

南亚热带水库浮游植物群落特征及丝状蓝藻优势驱动因素研究: 以广西大王滩水库为例*

鲍航通¹, 李一平^{1**}, 赵国理², 李荣辉³, 朱雅¹, 余敏², 潘海平², 王亚宁¹, 王璨¹,
王楚尔¹, 黄旭升⁴

(1.河海大学环境学院, 浅水湖泊综合治理与资源开发教育部重点实验室, 南京 210098)
(2.广西壮族自治区大王滩水库管理处, 南宁 530200)
(3.广西大学土木工程与建筑学院, 南宁 530004)
(4.广西壮族自治区水利科学研究院, 南宁 520023)

摘要: 大王滩水库是南亚热带地区典型大型饮用水水源水库, 因富营养化导致的蓝藻优势及其水华是供水安全的主要威胁, 明确水库浮游植物群落特征以及丝状蓝藻优势驱动因子对水华防治和水库供水安全管理有重要意义。于 2021 年对大王滩水库水环境和浮游植物群落开展季度调查, 探讨浮游植物群落季节动态及丝状蓝藻优势的驱动因子。结果表明, 水库浮游植物由 7 门 127 种组成, 以绿藻门、硅藻门和蓝藻门为主, 归属于 26 个功能群; 浮游植物细胞密度范围为 $1.2\times10^6 \sim 430\times10^6 \text{ Cells}\cdot\text{L}^{-1}$ 之间, 表现为秋季>春季>冬季>夏季, 生物量在 $0.14 \sim 51 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 表现为秋季>冬季和春季>夏季; 优势属为泽丝藻 (*Limnothrix*) 和假鱼腥藻 (*Pseudanabaena*), S1 功能群为长期优势功能群。水库综合富营养化指数介于 36.02~49.57 之间, 表明水库处于中营养状态。Mantel 检验和冗余分析 (RDA) 表明水温、透明度和氮浓度是丝状蓝藻优势显著解释变量, 丝状蓝藻绝对优势出现在透明度和氮浓度较低而水温较高的夏秋季节, 其中秋季为泽丝藻和假鱼腥藻水华高风险时期。结合功能群分析, 表明大型水库浑浊环境是丝状蓝藻优势形成的重要原因, 秋季水温及营养条件处于泽丝藻和假鱼腥藻的生长适宜范围, 是其大规模增殖的关键驱动因素。在泽丝藻和假鱼腥藻等丝状蓝藻的威胁下, 应关注水库水体浊度、色度升高的原因以提高水体透明度限制丝状蓝藻的优势形成。

关键词: 南亚热带水库; 浮游植物; 优势功能群; 环境因子; 丝状蓝藻

Study on phytoplankton community structure and driving factors of filamentous cyanobacteria dominance in south subtropical reservoirs: A case study of Dawangtan Reservoir, Guangxi *

Bao Hangtong¹, Li Yiping^{1**}, Zhao Guoli², Li Ronghui³, Zhu Ya¹, Yu Min², Pan Haiping², Wang Yaning¹,
Wang Can¹, Wang Chuer¹, Huang Xusheng⁴

(1: College of Environment, Key Laboratory of Integrated Regulation and Resource Development on Shallow Lakes, Ministry of Education, Hohai University, Nanjing 210098, P. R. China)
(2: Dawangtan Reservoir Management, Guangxi Zhuang Autonomous Region, Nanning 530200, P. R. China)
(3: College of Civil Engineering and Architecture, Guangxi University, Nanning 530004, P. R. China)
(4: Guangxi Hydraulic Research Institute, Nanning 530023, P. R. China)

* 2025-01-15 收稿; 2025-03-24 收修改稿。

国家自然科学基金项目 (52039003; 52079033) 和国家重点研发计划项目 (2023YFC3208900) 联合资助

** 通信作者: E-mail: liyiping_hhu@163.com

Abstract: Dawangtan Reservoir is a typical large drinking water source reservoir in the south subtropical region. The dominance of cyanobacteria and blooms due to eutrophication are major threats to water supply security. Therefore, elucidating the phytoplankton community characteristics and identifying the driving factors of filamentous cyanobacteria dominance hold imperative significance for developing effective bloom mitigation strategies and enhancing reservoir water management protocols. This study conducted quarterly investigations on the water physical and chemical environment and phytoplankton community of the Dawangtan Reservoir from December 2021 to October 2022, aiming to explore the seasonal dynamics of the phytoplankton community and the driving factors behind the dominance of filamentous cyanobacteria. The results indicate that the phytoplankton in Dawangtan Reservoir is composed of 7 phylum and 127 species, predominantly belonging to *Chlorophyta*, *Bacillariophyta* and *Cyanophyta*, and can be classified into 26 functional groups. The cell density of phytoplankton ranges between 1.2×10^6 Cells $\cdot$ L $^{-1}$ and 430×10^6 Cells $\cdot$ L $^{-1}$, with the highest density observed in Autumn, followed by Spring, Winter, and Summer. The biomass ranges from 0.14 mg $\cdot$ L $^{-1}$ to 51 mg $\cdot$ L $^{-1}$, with the highest biomass in Autumn, followed by Winter and Spring, and the lowest in Summer. The dominant genera are filamentous cyanobacteria such as *Limnothrix* and *Pseudanabaena*, and the S1 functional group is the long-term dominant functional group. The comprehensive trophic level index (TLI) of the Dawangtan Reservoir ranges from 36.02 to 49.57, demonstrating that the reservoir is characterized by a Mesotrophic status. Mantel tests and Redundancy analysis (RDA) revealed that water temperature, transparency, and nitrogen concentration are significant explanatory variables for the dominance of filamentous cyanobacteria. The absolute dominance of filamentous cyanobacteria was observed during the Summer and Autumn, characterized by lower transparency, reduced nitrogen concentration, and elevated water temperatures. Among them, Autumn may be a high - risk period for algae blooms of *Limnothrix* and *Pseudanabaena*. Combined with functional group, the turbidity environment of large reservoirs is an important reason for the dominance of filamentous cyanobacteria. In Autumn, water temperature and nutrient conditions were in the suitable range for *Limnothrix* and *Pseudanabaena*, which were the key driving factors for their large-scale proliferation. Under the threat posed by filamentous cyanobacteria such as *Limnothrix* and *Pseudanabaena*, attention should be directed toward investigating the causative factors of elevated turbidity and chromaticity in reservoir water bodies. Enhancing water transparency through targeted interventions is critical to suppress the dominance formation of these filamentous cyanobacterial species.

Keywords: south subtropical reservoir; phytoplankton; dominant function group; environmental factors; filamentous cyanobacteria

浮游植物是水生态系统的初级生产者和食物链基础环节^[1], 其群落结构对水环境变化敏感^[2]。水环境变化, 直接驱动浮游植物的种类组成及优势种改变^{[3]-[5]}, 而浮游植物群落结构的改变会通过食物链影响浮游动物和鱼类的变化^{[6]-[7]}, 进而对水生态系统的结构和功能产生影响。蓝藻是浮游植物的主要组成, 由于蓝藻能够产生多种次生代谢物, 包括肝毒素、神经毒素和皮肤毒性化合物, 威胁人类健康, 削弱生态系统功能并危及供水安全^[8], 研究浮游植物群落变化尤其是蓝藻优势形成机制, 对于水质和水生态系统健康具有重要意义。

全球湖库常见的优势蓝藻有以微囊藻 (*Microcystis*) 为代表的非丝状蓝藻和以长孢藻 (*Dolichospermum*)、尖头藻 (*Raphidiopsis*)、假鱼腥藻等为代表的丝状蓝藻^[9]。与太湖^[10]、巢湖^[11], 滇池^[12]等浅水湖泊以非丝状微囊藻为常见优势水华蓝藻不同, 在我国亚热带地区水库, 以丝状蓝藻长期占据优势。例如, 陈飞等^[13]和朱忆秋^[14]的研究发现, 在亚热带地区 67 座水库的主要优势物种包括尖头藻、假鱼腥藻和泽丝藻等丝状蓝藻; Lei^[15]研究发现, 在华南地区 25 座水库中, 丝状蓝藻 (尖头藻和泽丝藻) 占主导地位; 此外, 孙瑞欣^[16]对广东鹤地水库的研究显示, 库区全年浮游植物细胞密度以蓝藻门为主, 其中丝状蓝藻尖头藻的全年优势度在 0.43~0.70 之间。不同于微囊藻主要在富营养水体中占据优势^[17], 多数丝状蓝藻对低营养盐具有较强的耐受性^[18], 因此其优势形成机制更为复杂^[19]。陈玉茹^[20]研究发现, 丝状蓝藻的优势受水温和总氮的影响显著; Lu^[21]和 Yang^[22]的研究发现, 丝状蓝藻的优势与水温 and 营养物质之间存在密切关系; 陈飞^[13]发现优势丝状蓝藻生物量与透明度、硝氮和 pH 有关, 而非丝状蓝藻生

