

## 巢湖微囊藻形态的种间差异对环境变化的响应\*

朱雨朦<sup>1,2</sup>, 罗雪娇<sup>2,3</sup>, 陆隽<sup>4,6</sup>, 朱睿<sup>5</sup>, 史小丽<sup>2,3</sup>, 阳振<sup>2</sup>, 乔云发<sup>1</sup>, 张民<sup>2,3\*\*</sup>

1. 南京信息工程大学, 南京, 210044
2. 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与流域水安全全国重点实验室, 南京 211135;
3. 中国科学院大学, 南京 211135
4. 江苏省水文水资源勘测局, 南京 210008
5. 南通大学地理科学学院, 南通 226019
6. 水利部太湖流域浅水湖泊生态系统野外科学观测研究站, 无锡 214131)

**摘要:** 微囊藻作为水华蓝藻中最常被观测到的类群, 其种类多样, 且时空差异明显, 但是其不同形态特征的季节性分布特征仍不清楚, 本研究通过对巢湖 2022 年-2024 年微囊藻的监测, 系统分析了微囊藻的形态特征、时空分布特征及其与环境因子(温度、营养盐等)的耦合关系。结果显示: 微囊藻不同种类在群体大小、单细胞直径上存在显著差异, 片状微囊藻和铜绿微囊藻的群体大小最大, 显著高于水华微囊藻和放射微囊藻; 惠氏微囊藻的细胞直径最大, 显著大于放射微囊藻、铜绿微囊藻和绿色微囊藻等, 水华微囊藻和鱼害微囊藻最小。这种现象对营养盐(氮、磷)和温度表现出明显的差异化。氮和磷是影响微囊藻群体大小和细胞直径的关键营养因子, 不同种类在总氮和温度区间的出现频率差异显著。低温季节绿色微囊藻和假丝微囊藻出现频率更高, 随水温升高, 进入中温季节时, 群落转变为以惠氏微囊藻、挪式微囊藻和铜绿微囊藻出现频率更高, 在高温季节, 则是放射微囊藻和史密斯微囊藻出现频率最大。相关性分析和回归模型进一步揭示了环境因子对不同细胞直径微囊藻物种的调控作用, 温度和磷对不同细胞直径的多数种类有显著相关性 ( $p < 0.05$ )。本研究旨在为理解巢湖微囊藻的生态适应机制及富营养化湖泊的蓝藻治理提供科学依据。

**关键词:** 巢湖; 蓝藻水华; 微囊藻; 驱动因子

### Inter-species differences in the morphology of *Microcystis* in Lake Chaohu and their response to environmental changes

Zhu Yumeng<sup>1,2</sup>, Luo Xuejiao<sup>2,3</sup>, Lu Jun<sup>4,6</sup>, Zhu Rui<sup>5</sup>, Shi Xiaoli<sup>2,3</sup>, Yang Zhen<sup>2</sup>, Qiao Yunfa<sup>1</sup>, Zhang Min<sup>2,3\*\*</sup>

1. Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing, 210044, P.R.China;
2. State Key Laboratory of Lake and Watershed Science for Water Security, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R.China;;
3. University of Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R.China;
4. Jiangsu Bureau of Hydrology and Water Resources Survey, Nanjing 210008, P.R.China;
5. School of Geography, Nantong University, Nantong 226019, P.R.China;
6. Field Scientific Observation Station for Shallow Lake Ecosystems in Taihu Basin, Ministry of Water Resources, Wuxi 214131, P.R.China)

\* 2025-11-10 收稿; 2025-12-24 收修改稿。

国家重点研发计划项目(2024YFC3211700)、江苏省水利科技项目(2024004)和国家自然科学基金项目(32171546)联合资助

\*\* 通讯作者: E-mail: mzhang@niglas.ac.cn

**Abstract:** *Microcystis*, the most frequently observed genus in cyanobacterial blooms, exhibits significant morphological diversity and pronounced spatiotemporal variation. However, the seasonal distribution patterns of its distinct morphological characteristics remain unclear. This study systematically analyzed the morphological features, spatiotemporal distribution patterns, and coupling relationships with environmental factors (temperature, nutrients, etc.) of *Microcystis* in Lake Chaohu from 2022 to 2024. The results indicate that there are significant differences in colony size and single-cell diameter among *Microcystis* species. *M. panniformis* and *M. aeruginosa* have the largest colony sizes, which are significantly larger than those of *M. flos-aquae* and *M. botrys*. *M. wesenbergii* has the largest cell diameter, which is significantly larger than those of *M. botrys*, *M. aeruginosa*, and *M. viridis*, while *M. flos-aquae* and *M. ichthyoblabe* have the smallest diameters. These phenomena showed distinct differences in their responses to nutrients (nitrogen, phosphorus) and temperature. Nitrogen and phosphorus were the key nutrients affecting the population size and cell diameter of *Microcystis*, with significant differences in the distribution proportions of different species across total nitrogen and temperature ranges. During the cold season, *M. viridis* and *M. pseudofilamentosa* had higher frequencies. As water temperatures increased into the warm season, the community shifted toward higher frequencies of *M. wesenbergii*, *M. novacekii*, and *M. aeruginosa*. In the hot season, *M. botrys* and *M. smithii* became the most frequent species. Correlation analysis and regression models further revealed the regulatory effects of environmental factors on the cell diameter of *Microcystis*. Temperature and phosphorus showed significant correlations ( $p < 0.05$ ) with cell diameter in most species. This study aims to provide a scientific basis for understanding the ecological adaptation mechanisms of *Microcystis* in Lake Chaohu for the management of cyanobacteria in eutrophic lakes.

