

DOI: 10.5846/stxb201909091875

吴凡, 任名栋, 陈非洲, 吴庆龙, 史小丽. 抚仙湖超微型浮游藻类群落结构空间分布特征. 生态学报, 2021, 41(2): 737-746.

Wu F, Ren M D, Chen F Z, Wu Q L, Shi X L. The spatial distribution of the community structure of picophytoplankton in Lake Fuxian. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(2): 737-746.

抚仙湖超微型浮游藻类群落结构空间分布特征

吴 凡^{1,2}, 任名栋^{1,2}, 陈非洲¹, 吴庆龙^{1,2}, 史小丽^{1,*}

1 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 2016年7月对抚仙湖进行采样调查, 研究抚仙湖超微型浮游藻类(超微藻)的空间分布特征及关键影响因子。结果表明, 抚仙湖超微藻平均丰度为 $(8.58 \pm 3.25) \times 10^3$ 个/mL, 其中超微蓝藻丰度显著高于超微真核藻。超微藻丰度在沿岸带较高, 敞水区相对较低, 北部最深点低于南部最深点; 垂直方向上, 超微藻丰度在水下10 m处达到最大值, 随着深度的增加丰度逐渐下降。通过方差膨胀因子分析和建模得到超微藻丰度和环境因子的相关关系, 水体的浊度、pH以及总磷对超微真核藻丰度有显著影响, 而超微蓝藻的丰度主要是受到总磷的影响。结合流式细胞分选和高通量测序得到了抚仙湖超微真核藻的群落结构特征, 主要是金藻纲、硅藻纲、甲藻纲等, 其中金藻纲占绝对优势。在空间上, 不同湖区和不同深度超微真核藻的群落组成也存在差异: 表层水体以金藻纲、硅藻纲、甲藻纲为主; 而在深层水体中超微真核藻的多样性降低, 金藻纲为优势种。超微藻作为贫营养湖泊初级生产力的主要贡献者, 对其组成和分布的研究有助于更全面的认识抚仙湖生态系统结构和功能。

关键词: 抚仙湖; 超微藻; 超微蓝藻; 超微真核藻; 丰度空间分布; 群落组成

The spatial distribution of the community structure of picophytoplankton in Lake Fuxian

WU Fan^{1,2}, REN Mingdong^{1,2}, CHEN Feizhou¹, WU Qinglong^{1,2}, SHI Xiaoli^{1,*}

1 Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: The spatial distribution of picophytoplankton and the community structure of eukaryotic picophytoplankton were investigated in Lake Fuxian in July 2016. The results showed that average cell density of picophytoplankton (APP) was 8.58×10^3 cells/mL, and picocyanobacteria (PCY) was abundant than photosynthetic picoeukaryotes (PPEs). Horizontally, picophytoplankton was more numerous in the littoral regions than in the pelagic regions. Its density was lower in the deepest region of the north lake than the deepest region of the south lake. Vertically, the abundance of picophytoplankton was the highest at the depth of 10 m, and declined with the depth. The analysis results based on variance inflation factor (VIF) and modelling indicated that turbidity, pH and total phosphorus had significant impacts on the abundance of photosynthetic picoeukaryotes. While the abundance of picocyanobacteria was mainly affected by total phosphorus. The community structure of PPEs was achieved by using the combination of flow cytometric sorting and high-throughput sequencing. In Lake Fuxian, the PPEs was mainly composed of Chrysophyceae, Bacillariophyceae, Dinophyceae, in which Chrysophyceae was prevalent. PPEs showed more diversified in the surface water than in the deep water, being composed of Chrysophyceae, Dinophyceae and Bacillariophyceae in the surface water, but being merely dominant by Chrysophyceae in the deep water. As the most important primary producer in oligotrophic lake, the study on the community structure of picophytoplankton would be helpful

基金项目: 国家自然科学基金(31670462, 41877544, 41601203)

收稿日期: 2019-09-09; 网络出版日期: 2020-11-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xlshi@niglas.ac.cn

to understand the ecological structure and function of Lake Fuxian.

Key Words: Lake Fuxian; picophytoplankton; picocyanobacteria; photosynthetic picoeukaryotes; spatial distribution pattern; community structure

抚仙湖位于云南省中部,北纬 24°21'28"—24°38'00",东经 102°49'12"—102°57'26"之间^[1],呈主轴南北向的倒挂葫芦型,跨澄江、江川和华宁三县。湖泊面积 211 km²,平均水深 87.0 m,最大水深达 157.3 m,是仅次于长白山天池的中国第二大深水湖泊。抚仙湖蓄水量占云南 9 大高原湖泊的 72.8%,占全国淡水湖泊的 9.16%,是我国重要的淡水资源^[2]。抚仙湖为半封闭的山间盆地型湖泊,湖水主要靠降水和山间小河汇集补充^[3],水质清澈,为贫营养湖泊^[4]。近年来由于人类活动的影响^[5],抚仙湖水质不断发生变化,污染物浓度增加,营养水平提高,水体透明度下降,水质达 I 类水的面积占全湖的比例不断下降^[6]。

超微型浮游藻类 (autotrophic picophytoplankton, APP) 是指粒径在 0.2—3 μm 的微型藻类,包括超微真核藻 (photosynthetic picoeukaryotes, PPEs) 和超微蓝藻 (picocyanobacteria, PCY)^[7],广泛分布于海洋和淡水生态系统中,是水生生态系统中重要的初级生产者^[8-10],尤其是在贫营养湖泊中,是主要的碳源固定者^[11]。由于超微藻粒径较小,受传统研究方法的限制,对其的认知还非常有限。近年来,随着流式细胞术和分子生物学技术的广泛应用,超微藻的研究方法得到突破性进展,对其关注度也越来越高。国内已有关于超微藻的研究集中在富营养湖泊,周建等研究了大型通江湖泊鄱阳湖超微型浮游藻类的空间分布特征^[12];李胜男等研究了大型富营养化浅水湖泊太湖、巢湖超微真核藻的时空分布特征和主要环境影响因子^[13];史小丽等对长江中下游的 20 多个中营养型和富营养型湖泊超微真核藻的群落结构进行研究^[14]。目前国内关于贫营养湖泊超微藻的认知几乎是空白^[15]。抚仙湖作为山间盆地型贫营养深水湖泊,必然具有不同于富营养化浅水湖泊的超微藻群落结构。超微藻作为贫营养湖泊初级生产力的主要贡献者,对其组成和分布的研究有助于更全面的认识抚仙湖生态系统结构和功能。本论文结合流式细胞术和高通量测序技术,系统研究了抚仙湖超微藻群落结构组成的空间分布特征及其影响因子。