物量与透明度和总磷有关；此外，Gao^[23]的研究发现，水温升高、无机氮与总磷的比例降低显著影响了丝状蓝藻的生长，而光可利用性可能改变优势蓝藻之间的竞争结果；Agnieszka^[24]的研究揭示，丝状蓝藻的优势主要受温度升高驱动，同时其对氮、磷营养盐的富集能力、对低光照环境的适应性及对浮游动物捕食压力的抵抗机制也在其生长过程中发挥重要作用。目前，关于亚热带水库中丝状蓝藻长期占据优势而不是微囊藻的成因尚不清晰，因此，针对亚热带水库中优势丝状蓝藻的发生机制及其与环境因子变化的响应关系，以及丝状蓝藻与微囊藻之间竞争的动态仍需进一步深入研究。

大王滩水库是广西壮族自治区南宁市最大的饮用水源地水库，地处热带和亚热带的过渡区域，其所在纬度位置与多数亚热带水库（如广东流溪河水库^[25]、新丰江水库^[26]和大镜山水库^[27]等）相近，与这些水库有相似的气候环境。大王滩水库曾受到工业、农业和养殖业等多重污染影响，尽管自 2013 年全区清理后水质有所改善，但富营养化问题仍较为突出，近年来频繁出现丝状蓝藻优势和水华现象，反映出亚热带地区水库的典型特征。本研究以大王滩水库作为研究对象，通过解析浮游植物群落结构与水环境的关系，探讨影响丝状蓝藻和假鱼腥藻等丝状蓝藻长期优势的关键因素。研究结果既可为大王滩水库管理提供科学依据，也为我国亚热带地区水库丝状蓝藻水华防控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况与采样点位设置

大王滩水库（22°18′~22°35′N，108°90′~108°22′E）位于广西壮族自治区南宁市良庆区，建于 1958 年，1960 年投入运行，属于珠江水系、八尺江中游。水库集雨面积 907 km²，涉及范围南北长 55 km、东西宽 35 km，总库容 6.38 亿 m³，正常蓄水位对应水域面积 38.4 km²，多年平均流量为 17.2 m³·s⁻¹，多年平均水深为 16.7 m，最大水深 29.0 m，4-11 月处于热分层稳定期，12-2 月处于热分层消亡期。大王滩水库是以灌溉为主，兼发电、供水的大Ⅱ型水库，同时也是广西重要的饮用水源地之一，流域内用地类型以林地（桉树）为主，约占 70%面积。本研究于 2021 年 12 月（冬季）、2022 年 4 月（春季）、8 月（夏季）和 10 月（秋季）开展 4 次水质和浮游植物采样，具体采样点位见图 1。

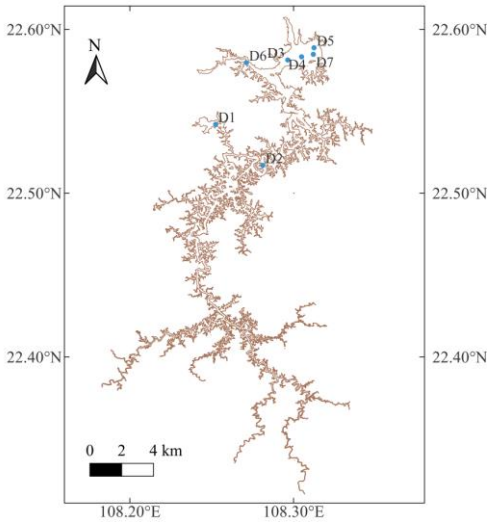


图 1 大王滩水库采样点位示意

Fig.1 Distribution of sampling sites in Dawangtan Reservoir.

1.2 样品采集及测定

现场采用多参数水质分析仪（EXO2, YSI），测定水温（WT）、pH 值、溶解氧（DO），采用 Secchi 盘法测定透明度（SD）。每个采样点采用有机玻璃采水器取表层（0.5 m）的水样，取水样 1 L 用于浮游植物分析，现场加入 15 mL 鲁哥试剂固定，带回实验室静置、沉淀 48 h 后，利用虹吸法将上清液吸除，定

容至 30 mL，存放在样品瓶中，用显微镜进行鉴定和计数^[28]，浮游植物生物量由各种属细胞密度进行体积转换所得^[29]；取水样 500 mL 用于叶绿素 a 分析，冷藏避光带回实验室，采用《水质 叶绿素 a 的测定 分光光度法》（HJ 897-2017）测定。取 1L 水样，加入硫酸使水样 pH ≤ 2，随后装入低温保存箱中，冷藏带回实验室，参照《水和废水监测分析方法》^[30]测定总氮（TN）、总磷（TP）、铵态氮（NH₃-N）、硝态氮（NO₃⁻-N）、高锰酸盐指数（COD_{Mn}）。采样期间降雨数据采用国家气象科学数据中心（<https://data.cma.cn/>）南宁站（59431）基本气象观测数据。

1.3 数据处理

采用传统形态学分类和功能群归类相结合的方法对浮游植物进行分类^[31]，以降低分析预测过程的不确定性^{[32]-[33]}。浮游植物物种和功能群在不同季节的优势度（Y）计算方法如下：

$$Y = N_i / N \cdot f_i$$
$$f_i = k_i / n'$$

式中，N_i为第 i 种浮游植物物种（或功能群）的细胞个数，N 为浮游植物总细胞个数，f_i为第 i 种物种（或功能群）出现的频率，k_i为第 i 种物种（或功能群）在单组调研中不同采样点检出的频数，n'为单组调研中采样点点位总数，当 Y > 0.02 时，该类即为优势属（或类群）^[34]。依据观测的细胞形态并参考文献，将优势蓝藻划分为丝状蓝藻（单个细胞为圆柱形或细丝形）和非丝状蓝藻，具体分类情况见表 1。鉴于固氮蓝藻类型（如固氮长孢藻等）的细胞密度相对较低，且其可能对分析结果产生潜在干扰，本研究整合优势丝状蓝藻中的非固氮类型，归类为“丝状蓝藻”进行后续分析。

表 1 优势蓝藻分类（F：丝状蓝藻；S：非丝状蓝藻）^[13]

Table.1 Classification of Filamentous cyanobacteria (F) and Non-filamentous cyanobacteria (S).			
蓝藻(Cyanobacteria)	分类	蓝藻(Cyanobacteria)	分类
假鱼腥藻 (<i>Pseudanabaena</i>)	F	细鞘丝藻 (<i>Leptolyngbya</i>)	F
泽丝藻 (<i>Limnothrix</i>)	F	束丝藻 (<i>Aphanizomenon</i>)	F
尖头藻 (<i>Raphidiopsis</i>)	F	长孢藻 (<i>Dolichospermum</i>)	F
节旋藻 (<i>Arthrospira</i>)	F	色球藻 (<i>Chroococcus</i>)	S
蓝纤维藻 (<i>Dactyloccopsis</i>)	F	微囊藻 (<i>Microcystis</i>)	S

浮游植物多样性指数计算公式如下^{[35]-[37]}：

Shannon-Weiner 多样性指数（H'）计算公式：

$$H' = - \sum_{i=1}^S (N_i/N) \ln(N_i/N)$$

Simpson 多样性指数（D）计算公式：

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (N_i/N)^2$$

Pielou 均匀度指数（J）计算公式：

$$J = H' / \ln S$$

式中，S 为浮游植物种类数，N_i 为第 i 种的个体数，N 为所有种类的总个体数。

综合营养状态指数（TLI(Σ)）是评价湖泊富营养化程度的指标，参照《湖泊（水库）富营养化评价方法及分级技术规定》中进行计算^[38]：

$$TLI(\Sigma) = \sum_{j=1}^m W_j \cdot TLI(j)$$

式中，TLI(j)代表第 j 种参数的营养状态指数，W_j 为第 j 种参数的营养状态指数的相关权重。当 TLI(Σ) < 30 时为贫营养；30 ≤ TLI(Σ) ≤ 50 时为中营养；50 < TLI(Σ) ≤ 60 时为轻度富营养；60 < TLI(Σ) ≤ 70 时为中度富营养；70 < TLI(Σ) 时为重度富营养。

