

环境条件变化下滇池冬春季浮游植物的演替特征

李莉杰^{1,2}, 李国辉^{1,2}, 李根保¹

(1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:富营养化和气候变暖是影响浮游藻类结构组成以及物候学等特征的两大重要环境条件。为探讨在人为干预和全球变化影响下富营养化湖泊滇池浮游植物的演替特征, 2017–2019 年 2 个冬春季在滇池选择北(D1)、中(D2)、南(D3)3 个采样点对浮游植物群落进行监测。研究结果表明, 滇池浮游植物在冬春季呈现与以往不同的演替特征。第一、滇池在冬春季仍以蓝藻占优势, 但优势种组成发生了变化。蓝藻中占主要生物量的是微囊藻, 而且, 惠氏微囊藻(*Microcystis wesenbergii*)取代铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)占绝对优势。近 20 年来(2001–2019 年), 滇池冬春季微囊藻优势种经历了从铜绿微囊藻到绿色微囊藻(*Microcystis viridis*)再到惠氏微囊藻的转变。在水温较低的 2–3 月份, 蓝藻生物量比例下降, 绿藻和硅藻生物量比例上升, 在此时期, 香农威纳指数也相对升高。第二, 束丝藻(*Aphanizomenon*)和鱼腥藻(*Anabaena*)的物候特征发生了改变。曾经春季的优势水华藻种束丝藻提前在秋季出现, 且 2018 年秋季峰值较 2017 年约提前 2 周。2018 年春季鱼腥藻在滇池北部发生了小型的水华, 取代了往年发生束丝藻水华的现象, 2019 年春季鱼腥藻没有出现较高的生物量, 但仍在春季达到峰值, 其峰值约提前 1 周出现。本研究结果为揭示在全球变化和人为干预影响下湖泊冬春季浮游植物群落演替特征及响应策略提供了基础数据支撑。

关键词:人为干预; 全球气候变化; 滇池; 浮游植物; 季节演替

中图分类号:Q145 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2020)03-0057-12

自 20 世纪 70 年代末至今 30 余年间, 我国的湖泊在人类活动的强烈干扰下, 由贫-中营养状态逐步向富营养状态转变, 富营养化湖泊的数量和面积呈现逐年增加的趋势, 尤其是在东部平原湖区和云贵高原湖区, 以太湖、巢湖和滇池三湖为主的富营养化问题, 更是引起了国内外的广泛关注(范成新等, 2005; 王红梅和陈燕, 2009)。伴随着湖泊富营养化程度的加剧, 藻类水华开始频繁发生。滇池于 1992 年首次暴发了大规模的蓝藻水华(李原等, 2005; 张梅等, 2005)。近十几年来, 滇池几乎每年夏秋季都暴发蓝藻水华, 滇池微囊藻水华几乎从每年的 5 月持续到 10 月, 而在冬春季, 浮游植物群落演替为束丝藻、鱼腥藻和微囊藻(Wu et al, 2010)。经过近 20 年的污染治理, 2016 年滇池水质已由劣 V 类转为 V 类, 是近 20 年来出现的最好状况(浦美玲, 2017)。2017 年 1 至 9 月滇池全湖水质稳定, 继续

保持在 V 类, 综合营养状态指数下降 4.8%(茶志福, 2017)。综合来看, 目前滇池的富营养状况已较十几年前有极大的改观。

越来越多的证据表明全球正处于变暖的过程中。据研究, 最近 100 年(1906–2005 年), 受全球变暖事件的影响, 地表温度上升了 0.74℃(0.56~0.92℃)(IPCC, 2007)。伴随着气温的变化, 全球平均海表温度上升了大约 0.5℃, 自 1961 年以来, 海洋增温已伸展到 3 000 m 深度(Levitus, 2005)。近百年来, 中国平均气温升高了 0.4~0.5℃(刘靖等, 2004)。在全球变暖的大背景下, 滇池流域气温也以明显的趋势增加。20 世纪 90 年代中期至 2014 年, 滇池流域的年平均最低气温呈快速上升趋势, 其中冬季最低温度以每 10 年 0.48℃的速度上升, 且增幅最大(姚平等, 2009; 田永丽等, 2017)。

富营养化和气候变暖是影响浮游植物结构组成及物候学特征的两大重要环境条件(董静等, 2016)。浮游植物是水域生态系统中主要的初级生产力, 对系统内能量流动、物质循环和信息传递起着至关重要的作用(Horne et al, 1994; Song et al, 2004), 其生物量和群落结构能很好地反应湖泊现状(Crossetti & Bicudo, 2008; Marchetto et al, 2009;

收稿日期: 2019-09-11

基金项目: FEBL 国家重点实验室“全球气候变化与人为干预下蓝藻水华的区域特征与控制策略”项目(2016FBZ07)。

作者简介: 李莉杰, 女, 1993 年生, 硕士研究生, 主要从事藻类环境生物学研究。E-mail: Lilij@ihb.ac.cn

通信作者: 李根保。E-mail: ligb@ihb.ac.cn

Salmaso et al,2006)。研究浮游植物的季节演替对一般水生态学具有启发意义,因为这是一个每年重复的群落聚集过程,在此过程中,所有主要的外部因素和内部交互作用都能影响群落的形成(Sommer et al,2012)。过去十几年里,有关在严重富营养化下滇池浮游植物群落演替的研究有很多(王华等,2016;李原等,2005;施择等,2014)。然而,在滇池营养盐浓度降低和气候变暖的双重影响下,其浮游植物群落演替将会出现何种新特征及其响应策略的研究更需要研究者们的关注。基于以上考虑,本研究调查近两年滇池冬春季浮游植物群落,并分析其演替特征,为揭示湖泊在全球变暖和人为干预下浮游植物的响应策略提供参考数据。

1 材料与方法

1.1 采样点及采样时间设置

基于往年在滇池研究的布点,本研究分别于2017-2018年冬春季和2018-2019年冬春季选择滇池北部(D1)、滇池中部(D2)和滇池南部(D3)3个采样点进行每月2次的采样,为了参考对比需要,还监测了10月和11月的数据。其点位分布及经纬度如图1、表1。



图1 滇池采样点分布

Fig.1 Location of the sampling sites in Dianchi Lake

表1 采样点的坐标

Tab.1 Location of Dianchi Lake sampling sites		
采样点	纬度	经度
D1	24°55'42.00"N	102°39'53.00"E
D2	24°49'48.00"N	102°39'53.00"E
D3	24°43'56.00"N	102°38'26.00"E

1.2 环境因子的测定

用YSI现场测定水温、pH、电导率等指标,用塞氏盘和风速仪现场测定透明度和风速。用采水器在水体表层0.5 m处采集1 L水样用于TN、TP、叶绿素a等的测定,以上各营养盐的测定方法均参照《水和废水监测分析方法》(国家环境保护总局,2002)。叶绿素a浓度的测定采用95%乙醇提取24 h后用分光光度计测定665 nm、649 nm处的吸光度值,并根据 $Chl-a=13.7\times A_{665}-5.76\times A_{649}$ 计算叶绿素浓度,单位是 $\mu\text{g/L}$ (Sartory & Grobbelaar,1984)。

