

秋冬季温度降低对微囊藻衰亡和沉降的作用机制

张 昱¹, 朱 伟¹, 冯甘雨², 王若辰¹, 薛宗璞³, 吕 艺¹

(1. 河海大学环境学院, 江苏 南京 210098; 2. 同济大学环境科学与工程学院, 上海 200092;
3. 河海大学水文水资源学院, 江苏 南京 210098)

摘要:为明确温度降低对微囊藻衰亡和沉降的影响,对贡湖微囊藻水华的消退过程进行了监测,同时开展了室内低温培养试验。结果表明:室内试验模拟结果与野外秋冬季的现象基本吻合,微囊藻一般在温度低于15℃时衰亡,低于12.5℃大量沉降;温度降低造成群体粒径显著减小,与群体内死亡的藻细胞数量有关,当死亡率达到25%~45%时,大群体普遍开始解体并分散成小群体;微囊藻在低温下重力密度持续增长,最终失去自主上浮能力;秋冬季降温初期微囊藻沉降主要由群体小型化和松散化导致,重力密度增大很可能是降温后期微囊藻沉降的主要原因。

关键词:低温;微囊藻;衰亡;群体;重力密度;贡湖

中图分类号:X524

文献标志码:A

文章编号:1004-6933(2024)01-0149-08

Mechanism of temperature reduction in autumn and winter on decline and sedimentation of *Microcystis*//ZHANG Yu¹, ZHU Wei¹, FENG Ganyu², WANG Ruochen¹, XUE Zongpu³, LYU Yi¹ (1. College of Environment, Hohai University, Nanjing 210098, China; 2. College of Environment Science and Engineering, Tongji University, Shanghai 200092, China; 3. College of Hydrology and Water Resources, Hohai University, Nanjing 210098, China)

Abstract: In order to clarifying the impact of temperature reduction on the decline and sedimentation of *Microcystis*, the decline process of *Microcystis* bloom in Gonghu Lake was monitored and low temperature culture experiments were conducted. The results show that the laboratory simulation results are basically consistent with the phenomenon in the field in autumn and winter. *Microcystis* generally declines at temperature below 15℃ and sinks in large numbers below 12.5℃. The temperature reduction leads to a significant decrease in the size of the *Microcystis* colonies, which is related to the number of dead algal cells within the colony. When the mortality rate reaches 25%~45%, the large colonies will generally begin to disintegrate and disperse into small colonies. Gravity density of *Microcystis* continues to increase at low temperatures, and it eventually loses its ability to autonomously float to the surface. The initial decline in sedimentation of *Microcystis* in autumn and winter is mainly caused by colonies miniaturization and loosening, and the increase of gravity density is likely to be the main cause of *Microcystis* sedimentation in the later stages of temperature reduction.

Key words: low temperature; *Microcystis*; decline; colony; gravity density; Gonghu Lake

微囊藻水华暴发严重危害湖泊生态环境,并对饮用水安全造成了威胁。Reynolds^[1]提出充足的生物量、一定的细胞浮力和适宜的水动力条件是形成蓝藻水华的必要条件。孔繁翔等^[2]提出微囊藻水华一般经历4个阶段:衰亡/休眠、复苏、生物量增加和上浮积聚。微囊藻大量聚集、死亡后可能导致湖泛的发生,严重影响水质^[3],并且微囊藻衰亡释放出大量的氮、磷等营养盐,会对下一轮水华暴发起到促进作用。长期以来,学者主要围绕微囊藻暴发机制、上浮能力和防控措施等方面展开研究,对于微囊

藻衰亡的过程和机理研究较少。秋冬季节温度降低,会降低藻细胞的光合活性,抑制藻细胞生长^[4],微囊藻生物量随之降低和水华发生消退,微囊藻进入衰亡阶段。Wang等^[5]研究发现叶绿素含量与温度呈正相关关系,类胡萝卜素含量则随温度的降低而增加。Zhou等^[6]和Yang等^[7]分别通过扫描电镜和透射电镜观察了微囊藻死亡时的细胞形态,发现了藻细胞的收缩变形以及细胞膜的破裂。Ding等^[8]的研究发现长期的低温环境会导致藻细胞出现Caspase 3酶活升高、DNA片段化等类似细胞程

基金项目:江苏省水利科技项目(2021009);江苏省研究生培养创新工程研究生科研创新计划(B200203049)

作者简介:张昱(1998—),女,硕士研究生,主要从事水环境研究。E-mail:hhuzhangyu@163.com

通信作者:朱伟(1962—),男,教授,博士,主要从事水环境及固体废弃物研究。E-mail:zhuweiteam.hhu@gmail.com

序性死亡的生理特征^[8]。秋冬季温度降低造成的另一个普遍现象是微囊藻由聚集漂浮在水面下沉到水柱中和底泥表面。Fallon 等^[9]在 Mendota 湖底设置收集器研究蓝藻的下沉过程,研究结果发现蓝藻有相当大一部分下沉到设计好的收集器中,在秋季微囊藻的下沉量最大。Visser 等^[10]发现当温度低于 14℃时微囊藻群体下沉比例显著增加,认为是由于糖类物质在藻细胞内积累导致微囊藻重力密度增大。对于低温下微囊藻的沉降已经有了较为充分的研究,但是对于微囊藻在沉降过程中细胞死亡造成的生物量损失缺乏定量研究,这关系到有多少藻能在低温下存活,并可能成为第二年水华发生的种源。形成群体是微囊藻水华暴发的关键,群体粒径越大,重力密度越小,越容易克服水流的扰动作用,上浮到水面形成水华^[11]。而在微囊藻衰亡过程中,群体粒径减小和浮力减弱是造成水华消退的关键因素。Zhu 等^[12]对太湖微囊藻群体的粒径进行了长期调查,发现微囊藻群体的粒径在 11 月之后迅速减小。Meng 等^[13]对巢湖微囊藻群体粒径进行了 1 年调查,同样发现秋冬季群体粒径要显著低于夏季。一方面,藻细胞死亡可能是导致群体粒径降低的重要原因;另一方面,群体粒径的降低使微囊藻丧失了浮力等优势。揭示微囊藻藻细胞死亡与其群体形态变化之间的关系对于探究秋冬季温度降低引发的衰亡现象十分关键,然而目前尚缺乏此方面的研究。

