

## 抚仙湖、洱海、滇池浮游藻类功能群 1960s 以来演变特征\*

董 静<sup>1,2</sup>, 李根保<sup>1\*\*</sup>, 宋立荣<sup>1</sup>

(1: 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术重点实验室, 武汉 430072)

(2: 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘 要:** 作为主要的初级生产者, 浮游植物在水生生态系统中扮演着重要的角色, 浮游植物的时空分布反映了生态环境的变化. 依据浮游植物的形态、生理、生态特点而定义的浮游藻类功能群对藻类的耐受性和敏感性进行了描述, 因而浮游藻类功能群的组成是生境特征的良好指示者. 对 1960s 至今抚仙湖、洱海、滇池 3 个高原湖泊的浮游藻类组成进行分析, 并首次将功能群理论运用到这 3 个湖泊. 结果表明, 3 个湖泊的浮游藻类优势功能群组成在近 50 ~ 60 年间发生了明显的改变: 抚仙湖的浮游藻类优势功能群演变过程为 C、X2、Lo、F、P (1960s) — H1、C、P (1980s) — P、C、T (1990s) — T (2000 年以后); 洱海的浮游藻类优势功能群演变过程为 J、Lo、MP、C、H1 (1960s) — C、H1 (1980s) — C、H1 (1990s) — C、H1、M (2000 年以后); 滇池的浮游藻类优势功能群演变过程为 J、N、P、MP、Lo (1960s) — J、P、MP、M (1980s) — J、M (1990s) — M (2000 年以后). 抚仙湖、洱海、滇池水体内的藻类功能群演替趋势特征, 即耐低温物种的减少以及喜营养物种的增加, 表明 3 个高原湖泊在近几十年可能受到了气候变暖和营养程度增加的影响.

**关键词:** 浮游藻类功能群; 高原湖泊; 水温升高; 营养增加; 抚仙湖; 洱海; 滇池

## Historical changes of phytoplankton functional groups in Lake Fuxian, Lake Erhai and Lake Dianchi since 1960s

DONG Jing<sup>1,2</sup>, LI Genbao<sup>1</sup> & SONG Lirong<sup>1</sup>

(1: *State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China*)

(2: *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P. R. China*)

**Abstract:** Phytoplankton is one of the major primary producers and plays important roles in the aquatic ecosystems. The temporal and spatial variations of the algae could reflect the environmental dynamics. In light of the morphological, physiological and ecological characteristics of algae, phytoplankton functional groups theory was applied first time for these lakes to describe the tolerance and preference of algae in detail. The phytoplankton assemblages were considered to be good indicators of environmental conditions. The data of phytoplankton composition dated from the 1960s was collected and analyzed for Lake Fuxian, Lake Erhai and Lake Dianchi, respectively. Great changes have taken place in phytoplankton assemblages in the three lakes during the past 60 years. The historical change of dominant phytoplankton functional groups was demonstrated as C, X2, Lo, F, P (1960s) — H1, C, P (1980s) — P, C, T (1990s) — T (after 2000) for Lake Fuxian; J, Lo, MP, C, H1 (1960s) — C, H1 (1980s) — C, H1 (1990s) — C, H1, M (after 2000) for Lake Erhai; J, N, P, MP, Lo (1960s) — J, P, MP, M (1980s) — J, M (1990s) — M (after 2000) for Lake Dianchi. The reduction of low-temperature tolerance species and increase of high-nutrition preference species dated from the 1960s might give some indication of the environmental changes of warmer temperature and nutrients increases in the three lakes.

**Keywords:** Phytoplankton functional groups; plateau lakes; warming water temperature; nutrients increase; Lake Fuxian; Lake Erhai; Lake Dianchi

\* 国家水体污染控制与治理科技重大专项项目(2013ZX07102-005)和 FEBL 项目联合资助. 2013-11-11 收稿; 2014-02-28 收修改稿. 董静(1988~), 女, 博士研究生; E-mail: happydj111@163.com.

\*\* 通信作者; E-mail: ligb@ihb.ac.cn.

监测水体的生物种群大致可分为4大类,分别为藻类(浮游或底栖)、大型水生植物、无脊椎动物及鱼类<sup>[1]</sup>.选择何种类群进行水体评价由具体情况所定,一般认为,当关注水体的营养水平时,选择藻类(浮游或底栖)和大型水生植物,因为这两种类群对营养水平的变化更敏感<sup>[1]</sup>.