1.3 浮游植物的采集和鉴定

定性样品用25#浮游生物网在0.5 m水层附近呈“∞”字型捞取,富集后装入50 mL塑料小瓶中,加入几滴鲁哥氏液保存,带回实验室于普通光学显微镜下镜检(胡鸿钧等,1979;2006);定量水样用采水器取水面下0.5 m处水样1 L,加10 mL鲁哥氏液固定,室内静置沉淀48 h后弃去上清液,浓缩并收集下层藻细胞(胡鸿钧等,1979),镜检计数(Arhonditsis et al,2004; Reynolds,1998)。

浮游植物优势度公式:

$$Y=n_i/N\cdot f_i$$
(1)

式中: n_i 为物种*i*的个体数; N 为群落样本个体总数; f_i 为该种在该地区出现的频率,默认为1; P_i 为第*i*种个体数占总个体数的比例,计算公式如下:

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

浮游植物多样性分析采用香农威纳(Shannon-Weiner)指数*H'*进行表示:

$$H=-\sum_{i=1}^S(P_i\log_2P_i)$$
(3)

式中: S 为群落中物种总数。

1.4 数据分析方法

图形处理采用Origin 9(OriginLab, USA)完成,RDA分析和Pearson相关性分析分别用Canoco5和SPSS 20完成。

2 结果与分析

2.1 浮游植物各藻门的变化及优势种组成

通过对定性样品进行镜检,滇池藻类隶属蓝藻门(Cyanophata)、绿藻门(Chlorophyta)、硅藻门(Bacillariophyta)、隐藻门(Cryptophyta)、甲藻门(Pyrrophyta)和裸藻门(Euglenophyta)等 6 个门。在调查期间,滇池均由蓝藻占优势,其次为绿藻和硅藻,而隐藻、甲藻和裸藻出现较少。由图 2 可以看出,在 2017-2018 年冬春季,蓝藻所占比例最高时为 10 月份,为 97.3%。10 月至 1 月期间绿藻和硅藻所占比例较小,分别在 0.35%~2.2%和 0.82%~1.52%之间变化。2 月份时绿藻和硅藻所占比例增加,并且硅藻在 2 月份达到其最大比例 8.33%,绿藻在 3 月份达到其最大比例 21.8%,此时蓝藻所占比例降至最低,为 75.1%。此后,蓝藻所占比例开始上升,绿藻和硅藻所占比例均下降。而在 2018-2019 年冬春季,蓝藻所占比例一直维持在 96%以上,最高时为 5 月份,达到 98.8%。绿藻和硅藻所占比例分别在 0.97%~2.4%和 0.17%~0.88%之间变化,两者均表现出在 11 月-3 月期间比例上升,在 3-5 月期间比例下降的趋势,并且均在 3 月份达到其最

大比例。

对滇池出现的浮游植物优势种进行筛选,发现两年内浮游植物优势种稍有差异。2017-2018 年冬春季各采样点出现的优势种有蓝藻门的惠氏微囊藻、绿色微囊藻、水华束丝藻、水华鱼腥藻;绿藻门的四尾栅藻(*Scenedesmus quadricauda*)、网状空星藻(*Coelastrum reticulatum*);硅藻门的美丽星杆藻(*Asterionella formosa*)等,一共出现了 7 种优势种。比较各个月份出现的优势种,发现空星藻和星杆藻仅在水温较低的 2、3 月份作为优势种出现。而 2018-2019 年冬春季只有惠氏微囊藻、绿色微囊藻、水华束丝藻、四尾栅藻 4 种优势种出现。而且微囊藻在整个调查期间都占有极大的比重,其优势度指数都保持在 0.85 以上,属于绝对优势种。如图 3,对其香农威纳指数进行分析发现,2017-2018 年冬春季滇池各点的香农威纳指数在 0.37~2.82 之间变化,而 2018-2019 年冬春季滇池各点的香农威纳指数均低于 1,在 0.24~0.90 之间变化,远低于 2017-2018 年的。但两年的相似之处是其香农威纳指数最大值都出现在 3 月份,并且 3 点的变化趋势基本一致。