综上所述,温度降低会造成藻细胞死亡、群体粒径减小和重力密度增大,但现有研究尚不明确微囊藻细胞死亡与群体形态及重力密度变化的关系。因此,本文针对微囊藻衰亡阶段的群体形态及重力密度变化过程展开研究,在太湖重点湖区(贡湖)对秋冬季微囊藻的衰亡过程进行了多年监测,同时选取多组低温条件开展微囊藻群体培养试验,分析不同温度下藻细胞死亡率变化,明确低温导致微囊藻衰亡的基本过程,以阐明藻细胞衰亡过程中微囊藻群体大小和重力密度的变化规律。

1 材料与方法

1.1 野外采样调查

太湖是我国第三大淡水湖,水域面积约为 2338 km²,平均水深约 2.0 m。同时,太湖也是我国富营养化最严重的湖泊之一,微囊藻水华频发^[14]。其中,贡湖位于太湖东北部,是无锡市的重要水源地之一,但微囊藻水华频发对饮用水水质安全造成了威胁。因此,在贡湖及周边设置采样点(图 1),采样时间为 2017—2021 年秋冬季(10 月至次年 2 月),采样频率为每月 1 次。

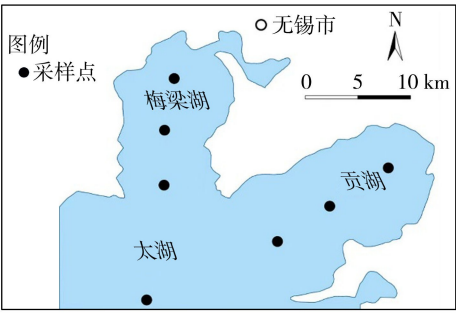


图 1 采样点位置

Fig. 1 Location of sampling sites

采样时,用有机玻璃采水器分别在水面、水下 1.0 m 和水底处采集 5 L 水样,混合均匀后装入 500 mL 塑料瓶中,密封保存尽快带回实验室,用于分析总氮(TN)及总磷(TP)。由于水质与微囊藻生物量的垂向差异不同,为使采集样品更好地代表水柱平均,采取不同的分层采样方法,用有机玻璃采水器分别在水面、水下 0.5 m、水下 1.0 m、水下 1.5 m 和水底处采集 5 L 水样,通过 63 μm 孔径的浮游植物网进行富集,装入 50 mL 样品瓶,密封保存尽快带回实验室,用于分析生物量和群体粒径。气温数据来自中国气象数据网,为采样期间无锡站(58354)的月平均气温。将水样分别通过碱性过硫酸钾和过硫酸钾消解后采用比色法测量 TN 和 TP 的质量浓度^[15]。取 5 mL 藻样抽滤至 0.45 μm 玻璃纤维滤膜上,加入 90% 丙酮,放置 24 h 后测定叶绿素含量,根据叶绿素含量计算藻细胞浓度。根据采水器规格,水面处代表水面向下厚度为 25 cm 水层,0 ~ 25 cm 水柱中的生物量作为水面生物量,贡湖水面生物量占比 p 的计算公式为

$$p = C_1 h_1 / (C_1 h_1 + C_2 h_2 + C_3 h_3 + C_4 h_4 + C_5 h_5) \quad (1)$$

式中: C_1 、 C_2 、 C_3 、 C_4 、 C_5 分别为水面、水下 0.5 m、水下 1 m、水下 1.5 m 及水底处的微囊藻生物量; h_i ($i = 1, 2, 3, 4, 5$) 为水柱高度, h_1 和 h_5 为 0.25 m,分别相当于整水柱深度的 12.5%, h_2 、 h_3 、 h_4 为 0.5 m,分别相当于整水柱深度的 25%,由于研究区水深约为 2 m,假定总水深 $h_1 + h_2 + h_3 + h_4 + h_5 = 2$ m。

1.2 室内低温培养试验

为保证各试验组所使用的微囊藻在形态、粒径上没有明显差异,试验所用藻株为 Duan 等^[16]在太湖北部分离纯化的鱼害微囊藻 (*Microcystis ichthyoblabe* Kutz.),该藻株保存良好,至今仍维持群体形态。培养装置为 500 mL 细胞培养瓶,考虑实际湖泊中垂向光强的衰减,将培养瓶底部 1/5 处包裹上锡纸模拟湖泊底部的黑暗环境;将细胞培养瓶放置在低温恒温槽中,利用低温恒温槽做水浴槽,控制温度。将培养至稳定期的微囊藻转移到细胞培养

瓶中,加入450 mL 高温灭菌的 BG11 培养基,微囊藻初始生物量约 225 万个/mL,平均光照 4 000 lx,光暗比 10 : 14。水温设置 15、12.5、10、7.5、5 ℃ 共5 个试验组,每组 2 个平行样,根据微囊藻衰亡情况,试验进行 30 d。每天手动将培养瓶中的藻混匀,并随机交换瓶子的位置。