**Keywords:** Lake Chaohu; cyanobacterial blooms; *Microcystis*; driving factors

微囊藻是主要的水华蓝藻<sup>[1,2]</sup>, 微囊藻属包含多个种类, 如铜绿微囊藻 (*Microcystis aeruginosa*)、放射微囊藻 (*Microcystis botrys*)、绿色微囊藻 (*Microcystis viridis*) 和水华微囊藻 (*Microcystis flos-aquae*) 等, 这些种类在形态特征、生理代谢及环境适应性上存在着显著差异, 不同种类微囊藻形成水华的时间和强度也不相同, 这导致了对微囊藻水华认知的差异<sup>[3]</sup>。

已有研究表明, 影响微囊藻群落结构变化的外部因素众多, 其中环境因素包括气象、营养盐和水动力因素等<sup>[4-6]</sup>, 其与氮、磷营养盐浓度、pH 值、水温及光照等环境因子密切相关<sup>[7,8]</sup>, 在众多环境因子中, 水温和磷普遍认为是驱动浅水富营养湖泊中微囊藻生长及群落分化的两个关键因素。一方面, 温度直接调控微囊藻的代谢速率、生长周期及季节性优势, 是决定蓝藻水华发生时间窗的重要背景因子; 另一方面, 磷作为浅水湖泊中最主要的限制性营养盐, 其浓度及可利用性不仅影响微囊藻的生物量水平, 还与群体结构、细胞大小及储存策略等形态学特征密切相关。同时水流扰动也对水华微囊藻生长和颗粒成群特征产生重要影响<sup>[9,10]</sup>。Tilman 提出的资源竞争理论指出, 不同藻类对营养盐的利用策略差异是驱动群落结构分化的关键因素, 这一理论在富营养化湖泊中微囊藻的生态位分化研究中得到了广泛验证<sup>[11]</sup>。在形态特征研究方面, 已有相关研究关注到微囊藻群体形态对环境因子的响应, 例如, Feng 等系统量化了微囊藻群体水平的核心形态学指标对营养盐可利用性的响应规律, 明确了营养缺乏时, 群体呈膨胀松散结构, 营养充足时通过产生小尺寸群体突破“大小效应”, 同时证实形态变化与太湖微囊藻形态种的季节演替直接相关<sup>[12]</sup>; Chen 等则揭示了形态特征与细胞结合微囊藻毒素的关联, 发现高毒水华多与铜绿微囊藻、水华微囊藻占优相关, 低毒水华则以惠氏微囊藻为主导<sup>[13]</sup>。然而, 这些研究多聚焦于特定条件下群体形态的响应特征, 对不同种类微囊藻在真实湖泊环境中细胞直径、群体结构等形态学动态变化及其与环境因子的系统性关联分析仍相对有限。同时, 相同物种的细胞大小对环境的响应也可反应藻类对环境的适应策略, 例如, Sommer 等发现磷限制条件下藻类细胞会通过调整形态来提高营养吸收效率<sup>[14]</sup>, 此外, Reynolds 等提出了温度通过影响细胞代谢速率调控藻类的生长与分化<sup>[3]</sup>。因此, 基于微囊藻种类变化及其形态特征差异, 分析其对环境变化的响应, 将有助于提升对微囊藻水华属内种的演替的认识。

巢湖作为长江中下游典型的大型浅水湖泊, 流域面积达 13486 km<sup>2</sup>, 其生态系统对区域气候调节、水资源供给及生物多样性维持具有重要意义<sup>[7]</sup>。但近几十年来, 受流域人口增长、农业面源污染及工业废水排放的影响, 蓝藻水华频发, 巢湖长期处于富营养化状态<sup>[15]</sup>, 其中微囊藻 (*Microcystis*) 作为优势类群之

一，其群落动态与水华形成机制已成为湖泊生态学研究的核心议题之一<sup>[16,17]</sup>。现有研究表明，巢湖的富营养化特征以磷长期高负荷输入及其年内显著波动为主要特征，而作为典型浅水湖泊，其水体温度受季节变化影响显著，年内温差较大。这种“高磷背景 + 显著温度梯度”的环境条件，为不同微囊藻形态种在时间和空间尺度上发生分化提供了重要生态背景。在巢湖生态治理的过程中，经历了上世纪 80 年代以前微囊藻为绝对优势水华蓝藻，转变为现在微囊藻和长孢藻共同占据优势的变化，而微囊藻在夏季占据绝对优势，威胁巢湖的生态安全和供水安全<sup>[18]</sup>。

当前的防治策略多基于多物种微囊藻群落整体的控制，缺乏对特异性生态特征的考量<sup>[19]</sup>。例如当水体中磷浓度波动时，不同微囊藻种类可能通过差异化的形态特征调整，提升其对生存环境的适应性，深入解析这种基于形态特征变化的生态位分化机制，将为精确调控微囊藻群落结构提供理论依据。

本研究以巢湖微囊藻为研究对象，于 2022-2024 年进行了为期三年的逐月调查，分析了微囊藻群体和单细胞直径的变化特征，旨在揭示微囊藻种类的形态学差异及其季节性分布规律，阐明微囊藻种类的生态位分化策略，为富营养化湖泊的蓝藻水华防控提供科学支撑。

## 1 研究方法

### 1.1 野外调查

野外调查于 2022-2024 年逐月进行，每月中旬采样一次，采集 16 个点位样品进行分析（图 1）。水温等环境因子于现场利用 Yellow Spring Instruments (YSI 6600, USA) 在原位进行测定。水质测定样品和浮游植物样品通过混合表、中和底层样品获取，其中水质样品 5L，带回实验室测定，浮游植物样品 500mL，现场用 1%的鲁哥氏碘液固定保存。

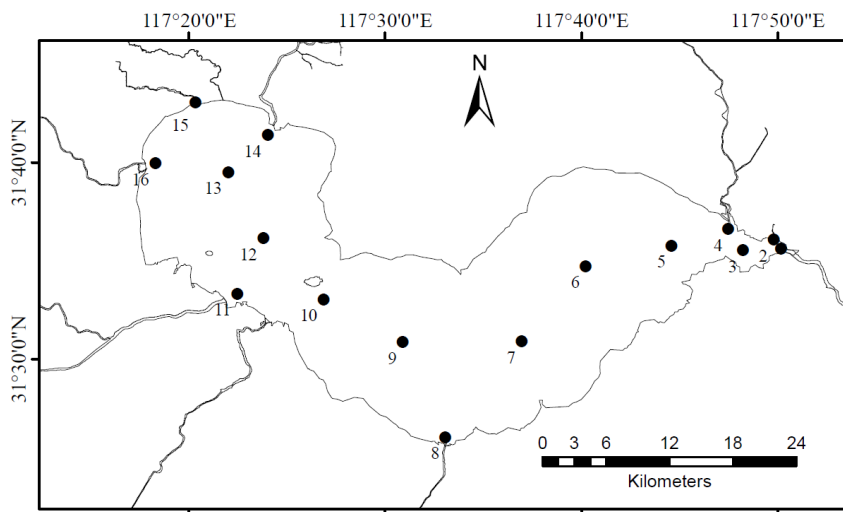


图 1 巢湖采样点位分布图

Fig.1 The locations of the sampling sites in Lake Chaohu

### 1.2 室内分析

水样带回实验室后，参照《湖泊富营养化调查规范》方法<sup>[20]</sup>测定总氮 (TN)、总磷 (TP)、水温 (T)、化学需氧量 (COD)、电导率 (Con) 等环境因子浓度。其中，TP 浓度采用钼酸铵分光光度法测定；TN 浓度运用碱性过硫酸钾-紫外分光光度法测定；COD 采用重铬酸钾法测定；水温和电导率用 YSI 多参数水质检测仪现场测定等。