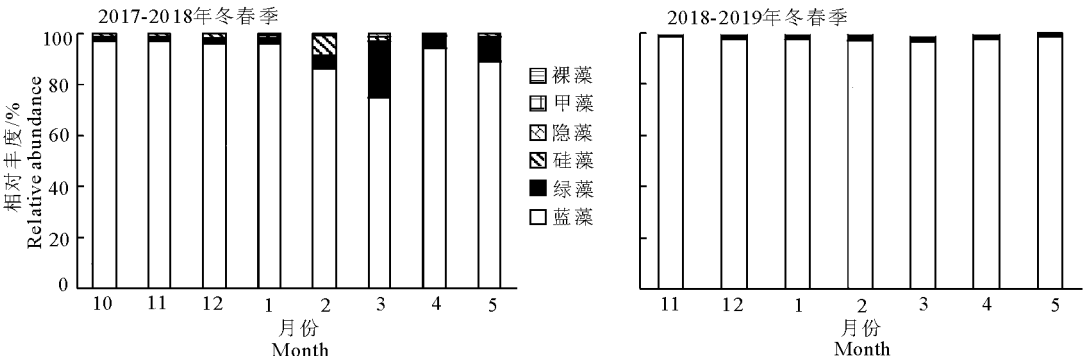


图 2 各藻门相对丰度的变化

Fig.2 Changes in the relative abundance for each phylum during the study period

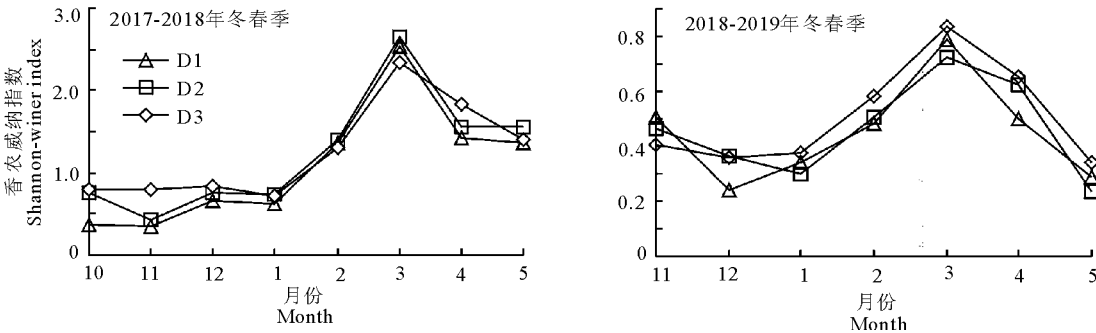


图 3 滇池浮游植物香农威纳指数的变化

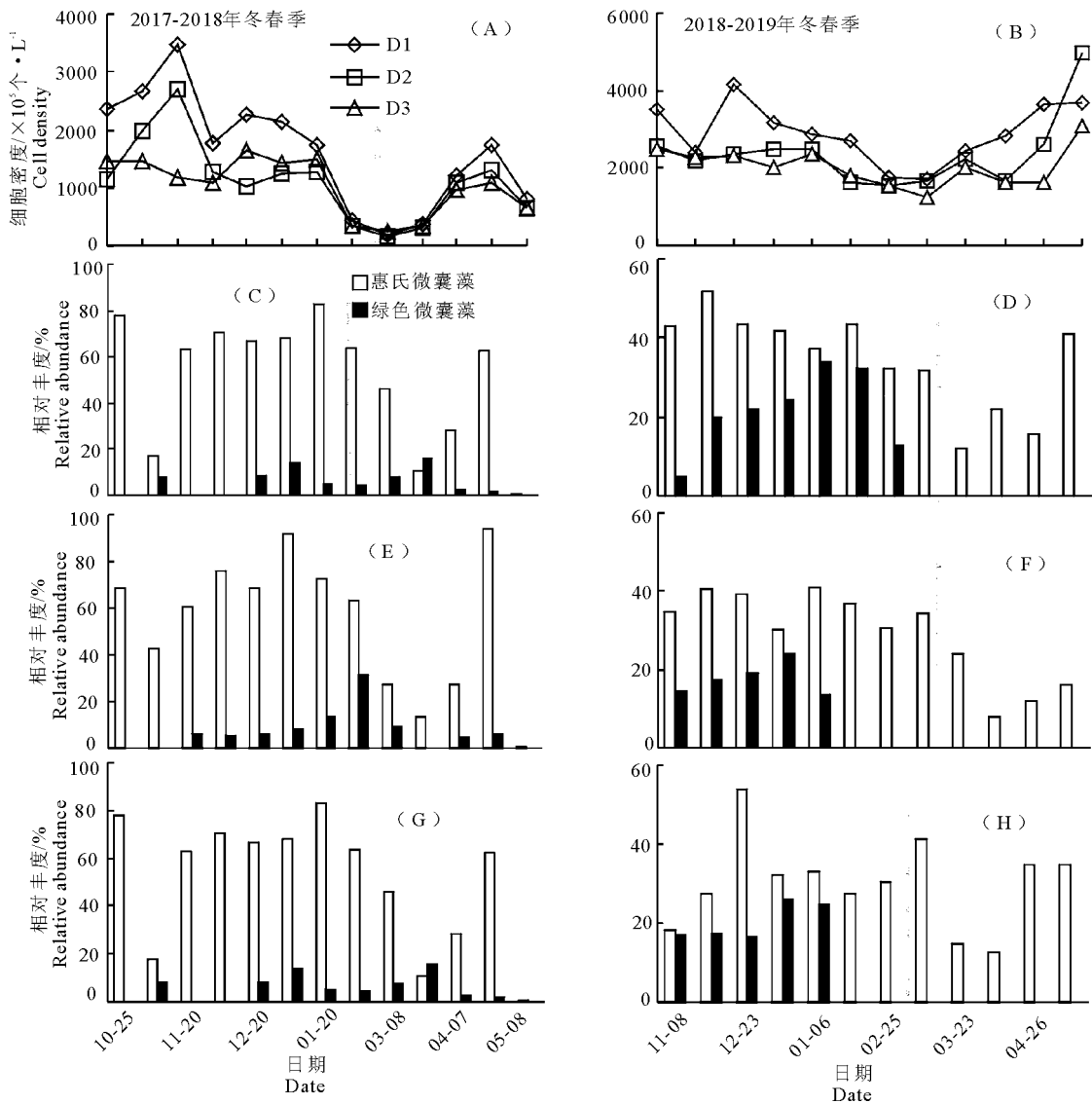
Fig.3 Variation of the Shannon-Weiner index for the phytoplankton community in Dianchi Lake

2.2 微囊藻细胞密度及其优势种组成的变化

在调查期间,滇池均由蓝藻占优势,其中对蓝藻生物量贡献最大的就是微囊藻。如图 4A,比较微囊藻细胞密度的变化发现,在 2017-2018 年冬春季,微囊藻的最大细胞密度为 3.5×10^8 个/L,其最低值为 1.5×10^7 个/L,在 2-3 月期间,其细胞密度均低于 1×10^8 个/L。而在 2018-2019 年冬春季,如图 4B,微囊藻最大细胞密度为 5.18×10^8 个/L,高于 2017-2018 年冬春季的最高值,在 3 月份其最低细胞密度为 1.35×10^8 个/L,也远超过 2017-2018 年冬春季的最低值。

微囊藻中以惠氏微囊藻和绿色微囊藻出现得最为频繁,但两者在 2 年中所占的比例有所差异。如

图 4C~E,在 2017-2018 年冬春季,惠氏微囊藻占了很大的比重,其比例最高时可达 93.7%,平均维持在 60%左右。绿色微囊藻只占了很小的比重,其最高比例为 31.6%,但基本维持在 8%左右。惠氏微囊藻有随着入冬逐渐增加、进入春季后逐渐下降、之后又上升的趋势。D2 点绿色微囊藻比例有随着水温的下降和上升先上升后下降的趋势,D1 和 D3 点绿色微囊藻比例的变化没有明显的趋势。但在 2018-2019 年冬春季,如图 4F~H,惠氏微囊藻的比例有明显的下降,其比例在 7%~54%之间变化,基本在 35%左右。其变化趋势与 2017-2018 年的相似,且 3 点间也没有明显的差异。而绿色微囊藻的比例略微上升,在 0~34%之间变化。其中 D1 点



A、B:微囊藻细胞密度的变化;C-H:惠氏微囊藻和绿色微囊藻相对丰度的变化

图 4 微囊藻细胞密度及其优势种丰度的变化

A-B, variation in *Microcystis* cell density; C-H, variation in the relative abundance of *M. wesenbergii* and *M. viridis*

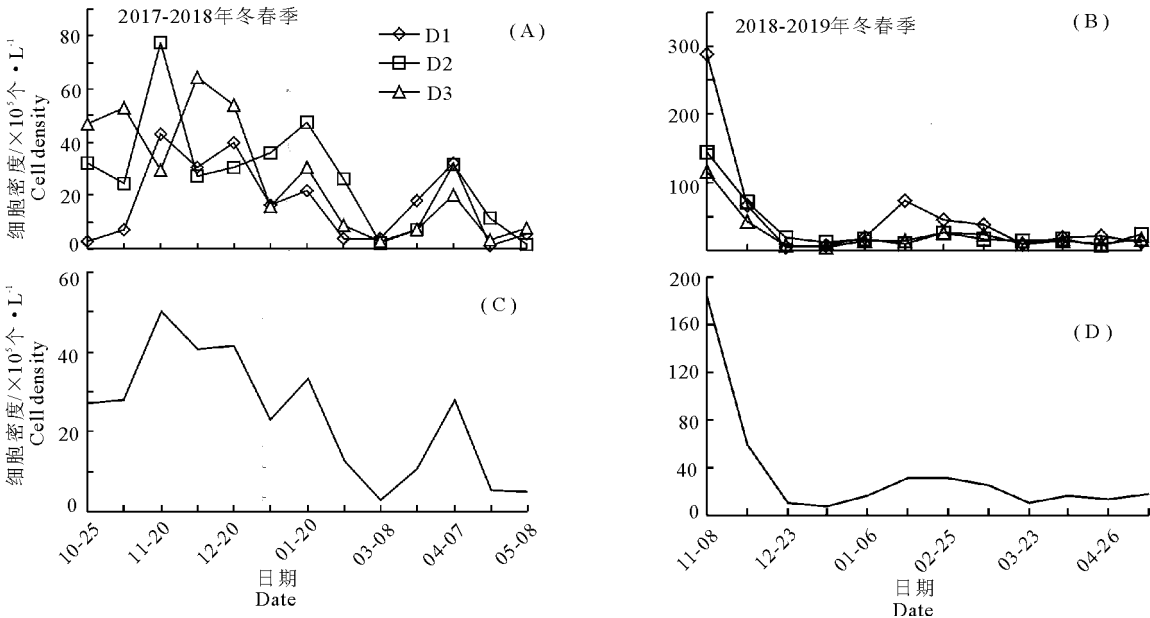
Fig.4 Change in cell density and abundance of the dominant *Microcystis* species