测试指标主要包括细胞形态、死亡率、群体粒径和重力密度等。每 3 d 进行一次取样,首先收取试样水面处藻样。水面处在本文中指自水面向下厚度为 12.5% 水柱深度的水层,故室内试验同样测定了水面生物量占比。随后,将试样摇匀后抽取 10 mL 测定以下指标:

a. 细胞形态。试验前后分别取 2 mL 样品,3 000 rpm离心 10 min 收集细胞,置于 1.5 mL 离心管中,加入 2.5% 戊二醛溶液固定,之后制成超薄切片在日立 SU8010 生物扫描电镜下拍照观察细胞形态变化。

b. 藻细胞浓度。为了更清晰地了解微囊藻衰亡的过程,采用酶消化细胞法单独对活细胞浓度进行测定^[17]。死细胞会被酶完全消化,在显微镜下无法检测到,并且会失去所有荧光信号(自体荧光和染色),酶处理后剩余的细胞,即膜完整的细胞,代表活细胞,可以在光学显微镜下进行检测^[17]。具体方法如下:取 1 mL 样品超声分散为单细胞,加入 0.2 mL 的 DNase I 酶(0.4 mg/mL 溶于 HBSS 缓冲液)在 35 ℃ 下反应 15 min,再加入 0.2 mL 的胰蛋白酶(1% 溶于 HBSS 缓冲液)在 35 ℃ 下反应 30 min,

利用血细胞计数板在蔡司显微镜(Carl Zeiss Scope. A1, Germany) 下计数,得到藻活细胞浓度 C_L 。另取 1 mL 样品作为对照,在 35 ℃ 下放置 45 min 在显微镜下计数,得到总藻细胞浓度 C ,初始总藻细胞浓度记为 C_0 。死亡率 R 和衰亡速率 μ 的计算公式为

$$R = (C_0 - C_L)/C_0 \tag{2}$$

$$\mu = \ln(C_{t_1}/C_{t_2})/(t_2 - t_1) \tag{3}$$

式中 C_{t_1} 、 C_{t_2} 分别为第 t_1 天和第 t_2 天的活细胞浓度。

c. 群体粒径。取少量藻样滴在载玻片上,在显微镜下拍照,并计算中值粒径 D_{50} 。 D_{50} 指将群体粒径按从小到大排列,群体体积累计达到总体积的 50% 对应的群体粒径^[18]。

d. 重力密度。参考郭丽丽^[19]的方法,采用改进斯托克斯公式计算藻的重力密度,计算公式为

$$v = (\rho - \rho_s)gd^2/(18\mu_0\varphi) \tag{4}$$

式中: v 为等体积球体的上浮或下沉速率; ρ 为水的重力密度; ρ_s 为藻的重力密度; g 为南京地区重力加速度; d 为与群体等体积球体的直径; μ_0 为水的黏度; φ 为形状系数。

1.3 数据分析

使用 Origin 分别对温度与 D_{50} 、温度与群体沉降和分散时的死亡率、粒径降低百分比之间进行线性拟合,拟合结果 $p<0.05$ 为显著性。

2 结果与分析

2.1 秋冬季环境因子及微囊藻衰亡过程

表 1 为贡湖秋冬季环境因子及微囊藻生物量、

表 1 贡湖秋冬季环境因子及微囊藻生物量、粒径变化

Table 1 Changes of environmental factors, <i>Microcystis</i> biomass and particle size in Gonghu Lake in autumn and winter						
时间	气温/℃	ρ (TN)/(mg/L)	ρ (TP)/(mg/L)	$D_{50}/\mu\text{m}$	藻细胞浓度/(亿个/L)	水面生物量占比/%
2017-10	18.5	0.82	0.091	208.6	1.226	10.51
2017-11	12.5	0.97	0.141	106.9	0.704	22.13
2017-12	6.5	0.87	0.401	87.9	0.350	6.76
2018-01	3.5	1.16	0.098	63.4	0.022	0.00
2018-10	18.0	0.63	0.133	245.3	0.191	6.99
2018-11	14.0	1.19	0.049	179.0	1.110	7.63
2018-12	7.0	2.41	0.105	148.2	0.961	11.10
2019-01	5.0	2.65	0.108	113.0	1.601	9.94
2019-02	6.0	1.12	0.220	104.1	0.053	0.97
2019-10	19.5	1.02	0.127	345.5	1.120	30.35
2019-11	14.5	2.55	0.685	350.4	0.800	19.98
2019-12	8.5	1.89	0.318	94.3	0.298	1.82
2020-10	18.0	0.51	0.290	194.7	0.754	11.88
2020-11	14.0	1.43	0.238	102.0	0.001	1.38
2020-12	5.5	0.25	0.061	128.9	0.066	16.13
2021-10	20.0	0.35	0.109	228.2	1.345	22.09
2021-11	13.0	0.51	0.122	171.4	0.581	9.63
2021-12	7.0	1.87	0.312	168.3	0.033	34.22
2022-01	5.0	0.64	0.093	64.1	0.052	0.00
2022-02	4.5	0.50	0.105	120.0	0.097	0.00

粒径变化。由表 1 可见,从 2017 年 10 月至 2018 年 2 月,气温由 20 ℃ 逐渐降低至 5 ℃ 左右。TN、TP 的质量浓度在 11 月和 12 月具有一定的波动变化趋势。研究期间, D_{50} 随温度降低而减小至 100 μm 以下,2019 年冬季 D_{50} 较高可能与铜绿微囊藻占比比较高有关。藻密度同样具有降低趋势,冬季的微囊藻细胞浓度一般小于 0.1 亿个/L。本研究以水面生物量占水柱中生物量的比例是否低于 12.5% 作为群体沉降阈值。研究发现贡湖水面生物量占比随温度降低而降低,冬季水面生物量占比一般低于 12.5%,说明温度降低导致微囊藻因沉降而离开水面。微囊藻沉降一般发生在 11 月之后,温度基本在 12 ℃ 以下。2018 年、2020 年,气温较高时(> 15 ℃)也出现了沉降现象,发现这两年间采样时风速一般在三到四级,其他年风速一般在二级以下,因此这可能是风生流扰动均化导致的。以上现象表明,温度降低很可能是微囊藻消亡和沉降的主要原因,故通过室内培养试验进一步探究温度的影响。