浮游植物样品静置 24 小时后吸去上清液，浓缩至 30mL，分析时取均匀样品 0.1mL，在光学显微镜下鉴定计数<sup>[17]</sup>。采用随机采集至少 50 个个体或群体的方法，测定不同种微囊藻的群体大小和细胞直径。使用 ZEISS AxioCam HRC 数码相机 (ZEISS, Germany) 和×100 和×400 放大镜拍摄样品的显微照片，并使用

image-Pro Plus 6.0 软件 (Media Cybernetics, Inc., USA) 进行分析。所有固定样本均在固定后 48 小时内完成镜检分析, 以最大限度地减少固定剂可能造成的形态变化。每个群体的面积被认为是它的群体大小。另外, 由于群体微囊藻计数困难, 且不确定性较大, 本研究未进行计数并测算生物量, 仅根据定性数据测算了不同微囊藻的出现频率由于后续分析。

### 1.3 数据分析

为探究不同微囊藻对温度和磷的分布响应, 我们把总磷和温度分区间, 探究不同微囊藻在各个区间分布频率差异, 片状微囊藻的数据量过少, 不具备普适性, 所以在相关分析中剔除了对片状微囊藻的探究。因此, 针对巢湖中剩余 9 种微囊藻进行分析, 将 TP 浓度进行 log 处理后, 按分位法化为 5 个区间 (-1.41-1.07、-1.07-0.93、-0.93-0.79、-0.79-0.63、-0.63-0.02)。同样通过分位法将水温划分为 5 个生态梯度区间 (0.2-18.2、18.2-26.3、26.3-29.8、29.8-31.6、31.6-31.3), 揭示了 9 种微囊藻属藻类对温度因子的差异化响应。

为分析 9 种微囊藻 (绿色微囊藻、挪式微囊藻、鱼害微囊藻、铜绿微囊藻、水华微囊藻、放射微囊藻、史密斯微囊藻、惠氏微囊藻、假丝微囊藻) 细胞直径与环境因子间的关系, 我们进行了相关分析和广义线性回归 (GLM) 分析。在分析之前, 为降低氮磷营养盐多形态间的相关性, 我们对氮磷相关变量进行了 PCA 主成分分析, 结果显示 RC1 (氮因子, 载荷: DTN、NO<sub>3</sub>、TN、NO<sub>2</sub>、NH<sub>4</sub>) 和 RC2 (磷因子, 载荷: PO<sub>4</sub>、DTP、TP) 解释了 70.1% 的方差, 因此我们提取 RC1 和 RC2 用于表征湖泊的氮和磷水平。

数据整理运用 Microsoft Excel 进行, 分析制图使用 R 软件平台的 ggplot2 等程序包进行, 通过单因素方差分析结合 Tukey HSD 多重比较进行组间差异分析。在分析之前, 对群体细胞数和 TP 的数据进行对数变换 (log), 以最小化尺度差异。P<0.05 认为差异有统计学意义。

## 2 结果

### 2.1 微囊藻形态特征的种间差异及变化趋势

对巢湖 2022-2024 年监测的 10 种优势微囊藻 (铜绿微囊藻 *M. aeruginosa*、放射微囊藻 *M. botrys*、惠氏微囊藻 *M. wesenbergii*、片状微囊藻 *M. panniformis*、绿色微囊藻 *M. viridis*、水华微囊藻 *M. flos-aquae*、假丝微囊藻 *M. pseudofilamentosa*、挪式微囊藻 *M. novacekii*、鱼害微囊藻 *M. ichthyoblabe*、史密斯微囊藻 *M. smithii*) 的细胞特征进行分析, 结果显示其群体面积 (log) 和细胞直径存在显著种间差异 (图 2、3)。在群体面积上, 片状、铜绿微囊藻的群体面积最大, 惠氏微囊藻、假丝微囊藻、鱼害微囊藻和挪式微囊藻、绿色微囊藻、史密斯微囊藻均为中间类群, 但前组显著高于后组, 水华微囊藻和放射微囊藻群体面积最小, 其中放射微囊藻是唯一显著低于所有类群的种类。比较细胞直径的种间差异, 惠氏微囊藻的细胞直径显著最大, 中间形态类群中放射微囊藻小于惠氏微囊藻, 但大于铜绿微囊藻, 同时绿色、史密斯微囊藻衔接假丝、挪式微囊藻和片状微囊藻, 水华微囊藻和鱼害微囊藻的细胞直径显著最小。

