

doi:10.11835/j.issn.2096-6717.2020.073

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



# 丝状藻响应温度变化的生长及功能特性

高京<sup>1</sup>, 曹晶<sup>2</sup>, 储昭升<sup>2</sup>, 侯泽英<sup>2</sup>, 杨永哲<sup>1</sup>

(1. 西安建筑科技大学 环境与市政工程学院, 西安 710055; 2. 中国环境科学研究院 湖泊环境研究所;  
湖泊水污染治理与生态修复技术国家工程实验室, 北京 100012)

**摘要:**针对近年来丝状蓝藻水华的频繁暴发问题,研究了3种常见丝状藻生长对温度的响应以及生长与功能特性间的关系。结果表明:温度由15℃增加至30℃,拟柱胞藻比生长速率由0.28 d<sup>-1</sup>增加为0.70 d<sup>-1</sup>,光合活性( $F_v/F_m$ )在0.40~0.61范围内波动,单位藻细胞溶解性总氮(DTN)和溶解性反应磷(SRP)消耗量也分别增加了6.36 mg-DTN/mg-Chl. a、0.15 mg-SRP/mg-Chl. a;伪鱼腥藻比生长速率从0.12 d<sup>-1</sup>到0.60 d<sup>-1</sup>, $F_v/F_m$ 在15℃时达到最低,为0.12,单位藻细胞氮磷消耗量也分别增加了21.72 mg-DTN/mg-Chl. a、1.71 mg-SRP/mg-Chl. a;水华束丝藻比生长速率从0.20 d<sup>-1</sup>到0.44 d<sup>-1</sup>, $F_v/F_m$ 受影响较小,单位藻细胞氮磷消耗量也分别增加了12.29 mg-DTN/mg-Chl. a、0.83 mg-SRP/mg-Chl. a。温度升高都会促进3种丝状藻生长,拟柱胞藻易在大于30℃高温下形成优势;伪鱼腥藻温度适应范围广,但温度低于15℃会抑制伪鱼腥藻生长;水华束丝藻最佳生长温度为25℃,并可在15℃时取得优势,耐低温能力较强。另外,丝状藻可通过权衡藻细胞生理特性以维持不同温度下的生长优势。

**关键词:**丝状藻;蓝藻;水污染控制;水污染治理

中图分类号:X534

文献标志码:A

文章编号:2096-6717(2020)06-0196-09

## Growth and functional traits in filamentous algae responding to temperature

Gao Jing<sup>1</sup>, Cao Jing<sup>2</sup>, Chu Zhaosheng<sup>2</sup>, Hou Zeying<sup>2</sup>, Yang Yongzhe<sup>1</sup>

(1. School of Environmental and Municipal Engineering, Xi'an University of Architecture and Technology, Xi'an 710055, P. R. China; 2. Institute of Lake Environment; National Engineering Laboratory for Lake Pollution Control and Ecological Restoration, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, P. R. China)

**Abstract:** In view of the frequent blooms of filamentous cyanobacteria in recent years, the response of growth to temperature and the relationship between growth and functional characteristics of three common filamentous algae were studied. The results showed that when the temperature increased from 15℃ to 30℃, the specific growth rate of *Cylindrospermopsis raciborskii* increased from 0.28 d<sup>-1</sup> to 0.70 d<sup>-1</sup>, the photosynthetic activity ( $F_v/F_m$ ) fluctuated within the range of 0.40 to 0.61, and the consumption of dissolved total nitrogen (DTN) and soluble reactive phosphorus (SRP) per unit algal cell also increased by 6.36 mg-DTN/mg-Chl. a and 0.15 mg-SRP/mg-Chl. a. The

收稿日期:2020-04-21

基金项目:国家自然科学基金(51078341、50938007);国家水体污染控制与治理科技重大专项(2017ZX07401003)

作者简介:高京(1994-),女,主要从事湖泊藻华控制研究,E-mail:13484919373@163.com。

储昭升(通信作者),男,研究员,博士生导师,E-mail:chuhs@craes.org.cn。

Received: 2020-04-21

**Foundation items:** National Natural Science Foundation of China (No. 51078341, 50938007); National Science and Technology Major Project of Water Pollution Control and Treatment (No. 2017ZX07401003)

**Author brief:** Gao Jing (1994-), main research interest: lake algal bloom control, E-mail: 13484919373@163.com.

Chu Zhaosheng (corresponding author), professor, doctoral supervisor, chuhs@craes.org.cn.

specific growth rate of *Pseudanabaena* sp. increased from  $0.12\text{ d}^{-1}$  to  $0.60\text{ d}^{-1}$ , the  $F_v/F_m$  reached a minimum of 0.12 at  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , and the consumption of nitrogen and phosphorus per unit of algal cell increased by  $21.72\text{ mg-DTN/mg-Chl. a}$  and  $1.71\text{ mg-SRP/mg-Chl. a}$ . The specific growth rate of *Aphanizomenon flos-aquae* increased from  $0.20\text{ d}^{-1}$  to  $0.44\text{ d}^{-1}$ , the  $F_v/F_m$  was less affected, and the nitrogen and phosphorus consumption per unit algal cell increased by  $12.29\text{ mg-DTN/mg-Chl. a}$  and  $0.83\text{ mg-SRP/mg-Chl. a}$ . Then, the increased temperature will promote the growth of three filamentous algae. The *Cylindrospermopsis raciborskii* is easy to form an advantage when the temperature higher than  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ . The *Pseudanabaena* sp. has a wide range of temperature adaptation, but when the temperature is below  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , its growth will be inhibited. The optimal temperature of the *Aphanizomenon flos-aquae* is  $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ , and it can also achieve advantages at a lower temperature of  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , and has strong low temperature resistance. In addition, filamentous algae can maintain the growth advantages at different temperatures by balancing the physiological characteristics of algal cells.

