和磷转运系统加速吸收 DIP，并以多聚磷酸体形式储存于细胞内以支持快速生长^[66]，在水体中导致其他藻类缺磷，增加其竞争优势。野外水体中，假鱼腥藻常附着在微囊藻群体胶被表面与其共生^[71-72]，两者在水华期间丰度常呈正相关^[73-74]，与本研究 9 月仅微囊藻和假鱼腥藻为优势种的结果一致（表 2）。考虑到假鱼腥藻具备微囊藻所缺乏的磷酸酯（一类 DOP）降解能力^[75]，推测两者在 DOP 利用上可能存在紧密的生物功能联系。在 DOP 含量显著降低、DIP 含量相对高的 12 月，水体中可直接利用的 DIP 增加，具尾逗隐藻、小环藻和长孢藻在浮游植物群落中占据了较高优势^[66]。

此外，PLS-PM 结果表明，水温和溶解氧通过直接影响磷赋存形态间接作用于浮游植物群落结构，其中水温呈正向影响，溶解氧呈负向影响（图 10）。如前所述，水温升高可促进有机质的降解和沉积物磷释放，提高浮游植物对磷的利用效率，并增强偏好高温的蓝藻的竞争优势，从而影响浮游植物群落结构。9 月水体溶解氧水平显著低于其他时期（表 1），一方面与升高的水温降低水体溶解氧溶解度有关，另一方面可能与有机质分解过程大量消耗氧气有关。溶解氧降低易导致沉积物表层缺氧，进一步促进 DOP 和 DIP 的释放^[45]。此外，水深对浮游植物群落结构也表现出一定的直接正向作用。结合 RDA 结果（图 9），水深对 9 月浮游植物群落结构影响较大，并与微囊藻丰度显著正相关。这可能是由于该时期较大的水深有利于微囊藻通过调节伪空胞和碳水化合物等镇重物实现水层上下迁移^[76]，更高效地获取光能，增强其竞争优势。

本研究表明，仅监测总磷可能不足以准确反映浮游植物对磷的生态响应，应结合磷形态分析以识别生物有效性组分（DTP、DOP），并进一步探究高风险藻类对不同形态磷的响应特征及机制，量化不同形态磷的风险阈值。这些认识对于湖泊水质管理具有重要启示。一方面，监测体系应从单一总磷指标扩展到不同

磷赋存的定量分析,尤其是溶解态有机磷的动态变化;另一方面,研究也提示水温、溶解氧、水深及悬浮物等环境因子与磷赋存及浮游植物响应之间存在耦合关系,可为制定更具针对性的控源减排和生态修复措施提供科学依据。综上,本研究不仅深化了对长江中下游浅水湖泊中磷赋存特征及其生态效应的认识,也为长湖及类似湖泊的水质精细化管理和富营养化防控提供了理论支撑。

4 结论

1) 长湖水体中, DTP 整体上对 TP 的贡献略高于 PP。季节上表现为 3 月和 5 月 PP 在 TP 中占比相对更高, 9 月和 12 月则以 DTP 为主, 其中 9 月水体 DOP 含量显著高于其他时期。

2) 长湖浮游植物群落结构在不同时期存在显著差异, 表现出一定的演替规律。从 3 月至 12 月, 浮游植物群落结构呈现硅藻门+隐藻门+绿藻门→蓝藻门+绿藻门→蓝藻门→隐藻门+硅藻门+蓝藻门+绿藻门的变化特征。

3) 磷赋存形态对长湖浮游植物群落结构具有显著直接作用, 其中 DOP 和 DTP 是关键的影响因子。未来研究需要进一步探究高风险藻类对不同形态磷的响应机制, 识别和量化不同形态磷的风险阈值, 为富营养化浅水湖泊的管理与修复提供科学支撑。