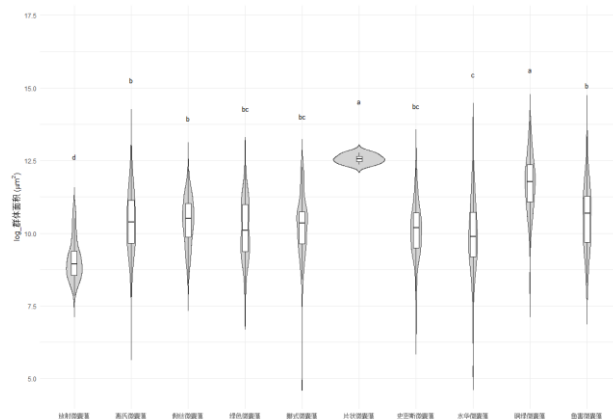


图 2 巢湖优势微囊藻的群体面积比较图

Fig.2 Comparison of colony areas among *Microcystis* species in Lake Chaohu

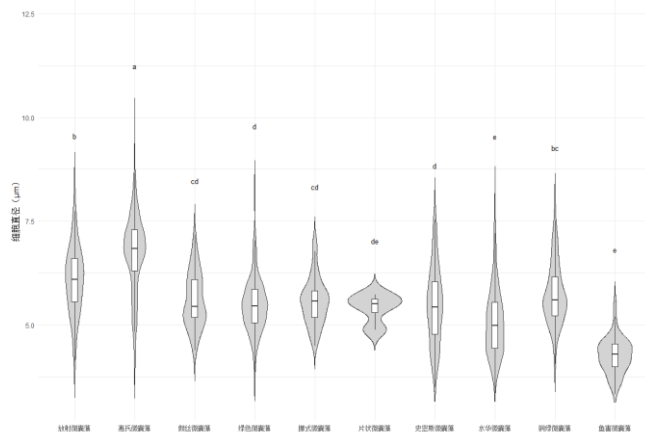


图3 巢湖优势微囊藻的细胞直径比较图

Fig.3 Comparison of cell diameters among *Microcystis* species in Lake Chaohu

微囊藻群落的时间分布动态结果显示：不同微囊藻种类的出现频率呈现明显的季节性特征（图 4）。2022 年 8 月至 2022 年 12 月，除片状微囊藻外其余藻类在较长时期均有出现，绿色微囊藻、水华微囊藻、惠氏微囊藻在当月的所有点位中出现频率在 75%以上，其中水华微囊藻持续时间最长，1 月后，所有的微囊藻类群出现低迷状态，一直持续到 4 月，2023 年 4 月至 2023 年 10 月，铜绿微囊藻和水华微囊藻最先恢复，开始高频出现，紧随其后绿色微囊藻和惠氏微囊藻也逐渐出现，放射和片状微囊藻自 2022 年 11 月后没有探测到踪迹。

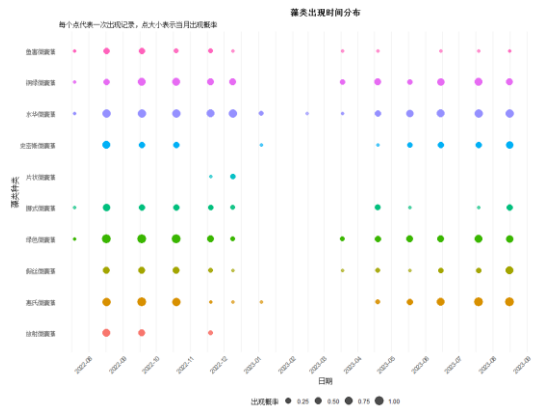


图 4 巢湖不同微囊藻出现频率的时间分布特征

Fig.4 Temporal distribution characteristics in the frequency of occurrence of *Microcystis* species in Lake

## 2.2 微囊藻在 TP 和温度梯度中的出现频率变化

根据上述时间分析可知片状微囊藻的数据量过少，不具备普适性，所以在相关分析中剔除了对片状微囊藻的探究。因此，针对巢湖中剩余 9 种微囊藻进行调查,结果显示：在低 TP 区间，鱼害微囊藻和铜绿微囊藻的出现频率达到 67%和 54%，史密斯微囊藻和挪威微囊藻次之；中 TP 区间，放射微囊藻呈现单峰分布，占比高达 43%，绿色微囊藻同样也呈现出中间高两端低的出现频率；高 TP 区间，放射微囊藻在高磷环境中占比达 32%，假丝微囊藻占比达 31%，显著高于其他种类。除以上所提到的具有明显范围分布的藻类外，惠氏、水华微囊藻在各梯度分布较均衡（13%-30%）（图 5）。

在低温适应区内，绿色微囊藻和假丝微囊藻表现出强低温适应性，在最低温区间出现频率分别达 49%和 45%，水华微囊藻和鱼害微囊藻形成次高峰（38%和 34%）；在中低温区间，挪威微囊藻的出现频率达 47%，铜绿微囊藻和鱼害微囊藻同样具有适应性（36%和 35%）；在中高温适应区，史密斯微囊藻在第四区

间分布峰值（34%），放射微囊藻随着温度升高，在最高温区间比例升至 27%，表现出强高温耐受性。而对于广温分布型，惠氏微囊藻在三个中温区间均衡分布（25%-29%），放射微囊藻在第二至五温度梯度持续分布（20%-27%）（图 6）。

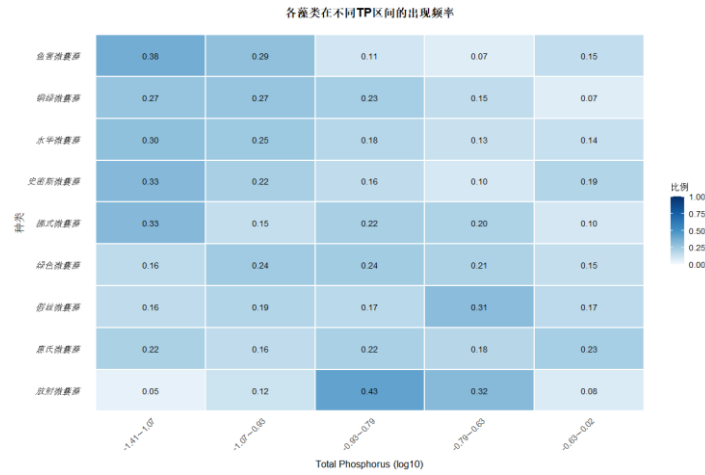


图 5 各微囊藻在不同 TP 区间 (log) 的出现频率

Fig.5 Frequency of occurrence of *Microcystis* species under different TP concentration ranges(log)

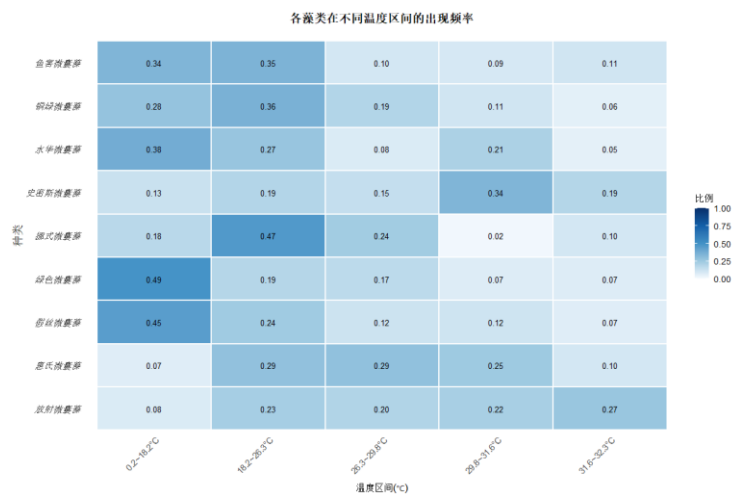


图 6 各微囊藻在不同温度区间的出现频率

Fig.6 Frequency of occurrence of *Microcystis* species under different temperature ranges