1.4 数据分析

采用 Excel 对浮游植物优势度、多样性指数、综合营养状态指数进行计算。用 SPSS26.0 软件对浮游植物密度、生物量、多样性指数和理化因子的季节差异进行基于 Kruskal-Wallis 的单因素 ANOVA 多重比较。绘图均在 Origin2022 中完成，采用 QGIS 3.24.2 绘制采样点位图。

在 R 语言中“vegan”包进行非度量多维尺度分析（Nonmetric Multidimensional Scaling, NMDS）分析浮游植物群落结构季节变化，并使用相似性检验（Analysis of Similarities, ANOSIM）分析群落间差异显著性，用相似性百分比分析（SIMPER）找出季节间群落差异来源，即主要特征功能类群季节差异。在“linkET”、“dplyr”包进行环境因子之间的相关性分析（Spearman），将“丝状蓝藻”与“非丝状蓝藻”细胞密度进行 $\lg(x+1)$ 转化后，与环境因子进行 Mantel 检验，识别影响丝状蓝藻与非丝状蓝藻生长的主要环境因子；在 R 语言“vegan”包中将浮游植物细胞密度进行 Hellinger 转换，环境因子（除 pH 外）进行 $\lg(x+1)$ 转换，通过共线性检验（VIF）选出共线性小于 5 的环境因子，将优势功能群进行除趋势对应分析（DCA），基于结果选择冗余分析（RDA）探究浮游植物优势功能群与环境因子的相关性，并使用“envfit”函数对环境因子进行显著性检验，筛选出显著环境因子（ $p<0.05$ ），以上绘图在“ggplot2”和“corrplot”包中进行。

2 结果与分析

2.1 水体环境因子季节性变化

大王滩水库水体环境因子指标的季节变化如图 2 所示。总体上各指标均存在显著季节差异（ $p<0.05$ ， $n=28$ ）。其中冬季水体氮浓度、透明度高于其他季节，但水温、pH 低于其他季节，TP 表现为春夏季高于夏秋季。综合营养状态指数 TLI(Σ)范围介于 36.02~49.57 之间，说明大王滩水库整体处于中营养状态。

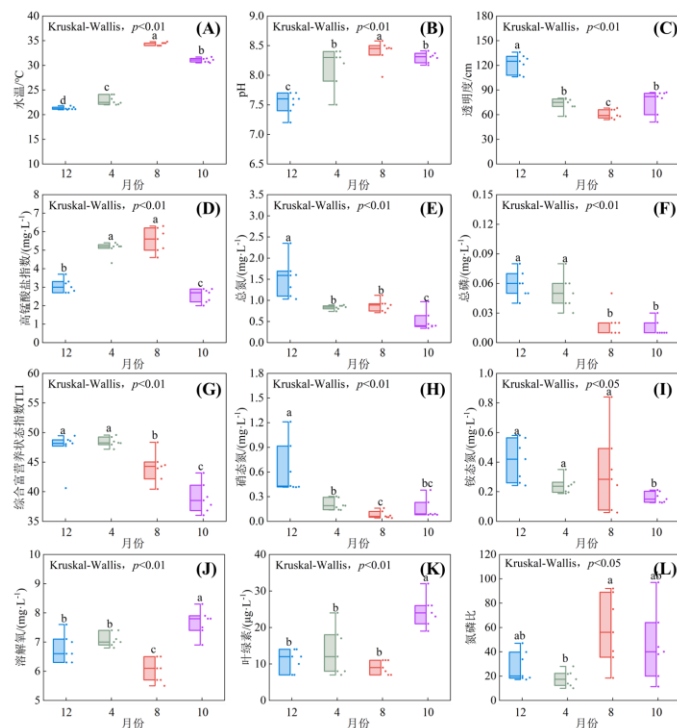


图 2 大王滩水库水体环境因子季节变化（不同小写字母表示季节间具有显著差异性）

Fig.2 Seasonal variation of environmental factors in the water column of Dawangtan Reservoir.

(Different lowercase letters indicate significant differences between seasons)

2.2 浮游植物群落结构及功能群变化

在大王滩水库共鉴定出浮游植物 127 种，绿藻门、蓝藻门、硅藻门、裸藻门、隐藻门、甲藻门、金藻门共 7 门 74 属，其中绿藻门种类组成最多共 32 属，其次蓝藻门和硅藻门分别为 16 属和 15 属，其他共 11 属，各门类浮游植物季节占比如图 3A、B、C 所示。浮游植物细胞密度及生物量在季节间差异显著 ($p<0.01$, $n=28$) (图 3G、H 错误!未找到引用源。), 平均细胞密度从高到低分别是: 秋季为 $(340 \pm 58) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$, 春季 $(78 \pm 31) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$, 冬季为 $(49 \pm 39) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$, 夏季为 $(11 \pm 5.8) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$; 平均生物量从高到底分别是: 秋季为 $39 \pm 6.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 冬季为 $12 \pm 5.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 春季为 $12 \pm 7.8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 夏季为 $1.4 \pm 0.57 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。从不同季节优势种来看 (图 4A), 在冬、夏、秋季泽丝藻优势度最高 (Y 分别为 0.25、0.48、0.84); 春季假鱼腥藻优势度最高 (Y 为 0.59)。

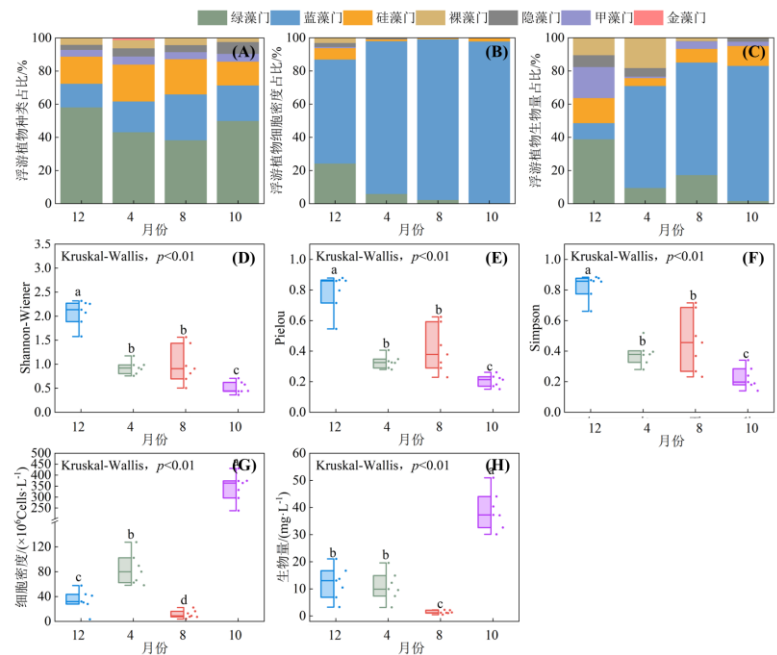


图3 浮游植物各门种类数占比(A)、细胞密度占比(B)和生物量(C)季节占比; 浮游植物多样性指数(D-F)、总细胞密度(G)和生物量(H)季节变化 (不同小写字母表示季节间具有显著差异性)

Fig.3 Seasonal proportion of phytoplankton species (A), cell density (B), and biomass (C). Seasonal variation of diversity index (D-F), phytoplankton cell density (G) and biomass (H) in Dawangtan Reservoir. (Different lowercase letters indicate significant differences between seasons)

鉴定出 10 属优势蓝藻被划分为丝状蓝藻和非丝状蓝藻两类 (错误!未找到引用源。)。丝状蓝藻在四个季节中均为优势类群，非丝状蓝藻在冬季和夏季为优势类群 (图 4A)。大王滩水库浮游植物分为 26 个功能类群 (3 讨论

大王滩水库水质长期处于中-富营养水平，浮游植物群落主要由蓝藻、绿藻和硅藻组成，全年均以丝状蓝藻为主，主要是 S1 功能群的泽丝藻和假鱼腥藻。大王滩水库浮游植物细胞密度处于较高水平，表现出明显的季节差异，在秋季最高，夏季最低，与新丰江水库^[26]的研究相似。本研究中夏季蓝藻门中泽丝藻和假鱼腥藻细胞密度处于最低水平 (分别为 $(6.0 \pm 5.7) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $(0.39 \pm 0.31) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$)，导致浮游植物总密度较其他季节低。秋季泽丝藻和假鱼腥藻细胞密度显著升高 (分别为 $(290 \pm 52) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $(14 \pm 5.3) \times 10^6 \text{ Cells} \cdot \text{L}^{-1}$)，是导致浮游植物密度升高的主要原因。而浮游植物生物量与细胞密度趋势较一致，在夏季泽丝藻和假鱼腥藻的生物量最低 (分别为 $0.60 \pm 0.57 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $0.04 \pm 0.03 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)，在秋季最高 (分别为 $29 \pm 5.2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $1.4 \pm 0.53 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)，由优势物种生物量变化导致的总生物量变化。大王滩水库