5 参考文献

- [1] Brett MT, Benjamin MM. A review and reassessment of lake phosphorus retention and the nutrient loading concept. *Freshwater Biology*, 2008, **53**(1): 194-211. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01862.x.
- [2] Liang ZY, Soranno PA, Wagner T. The role of phosphorus and nitrogen on chlorophyll *a*: Evidence from hundreds of lakes. *Water Research*, 2020, **185**: 116236. DOI: 10.1016/j.watres.2020.116236.
- [3] Zhu XQ, Yin XJ, Jiang L *et al.* Understanding the impact of chemical composition and environmental factors on phosphorus species distribution in rivers: A large-scale study in Taihu Lake Basin. *Environmental Technology & Innovation*, 2025, **38**: 104114. DOI: 10.1016/j.eti.2025.104114.
- [4] Guo ML, Li XL, Wang Y *et al.* New insights into the mechanism of phosphate release during particulate organic matter photodegradation based on optical and molecular signatures. *Water Research*, 2023, **236**: 119954. DOI: 10.1016/j.watres.2023.119954.
- [5] Jin ZX, Liao P, Jaisi DP *et al.* Suspended phosphorus sustains algal blooms in a dissolved phosphorus-depleted lake. *Water Research*, 2023, **241**: 120134. DOI: 10.1016/j.watres.2023.120134.
- [6] Yuan HJ, Zhang RY, Li QX *et al.* Bacterially mediated phosphorus cycling favors resource use efficiency of phytoplankton communities in a eutrophic plateau lake. *Water Research*, 2025, **277**: 123300. DOI: 10.1016/j.watres.2025.123300.
- [7] Dyhrman ST. Nutrients and Their Acquisition: Phosphorus Physiology in Microalgae. In *The Physiology of Microalgae* (Developments in Applied Phycology Book 6); Borowitzka, M., Beardall, J., Raven, J., Eds, 2016, 155-183.
- [8] Ren LX, Wang PF, Wang C *et al.* Algal growth and utilization of phosphorus studied by combined mono-culture and co-culture experiments. *Environmental Pollution*, 2017, **220**: 274-285. DOI: 10.1016/j.envpol.2016.09.061.
- [9] Pan G, Krom MD, Zhang M *et al.* Impact of suspended inorganic particles on phosphorus cycling in the Yellow River (China). *Environmental Science & Technology*, 2013, **47**(17): 9685-9692. DOI: 10.1021/es4005619.
- [10] Ran XB, Chen HT, Wei JF *et al.* Phosphorus speciation, transformation and retention in the Three Gorges Reservoir, China. *Marine and Freshwater Research*, 2016, **67**(2): 173-186. DOI: 10.1071/mf14344.
- [11] Bossa R, Colandrea MD, Salbitani G *et al.* Phosphorous utilization in microalgae: Physiological aspects and applied implications. *Plants-Basel*, 2024, **13**(15): 2127. DOI: 10.3390/plants13152127.
- [12] Xie E, Su YP, Deng SQ *et al.* Significant influence of phosphorus resources on the growth and alkaline phosphatase activities of *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Pollution*, 2021, **268**: 115807. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.115807.
- [13] Zhang Q, Jia L, Chen YC *et al.* Molecular mechanisms of the cyanobacterial response to different phosphorus sources. *Sustainability*, 2024, **16**(13): 5642. DOI: 10.3390/su16135642.