**Keywords:** filamentous algae; cyanobacteria; water pollution control; water pollution treatment

多年来蓝藻水华暴发是中国乃至全球亟待解决的一项难题,蓝藻水华暴发不仅破坏湖泊生态系统健康,还严重威胁饮用水安全,危害人体健康<sup>[1]</sup>。中国湖泊水库的蓝藻水华多以微囊藻水华为主,然而,近几年发现丝状蓝藻在各地频繁暴发,一些研究者通过调查、监测等手段发现,一些地区丝状藻逐渐取代微囊藻并占主导地位,甚至成为绝对优势藻种<sup>[2-7]</sup>,导致丝状藻水华风险逐步增大。因此,在关注湖泊水库微囊藻水华的同时,丝状蓝藻在水华高风险期成为优势藻种的现象同样需要引起关注。

影响丝状藻类生长的环境因素有许多,如温度、光照、营养盐浓度、pH值、微量元素等,而温度的变化能够直接影响浮游植物光合作用和呼吸作用,从而影响生长率及繁殖速率,温度在同化过程中通过影响营养盐摄入、细胞中酶的活性等进而影响藻类生产力<sup>[8]</sup>,因此,温度是影响藻类生长的关键环境因子之一<sup>[9]</sup>。于婷等<sup>[10]</sup>将从水库中分离的拟柱孢藻进行温度梯度室内培养,结果显示,拟柱孢藻在 $16\sim 32\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的温度下正常生长,且于 $24\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 观察到比生长速率最大值为 $0.189\text{ d}^{-1}$ ,而在 $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下无法存活。吴卫菊<sup>[11]</sup>的温度梯度试验表明,水华束丝藻在 $10$ 、 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时生长缓慢,微囊藻在 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时生长极缓慢且 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时停止生长,表明束丝藻的低温耐受性较强。陈倩等<sup>[12]</sup>探究了百花水库浮游藻类功能群分布特征及其环境影响因子,结果表明,在丰水期以伪鱼腥藻为代表的S1功能群在水层表层藻类密度达到最大,这与S1适宜较高水温的因素有关。另外,Hamilton等<sup>[13]</sup>、Kokociński等<sup>[14]</sup>与气候变化下的变暖趋势相联系,猜测其可能会加速一些丝状藻的生长和扩散,且Kovács等<sup>[15]</sup>的研究结果已经表明,随着全球变暖的加剧以及面对各种环境因素,拟柱孢藻可以成功向更高纬度地区扩张。关于气候变

暖与水华的关系,O'Neil等<sup>[16]</sup>认为气候变化可能促进有害藻华繁殖和扩散,从而加剧湖泊富营养化问题。也有研究表明淡水湖泊中浮游植物群落结构正朝着蓝藻占优势的方向发展<sup>[17-18]</sup>。因此,温度变化与丝状藻生长优势直接相关。然而,在不同环境条件下,丝状藻如何调整生理特性与取得生长优势之间的关系仍有待探讨。

针对目前湖泊、水库等水域出现丝状蓝藻水华频繁暴发现象,笔者以蓝藻水华暴发时的常见优势丝状藻种(拟柱孢藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻)为对象,通过室内纯培养研究其在温度梯度下的生长速率、光合活性及氮磷利用特征,分析生长与功能特性间的关系,以探明温度对丝状藻的影响,确定其优势生长的温度条件,为丝状蓝藻水华控制提供理论支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 藻种来源及培养

试验所用拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)、伪鱼腥藻(*Pseudoanabaena* sp.)和水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquae*)购自中国科学院水生生物研究所淡水藻种库。

培养基为M<sub>11</sub>,其成分为NaNO<sub>3</sub> 100 mg/L、K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 10 mg/L、MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O 75 mg/L、CaCl<sub>2</sub>·2H<sub>2</sub>O 40 mg/L、Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 20 mg/L、柠檬酸铁 6 mg/L和Na<sub>2</sub>EDTA·2H<sub>2</sub>O 1 mg/L。培养温度分别为 $15$ 、 $20$ 、 $25$ 、 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,光照强度为 $2\ 500\text{ lx}$ ,光暗比为 $12\text{ h}:12\text{ h}$ 。每个培养条件下均进行3组重复试验。

### 1.2 比生长速率的测定

通过测定样品中叶绿素a浓度用来表示丝状藻的生物量,叶绿素a浓度的自然对数与时间进行线性回归可得到比生长速率 $\mu$ (见式(1))。

$$\mu = \ln x_2 - \ln x_1 / t_2 - t_1 \tag{1}$$

式中： $\mu$  为比生长速率， $\text{d}^{-1}$ ； $x_1$ 、 $x_2$  分别为对数生长开始时  $t_1$  和结束时  $t_2$  的丝状藻叶绿素 a 浓度。叶绿素 a 浓度用 Phyto-PAM 测定。

1.3 光合活性( $F_v/F_m$ )

$F_v/F_m$  被称为 PSⅡ 的最大光化学量子产量，也被叫做光合活性，是当所有 PSⅡ 反应均处于开放状态时的量子产量，反映藻类对光量子的最大潜能<sup>[19]</sup>，能灵敏反映藻类的生理活性。各藻接种后每隔 1 d 取样，暗适应 10 min 后，采用 Phyto-PAM 测定样品的光合活性  $F_v/F_m$ 。