属于热带季风气候，常年气温偏高，导致水温整体较高，蓝藻占据主导地位可归因于其对高温的适应以及水库长期存在稳定的热分层结构^[39]，其浮游植物群落结构与广东大水桥水库^[40]和南屏水库^[42]等南亚热带水库较为相似。

表 2），其中 D、F、H1、J、LM、Lo、M、P、S1、S2、SN、X1、Y 等 13 个功能群为优势功能群（ $Y>0.02$ ），S1 为全年优势功能群（图 4B）。NMDS 结果表明，浮游植物功能群在季节间差异显著（ANOSIM, $p<0.001$, $n=28$ ），其中 S1 对季节间差异贡献率最大（图 5）。

Shannon-Weiner、Pielou、Simpson 指数在季节间差异显著（ $p<0.01$, $n=28$ ）（图 3D、E、F）。三种指数最低值均出现在秋季、最高值均出现在冬季，表明浮游植物群落多样性冬季最高，秋季最低。

2.3 浮游植物与环境因子的关系

通过环境因子与浮游植物优势功能群细胞密度的 DCA 分析，得到最大梯度长度为 1.82，因此选择线性模型 RDA 来探索大王滩浮游植物群落与环境因子之间的关系。对浮游植物功能群方差解释最为显著的环境因子为 TN（ $R^2_{adj}=0.76$ ）和 SD（ $R^2_{adj}=0.69$ ），其次是 COD_{Mn} （ $R^2_{adj}=0.67$ ）和 WT（ $R^2_{adj}=0.48$ ）（图 6A）。相关性分析表明丝状蓝藻细胞密度与 WT、TN、SD 和 NO_3^- -N 显著相关（ $p<0.05$, $n=28$ ）；非丝状蓝藻细胞密度与 TN 和 NO_3^- -N 显著相关（ $p<0.05$, $n=28$ ）（图 6B）。

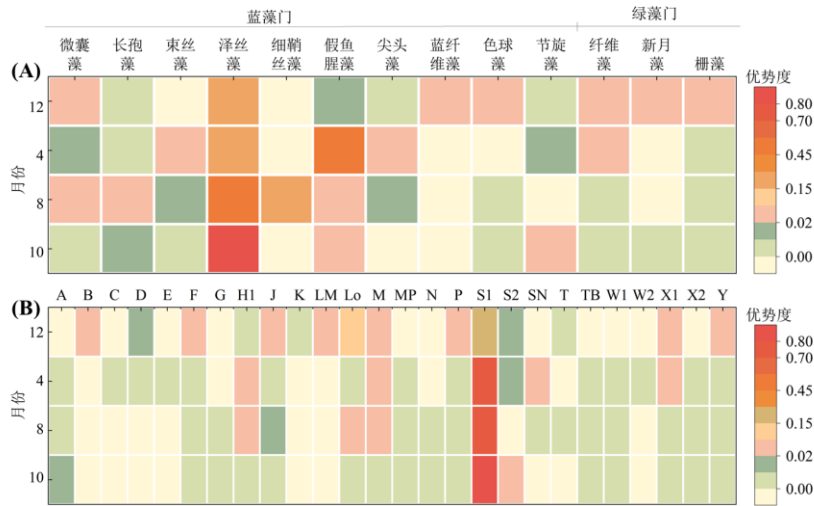


图 4 浮游植物优势属 (A) 及优势功能群 (B) 季节变化

Fig.4 Seasonal variation of dominant phytoplankton genera (A) and functional groups (B).

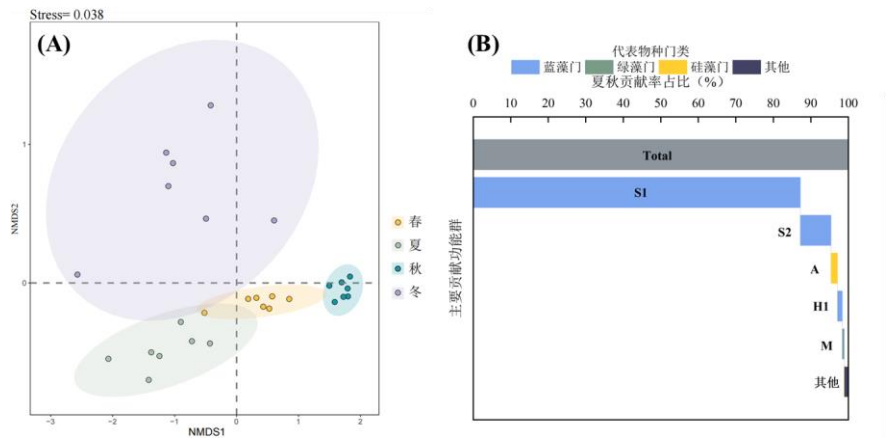


图 5 浮游植物功能群细胞密度 NMDS 分析 (A) 及夏秋季功能群差异贡献 (B)

Fig.5 NMDS analysis(A) and differential contribution of phytoplankton functional groups in summer and autumn.

3 讨论

大王滩水库水质长期处于中-富营养水平,浮游植物群落主要由蓝藻、绿藻和硅藻组成,全年均以丝状蓝藻为主,主要是 S1 功能群的泽丝藻和假鱼腥藻。大王滩水库浮游植物细胞密度处于较高水平,表现出明显的季节差异,在秋季最高,夏季最低,与新丰江水库^[26]的研究相似。本研究中夏季蓝藻门中泽丝藻和假鱼腥藻细胞密度处于最低水平(分别为 $(6.0\pm 5.7)\times 10^6\text{ Cells}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $(0.39\pm 0.31)\times 10^6\text{ Cells}\cdot\text{L}^{-1}$),导致浮游植物总密度较其他季节低。秋季泽丝藻和假鱼腥藻细胞密度显著升高(分别为 $(290\pm 52)\times 10^6\text{ Cells}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $(14\pm 5.3)\times 10^6\text{ Cells}\cdot\text{L}^{-1}$),是导致浮游植物密度升高的主要原因。而浮游植物生物量与细胞密度趋势较一致,在夏季泽丝藻和假鱼腥藻的生物量最低(分别为 $0.60\pm 0.57\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $0.04\pm 0.03\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$),在秋季最高(分别为 $29\pm 5.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $1.4\pm 0.53\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$),由优势物种生物量变化导致的总生物量变化。大王滩水库属于热带季风气候,常年气温偏高,导致水温整体较高,蓝藻占据主导地位可归因于其对高温的适应以及水库长期存在稳定的热分层结构^[39],其浮游植物群落结构与广东大水桥水库^{[40]-[41]}和南屏水库^[42]等南亚热带水库较为相似。