上升幅度最大,在 1 月份时,其比例与惠氏微囊藻的接近,在 30% 以上。D2、D3 点绿色微囊藻的比例稍低于 D1 点,但其变化趋势基本一致,都是在 11 月-1 月期间其生物量比例较高,进入 2 月份后就很少再出现。

2.3 束丝藻和鱼腥藻物候特征的变化

2.3.1 束丝藻细胞密度的变化 如图 5A、5B 为采样期间滇池各点束丝藻细胞密度的变化。在 2017-2018 年,滇池束丝藻细胞密度波动较大,其最大值出现在 11 月 20 日的 D2 点,细胞密度为 7.72×10^6 个/L。D1 点的最大值也出现在 11 月 20 日,但其生物量较 D2 点低。D3 点最大值出现在 12 月 8 日,其稍滞后于 D1 和 D2 点出现,且其生物量介于 D1 和 D2 点之间。之后,在 1 月 21 日和 4 月 7 日,3 点分别又同时达到各自的峰值,这是继滇池束丝藻

出现峰值后又出现的 2 个较小的峰值。而在 2018-2019 年冬春季,滇池束丝藻细胞密度仅在 11 月 8 日出现了 1 个比较高的峰值,此时 3 点都达到一年中的最大值,其中以 D1 点最高,细胞密度为 2.88×10^7 个/L,D2 次之,D3 最低,但其细胞密度都在 1×10^7 个/L 以上,之后束丝藻细胞密度就呈下降趋势。将 3 点进行综合平均来看,如图 5C、5D,在 2017-2018 年,束丝藻细胞密度在秋季、冬季和春季各有 1 个峰值出现,其最大峰值出现在 11 月 20 日,之后,又分别在 1 月 21 日和 4 月 7 日出现了 1 个较小的峰值。而在 2018-2019 年冬春季,束丝藻细胞密度仅出现 1 个峰值,此峰值出现在 11 月 8 日或之前,相比 2017-2018 年其峰值约提前 2 周左右出现。



A、B: 各个点的变化; C、D: 滇池的综合变化

图 5 束丝藻细胞密度的变化

A - B, variation at each site; C - D, overall variation

Fig.5 Variation in the cell density of *Aphanizomenon* in Dianchi Lake

2.3.2 鱼腥藻细胞密度的变化 从图 6A 可以看出,在 2017-2018 年冬春季节,滇池 3 个采样点鱼腥藻细胞密度峰值均出现在 4 月 7 日,其中 D1 点细胞密度最大,达到 2.54×10^8 个/L,并且发生了局部鱼腥藻水华。D2、D3 点细胞密度稍低,约为 6×10^7 个/L,但 D2 点稍高于 D3 点。在 2018-2019 年冬春季,如图 6B,鱼腥藻细胞密度也是在 4 月初达到峰值,其中 D1 点细胞密度最高,出现在 4 月 5 日,但远低于 2017-2018 年春季的最大值,为 1.24×10^7 个/L,D2、D3 点均在 3 月 23 日达到峰值,其

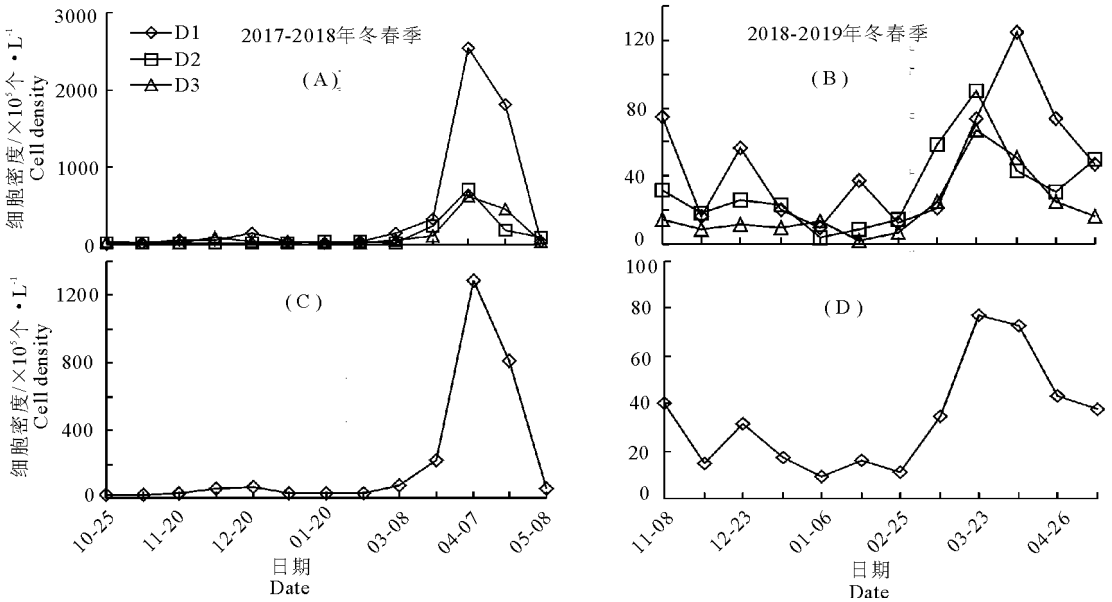
细胞密度约为 6×10^6 个/L,也是 D2 点稍高于 D3 点。但在春季的峰值出现之前,D1 点鱼腥藻分别在 11 月 8 日、12 月 10 日和 1 月 21 日有 3 个小峰值出现。将 3 点进行综合平均来看,如图 6C、6D,2017-2018 年冬春季鱼腥藻细胞密度仅在 4 月 7 日出现 1 个峰值,且峰值相对较高,而在 2018-2019 年,鱼腥藻细胞密度分别在秋季、冬季和春季各出现了 1 个峰值,且以春季峰值最高,在 3 月 23 日-4 月 5 日间出现,比 2017-2018 年鱼腥藻的峰值约提前 1 周出现。

2.4 冬春季各主要环境因子的变化及 RDA 分析

如图 7A、B 所示,2017 - 2018 年冬春季滇池水温的变化范围为 8.9℃~19.2℃,2018 - 2019 年水温变化范围为 11.8~21.2℃,监测期间其最低水温和最高水温均比 2017 - 2018 年冬春季的高。如图 7C、D,2017 - 2018 年冬春季滇池总氮浓度平均约为 3.0 mg/L,2018 - 2019 年冬春季滇池总氮浓度平均约为 2.2 mg/L,相比 2017 - 2018 年约下降了 0.8 mg/L。相对于总氮来说,总磷浓度的变化范围比较大,在 2018 - 2019 年冬春季,其总磷浓度最大值为 0.156 mg/L,低于 2017 - 2018 年冬春季节的最大值 0.191 mg/L,但两年间其平均 TP 浓度没有太大的变化,都约在 0.11 mg/L 左右。如图 7G、H,在 2017 - 2018 年冬春季,TN/TP 变化范围为 16.9~50.9,基本在 25 左右;在 2018 - 2019 年冬春季,TN/TP 比变化范围是 10.5~32.0,基本在 17 左右,

