



拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)

生态学研究现状与面临的挑战*

韩博平¹, 雷腊梅¹, 赵亮², 彭亮¹, 肖利娟¹

1. 暨南大学生态学系, 广东 广州 510532
2. 华南师范大学生态科学研究所, 广东 广州 510532

摘要: 拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)广泛分布于热带地区, 被认为是热带或泛热带种类, 能够产生多种毒素, 其在水体中形成优势或发生水华将直接影响供水安全并导致生态系统的退化。近30年来, 拟柱孢藻的分布在全球尺度上呈“蔓延”之势, 在欧洲、北美洲和亚洲大陆的很多水体中广泛发生。我国近10年来拟柱孢藻分布的范围不断扩大, 在珠江下游地区的供水水库中成为最主要的优势蓝藻种类。按目前的发展趋势, 预计拟柱孢藻将很快成为我国淡水水体中继微囊藻(*Microcystis*)之后的第2个管控有害蓝藻种类。为避免发生类似于被动应对大范围微囊藻重度水华的困局, 迫切需要前瞻性地开展基于现代生态学理念的拟柱孢藻种群生态学研究, 理解其快速大范围发生并占据优势的生态学基础。本文从生物地理学与种群生态学的角度, 对当前拟柱孢藻的扩张机制、种群竞争优势及其对生态系统的影响进行梳理, 重点分析了拟柱孢藻对磷的高效吸收机制与对热带水环境的适应性, 强调认为珠江流域及邻近地区是东亚和全球尺度上拟柱孢藻研究的关键区域。我们认为在气候变暖的背景下, 珠江流域及邻近地区将成为该种北向扩散的种源区, 以云贵高原为跳板, 进入长江流域进一步向高纬度扩散。制定国家层面上的监测规范、防治方法和管理对策, 迫切需要实施跨学科的综合研究, 大力推进我国拟柱孢藻种群生态学的研究和发展。

关键词: 蓝藻水华; 藻毒素; 扩张; 竞争; 入侵

中图分类号: Q948 文献标志码: A 文章编号: 2097-0137(2024)06-0095-09

State of the art and challenges of *Cylindrospermopsis raciborskii* ecology

HAN Boping¹, LEI Lamei¹, ZHAO Liang², PENG Liang¹, XIAO Lijuan¹

1. Department of Ecology, Jinan University, Guangzhou 510532, China

2. Institute of Ecological Science, South China Normal University, Guangzhou 510532, China

Abstract: *Cylindrospermopsis raciborskii* is widely distributed in the tropics and is considered to be a tropical or pantropical species capable of producing multiple toxins. In the last three decades, the distribution of the species has shown a strong trend of “spreading” on a global scale, and it has been widely occurring in many water bodies in Europe, North America and Asia. Nowadays, the species has been widely found in China, and is abundant in many lakes and reservoirs, especially in those for drinking water supply in southern China. It has been reducing water supply safety and largely impaired aquatic ecosystem health. In the lowland reservoirs of the Pearl River basin, the species has become the most

* 收稿日期: 2024-05-24

录用日期: 2024-06-13

网络首发日期: 2024-07-23

基金项目: 国家自然科学基金(32371616, 32270114)

作者简介: 韩博平(1965年生), 男; 研究方向: 淡水生态学;

E-mail: tbphan@jnu.edu.cn

论文视频摘要见增强出版



ZR20240174



ZR20240174

dominant cyanobacterial species. It is predicted that *C. raciborskii* will become the second most harmful cyanobacteria species in China's fresh water after *Microcystis* spp. In order to avoid the dilemma similar to passive response to heavy *Microcystis* blooms in the country scale, it is required to carry out a prospective ecological study based on modern ecological concepts, and to understand the biological and ecological basis of its rapid and large-scale occurrence and dominance. In this review, the expansion mechanism, competitive advantage at population level and its impact on aquatic ecosystems were commented from the perspective of biogeography and population ecology. We summarised phosphorus uptake mechanisms by the species and its adaptability to tropical aquatic environment. Under global climate warming, the Pearl River Basin and its adjacent areas will function as the "seed" source area for the species to diffuse northward. The species will take advantage of the Yunnan-Guizhou Plateau as a stepping-stone to enter the Yangtze River basin and further spread to higher latitudes. So, we emphasize that the Pearl River Basin and its adjacent areas are the critical area for the study of *C. raciborskii* in both East Asia and the global scale. We strongly suggest to carry out interdisciplinary approaches to the ecology of *C. raciborskii* for formulating national monitoring programs, controlling methods and management strategies.

Key words: cyanobacterial blooming; algal toxin; expansion; competition; invasion

水体富营养化和气候变暖是全球尺度上影响淡水生态系统结构与功能的两个最主要的因素,在这两个因素的作用下,全球蓝藻水华发生的频率增加和规模加剧导致淡水生物多样性下降和生态系统服务功能退化,已是淡水生态学和水环境科学领域的共识(Huisman et al., 2018)。从蓝藻水华发生的规模与水体数量来看,我国都是全球富营养化和蓝藻水华灾害最为严重的国家(Xu et al., 2021)。在连续实施长达 30 a 的流域污染控制背景下,我国大型湖泊蓝藻水华规模有所缓解但整体态势仍没有发生根本性的改变,并在整体污染水平下降的情况下,出现了蓝藻水华类型多样化的现象。以拟柱孢藻为代表的丝状蓝藻水华已成为我国继微囊藻之后第 2 个分布最为广泛的有害水华类型。

拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)主要分布在热带及亚热带地区,最早记录于印度尼西亚爪哇的池塘样品中,以波兰教授 Raciborskii 的名字命名。该藻能够产生多种毒素,其中最常见和主要的毒素为拟柱孢藻毒素(CYN, cylindrospermopsin)。近 30 a 来,拟柱孢藻的分布在全球尺度上呈“蔓延”之势,在欧洲、北美洲和亚洲大陆的很多“空白记录”水体中广泛发生(Vico et al., 2020)。我国的拟柱孢藻从 21 世纪初最早在广东和云南的水库和湖泊中报道以来,已在一些供水水库中陆续发生全库规模性的水华,呈现出在全国快速蔓延的趋势(Wu et al., 2022; Zheng et al.,

2023)。在我国珠江下游地区,拟柱孢藻已成为最主要的优势蓝藻种类,对浮游植物群落结构与生态系统功能的影响超过了引发传统水华的微囊藻(Lei et al., 2014)。根据目前对拟柱孢藻在全国水体的检出率及生物量的报道,该种类正在我国“蔓延”。按照这种快速发展态势,预计拟柱孢藻将成为我国淡水水体中继微囊藻之后的第 2 个管控目标种类(雷腊梅等, 2017)。

普遍认为,作为热带种类或泛热带种类,拟柱孢藻近 30 a 来在高纬度地区的出现是全球变暖下的物种入侵现象。然而,藻类作为微型生物,获得支持其入侵地点和入侵时间的直接证据存在技术上的困难,需要基于精准的基因组、稳定的性状以及高分辨率的历史数据的推断。当前我国学者已开展了大量的研究,已积累的数据还比较少,难以直接解答入侵的相关问题。在系统分析全球拟柱孢藻藻株水平上的生理学、生态学和生物地理学研究数据与结论的基础上,结合我们在珠江流域下游地区的长期观测和研究的结果等间接证据,特别是对比入侵物种所具有的生物学特征,我们认为现有的数据和证据并不支持关于“拟柱孢藻的出现是近期入侵的结果”的推断。

为避免类似于被动应对微囊藻水华的困局,我国迫切需要前瞻性地开展基于现代生态学理念的拟柱孢藻种群生态学研究,理解其快速大范围发生并占据优势的生态基础,为在国家层面上制定监测、防治和管理对策提供必要的科学支撑。

本文从生物地理学与种群生态学的角度, 对当前拟柱孢藻的种群增长、扩张与生态影响进行梳理, 提出近期需要开展研究的关键科学问题, 积极推进我国拟柱孢藻种群生态学的研究和发展。

1 拟柱孢藻的分布与扩张

拟柱孢藻是一种具有异形胞的丝状淡水蓝藻, 主要分布在热带及亚热带地区。拟柱孢藻最早被发现于一个1889—1890年期间采集于印度尼西亚爪哇的池塘样品(Woloszynska, 1912), 以波兰教授Raciborskii的名字命名。不幸的是, 拟柱孢藻的分类地位一直存有争议, 这种争议也影响了对该物种地理起源与扩张的一致性解读(李仁辉等, 2022)。本文仍然采用拟柱孢藻属的分类意见, 且作为种类, 即“拟柱孢藻”特指水体中拟柱孢藻属的优势种类: 拉氏拟柱孢藻(*C. raciborskii*)。

自2000年以来, 拟柱孢藻在温带地区出现的频率明显增加, 几乎已经遍布整个欧洲和亚洲(Sinha et al., 2014)。目前在我国广东、广西、福建、云南、湖北、浙江、江苏及台湾等地区的水体浮游植物样品中都有很高的检出频率, 已成为很多水体浮游植物群落的优势种(Wu et al., 2022)。特别需要关注的是, 拟柱孢藻已成为我国珠江下游地区最具优势的蓝藻种类, 在100多座水库中成为常年优势种, 并在一些重要的供水水库发生规模性的水华(图1)(Lei et al., 2014; Xiao et al., 2022)。到目前为止, 包括南、北半球在内的全球范围内各类型淡水水体不断有检出拟柱孢藻的报道。而近20 a来所报道的数量增加与分布范围扩大, 被认为是拟柱孢藻正在发生全球性的入侵式扩张, 并预测这种扩张会持续甚至加剧(Burford et al., 2016)。

(a) 中型水库: 金溪水库(广东省汕尾市)



(b) 大型水库: 鹤地水库(广东省湛江市)

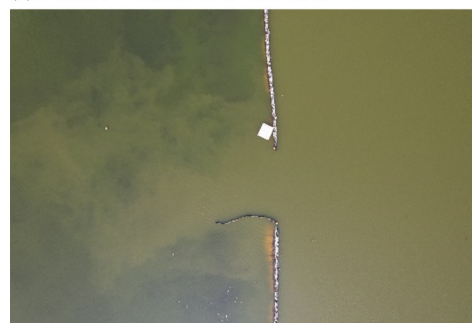


图1 珠江下游及邻近地区水库发生拟柱孢藻水华

Fig. 1 *Cylindrospermopsis raciborskii* bloomed in the reservoirs of the lower reaches of the Pearl River Basin and its adjacent area