表 2 大王滩水库浮游植物优势功能群及代表物种

Table.2 Dominant functional groups and representative species of phytoplankton in Dawangtan Reservoir.		
功能群	代表性种 (属)	生境特征 ^{错误!未找到引用源。}
B	广缘小环藻(<i>Cyclotella bodanica</i>)、具星小环藻(<i>Cyclotella stelligera</i>)	中营养型中小型湖泊,耐受低光照,对分层敏感
F	卵囊藻(<i>Oocystis</i>)、月牙藻(<i>Selenastrum bibrainum</i>)、微芒藻(<i>Micractinium pusillum</i>)、蹄形藻(<i>Hippodonta</i>)、四棘藻(<i>Attheya</i>)、肾形藻(<i>Nephrocytium</i>)、网球藻(<i>Dictyosphaerium</i>)	清澈、深度混合的中-富营养化湖泊,耐受低营养,对缺乏二氧化碳敏感
H1	长孢藻(<i>Dolichospermum</i>)、束丝藻(<i>Aphanizomenon</i>)	富营养化分层湖泊,耐受氮含量低,对水体混合、低光照敏感
J	栅藻(<i>Scenedesmus</i>)、四角藻(<i>Tetraedron</i>)、多芒藻(<i>Golenkinia</i>)、空星藻(<i>Coelastrum</i>)、盘星藻(<i>Pediastrum</i>)、集星藻(<i>Actinastrum</i>)、十字藻(<i>Crucigenia</i>)	混合的高富营养浅水水体,对高光照敏感
L _M	蓝纤维藻(<i>Dactyloccopsis</i>)	超富营养化中小型湖泊,耐受低碳含量,对水体混合、低光照敏感
L _O	色球藻(<i>Chroococcus</i>)、平裂藻(<i>Chroococcus</i>)、束球藻(<i>Gomphosphaeria</i>)、小雪藻(<i>Snowella</i>)、多甲藻(<i>Peridiniopsis</i>)、角甲藻(<i>Ceratium</i>)	贫到富营养、中到大型水体,对混合敏感
M	微囊藻(<i>Microcystis</i>)	富营养化、超富营养化中小型湖泊,耐受暴晒,对冲刷、低光照敏感
P	直链藻(<i>Melosira</i>)、新月藻(<i>Closterium</i>)、脆杆藻(<i>Fragilaria</i>)	高中营养型浅水水体,耐受低碳含量,对水体分层敏感
S1	假鱼腥藻(<i>Pseudanabaena</i>)、泽丝藻(<i>Limnotherix</i>)、细鞘丝藻(<i>Leptolyngbya</i>)、浮丝藻(<i>Planktothrix</i>)	中、富营养水体,混浊的混合环境,耐受极低的光照,对冲刷敏感
S2	节旋藻(<i>Arthrospira</i>)	温暖的,浅的,通常是高碱性的水域,耐受低的光照,对冲刷敏感
S _N	尖头藻 (<i>Raphidiopsis</i>)、棒胶藻(<i>Rhabdogleoa</i>)	温暖的混合型水体,耐受低光照、低营养,对冲刷敏感
X1	单针藻(<i>Monoraphidium</i>)、纤维藻(<i>Ankistrodesmus</i>)、小球藻(<i>Chlorella</i>)、弓形藻(<i>Schroederia</i>)、顶棘藻(<i>Chodatella</i>)	浅的富营养化环境,对缺乏营养敏感
Y	裸甲藻(<i>Gymnodinium</i>)、薄甲藻(<i>Glenodinium</i>)、隐藻(<i>Cryptomonas</i>)	广适性,耐受低光照,对捕食作用敏感

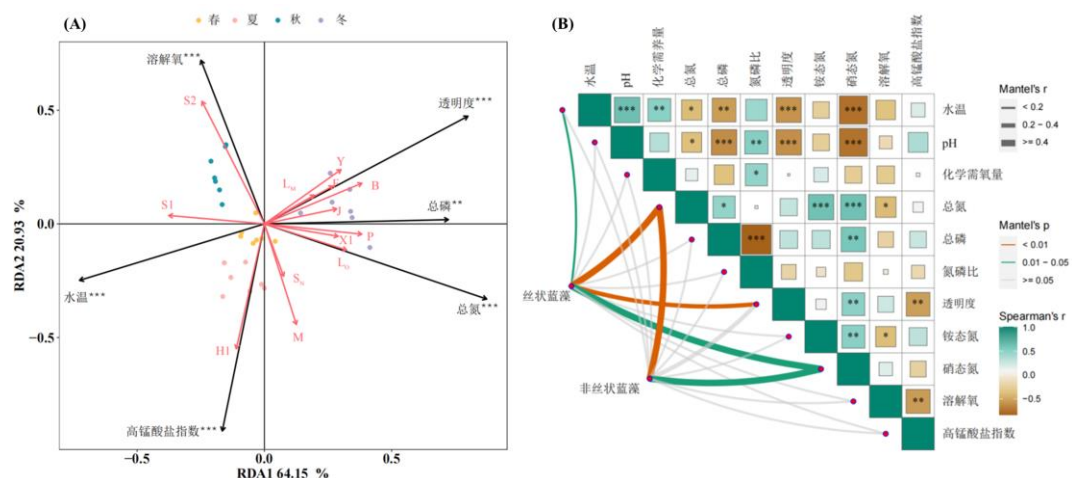


图6 浮游植物功能群与环境因子的 RDA 分析 (A) 和丝状蓝藻与环境因子之间的 Mantel 检验 (B) (*表示 $p<0.05$, **表示 $p<0.01$, ***表示 $p<0.001$)

Fig.6 RDA of phytoplankton functional groups and environmental factors(A) and Mantel test of filamentous cyanobacteria and environmental factors (B) (*, ** and *** mean $p<0.05$, $p<0.01$, and $p<0.001$, respectively).

统计分析表明，总氮浓度、水温、透明度是影响大王滩水库丝状蓝藻优势的主要环境因子。氮磷营养盐是浮游植物生长的物质基础^[43]，在本研究中丝状蓝藻细胞密度与 TN 相关性高，这与在千岛湖^[20]、Dongping Lake^[21]的研究结果一致。RDA 分析表明，TN 是影响浮游植物功能群的重要变量，作为非固氮蓝藻的假鱼腥藻和浮丝藻（S1 功能群）与 TN 呈现负相关关系，这与丹江口水库^[44]、长寿湖^[45]的研究结果一致，可能是由于研究期间 TN 浓度处于较高水平（ $>0.5\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ），优势蓝藻过量增殖后对营养盐的消耗，降低水体营养盐浓度。氮磷比是一个重要的环境因子，对浮游植物群落组成有重大影响^[46]，本研究中，水体 TN/TP 比值常高于 14，整体表现为磷限制。浮丝藻和假鱼腥藻细胞密度与 TN/TP 比值有较强的负相关关系（ r 为 -0.48 和 -0.51， $p<0.05$ ），表明本研究中氮磷比条件的改变可能影响优势物种生长，这与 Honghu^[23]的研究相似。与其他研究相似^[47]，以微囊藻为代表的 M 功能群表现出与 TN、TP 正相关，表明较低的营养盐浓度可能限制微囊藻生长。有研究表明，某些丝状蓝藻如浮丝藻等对磷的过量消费使其可存储 4~11 倍生长所需的磷^[48]，浮丝藻和假鱼腥藻相较于浮丝藻在低磷条件下有更强的竞争力^[49]、^[50]，在 Spring Lake^[51]、德国 108 个湖泊^[52]中调查也发现浮丝藻和假鱼腥藻在低磷条件下形成优势。因此，对低磷的适应性可能是浮丝藻与假鱼腥藻等丝状蓝藻较非丝状蓝藻（如微囊藻）优势的原因。目前研究对于低 N/P 下是否促进藻类生长存在争议，有研究表明，磷限制条件下浮游植物会通过增加高亲和力磷转运蛋白的合成来适应磷限制，然而这种蛋白合成过程需要大量氮^[53]来进行，且在低氮条件下浮游植物对低磷的适应性不如高氮条件^[54]。在大王滩水库夏秋季 TP 浓度较低（均值为 $0.020\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 与 $0.014\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ）的情况下，通过加强对氮元素的管控降低水体氮浓度虽然会导致 N/P 下降，但可能会对丝状蓝藻的磷适应性产生影响，需要进一步的研究来确定溶解态营养盐具体的管控限值。

水温是影响浮游植物生长的直接因素^[22]，同时季节性温度变化还会影响水体混合程度和光环境^[55]。本研究中，水温显著影响了丝状蓝藻细胞密度，RDA 结果显示，S1 功能群与水温呈现正相关关系，这与红枫湖^[56]的研究一致。然而本研究中水温对丝状蓝藻、功能群的影响小于其他环境因子（Mantel test: $r=0.10$; RDA: $R^2_{\text{adj}}=0.45$ ），一方面可能是因为研究期间优势物种（主要为丝状蓝藻浮丝藻和假鱼腥藻）对水温的耐受范围较大。对温带和亚热带地区常见的一种假鱼腥藻的研究表明^[57]，它能够在 4°C 至 30°C 的宽温度范围内持续生长和增殖，浮丝藻适宜生长水温为 $20\sim 30^\circ\text{C}$ ^[58]，此外，有学者在 Lubosińskie Lake^[59]、Nero Lake^[57]的研究发现浮丝藻在 $3\sim 7^\circ\text{C}$ 时也可以优势发生水华，以上表明浮丝藻与假鱼腥藻对温度变化表现出较好的适应性。其次，过高的水温可能对浮丝藻和假鱼腥藻产生不利影响。有研究表明，水温超过 30°C 时浮丝藻可能会发生细胞裂解而导致生长受限^[60]，Gao 等人^[61]的研究表明，假鱼腥藻在 35°C 时生

长情况弱于 20℃~30℃。本研究中夏季（平均水温 34.3℃）泽丝藻和假鱼腥藻细胞密度最低表明其在高温下生长受限，这种由水温变化导致的优势物种大量的减少也解释了夏季水体浮游植物细胞密度与生物量最低。尽管极端高温事件对泽丝藻和假鱼腥藻的生长表现出显著的抑制效果，但在年际尺度上，水温的上升仍显著促进了这两个物种的增殖，同时，这种温度响应模式也导致水温与优势丝状蓝藻的相关关系显著低于其他环境因子。