浮游藻类具有典型敏感性和广布性,早在20世纪初就被作为江河、湖泊生物监测的指示生物.鉴于浮游植物群落高度多样化而且大多数物种的发生难以预测,依据浮游植物形态、生理、生态特点,Reynolds提出了相对完整的浮游藻类功能群理论<sup>[2]</sup>.功能群是具有相似适应特点(表面积/体积、运动性、营养利用率、对捕食的敏感性等)藻类的集合,属于同一功能群的藻类通常生长于相同的生境类型或相似的环境条件下<sup>[2]</sup>.它有两方面的含义,一是适应性好的物种较适应性弱的物种更能耐受因子缺乏的限制条件;二是显著被光、磷、碳、氮或者其他因子所限制的生境更可能定居适应性好的物种.目前已描述的功能群种类有39种<sup>[2,3]</sup>,按照Reynolds等<sup>[2,3]</sup>的描述,所有的微囊藻属种归入到功能群M,常见的绿藻,比如栅藻、盘星藻、空星藻等被归入到功能群J,硅藻类小环藻归入功能群C等.相较于仅仅依据同源关系的传统分类水平上的划分,浮游藻类功能群在解释群落的生态学意义方面更具优势,能较好地描述物种生境条件<sup>[2]</sup>.Reynolds等<sup>[2,3]</sup>对功能群的耐受性、敏感性进行了详细的描述,通过生境中存在的功能群种类可以简单地对该生境进行描述,反之根据生境特征也可以预测浮游藻类可能的组成及优势种<sup>[4-7]</sup>.

浮游藻类功能群理论是根据大量的欧洲湖泊浮游藻类调查而提出的,在世界范围内的很多湖泊和水库都有运用<sup>[2,3]</sup>,并被广泛地应用于湖泊水库的生态系统健康评估与管理.在国内,应用功能群理论,笔者曾研究东江水系浮游植物功能群季节动态特征及影响因子,表明功能群分类在分析河流浮游植物组成及季节动态变化的实用性<sup>[8]</sup>.而关于此理论在我国云南高原湖泊的应用还尚未见报道.本文选取位于云南省的3个高原湖泊进行分析,分别是抚仙湖(24°21'28"~24°38'00"N, 102°49'12"~102°57'26"E)、洱海(25°36'~25°58'N, 100°05'~100°17'E)和滇池(24°40'~25°02'N, 102°36'~103°40'E).其中,抚仙湖是云南省最深的湖泊,最大水深155 m,目前处于寡营养状态;洱海是云南省第二大浅水湖泊,目前处于中营养状态;滇池是云南省第一大浅水湖泊,目前处于富营养状态,全年暴发蓝藻水华.通过对历史数据的搜集,本文较为系统地分析了近几十年来云南3个高原湖泊(抚仙湖、洱海和滇池)浮游藻类优势功能群组成的历史变化情况.

## 1 材料与方法

本文主要搜集了近几十年抚仙湖、洱海、滇池3个湖泊浮游藻类优势种组成数据<sup>[9-14]</sup>,按照Reynolds等的方法将鉴定的浮游藻类归入相应的功能群<sup>[2,3]</sup>,从而分析3个湖泊优势功能群组成,并对其生境进行描述.搜集并统计分析这3个湖泊所在区域玉溪市、大理市、昆明市的气温数据,采用SPSS 18.0软件进行年份与气温的线性相关分析, $P < 0.05$ 表示具有显著相关性; $P < 0.01$ 表示具有极显著相关性.

## 2 结果与分析

抚仙湖在1960s由功能群C、X2、L<sub>0</sub>、F、P共同占优势,然而1980s功能群X2、L<sub>0</sub>、F的优势地位已不存在,取而代之的是耐寡氮环境的功能群H1,从1990s开始,功能群T逐渐成为抚仙湖的优势种,并一直处于绝对优势地位,这类藻类具有长的丝状细胞,能够利用深水光,正是因其自身生理特征使其适合生长于深水湖泊中.此外,功能群T对营养缺乏敏感,说明其适宜生长在营养丰富的水体.目前功能群T在抚仙湖占绝对优势,说明抚仙湖营养程度不断升高.在抚仙湖浮游植物功能群优势种更替过程中,优势功能群种类逐渐减少,最终形成了功能群T的绝对优势(表1).