- [14] Torremorell A, Diéguez MdelC, Queimaliños C *et al.* Phytoplankton limitation in Patagonian and Pampean shallow lakes: effect of phosphorus and light. *Hydrobiologia*, 2018, **816**(1): 91-105. DOI: 10.1007/s10750-017-3181-8.
- [15] Marzetz V, Spijkerman E, Striebel M *et al.* Phytoplankton community responses to interactions between light intensity, light variations, and phosphorus supply. *Frontiers in Environmental Science*, 2020, **8**: 539733. DOI: 10.3389/fenvs.2020.539733.
- [16] Yang Y, Chen QL, Pan JY *et al.* Growing status rather than temperature was more associated with phytoplankton stoichiometry. *Journal of Environmental Management*, 2025, **381**: 125175. DOI: 10.1016/j.jenvman.2025.125175.
- [17] Reynolds CS. *The Ecology of Phytoplankton*. New York: Cambridge University Press, 2006.
- [18] Salk KR, Venkiteswaran JJ, Couture RM *et al.* Warming combined with experimental eutrophication intensifies lake phytoplankton blooms. *Limnology and Oceanography*, 2022, **67**(1): 147-158. DOI: 10.1002/lno.11982.
- [19] Calderini ML, Pääkkönen S, Salmi P *et al.* Temperature, phosphorus and species composition will all influence phytoplankton production and content of polyunsaturated fatty acids. *Journal of Plankton Research*, 2023, **45**(4): 625-635. DOI: 10.1093/plankt/fbad026.
- [20] Rossi S, Carecci D, Ficara E. Thermal response analysis and compilation of cardinal temperatures for 424 strains of microalgae, cyanobacteria, diatoms and other species. *Science of the Total Environment*, 2023, **873**: 162275. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.162275.
- [21] 杨倩, 李晓凌, 张毅苗等. 流域水环境治理中的农民参与激励机制优化路径研究——基于四湖流域 375 份农民样本的分析. *长江技术经济*, 2024, **8**(3): 1-7.
- [22] Gong SS, Li XM, Wu JW *et al.* Characteristics and main influencing factors of plankton functional groups in summer and autumn of Lake Changhu. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(5): 707-717. DOI: 10.7541/2021.2020.310. [龚森森, 李学梅, 吴嘉伟等. 湖北长湖夏、秋季浮游生物功能群特征及主要影响因子. *水生生物学报*, 2022, **46**(5): 707-717.]
- [23] Li T, Zhang YF, Wang HY *et al.* Seasonal dynamics and driving forces of cyanobacteria populations in Lake Changhu, Hubei Province. *Journal of Hydroecology*, 2023, **44**(4): 44-51. DOI: 10.15928/j.1674-3075.202204010095. [李滔, 章叶飞, 王海艳等. 湖北长湖蓝藻季节动态及其驱动因子分析. *水生态学杂志*, 2023, **44**(4): 44-51.]
- [24] Li XM, Zhu TB, He YF *et al.* Assessment of eutrophication and nitrogen and phosphorus carrying capacity before and after removing pen culture (2013-2018) in Lake Changhu, China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, **29**(4): 5674-5686. DOI: 10.1007/s11356-021-15908-w.
- [25] 蔡庆华. *水域生态系统观测规范*. 北京: 中国环境科学出版社, 2007.
- [26] 胡鸿钧, 魏印心. *中国淡水藻类: 系统、分类及生态*. 北京: 科学出版社, 2006.
- [27] 王业耀, 阴琨, 许人骥等. *中国流域常见水生生物图集(上下册)*. 北京: 科学出版社, 2020.
- [28] 胡鸿钧. *水华蓝藻生物学*. 北京: 科学出版社, 2011.
- [29] Xia S, Liu GX, Hu ZY. Taxonomical study on species of cryptophyta in Lake Donghu in Wuhan. *Plant Science Journal*, 2011, **29**(2): 250-255. DOI:10.3724/SP.J.1142.2011.20250. [夏爽, 刘国祥, 胡征宇. 武汉东湖隐藻门植物的分类学研究. *植物科学学报*, 2011, **29**(2): 250-255.]
- [30] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. *水和废水监测分析方法(第四版)*. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [31] Wei N, Yu LM, Du KK *et al.* Phytoplankton communities and correlations analysis of environmental factors in mainstream of Three Gorges Reservoir. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2022, **31**(3): 615-623. DOI: 10.11870/cjlyzyhj202203011. [魏念, 余丽梅, 杜开开等. 三峡库区干流浮游植物群落结构及环境影响因子相关性分析. *长江流域资源与环境*, 2022, **31**(3): 615-623.]
- [32] Clarke KR. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 1993, **18**(1): 117-143. DOI: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x.
- [33] Borcard D, Gillet F, Legendre P. *Numerical Ecology with R*. New York: Springer, 2011: **139**.
- [34] O'Brien RM. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & Quantity*, 2007, **41**(5): 673-690. DOI: 10.1007/s11135-006-9018-6.