透明度直接影响水体的真光层深度和光环境，是决定浮游植物初级生产力的重要因素^[62]。本研究中透明度与丝状蓝藻生长有较强的相关性，这与陈玉茹在千岛湖^[20]的研究相似，由 RDA 结果发现，优势功能群 S1（代表性物种为泽丝藻与假鱼腥藻）与透明度呈现负相关，与贵州红枫湖^[63]的结果相似。在汛期降雨期间，流域地表径流输入的外源性颗粒物显著提高水体浊度水平^[64]，本研究中观测数据显示，在夏季降雨影响下，水体透明度降低趋势（5-8 月累积降雨量约 1129 mm，透明度降低约 12 cm）。有研究表明，泽丝藻与假鱼腥藻可通过增加叶绿素含量来提高光捕获效率^[65]，相较于多数蓝藻在光限制下更具竞争力，其他研究也发现泽丝藻与假鱼腥藻在浑浊环境中的优势地位^{[21],[23]}，这表明低光耐受性的丝状蓝藻会胜过对光强敏感的物种（如微囊藻）在低透明度环境中形成优势，因此，低透明度环境是丝状蓝藻形成优势的关键驱动力。此外，大王滩水库流域中占主导地位的桉树林在汛期淋溶释放的单宁酸进一步导致水体透明度下降^[66]，对浮游植物群落动态产生了显著影响^{[67]-[68]}。桉树因其耐高温、速生和高蓄水量的特点，被广泛种植于中国南方地区（如广西、广东、福建和云南）^[69]。桉树林凋落物在汛期释放的单宁酸等酚类物质，不仅降低水体透明度^{[70]-[72]}，还可能通过化感作用对其他物种（蓝藻微囊藻、硅藻直链藻（*Melosira*）等）生长产生抑制效果^{[73]-[75]}。但泽丝藻和假鱼腥藻等丝状蓝藻表现出对单宁酸、对香豆酸^{[76]-[77]}等酚类物质较强的耐受能力，可能比微囊藻更能适应桉树林流域的水环境，进一步助长其在低透明度环境中的竞争优势，促使它们在大王滩水库等南亚热带地区水体中长期占据主导地位。然而，目前针对单宁酸对丝状蓝藻的具体作用机制仍需进一步研究。

综合分析表明，营养盐浓度、水温及透明度是影响大王滩水库中丝状蓝藻形成优势的主要环境驱动因素，其中极端高温会对优势丝状蓝藻生长有显著抑制作用。泽丝藻与假鱼腥藻等丝状蓝藻相较于非丝状蓝藻（如微囊藻），展现出对低营养盐、低透明度水体环境更为显著的适应性特征，促使丝状蓝藻在水体生态系统中形成相对优势地位。

4 结论

（1）大王滩水库共有浮游植物 7 门 127 种，以绿藻门、硅藻门和蓝藻门为主，细胞密度与生物量均表现为秋季最高，夏季最低；Shannon-Weiner、Pielou 和 Simpson 指数在冬季最高，秋季最低；水库丝状蓝藻泽丝藻与假鱼腥藻表现出全季节优势；浮游植物归类为 26 个功能群，功能群 S1（以泽丝藻与假鱼腥藻为主）在四个季节均表现为最优势。

（2）水温、总氮、透明度为丝状蓝藻优势的重要解释因子，尽管夏季高温对丝状蓝藻的生长表现出一定的抑制作用，但全年范围内较高的水温条件仍是推动丝状蓝藻生长的关键因子；对低营养盐、低透明度的适应性特征，为泽丝藻与假鱼腥藻等丝状蓝藻相较于非丝状蓝藻（微囊藻）提供了有利的竞争优势。

（3）在南亚热带水库丝状蓝藻的威胁下，未来研究需要进一步明确水库透明度降低的原因（如悬浮颗粒物浓度、有色溶解有机物动态等），以通过针对性的措施提高水体透明度限制丝状蓝藻优势的形成，保障水库生态系统健康及供水安全。

5 参考文献

- [1] Henson SA, Cael BB, Allen SR, *et al.* Future phytoplankton diversity in a changing climate. *Nature Communications*, 2021, 5372 (12). DOI: 10.1038/s41467-021-25699-w.
- [2] 冯秋园, 王殊然, 刘学勤, 等. 滇池浮游植物群落结构的时空变化及与环境因子的关系. 北京大学学报自然科学版, 2020, 56(1): 184-192. [Feng QY, Wang SR, Liu XQ *et al.* Seasonal and Spatial Variations of Phytoplankton Communities and

- Correlations with Environmental Factors in Lake Dianchi. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2020, 56(1): 184-192. DOI: 10.13209/j.0479-8023.2019.128.]
- [3] Wojciechowski J, Heino J, Bini LM, *et al.* Temporal variation in phytoplankton beta diversity patterns and metacommunity structures across subtropical reservoirs. *Freshwater Biology*, 2017, 62: 751-766. DOI: 10.1111/fwb.12899.
 - [4] Siegel D.A, Behrenfeld MJ, Maritorena S, *et al.* Regional to global assessments of phytoplankton dynamics from the SeaWiFS mission. *Remote Sensing of Environment*, 2013, 135: 77-91. DOI: 10.1016/j.rse.2013.03.025.
 - [5] Jia JJ, Gao Y, Zhou F, *et al.* Identifying the main drivers of change of phytoplankton community structure and gross primary productivity in a river-lake system. *Journal of Hydrology*, 2020, 123633(583). DOI: 10.1016/j.jhydrol.2020.124633.
 - [6] 唐汇娟, 刘培钦, 伍洁丽, 等. 广西洪潮江水库浮游植物功能类群及其对环境因子响应. *水生生态学杂志*, 2022, 43(06): 85-91. [Tang HJ, Liu PQ, Wu JL, *et al.* Functional groups of phytoplankton in the Hongchao River Reservoir in Guangxi and their response to environmental factors. *Journal of Water Ecology*, 2022, 43 (06): 85-91. DOI: 10.15928/j.1674-3075.20210512014.]
 - [7] Larisa LF, Mirela MM, Rodica DC, *et al.* Assessing the Effects of Phytoplankton Structure on Zooplankton Communities in Different Types of Urban Lakes. *Diversity*, 2022, 14(3): 231. DOI: 10.3390/d14030231.
 - [8] Merel S, Walker D, Chicana R, *et al.* State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins. *Environment International*, 2013, 59: 303-327. DOI: 10.1038/s41586-019-1648-7.
 - [9] Lakshmikanandan M, Li M, Pan BZ, *et al.* Cyanobacterial Blooms in Environmental Water: Causes and Solutions. *Current Pollution Reports*, 2024, 10: 606–627. DOI: 10.1007/s40726-024-00322-w
 - [10] 罗敏纳, 孙蓓丽, 朱冰川, 等. 太湖流域浮游植物功能类群分布特征及其与环境因子的关系. *湖泊科学*, 2022, 34(5): 1471-1483. [Luo MN, Sun BL, Zhu BC, *et al.* Distribution characteristics of phytoplankton functional groups and their relationship with environmental factors in Taihu Basin. *Journal of Lake Sciences*, 2022, 34(5): 1471-1483. DOI: 10.18307/2022.0506.]
 - [11] 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. [Zhu C, Sun X, Yang XR, *et al.* Study on the Seasonal Sucecession 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.]
 - [12] 王东秀, 李娅萍, 王红梅, 等. 滇池浮游植物群落时空变化特征及影响因子分析. *四川环境*, 2022, 41(4): 186-194.
 - [13] 陈飞, 唐鹤辉, 肖利娟, 等. 南亚热带城市中小型水库蓝藻种类组成及其群落季节动态. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(3): 595-601. [Chen F, Tang HH, Xiao LJ, *et al.* Species composition and seasonal dynamics of blue-green algae communities in small and medium-sized reservoirs in tropical cities in South Asia. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 2018, 24(3): 595-601. DOI: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2017.08015.]
 - [14] 朱忆秋. 广东省典型水库枯水期营养状态与浮游植物群落结构特征的研究. 暨南大学, 2018. [Zhu YQ. Trophic Status and Phytoplankton Assemblages of Typical Reservoirs in Guangdong Province in a Dry Season. *Jinan University*, 2018.]
 - [15] Lei L, Peng L, Huang XH, *et al.* Occurrence and dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* and dissolved cylindrospermopsin in urban reservoirs used for drinking water supply, South China. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2014, 186: 3079–3090. DOI: 10.1007/s10661-013-3602-8.
 - [16] 孙瑞欣, 徐丽, 梁荣昌, 等. 鹤地水库不同生境浮游植物群落结构特征及其与环境因子的关系. *环境科学*, 2024, 1-15. [Sun RX, Xu L, Liang RC, *et al.* Structural characteristics of phytoplankton communities in different habitats of Hedi Reservoir and their relationship with environmental factors. *Environmental Science*, 2024, 1-15. DOI: 10.13227/j.hjks.202311178.]
 - [17] Huisman J, Codd GA, Paerl HW, *et al.* Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16: 471–483. DOI: 10.1038/s41579-018-0040-1.
 - [18] 李亦真. 丝状蓝藻在北方水库型水源地的种群结构和环境驱动因子[学位论文]. 山东大学, 2021.
 - [19] Paerl HW, Otten TG. Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microbial Ecology*, 2013, 65, 995–1010. DOI: 10.1007/s00248-012-0159-y.
 - [20] 陈玉茹, 刘佳睿, 郑文婷, 等. 浮游植物优势属演替和丝状蓝藻增殖的驱动因子研究—以千岛湖为例. *水生生物学报*, 2023, 47(12): 1877-1888. [Chen YR, Liu JR, Zheng WT, *et al.* The driving forces for dominant genus succession of phytoplankton and

