

## 淡水浮游植物功能群的概念、划分方法和应用\*

胡 韧, 蓝于倩, 肖利娟, 韩博平\*\*

(暨南大学生态学系, 广州 510632)

**摘 要:** 作为淡水水体的主要初级生产者, 浮游植物群落对环境变化的响应十分迅速, 因此被用来作为评估水体生态系统状况的指示性生物类群. 如何利用浮游植物群落的种类组成信息, 来解读其所响应的生态环境特征和变化, 以及认识浮游群落结构变化的过程和驱动因素一直是淡水生态学研究的重要内容. 根据生态位原理, 生态学家们把生活习性和生存策略相似的浮游植物种类归于同一个“功能群”, 作为群落结构与响应分析的基本单元. 浮游植物功能群已被广泛应用于各种淡水水体, 功能群的分类和方法也得到了不断的改进和完善. 应用较多的功能群划分系统有 FG、MFG、MBFG 和 PFT. 目前, 我国浮游植物工作者也陆续开始采用浮游植物功能群来分析群落结构和反映水体环境特征, 但常常会面临功能群划分上的困难. 由于不同功能群划分方法存在较大差异, 在使用上需要了解不同划分方法的原理和差别. 本文综述了这 4 种功能群分类方法的特征和应用情况, 并对它们的优劣进行了评价和对比, 同时介绍了基于功能群的 Q 指数评价方法, 为我国浮游植物群落水平上的相关研究和应用提供方便与参考.

**关键词:** 浮游植物; 功能群; 分类

## The concepts, classification and application of freshwater phytoplankton functional groups

HU Ren, LAN Yuqian, XIAO Lijuan & HAN Boping

(Department of Ecology, Jinan University, Guangzhou 510632, P. R. China)

**Abstract:** As the primary producers in lakes and reservoirs, phytoplankton assemblages act promptly to environmental changes. They are the most important biological indicators for evaluating the status of aquatic ecosystems. It is a challenging task in freshwater ecology to reveal the driving mechanism of phytoplankton succession and their structural responses to environmental changes through the information within their assemblages. Ecologists ascribe phytoplankton species sharing identical or similar life style and living strategy into a basic unit—“functional group” in the response analysis to environmental change. As functional groups could accurately reflect the changes of aquatic environments, the functional grouping methods have been widely applied in many aspects of freshwater phytoplankton ecology. The classification of functional groups has also been improved and supplemented in the recent applications. The most popular functional classification systems are the FG (Functional Groups), MFG (Morpho-Functional Groups), MBFG (Morphology-Based Functional Groups) and PFT (Plant Functional Types). These classification methods have been used recently to analyse the relationship between phytoplankton assemblages and their aquatic environmental variables in China. As there existing fundamental difference between these classification methods, the users usually face difficulties in ascribing clearly every phytoplankton species into the right functional groups. The paper reviewed the features of each classification method and its application to improve the application in China.

**Keywords:** Phytoplankton; functional group; taxonomy

### 1 浮游植物功能群概念的产生背景

浮游植物是在淡水水体中营浮游生活的一类光合自养生物, 它们的个体寿命通常很短, 从几个小时到几十天, 在一个生长期可以繁殖很多代. 短的世代周期和生活史导致浮游植物的群落组成变化差异很大. 由于个体较小, 浮游植物对环境变化的响应十分迅速<sup>[1-3]</sup>, 其丰度和优势种群可以有效地反映人类活动对水

\* 国家自然科学基金项目(U0733007)和广东省水利科技创新项目(2011-02)联合资助. 2014-04-29 收稿; 2014-08-09 收修修改稿. 胡韧(1975~), 男, 博士; E-mail: thuren@jnu.edu.cn.

\*\* 通信作者; E-mail: tbphan@jnu.edu.cn.

生态环境的短期影响。浮游植物的群落结构、生物量以及发生水华的强度和频度,都可以作为衡量水体生态系统长期变化的重要指标<sup>[4]</sup>。通常情况下,一个样品中存在大量的浮游植物种类,但通常只有少数种类具有较高的丰度<sup>[5]</sup>,甚至某些出现在样品中的种类是被水流从沿岸或底质中带过来的<sup>[6]</sup>,怎么利用这些种类数据来准确地判断环境的状态呢?在传统的做法中,生态学家通常用分类单元,如以门或纲为单位来归类浮游植物数据,试图解释浮游植物群落演替与环境变化的关系。然而,像同属于绿藻纲的丝状绿藻、单细胞鞭毛绿藻和大型群体绿藻,它们所适应的环境条件可能完全不同。为解决这些问题,生态学家们定义了基于指示种/种群<sup>[7-8]</sup>、多样性指数<sup>[9-10]</sup>、浮游植物综合指数<sup>[11]</sup>、鼓藻商<sup>[12]</sup>、硅藻商<sup>[13]</sup>等方法评价水体环境状况。然而,这些指数(指标)都只能反映出环境状态的一个或几个方面,而且其结果往往差异较大,甚至存在冲突,结果和结论的解读存在很大的随意性和主观性<sup>[14]</sup>。