相比于 2017 - 2018 年也有所下降。所以,目前滇池水体正在经历着全球变暖和营养盐下降的双重影响。

RDA 分析(图 8A、B)和 Pearson 相关性分析均表明,2017 - 2018 年冬春季滇池浮游植物总细胞密度、叶绿素 a 浓度、蓝藻细胞密度、微囊藻细胞密度与 TN、TP 呈正相关($P<0.05$)。香农威纳指数、绿藻细胞密度与 TN、TP 呈负相关($P<0.05$);2018 - 2019 年冬春季浮游植物总细胞密度、蓝藻细胞密度、微囊藻细胞密度、鱼腥藻细胞密度都与 TN 和水温呈显著正相关($P<0.05$),叶绿素 a 浓度与 TN、TP 呈正相关($P<0.05$)。总体上看,蓝藻中的微囊藻对浮游植物总细胞密度和叶绿素 a 浓度贡献最大,较高的营养盐浓度和较高的水温有利于蓝藻的生长。绿藻生物量对香农威纳指数贡献较大,以蓝藻占优势的水域香农威纳指数偏低。



A、B: 各个点的变化; C、D: 滇池的综合变化

图 6 鱼腥藻细胞密度的变化

A - B, variation at each site; C - D, overall variation

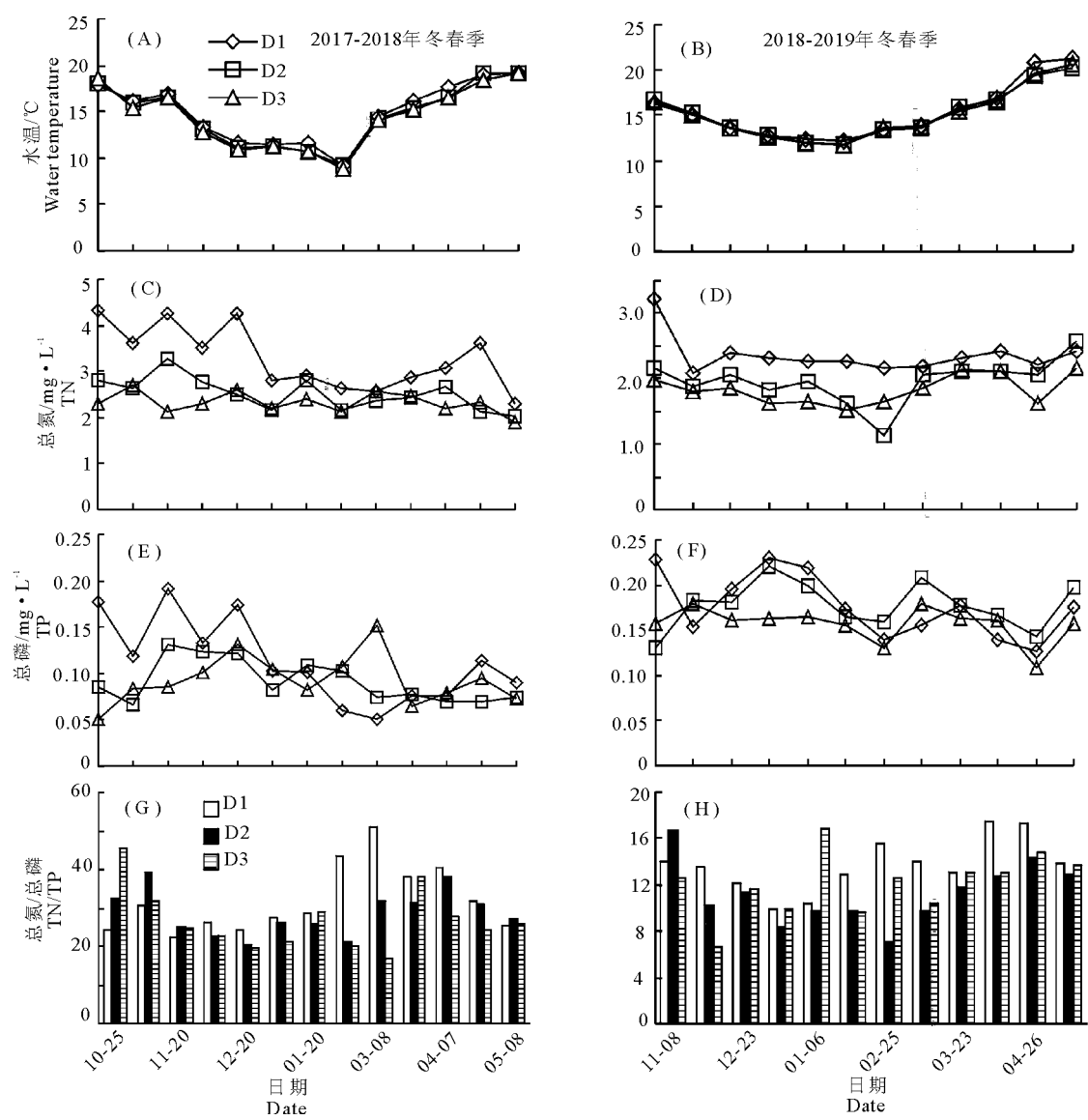
Fig.6 Variation in the cell density of *Anabaena* in Dianchi Lake

3 讨论

3.1 浮游植物各藻门的变化

滇池进入富营养化阶段后,常年都以蓝藻占优势。吴卫菊(2012)在 2011 年 1 月 1 日 - 11 月 1 日的采样中,监测到蓝藻门在生物量最低时(3 月)也能占总生物量的 92.6%,绿藻门在 3 月生物量比例相对最高,占总生物量的 6.6%。但本研究在 2017 - 2018 年冬春季监测到蓝藻在 3 月份生物量比例降

至最低,为 75.1%,绿藻在 3 月份达到最大比例 21.8%。其蓝藻比例相对 2011 年下降,绿藻比例相对上升(见图 2)。这可能是由于近年来对滇池的治理取得了成效,其营养盐水平下降,从而改变了藻类的生物量比例。代龚圆等(2012)在 2008 - 2009 年冬春季对滇池的监测中发现,滇池北部总氮和总磷浓度分别在 2~6 mg/L 和 0.1~0.8 mg/L,均高于本研究中的总氮(1.1~4.3mg/L)和总磷浓度(0.05~0.19mg/L)(见图 7)。王杰等(2018)也在监测中发



A,B: 水温的变化;C,D: 总氮的变化;E,F: 总磷的变化;G,H: TN/TP 的变化

图 7 各环境因子的变化

A - B, water temperature; C - D, total nitrogen (TN); E - F, total phosphorus (TP); G - H, TN/TP