1.4 数据分析

采用 SPSS16.0 和 Origin6.0 软件进行相关统计分析和绘图，数据统计采用 One-way ANOVA 分析， $P<0.05$  表示差异显著， $P<0.01$  表示差异极显著。

2 结果与分析

2.1 温度对典型丝状藻生长特征的影响

不同温度(15、20、25、30 ℃)条件下，拟柱孢藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻的生长曲线见图 1，3 种丝状藻的比生长速率见表 1。

表 1 3 种丝状藻在不同温度下的比生长速率( $n=3$ )

Table 1 The growth rates of three filamentous algae under different temperature conditions( $n=3$ )

温度/ ℃	比生长速率/ $\text{d}^{-1}$		
	拟柱孢藻	伪鱼腥藻	水华束丝藻
15	$0.12 \pm 0.03(9 \sim 16 \text{ d})$	$0.28 \pm 0.02(6 \sim 16 \text{ d})$	$0.20 \pm 0.003(0 \sim 11 \text{ d})$
20	$0.14 \pm 0.006(1 \sim 16 \text{ d})$	$0.36 \pm 0.02(0 \sim 15 \text{ d})$	$0.19 \pm 0.006(0 \sim 5 \text{ d})$
25	$0.50 \pm 0.01(0 \sim 9 \text{ d})$	$0.59 \pm 0.01(0 \sim 6 \text{ d})$	$0.44 \pm 0.005(0 \sim 7 \text{ d})$
30	$0.60 \pm 0.02(0 \sim 7 \text{ d})$	$0.70 \pm 0.03(0 \sim 6 \text{ d})$	$0.43 \pm 0.005(0 \sim 7 \text{ d})$

注：表中数据为 3 个重复的平均值；括号中数字为计算生长速率的对数期时间

由图 1 可知：对于拟柱孢藻，当温度为 15 ℃时，叶绿素 a 含量增加了 42.45  $\mu\text{g/L}$ ，而在 20、25、30 ℃时，其叶绿素 a 含量分别增加了 663.17、1 370.40、1 196.12  $\mu\text{g/L}$ ，仅为其他温度下增量的 6.40%、3.10%、3.55%，且多重比较结果显示，15~20 ℃比生长速率显著低于 25~30 ℃( $P<0.05$ )，说明低温会影响拟柱孢藻的生长，即拟柱孢藻宜在高温下生长并取得优势。伪鱼腥藻在 15、20、25、30 ℃下叶绿素 a 含量分别增加了 357.61、590.19、845.24、732.95  $\mu\text{g/L}$ ，且在该温度范围内比生长速率都比另外两种丝状藻大(见表 1)，说明伪鱼腥藻在各个温度下都能获得良好的净生长，适应温度范围广且易取得

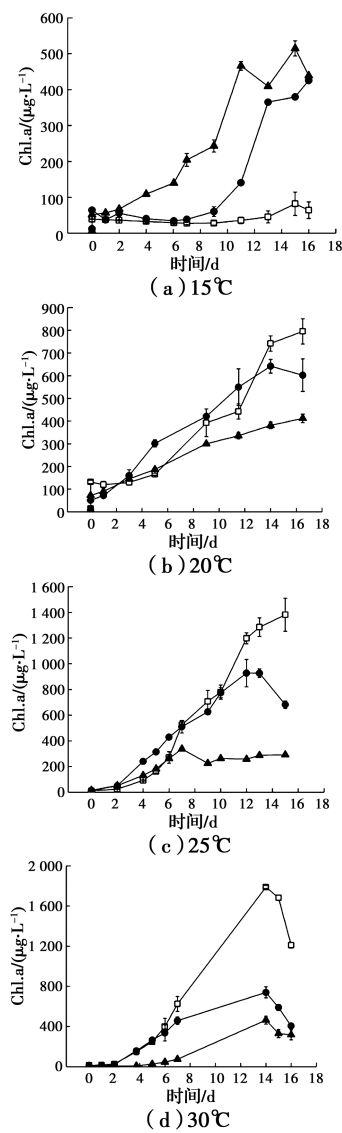


图 1 不同温度下拟柱孢藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻的生长曲线

Fig. 1 Growth curves of *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Pseudanabaena* sp. and *Aphanizomenon flos-aquae* under different temperature conditions

优势。水华束丝藻在 15、20、25、30 ℃下叶绿素 a 含量分别增加了 463.19、339.04、321.02、460.47  $\mu\text{g/L}$ ，且在温度为 15 ℃时，相比另外两种丝状藻更早进入对数期(见图 1(a))，试验期内叶绿素 a 净含量最大，即使比生长速率略低于伪鱼腥藻，仍保持着较好的生长水平，另外，多重比较结果显示，水华束丝藻在 15~20 ℃和 25~30 ℃时比生长速率提高不显著( $P>0.05$ )，表明水华束丝藻对低温有一定的耐性。

根据单因素方差分析、相关性分析可知：不同温度对拟柱孢藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻叶绿素 a 含量、比生长速率影响极显著( $P<0.01$ )，表明温度对 3 种丝状藻生长影响较大。相关性分析显示，温度