2.2 不同温度下微囊藻衰亡过程的室内试验模拟

图 2 为不同温度下培养 30 d 后微囊藻细胞的扫描电镜图像。由图 2 可见,在 25 ℃ 培养下,微囊藻细胞表面较为光滑,细胞膜结构完整,细胞大小为 4 μm 左右;而在低于 15 ℃ 的低温培养下微囊藻细胞皱缩,细胞缩小到 2.5 μm 左右,细胞膜也出现了明显的破裂;并且随着温度的降低藻细胞的变形和膜的破损程度逐渐加重。

图 3 为培养过程中微囊藻细胞变化情况。整体来看,温度越低,衰亡速率越快,活细胞浓度降低幅度越大,死亡率越高。从时间上来看,5 ℃ 和 7.5 ℃

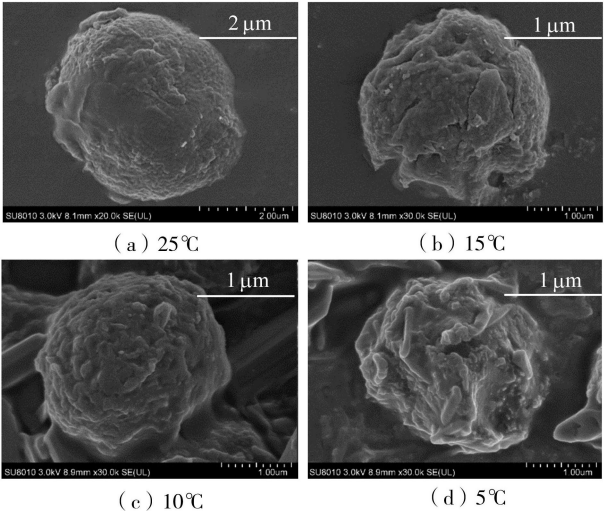


图 2 微囊藻细胞扫描电镜图像
Fig. 2 Scanning electron microscope images of *Microcystis* cells

时藻细胞衰亡速率在试验开始时最大,之后逐渐降低,说明温度快速的大幅降低对于藻的死亡率影响较大,而其他几组温度下藻对于温度的变化还有一定的抵抗性,衰亡速率呈现先增加后降低的趋势。由图 3(c) 可见,在低温培养过程中,各组温度下微囊藻 D_{50} 都呈现初期基本不变,后期不断降低的趋势,并且温度越低, D_{50} 的变化速率越快,下降幅度越大。5 ℃ 和 7.5 ℃ 时 D_{50} 都是从第 6 天开始降低,最终粒径都降低到 200 μm 以下;10 ℃ 时 D_{50} 从第 12 天开始降低,最终粒径略高于 200 μm ,12.5 ℃、15 ℃ 时 D_{50} 分别从第 12 天、第 18 天开始降低,最终都降低到 350 μm 左右。由图 3(d) 可见,试验开始前,微囊藻重力密度平均约为 995 kg/m^3 ,藻能够漂浮在水面。随着低温的持续,微囊藻重力密度不断增大,

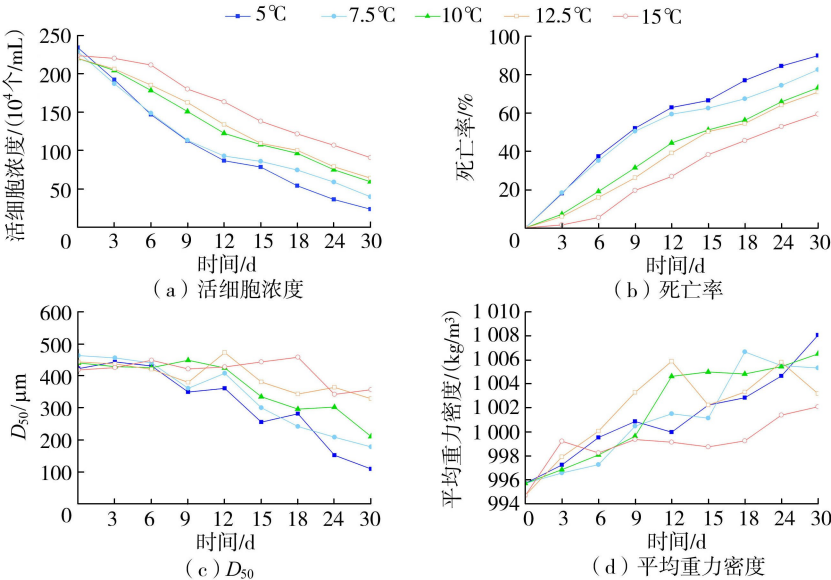


图 3 培养过程中微囊藻细胞变化情况
Fig. 3 Changes of *Microcystis* cells during cultivation process

30 d后,微囊藻重力密度均大于水,沉降在水底。其中,5℃时重力密度增加最多,达到了1008 kg/m³,15℃时重力密度增加最少,为1002 kg/m³。从重力密度变化的速度上来看,15℃时变化最为缓慢,前期12.5℃时变化最快,后期5℃时变化最快。