- [35] Chen K, Meng ZH, Li XM *et al.* Phytoplankton community structure and driving mechanism of its construction process in autumn in Zhelin Reservoir, Lake Poyang Basin. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(2): 433-444. DOI: 10.18307/2022.0206. [陈康, 孟子豪, 李学梅等. 鄱阳湖流域柘林水库秋季浮游植物群落结构及其构建过程驱动机制. 湖泊科学, 2022, **34**(2): 433-444.]
- [36] Lai JS, Zou Y, Zhang JL *et al.* Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022, **13**(4): 782-788. DOI: 10.1111/2041-210x.13800.
- [37] Sanchez G. PLS Path Modeling with R. Berkeley: Trowchez Editions, 2013.
- [38] Henseler J, Sarstedt M. Goodness-of-fit indices for partial least squares path modeling. *Computational Statistics*, 2013, **28**(2): 565-580. DOI: 10.1007/s00180-012-0317-1.
- [39] Xu Y, Luo JH, Zhai JL *et al.* Analysis of regime shift process based on macrophyte-phytoplankton changes: A case study of Lake Liangzi. *Journal of Lake Sciences*, 2025, **37**(4): 1224-1236. [徐颖, 罗菊花, 翟金龙等. 基于草藻变化的湖泊稳态转换过程解析——以梁子湖为例. 湖泊科学, 2025, **37**(4): 1224-1236.]
- [40] Zhang JS, Wang H, Liu Y *et al.* Temporal and spatial variation characteristics of total phosphorus concentration in Chaohu Basin during 2014—2023. *Environmental Monitoring and Forewarning*, 2025, **17**(2): 105-111. DOI: 10.3969/j.issn.1674-6732.2025.02.015. [张劲松, 王欢, 刘阳等. 2014—2023年巢湖流域河湖系统总磷浓度时空变化特征分析. 环境监控与预警, 2025, **17**(2): 105-111.]
- [41] Zhu GW, Guo CX, Kang LJ *et al.* Dynamics of cyanobacterial bloom and water quality in Lake Taihu under National Class III water quality achieved in 2024. *Journal of Lake Sciences*, 2025, **37**(3): 705-715. DOI: 10.18307/2025.0300. [朱广伟, 国超旋, 康丽娟等. 太湖水质达III类背景下藻情与水质变化特征. 湖泊科学, 2025, **37**(3): 705-715.]
- [42] Yu MY, Xu SJ, Xu JH. Analysis of spatial-temporal distribution and impact factors of water quality in Changhu Lake. *Environmental Monitoring in China*, 2016, **32**(5): 73-79. DOI: 10.19316/j.issn.1002-6002.2016.05.14. [余明勇, 徐圣杰, 徐建华. 长湖流域水质时空分布特征及影响因子. 中国环境监测, 2016, **32**(5): 73-79.]
- [43] Liang X, Zhang X, Liu JF *et al.* Estimation of permissible pollution bearing capacity and aquaculture pollution load of Changhu Lake. *Water Resources Protection*, 2015, **31**(3): 78-83. DOI: 10.3880/j.issn.1004-6933.2015.03.015. [梁秀, 张翔, 刘建峰等. 长湖纳污能力及水产养殖污染负荷估算. 水资源保护, 2015, **31**(3): 78-83.]
- [44] Du ZN, Xu QF, Feng WY *et al.* Systemic characterization of phosphorous in the sediments of retired aquaculture lakes in the Yangtze River Basin. *Environmental Science*. DOI: 10.13227/j.hjlx.202501275. [杜兆楠, 许清峰, 冯皖玉等. 长江流域退养湖泊沉积物中磷的系统性特征. 环境科学.]
- [45] Yang CH, Yang P, Geng J *et al.* Sediment internal nutrient loading in the most polluted area of a shallow eutrophic lake (Lake Chaohu, China) and its contribution to lake eutrophication. *Environmental Pollution*, 2020, **262**: 114292. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.114292.
- [46] Li R, Gao L, Wu QR *et al.* Release characteristics and mechanisms of sediment phosphorus in contaminated and uncontaminated rivers: A case study in South China. *Environmental Pollution*, 2021, **268**: 115749. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.115749.
- [47] Zhu GW, Zhou W, Guo CX *et al.* Long-term variations of phosphorus concentration and capacity in Lake Taihu, 2005-2018: Implications for future phosphorus reduction target management. *Journal of Lake Sciences*, 2020, **32**(1): 21-35. DOI: 10.18307/2020.0103. [朱广伟, 邹伟, 国超旋等. 太湖水体磷浓度与赋存量长期变化(2005-2018年)及其对未来磷控制目标管理的启示. 湖泊科学, 2020, **32**(1): 21-35.]
- [48] Zhang M, Gao R, Yang Z *et al.* Seasonal patterns of phosphorus in Lake Chaohu and its influencing factors. *Environmental Science*, 2024, **36**(6): 1650-1659. DOI: 10.18307/2024.0612. [张民, 高芮, 阳振等. 巢湖水体中磷的季节性波动及其驱动因素. 湖泊科学, 2024, **36**(6): 1650-1659.]
- [49] Bostrom B, Persson G, Broberg B. Bioavailability of different phosphorus forms in fresh-water systems. *Hydrobiologia*, 1988, **170**: 133-155. DOI: 10.1007/bf00024902.
- [50] Sun TT, Zhu LL, Huang T *et al.* Seasonal distribution patterns of P-cycling-related microbes and its association with internal phosphorus release in the eutrophic Lake Chaohu, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2025, **154**: 226-237. DOI: 10.1016/j.jes.2024.07.028.