1 材料与方法

1.1 采样地点及处理

2016 年 7 月对抚仙湖进行采样,共 35 个采样点,采取表层 0.5 m 的水样,同时对北部和南部 (D1、D2) 最深点进行分层采样 (图 1)。D1 点采集水下 0.5 m、20 m、40 m、60 m、100 m、120 m 深处的水样,编号分别为 D1_0、D1_20、D1_40、D1_60、D1_100、D1_120;D2 点采集水下 0.5 m、20 m、40 m、60 m 深处的水样,编号分别为 D2_0、D2_20、D2_40、D2_60。选择表层 35 个点点位的样品对超微藻丰度水平分布特征分析,选择南北通透的 P31、P32、P33、D1、D2 五个点位进行超微真核藻群落结构水平分布分析,选择北部和南部最深点 (D1 和 D2) 分层点位的样品对超微藻丰度和超微真核藻群落结构的垂直分布特征进行分析。用采水器采集不同深度的湖水,置于用原位湖水润洗后的白色塑料水桶内,带回实验室。部分水样用 25% 的戊二醛固定 (最终浓度为 2%) 后,用液氮速冻,带回实验室用于后续的流式细胞仪分析。

1.2 参数测定方法

1.2.1 水样理化参数测定

现场用 YSI (Yellow Spring Instruments) 多参数水质分析仪记录各采样点位的水温 (T)、pH、溶解氧 (DO)、电导率 (Cond)、氧化还原电位 (ORP)、浊度 (NTU) 等参数。总氮 (TN) 用过硫酸钾氧化法测定^[16];总磷 (TP) 用钼酸铵分光光度法测定^[17];氨氮 (NH₄⁺-N)、硝态氮 (NO₃⁻-N)、亚硝态氮 (NO₂⁻-N)、磷酸根 (PO₄³⁻-P) 用 Skalar 连续流动漂流仪 (Skalar SA 1000, Breda, Netherlands) 测定^[18];叶绿素 a (Chl a) 测定先取 500 mL 水样逐级过滤到 3 μm 和 0.2 μm 的 Millipore 聚碳酸酯滤膜上,随后采用丙酮法测定^[19]。

1.2.2 流式分析

将戊二醛固定的水样在常温下自然解冻,水样混匀后用 300 目筛绢过滤(以免较大的颗粒物堵塞流式细胞仪的喷嘴),用流式细胞仪(BD FACSJazz Cytometer, USA)计数超微藻丰度^[20]。因超微真核藻富含叶绿素,而超微原核藻富含藻蓝素或藻红素^[21],结合荧光信号、前向散射光和侧向散射光,通过流式细胞仪区分原核超微藻和真核超微藻,并分别计数和分选。

1.2.3 目的片段扩增及测序

用 Qiagen 公司提供的 DNA 提取试剂盒 DNeasy Blood & Tissue Kit 提取分选的超微真核藻样品 DNA 用于目的片段扩增。真核超微藻的扩增引物选择 EK-NSF573 5'-CGC GGT AAT TCC AGC TCC A-3' 和 Ek-NSR951 5'-TTG GYR AAT GCT TTC GC-3'。

扩增反应程序为:95 °C 预变性 2 min;95 °C 变性 20 s,55 °C 退火 20 s,72 °C 延伸 30 s,循环 30 次;72 °C 延伸 10 min。扩增后的产物进行 MiSeq 上机测序。

1.2.4 序列优化及 OTU 聚类

测序获得的原始数据,使用 Cutadapt 软件去除末尾的引物序列,然后使用 fastx 去除末尾质量低于 Q15 的碱基后用 FLASH 软件对数据进行合并,得到有效序列。最后丢弃后引物错配两个碱基以上的、长度短于 200 bp、总碱基错误率高于 1 的序列,得到优化后的序列。最后使用 UPARSE 软件将序列按照指定的相似度聚类为 OTU (Operational Taxonomic Unit),其中真核样品的相似度为 97%。最后根据 Silva123 数据库对聚类后的 OTU 注释。

1.2.5 数据分析与处理

运用 Excel、Origin 8.5、R Studio 进行数据分析和图表的绘制。用 ArcGis10.2 采用克里格(Kriging)插值法做超微藻丰度的空间分布情况图。

2 结果

2.1 抚仙湖超微藻对总浮游藻类的贡献

通过逐级过滤法测定抚仙湖超微藻在总浮游藻类生物量中的贡献。抚仙湖北部最深点 D1 超微藻 Chla 浓度在水下 20—30 m 之间达到最大值,为 0.75 $\mu\text{g/L}$;南部最深点 D2 超微藻浓度在水下 10 m 处达到最大值,为 1.25 $\mu\text{g/L}$ 。超微藻对总浮游藻类生物量的贡献率分别在水下 50 m 和 30 m 最大,南部最深点贡献率的平均值约为 40%,明显高于北部最深点。并且受温跃层等因素的影响,北部最深点超微藻的贡献率在不同深度波动较大(图 2)。