与3种丝状藻最大叶绿素a含量、比生长速率均呈正相关( $P < 0.01$ ),说明温度的升高会促进3种丝状藻的生长。

## 2.2 温度对典型丝状藻光活性的影响

不同温度条件下,3种丝状蓝藻光活性变化见图2。

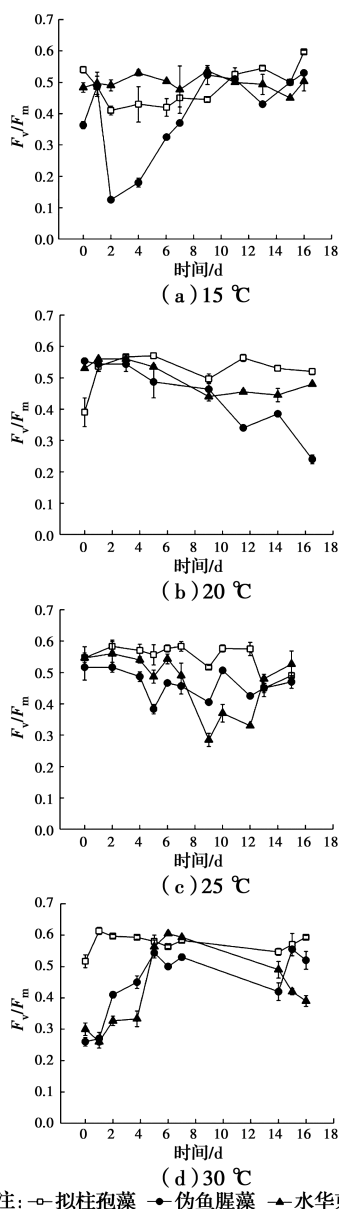


图2 不同温度下拟柱胞藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻的光合活性变化

Fig. 2 The variations of  $F_v/F_m$  in *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Pseudanabaena* sp. and *Aphanizomenon flos-aquae* under different temperature conditions

由图2(a)可知:当温度为15 °C时,拟柱胞藻、水华束丝藻分别在0.41~0.59、0.44~0.53范围内波动,无明显变化( $P > 0.05$ ),而伪鱼腥藻在刚接种后 $F_v/F_m$ 则从0.50降至0.12,表明该温度下伪鱼腥藻的光合活性受到了抑制;由图2(b)可知:20 °C时,

拟柱胞藻和水华束丝藻光合活性变化较小,拟柱胞藻仅在0.5~0.58范围内变化,水华束丝藻则在0.43~0.55范围内变化,而伪鱼腥藻光合活性逐渐降低,即从0.53降至0.25;由图2(c)知:25 °C时,3种丝状藻光合活性都在较高水平范围内(0.40~0.60)波动;由图2(d)知:30 °C时,3种丝状藻接种后光合活性 $F_v/F_m$ 先增加至0.55~0.60,之后拟柱胞藻和伪鱼腥藻在一定范围内(0.45~0.61)波动,而水华束丝藻则明显逐渐下降,从0.61逐渐降至0.37。单因素分析结果表明,各温度对伪鱼腥藻、水华束丝藻对数期的 $F_v/F_m$ 有极显著差异( $P < 0.01$ ),说明温度对伪鱼腥藻和水华束丝藻的光合活性影响较大,各温度对拟柱胞藻对数期的 $F_v/F_m$ 无显著性影响( $P > 0.05$ ),且均处于较高水平,说明拟柱胞藻的光合活性在试验温度下不受胁迫。

## 2.3 温度对典型丝状藻氮磷利用的影响

3种丝状藻对水体中氮磷的吸收利用情况用单位藻细胞消耗元素量来表示(见图3)。由图3可知:在每组实验期间内,随着温度的增加,3种丝状藻的单位藻细胞对氮磷的消耗量呈先减小后逐渐增大的趋势,且消耗相对量有明显差异( $P < 0.05$ )。

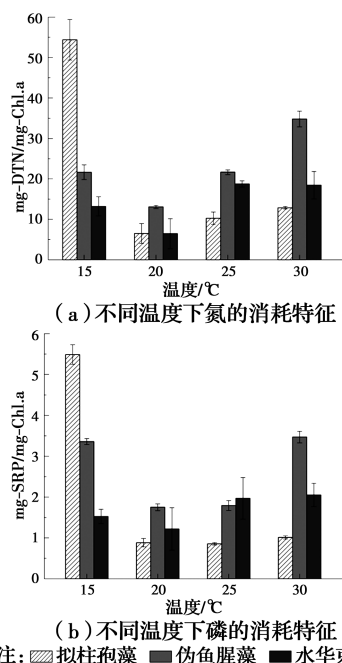


图3 不同温度下拟柱胞藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻对氮磷的消耗量

Fig. 3 The nitrogen and phosphorus consumption of *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Pseudanabaena* sp. and *Aphanizomenon flos-aquae* under different temperature conditions