1960s洱海水体优势浮游藻类功能群有J、Lo、MP、C、H1,随后J、Lo、MP的优势地位不复存在,1980s—1990s期间洱海浮游藻类优势功能群由C、H1组成,而2000年之后,功能群M大量出现,与功能群C、H1共同成为洱海的优势种.功能群C、H1、M分别对硅、磷、碳缺乏敏感,说明目前洱海水体中的硅、磷、碳有较高的水平<sup>[9, 14-17]</sup>(表2).

滇池浮游藻类在1960s—1980s期间主要由栅藻、单角盘星藻等组成的功能群J占优势;而1980s功能群M优势地位逐渐显现,与功能群J共同处于优势地位;至2000年后,滇池的浮游藻类绝对优势功能群由M构成.滇池的浮游藻类优势功能群在历史变化过程中呈现明显的由J向M转变的过程(表3).

表 1 1960s 至今抚仙湖浮游藻类优势功能群组成<sup>[9-14]</sup>

Tab. 1 Historical changes of phytoplankton functional groups in Lake Fuxian dated from 1960s

时期	类群	功能群	生境	耐受性	敏感性
1960s	小环藻( <i>Cyclotella</i> spp.)	C	富营养的中小型湖泊	光、碳缺乏	硅耗竭、水体分层
	蓝隐藻( <i>Chroomonas</i> spp.)	X2	中至富营养浅水湖泊的 清洁混合层	水体分层	水体混合、滤食
	飞燕角甲藻( <i>Ceratium hirundinella</i> )	Lo	中营养湖泊的夏季变 温层	隔离、营养	长期的或深度的水体 混合
	葡萄藻( <i>Botryococcus</i> spp.)	F	清洁变温层	低营养、高浊度	二氧化碳缺乏?
1980s	角星鼓藻( <i>Staurastrum</i> spp.)	P	富营养变温层	弱光、碳缺乏	水体分层、硅耗尽
	水华束丝藻( <i>Aphanizomenon flos- aquae</i> )	H1	富营养的、分层及低氮浅 水湖泊	低氮、低碳	水体混合、弱光、低磷
	小环藻	C	富营养的中小型湖泊	光、碳缺乏	硅耗竭、水体分层
1990s	角星鼓藻	P	富营养变温层	弱光、碳缺乏	水体分层、硅耗尽
	小环藻	C	富营养的中小型湖泊	光、碳缺乏	硅耗竭、水体分层
	转板藻( <i>Mougeotia</i> spp.)	T	深水、变温层	光照不足	营养缺乏
2000 年至今	转板藻	T	深水、变温层	光照不足	营养缺乏

“?”表示由葡萄藻等构成的功能群 F 对二氧化碳是否敏感存在不确定性。

表 2 1960s 至今洱海浮游藻类优势功能群组成<sup>[9, 14-17]</sup>

Tab. 2 Historical changes of phytoplankton functional groups in Lake Erhai dated from 1960s

时期	类群	功能群	生境	耐受性	敏感性
1960s	单角盘星藻( <i>Pediastrum simplex</i> )	J	富营养的浅水湖泊、池塘 或者河流	?	弱光
	球空星藻( <i>Coelastrum sphaericum</i> )				
	飞燕角甲藻	Lo	中营养湖泊的夏季变 温层	隔离、营养	长期的或深度的水体 混合
	暗丝藻( <i>Psephonema aenigmatic- um</i> )	?	?	?	?
1980s	湖生鞘丝藻( <i>Lyngbya limnetica</i> )	MP	频繁地被搅动,无机浑浊 浅水湖泊	?	?
	小环藻	C	富营养的中小型湖泊	光、碳缺乏	硅耗竭、水体分层
	水华束丝藻	H1	富营养的、分层及低氮浅 水湖泊	低氮、低碳	水体混合、弱光、低磷
	小环藻	C	富营养的中小型湖泊	光、碳缺乏	硅耗竭、水体分层
1990s	水华束丝藻	H1	富营养的、分层及低氮浅 水湖泊	低氮、低碳	水体混合、弱光、低磷
	小环藻	C	富营养的中小型湖泊	光、碳缺乏	硅耗竭、水体分层
2000 年至今	水华束丝藻	H1	富营养的、分层及低氮浅 水湖泊	低氮、低碳	水体混合、弱光、低磷
	螺旋鱼腥藻( <i>Anabaena spiroides</i> )				
	水华微囊藻( <i>Microcystis flos- aquae</i> )	M	低纬度的小型富营养湖 泊、昼夜分层	日晒	冲击、总碳含量低
	小环藻	C	富营养的中小型湖泊	光、碳缺乏	硅耗竭、水体分层