2.2 抚仙湖超微藻的丰度空间分布特征

2.2.1 超微藻丰度的水平分布特征

抚仙湖夏季超微藻平均丰度为 $(8.58 \pm 3.25) \times 10^3$ 个/mL,水平空间分布表现为:在抚仙湖北部和南部沿岸

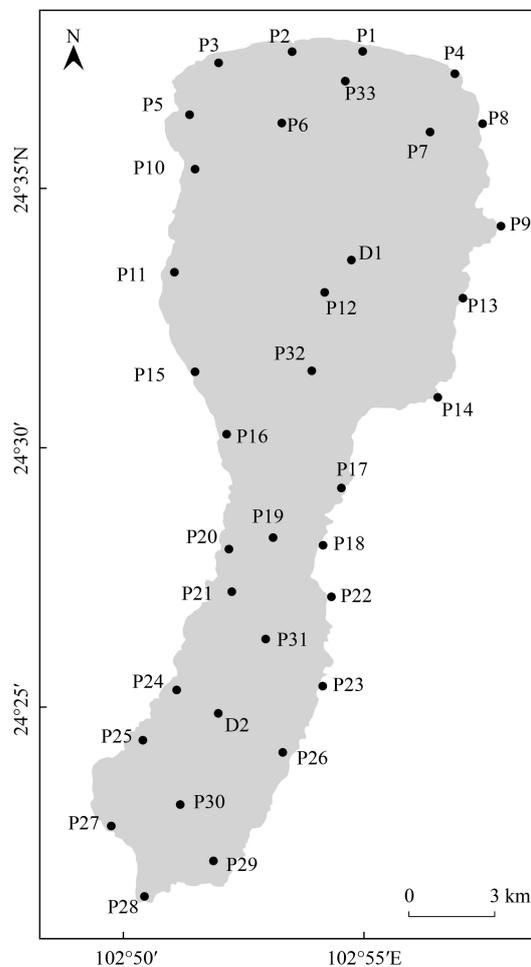


图 1 抚仙湖采样点位分布图(·代表采样点位)

Fig.1 Distribution of sampling sites in Lake Fuxian (· represent sampling sites)

P:表层采样点位;D:垂直采样点位

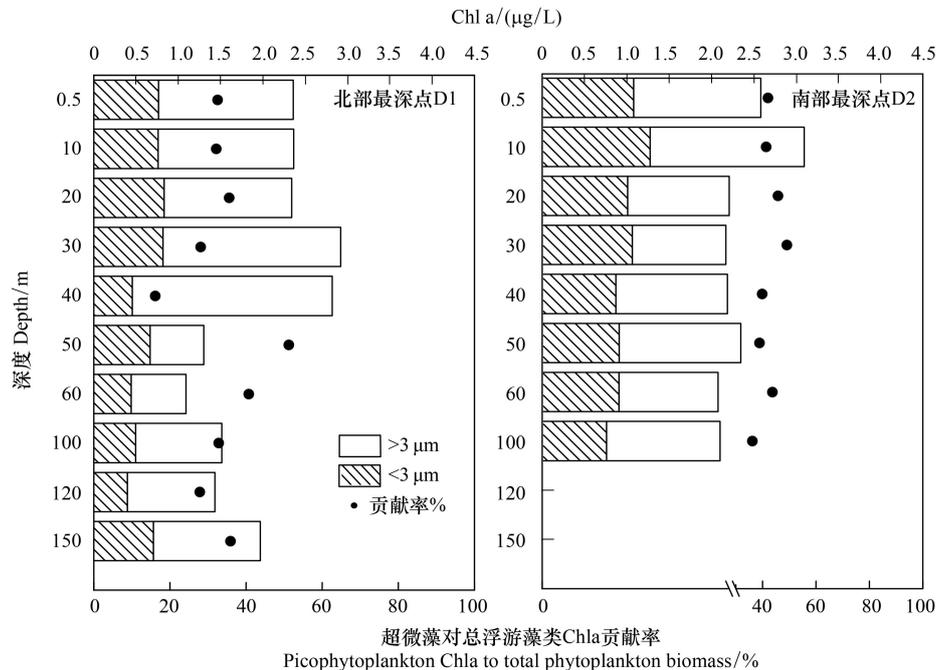


图2 抚仙湖超微藻 Chl a 和超微藻对总浮游藻类 Chl a 贡献率垂直分布

Fig.2 The vertical distribution of picophytoplankton Chl a concentration and its contribution to total phytoplankton biomass (%) in Lake Fuxian

带丰度最高,北部梁王河(P2)丰度最高,为 11.91×10^3 个/mL,从北向南丰度逐渐降低,在北部最深点达到最低,丰度为 4.82×10^3 个/mL,随后又逐渐升高,在最南端(P28)丰度达到最高,丰度为 10.33×10^3 个/mL。超微真核藻和超微蓝藻的丰度空间分布和总超微藻的类似,均表现为:在最北部的断面(P2)丰度相对北部其他湖区较高,在北部最深点丰度最低,超微真核藻和超微蓝藻的丰度分别为 1.33×10^3 个/mL 和 3.49×10^3 个/mL,在最南部断面(P28)丰度达到最大值,丰度分别为 2.14×10^3 个/mL 和 8.19×10^3 个/mL(图3)。

2.2.2 超微藻丰度的垂直分布特征

抚仙湖北部最深点 D1 处水深 157.3 m,南部最深点 D2 处水深 78.0 m。流式细胞仪计数的结果表明:北部最深点丰度总体上低于南部最深点。北部 D1 点不同深度总超微藻丰度的平均值为 $(7.49 \pm 2.18) \times 10^3$ 个/mL,超微蓝藻和超微真核藻丰度的平均值分别为 $(5.83 \pm 1.97) \times 10^3$ 个/mL 和 $(1.66 \pm 0.36) \times 10^3$ 个/mL。在水下 10 m 处超微藻丰度达到最大值,随着深度的增加超微藻丰度有所下降,超微蓝藻和超微真核藻的变化趋势基本一致。南部 D2 点超微藻丰度的平均值为 $(11.48 \pm 2.67) \times 10^3$ 个/mL,超微蓝藻和超微真核藻丰度的平均值分别为 $(9.05 \pm 2.06) \times 10^3$ 个/mL 和 $(2.42 \pm 0.65) \times 10^3$ 个/mL。同样也是在水下 10 m 处超微藻丰度值最高,随着深度的增加丰度值逐渐下降,超微真核藻和超微蓝藻的变化趋势也大致相同,但是超微真核藻的丰度大大低于超微蓝藻(图4)。