2.3 不同温度下藻细胞特征与群体分散、群体沉降的关系

比较了温度对群体粒径减小的影响,并以D₅₀下降超过15%为群体分散的阈值,在该阈值下分析藻细胞死亡在群体粒径减小过程中的作用。图4为微囊藻细胞特征与群体分散、群体沉降的关系。由图4(a)可见,尽管群体粒径与温度间存在显著的正相关关系,但是温度并未明显影响群体分散时群体内部藻细胞的死亡率。以上结果表明,群体分散是藻细胞在低温下大量死亡的结果,与其内部藻细胞所维持的结构稳定程度有关,而与具体环境温度无直接联系。太湖微囊藻仅在15℃左右出现群体分散,可能与野外为梯度降温而室内试验维持稳定温度有关,故15℃可作为秋冬季微囊藻水华开始消退

的温度阈值。进一步分析藻细胞死亡与群体沉降的关系,由图4(b)可见,微囊藻沉降的临界死亡率与温度呈显著负相关关系,表明秋冬季降温后期微囊藻沉降主要由重力密度增大所导致。由图4(c)可见,不同温度下群体沉降临界死亡率均大于群体分散的临界死亡率,且粒径降低百分比与温度呈显著负相关关系,说明群体小型化可能是降温初期导致沉降的主要原因。此外,野外观测和室内培养之间多组结果数据分布范围和规律较为一致,从侧面证明了使用鱼害微囊藻藻株复现野外规律的可行性。

3 讨论

3.1 微囊藻在衰亡过程中群体大小和重力密度的变化机制

大量研究都表明在温度较高的夏季,蓝藻群体粒径较大,而温度较低的秋冬季粒径则较小^[11],说明群体粒径的大小与细胞增殖和死亡密切相关。在衰亡过程中,由于藻细胞的死亡导致群体粒径降低。对比图3(a)和图3(c)可以发现,相较于活细胞浓度的变化,微囊藻群体粒径的变化具有滞后性。不同温度下群体粒径明显减小对应的死亡率差异不大,基本都处于25%~45%。说明群体分散与温度关系不大,主要受群体内细胞死亡情况的影响。推测在微囊藻衰亡前期,藻细胞数量的减少和胞外聚合物体积的增加达到了一个平衡,导致群体粒径没有发生明显的变化。当群体内细胞不断死亡,达到阈值(25%~45%)时,藻细胞减少对群体结构的影响可能超过了胞外聚合物对细胞的黏附作用,群体将无法维持原有的结构,大群体分散成小群体。

群体形态的变化也在一定程度上影响着藻的垂向分布。研究发现大群体具有更快的上浮速率,在水动力条件下,具有更强的抗扰动的能力,Zhu等^[20]于2011年春季到冬季对太湖微囊藻群体大小的季节性变化规律和垂向分布进行了调查,发现夏季浮在水面的主要是大群体,水柱中的群体粒径较小,秋冬季微囊藻的大小在水中则趋向于均匀分布。微囊藻群体的大小直接影响着上浮下沉的速率,大群体具有更快的上浮速率^[21-22]。此外,Wu等^[23]发现细胞大小和密实度也对微囊藻的浮力有一定影响,细胞体积和群体密实度降低会导致微囊藻的浮力减弱。因此,在风生流扰动下,群体粒径降低和结构松散的群体容易沉降到水底。在扰动结束后,沉降的微囊藻能否上浮则取决于藻的重力密度。一般认为当温度低于15℃时,糖类物质的积累会造成重力密度的增加,周贝等^[24]测定了不同温度下铜绿微囊藻的浮力变化,认为15℃是铜绿微囊藻沉降的阈值。Visser等^[10]在Nieuwe Meer湖调查时发现当温

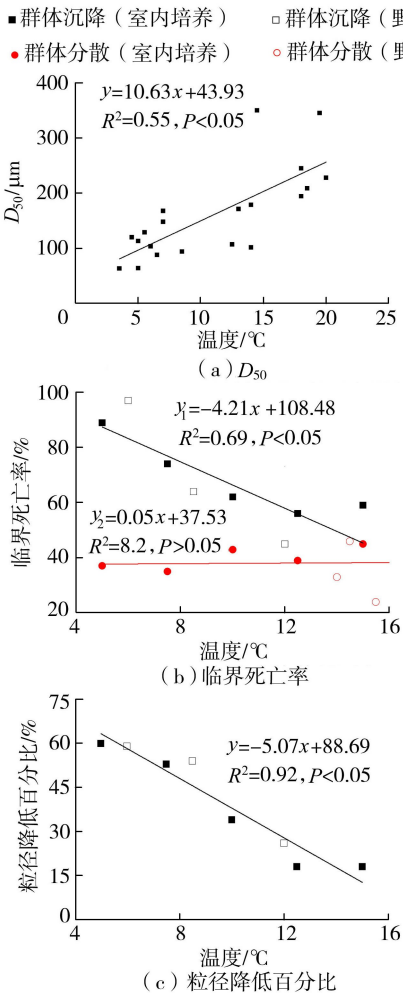


图4 微囊藻细胞特征与群体分散、群体沉降的关系
Fig.4 Relationship between *Microcystis* cell characteristics, population disaggregation and population sedimentation

度低于 14 ℃ 时微囊藻群体下沉比例显著增加。金相灿等^[25] 在实验室培养中发现当温度低于 13 ℃ 时水华微囊藻重力密度增加,浮力明显降低。本研究发现,当温度低于 12.5 ℃ 时,藻的重力密度会明显增加,微囊藻无法自主上浮到水面,藻细胞在底泥表面死亡、分解。

基于以上结论,对低温下微囊藻衰亡和沉降过程中群体形态和重力密度的变化过程进行了归纳,得到秋冬季温度降低对微囊藻衰亡和沉降的作用机制,如图 5 所示。温度降低首先造成群体内藻细胞死亡,内部细胞排列由紧密变得松散,随着死亡藻细胞的占比超过阈值,群体因分散而导致粒径减小,同时微囊藻的重力密度同步增大,最终向水体底部沉降,导致水华消失。