“?”表示尚不确定。

表 3 1960s 至今滇池浮游藻类优势功能群组成<sup>[9, 14, 18-19]</sup>

Tab. 3 Historical changes of phytoplankton functional groups in Lake Dianchi dated from 1960s

时期	类群	功能群	生境	耐受性	敏感性
1960s	单角盘星藻	J	富营养的浅水湖泊、池塘	?	弱光
	栅藻 ( <i>Scenedesmus</i> spp.)		或者河流		
	鼓藻 ( <i>Cosmarium</i> sp.)	N	中营养变温层	营养缺乏	水体分层、pH 升高
	角星鼓藻 ( <i>Staurodesmus</i> sp.)				
	新月藻 ( <i>Closterium</i> sp.)	P	富营养变温层	弱光、碳缺乏	水体分层、硅耗尽
1960s	粗壮双菱藻 ( <i>Surirella robusta</i> )	MP	频繁地被搅动、无机浑浊浅水湖泊		
	角甲藻 ( <i>Ceratium hirundinella</i> )	Lo	中营养湖泊的夏季变温层	隔离、营养	长期的或深度的水层混合
1980s	盘星藻 ( <i>Pediastrum</i> )	J	富营养的浅水湖泊、池塘	?	弱光
	栅藻		或者河流		
	直链藻 ( <i>Melosira granulata</i> )	P	富营养变温层	弱光、碳缺乏	水体分层、硅耗尽
	卡普龙双菱藻 ( <i>Surirella capronii</i> )	MP	频繁地被搅动、无机浑浊浅水湖泊	?	?
	小颤藻 ( <i>Oscillatoria tenuis</i> )				
1980s	微囊藻 ( <i>Microcystis</i> sp.)	M	低纬度的小型富营养湖泊、昼夜分层	日晒	冲击、总碳含量低
	盘星藻	J	富营养的浅水湖泊、池塘	?	弱光
	栅藻		或者河流		
1990s	微囊藻	M	低纬度的小型富营养湖泊、昼夜分层	日晒	冲击、总碳含量低
2000 年	铜绿微囊藻 ( <i>Microcystis aeruginosa</i> )	M	低纬度的小型富营养湖泊、昼夜分层	日晒	冲击、总碳含量低
至今	惠氏微囊藻 ( <i>Microcystis weissenbergii</i> )				

“?”代表尚不确定.

### 3 讨论

#### 3.1 抚仙湖浮游藻类功能群近代演变

对于抚仙湖来说,1960s 功能群 C、X2、Lo、F、P 占优势. 功能群 C 的代表种是小环藻,这类藻类适合在弱光<sup>[20]</sup>以及低温环境下生长,适合生长温度低于 18℃<sup>[21]</sup>. 功能群 Lo 通常生长在中营养湖泊夏季变温层<sup>[2]</sup>,这类藻类具有鞭毛结构,能够游动利用周围的营养<sup>[22]</sup>,在低温环境下极易占优势<sup>[23]</sup>.

功能群 X2 由蓝隐藻等组成,对水层混合以及光耗尽敏感,虽然功能群 X2 通常生长在中至富营养的水体,但是很多研究表明该类群在很多寡营养的水体大量生长<sup>[24-26]</sup>. Reynolds 等<sup>[2]</sup>表明功能群 X2 对营养敏感性具有不确定性. 该类群也不受温度直接影响,较冷的水体<sup>[27]</sup>或者炎热的夏季水体中都可能大量暴发<sup>[28]</sup>. 隐藻是浮游动物的适口饵料<sup>[28-29]</sup>,一般在浮游动物捕食压力相当大的情况下难以成为优势种. 在 Reynolds 的功能群理论中,尖尾蓝隐藻 (*Chroomonas acuta*) 构成的 X2 功能群对滤食敏感,水体中大量滤食浮游动物的存在不利于此类群的生长.

功能群 P 生长在浅水湖泊,主要生长在富营养分层湖泊的变温层<sup>[3]</sup>,包括角星鼓藻等,这在低纬度的大型中营养湖泊非常常见<sup>[4]</sup>,对光照减少以及水体扰动有很好的适应性<sup>[2, 21]</sup>. 功能群 F 代表种包括清洁种葡萄藻等,适宜在低营养的水体生长且占优势,此时抚仙湖总氮含量为 0.004 mg/L<sup>[9]</sup>.