2.3 超微藻丰度和环境因子之间的关系

将表层 35 个点位的数据和南北部最深点不同深度的数据通过方差膨胀因子(VIF)分析和建模得到超微藻丰度和环境因子之间的相关关系。结果表明:水体浊度、pH 以及总磷对超微真核藻丰度有显著影响,其中浊度与超微真核藻之间的相关性最大;超微蓝藻的丰度受总磷影响较显著,其次是 pH(图5)。

2.4 超微真核藻群落组成

淡水湖泊超微蓝藻主要为聚球藻 *Synechococcus*,而超微真核藻多样性更高,群落结构更为复杂,因此本文主要对超微真核藻的多样性进行研究。对分选出的超微真核藻样品进行高通量测序和分析,共获得 88 个

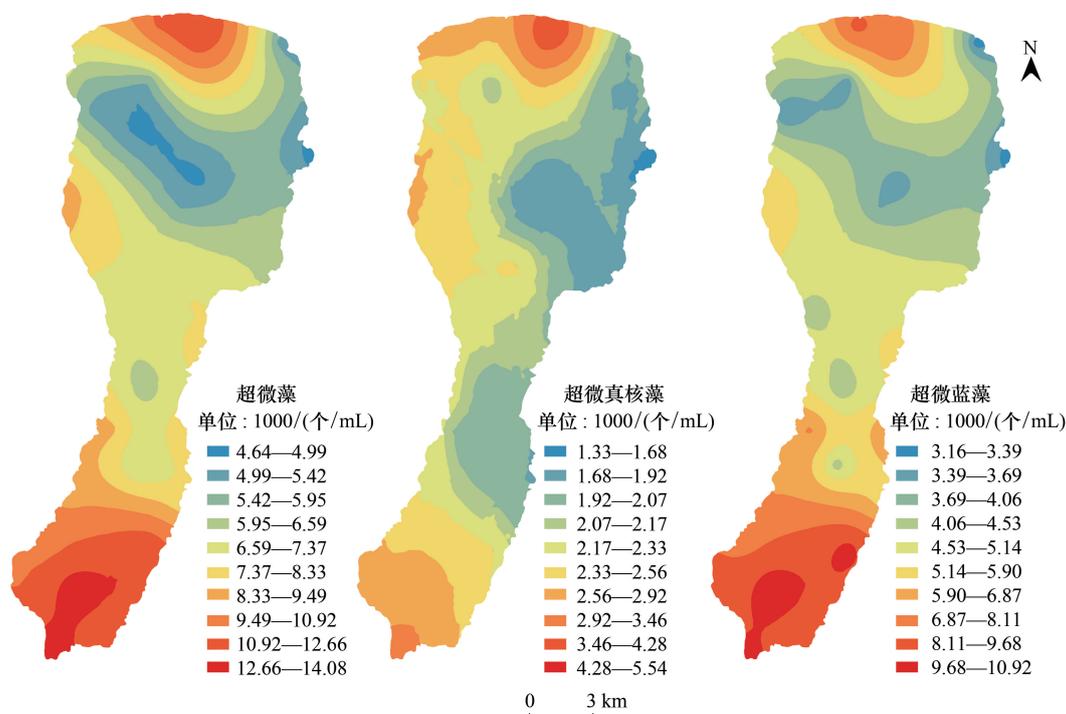


图3 抚仙湖超微藻丰度空间分布

Fig.3 The spatial distribution of picoplankton abundance in Lake Fuxian

OTUs,由表1可以看出,抚仙湖超微真核藻中不等鞭毛类的金藻纲(Chrysophyceae)占比最高,达到57.11%,随后是囊泡虫门的甲藻纲(Dinophyceae)和硅鞭藻纲(Dictyochophyceae),硅藻纲(Bacillariophyceae)和绿藻纲(Chlorophyceae)占比相对较少。

表1 抚仙湖超微真核藻的分类特征

Table 1 Taxonomic composition of putative photosynthetic picoeukaryotes (PPEs) in Lake Fuxian

分类信息 Taxonomic affiliation	OTU 数 OTUs	序列数 Reads	分类信息 Taxonomic affiliation	OTU 数 OTUs	序列数 Reads
PPEs	88	405725 (100%)	Ulvophyceae	1	882 (0.22%)
Stramenopiles (AST)	44	302048 (74.45%)	Zygnemophyceae	3	2713 (0.67%)
Chrysophyceae	32	231730 (57.11%)	Mamiellophyceae	1	880 (0.22%)
Dictyochophyceae	5	61855 (15.25%)	unclassified	3	2664 (0.66%)
Synurophyceae	7	8463 (2.09%)	Bacillariophyta	9	19240 (4.73%)
Alveolata (A)	7	63157 (15.57%)	Bacillariophyceae	7	15717 (3.87%)
Dinophyceae	7	63157 (15.57%)	Fragilariophyceae	1	343 (0.08%)
Chlorophyta	25	21070 (5.19%)	unclassified	1	3180 (0.78%)
Chlorophyceae	13	12008 (2.95%)	Cryptophyta	3	210 (0.05%)
Trebouxiophyceae	4	1923 (0.47%)			

2016年7月抚仙湖的测序样品中,序列丰度最高的前10个OTUs主要分布在不等鞭毛类的金藻纲Chrysophyceae(OTU6、OTU31、OTU183、OTU193、OTU11)、硅鞭藻纲Dictyochophyceae(OTU4、OTU2),甲藻纲Dinophyceae(OTU1、OTU24)以及硅藻纲Bacillariophyceae(OTU42)。但是属于甲藻纲的2个OTUs以及部分不等鞭毛类尚未确定到属水平。