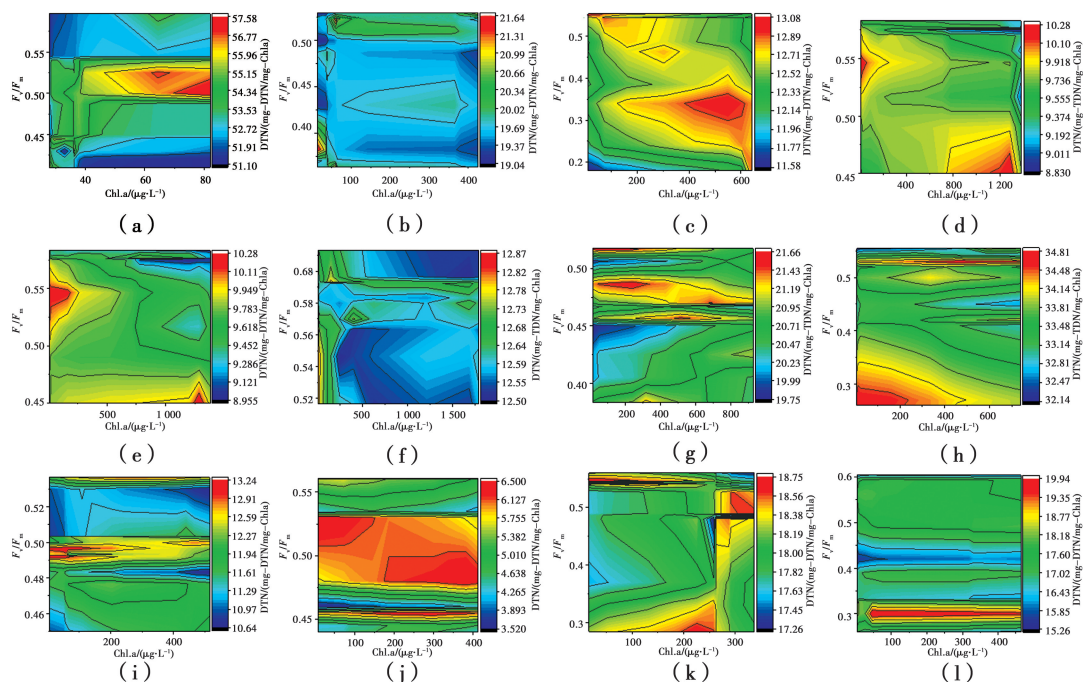
由图 3(a)可知:当温度为 15 °C 时,单位拟柱孢藻细胞、伪鱼腥藻细胞和水华束丝藻细胞对培养基中溶解性总氮(dissolved total nitrogen,DTN)的消耗量分别为  $(54.39 \pm 5.01)$ 、 $(21.63 \pm 1.80)$ 、 $(13.21 \pm 2.35)$ mg-DTN/mg-Chl. a,都高于温度组。而当温度由 20 °C 增加至 30 °C 时,拟柱孢藻 DTN 消耗量从  $(6.51 \pm 2.46)$ mg-DTN/mg-Chl. a 增加至  $(12.87 \pm 0.33)$ mg-DTN/mg-Chl. a,增大了 1 倍左右;伪鱼腥藻 DTN 消耗量从  $(13.08 \pm 0.40)$ mg-DTN/mg-Chl. a 增加至  $(34.80 \pm 1.93)$ mg-DTN/mg-Chl. a,30 °C 时 DTN 消耗量是 20 °C 时的 2.6 倍,由此说明,在 20 °C 以上,温度的升高会大大促进拟柱孢藻、伪鱼腥藻对氮的吸收利用;当温度由 20 °C 增加至 25 °C 时,水华束丝藻 DTN 消耗量从  $(6.46 \pm 3.72)$ mg-DTN/mg-Chl. a 增加至  $(18.75 \pm 0.78)$ mg-DTN/mg-Chl. a,30、25 °C 时氮消耗情况差异不显著( $P > 0.05$ )。

由图 3(b)可知:当温度为 15 °C 时,单位拟柱孢藻细胞、伪鱼腥藻细胞对培养基中溶解性反应磷(soluble reactive phosphorus,SRP)的消耗量分别为  $(5.49 \pm 0.43)$ 、 $(3.36 \pm 0.075)$ mg-SRP/mg-Chl. a,都高于其他温度组。当温度由 20 °C 增加至 30 °C 时,拟柱孢藻 SRP 消耗量从  $(0.86 \pm 0.042)$ mg-SRP/mg-Chl. a 增加至  $(1.01 \pm 0.045)$ mg-SRP/mg-Chl. a,伪鱼腥藻 SRP 消耗量从  $(1.74 \pm 0.083)$ mg-SRP/mg-

Chl. a 增加至  $(3.47 \pm 0.14)$ mg-SRP/mg-Chl. a,30 °C 时 SRP 消耗量约为 20 °C 的 2 倍,说明在 20 °C 以上温度升高会促进拟柱孢藻及伪鱼腥藻对磷的消耗;而当温度从 15 °C 增加至 20 °C 时,水华束丝藻 SRP 消耗量变化不大( $P > 0.05$ ),当温度 20 °C 增加至 30 °C 时,其对 SRP 的消耗从  $(1.22 \pm 0.52)$ mg-SRP/mg-Chl. a 增加至  $(2.05 \pm 0.29)$ mg-SRP/mg-Chl. a。

## 2.4 不同温度下丝状藻生长功能特性权衡

基于功能特性的群落生态学研究方法显示,浮游生物各功能特性之间存在权衡,不同温度条件下丝状藻生长特性权衡如图 4 所示。由图 4(a)知,15 °C 低温下叶绿素 a 浓度处于 70~80  $\mu\text{g/L}$ , $F_v/F_m$  为 0.50~0.52 时单位藻细胞氮消耗量最大。中温条件下叶绿素 a 浓度和  $F_v/F_m$  对应范围分别为 300~600  $\mu\text{g/L}$  和 0.3~0.4 之间(图 4(c))。而高温条件下叶绿素 a 在 1 200  $\mu\text{g/L}$ , $F_v/F_m$  为 0.45~0.47 时,对应营养元素消耗量最大(图 4(d))。图 4(a)~(d)表明,不同温度条件下,拟柱孢藻通过调节叶绿素 a 的产量和光合活性来维持生长优势,实现生长和营养元素消耗特性两者间的权衡。分析伪鱼腥藻和水华束丝藻得到类似结果(图 4(e)~(l))。由此可推测出,丝状藻可以通过权衡藻细胞生理特性与生长间的关系来适应温度变化以达到自身最佳的生长状态。