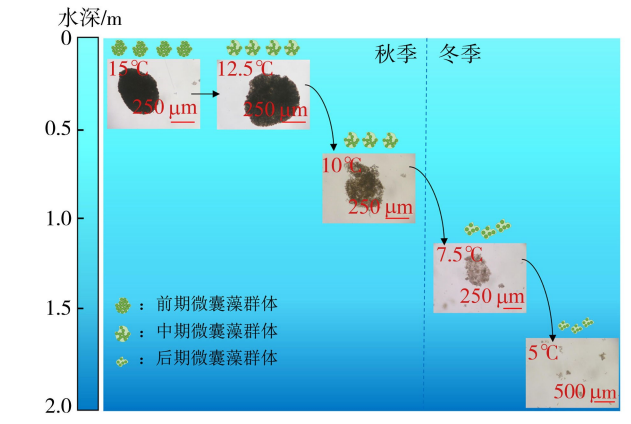


图 5 秋冬季温度降低对微囊藻衰亡和沉降的作用机制
Fig. 5 Mechanism of temperature reduction in autumn and winter on decline and sedimentation of *Microcystis*

3.2 对蓝藻防治和水质管理的启示

野外监测数据表明微囊藻在 15℃ 左右生物量降低,并导致群体粒径减小,在温度低于 12.5℃ 时群体沉降,因此温度变化是影响微囊藻的衰亡和沉降过程的关键因素。由于近年来全球气候变暖,温度升高可能会使蓝藻水华的频率和程度增加,可能会延缓秋冬季水华的消退过程,增加冬季水华发生的风险^[26-27]。气候变暖同时还伴随着地表风速的下降,减少了垂直湍流混合,有利于浮力强的大型群体形成持续的高生物量水华^[28]。因此,建议通过温度变化来预测微囊藻的衰亡动态,并及时采取相应措施以降低水华强度。

本研究发现群体株害微囊藻的培养结果基本与野外一致,故后续可以使用鱼害微囊藻在实验室内模拟和预测野外规律。近年来,水华预测模型逐渐成为水华管理的重要手段。目前研究一方面集中在对蓝藻生物量或水华面积的预测。例如:Arif 等^[29] 选取了温度等 10 个变量进行相关性分析,并应用模型来预测微囊藻生物量;Wang 等^[30] 基于

2011—2020 年每小时蓝藻和气象数据,通过机器学习设计了模型,预测蓝藻水华的区域覆盖率,发现温度是水华变化模式的关键驱动因素,是影响模型准确性的主要参数之一;吴娟等^[31] 基于 2014—2018 年太湖气象水文水质数据与卫星遥感数据,分别用 3 种模型对太湖的蓝藻水华面积进行了模拟,但只选取了 4—11 月的数据,对于冬季水华面积预测可能不够准确,本研究结果在这方面提供了补充。另一方面主要针对藻的垂向迁移过程。从本研究结果来看,温度低于 15℃ 时微囊藻进入衰亡期,微囊藻生物量的衰减和粒径减小是影响水华面积的主要因素,温度低于 12.5℃ 时,微囊藻的垂向迁移则成为影响水华面积的主要因素。因此在秋冬季对微囊藻的垂向迁移过程进行预测更为重要。在这一过程中,群体粒径和重力密度是关键影响因素,在预测模型中极为重要。Taylor 等^[32] 使用维度分析和机器学习方法确定了湖泊的光照和温度分布与深蓝藻层的峰值大小和重心位置的关系。Li 等^[33] 基于海洋水色观测到的蓝藻水华强度的日动态,计算了铜绿微囊藻在自然环境中的日变化、漂浮速率和下沉速率,分析了光照、温度和风速对藻日间垂直迁移的影响。Zhu 等^[34] 考虑黏性阻力、密度和群体大小,建立模型模拟了微囊藻在 24h 内的垂向迁移过程。如果能根据温度变化对蓝藻生物量和垂向迁移的影响综合考虑进模型,可能会提高模型预测的准确性。

微囊藻衰亡虽然造成了水华的消退,但是藻的死亡分解会将体内营养盐释放到水体中,造成水体营养盐浓度的升高^[35]。此外,由于微囊藻低于 12.5℃ 时就会发生沉降,此时沉降到底泥的微囊藻死亡率较低,可能会在风浪扰动作用下再悬浮,增加底泥与上覆水之间的营养盐交换^[36]。并且,藻在底泥表面死亡、分解会造成 DO 的下降,引发内源污染物释放,对上覆水水质造成影响^[37]。因此,应当加强对微囊藻衰亡期间水质和底质的关注。

4 结 语

本研究结果揭示了秋冬季温度降低对微囊藻衰亡和沉降的作用机制。室内模拟结果与野外数据基本吻合,微囊藻一般在温度低于 15℃ 时衰亡,低于 12.5℃ 大量沉降。野外温度低于 15℃ 时,藻类群体粒径显著降低,与群体内死亡的藻细胞数量有关,当死亡率达到 25% ~ 45% 时,大群体无法维持原有结构分散成粒径更小的群体,更易于垂向均匀分布,因此群体小型化和松散化很可能是降温初期导致沉降的主要原因;低温下微囊藻重力密度的增加导致其失去自主上浮能力,是秋冬季降温后期微囊藻沉降的主要原因。

参考文献：

[1] REYNOLDS C S. The ecology of phytoplankton [M]. Cambridge :Cambridge University Press,2006.