将北部最深点、南部最深点不同深度和表层南北通透的5个点点位的88个OTUs进行群落组成分析,其中

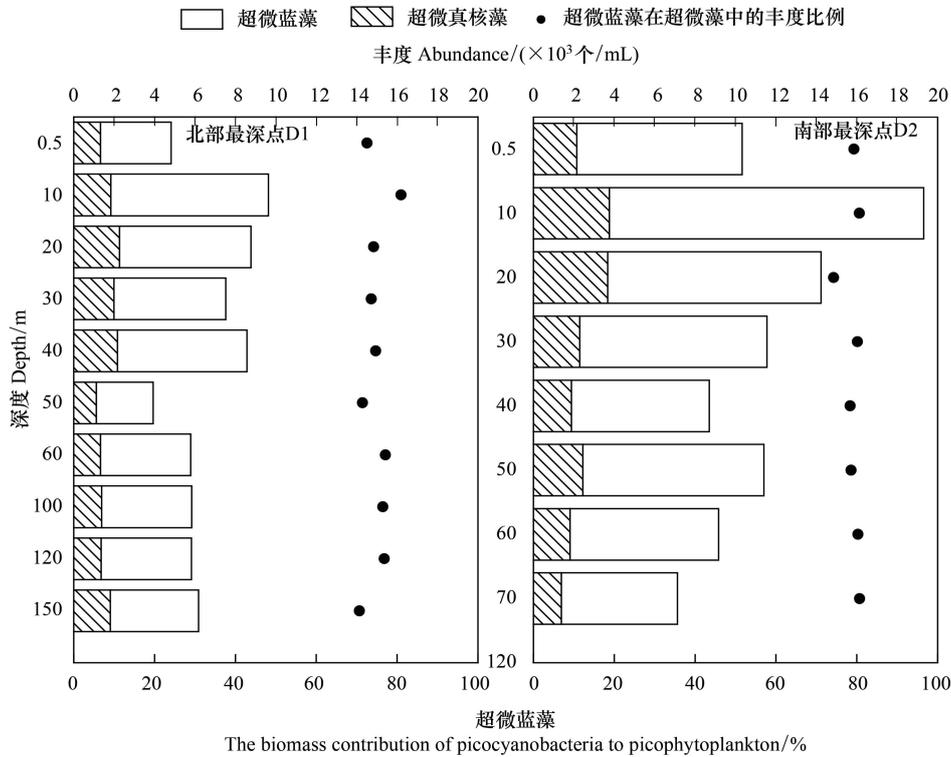


图 4 抚仙湖超微蓝藻和超微真核藻垂直分布

Fig.4 The vertical distribution of picophytoplankton in Lake Fuxian

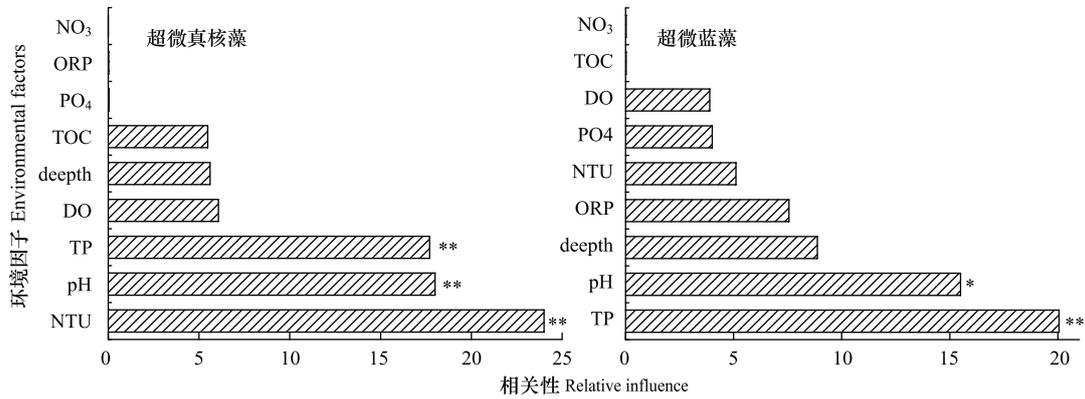


图 5 超微藻丰度和环境因子之间的关系

Fig.5 The relationship between the abundance of picophytoplankton and environmental factors

将占比不足 1%的物种归到 others 类,图 6 为超微真核藻群落组成呈现出的空间差异。北部最深点(D1)不同深度的水体有明显的差异:表层(D1_0)点主要是甲藻纲(Dinophyceae)、金藻纲(Chrysophyceae)和硅鞭藻纲(Dictyochophyceae);20 m 深处(D1_20)主要是金藻纲和硅鞭藻纲,绿藻纲(Chlorophyceae)的占比增加;40 m 深处(D1_40)硅鞭藻纲和金藻纲序列丰度增加,绿藻纲序列丰度减少;而在 60 m 深处(D1_60),绿藻纲丰度相对较高,硅鞭藻纲在该水层深度最少;随着采样深度的增加,硅藻纲占比上升,金藻纲占比降低。但是在南部最深点 D2,不同采样深度的样品间超微真核藻的群落组成差异较小,优势种都是金藻纲。全湖表层样品中超微真核藻的群落组成在不同点位也有较小的差异,位于南部湖区的 D2_0 和 P31 主要以金藻纲

(Chrysophyceae)为主;偏湖区北部的 D1_0、P32、P33 三个点超微真核藻群落组成差异较大,P32 和 P33 主要由金藻纲和硅藻组成,其次是绿藻纲和硅鞭藻纲。具体的超微真核藻的群落组成空间分布如表 1 所示。三个分组中,超微真核藻的群落组成差异不大。在 D1、D2 以及表层水体的 5 个点位中,超微真核藻主要包括不等鞭毛类、甲藻纲和绿藻纲。三个分组中分别有 37、32、42 个 OTUs 属于自养不等鞭毛类,其中金藻纲在所有超微藻中占绝对优势,其序列数占总序列数的比例分别为 9.9%、34.3%、21.8%。