- [51] Bao Y, Huang T, Ning CW *et al.* Changes of DOM and its correlation with internal nutrient release during cyanobacterial growth and decline in Lake Chaohu, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2023, **124**: 769-781. DOI: 10.1016/j.jes.2022.02.019.
- [52] Chen YQ, Li DP, Liu SQ *et al.* Long-term effects of dead algal deposition on sediment surfaces: Behavior of endogenous phosphorus release in sediments. *Water Research*, 2025, **268**:122742. DOI: 10.1016/j.watres.2024.122742.
- [53] Cao X, Wang YQ, He J *et al.* Phosphorus mobility among sediments, water and cyanobacteria enhanced by cyanobacteria blooms in eutrophic Lake Dianchi. *Environmental Pollution*, 2016, **219**: 580-587. DOI: 10.1016/j.envpol.2016.06.017.
- [54] Chen MS, Ding SM, Chen X *et al.* Mechanisms driving phosphorus release during algal blooms based on hourly changes in iron and phosphorus concentrations in sediments. *Water Research*, 2018, **133**: 153-164. DOI: 10.1016/j.watres.2018.01.040.
- [55] Gao GB, Bai D, Li TL *et al.* Understanding filamentous cyanobacteria and their adaptive niches in Lake Honghu, a shallow eutrophic lake. *Journal of Environmental Sciences*, 2025, **152**: 219-234. DOI: 10.1016/j.jes.2024.05.010.
- [56] Zhu C, Sun X, Yang XR *et al.* Study on the seasonal succession of phytoplankton community and its driving factors in Chaohu Lake. *Environmental Monitoring in China*, 2024, **40**(4): 129-142. DOI: 10.19316/j.issn.1002-6002.2024.04.14. [朱超, 孙逊, 杨晓冉等. 巢湖浮游植物群落季节动态变化特征及其影响因素. 中国环境监测, 2024, **40**(4): 129-142.]
- [57] Wei ZB, Chai Y, Luo JB *et al.* Seasonal succession and ecological niche analysis of the dominant species of phytoplankton in Changhu Lake. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(3): 612-621. DOI: 10.7541/2020.075. [魏志兵, 柴毅, 罗静波等. 长湖浮游植物优势种季节演替及生态位分析. 水生生物学报, 2020, **44**(3): 612-621.]
- [58] Van Duin EHS, Blom G, Johannes Los F *et al.* Modeling underwater light climate in relation to sedimentation, resuspension, water quality and autotrophic growth. *Hydrobiologia*, 2001, **444**: 25-42. DOI: 10.1023/a:1017512614680.
- [59] Li B, Zhang YH, Deng R *et al.* Effects of water velocity on the growth and photosynthetic activity of *Cyclotella meneghiniana* (diatom). *Chinese Journal of Ecology*, 2022, **41**(7): 1385-1390. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202207.014. [李波, 张羽珩, 邓睿等. 流速对梅尼小环藻生长与光合活性的影响. 生态学杂志, 2022, **41**(7): 1385-1390.]
- [60] Carey CC, Ibelings BW, Hoffmann EP *et al.* Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research*, 2012, **46**(5): 1394-1407. DOI: 10.1016/j.watres.2011.12.016.
- [61] Harke MJ, Steffen MM, Gobler CJ *et al.* A review of the global ecology, genomics, and biogeography of the toxic cyanobacterium, *Microcystis* spp. *Harmful Algae*, 2016, **54**: 4-20. DOI: 10.1016/j.hal.2015.12.007.
- [62] Tan Y, Wu XD, Yang ZW *et al.* Summer phytoplankton community structure in urban lakes of Daye City and its influencing factors. *Water Resources and Hydropower Engineering*, 2021, **52**(6): 130-142. DOI: 10.13928/j.cnki.wrahe.2021.06.014. [谭亚, 吴晓东, 杨梓文等. 大冶市城市湖泊夏季浮游植物群落结构及其影响因子. 水利水电技术, 2021, **52**(6): 130-142.]
- [63] Qian XY, Li JB, Ao W *et al.* Seasonal dynamics of phytoplankton and its relationship with environmental factors in Lake Hulun. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(6): 1814-1827. DOI: 10.18307/2022.0603. [钱玺亦, 李金彪, 敖文等. 呼伦湖浮游植物群落季节动态及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, **34**(6): 1814-1827.]
- [64] Shen HL, Xu H, Zhang XR *et al.* Characteristics of phytoplankton functional groups and ecological health assessment in spring type urban lakes: A case study in Lake Daming, Jinan City. *Journal of Lake Sciences*, 2024, **36**(4): 1036-1046. DOI: 10.18307/2024.0414. [申恒伦, 徐贺, 张鑫儒等. 泉水型城市湖泊浮游植物功能群特征及其生态健康评价——以济南大明湖为例. 湖泊科学, 2024, **36**(4): 1036-1046.]
- [65] Li YM, Li MT, Ai W *et al.* Distribution, relationship and significance of phytoplankton, chlorophyll-*a* and environment variables in spring season of the Zhelin Reservoir, Jiangxi Province. *Journal of Lake Sciences*, 2017, **29**(3): 625-636. DOI: 10.18307/2017.0311. [李懿淼, 李茂田, 艾威等. 江西柘林水库春季浮游藻类、叶绿素 *a* 与环境因子的分布、关系及意义. 湖泊科学, 2017, **29**(3): 625-636.]
- [66] Wan LL, Chen XY, Deng QH *et al.* Phosphorus strategy in bloom-forming cyanobacteria (*Dolichospermum* and *Microcystis*) and its role in their succession. *Harmful Algae*, 2019, **84**: 46-55. DOI: 10.1016/j.hal.2019.02.007.
- [67] Song YH, Li RK, Song WJ *et al.* *Microcystis* spp. and phosphorus in aquatic environments: A comprehensive review on their physiological and ecological interactions. *Science of the Total Environment*, 2023, **878**:163136. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.163136.