关于拟柱孢藻在世界范围内的扩散有多个假说, 它们可被归纳为主要的两个。Padisák(1997)提出第1个地理分布与起源假说, 也称为中心辐射假说。该假说的核心是将拟柱孢藻定义为热带或泛热带种类, 由热带→亚热带→温带地区扩散和扩张; 在进入澳大利亚后向美洲的扩散是古老的事件, 而从亚洲扩散进入欧洲则是近期发生的, 主要与人类活动和气候变暖促进的生物传播有关。该假设早期得到了基于种内系统发育树和株系之间的形态相似性数据的支持(Neilan et al., 2003)。基于这一假说, 人们普遍将出现在欧洲和亚洲北部的拟柱孢藻理解为入侵的产物(雷腊梅等, 2017)。第2个假说是Gugger et al.(2005)提出的, 他们对拟柱孢藻16S~23S转录间隔区(ITS1)序列进行系统发育分析, 获得3个进化枝, 即美洲分枝、

欧洲分枝及澳大利亚-非洲分枝, 提出拟柱孢藻原位增殖假说, 也称为避难所假说。

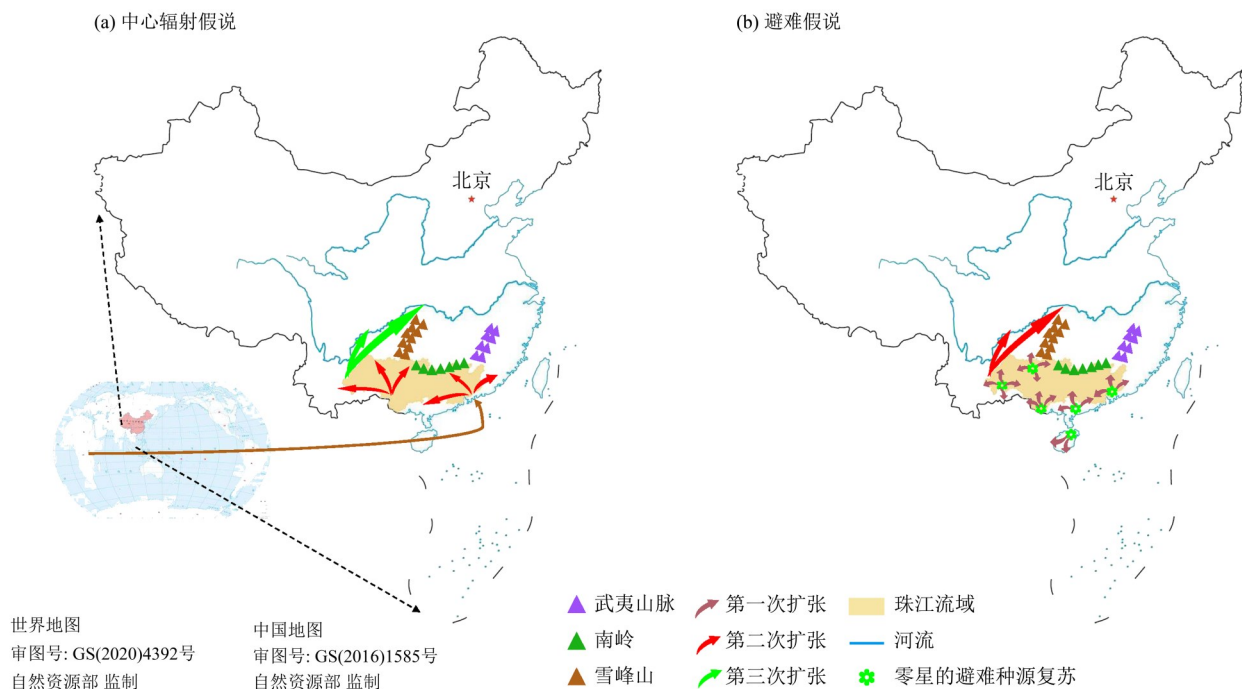
上述两个假说差异较大, 但似乎均被各自采用的数据所支持。我们认为, 这一情况主要是由于所采用的数据不完整所导致, 局限于当时累积的有限藻株和采用的分子标记。藻类是微生物, 能够借助风、水流和鸟类进行长距离传播和扩散, 这也导致避难种群仍具有较丰富的性状与较高的遗传多样性。但对入侵物种而言, 扩散至新的生境通常是一极低概率的随机事件, 新建种群以低的遗传多样性为特征(Sax et al., 2007; Prentis et al., 2008)。我们在珠江下游地区湖库的长期调查中发现, 该地区的拟柱孢藻表现出高度的表型和遗传多样性(雷敏婷等, 2018; 路琰等, 2020)。我们认为, 这种高度的表型或株系多样性更倾向于支

持避难所假说。Wood et al.(2014)对新西兰的拟柱孢藻进行 *nifH*、ITS1 与 *rpoC1* 等序列的系统发育分析显示, 这些藻株并不与其他大洲藻株聚成簇, 故提出拟柱孢藻在新西兰的出现并非近期入侵的结果; 同时, 基于湖泊历史数据分析, 他们进一步提出拟柱孢藻的休眠孢子可能早已存在于湖泊沉积物中, 且远远早于其首次在新西兰以藻丝形态被报道的 2003 年。到目前为止, 这两个假说均缺乏强有力的、系统的遗传学与古生物学证据支撑。