注: (a)~(d)分别为拟柱孢藻15、20、25、30 °C的生长权衡图  
(e)~(h)分别为伪鱼腥藻15、20、25、30 °C的生长权衡图  
(i)~(l)分别为水华束丝藻15、20、25、30 °C的生长权衡图

图 4 不同温度条件下 3 种丝状藻生长特性权衡图

Fig. 4 The trade-offs of functional traits in three filamentous algae responding to temperature

### 3 讨论

3种丝状藻(拟柱孢藻、伪鱼腥藻、水华束丝藻)在15℃时的比生长速率分别为 $(0.12 \pm 0.03)$ 、 $(0.28 \pm 0.02)$ 、 $(0.20 \pm 0.003) \text{ d}^{-1}$ ,都能获得净生长,而相比常见的水华优势藻,如铜绿微囊藻在温度为14℃时无法生长,在16℃时比生长速率为 $0.036 \text{ d}^{-1}$ <sup>[20]</sup>;也有研究表明,当温度低于16℃时,水华微囊藻的生长速率大大减小,且在13℃以下几乎不能生长<sup>[21]</sup>。甚至在更低的温度,如低于12℃,有研究人员分析了水温变化范围约为 $(6.5 \pm 3.7)^\circ\text{C}$ 时,Alte Donau湖中拟柱孢藻生物量占比可达95%<sup>[22]</sup>。尚帅<sup>[23]</sup>通过对铜绿微囊藻和土生伪鱼腥藻的混合培养实验显示,当温度低于10℃时,铜绿微囊藻无法存活,土生伪鱼腥藻的生长速率仍可达 $0.14 \text{ d}^{-1}$ ;吴卫菊<sup>[11]</sup>的试验结果表明,水华束丝藻可在10℃下生长,而微囊藻不能存活。由此可见,3种丝状藻在低温下仍有一定的生长能力,这也可能是近年来多个地区湖泊中丝状藻取代微囊藻成为优势藻的原因之一。另外,尽管15℃时单位拟柱孢藻细胞对DTN和SRP的消耗量都取得本研究温度范围内的最大值,可叶绿素a浓度仅增加了 $42.45 \mu\text{g/L}$ ,这是单位化导致的结果,但仍可说明15℃时拟柱孢藻通过吸收大量氮磷元素而获得生长。

随着温度的升高,拟柱孢藻生长速率也在增加,30℃时,生长速率约为15℃时的7倍,且藻细胞对氮磷的消耗量显著提升,进入对数期时间缩短,说明温度的升高促进了拟柱孢藻对营养物质的吸收,加强了拟柱孢藻的呼吸作用,对拟柱孢藻的生长产生显著的促进作用。有研究表明,拟柱孢藻的最适生长温度为29~31℃<sup>[24]</sup>,也有模拟数据表明,拟柱孢藻水华的发生温度为25~32℃<sup>[25]</sup>。本文试验结果显示,拟柱孢藻在30℃时,表现出良好的生长趋势,同前人的研究结果基本一致。其次,拟柱孢藻在25~30℃时对氮磷的利用率分别达到93.44%和71.84%,这是由于拟柱孢藻对硝酸盐和磷酸盐具有很高的亲和力<sup>[26]</sup>。另外,研究中拟柱孢藻在低温、中温、高温下的整个生长过程中, $F_v/F_m$ 值都处于较高水平,表明温度对拟柱孢藻PSII活性影响较小。

伪鱼腥藻在15、20、25、30℃下的生长速率显著

高于另外两种丝状藻( $P < 0.05$ ),说明伪鱼腥藻具有较强的生长能力。温度越高伪鱼腥藻生长状况越好,赵静静等<sup>[4]</sup>通过相关性分析发现,伪鱼腥藻细胞密度与水温呈显著正相关;王茂伟等<sup>[27]</sup>的温度试验结果表明,15~30℃试验组叶绿素a含量与温度呈正相关,且伪鱼腥藻最适合生长温度为25℃,与本文研究结果相似。另外,15℃条件下的研究结果显示,伪鱼腥藻前7d生长情况较差,其光合活性 $F_v/F_m$ 也跌至0.2,但之后生长情况明显好转, $F_v/F_m$ 增大至 $0.46 \sim 0.51$ ,比生长速率增加至 $(0.28 \pm 0.02) \text{ d}^{-1}$ ,说明此温度对伪鱼腥藻生长及光合活性都有一定的抑制作用,其光合系统遭到一定的破坏,但伪鱼腥藻能对这种低温环境产生抗性并恢复到良好的生长水平。

在温度为15℃时,水华束丝藻对氮磷的消耗和比生长速率都高于20℃时的情况,这与李晓敏等<sup>[28]</sup>在不同温度下(18、22、26℃)BG11培养水华束丝藻得到的18℃时生长更优、氮磷消耗量更大的结果相似,即低温下都能取得更好的生长情况。另外,虽然水华束丝藻在25~30℃的比生长速率有所增大,但随着温度从25℃增加至30℃时,其对氮磷的消耗量同15℃时差异不显著( $P > 0.05$ ),在低温时仍能保持很高的氮磷利用水平,且光合活性没有受到明显的抑制,表明水华束丝藻对温度的偏爱或耐受性较低。这种特性也在实际湖泊中得到一定的证实,如Tsujimura等<sup>[29]</sup>通过分离琵琶湖中的水华束丝藻后进行培养试验,结果表明,水华束丝藻最佳温度范围为23~29℃,且在5℃的条件下存活25d,从而表明了其在冬季低温条件下亦可生长。