到了 1980s,在低温占优势的功能群 Lo 不再处于优势地位,这可能与气候变暖,抚仙湖所在区域玉溪市气温升高有关;通过对玉溪市近 50 年的气温数据统计分析表明,气温在此期间以 0.024℃/a 的速率呈线性增加 ( $P < 0.01$ ) (图 1a). 功能群 X2 虽然可能不受温度直接影响,但是温度升高导致的物候学改变,使得滤食者和功能群 X2 的不平衡可能间接导致功能群 X2 的减少. 除此之外,清洁种葡萄藻 (功能群 F) 在抚仙湖也不再是优势种,而喜营养的功能群 P 仍处于优势地位,以及喜多磷的功能群 H1 开始占优势,说明相比 1960s, 1980s 抚仙湖营养水平可能已经有所上升,此时抚仙湖的总氮含量在 0.15 mg/L 左右波动,总磷含量

约为 0.008 mg/L<sup>[30]</sup>.

1990s 由转板藻构成的功能群 T 逐渐占优势,已经成为目前抚仙湖的绝对优势种.事实上转板藻以及其它丝状绿藻在欧洲深水湖泊也大量暴发<sup>[31-32]</sup>,这类藻类适宜生长在总磷含量高的环境<sup>[33]</sup>,进一步说明抚仙湖营养水平升高.1990s 抚仙湖总氮含量持续上升,1992 年高达 0.23 mg/L,此时总磷含量为 0.02 mg/L<sup>[30]</sup>.

### 3.2 洱海浮游藻类功能群近代演变

洱海的浮游藻类优势功能群历史演变过程为 J、Lo、MP、C、H1(1960s)—C、H1(1980s)—C、H1(1990s)—C、H1、M(2000 年以后).对于洱海来说,1960s 优势功能群是 J、Lo、MP、C、H1,然而 1980s—1990s 优势功能群种类明显减少,功能群 C、H1 占绝对优势,其中耐低温的功能群 Lo 不再占优势<sup>[23]</sup>;功能群 MP 是频繁扰动浅水湖泊的代表种<sup>[3]</sup>,在 1980s—1990s 也不再占优势;由单角盘星藻、栅藻等构成的功能群 J 也不再占优势,这说明在 1960s—1990s,洱海可能受所在区域气候变暖的影响.对洱海所在区域大理市的气温数据统计分析表明,近 50 年来大理市气温以 0.121℃/5 a 的速率线性增加( $P < 0.01$ ) (图 1b).喜多磷的功能群 H1 优势地位的出现表明,洱海可能从 1980s 开始水体营养盐含量增加.历史监测数据显示,洱海总氮含量在 1980s 初期为 0.011 mg/L,1990s 后期达到 0.370 mg/L;总磷含量在 1980s 初期为 0.011 mg/L,随后持续上升,至 1990s 初期达到 0.039 mg/L<sup>[35]</sup>.

### 3.3 滇池浮游藻类功能群近代演变

滇池的浮游藻类优势功能群历史演变过程为 J、N、P、MP、Lo(1960s)—J、P、MP、M(1980s)—J、M(1990s)—M(2000 年以后).对于滇池来说,在 1960s,功能群 J、N、P、MP、Lo 占优势;而 1980s 功能群 J 仍处于绝对优势地位,但是适宜于低温环境的功能群 Lo 和耐受营养缺乏、对 pH 升高敏感的功能群 N 不再占优势,取而代之的是功能群 M;至 1990s,功能群 M 在滇池处于绝对优势地位.说明此时期滇池水体水温升高以及营养程度增加.通过对滇池所在区域昆明市的气温数据统计分析表明,近 50 年来气温以 0.051℃/a 的速率线性增加( $P < 0.01$ ) (图 1c).1950s 滇池的总氮含量为 0.22 mg/L<sup>[9]</sup>,至 1990s 末期总氮含量为 2.04 mg/L;总磷含量也由 1957 年的 0.11 mg/L 升至 1999 年的 0.33 mg/L<sup>[38]</sup>.促进微囊藻占优势的因子有很多,包括资源竞争、光照条件、高温耐受力、不易被捕食、超强的胞内营养储存能力以及铵盐利用率、对微量元素的竞争等<sup>[39]</sup>.通过功能群对环境适应性的分析,可推断出高温、营养增加、pH 升高在促进滇池功能群 M 发展上可能扮演着重要的角色.