### 2.3 微囊藻细胞直径与环境因子的相关性

为区分环境因子对单一物种细胞大小的直接调控作用，分别对每种微囊藻的细胞直径与环境因子进行了相关性分析和广义线性建模。结果表明：磷（P）与所有藻类直径均呈负相关，其中 7 种达显著水平，假丝微囊藻负相关最强（ $r=-0.45, p<0.001$ ），放射微囊藻和惠氏微囊藻次之（ $r=-0.37, p<0.01$ ； $r=-0.33, p<0.001$ ），随着磷浓度升高，细胞直径降低，仅鱼害微囊藻未达显著水平（ $r=0.00$ ）；氮磷比（N/P）与多数藻类直径呈负相关，其中与水华微囊藻（ $r=-0.13, p<0.001$ ）和惠氏微囊藻（ $r=-0.20, p<0.001$ ）显著负相关；温度与藻类细胞直径呈广泛正相关，其中与放射微囊藻（ $r=0.36, p<0.01$ ）、假丝微囊藻（ $r=0.29, p<0.01$ ）和惠氏微囊藻（ $r=0.26, p<0.001$ ）显著正相关，随着温度的升高，细胞逐渐膨大；氮（N）呈现双向调控，与绿色微囊藻显著负相关（ $r=-0.13, p<0.01$ ），却与水华微囊藻显著正相关（ $r=0.11, p<0.001$ ）；COD（化学需氧量）和 Con（电导率）都表现出种间异质性，COD 与绿色微囊藻显著负相关（ $r=-0.32, p<0.001$ ），但

与铜绿微囊藻呈现正相关 ( $r=0.18, p<0.05$ ), Con 与水华微囊藻呈若正相关 ( $r=0.08, p<0.05$ ), 但与放射微囊藻极显著负相关 ( $r=-0.43, p<0.001$ ) (图 7)。

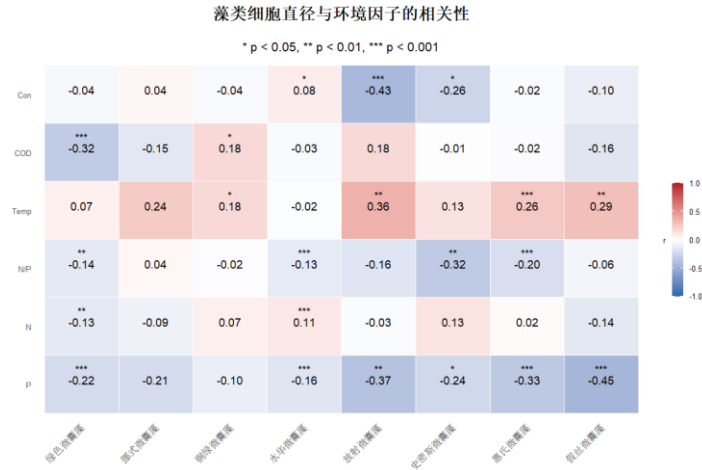


图 7 不同微囊藻细胞直径与环境因子的相关性

Fig.7 Correlation between *Microcystis* cell diameter and environmental factors

广义线性模型结果显示 (图 8): 水华微囊藻与四种环境因子具有相关性, 温度和磷呈显著负效应 ( $p<0.001$ ), 氮和电导率呈正效应 ( $p<0.05$ ), 绿色、史密斯和铜绿微囊藻受三种环境因子协调控制, 其中三种微囊藻对磷均呈显著负响应 ( $p<0.001$ ), 部分藻类 (惠氏、假丝微囊藻等) 对多数因子响应不显著。

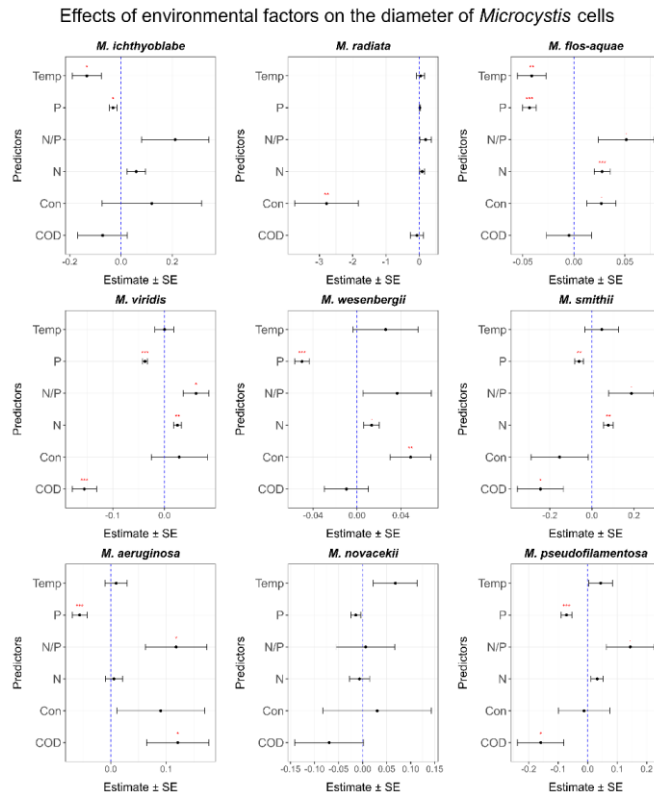


图 8 环境因子对微囊藻细胞直径的影响效应量

Fig.8 Effect sizes of environmental factors on cell diameters of various *Microcystis* species