- proliferation of filamentous cyanobacteria: A case study of Qiandaohu reservoir. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, 47(12): 1877-1888. DOI: 10.7541/2023.2023.0089.]
- [21] Lu XT, Tian C, Pei HY, *et al.* Environmental factors influencing cyanobacteria community structure in Dongping Lake, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2013, 25,11: 2196-2206.
- [22] Yang Y, Zheng X, Tang Q, *et al.* Species diversity and seasonal dynamics of filamentous cyanobacteria in urban reservoirs for drinking water supply in tropical China. *Ecotoxicology*, 2020, **29**: 780–789. DOI: 10.1007/s10646-020-02189-1.
- [23] 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.
- [24] Agnieszka NK, Krystyna K, Elżbieta BK, *et al.* Persistent blooms of filamentous cyanobacteria in a cormorant-affected aquatic ecosystem: Ecological indicators and consequences. *Ecological Indicators*, 2021, 124(107421). DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.107421.
- [25] 黄锋华 黄本胜 洪昌红, 等. 大面积种植桉树人工林对流域径流影响的模拟研究. 长江科学院院报, 2023, 7:22-26. [Huang FH, Huang BS, Hong CH, *et al.* Simulation on the Impact of Large-scale *Eucalyptus* Plantation on Runoff in Watershed. *Journal of Changjiang River Scientific Research Institute*, 2023, 7:22-26. DOI: link.cnki.net/urlid/42.1171.tv.20220811.1028.008.]
- [26] 张辉, 彭宇琼, 邹贤妮, 等. 南亚热带特大型水库浮游植物群落特征及其与环境因子的关系: 以新丰江水库为例. 湖泊科学, 2022, 34(2): 404-417. [Zhang H, Peng YQ, Zou XN, *et al.* The characteristics of phytoplankton community structure and its relationship with environmental factors of a large reservoir in subtropic of Southern China: A case study of Xinfengjiang Reservoir. *Journal of Lake Sciences*, 2022, 34(2): 404-417. DOI: 10.18307/2022.0204.]
- [27] 张华俊, 李秋华, 韩博平. 南亚热带典型调水型水库—广东大镜山水库的富营养化特征分析. 湖泊科学, 2010, 22(2): 291-299. [Zhang HJ, Li QH, Han BP. Eutrophication of a typical pumped storage reservoir, Dajingshan Reservoir, subtropical China. *Journal of Lake Sciences*, 2010, 22(2): 291-299. DOI: 10.18307/2010.0220.]
- [28] 胡鸿钧. 中国淡水藻类:系统分类及生态. 北京: 科学出版社, 2006.
- [29] 陈纯, 李思嘉, 胡韧, 等. 四种浮游植物生物量计算方法的比较分析. 湖泊科学, 2013, 25(6): 927-935. [Li C, Li SJ, Hu R, *et al.* Comparative analysis of four methods for calculating biomass of phytoplankton community. *Journal of Lake Sciences*, 2013, 25(6): 927-935. DOI:10.18307/2013.0617.]
- [30] 《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] Padišák J, O.Crossetti L, Naselli-Flores L, *et al.* Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 2009, 621: 1-19. DOI: 10.1007/s10750-008-9645-0.
- [32] 胡韧, 蓝于倩, 肖利娟 等. 淡水浮游植物功能群的概念、划分方法 and 应用. 湖泊科学, 2015, 27(1):11-23. [Hu R, Lan YQ, Xiao LJ, *et al.* The concepts, classification and application of freshwater phytoplankton functional groups. *Journal of Lake Sciences*, 2015, 27 (1): 11-23.]
- [33] 潘成梅, 刘洋, 安瑞志, 等. 西藏麦地卡湿地的浮游植物——2.功能群特征及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, 34(4): 1115-1126. [Pan CM, Liu Y, An RZ, *et al.* Phytoplankton in Mitika Wetland, Tibet, China: 2. Characteristics of functional groups and their relationship with environmental factors. *Journal of Lake Sciences*, 2022, 34 (4): 1115-1126. DOI: 10.18307/2022.0406.]
- [34] MCNAUGHTON S J. Relationships among Functional Properties of Californian Grassland. *Nature*,1967, 216: 168-169.
- [35] Margalef D R. Information theory in ecology. *General Systems*, 1958, 3: 36-71.
- [36] Shannon C E, Weaverw. The mathematical theory of communication. *Urbana: University of linois Press*, 1949.
- [37] Pielou E C. An introduction to mathematical ecology, New York. *Wiley-interscience*, 1969.
- [38] 王明翠, 刘雪芹, 张建辉. 湖泊富营养化评价方法及分级标准. 中国环境监测, 2002, 18(5): 47-49.
- [39] Mullin CA, Kirchhoff CJ, Wang G, *et al.* Future projections of water temperature and thermal stratification in Connecticut reservoirs and possible implications for cyanobacteria. *Water Resources Research*, 2020, 56, e2020WR027185. DOI: 10.1029/2020WR027185.