[2] 孔繁翔,高光. 大型浅水富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理的思考 [J]. 生态学报, 2005, 25 (3) : 589-595. (KONG Fanxiang, GAO Guang. Hypothesis on cyanobacteria bloom-forming mechanism in large shallow eutrophic lakes [J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25 (3) : 589-595. (in Chinese))

[3] 盛东,徐兆安,高怡. 太湖湖区“黑水团”成因及危害分析 [J]. 水资源保护, 2010, 26 (3) : 41-44. (SHENG Dong, XU Zhaoan, AN Yi. Cause and impact analysis of black water cluster in Taihu Lake [J]. Water Resources Protection, 2010, 26 (3) : 41-44. (in Chinese))

[4] YANG Z, ZHANG M, YU Y, et al. Temperature triggers the annual cycle of *Microcystis*, comparable results from the laboratory and a large shallow lake [J]. Chemosphere, 2020, 260 : 127453.

[5] WANG Z C, ZHOU Y Y, LI D H. The effect of gradient cooling on bloom decline in *Microcystis* (Cyanophyceae, Chroococcales) [J]. Phycologia, 2016, 55 (2) : 109-117.

[6] ZHOU T R, ZHENG J, CAO H S, et al. Growth suppression and apoptosis-like cell death in *Microcystis aeruginosa* by H2O2: a new insight into extracellular and intracellular damage pathways [J]. Chemosphere, 2018, 211 : 1098-1108.

[7] YANG K, CHEN Q, ZHANG D, et al. The algicidal mechanism of prodigiosin from *Hahella* sp. KA22 against *Microcystis aeruginosa* [J]. Scientific Reports, 2017, 7 (1) : 7750.

[8] DING Y, GAN N Q, LIU J, et al. Survival, recovery and microcystin release of *Microcystis aeruginosa* in cold or dark condition [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2017, 35 (2) : 313-323.

[9] FALLON R D, BROCK T D. Overwintering of *Microcystis* in Lake Mendota [J]. Freshwater Biology, 2010, 11 (3) : 217-226.

[10] VISSER P M, IBELINGS B W, MUR L R. Autumnal sedimentation of *Microcystis* spp. as result of an increase in carbohydrate ballast at reduced temperature [J]. Journal of Plankton Research, 1995, 17 (5) : 919-933.

[11] LI M, ZHU W, GUO L L, et al. To increase size or decrease density? different *Microcystis* species has different choice to form blooms [J]. Scientific Reports, 2016, 6 : 10.

[12] ZHU W, LI M, DAI X, et al. Differences in vertical distribution of *Microcystis* morphospecies composition in a shallow hypertrophic lake (Lake Taihu, China) [J]. Environmental Earth Sciences, 2015, 73 (9) : 5721-5730.

[13] MENG Y Y, ZHANG M, YANG Z, et al. Seasonal shifts in the morphological traits of bloom-forming cyanobacteria in Lake Chaohu, China [J]. Diversity Basel, 2022, 14 (6) : 435-447.

[14] 朱喜,李贵宝,王圣瑞. 太湖蓝藻暴发的治理 [J]. 水资源保护, 2020, 36 (6) : 106-111. (ZHU Xi, LI Guibao, WANG Shengrui. Treatment of blue algae outbreak in Taihu Lake [J]. Water Resources Protection, 2020, 36 (6) : 106-111. (in Chinese))

[15] EBINA J, TSUTSUI T, SHIRAI T. Simultaneous determination of total nitrogen and total phosphorus in water using peroxodisulfate oxidation [J]. Water Research, 1983, 17 (12) : 1721-1726.

[16] DUAN Z P, TAN X, PARAJULI K, et al. Colony formation in two *Microcystis* morphotypes: effects of temperature and nutrient availability [J]. Harmful Algae, 2018, 72 : 14-24.

[17] AGUILERA A, KLEMENČIČ M, SUELDO D J, et al. Cell death in *Cyanobacteria*: current understanding and recommendations for a consensus on its nomenclature [J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12 : 631654.

[18] FENG G, LIU J, LI H, et al. Insights from colony formation: the necessity to consider morphotype when assessing the effect of antibiotics on cyanobacteria [J]. Water Research, 2023, 246 : 120704.

[19] 郭丽丽. 微囊藻群体上浮速率的影响因素研究 [D]. 南京: 河海大学, 2014.

[20] ZHU W, LI M, LUO Y, et al. Vertical distribution of *Microcystis* colony size in Lake Taihu: its role in algal blooms [J]. Journal of Great Lakes Research, 2014, 40 (4) : 949-955.

[21] WU X Q, YANG T T, FENG S S, et al. Recovery of *Microcystis* surface scum following a mixing event: insights from a tank experiment [J]. Science of the Total Environment, 2020, 728 : 138727.

[22] 邵军荣, 吴时强, 孙坚, 等. 微囊藻垂直运动数值模拟 [J]. 河海大学学报 (自然科学版), 2012, 40 (3) : 252-257. (SHAO Junrong, WU Shiqiang, SUN Jian, et al. Numerical simulation of vertical migration of *Microcystis* [J]. Journal of Hohai University (Natural Sciences), 2012, 40 (3) : 252-257. (in Chinese))

[23] WU H M, YANG T T, WANG C B, et al. Co-regulatory role of *Microcystis* colony cell volume and compactness in buoyancy during the growth stage [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2020, 27 (34) : 42313-42323.