古湖沼学方法是解答长时间尺度上水生生物群落与淡水生态系统变化谜题的有力工具。古湖沼学与高通量测序技术的结合, 在一定程度上弥补了长期监测数据的缺乏, 特别是为工业革命以来人类活动加剧所导致的生物扩散研究提供了历史记录。最近从云南程海湖与江苏太湖沉积柱中均鉴定出了拟柱孢藻, 分别出现于程海湖 1918 年层(Cao et al., 2020)和太湖 1933—1991 年层

(Zhang et al., 2023a)。这些数据表明, 拟柱孢藻在我国出现的时间远远早于其首次在武汉以藻丝形态被鉴定到的 1995 年。程海与太湖的古湖沼学记录更倾向于支持“避难所”假说, 但仍需进一步分析沉积物拟柱孢藻与现存藻株的亲缘关系。

沿南岭东至武夷山、西至云贵高原所形成的山脉是热带-亚热带分界, 该分界线以南的区域为珠江流域及邻近地区。该地区已被证实为是很多生物类群的重要避难所, 其作为热带-亚热带的过渡区, 同时也是热带生物由南向北扩散和扩张的跳板(Zhang et al., 2023b)。我们认为珠江流域及邻近地区是拟柱孢藻在亚洲大陆的重要避难所, 并提出了潜在的扩散路径(图 2)。对珠江流域及其邻近地区开展系统的调查和基于大量地理藻株的种群生态学研究, 可为破解拟柱孢藻来源和“入侵”行为的谜题提供证据, 也为解读全球尺度上拟柱孢藻的种群生态学现象提供关键的数据支持。



根据中心辐射假说, 拟柱孢藻为起源于热带地区的入侵种, 首先从澳大利亚或东南亚第 1 次扩张进入珠江流域, 第 2 次扩张则导致其在珠江流域传播, 随后以云贵高原为跳板实现第 3 次北向扩张。根据避难所假说, 我国水体中拟柱孢藻的出现是“避难”种群的原位复苏, 气候与环境变化为复苏提供了条件, 复苏种源的第 1 次扩张发生在珠江流域及邻近地区, 之后经历第 2 次扩张到达中国长江流域。

图 2 基于拟柱孢藻全球扩张的两个假说(Padisák, 1997; Gugger et al., 2005)推测的该种在中国扩张的模式

Fig.2 Two deductive expansion modes for *Cylandrospormopsis raciborskii* in China under the two global expansion hypotheses by Padisák(1997) and Gugger et al.(2005)

2 拟柱孢藻对氮磷的利用与竞争优势

2.1 拟柱孢藻对磷的利用策略与竞争优势

拟柱孢藻被界定为一种泛热带种类, 其表现出的主要特征是对高温、低光和低磷环境具有较强的适应性(Burford et al., 2016)。该藻为丝状藻类, 具有伪空胞, 通常随机性分布在真光层的水柱中。我们在对珠江下游地区的多年调查中发现, 低纬度地区的拟柱孢藻优势度更高, 并且在枯水期的数量优势更加突出(雷敏婷等, 2018)。

热带地区水体中低磷是地带性的生境特征, 是所有藻类生长和种群维持都需要面对的挑战。目前各大洲所报道的拟柱孢藻占优势的生态生境也通常具有很高氮磷比(N/P)(Xiao et al., 2020)。大量的生理实验与基因组分析证实拟柱孢藻具有一套适应于低磷的机制。拟柱孢藻对磷的利用采用了多种对策, 使其能够在对磷的竞争中获得优势(Shi et al., 2022; Wu et al., 2022)。

拟柱孢藻具有快速吸收和存储无机磷(DIP)的能力(Isvánovics et al., 2000; Xiao et al., 2020), 同时在无机磷缺乏时增加碱性磷酸酶(ALP)活性, 特异性地水解水体中的磷酸单酯, 释放无机磷供藻细胞生长(Wu et al., 2012; Bai et al., 2014; Prentice et al., 2019)。在无机氮供给充足的情况下, 拟柱孢藻甚至在磷限制下生长更快。拟柱孢藻的基因组中存在多个与磷摄取和利用相关的基因, 这些基因赋予它在低磷环境中生存和扩张的能力(Burford et al., 2016)。

最近我们完成了从广东省镇海水库中分离的拟柱孢藻藻株N8的全基因组测序和磷代谢解析, 这也是我国首株公开完成全基因组测序数据的拟柱孢藻藻株(陈志江等, 2022)。对N8藻株和来自广东水体的其他7株已完成基因组测序的藻株的磷代谢分析显示, 这些藻株均拥有较为完整的磷吸收转运基因(双组分调节系统、低亲和力无机磷转运基因、高亲和力无机磷转运系统、有机磷酸盐转运复合体、C-P裂解酶和碱性磷酸酶), 表明拟柱孢藻具有灵活利用水体中不同形态磷源的潜能。我们同时也发现不同藻株在多个关键基因的拷贝数和排列顺序上存在差异。藻株N8基因组中有2个C-P裂解酶相关蛋白 $phnF$ 和 $phnM$, 其余7株则只有1个, 表明拟柱孢藻在磷的利用上存在株系特异性。