浮游藻类功能特性种类较多,如藻的形态调节、藻毒素的分泌、藻对营养盐的利用率、藻的浮力调节等。通过分析丝状藻生长及其功能特性间的关系发现,不同温度条件下,3种丝状藻叶绿素a产量与光合活性变化无显著相关性,这可能和藻类适应温度变化的调整速度较快有关<sup>[30]</sup>;而不同温度下拟柱孢藻、水华束丝藻的叶绿素a产量与其单位藻细胞氮的消耗量存在显著负相关,即生长速率与氮的消耗为显著相关,这种相关性可能与生长的不同阶段对营养盐吸收差异有关,也说明丝状藻可通过调节藻细胞对氮的相对消耗量以求达到适应不同温度下生

长的平衡。总之,环境变化导致功能特性的响应机制仍不清楚,也需更多的实际数据加以分析验证,但也为丝状藻水华的预测提出了新的思路。另外,由于实际环境中往往为多种藻共存,在这种共存环境中,各丝状藻会对其他藻类生长产生影响,后续将以拟柱孢藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻中2种和3种共存时的优势度变化开展研究工作。

## 4 结论

通过研究不同温度条件下3种丝状藻的生长特征,得到以下结论:

1)在15~30℃温度范围内,随着温度的升高,拟柱孢藻、伪鱼腥藻和水华束丝藻比生长速率逐渐增大。其中,拟柱孢藻易在大于30℃高温下形成优势;伪鱼腥藻适应温度范围广,最佳生长温度范围为25~30℃;水华束丝藻最佳生长温度为25℃,易在小于15℃的低温时取得优势,应在冬季水域藻华监测中重视起来。

2)在试验温度下,温度对拟柱孢藻光合活性影响不显著,但伪鱼腥藻和水华束丝藻的光合活性会受到温度影响,且伪鱼腥藻光合活性会受低温抑制,水华束丝藻光合活性在低温下有一定的抗性。

3)3种丝状藻随温度的升高对DTN和SRP消耗量都逐渐增大,提高温度会促进3种丝状藻对氮、磷的消耗与利用,且对拟柱孢藻及伪鱼腥藻的促进作用更明显。

4)丝状藻可通过权衡藻细胞生理特性以维持不同温度下的生长优势。

## 参考文献:

- [1] 方婷轩,马增岭. 温度变化对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)生长和光合作用的影响[J]. 生态科学, 2016, 35(6): 14-23.  
FANG T X, MA Z L. Effects of temperature variation on the growth and photosynthesis of *Microcystis aeruginosa* [J]. Ecological Science, 2016, 35(6): 14-23. (in Chinese)
- [2] 赵莉,雷腊梅,彭亮,等. 广东省镇海水库拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)的季节动态及驱动因子分析[J]. 湖泊科学, 2017, 29(1): 193-199.  
ZHAO L, LEI L M, PENG L, et al. Seasonal dynamic and driving factors of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Zhenhai Reservoir, Guangdong Province [J]. Journal of Lake Sciences, 2017, 29(1): 193-199. (in Chinese)
- [3] YAMAMOTO Y, SHIAH F K. Factors related to the dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (*Cyanobacteria*) in a shallow pond in northern Taiwan [J]. Journal of Phycology, 2012, 48(4): 984-991
- [4] 赵静静,张可方,高静思,等. 梯级水库输水线路伪鱼腥藻属时空分布特征及影响因子分析[J]. 水资源保护, 2016, 32(3): 111-116.  
ZHAO J J, ZHANG K F, GAO J S, et al. Characteristics of temporal and spatial distribution of *Pseudoanabaena* sp. in water transfer route of cascade reservoirs and analysis of influencing factors [J]. Water Resources Protection, 2016, 32(3): 111-116. (in Chinese)
- [5] 任辉,田恬,杨宇峰,等. 珠江口南沙河涌浮游植物群落结构时空变化及其与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2017, 37(22): 7729-7740.  
REN H, TIAN T, YANG Y F, et al. Spatial and temporal distribution of phytoplankton community and its relationship with environment factors in Nansha's Rivers, Pearl River estuary [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(22): 7729-7740. (in Chinese)
- [6] 万能,宋立荣,王若南,等. 滇池藻类生物量时空分布及其影响因子[J]. 水生生物学报, 2008, 32(2): 184-188.  
WAN N, SONG L R, WANG R N, et al. The spatio-temporal distribution of algal biomass in Dianchi lake and its impact factors [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2008, 32(2): 184-188. (in Chinese)
- [7] SIMIĆ S B, ĐORĐEVIĆ B, MILOŠEVIĆ D. The relationship between the dominance of *Cyanobacteria* species and environmental variables in different seasons and after extreme precipitation [J]. Fundamental and Applied Limnology, 2017, 190(1): 1-11.
- [8] THOREL M, FAUCHOT J, MORELLE J, et al. Interactive effects of irradiance and temperature on growth and domoic acid production of the toxic diatom *Pseudo-nitzschia australis* (*Bacillariophyceae*) [J]. Harmful Algae, 2014, 39: 232-241.
- [9] THOMAS M K, LITCHMAN E. Effects of