- [40] 王晓辉. 大水桥水库浮游植物群落结构特征研究. 水生生态学杂志, 2013, 34(02): 40-45. [Wang XH. Structure Characteristics of Phytoplankton Community in Dashuiqiao Reservoir. *Journal of Hydroecology*, 2013, 34(02): 40-45. DOI: 10.15928/j.1674-3075.2013.02.002.]
- [41] Xu YP, Wang L, Tang QH, *et al.* The Relationship Between Phytoplankton Diversity and Ecosystem Functioning Changes with Disturbance Regimes in Tropical Reservoirs. *Ecosystems*, 2023, 26: 752–767. DOI: 10.1007/s10021-022-00791-4.
- [42] 张怡, 胡韧, 肖利娟, 等. 南亚热带两座不同水文动态的水库浮游植物的功能类群演替比较. 生态环境, 2012, 21(1): 107-117. [Zhang Y, Hu R, Xiao LJ, *et al.* Comparative analysis of succession of the phytoplankton functional groups in two reservoirs with different hydrodynamics in Southern China. *Ecology and Environment*, 2012, 21(1): 107-117. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2012.01.007.]
- [43] Paerl HW, Otten TG. Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microbial Ecology*, 2013, 65: 995–1010. DOI: 10.1007/s00248-012-0159-y.
- [44] 肖玉娜, 程靖华, 莫晓聪, 等. 丹江口水库浮游植物群落时空变化及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2023, 35(3): 821-832. [Xiao YN, Cheng JH, Mo XC, *et al.* Spatio-temporal variation of phytoplankton community and its relationship with environmental factors in Danjiangkou Reservoir. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(3): 821-832.]
- [45] 雷波, 刘翔, 张方辉, 等. 三峡水库上游长寿湖浮游藻类的季节变化特征及关键环境影响因子. 湖泊科学, 2017, 29(2): 369-377. [Lei B, Liu SR, Zhang FH, *et al.* Seasonal phytoplankton dynamics and its relationship with key environmental factors in Lake Changshou, upper reaches of the Three Gorges Reservoir. *Journal of Lake Sciences*. 2017, 29(2): 369-377. DOI: 10.18307/2017.0213.]
- [46] Wu Z, Li J, Sun Y, *et al.* Imbalance of global nutrient cycles exacerbated by the greater retention of phosphorus over nitrogen in lakes. *Nature Geoscience*, 2022, 15, 464–468. DOI: 10.1038/s41561-022-00958-7.
- [47] 方灵超, 任玉峰, 毕永红, 等. 三峡水库香溪河库湾浮游植物功能群对水位变化的响应. 湖泊科学, 2023, 35(5): 1538-1548. [Fang LC, Ren YF, Bi YH, *et al.* Responses of phytoplankton functional groups to water level fluctuations in the Xiangxi Bay, Three Gorges Reservoir. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(5): 1538-1548. DOI: 10.18307/2023.0513.]
- [48] Andersen T. Pelagic nutrient cycles: Herbivores as sources and sinks. *Berlin: Springer*, 1997, 116-140.
- [49] Nicklisch A, Roloff B, Ratsch A. Competition experiments with two planktic blue-green algae (*Oscillatoriaceae*). *SIL Proceedings*, 2017, 01: 889-892. DOI: 10.1080/03680770.1989.11898872.
- [50] Rucker J, Wiedner C, Zippel P. Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnothrix redekei* in eutrophic shallow lakes. *Hydrobiologia*, 1997, 342: 107–115. DOI: 10.1023/A:1017013208039.
- [51] Xie L, Rediske RR, Hong Y, *et al.* The role of environmental parameters in the structure of phytoplankton assemblages and cyanobacteria toxins in two hypereutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 2012, 691: 255–268. DOI: 10.1007/s10750-012-1077-1.
- [52] Dolman AM, Rucker J, Pick FR, *et al.* Cyanobacteria and cyanotoxins: the influence of nitrogen versus phosphorus. *PLoS One*, 2012, 7(6): e38757. DOI: 10.1371/journal.pone.0038757.
- [53] Litchman E, Klausmeier CA, Schofield OM, *et al.* The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters*, 2007, 10: 1170-1181. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01117.x.
- [54] Frost PC, Pearce NJT, Berger SA, *et al.* Interactive effects of nitrogen and phosphorus on growth and stoichiometry of lake phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 2023, 68: 1172-1184. DOI: 10.1002/lno.12337.
- [55] 王璨, 李一平, 李聂贵, 等. 南方水库热分层消亡时期水体混合特征及其驱动机制. 湖泊科学, 2023, 35(5): 1613-1622. [Wang C, Li YP, Li NG, *et al.* Characteristics and mechanism of water mixing structure during the extinction of thermal stratification in southern reservoirs. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(5): 1613-1622. DOI: 10.18307/2023.0522.]
- [56] 黄国佳, 李秋华, 陈椽, 等. 贵州高原红枫湖水库浮游植物功能分组及其时空分布特征. 生态学报, 2015, 35(17): 5573-5584. [Huang GJ, Li QH, Chen C, *et al.* Phytoplankton functional groups and their spatial and temporal distribution characteristics in Hongfeng Reservoir, Guizhou Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(17): 5573-5584.]

- [57] Babanazarova O, Sidelev S, Schischeleva S. The structure of winter phytoplankton in Lake Nero, Russia, a hypertrophic lake dominated by *Planktothrix*-like Cyanobacteria. *Aquatic Biosystems*, 2013, 9, 18. DOI: 10.1186/2046-9063-9-18.
- [58] Vijay P, David E B, Sivanesan D, *et al.* Optimization of C-phyococyanin production by *Limnothrix* sp. 37-2-1. *Biology, Chemistry, Environmental Science*, 2016, 7 (1): 104-111.
- [59] Ptak M, Adam C, Sojka M, *et al.* Changes in the water resources of selected lakes in Poland in the period 1916–2020 as information to increase their availability. *Sustainability*, 2021, 13: 7298. DOI: 10.3390/su13137298.
- [60] Chifumi K, Setsuko N, Akira T, *et al.* Characterization of Lysis of the Multicellular Cyanobacterium *Limnothrix* /*Pseudanabaena* sp. Strain ABRG5-3. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2013, 77(12): 2339–2347, DOI: 10.1271/bbb.130409.
- [61] Gao J, Zhu J, Wang M, *et al.* Dominance and Growth Factors of *Pseudanabaena* sp. in Drinking Water Source Reservoirs, Southern China. *Sustainability*, 2018, 10, 3936. DOI: 10.3390/su10113936.
- [62] Zhang YB, Zhang YL, Shi K, *et al.* Remote sensing estimation of water clarity for various lakes in China. *Water Research*, 2021, 192: 116844. DOI: 10.1016/j.watres.2021.116844.
- [63] Li Q, Xiao J, Ou T, *et al.* Impact of water level fluctuations on the development of phytoplankton in a large subtropical reservoir: implications for the management of cyanobacteria. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25, 1306–1318. DOI: 10.1007/s11356-017-0502-4.
- [64] Shi PC, Zhu MY, You RF *et al.* Rainstorm events trigger algal blooms in a large oligotrophic reservoir. *Journal of Hydrology*, 2023, 622(129711). DOI: 10.1016/j.jhydrol.2023.129711.
- [65] 高静思, 王茂伟, 汪小雄, 等. 光照强度对伪鱼腥藻生长及光合活性的影响. 哈尔滨工业大学学报, 2019, 51(8): 67-72. [Gao JS, Wang MW, Wang XX, *et al.* Influence of light intensity on growth and photosynthesis activity of *Pseudanabaena* sp. *Journal of Harbin Institute of Technology*. 2019, 51(8): 67-72. DOI:10.11918/i.issn.0367-6234.201810076.]
- [66] Xie LJ, Ma ZX, Yang GR, *et al.* Study on the inhibition mechanism of eucalyptus tannins against *Microcystis aeruginosa*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023,249(114452). DOI: 10.1016/j.ecoenv.2022.114452.
- [67] Zhao W, Zheng Z, Zhang JL, *et al.* Evaluation of the use of eucalyptus to control algae bloom and improve water quality. *Science of The Total Environment*, 2019, 667:412-418. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.02.276.
- [68] Burford MA, Franklin H, Faggotter SJ, *et al.* Effects of terrestrial dissolved organic matter on a bloom of the toxic cyanobacteria, *Raphidiopsis raciborskii*. *Harmful Algae*, 2022, 117(102269). DOI: 10.1016/j.hal.2022.102269.
- [69] 黄承标. 桉树生态环境问题的研究现状及其可持续发展对策. 桉树科技, 2012, 29(3):44-47.
- [70] 魏尧, 李一平, 朱雅, 等. 我国南方地区桉树叶浸泡对水库沉积物致黑元素分布及迁移转化的影响. 湖泊科学, 2022, 34(4): 1164-1174. [Wei Y, Li YP, Zhu Y, *et al.* Effects of soaking *Eucalyptus* leaves on melanogenic elements distribution, migration and transformation in reservoir sediments of Southern China. *Journal of Lake Sciences*, 2022, 34(4): 1164-1174. DOI: 10.18307/2022.0410.]
- [71] Luo F, Li YP, Norgbey E, *et al.* A study on the occurrence of black water in reservoirs in *Eucalyptus* Plantation region. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27: 34927–34940. DOI: 10.1007/s11356-020-09613-3.
- [72] Oliva A, Doolittle CM, Medlock SA, *et al.* Effects of Tree Leaves, Tannins, and Water Color on Chlorophyll Concentrations in Ponds. *Hydrobiology*. 2024; 3(3):263-278. DOI: 10.3390/hydrobiology3030017.
- [73] Burford MA, Franklin H, Faggotter SJ, *et al.* Effects of terrestrial dissolved organic matter on a bloom of the toxic cyanobacteria, *Raphidiopsis raciborskii*. *Harmful Algae*, 2022, 117: 102269. DOI: 10.1016/j.hal.2022.102269.
- [74] Zhu XQ, Dao GH, Tao Y, *et al.* A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 401: 123403. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.123403.
- [75] Laue P, Bährs H, Chakrabarti S, *et al.* Natural xenobiotics to prevent cyanobacterial and algal growth in freshwater: Contrasting efficacy of tannic acid, gallic acid, and gramine. *Chemosphere*, 2014, 104: (212-220). DOI: 10.1016/j.chemosphere.2013.11.029.
- [76] Li M, Wang Y, Xiao J, *et al.* Allelopathic inhibition effects and mechanism of phenolic acids to *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, 30: 45388–45397. DOI: 0.1007/s11356-022-24992-5.

- [77] Li LZ, Xie GX, Dong P, *et al.* Anticyanobacterial effect of p-coumaric acid on *Limnithrix* sp. determined by proteomic and metabolomic analysis. *Science of The Total Environment*, 2024, 926: 171632. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.171632.