Fig.7 Variation of environmental factors at each station in Dianchi Lake

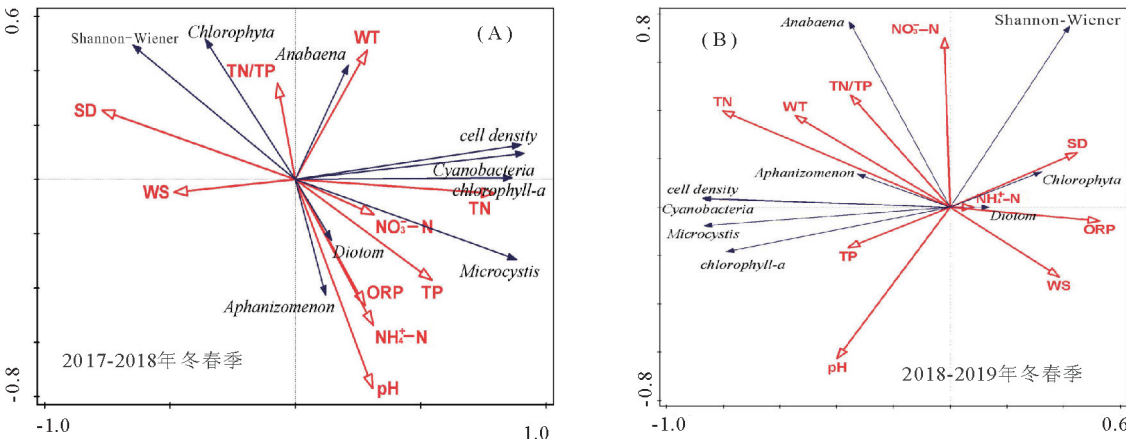


图 8 滇池生物因子和环境因子的 RDA 分析结果

Fig.8 Redundancy analysis (RDA) between biological factors and environmental factors in Dianchi Lake

现滇池总氮和总磷在2009–2011年呈下降趋势,在2011–2014年趋于平稳。

但在2018–2019年冬春季滇池蓝藻生物量比例相对2017–2018年冬春季有很大的上升,绿藻和硅藻生物量比例下降(见图2),这可能是由于滇池冬季升温的原因造成的。有研究表明,在湖泊中,更高的温度有利于蓝藻的生长(Striebel et al, 2016)。Reynolds(2006)也发现蓝藻在高温环境下比其他浮游植物如绿藻和硅藻生长得好。根据调查,2019年1–5月昆明的平均气温均高于2018年1–5月的平均气温(中国气象数据网, 2019),本研究在2019年监测到的最低水温(11.8℃)也高于2018年的最低水温(8.9℃)(见图7)。由于不同藻种具有不同的最适温度,所以,升温对不同藻的群落组成影响不同,对其生长及竞争优势影响也不同(Rasconi et al, 2017)。此外,由于2018–2019年冬春季滇池蓝藻生物量比例的上升,绿藻和硅藻生物量比例及优势种类数的下降,其香农威纳指数也有极大幅度的下降(见图3),说明温度升高将会降低生态系统的生物多样性。所以,由于受气候变暖的影响,营养水平的下降仍不足以改变滇池以蓝藻占绝对优势的格局。

3.2 微囊藻细胞密度及其优势种的变化

从2011年开始,滇池微囊藻水华的持续时间开始增加(Wu et al, 2016)。在本研究中,2018年滇池冬季微囊藻细胞密度最低时也超过 1×10^8 个/L,远高于2017年冬季最低值 1.5×10^7 个/L(见图4A、4B)。尽管微囊藻在滇池成为优势种的形势没有改变,但其优势种的组成在发生变化。在2001–2008年间滇池大部分时间主要以铜绿微囊藻占优势,只有春季是以水华束丝藻占优势(万能等, 2008)。代龚圆等(2012)在2008年12月至2009年6月在滇池北部湖区进行调查,发现12月份优势种为绿色微囊藻,3–5月为水华束丝藻,6月为惠氏微囊藻。Wu等(2014)在2009年8月–2010年7月对滇池的研究发现,滇池在4月份以鱼害微囊藻、绿色微囊藻和惠氏微囊藻占优势,从11月份开始,绿色微囊藻所占比例开始增加,在1月份其比例达到微囊藻细胞密度的90%左右。

本研究发现2017–2019年滇池冬春季的优势微囊藻种为惠氏微囊藻和绿色微囊藻,2018–2019年冬春季惠氏微囊藻相对2017–2018年所占比例下降,绿色微囊藻所占比例上升,但仍然以惠氏微囊藻占主要优势(见图4C–H)。可以看出,20年来滇

池冬春季微囊藻优势种经历了从铜绿微囊藻到绿色微囊藻再到惠氏微囊藻的转变。这可能和3者在不同营养和温度下的竞争不同有关。与其它蓝藻相比,铜绿微囊藻细胞需要更多的磷,在磷充足的条件下,铜绿微囊藻更易成为优势种类(Olsen, 1989; Holm & Armstrong, 1981)。据研究,2003年滇池TP浓度在0.29~1.2 mg/L之间(Li et al, 2006),2009年滇池总磷浓度约在0.1~0.8 mg/L间变化(代龚圆等, 2012),相对2003年有很大的下降。所以,这可能是铜绿微囊藻被绿色微囊藻取代的原因。另外,研究表明铜绿微囊藻占优势时水温(24.7~33.9℃)较高,惠氏微囊藻占优势时水温相对较低(19.6~28.6℃)(Imai et al, 2008)。而绿色微囊藻在水温为12.7℃左右时就可以大量存在(Imai et al, 2009)。Takamura和Watanabe(1987)对日本的Kasumigaura湖研究发现,绿色微囊藻可以在冬季更低的水温中存活。由于受气候变暖的影响,目前滇池冬季水温可能更利于惠氏微囊藻的生长,这对绿色微囊藻的生长造成营养竞争,导致惠氏微囊藻成为这一时期的优势种。

3.3 束丝藻和鱼腥藻的物候特征变化

在冬春季,束丝藻是滇池的优势种,经常形成水华,因其具有产藻毒素的潜能而备受关注(Wang et al, 2015)。在2006–2009年间对滇池浮游植物的研究中发现,束丝藻在3月底–5月初形成水华,其暴发水华时的水温一般在15~19℃之间(苏彦平, 2008;代龚圆等, 2012)。Wu等(2014)在2009–2012年对滇池浮游植物的变化连续监测4年,发现束丝藻在春季出现峰值的日期分别为5月15日(2009年),4月23日(2010年),3月21日(2011年)和4月6日(2012年),束丝藻出现峰值时的水温分别是22.4℃、17.5℃、15.9℃和17.0℃。这4年的最低水温分别为9.2℃、10℃、10.1℃和9.8℃。可以看出,在最低水温较高的年份束丝藻峰值会较往年提前出现,其出现峰值时的水温也较低,而在最低水温较低的年份其峰值则会推迟出现,且其出现峰值时的水温稍高。在这4年中,滇池的最低水温总体趋势是上升的,所以,束丝藻生物量峰值也有着提前出现的趋势。

然而,在近两年来,本研究结果显示,束丝藻在滇池出现水华的程度、时间都发生了较大改变。在2017–2018年冬春季,滇池束丝藻细胞密度峰值出现在11月22日(见图5C),此时滇池水温为16.5℃左右。之后,在冬季(11℃)和春季(17℃)束丝藻细