- temperature and nitrogen availability on the growth of invasive and native *Cyanobacteria* [J]. *Hydrobiologia*, 2016, 763(1): 357-369.
- [10] 于婷,戴景峻,雷腊梅,等. 温度、光照强度及硝酸盐对拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii* N<sub>8</sub>)生长的影响[J]. 湖泊科学, 2014, 26(3): 441-446.
- YU T, DAI J J, LEI L M, et al. Effects of temperature, irradiance and nitrate on the growth of *Cylindrospermopsis raciborskii* N<sub>8</sub> [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2014, 26(3): 441-446. (in Chinese)
- [11] 吴卫菊. 滇池水华束丝藻与微囊藻季节演替的生理生态学研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2012: 32-38.
- WU W J. Physiological ecology of seasonal succession of *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis* in the Dianchi Lake [D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences, 2012: 32-38. (in Chinese)
- [12] 陈倩,李秋华,胡月敏,等. 贵州百花水库浮游藻类功能群时空分布特征及影响因子分析[J]. 环境科学研究, 2018, 31(7): 1266-1274.
- CHEN Q, LI Q H, HU Y M, et al. Spatial and temporal distribution characteristics of phytoplankton functional groups and their influencing factors in Baihua Reservoir, Guizhou Province [J]. *Research of Environmental Sciences*, 2018, 31(7): 1266-1274. (in Chinese)
- [13] HAMILTON P B, LEY L M, DEAN S, et al. The occurrence of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Constance Lake: An exotic cyanoprokaryote new to Canada [J]. *Phycologia*, 2005, 44(1): 17-25.
- [14] KOKOCIŃSKI M, G A GAŁA I, JASSER I, et al. Distribution of invasive *Cylindrospermopsis raciborskii* in the East-Central Europe is driven by climatic and local environmental variables [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(4): fix035.
- [15] KOVÁCS A W, PRÉSING M, VÖRÖS L. Thermal-dependent growth characteristics for *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanoprokaryota) at different light availabilities: methodological considerations [J]. *Aquatic Ecology*, 2016, 50(4): 623-638.
- [16] O'NEIL J M, DAVIS T W, BURFORD M A, et al. The rise of harmful *Cyanobacteria* blooms: The potential roles of eutrophication and climate change [J]. *Harmful Algae*, 2012, 14(1): 313-334.
- [17] GERTEN D, ADRIAN R. Effects of climate warming, north Atlantic Oscillation, and El Niño-Southern Oscillation on thermal conditions and plankton dynamics in Northern Hemispheric Lakes [J]. *The Scientific World Journal*, 2002, 2: 586-606.
- [18] 邓建明,秦伯强. 全球变暖对淡水湖泊浮游植物影响研究进展[J]. 湖泊科学, 2015, 27(1): 1-10.
- DENG J M, QIN B Q. A review on studies of effects of climate change on phytoplankton in freshwater systems [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2015, 27(1): 1-10. (in Chinese)
- [19] STIRBET A. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2011, 104 (1/2): 236-257.
- [20] 刘世明,朱雪竹,张民. 铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)和蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)生长及光合活性对温度和光照交互作用的响应[J]. 湖泊科学, 2014, 26(5): 773-779.
- LIU S M, ZHU X Z, ZHANG M. Growth and photosynthetic capacity of *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella pyrenoidosa* in response to the interactions of temperature and light [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2014, 26(5): 773-779. (in Chinese)
- [21] 金相灿,储昭升,杨波,等. 温度对水华微囊藻及孟氏浮游蓝丝藻生长、光合作用及浮力变化的影响[J]. 环境科学学报, 2008, 28(1): 50-55.
- JIN X C, CHU Z S, YANG B, et al. Effects of temperature on growth, photosynthesis and buoyancy regulation of the cyanobacteria *Microcystis flos-aquae* and *Planktothrix mougeotii* [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2008, 28(1): 50-55. (in Chinese)
- [22] DOKULIL M T. Vegetative survival of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) at low temperature and low light [J]. *Hydrobiologia*, 2016, 764(1): 241-247.
- [23] 尚帅. 温度、光照对长江口几种优势藻类生长的影响研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2017.



- SHANG S. Study on influence of temperature and light on the growth of several dominant algae in Yangtze River estuary [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2017. (in Chinese)
- [24] CHONUDOMKUL D, YONGMANITTHAI W, THEERAGOOL G, et al. Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2004, 48(3): 345-355.
- [25] RECKNAGEL F, ORR P T, CAO H Q. Inductive reasoning and forecasting of population dynamics of *Cylindrospermopsis raciborskii* in three sub-tropical reservoirs by evolutionary computation [J]. Harmful Algae, 2014, 31: 26-34.
- [26] BURFORD M A, DAVIS T W. Physical and chemical processes promoting dominance of the toxic cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2011, 29(4): 883-891.
- [27] 王茂伟, 周利, 高静思, 等. 水体 pH 对伪鱼腥藻生长及叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态科学, 2019, 38(3): 159-165.
- WANG M W, ZHOU L, GAO J S, et al. Effect of pH on growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Pseudanabaena sp.* [J]. Ecological Science, 2019, 38(3): 159-165. (in Chinese)
- [28] 李晓敏, 王兴玥, 范文宏. 水华束丝藻与铜绿微囊藻净化水体氮磷及其脂质积累过程比较[J]. 环境工程学报, 2015, 9(6): 2795-2801.
- LI X M, WANG X Y, FAN W H. Comparison of nutrient removal from wastewater and lipid accumulation with *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis aeruginosa* [J]. Chinese Journal of Environmental Engineering, 2015, 9(6): 2795-2801. (in Chinese)
- [29] TSUJIMURA S, ISHIKAWA K, TSUKADA H. Effect of temperature on growth of the cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* in Lake Biwa and Lake Yogo [J]. Phycological Research, 2001, 49(4): 275-280.
- [30] KOLZAU S, DOLMAN A M, VOSS M, et al. The response of nitrogen fixing *Cyanobacteria* to a reduction in nitrogen loading [J]. International Review of Hydrobiology, 2018, 103(1/2): 5-14.

(编辑 王秀玲)