表 2 抚仙湖中丰度最高的前 10 个 OTUs 及其分类信息

Table 2 Taxa of the most abundant OTUs in Lake Fuxian

OTU 编号 OTU_ID	序列数占比/% Reads	所属门 Phylum	所属纲 Class	相似序列(相似度) Blast closest relative(identity)	登陆号 Accession
OTU6	28.37	Stramenopiles	Chrysophyceae	Dinobryon_sociale(100%)	MK464020.1
OTU31	12.35	Stramenopiles	Chrysophyceae	Dinobryon_sociale (100%)	Mk464020.1
OTU1	12.27	Alveolata	Dinophyceae	uncultured Eukaryote (100%)	MG418714.1
OTU4	9.03	Stramenopiles	Dictyochophyceae	uncultured Eukaryote (100%)	JF730861.1
OTU2	4.32	Stramenopiles	Dictyochophyceae	uncultured Eukaryote (99.44%)	JF730861.1
OTU183	4.27	Stramenopiles	Chrysophyceae	Dinobryon divergens (100%)	MK464018.1
OTU193	4.20	Stramenopiles	Chrysophyceae	uncultured Chromulinales (99.43%)	MH023125.1
OTU42	2.68	Bacillariophyta	Bacillariophyceae	uncultured Eukaryote (100%)	EF586104.1
OTU24	1.79	Alveolata	Dinophyceae	uncultured Eukaryote (98.26%)	MG418714.1
OTU11	1.74	Stramenopiles	Chrysophyceae	Paraphysomonas butcheri(98.85%)	AF109326.1

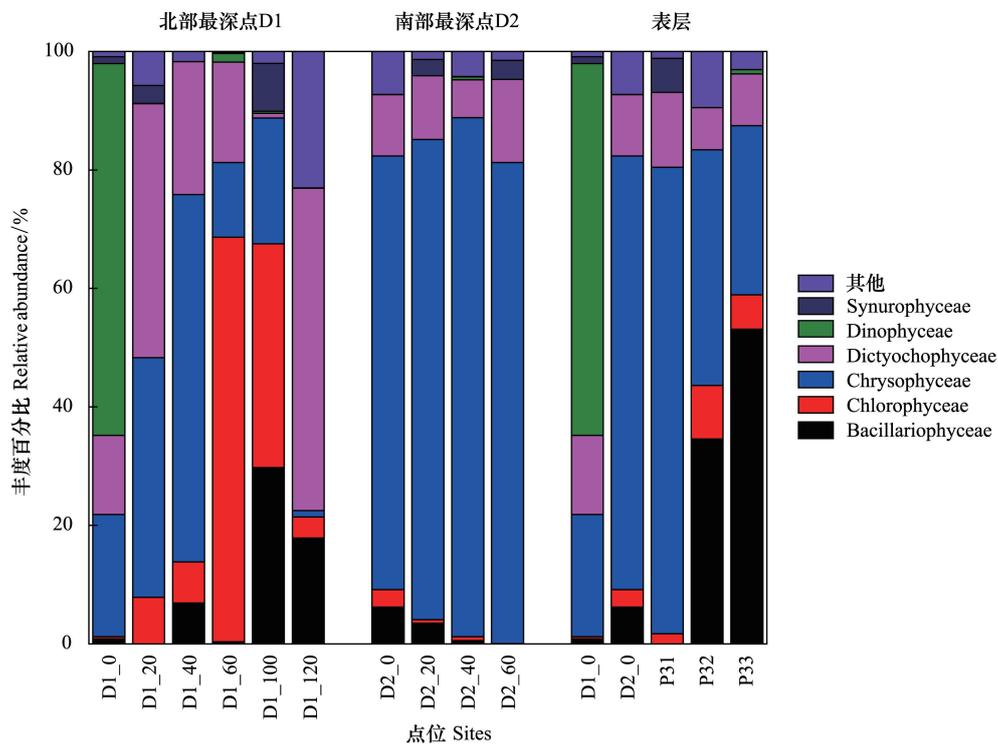


图 6 抚仙湖超微真核藻群落组成空间差异

Fig.6 The spatial distribution of taxonomic composition of the PPEs in Lake Fuxian

3 讨论

3.1 超微藻对湖泊浮游藻类生物量和初级生产力的贡献

本研究中抚仙湖超微藻的丰度低于 10^4 个/mL, 远远小于热带寡营养湖泊^[16] 和亚热带富营养湖泊^[13] 的

10^5 个/mL的丰度。超微藻对淡水总产量的贡献模型基于 Petersen 对新西兰 8 个湖泊的研究结果^[22], Chla 浓度处于 0.57—103 $\mu\text{g/L}$ 。超微型浮游藻类对总碳固定的贡献率与湖泊的营养状况之间存在负相关。本研究中, 抚仙湖的 TN 和 TP 的浓度较低, 超微藻 Chla 对总浮游藻类 Chla 的平均贡献率为 67.3%, 远远高于富营养湖泊太湖和巢湖^[13]。

超微藻粒径小, 比表面积大, 具有很高的营养盐吸收速率和光捕捉效率^[23-24], 在低营养水平水体中, 受到营养分子扩散限制的程度要低于微小型藻类^[25], 因此超微藻在总浮游藻类中的比例随着水体营养盐水平的降低而增加^[24-26], 超微藻对初级生产力和生物量的贡献在贫营养湖泊中更重要^[27-28]。例如, 在中营养湖泊中, 超微藻对总初级生产力的贡献率为 16%—58%^[29], 而在太平洋和大西洋营养水平较低的水域, 超微藻对总初级生产力的贡献率达到了 60%—80%^[30]。此外, 由于超微藻具有较高的最大光合速率和光利用参数, 比微小型浮游藻类更能适应冬季低温低光照的环境^[24]。

3.2 超微蓝藻在抚仙湖占据优势

本研究结果表明, 抚仙湖超微蓝藻的优势度要高于超微真核藻, 而在富营养化湖泊中通常超微真核藻占优势。抚仙湖超微蓝藻的主要种群是聚球藻 *Synechococcus*^[28]。超微蓝藻细胞的原核结构为它们提供了维持代谢的最低成本, 这也是它们在贫营养状态下繁殖的主要原因^[31]。马焦雷湖为期四年的超微型浮游藻类群落组成的调查发现, 随着营养盐负荷的下降, 该湖超微蓝藻的丰度逐渐上升^[32]。超微型浮游藻类的群落组成很大程度上取决于湖泊的类型和形态, 湖泊垂直结构的稳定性和高水文保留时间有利于超微蓝藻的生长, 尤其是深度较深、面积较大的湖泊通常是超微蓝藻的优选环境^[32]。