### 3 讨论

#### 3.1 微囊藻种间形态分化特征

本研究在巢湖中发现了 10 种微囊藻, 分别为铜绿微囊藻 *M. aeruginosa*、放射微囊藻 *M. botrys*、惠氏微囊藻 *M. wesenbergii*、片状微囊藻 *M. panniformis*、绿色微囊藻 *M. viridis*、水华微囊藻 *M. flos-aquae*、假丝微囊藻 *M. pseudofilamentosa*、挪式微囊藻 *M. novacekii*、鱼害微囊藻 *M. ichthyoblabe*、史密斯微囊藻 *M. smithii*, 其中部分藻类年内的出现时间较长, 如: 铜绿微囊藻、水华微囊藻和绿色微囊藻, 有些藻类出现的时间较短, 仅在个别月份出现, 如片状微囊藻和放射微囊藻。巢湖微囊藻不同种类在群体大小和细胞直径上存在固有的种间分化, 这些形态差异是长期适应环境压力的结果<sup>[21,22]</sup>。铜绿微囊藻和片状微囊藻具有固有的大群体特征, 其特征与其强环境适应性和资源竞争效率密切相关<sup>[23]</sup>。尽管片状微囊藻与铜绿微囊藻具有上述优势, 但并不意味其能够在所有环境条件下长期维持, 片状微囊藻在本研究中仅在 2022 年出现后即消失, 表明其竞争优势可能具有明显的情景依赖性, 推测其可能仅在特定的温度、营养盐结构或水力条件组合下具有优势, 当环境条件发生变化时, 其群体结构稳定性或资源利用率可能不足以支撑其持续存在。此外, 在群落演替过程中, 片状微囊藻可能作为阶段性优势种被铜绿微囊藻等适应范围更广的形态种逐渐替代, 从而导致其在后续年份中未被持续检出。铜绿微囊藻作为巢湖的绝对优势种<sup>[24]</sup>, 其聚集特性不仅可有效抵御浮游动物的牧食压力<sup>[25]</sup>, 还能通过群体浮力调节优化光能获取效率<sup>[3,26]</sup>。这种形态优势有助于其在巢湖全年保持竞争优势, 尤其是在富营养化严重的西湖区, 其生物量占比高达 70%以上<sup>[16,27]</sup>。而惠氏微囊藻细胞直径较大的特征可能与其低温适应性相关。相反, 水华微囊藻和鱼害微囊藻细胞直径偏小的特征则体现了资源高效利用策略, 较小的细胞直径提供了更大的比表面积, 在磷充足时显著提升营养吸收效率, 支持夏季快速增殖<sup>[28]</sup>。这些形态分化是长期生态适应的结果, 也是微囊藻在巢湖季节性演替中维持优势的生理基础。

#### 3.2 不同微囊藻的营养盐与温度生态位分化

巢湖微囊藻在 TP 和温度梯度中的分布格局印证了“资源竞争理论”在种间尺度的适用性。低磷环境下, 铜绿微囊藻和鱼害微囊藻的高出现频率 (>50%) 可能与其低磷胁迫适应性相关。而在高磷环境中, 放射微囊藻和假丝微囊藻的出现频率显著提升, 这一现象可能与充足磷供应条件下细胞能量代谢水平的提高及生长速率加快有关, 从而增强其在营养盐波动环境中的生态竞争能力<sup>[8]</sup>。微囊藻属通常被认为是不具备固氮能力的非固氮蓝藻, 其竞争优势并非来源于固氮作用, 而更可能依赖于对外源营养盐的高效利用及快速生长策略。张民等 (2021) 指出, 当巢湖 TN 下降时, 固氮蓝藻长孢藻比例上升, 而本研究中非固氮的微囊藻通过种间分化维持群落稳定性, 印证了这一机制<sup>[15]</sup>。氮磷比的生态调节作用同样也不可忽视, 尽管不同的浮游植物对于氮磷的需求存在差异, 但普遍认为水体中促进浮游植物生长的氮磷比为 12: 1 左右, 当小于 10: 1 时会出现氮限制, 大于 16: 1 时会出现磷限制<sup>[29]</sup>。余丽等 (2019) 发现巢湖西湖区夏季 TN:TP 降至 20: 1 以下后, MC-RR 异构体合成增加, 而秋季 TN:TP 升至 35: 1 时则促进毒性更强的 MC-LR 释放<sup>[30]</sup>。这与本研究的结果一致, 铜绿微囊藻等在低磷环境下通过增大细胞直径储存多聚磷酸盐, 而高磷则诱导细胞分裂加速, 支持种群扩张。需要强调的是, 浮力调节、群体形成及较高生长潜力是微囊藻属的共性特征, 并非某一形态种所特有, 但不同形态种在这些生理特征的表现程度及其对环境因子的响应上可能存在差异。正是这种基于营养水平的形态可塑性与生态响应差异, 使微囊藻在巢湖季节性营养盐波动中持续占据优势。

温度是驱动巢湖微囊藻群落季节性重组的关键因子。不同藻类在五个梯度区间的分布不同, 本研究揭示了 9 种微囊藻的差异化温度响应, 这种温度驱动的演替具有显著生理基础。高温不仅促进酶活性加速物质积累, 还调控毒素合成, 已有研究指出, 当水温 >25°C 时, 微囊藻 *mcy* 基因簇表达上调, 导致巢湖夏季胞内微囊藻毒素浓度高达 6.45 μg/L<sup>[30,31]</sup>。

#### 3.3 不同微囊藻形态变异的生理生态意义

细胞直径作为关键功能形状, 其对环境因子的响应揭示了微囊藻的资源竞争策略。在本研究中, 磷对所有微囊藻 (除鱼害微囊藻外) 细胞直径呈普遍负效应, 这一现象与经典理论一致: 低磷条件下, 藻类通

过增大细胞直径提高磷储存容量。例如铜绿微囊藻在磷限制时,细胞内多聚磷酸颗粒数量增加,反之高磷环境下细胞小型化可加速分裂速率,支持种群快速扩张<sup>[32]</sup>。同时,微囊藻的细胞直径受温度控制,其在 28-30°C 时生长最快,高温下细胞直径减小以适应胁迫<sup>[33]</sup>,这种现象可能与巢湖西湖区夏季微囊藻毒素毒性增强的现象相关联<sup>[27]</sup>。温度的正效应在放射微囊藻、假丝微囊藻等种类中显著,符合代谢理论:升温促进核糖体 RNA 转录,加速蛋白质合成,导致细胞膨大。美国俄亥俄州湖泊研究也发现,高温下细胞直径增加 12%,与其毒素产量呈正相关<sup>[34]</sup>。

氮因子的种间异质响应进一步反映了微囊藻的多样性生存策略。本研究中,氮与水华微囊藻细胞直径正相关,而与绿色微囊藻负相关。氮因子的双向调控作用进一步凸显了微囊藻种间的代谢分化,这种相反响应反应了两种策略:(1)水华微囊藻在氮充足或富氮条件下通常表现出较强的生长潜力和竞争能力,通过增大直径提升氮储存,适应高氮波动环境<sup>[35,36]</sup>;(2)绿色微囊藻则可能采取缩小直径以降低氮需求。同时,这种分化可能与碳氮代谢平衡有关:微囊藻 Ci 转运基因研究发现,携带 *sbtA* 基因型的微囊藻在低 CO<sub>2</sub> 高 pH 环境下竞争优势显著,其细胞直径随氮增加而减小,可能有助于提高 CO<sub>2</sub> 扩散效率<sup>[37]</sup>。而在高氮条件下,水华微囊藻表现出细胞直径增大的现象,这一形态变化可能有利于提高氮同化与代谢能力,并与微囊藻毒素合成水平的提高相关,从而可能导致巢湖西湖区夏季 IMCs/Chla 值升高<sup>[30]</sup>,需要注意的是,不同微囊藻形态种在形态响应方向及其生理意义上并不完全一致。这种基于环境诱导的形态可塑性及种间特异性响应,共同构成了微囊藻的整体生态适应策略。通过种间的形态调节与生态位分化(如低磷下铜绿微囊藻增大细胞以储存磷、高温下放射微囊藻增大细胞以增强代谢),不同种类在不同环境条件下均可获得生长优势,从而在群落水平上实现动态平衡<sup>[38,39]</sup>。这不仅显著增强了微囊藻属对巢湖复杂多变环境的适应能力,也保障了其种群总体优势度的延续性,最终维持了蓝藻水华的长期持续发生。