- [68] Yang L, Liu YQ, Cao XY *et al.* Community composition specificity and potential role of phosphorus solubilizing bacteria attached on the different bloom-forming cyanobacteria. *Microbiological Research*, 2017, **205**: 59-65. DOI: 10.1016/j.micres.2017.08.013.
- [69] Jankowiak JG, Gobler CJ. The composition and function of microbiomes within *Microcystis* colonies are significantly different than native bacterial assemblages in two north American lakes. *Frontiers in Microbiology*, 2020, **11**: 1016. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01016.
- [70] Zhao L, Lin LZ, Zeng Y *et al.* The facilitating role of phycospheric heterotrophic bacteria in cyanobacterial phosphonate availability and *Microcystis* bloom maintenance. *Microbiome*, 2023, **11**(1): 142. DOI: 10.1186/s40168-023-01582-2.
- [71] Agha R, Labrador MdelM, de los Ríos A *et al.* Selectivity and detrimental effects of epiphytic *Pseudanabaena* on *Microcystis* colonies. *Hydrobiologia*, 2016, **777**(1): 139-148. DOI: 10.1007/s10750-016-2773-z.
- [72] Li ZK, Dai GZ, Zhang Y *et al.* Photosynthetic adaptation to light availability shapes the ecological success of bloom-forming cyanobacterium *Pseudanabaena* to iron limitation. *Journal of Phycology*, 2020, **56**(6): 1457-1467. DOI: 10.1111/jpy.13040.
- [73] Berry MA, Davis TW, Cory RM *et al.* Cyanobacterial harmful algal blooms are a biological disturbance to Western Lake Erie bacterial communities. *Environmental Microbiology*, 2017, **19**(3): 1149-1162. DOI: 10.1111/1462-2920.13640.
- [74] Van Le V, Kang MY, Ko SR *et al.* Dynamic response of bacterial communities to *Microcystis* blooms: A three-year study. *Science of the Total Environment*, 2023, **902**: 165888. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.165888.
- [75] Teikari JE, Fewer DP, Shrestha R *et al.* Strains of the toxic and bloom-forming *Nodularia spumigena* (cyanobacteria) can degrade methylphosphonate and release methane. *ISME Journal*, 2018, **12**(6): 1619-1630. DOI: 10.1038/s41396-018-0056-6.
- [76] Xiao Y, Gan NQ, Liu J *et al.* Heterogeneity of buoyancy in response to light between two buoyant types of cyanobacterium *Microcystis*. *Hydrobiologia*, 2012, **679**(1): 297-311. DOI: 10.1007/s10750-011-0894-y.