3.3 抚仙湖超微真核藻的遗传多样性

超微真核藻和超微蓝藻在湖泊中具有不同的时空分布格局, 主要是因为它们对营养和光照的要求以及潜在的生长速率都不同^[31]。目前为止, 我们对寡营养湖泊超微真核藻的群落组成了解甚少, 有研究表明金藻和隐藻是贫营养湖泊派帕文湖主要的超微真核藻类群^[33]。该研究采用通用真核生物引物对逐级过滤的滤膜样品进行 18S rRNA 基因克隆和测序, 所得数据库中超微真核藻序列比较低, 可能偏向异养生物, 会大大低估超微真核藻的多样性。基于超微真核藻的自发荧光信号, 流式细胞仪可以将其分选出来, 再进行测序, 这种方法使得超微真核藻在数据库中的比例达到了 60% 以上, 已被证明是研究超微真核藻群落组成方法学上的重要进步^[34]。

富营养化湖泊中的超微真核藻主要由绿藻和硅藻组成^[14, 17, 34]。抚仙湖研究表明, 金藻纲、绿藻纲、甲藻纲的序列数相对其他真核藻较高, 其中金藻纲的多样性最高, 具有 32 个 OTUs, 随后是绿藻纲, 有 13 个 OTUs。因此, 不同营养水平湖泊具有不同的超微真核藻群落结构。抚仙湖超微真核藻的优势种群为绿藻、硅藻和金藻, Jaccard 相似性系数与其它一些贫营养湖泊(如泸沽湖、密歇根湖、苏必利尔湖等)不同^[14, 34-35], 说明抚仙湖具有独特的超微真核藻群落结构。抚仙湖超微真核藻 OTU 序列丰度最高的是 *Dinobryon sociale*。研究表明, *Dinobryon* 存在于贫营养湖泊中, 对低浓度的无机磷酸盐具有高亲和力, 还有吸收有机聚合磷酸盐的能力^[36-37], 此外两个丰度排在前面的 OTU 属于甲藻纲 Dinophyceae, 甲藻纲广泛存在于东阿尔卑斯山区的北部和南部的高山贫营养湖泊中^[38]。

4 结论

(1) 水平方向上, 受周围人类活动、东部磷矿区等因素的影响, 抚仙湖超微藻丰度值南部湖区高于北部, 湖岸带高于湖心区。超微真核藻和超微蓝藻丰度的水平格局基本一致, 但在数量上, 超微蓝藻细胞数占绝对优势。

(2) 垂直方向上, 随着水体深度的增加, 超微藻丰度以及对总浮游藻类生物量的贡献率呈下降的趋势。在水下 10 m 处, 超微藻丰度达到最大值。超微藻对总浮游藻类生物量的贡献率则分别在北部最深点水下 50 m 和南部最深点 30 m 时最大, 分别为 51.3% 和 48.7%。光照和温跃层是影响超微藻垂直分布差异的重要环

境因子。

(3) 抚仙湖超微真核藻分布在不等鞭毛类的金藻纲、甲藻纲、硅鞭藻纲和绿藻纲等类群中,金藻纲是主要的超微真核藻。在空间上,抚仙湖不同湖区和不同深度超微真核藻的群落组成也存在差异:表层水中以金藻纲、硅藻纲、甲藻纲为主;而在深层水中超微真核藻的多样性降低,金藻纲成为优势类群。