传统浮游藻类鉴定是在分类水平上进行的,在同源性分类类群中,各个类群中囊括了各种各样的形态类群(形态特点包括体积、最大线性直径、表面积,是否存在胶被、鞭毛、伪空泡、异形胞、硅骨架结构等)<sup>[41]</sup>;有研究表明形态与功能性质方面有很好的关联性,例如生长率、资源吸收、光抑制特性都依赖于有机体的直径、体积及表面积体积比<sup>[42]</sup>.再者,滤食性浮游动物的滤食效率深受浮游植物形态的影响<sup>[43]</sup>.由此,同一分类类群内的物种由于形态特点的差异可能适应于不同的生境,而在同一生境内发生的物种可能属于不同分类类群.相较于传统的浮游藻类分类,Reynolds 等根据浮游藻类的生理生态形态特点定义的浮游藻类功能群理论在判断物种发生和环境预测方面具有更重要的生态学意义<sup>[2]</sup>.通过本文分析,功能群理论能很好地适用于云南 3 大高原湖泊,3 个湖泊浮游藻类功能群的近代演变反映的环境因子变化与实测环境因子变化相一致.

## 4 结论

1) 应用功能群理论揭示 3 个高原湖泊各自的浮游藻类演替特征,即抚仙湖的浮游藻类优势功能群演变过程为 C、X2、Lo、F、P(1960s)—H1、C、P(1980s)—P、C、T(1990s)—T(2000 年以后);洱海的浮游藻类优势功能群演变过程为 J、Lo、MP、C、H1(1960s)—C、H1(1980s)—C、H1(1990s)—C、H1、M(2000 年以后);滇池的浮游藻类优势功能群演变过程为 J、N、P、MP、Lo(1960s)—J、P、MP、M(1980s)—J、M(1990s)—M(2000 年以后).

2) 3 个高原湖泊浮游藻类功能群组成不尽相同,但是近代历史演变过程中都是耐低温功能群优势降低,喜营养功能群优势增加,这揭示了 3 个湖泊在过去 50 年间受到气温升高、营养增加的双重影响.这与实测的环境因子变化相一致.