[24] 周贝, 毕永红, 胡征宇. 温度对铜绿微囊藻细胞浮力的调控机制 [J]. 中国环境科学, 2014, 34 (7) : 1847-1854. (ZHOU Bei, BI Yonghong, HU Zhengyu. Effects of temperature on the buoyancy of *Microcystis aeruginosa* [J]. China Environmental Science, 2014, 34 (7) : 1847-1854. (in Chinese))

[25] 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 Xiangcan, CHU

- Zhaosheng, YANG Bo, et al. Effects of temperature on growth, photosynthesis and buoyancy regulation of the cyanobacteria *Microcystis flosaquae* and *Planktothrix mougeotii* [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2008, 28 (1):50-55. (in Chinese))
 - [26] 王锦旗,宋玉芝,薛艳. 气候变化诱导水体富营养化研究进展 [J]. 水资源保护, 2022, 38 (4): 145-155. (WANG Jinqi, SONG Yuzhi, XUE Yan. Research progress of water eutrophication induced by climate change [J]. Water Resources Protection, 2022, 38 (4): 145-155. (in Chinese))
 - [27] HECHT J S, ZIA A, CLEMINS P J, et al. Modeling the sensitivity of cyanobacteria blooms to plausible changes in precipitation and air temperature variability [J]. Science of the Total Environment, 2022, 812: 151586.
 - [28] RANJBAR M H, HAMILTON D P, ETEMAD-SHAHIDI A, et al. Impacts of atmospheric stilling and climate warming on cyanobacterial blooms: an individual-based modelling approach [J]. Water Research, 2022, 221: 118814.
 - [29] ARIF S, DJELLAL A, DJEBBARI N, et al. Modelling *Microcystis* cell density in a mediterranean shallow lake of Northeast Algeria (Oubeira Lake), using evolutionary and classic programming [J]. Geomatics and Environmental Engineering, 2023, 17: 31-68.
 - [30] WANG S, ZHANG X, WANG C, et al. Temporal continuous monitoring of cyanobacterial blooms in Lake Taihu at an hourly scale using machine learning [J]. Science of the Total Environment, 2023, 857: 159480.
 - [31] 吴娟,朱跃龙,金松,等. 三种机器学习模型在太湖藻华面积预测中的应用 [J]. 河海大学学报(自然科学版), 2020, 48 (6): 542-551. (WU Juan, ZHU Yuelong, JIN Song, et al. Area prediction of cyanobacterial blooms based on three machine learning methods in Taihu Lake [J]. Journal of Hohai University (Natural Sciences), 2020, 48 (6): 542-551. (in Chinese))
 - [32] TAYLOR J, HONDZO M, VOLLER V R. Abiotic drivers of a deep cyanobacteria layer in a stratified and eutrophic lake [J]. Water Resources Research, 2021, 57 (6): e2020WR027987.
 - [33] LI J, LI Y, BI S, et al. Utilization of GOCI data to evaluate the diurnal vertical migration of *Microcystis aeruginosa* and the underlying driving factors [J]. Journal of Environmental Management, 2022, 310: 114734.
 - [34] ZHU W, FENG G, CHEN H, et al. Modelling the vertical migration of different-sized *Microcystis* colonies: coupling turbulent mixing and buoyancy regulation [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25 (30): 30339-30347.
 - [35] ZHANG S H, WANG W L, ZHANG K X, et al. Phosphorus release from cyanobacterial blooms during their decline period in eutrophic Dianchi Lake, China [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25 (14): 13579-13588.
 - [36] WANG C L, TIAN L Q, ZHU B S, et al. Production of bio-stable fluid sediment from accumulation of cyanobacterial bloom biomass under various water depths [J]. Science of the Total Environment, 2022, 827: 154224.
 - [37] ZHANG Q, FENG M, HAO X. Study on effect of overlying water environment on the nitrogen and phosphorus release of sediment [J]. Environmental Pollution & Control, 2020, 42(1): 7-11. (收稿日期: 2023-04-03 编辑: 王芳)
- +++++
- (上接第 148 页)
- [37] 杨宇,高勇,韩昌海,等. 鱼类水力学试验研究进展[J]. 水生态学杂志, 2013, 34 (4): 70-75. (YANG Yu, GAO Yong, HAN Changhai, et al. Advance of hydraulic tests concerning about fishes [J]. Journal of Hydroecology, 2013, 34(4): 70-75. (in Chinese))
 - [38] 阿膺兰,胡鹏,曾庆慧,等. 基于底栖动物响应特征的洮儿河生态流量目标适应性分析[J]. 水资源保护, 2023, 39(3): 253-260. (A Yinglan, HU Peng, ZENG Qinghui, et al. Adaptability analysis of ecological flow based on response characteristics of benthos in the Taoer River[J]. Water Resources Protection, 2023, 39 (3): 253-260. (in Chinese))
 - [39] 郭文献,夏自强. 长江中下游河道生态流量研究[J]. 水利学报, 2007 (增刊 1): 619-623. (GUO Wenxian, XIA Ziqiang. Study on ecological flow in the middle and lower reaches of the Yangtze River [J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2007 (Supl): 619-623. (in Chinese))
 - [40] 肖卫,周刚炎. 三种生态流量计算方法适应性分析及选择[J]. 水利水电快报, 2020, 41 (12): 59-62. (XIAO Wei, ZHOU Gangyan. Analysis of adaptability of 3 ecological flow calculation methods and selection [J]. Express Water Resources & Hydropower Information, 2020, 41(12): 59-62. (in Chinese))
 - [41] 周宏伟,曹菊萍,尚钊仪,等. 丰水地区河流生态流量确定及实践[C]//中国水利学会 2021 学术年会论文集第一分册. 北京:中国水利学会, 2021: 92-95.
 - [42] 李佳惠,张丹蓉,管仪庆,等. 基于多种水文学法的闽江下游生态流量计算[J]. 水电能源科学, 2022, 40(6): 10-13. (LI Jiahui, ZHANG Danrong, GUAN Yiqing, et al. Ecological flow calculation of the lower Minjiang River based on various hydrology methods[J]. Water Resources and Power, 2022, 40(6): 10-13. (in Chinese)) (收稿日期: 2023-03-12 编辑: 施业)