致谢:感谢中国科学院抚仙湖高原深水湖泊研究站提供的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Wang X L, Yang H, Gu Z J, Zhang M L, Yang B J. A century of change in sediment accumulation and trophic status in Lake Fuxian, a deep plateau lake of Southwestern China. *Journal of Soils and Sediments*, 2018, 18(3): 1133-1146.
- [2] 冯钟, 赵帅营, 陈丽, 李蕊, 朱庆生, 张涛, 陈光杰. 抚仙湖浮游动物群落分布特征及其影响因子分析. *云南师范大学学报: 自然科学版*, 2018, 38(5): 56-65.
- [3] Zhou Q C, Zhang Y L, Li K D, Huang L C, Yang F L, Zhou Y Y, Chang J J. Seasonal and spatial distributions of euphotic zone and long-term variations in water transparency in a clear oligotrophic Lake Fuxian, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2018, 72: 185-197.
- [4] 董静, 李根保, 宋立荣. 抚仙湖、洱海、滇池浮游藻类功能群 1960s 以来演变特征. *湖泊科学*, 2014, 26(5): 735-742.
- [5] Liu W, Wu J L, Zeng H A, Ma L. Geochemical evidence of human impacts on deep Lake Fuxian, southwest China. *Limnologica*, 2014, 45: 1-6.
- [6] Chen J X, Lyu Y, Zhao Z F, Liu H, Zhao H L, Li Z C. Using the multidimensional synthesis methods with non-parameter test, multiple time scales analysis to assess water quality trend and its characteristics over the past 25 years in the Fuxian Lake, China. *Science of the Total Environment*, 2019, 655: 242-254.
- [7] Shi X L, Li S N, Zhang M, Liu C Q, Wu Q L. Temperature mainly determines the temporal succession of the photosynthetic picoeukaryote community in Lake Chaohu, a highly eutrophic shallow lake. *Science of the Total Environment*, 2019, 702: 134803.
- [8] Patten N L, Van Ruth P D, Rodriguez A R. Spatial variability in picophytoplankton, bacteria and viruses in waters of the Great Australian Bight (southern Australia). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2018, 157-158: 46-57.
- [9] Kottuparambil S, Agusti S. PAHs sensitivity of picophytoplankton populations in the Red Sea. *Environmental Pollution*, 2018, 239: 607-616.
- [10] Nuryadi H, Nguyen T T M, Ito M, Okada N, Wakaogi S, Maruyama T, Nakano Y, Fujimura H, Takeyama H, Suda S. A metabarcoding survey for seasonal picophytoplankton composition in two coral reefs around Sesoko Island, Okinawa, Japan. *Journal of Applied Phycology*, 2018, 30(6): 3179-3186.
- [11] 贺云彦. 三峡水库超微型真核浮游植物遗传多样性及遗传格局和环境因子的关系研究[D]. 黄石: 湖北师范大学, 2016.
- [12] 周建, 李胜男, 王秀娟, 孔繁翔, 史小丽. 丰水期鄱阳湖超微型浮游植物空间分布特征及其影响因子. *湖泊科学*, 2016, 28(3): 537-544.
- [13] Li S N, Shi X L, Lepère C, Liu M X, Wang X J, Kong F X. Unexpected predominance of photosynthetic picoeukaryotes in shallow eutrophic lakes. *Journal of Plankton Research*, 2016, 38(4): 830-842.
- [14] Shi X L, Li S N, Liu C Q, Zhang M, Liu M X. Community structure of photosynthetic picoeukaryotes differs in lakes with different trophic statuses along the middle-lower reaches of the Yangtze River. *FEMS Microbiology Ecology*, 2018, 94(4): fty011.
- [15] 李胜男, 周建, 魏利军, 孔繁翔, 史小丽. 淡水超微型浮游植物多样性及其研究方法. *生态学杂志*, 2015, 34(4): 1174-1182.
- [16] Zwirgmaier K, Jardillier L, Ostrowski M, Mazard S, Garczarek L, Vaultot D, Not F, Massana R, Ulloa O, Scanlan D J. Global phylogeography of marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* reveals a distinct partitioning of lineages among oceanic biomes. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(1): 147-161.
- [17] 郑璇, 李莉, 杨利利, 李菲, 周源. 钼酸铵分光光度法测定地表水总磷含量的样品采集与预处理. *化学分析计量*, 2019, 28(1): 103-105.
- [18] 杜永. 水体中氨氮分析方法研究进展. *环保科技*, 2017, 23(5): 59-64.
- [19] 宋挺, 朱冰川, 严飞, 徐超. YSI6600V2 水质多参数仪现场快速法与实验室分光光度法测定湖泊藻类叶绿素的比较. *环境监控与预警*, 2016, 8(5): 14-18.
- [20] 李胜男, 王秀娟, 周建, 孔繁翔, 史小丽. 利用流式细胞仪计数微型浮游生物的方法. *湖泊科学*, 2015, 27(5): 757-766.
- [21] 谢薇薇, 龚伊, 王志伟, 孔繁翔, 史小丽. 利用流式细胞仪分选技术研究湖泊真核超微藻的遗传多样性. *环境科学*, 2013, 34(4): 1485-1491.
- [22] Petersen R. Carbon - 14 Uptake by picoplankton and total phytoplankton in eight New Zealand lakes. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1991, 76(4): 631-641.
- [23] Irwin A J, Finkel Z V, Schofield O M E, Falkowski P G. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities.

- Journal of Plankton Research, 2006, 28(5): 459-471.
- [24] Somogyi B, Felföldi T, V.-Balogh K, Boros E, Pálffy K, Vörös L. The role and composition of winter picoeukaryotic assemblages in shallow Central European great lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 2016, 42(6): 1420-1431.
- [25] Raven J A. The twelfth tansley lecture. Small is beautiful; the picophytoplankton. *Functional Ecology*, 1998, 12(4): 503-513.
- [26] Suttle C A, Harrison P J. Ammonium and phosphate uptake kinetics of size-fractionated plankton from an oligotrophic freshwater lake. *Journal of Plankton Research*, 1988, 10(1): 133-149.
- [27] Rodríguez P, Pizarro H, Vera M S. Size fractionated phytoplankton production in two humic shallow lakes with contrasting coverage of free floating plants. *Hydrobiologia*, 2012, 691(1): 285-298.
- [28] Shi X L, Li S N, Li H B, Chen F Z, Wu Q L. The community structure of picophytoplankton in lake Fuxian, a deep and oligotrophic mountain lake. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2016.
- [29] Greisberger S, Dokulil M T, Teubner K. A comparison of phytoplankton size-fractions in Mondsee, an alpine lake in Austria; distribution, pigment composition and primary production rates. *Aquatic Ecology*, 2008, 42(3): 379-389.
- [30] Wei Y Q, Sun J, Zhang X D, Wang J, Huang K. Picophytoplankton size and biomass around equatorial eastern Indian Ocean. *Microbiologyopen*, 2019, 8(2): e00629.
- [31] Weisse T, Kenter U. Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in a prealpine lake. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1991, 76(4): 493-504.
- [32] Stockner J G. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1991, 76(4): 483-492.
- [33] Lepère C, Boucher D, Jardillier L, Domaizon I, Debroas D. Succession and regulation factors of small eukaryote community composition in a lacustrine ecosystem (Lake pavin). *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(4): 2971-2981.
- [34] Shi X L, Marie D, Jardillier L, Scanlan D J, Vaulot D. Groups without cultured representatives dominate eukaryotic picophytoplankton in the oligotrophic south east Pacific ocean. *PLoS One*, 2009, 4(10): e7657.
- [35] Li S N, Bronner G, Lepère C, Kong F X, Shi X L. Temporal and spatial variations in the composition of freshwater photosynthetic picoeukaryotes revealed by MiSeq sequencing from flow cytometry sorted samples. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(6): 2286-2300.
- [36] Lehman J T. Ecological and nutritional studies on *dinobryon ehrenb.*: seasonal periodicity and the phosphate toxicity problem. *Limnology and Oceanography*, 1976, 21(5): 646-658.
- [37] Dokulil M T, Skolaut C. Aspects of phytoplankton seasonal succession in Mondsee, Austria, with particular reference to the ecology of *dinobryon ehrenb.* *SIL Proceedings*, 1991, 24(2): 968-973.
- [38] Tolotti M, Thies H, Cantonati M, Hansen C M E, Thaler B. Flagellate algae (Chrysophyceae, Dinophyceae, Cryptophyceae) in 48 high mountain lakes of the Northern and Southern slope of the Eastern Alps: biodiversity, taxa distribution and their driving variables. *Hydrobiologia*, 2003, 502(1/3): 331-348.