我国南方的土壤富含铁锰元素, 对磷的吸附

能力极强, 导致入库磷负荷的大幅度削减, 从而使得该地区很多水库无机磷浓度低于检测限, 水体普遍呈磷限制(Peng et al., 2020)。全球变暖背景下, 温度升高将使水体的分层更为持久, 减少底层营养盐向表层的输送, 进一步加剧水体中藻类生长的磷限制(Huisman et al., 2018)。基于我们在珠江下游地区近20年的长期观测, 近年来拟柱孢藻已完全取代微囊藻和长孢藻成为磷限制性水库中浮游植物群落的优势种(韩博平等, 2006; 赵莉等, 2017; Xiao et al., 2022)。相比而言, 拟柱孢藻具有超强的无机磷吸收与存储能力, 水体垂直分层导致的磷供给减少有利于该藻在与其他浮游植物在对磷利用的竞争中获得优势(Burford et al., 2016), 表明拟柱孢藻的低磷适应策略有助于其在全球气候变化背景下有更多的机会成为主导性的优势种。

2.2 拟柱孢藻对氮的利用策略与竞争优势

在水体中磷供给稳定的情况下, 氮的吸收和利用将决定拟柱孢藻与其他物种竞争的结局。拟柱孢藻是丝状藻类, 具有固氮功能的异形胞是其重要的分类和生理性状。当溶解性氮较低时, 拟柱孢藻丝体顶端营养细胞转化为异形胞, 通过异形胞固定大气中的氮为营养细胞提供氮源(Yema et al., 2016)。

但由于固氮是个高耗能过程, 作为低氮适应的对策并不能确保拟柱孢藻在群落中建立数量优势(Willis et al., 2016)。我们在解析拟柱孢藻对珠江下游地区水体氮波动环境的适应性时发现, 拟柱孢藻具有特殊的氮存储机制。在氮充足条件下, 拟柱孢藻能快速吸收水体中的氨氮和硝氮, 并将多余的氮以藻青素形式存储在细胞内, 当水体氮供给不能满足细胞生长的氮需求时, 藻青素降解释放 NH_4^+ 供细胞生长所需(Lu et al., 2022)。由于藻青素合成酶和降解酶基因在拟柱孢藻基因序列中非常保守, 氮存储机制可能是拟柱孢藻细胞的固有功能。我们对镇海水库的野外调查与分析证实, 拟柱孢藻采用存储策略适应氮的波动, 细胞内藻青素含量是指示氮存储机制的重要指标(Lu et al., 2022)。我们推断: 氮存储策略是自然水体中拟柱孢藻获得氮利用优势的基本策略。

目前我国分离出的产拟柱孢藻毒素(CYN)的藻株主要来源于珠江下游地区。CYN可诱导其他藻类释放碱性磷酸酶, 使得拟柱孢藻获得其生长所需要的磷(Lu et al., 2021)。拟柱孢藻对氮波动

具有很强适应性,有利于其合成CYN这类富含氮元素的藻毒素。在低磷的水体中,氮波动环境下的拟柱孢藻可能有更高的毒性。在全球变暖的情况下,拟柱孢藻在高水温条件下能够表现出更高的内禀生长率,而当前我国水体普遍存在较高的氮污染水平,有利于拟柱孢藻产毒藻株建立优势,从而导致产毒拟柱孢藻在水体中的比例增加,促进其向邻近水体扩散和扩张。

3 拟柱孢藻的产毒特征及其对生态系统结构与功能的影响

3.1 拟柱孢藻产毒特征及地理分布

拟柱孢藻能够产生多种毒素,其中最常见的是CYN,其次为STX(saxitoxin)(Willis et al., 2016)。一个有趣的现象是,它的“产毒型”似乎呈现有规律的地理分布(Cirés et al., 2014)。从澳大利亚、新西兰和亚洲南部分离的藻株可以生产CYN,从南美洲分离出的藻株产生STX(Piccini et al., 2011; Antunes et al., 2015)。欧洲与美洲的情况类似,尽管在拟柱孢藻占优势的水体中检测出CYN,但分离出来的藻株却不能产生CYN。美洲的拟柱孢藻藻株虽然具有完整*cyrA*序列的CYN合成酶簇以及*cyrB*和*cyrC*的部分片段,但因缺乏*cyrJ*基因而无法产生CYN,却能够产生STX(Mihali et al., 2008)。Vico et al.(2020)认为南美株系通过水平转移获得产STX基因。

基于现有藻株的产毒基因分析,拟柱孢藻中产毒藻株的地理分布被认为是不同地理区域环境选择的结果(Piccini et al., 2011)。Sinha et al.(2014)在对产CYN和不产CYN的拟柱孢藻藻株基因组比较时发现,两者在适应性上存在显著差异,进而推测CYN具有潜在的生理功能。在无机磷不足的水体中,CYN可诱导其他浮游植物过度分泌碱性磷酸酶使其获得生长所需的无机磷,从而处于竞争上的有利地位(Bar-Yosef et al., 2010)。我们从珠江下游地区水库中分离的拟柱孢藻藻株也具有这样的生理现象(Lu et al., 2021)。

3.2 拟柱孢藻的毒理特征

Ohtani et al.(1992)首次从拟柱孢藻中分离得到CYN,是该藻生产的最主要的毒素。CYN易溶于水,主要作用于肝脏和肾脏组织,能够抑制蛋白质和谷胱甘肽合成,并以共价修饰的方式改变DNA或RNA,从而引起基因损伤。CYN是一种三环生物碱,分子结构中的尿嘧啶基团是CYN表达