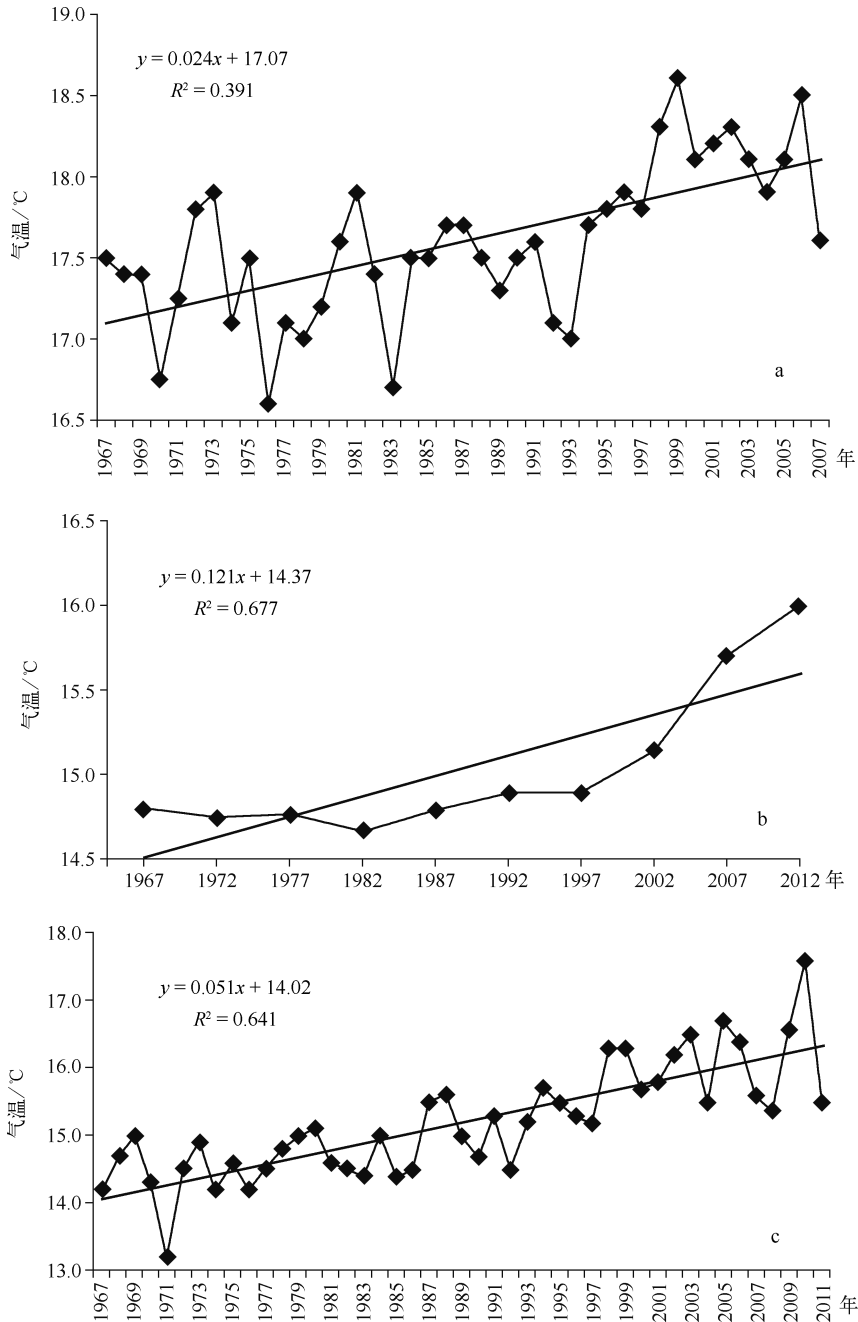


图 1 1957—2010 年玉溪市<sup>[34]</sup> (a)、大理市<sup>[36-37]</sup> (b) 和昆明市<sup>[40]</sup> (c) 气温变化

Fig. 1 The air temperature changes in Yuxi City(a), Dali City(b) and Kunming City(c) during 1957 – 2010

### 5 参考文献

[ 1 ] Hering D, Johnson RK, Kramm S *et al.* Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshwater Biology*, 2006, **51** ( 9 ): 1757-1785.

- [ 2 ] Reynolds CS, Huszar V, Kruk C *et al.* Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 2002, **24**:417-428.
- [ 3 ] Padišak J, Crossetti LO, Naselli-Flores L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 2009, **621**:1-19.
- [ 4 ] Huszar VLM, Silva LHS, Marinho M *et al.* Cyanoprokaryote assemblages in eight productive tropical Brazilian waters. *Hydrobiologia*, 2000, **424**:67-77.
- [ 5 ] Kruk C, Mazzeo N, Lagerot G *et al.* Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *Journal of Plankton Research*, 2002, **24**:901-912.
- [ 6 ] Salmaso N, Padišák J. Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 2007, **578**: 97-112.
- [ 7 ] Zhang X, Xie P, Chen FZ *et al.* Driving forces shaping phytoplankton assemblages in two subtropical plateau lakes with contrasting trophic status. *Freshwater Biology*, 2007, **52**: 1463-1475.
- [ 8 ] 董 静,李艳晖,李根保等. 东江水系浮游植物功能群季节动态特征及影响因子. *水生生物学报*, 2013, **37**(5): 836-843.
- [ 9 ] 黎尚豪,俞敏娟,李光正等. 云南高原湖泊调查. *海洋与湖沼*, 1963, **5**(2):87-113.
- [ 10 ] 邓新晏,许继宏. 澄江抚仙湖藻类植物研究. *云南大学学报:自然科学版*, 1996, **18**(2):139-145.
- [ 11 ] 李荫玺,陆 娅,刘 红等. 抚仙湖浮游植物发展趋势分析. *云南环境科学*, 2003, **22**(3):34-35.
- [ 12 ] 李荫玺,王 林,祁云宽等. 抚仙湖浮游植物发展趋势分析. *湖泊科学*, 2007, **19**(2):223-226.
- [ 13 ] 潘继征,熊 飞,李文朝等. 抚仙湖浮游植物群落结构、分布及其影响因子. *生态学报*, 2009, **29**(10):5376-5385.
- [ 14 ] 倪兆奎,王圣瑞,金相灿等. 云贵高原典型湖泊富营养化演变过程及特征研究. *环境科学学报*, 2011, **31**(12): 2681-2689.
- [ 15 ] 杜宝汉. 洱海生态环境恶化及综合治理对策研究. *海洋与湖沼*, 1994, **25**(3):312-318.
- [ 16 ] 董云仙. 洱海藻类的初步研究. 见:云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社, 1989.
- [ 17 ] 吴庆龙,王云飞. 洱海生物群落的历史演变分析. *湖泊科学*, 1999, **11**(3):267-273.
- [ 18 ] 钱澄宇,邓新晏,王若南等. 滇池藻类植物调查研究. *云南大学学报*, 1985, **7**(增刊):10-25.
- [ 19 ] 张 梅,李 原,王若南. 滇池浮游植物的生物多样性调查研究. *云南大学学报:自然科学版*, 2005, **27**(2): 170-175.
- [ 20 ] Reynolds CS. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory.* Oldendorf:Ecology Institute, 1997.
- [ 21 ] da Silva CA, Train S, Rodrigues LC. Phytoplankton assemblages in a Brazilian subtropical cascading reservoir system. *Hydrobiologia*, 2005, **537**: 99-109.
- [ 22 ] Lopes MRM, de Bicudo CEM, Ferragut MC. Short term spatial and temporal variation of phytoplankton in a shallow tropical oligotrophic reservoir, southeast Brazil. *Hydrobiologia*, 2005, **542**: 235-247.
- [ 23 ] Huszar V, Kruk C, Caraco N. Steady-state assemblages of phytoplankton in four temperate lakes (NE U. S. A. ). *Hydrobiologia*, 2003, **502**: 97-109.
- [ 24 ] Salmaso N. Ecological patterns of phytoplankton assemblages in Lake Garda: seasonal, spatial and historical features. *Journal of Limnology*, 2002, **61**: 95-115.
- [ 25 ] Dokulil MT, Teubner K. Steady state phytoplankton assemblages during thermal stratification in deep alpine lakes. Do they occur? *Hydrobiologia*, 2003, **502**: 65-72.
- [ 26 ] Pybus C, Pybus MJ, Ragneborn-Tough L. Phytoplankton and charophytes of Lough Bunny, Co. Clare. *Biology & Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy. The Royal Irish Academy*, 2003, **103**(3): 177-185.
- [ 27 ] Barlow SB, Kugrens P. Cryptomonads from the Salton Sea, California. *Hydrobiologia*, 2002, **473**: 129-137.
- [ 28 ] Barone R, Naselli-Flores L. Distribution and seasonal dynamics of Cryptomonads in Sicilian water bodies. *Hydrobiologia*, 2003, **502**:325-329.
- [ 29 ] Reynolds CS, Thompson JM, Ferguson AJD *et al.* Loss processes in the population dynamics of phytoplankton maintained in closed systems. *Journal of Plankton Research*, 1982, **4**(3):561-600.
- [ 30 ] 侯长定. 抚仙湖富营养化现状、趋势及其原因分析. *云南环境科学*, 2001, **20**(3):39-41.
- [ 31 ] Sommer U. Seasonal succession of phytoplankton in Lake Constance. *BioScience*, 1985, **35**:351-357.
- [ 32 ] Sommer U. The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of Central-