#### 4 结论

(1) 微囊藻群落存在明显的季节性演替规律,其顺序与温度存在紧密关联。根据其对温度梯度的适应性可知:低温季节由绿色微囊藻和假丝微囊藻为主,随水温升高,进入中温季节时,群落转变为以惠氏、挪式和铜绿微囊藻为主,在高温季节,则由放射微囊藻和史密斯微囊藻为主。

(2) 微囊藻的细胞直径受温度、磷和氮等多重环境因子的协同调控。磷是普遍负向调控因子,对 7 种微囊藻的细胞直径均有负向调控作用,体现了“高磷促进细胞分裂,低磷促使细胞增大以储存资源”的生存策略;温度是主要的正向调控因子,与放射、假丝和惠氏微囊藻的细胞直径呈显著正相关;氮则表现出种间特异性的双向调控作用,与水华微囊藻直径正相关,而与绿色微囊藻直径负相关。

#### 5 参考文献

- [1] Li D, Wu N, Tang S, 等. Factors associated with blooms of cyanobacteria in a large shallow lake, China. *Environmental Sciences Europe*, 2018, 30(1): 27. DOI: 10.1186/s12302-018-0152-2.
- [2] Paerl H W, Paul V J. Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*, 2012, 46(5): 1349-1363. DOI: 10.1016/j.watres.2011.08.002.
- [3] Reynolds C S, Oliver R L, Walsby A E. Cyanobacterial dominance: The role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1987, 21(3): 379-390. DOI: 10.1080/00288330.1987.9516234.
- [4] Song Y, Zhang LL, Chen M et al. Study on the Effect of Flow Velocity on the Growth of *Microcystis aeruginosa*, the Dominant Species in Reservoir Algal Blooms. *Advanced Engineering Sciences*, 2016, 48(S1): 25-32. DOI: 10.15961/j.jsuese.2016.s1.005. 宋洋, 张陵蕾, 陈旻, 等. 流速对水库水华优势种铜绿微囊藻生长的影响研究. *四川大学学报(工程科学版)*, 2016, 48(S1): 25-32. DOI: 10.15961/j.jsuese.2016.s1.005.
- [5] Yang M, Bi YH, Ai Y et al. A preliminary study on the effect of flow rate on the condition of artificial control in Xiangxi Bay phytoplankton water. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2012, 21(2): 220-224. 杨敏, 毕永红, 艾鹰, 等. 人工控制条件下水流速对香溪河库湾浮游植物影响的初步研究. *长江流域资源与环境*, 2012, 21(2): 220-224.
- [6] Xiao M, Li M, Reynolds C S. Colony formation in the cyanobacterium *microcystis*. *Biological Reviews*, 2018, 93(3): 1399-1420.

DOI: 10.1111/brv.12401.

- [7] Jiang Y J, He W, Liu W X, et al. The seasonal and spatial variations of phytoplankton community and their correlation with environmental factors in a large eutrophic Chinese lake (Lake Chaohu). *Ecological Indicators*, 2014, 40: 58-67. DOI: 10.1016/j.ecolind.2014.01.006.
- [8] Wei N, Chen A, Guo X, 等. Changes in nitrogen metabolism of phosphorus-starved bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*: Implications for nutrient management. *Science of The Total Environment*, 2023, 903: 166832. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.166832.
- [9] Hu TL, Yang ZY, Ran W et al. Growth and aggregation dynamics of *microcystis* colonies in flow disturbed environments. *China Environmental Science*, 2025, 45(6): 3280-3288. DOI: 10.19674/j.cnki.issn1000-6923.2025.0091. 胡怡玲, 杨忠勇, 冉薇, 等. 水流扰动环境中微囊藻群体生长及成群分析. *中国环境科学*, 2025, 45(6): 3280-3288. DOI: 10.19674/j.cnki.issn1000-6923.2025.0091.
- [10] Wilkinson A, Hondzo M, Guala M. Effect of small-scale turbulence on the growth and metabolism of *microcystis aeruginosa*. *Advances in Microbiology*, 2016, 6(5): 351-367. DOI: 10.4236/aim.2016.65034.
- [11] Tilman D. Resource Competition and Community Structure. *Princeton University Press*, 2020. DOI: 10.1515/9780691209654.
- [12] Feng G, Zhu W, Duan Z, et al. The role of morphological changes in *microcystis* adaptation to nutrient availability at the colonial level. *Harmful Algae*, 2022, 115: 102235. DOI: 10.1016/j.hal.2022.102235.
- [13] Chen W, Peng L, Wan N, et al. Mechanism study on the frequent variations of cell-bound microcystins in cyanobacterial blooms in lake taihu: implications for water quality monitoring and assessments. *Chemosphere*, 2009, 77(11): 1585-1593. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2009.09.037.
- [14] Sommer U. From algal competition to animal production: enhanced ecological efficiency of *brachionus plicatilis* with a mixed diet. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43(6): 1393-1396. DOI: 10.4319/lo.1998.43.6.1393.
- [15] Zhang M, Shi XL, Yang Z et al. Characteristics and driving factors of the long-term shifts between *Microcystis* and *Dolichospermum* in Lake Taihu and Lake Chaohu. *J lake Sci*, 2021, 33(4): 1051-1061. 张民, 史小丽, 阳振, 等. 太湖和巢湖中微囊藻(*Microcystis*)与长孢藻(*Dolichospermum*)的长时序变化及其驱动因子. *湖泊科学*, 2021, 33(4): 1051-1061.
- [16] Jiang X, Wang SH, Zhong LX et al. Seasonal variation characteristics of algae biomass in Chaohu Lake. *Environmental Science*, 2010, (9): 2056-2062. 姜霞, 王书航, 钟立香, 等. 巢湖藻类生物量季节性变化特征. *环境科学*, 2010, 31(9): 2056-2062. DOI: 10.13227/j.hjcx.2010.09.013.
- [17] Yu GL, Song LR, Li RH. Taxonomic notes on water bloom forming *Microcystis* species (Cyanophyta) from China—An ex-ample from samples of the Dianchi Lake. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2007, 45(5): 727-741. 虞功亮, 宋立荣, 李仁辉. 中国淡水微囊藻属常见种类的分类学讨论——以滇池为例. *植物分类学报*, 2007(5): 727-741.
- [18] 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. DOI: 10.19316/j.issn.1002-6002.2024.04.14.
- [19] Zhu C, Zhang J, Wang X, et al. Responses of cyanobacterial aggregate microbial communities to algal blooms. *Water Research*, 2021, 196: 117014. DOI: 10.1016/j.watres.2021.117014.
- [20] Jin XC, Tu QY et al. Standard for investigation of lake eutrophication. *Beijing: China Environmental Science Press*, 1990. 金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范. 2版. 北京: 中国环境科学出版社, 1990.
- [21] Feng G, Zhu W, Duan Z, et al. The role of morphological changes in *microcystis* adaptation to nutrient availability at the colonial level. *Harmful Algae*, 2022, 115: 102235. DOI: 10.1016/j.hal.2022.102235.
- [22] Xu G, Zhang Y, Yang T, et al. Effect of light-mediated variations of colony morphology on the buoyancy regulation of *microcystis* colonies. *Water Research*, 2023, 235: 119839. DOI: 10.1016/j.watres.2023.119839.
- [23] Aparicio Medrano E, Uittenbogaard R E, Dionisio Pires L M, et al. Coupling hydrodynamics and buoyancy regulation in *microcystis aeruginosa* for its vertical distribution in lakes. *Ecological Modelling*, 2013, 248: 41-56. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2012.08.029.