毒性的关键。CYN能够在较宽的热、光和pH值范围内稳定存在(苏小妹等,2017)。目前,全球范围内许多饮用水水源地中均检测出CYN(Lei et al., 2014)。Berry et al.(2010)对野外福寿螺(*Pomacea patula catemacensis*)的毒性分析发现,即使水体中的CYN浓度非常低时也会发生生物富集,富集系数高达157。拟柱孢藻还产生PSP(paralytic shellfish poisoning),这是一种环肽类的神经毒素。1999年,从巴西的拟柱孢藻中首次鉴定出PSP,其中最典型的是STX。STX是一种三环化合物,为一种神经毒素,易溶于水,不易降解,并且在高温下可降解为毒性更高的变体(Willis et al., 2016)。

已报道的研究还发现一些拟柱孢藻藻株能够产生其他次生代谢物,能够造成鱼类肝细胞活性氧形成、脂质过氧化、蛋白质羰基化和DNA片段化(Falfushynska et al., 2019)。因此,除了CYN和STX,拟柱孢藻藻株可能还存在尚未确认的对水生动物有强烈毒性的其他次生代谢物。因此,即便是传统意义上的非产毒拟柱孢藻在浮游植物群落中获得数量上的优势后,仍存在对生态系统结构与功能产生巨大影响的风险。

3.3 拟柱孢藻对浮游动物生长与繁殖及其群落结构的影响

蓝藻水华对浮游动物的影响,除了前面提及的藻毒素和次生代谢物毒性外,多不饱和脂肪酸的组成(PUFAs)和形态特征(丝体或群体大小)也会影响浮游动物的摄食率和生长(Ger et al., 2016)。蓝藻水华的发生不仅降低了水生食物链中EPA和DHA含量,还降低了氨基酸和固醇的含量,从而对浮游动物的生长繁殖产生负面影响(Taipale et al., 2022)。然而,我们最近从珠江下游地区水库分离的拟柱孢藻却能产生花生四烯酸(ARA, 20:4 ω 6),因此拟柱孢藻的非产毒藻株有可能为浮游动物提供较高质量的食物(Lei et al., 2023)。

野外拟柱孢藻的藻丝长度通常为20~100 μ m,在高温季节,珠江下游地区水库中拟柱孢藻的藻丝长度呈显著下降趋势(赵莉等,2017),增加了藻丝被摄食的概率。因此,在藻细胞有毒的情况下,藻丝短化将加剧对浮游动物种群的负面影响。依据现有实验结果的推断,水温升高将增加产毒藻株的比例,也就意味着全球变暖在增加拟柱孢藻优势度的同时也增强了其对浮游动物种群与群落的负面影响,从而影响生态系统的结构(Gao et al., 2022)。

4 展 望

在系统分析全球藻株水平上的生理学、生态学和生物地理学研究数据与结论的基础上, 结合本团队在珠江下游地区的长期观测数据和研究成果, 特别是对比入侵物种所具有的生物学与生态学特征, 我们认为现有的数据和证据更多地支持拟柱孢藻全球分布与扩张的冰期避难所假说这一当前非主流的观点。基于避难所假说和我国生物地理分区特点, 我们认为珠江流域及邻近地区是东亚和全球拟柱孢藻研究的关键区域。就拟柱孢藻在我国的发生和扩张, 我们猜想或假设总结为:

1) 沿南岭东至武夷山, 西至云贵高原, 所形成的山脉是热带-亚热带分界, 南部的珠江流域及邻近地区是拟柱孢藻在冰期的重要避难所。该地区也是热带-亚热带的过渡区, 是拟柱孢藻持续由南向北迁移和扩张的关键跳板。我们认为该地区可能聚集了拟柱孢藻高度的种内遗传多样性, 存在产毒、生长和形态等性状多样化的生态型, 为全球变暖背景下该种向我国和东亚地区北向扩张提供了种源。

2) 作为热带起源的蓝藻种类, 拟柱孢藻在低磷和低氮环境条件下具有多种竞争优势, 同时得益于富营养化对水体营养盐供给的改变, 从而导致该物种能够在中营养化和轻度富营养化的水体中占据优势, 这种优势伴随着气候变暖得到进一步的加强。

3) 气候变暖有利于产毒拟柱孢藻获得竞争优势, 水温增加导致藻丝的短化, 使其被牧食的概率大幅度提高, 并在产毒株生物量增加的条件下, 加剧了对微生物与浮游动物所介导的生态功能的影响。

对上述猜想或假设的检验, 需要整合跨学科的研究方法, 围绕拟柱孢藻的种内遗传/性状多样性与竞争优势, 分离获得区域尺度上具有代表性的地理藻株, 开展基于藻株的多尺度实验研究, 特别利用基因组技术和古湖沼学研究方法, 探讨拟柱孢藻的“入侵”或扩张的生物学与生态基础, 全面地认识拟柱孢藻在气候变化和我国实施大规模污染控制背景下的环境适应性及扩张潜力, 为我国制定拟柱孢藻的监测、评估和管理的国家标准提供科学基础。

参考文献:

- 陈志江, 阮紫曦, 程楠, 等, 2022. 拟柱孢藻 N8 全基因组测序及磷吸收转运通路的比较分析[J]. 水生生物学报, 46(8): 1130-1141.
- 韩博平, 林桂花, 钟秀英, 2006. 水库蓝藻和蓝藻毒素的分布与检测—广东省典型供水水库研究[M]. 北京: 环境科学出版社: 7-8.
- 雷腊梅, 雷敏婷, 赵莉, 等, 2017. 入侵蓝藻——拟柱孢藻的分布特征及生理生态研究进展[J]. 生态环境学报, 26(3): 531-537.
- 雷敏婷, 彭亮, 韩博平, 等, 2018. 广东省水库拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)的分布特征及影响因素分析[J]. 环境科学, 39(12): 5523-5531.
- 李仁辉, 程耀, 耿若真, 等, 2022. 蓝藻拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis*)和尖头藻(*Raphidiopsis*)的分与合[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 50(3): 39-46+165.
- 路琰, 雷敏婷, 叶金梅, 等, 2020. 广东省千灯湖拟柱孢藻(*Cylindrospermopsis raciborskii*)的形态和产毒能力的株间差异及系统进化[J]. 湖泊科学, 32(1): 144-153.
- 苏小妹, 薛庆举, 操庆, 等, 2017. 拟柱孢藻毒素生态毒性的研究进展和展望[J]. 生态毒理学报, 12(1): 64-72.
- 赵莉, 雷腊梅, 彭亮, 等, 2017. 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, 29(1): 193-199.
- ANTUNES J T, LEÃO P N, VASCONCELOS V M, 2015. *Cylindrospermopsis raciborskii*: Review of the distribution, phylogeography, and ecophysiology of a global invasive species[J]. Front Microbiol, 6: 473.
- BAI F, LIU R, YANG Y, et al, 2014. Dissolved organic phosphorus use by the invasive freshwater diazotroph cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* [J]. Harmful Algae, 39: 112-120.
- BAR-YOSEF Y, SUKENIK A, HADAS O, et al, 2010. Enslavement in the water body by toxic *Aphanizomenon ovalisporum*, inducing alkaline phosphatase in phytoplanktons[J]. Curr Biol, 20(17): 1557-1561.
- BERRY J P, LIND O, 2010. First evidence of “paralytic shellfish toxins” and cylindrospermopsin in a Mexican freshwater system, Lago Catemaco, and apparent bioaccumulation of the toxins in “tegogolo” snails (*Pomacea patula catemacensis*)[J]. Toxicon, 55(5): 930-938.
- BURFORD M A, BEARDALL J, WILLIS A, et al, 2016. Understanding the winning strategies used by the bloom-forming cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* [J]. Harmful Algae, 54: 44-53.

- CAO X, XU X, BIAN R, et al, 2020. Sedimentary ancient DNA metabarcoding delineates the contrastingly temporal change of lake cyanobacterial communities [J]. *Water Res*, 183: 116077.
- CIRÉS S, WÖRMER L, BALLOT A, et al, 2014. Phylogeography of cylindrospermopsin and paralytic shellfish toxin-producing nostocales cyanobacteria from Mediterranean Europe (Spain) [J]. *Appl Environ Microbiol*, 80(4): 1359–1370.
- FALFUSHYNSKA H, HORYN O, BRZOZOWSKA A, et al, 2019. Is the presence of Central European strains of *Raphidiopsis* (*Cylindrospermopsis*) *raciborskii* a threat to a freshwater fish? An *in vitro* toxicological study in common carp cells[J]. *Aquat Toxicol*, 206: 105–113.
- GAO X, WANG W, NDAYISHIMIYE J C, et al, 2022. Invasive and toxic cyanobacteria regulate allochthonous resource use and community niche width of reservoir zooplankton[J]. *Freshw Biol*, 67(8): 1344–1356.
- GER K A, URRUTIA-CORDERO P, FROST P C, et al, 2016. The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world [J]. *Harmful Algae*, 54: 128–144.
- GUGGER M, MOLICAR, Le BERRE B, et al, 2005. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains (cyanobacteria) isolated from four continents[J]. *Appl Environ Microbiol*, 71(2): 1097–1100.
- HUISMAN J, CODD G A, PAERL H W, et al, 2018. Cyanobacterial blooms [J]. *Nat Rev Microbiol*, 16(8): 471–483.
- ISVÁNOVICS V, SHAFIK H M, PRÉSING M, et al, 2000. Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures[J]. *Freshw Biol*, 43(2): 257–275.
- LEI L, LAI S, LIU W, et al, 2023. *Chlorella pyrenoidosa* mitigated the negative effect of cylindrospermopsin-producing and non-cylindrospermopsin-producing *Raphidiopsis raciborskii* on *Daphnia magna* as a dietary supplement[J]. *Front Microbiol*, 14: 1292277.
- LEI L, PENG L, HUANG X, et al, 2014. Occurrence and dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* and dissolved cylindrospermopsin in urban reservoirs used for drinking water supply, South China [J]. *Environ Monit Assess*, 186(5): 3079–3090.
- LU Z, LEI L, LU Y, et al, 2021. Phosphorus deficiency stimulates dominance of *Cylindrospermopsis* through facilitating cylindrospermopsin-induced alkaline phosphatase secretion: Integrating field and laboratory-based evidences[J]. *Environ Pollut*, 290: 117946.
- LU Z, YE J, CHEN Z, et al, 2022. Cyanophycin accumulated under nitrogen-fluctuating and high-nitrogen conditions facilitates the persistent dominance and blooms of *Raphidiopsis raciborskii* in tropical waters [J]. *Water Res*, 214: 118215.
- MIHALI T K, KELLMANN R, MUENCHHOFF J, et al, 2008. Characterization of the gene cluster responsible for cylindrospermopsin biosynthesis[J]. *Appl Environ Microbiol*, 74(3): 716–722.
- NEILAN B A, SAKER M L, FASTNER J, et al, 2003. Phylogeography of the invasive cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*[J]. *Mol Ecol*, 12(1): 133–140.
- OHTANI I, MOORE R E, RUNNEGAR M T C, 1992. Cylindrospermopsin: a potent hepatotoxin from the blue-green alga *Cylindrospermopsis raciborskii* [J]. *J Am Chem Soc*, 114(20): 7941–7942.
- PADISÁK J, 1997. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology [J]. *Arch Für Hydrobiol Suppl Monogr Beitrage*, 107(4): 563–593.
- PENG L, XUE X G, TANG Q H, et al, 2020. Phosphorus retention and loss in three types of soils with implications for geographical pattern of eutrophication in China [J]. *Wat Environ J*, 34(S1): 9–18.
- PICCINI C, AUBRIOT L, FABRE A, et al, 2011. Genetic and eco-physiological differences of South American *Cylindrospermopsis raciborskii* isolates support the hypothesis of multiple ecotypes [J]. *Harmful Algae*, 10(6): 644–653.
- PRENTICE M J, HAMILTON D P, WILLIS A, et al, 2019. Quantifying the role of organic phosphorus mineralisation on phytoplankton communities in a warm-monomictic lake[J]. *Inland Waters*, 9(1): 10–24.
- PRENTIS P J, WILSON J R U, DORMONTT E E, et al, 2008. Adaptive evolution in invasive species [J]. *Trends Plant Sci*, 13(6): 288–294.
- SAX D F, STACHOWICZ J J, BROWN J H, et al, 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions[J]. *Trends Ecol Evol*, 22(9): 465–471.
- SHI J Q, OU-YANG T, YANG S Q, et al, 2022. Transcriptional responses to phosphorus in an invasive *Cyanobacterium*, *Raphidiopsis raciborskii*: Implications for nutrient management[J]. *Harmful Algae*, 111: 102150.
- SINHA R, PEARSON L A, DAVIS T W, et al, 2014. Comparative genomics of *Cylindrospermopsis raciborskii*