- Europe. *Hydrobiologia*, 1986, **138**:1-7.
- [33] McCormick PV, O'dell MB. Quantifying periphyton responses to phosphorus in the Florida Everglades: a synoptic-experimental approach. *Journal of the North American Benthological*, 1996, **15**: 450-468.
- [34] 谷桂华. 抚仙湖水温特征及趋势分析. 人民珠江, 2008, (5): 38-39.
- [35] 王云飞, 潘红玺, 吴庆龙等. 人类活动对洱海的影响及对策分析. 湖泊科学, 1999, **11**(2): 123-128.
- [36] 董保举, 刘劲松, 朱以维等. 云南大理市 45 年气温及降水变化特征研究. 中国气象学会 2008 年年会气候变化分会场论文集, 2008.
- [37] 黄慧君, 王永平, 李庆红. 气候变暖背景下洱海水面蒸发量的变化及影响因素. 气象与环境学报, 2010, **26**(1): 32-35.
- [38] 莫美仙, 张世涛, 叶许春等. 云南高原湖泊滇池和星云湖 pH 值特征及其影响因素分析. 农业环境科学学报, 2007, **26**(增刊): 269-273.
- [39] Yoshinaga I, Hitomi T, Miura A *et al.* Cyanobacterium *Microcystis* bloom in a eutrophicated regulating reservoir. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 2006, **40**(3): 283-289.
- [40] 董 草, 吴 亮, 林 萍等. 气候变化对昆明园林环境的影响. 山东林业科技, 2012, **3**: 6-11.
- [41] Kruk C, Huszar VLM, Peeters ET *et al.* A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 2010, **55**(3): 614-627.
- [42] Reynolds CS. Functional morphology and adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: Sandgren CD ed. Growth and survival strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press, 1988: 388-433.
- [43] Burns CW. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography*, 1968, **13**: 675-678.