胞密度又出现了两个相对较小的峰值。2018-2019 年冬春季束丝藻细胞密度的峰值出现在 11 月 8 日,其峰值相比 2017-2018 年束丝藻的峰值提前出现(见图 5D)。尽管在 2006-2012 年间束丝藻的峰值有着相对往年提前出现的趋势,但基本还是在春季。而在 2017-2019 年的研究中束丝藻细胞密度峰值却提前在秋季出现。

鱼腥藻是滇池常见的优势藻种,在过去十几年里也出现过鱼腥藻水华的现象。代龚圆(2012)在 2009 年春季的监测中发现,滇池鱼腥藻于 4 月中旬至 5 月中旬达到峰值。在本研究中,2018 年 4 月 7 日鱼腥藻在滇池北部出现了小型的水华,达到其生物量的峰值,而在 2019 年春季,鱼腥藻生物量峰值相对 2018 年有极大的下降,且其峰值提前在 3 月底至 4 月 5 日间出现(见图 6C、6D)。与束丝藻类似,滇池鱼腥藻生物量峰值提前出现的趋势也十分明显。在全球气候变化的影响下,滇池束丝藻与鱼腥藻水华发生提前,其物候学发生了改变。

大量的研究表明,春季生物事件对气候变化异常敏感(Parmesan & Yohe, 2003; Rosenzweig et al, 2007),在过去几十年里,很多生物的生活史事件已经提前(Gerten & Adrian, 2000; Kohler et al, 2005; Parmesan & Yohe, 2003)。研究发现,气候变暖造成的更早的水体热分层将缩短浮游植物达到种群规模所需的时间(Thackeray et al, 2008),在春季湖泊,特别是深水湖泊,浮游植物水华会提前发生(Peeters et al, 2007; Winder & Schindler, 2004)。Meis 等(2009)研究发现,在过去 15 年里,随着水温每年显著增加 0.12℃,春季水华每年提前 1.6d。

滇池冬春季的浮游植物演替在优势种组成、优势种的物候学上正在发生重大改变,这种改变是在富营养化程度逐步减轻,而全球变暖的情况下发生的。因此,作者认为人为干预与全球变暖对湖泊浮游植物的演替产生的交互影响机制应引起高度关注。

4 结论

(1)最近十几年,滇池冬春季微囊藻优势种经历了从铜绿微囊藻到绿色微囊藻再到惠氏微囊藻的转变。目前,由于滇池营养状况下降和气候变化的影响,滇池冬春季优势微囊藻种主要是惠氏微囊藻和绿色微囊藻,但仍以惠氏微囊藻占主要优势。

(2)在全球变暖的影响下,滇池束丝藻和鱼腥藻的物候学发生了明显的变化。束丝藻生物量峰值由

往年的在春季出现提前到秋季出现,而鱼腥藻生物量峰值开始取代束丝藻在春季出现,且时间提前。

参考文献

- 茶志福. 滇池水质稳定保持在 V 类[N]. 云南日报, 2017 年 11 月 12 日第 001 版.
- 代龚圆, 李杰, 李林, 等, 2012. 滇池北部湖区浮游植物时空格局及相关环境因子[J]. 水生生物学报, 36(05): 946-956.
- 董静, 高云霓, 李根保, 2016. 淡水湖泊浮游藻类对富营养化和气候变暖的响应[J]. 水生生物学报, 40(03): 615-623.
- 范成新, 羊向东, 史龙新, 等, 2005. 江苏湖泊富营养化特征、成因及解决途径[J]. 长江流域资源与环境, (02): 218-223.
- 国家环境保护总局, 2002. 水和废水监测分析方法[M]. 北京: 中国环境科学出版社.
- 胡鸿钧, 李尧英, 魏印心, 等, 1979. 中国淡水藻类[M]. 上海科学技术出版.
- 胡鸿钧, 魏印心, 2006. 中国淡水藻类—系统、分类及生态[M]. 北京: 科学出版社.
- 李原, 张梅, 王若南, 2005. 滇池的水华蓝藻的时空变化[J]. 云南大学学报(自然科学版), (03): 272-276.
- 刘靖, 王建厅, 张为华, 等, 2004. 温室效应对淡水生态系统的影响[J]. 北京水利, (01): 14-16.
- 浦美玲. 20 年来滇池水质首次全年保持在 V 类[N]. 云南日报, 2017 年 2 月 6 日第 001 版.
- 施择, 李爱军, 张榆霞, 等, 2014. 滇池浮游藻类群落构成调查[J]. 中国环境监测, 30(05): 121-124.
- 苏彦平, 2008. 滇池蓝藻水华群落演替和麻痹性贝毒素时空分布研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所.
- 田永丽, 彭艳秋, 戴敏, 等, 2017. 滇池流域的气候变化特征、预估及其影响[J]. 环境科学导刊, 36(02): 70-76.
- 万能, 宋立荣, 王若南, 等, 2008. 滇池藻类生物量时空分布及其影响因子[J]. 水生生物学报, (02): 184-188.
- 王红梅, 陈燕, 2009. 滇池近 20a 富营养化变化趋势及原因分析[J]. 环境科学导刊, 28(03): 57-60.
- 王华, 杨树平, 房晨忠, 等, 2016. 滇池浮游植物群落特征及与环境因子的典范对应分析[J]. 中国环境科学, 36(02): 544-552.
- 王杰, 毛建忠, 谢永红, 等, 2018. 2008~2014 年滇池水质时空变化特征分析[J]. 人民长江, 49(05): 11-15.
- 姚平, 赵付竹, 夏红云, 2009. 滇池流域气候特征研究[J]. 环境科学导刊, 28(S1): 8-10.
- 吴卫菊, 2012. 滇池水华束丝藻与微囊藻季节演替的生理生态学研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所.
- 张梅, 李原, 王若南, 2005. 滇池浮游植物的生物多样性调查研究[J]. 云南大学学报(自然科学版), (02): 170-175.