- strains with differential toxicities [J]. BMC Genomics, 15: 83.
- TAIPALE S J, VENDELÄ A M, LITMANEN J, et al, 2022. Poor nutritional quality of primary producers and zooplankton driven by eutrophication is mitigated at upper trophic levels[J]. Ecol Evol, 12(3): e8687.
- VICO P, BONILLA S, CREMELLA B, et al, 2020. Biogeography of the cyanobacterium *Raphidiopsis* (*Cylindrospermopsis*) *raciborskii*: Integrating genomics, phylogenetic and toxicity data [J]. Mol Phylogenet Evol, 148: 106824.
- WILLIS A, CHUANG A W, WOODHOUSE J N, et al, 2016. Intraspecific variation in growth, morphology and toxin quotas for the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii*[J]. Toxicon, 119: 307–310.
- WOLOSZYNSKA J, 1912. Das Phytoplankton einiger Java-nian Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons[J]. Bull Int Acad Sci Cracoviae Ser B, 6: 649–709.
- WOOD S A, POCHON X, LUTTRINGER-PLU L, et al, 2014. Recent invader or indicator of environmental change? A phylogenetic and ecological study of *Cylindrospermopsis raciborskii* in New Zealand [J]. Harmful Algae, 39: 64–74.
- WU Z, YANG S, SHI J, 2022. Overview of the distribution and adaptation of a bloom-forming cyanobacterium *Raphidiopsis raciborskii*: Integrating genomics, toxicity, and ecophysiology[J]. J Oceanol Limnol, 40(5): 1774–1791.
- WU Z, ZENG B, LI R, et al, 2012. Physiological regulation of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) in response to inorganic phosphorus limitation [J]. Harmful Algae, 15: 53–58.
- XIAO L J, XIE J, TAN L, et al, 2022. Iron enrichment from hypoxic hypolimnion supports the blooming of *Raphidiopsis raciborskii* in a tropical reservoir [J]. Water Res, 219: 118562.
- XIAO M, HAMILTON D P, CHUANG A, et al, 2020. Intra-population strain variation in phosphorus storage strategies of the freshwater *Cyanobacterium Raphidiopsis raciborskii*[J]. FEMS Microbiol Ecol, 96(6): fiae092.
- XU H, QIN B, PAERL H W, et al, 2021. Environmental controls of harmful cyanobacterial blooms in Chinese inland waters[J]. Harmful Algae, 110: 102127.
- YEMA L, LITCHMAN E, de TEZANOS PINTO P, 2016. The role of heterocytes in the physiology and ecology of bloom-forming harmful cyanobacteria [J]. Harmful Algae, 60: 131–138.
- ZHANG J, SHI K, PAERL H W, et al, 2023a. Ancient DNA reveals potentially toxic cyanobacteria increasing with climate change[J]. Water Res, 229: 119435.
- ZHANG X, HUANG Q, LIU P, et al, 2023b. Geography, ecology, and history synergistically shape across-range genetic variation in a calanoid copepod endemic to the north-eastern Oriental[J]. Evolution, 77(2): 422–436.
- ZHENG L, LIU Y, LI R, et al, 2023. Recent advances in the ecology of bloom-forming *Raphidiopsis* (*Cylindrospermopsis*) *raciborskii*: Expansion in China, intraspecific heterogeneity and critical factors for invasion [J]. Int J Environ Res Public Health, 20(3): 1984.

(责任编辑 张冰)