- [24] Wang R,Zhu CX,Yue JY et al. Isolation,identification and growth characterization of *Microcystis aeruginosa* in Chaohu Lake. *Journal of Hefei University of Technology(Natural Science)*. 2021, 44(8): 1139-1145. 王然, 朱传雪, 岳俊阳, 等. 巢湖铜绿微囊藻的分离鉴定及其生长特性研究. 合肥工业大学学报(自然科学版), 2021, 44(8): 1139-1145.
- [25] 张婷婷. 铜绿微囊藻与鱼类信息素协同作用对盔形溞生殖及头盔形态的影响[学位论文]. 淮北师范大学, 2020. DOI: 10.27699/d.cnki.ghbmt.2020.000144.
- [26] Li YX, Rao BQ, Wang ZC et al. Spatial-temporal distribution of phytoplankton in bloom-accumulation area in Lake Chaohu. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2012, 21( S2) : 25-31. 李印霞, 饶本强, 汪志聪, 等. 巢湖藻华易堆积区蓝藻时空分布的研究. 长江流域资源与环境, 2012, 21(S2): 25-31.
- [27] 袁强. 巢湖微囊藻毒素风险研究及预测. 安徽建筑大学, 2021. DOI: 10.27784/d.cnki.gahjz.2021.000341.
- [28] 张晓莉. 磷和微囊藻对巢湖溞属种类生长生殖影响的实验研究[学位论文]. 淮北师范大学, 2015.
- [29] Nalewajko C, Murphy T P. Effects of temperature, and availability of nitrogen and phosphorus on the abundance of Anabaena and Microcystis in Lake Biwa, Japan: an experimental approach. *Limnology*, 2001, 2(1): 45-48. DOI: 10.1007/s102010170015.
- [30] Yu L, Zhu GW, Kong FX et al. Spatiotemporal characteristics of microcystin variants composition and associations with environmental pa-rameters in Lake Chaohu, China. *J Lake Sci*, 2019, 31( 3) : 700-713. DOI: 10. 18307/2019. 0309. 余丽, 朱广伟, 孔繁翔, 等. 巢湖微囊藻毒素异构体组成的时空分布特征及影响因子. 湖泊科学, 2019, 31(3): 700-713.
- [31] Zhang Y, Whalen J K, Cai C, et al. Harmful cyanobacteria-diatom/dinoflagellate blooms and their cyanotoxins in freshwaters: A nonnegligible chronic health and ecological hazard. *Water Research*, 2023, 233: 119807. DOI: 10.1016/j.watres.2023.119807.
- [32] Liu Z, Wan L, Zhang J, et al. A novel strategy of bloom forming cyanobacteria *microcystis* sp. in response to phosphorus deficiency: using non-phosphorus lipids substitute phospholipids. *Harmful Algae*, 2024, 138: 102694. DOI: 10.1016/j.hal.2024.102694.
- [33] 徐杜敏. 巢湖微囊藻毒素分布特征及影响机制的研究[学位论文]. 安徽建筑大学, 2023. DOI: 10.27784/d.cnki.gahjz.2022.000293.
- [34] Lefler F W, Berthold D E, Barbosa M, et al. Metagenomes from cyanobacterial harmful algal blooms from lakes in Ohio (USA). *Microbiology Resource Announcements*, 2025: e0040025. DOI: 10.1128/mra.00400-25.
- [35] Yang G, Zhong C, Rui Z, et al. Intermittent disturbance combined N and P adding favor colony size and abundance of *microcystis flos-aquae*. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 2021, 57: 17. DOI: 10.1051/limn/2021015.
- [36] Tal O, Ostrovsky I, Gal G. A framework for identifying factors controlling cyanobacterium *microcystis flos-aquae* blooms by coupled CCM – ECCM bayesian networks. *Ecology and Evolution*, 2024, 14(6): e11475. DOI: 10.1002/ece3.11475.
- [37] Zeng JY, Jiang JY, Zuo J et al. Response of cyanobacteria with different inorganic carbon transport genotypes to environmental CO<sub>2</sub> changes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, 47(7) : 1069-1077. 曾佳颖, 江婧宇, 左俊, 等. 不同无机碳转运基因型蓝藻对环境 CO<sub>2</sub> 变化的响应. 水生生物学报, 2023, 47(7): 1069-1077.
- [38] Cao H S, Kong F X, Tan J K, et al. Recruitment of total phytoplankton, chlorophytes and cyanobacteria from lake sediments recorded by photosynthetic pigments in a large, shallow lake (lake taihu, china). *International Review of Hydrobiology*, 2005, 90(4): 347-357. DOI: 10.1002/iroh.200410783.
- [39] Yang Z, Kong F, Shi X, et al. Morphological response of microcystis aeruginosa to grazing by different sorts of zooplankton. *Hydrobiologia*, 2006, 563(1): 225-230. DOI: 10.1007/s10750-005-0008-9.