- 中国气象数据网,中国地面国际交换站气候资料月值数据集(昆明)[Z].2018.01-2019.05
- Arhonditsis G B, Winder M, Brett M T, et al, 2004. Patterns and mechanisms of phytoplankton variability in Lake Washington (USA)[J]. *Water Research*, 38(18): 4013-4027.
- Crossetti L O, de M. Bicudo C E, 2008. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garcas Pond): the assemblage index application[J]. *Hydrobiologia*, 610(1): 161-173.
- Gerten D, Adrian R, 2000. Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation[J]. *Limnology and Oceanography*, 45(5): 1058-1066.
- Holm N P, Armstrong D E, 1981. Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa* in semicontinuous culture[J]. *Limnology and Oceanography*, 26(4): 622-634.
- Honma T, Hodong P, 2005. Influences of Nitrate and Phosphate Concentrations on *Microcystis* Species Composition and Microcystin Concentration in Lake Suwa[J]. *Journal of Japan Society on Water Environment*, 28(6): 373-378.
- Imai H, Chang K, Kusaba M, et al, 2008. Temperature-dependent dominance of *Microcystis* (Cyanophyceae) species: *M. aeruginosa* and *M. wesenbergii*[J]. *Journal of Plankton Research*, 31(2): 171-178.
- Imai H, Chang K, S Nakano Growth, 2009. Responses of Harmful Algal Species *Microcystis* (Cyanophyceae) under Various Environmental Conditions[J]. *Interdisciplinary Studies on Environmental Chemistry-Environmental Research in Asia*, 269-275.
- IPCC, 2007. Climate change 2007[R]. Synthesis report Geneva; IPCC.
- Kohler J, Hilt S, Adrian R, et al, 2005. Long-term response of a shallow moderately flushed lake to reduced external phosphorus and nitrogen loading[J]. *Freshwater Biology*, 50(10): 1639-1650.
- Levitus S, John I. A., Timothy P. B., et al, 2005. Warming of the world ocean, 1955-2003[J]. *science*, 287(5461): 2225-2229.
- Li D, Huang W, Liu Y, et al, 2006. Changes in the concentrations of size-fractionated iron and related environmental factors in northeastern part of lake Dianchi (China)[J]. *Fresenius Environmental Bulletin*, 15(6): 563-570.
- Marchetto A, Padedda B, Mariani M, et al, 2009. A Numerical index for evaluating phytoplankton response to changes in nutrient levels in deep Mediterranean reservoirs[J]. *Journal of Limnology*, 68(1): 106-121.
- Meis S, Thackeray S J, Jones I D, 2009. Effects of recent climate change on phytoplankton phenology in a temperate lake[J]. *Freshwater Biology*, 54(9): 1888-1898.
- Olsen Y, 1989. Evaluation of competitive ability of *Staurastrum luetkemuellieri* (Chlorophyceae) and *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae) under P limitation[J]. *Journal of Phycology*, 25(3): 486-499.
- Parmesan C, Yohe G W, 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems[J]. *Nature*, 421(6918): 37-42.
- Peeters F, Straile D, Lorke A, et al, 2007. Earlier onset of the spring phytoplankton bloom in lakes of the temperate zone in a warmer climate[J]. *Global Change Biology*, 13(9): 1898-1909.
- Rasconi S, Winter K, Kainz M J, 2017. Temperature increase and fluctuation induce phytoplankton biodiversity loss-Evidence from a multi-seasonal mesocosm experiment[J]. *Ecology and Evolution*, 7(9): 2936-2946.
- Reynolds C S, 1998. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status[J]. *Hydrobiologia*, 11-26.
- Reynolds C S, 2006. *Ecology of Phytoplankton*[M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rosenzweig C, Casassa G, Karoly D. J., et al, 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Eds M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. Van Der Linden & C. E. Hanson)[M]. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 79-131.
- Salmaso N, Morabito G, Buzzi F, et al, 2006. Phytoplankton as an Indicator of the Water Quality of the Deep Lakes South of the Alps[J]. *Hydrobiologia*, 563(1): 167-187.
- Sartory D P, Grobbelaar J U, 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis[J]. *Hydrobiologia*, 114(3): 177-187.
- Sommer U, Adrian R, Domis L N D S, et al, 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43(7): 429-448.
- Song X, Huang L, Zhang J, et al, 2004. Variation of phyto-

- plankton biomass and primary production in Daya Bay during spring and summer[J]. *Marine Pollution Bulletin*,49(11): 1036 – 1044.
- Striebel M,Schabhüttl S,Hodapp D,et al,2016. Phytoplankton responses to temperature increases are constrained by abiotic conditions and community composition[J]. *Oecologia*,182(3): 815 – 827.
- Takamura N,Watanabe M M,1987. Seasonal changes in the biomass of four species of *Microcystis* in Lake Kasumigaura[J]. *Japanese Journal of Limnology (rikusuigaku Zasshi)*,48: 139 – 144.
- Thackeray S J, Jones I D, Maberly S C, 2008. Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change[J]. *Journal of Ecology*,96(3): 523 – 535.
- Wang S,Zhu L,Li Q,et al,2015. Distribution and population dynamics of potential anatoxin-a-producing cyanobacteria in Lake Dianchi,China[J]. *Harmful Algae*,48: 63 – 68.
- Winder M,Schindler D E,2004. Climatic effects on the phenology of lake processes[J]. *Global Change Biology*,10(11): 1844 – 1856.
- Wu Y,Li L,Gan N,et al,2014. Seasonal dynamics of water bloom-forming *Microcystis* morphospecies and the associated extracellular microcystin concentrations in large, shallow, eutrophic Dianchi Lake.[J]. *Journal of Environmental Sciences-china*,26(9): 1921 – 1929.
- Wu Y,Li L,Zheng L,et al,2016. Patterns of succession between bloom-forming cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis* and related environmental factors in large,shallow Dianchi Lake,China[J]. *Hydrobiologia*,765(1): 1 – 13.
- (责任编辑 张俊友 郑金秀)

Winter and Spring Succession of the Phytoplankton Community in Dianchi Lake
under the Influences of Environment Change

LI Li-jie^{1,2}, LI Guo-hui^{1,2}, LI Gen-bao¹

(1.State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology,
Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072,P.R.China;
2.The University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049,P.R.China)

Abstract: Eutrophication and climate warming are affecting the structure and phenology of phytoplankton. In the past two decades, large scale cyanobacterial blooms have occurred frequently in Dianchi Lake, but water quality in Dianchi Lake is gradually improving due to pollution control. Since 2016, the water quality status of Dianchi Lake has improved from inferior Class V to Class V and the trophic level index (TLI) has decreased by 4.8%. In recent years, global warming has been strengthening and the average temperature of Dianchi Lake is clearly increasing, with the largest increase in winter. To explore the effects of human intervention and climate change on Dianchi Lake, seasonal succession of the phytoplankton community was investigated. Samples were collected at three sites in Dianchi Lake, D1 (north), D2 (central) and D3 (south) during winter and spring of 2017, 2018 and 2019. Water environmental parameters were monitored simultaneously, including total nitrogen (TN), total phosphorous (TP), chlorophyll a (Chl-a), pH, conductivity and water temperature. Redundancy analysis (RDA) and Pearson correlation analysis were used to analyze the relationship between phytoplankton cell density and the environmental factors. The winter-spring successional characteristics of the phytoplankton community were found to be shifting. Cyanobacteria were still dominant in Dianchi Lake, but the dominant species had changed. Microcystis still made the largest contribution to cyanobacterial biomass, but *M. wesenbergii* replaced *M. aeruginosa* as the absolute dominant species. In the 20 years from 2001 to 2019, during winter and spring, the dominant species in Dianchi Lake shifted from *M. aeruginosa* to *M. viridis* and then to *M. wesenbergii*. From February to March, when water temperature is low, the relative biomass of cyanobacteria decreased, while those of Chlorophyta and diatoms increased. During this period, the Shannon Weiner index increased proportionately. The phenology of *Aphanizomenon* and *Anabaena* is also shifting. *Aphanizomenon*, formerly the dominant bloom-forming species in spring, appeared early, in autumn. However, the peak biomass of *Aphanizomenon* in autumn 2018 was about 2 weeks earlier than that in autumn 2017. A small *Anabaena* bloom occurred in the northern part of Dianchi Lake in spring 2018, replacing the previous *Aphanizomenon* bloom. *Anabaena* did not have a higher biomass in spring 2019, but still peaked in the spring, about a week earlier. Based on these findings, we concluded that the composition and phenological characteristics of the winter-spring phytoplankton community in in Dianchi Lake have changed as a result of nutrient reduction and climate change.

Key words: human intervention; global climate change; Dianchi Lake; phytoplankton; easonal succession