随着人类活动对环境影响的加剧和生态系统定量管理要求的提高,人们开始关注这些影响的估计或预测,诸如水文<sup>[15]</sup>、水动力学条件改变<sup>[16]</sup>、营养盐削减<sup>[17]</sup>或食物链改造<sup>[18]</sup>后浮游植物组成和丰度的变化情况。然而,在大量环境因子同时存在,没有理论模型的情况下,受环境变量随机性的影响,准确地预测哪个种类(属)将成为优势种(属)很困难,甚至不可能。某一个种类是否成为特定水体环境的优势种群,不仅仅受到环境因子的制约,还会因一些偶然因素(如先锋种的补充数量<sup>[19]</sup>、建群过程中的扰动<sup>[20]</sup>等)而改变。所以人们开始考虑,不是用某一个优势种,而是用具有相同生态位的优势种的组合——功能群<sup>[21]</sup>,来分析和评价环境变化和浮游植物的响应。同样地,对于预测环境变化后的浮游植物群落结构的要求来说,预测适应某个生境的优势功能群,要比预测具体的优势种更可行。

浮游植物功能群的出发点是把形态、生理和生态特征相似的浮游植物归为一组,群组内的浮游植物具有相同或相近的生存策略(生态位),每一个组可以反映特定生境类型。Grime<sup>[22]</sup>在1977年发表了植物功能群研究的第一篇论文,揭开了陆地植物生态学功能群研究的序幕。1980年Reynolds发现环境条件相似的水体有着相似的浮游植物群落,就此把浮游植物分成不同的“集群(association)”,即浮游植物功能群概念的前身<sup>[23]</sup>。2002年Reynolds将功能群的概念引入水生态系统,第一次将浮游植物划分为31个不同的功能群(Functional Group, FG)<sup>[21]</sup>;2003年Weithoff依据浮游植物的形态和功能特征,提出了植物功能型(Plant Functional Types, PFT)的概念<sup>[24]</sup>;2007年Salmaso等结合FG功能群和PFT功能型的优点,提出了MFG(Morpho-Functional Groups)功能群划分法,将浮游植物划分为31个MFG类群<sup>[25]</sup>;2009年和2012年,Padisák等和Tolotti等分别对这两种方法进行了修正和补充<sup>[26-27]</sup>;2010年Kruk等主要根据形态特征参数,提出MBFG(Morphology-Based Functional Group)划分法,将所有浮游植物分为7个功能类群,使得功能群的应用大为简化<sup>[28]</sup>。鉴于这些浮游植物功能群在水生态环境系统中得到越来越广泛的研究和应用,而不同功能群划分的出发点存在差异,在使用上需要了解不同划分方法的本质和差别。

## 2 浮游植物功能群的发展和定义

“功能群”的概念最早由Grime提出,把陆地植物分为竞争者(competitors)、压力承受者(stress tolerators)和机会殖民者(ruderals)进行研究,这就是著名的C-S-R植物生态对策模型(三角模型)<sup>[22]</sup>。Reynolds在研究英国西北部5种不同湖泊系统类型的浮游植物周期性变化时,将同时出现且随着环境条件变化相应增加或减少的浮游植物归为14个“集群”<sup>[23]</sup>,后来又增加到了19个<sup>[29]</sup>。这种“集群”实际上就是功能群的前身,因为它本身就是把适应相同生态位的优势/次优势种群组合的结果。然而,这种组合只是环境条件和藻类组成相匹配的一个经验组合,并未联系到藻类本身的生理、生态特征及功能,因此,还不是真正意义上的“Functional Group 功能群”。Reynolds在研究浮游植物的竞争与群落组成时,将Grime的三角模型引入了浮游植物生态学研究,并把光照和营养盐分别作为干扰和胁迫的环境因子,建立了浮游植物的C-S-R模型<sup>[30]</sup>。其中C策略(竞争)种类在低干扰、低胁迫的湖泊形成优势,S策略(耐受)种类在低干扰、高胁迫的湖泊形成优势,R策略(机会殖民)种类在高干扰、低胁迫的水体形成优势。在后续的研究过程中,逐渐把浮游植物的外型特征、生理特征与其生态适应性结合起来,并增加了更多的“集群”<sup>[31-32]</sup>。尤其是把形态特征的

量化数据:最大体长(m)、面积(s)及体积(v)和 C-S-R 生态环境适应策略相联系,发现参数一致的集群往往有着共同的生存环境<sup>[33-34]</sup>. Kruk 利用 CCA 分析 Montevideo 城市湖泊的浮游植物“集群”和环境因子之间的关系时,更是发现利用 17 个“集群”可以使环境变量的解释度高达 78%,远远超过了传统形态学分类的方法<sup>[35]</sup>. 于是,Reynolds 将所有浮游植物分成了 31 个不同的“集群”,并正式将其命名为“功能群”<sup>[21]</sup>. 在狭义的功能群定义中,具有相似的形态和生理特征,能适应相似的生态环境的浮游植物集群称为功能群. 而广义的功能群定义则不强调形态相似的问题,凡是在特定水体环境中,具有专门的适应特征或需求(如:在低浓度下,高的氮、磷、碳吸收能力或对硅的特殊需求或吸光能力强)的浮游植物集群,都属于同一功能群<sup>[21]</sup>.

新的功能群在后续的研究过程中被陆续总结出来<sup>[36-37]</sup>,到 2009 年大家公认的 FG 功能群已达 38 个<sup>[26]</sup>. 与 Reynolds 不同的是,Weithoff 并不赞同把功能群分为固定的组合,他认为水体中浮游植物的组合是复杂多变的,因此针对特定的环境应该适用各自的功能型<sup>[24]</sup>,而不是机械地套用别的水体中的功能群. MFG 的提出主要是为了解决 FG 功能群复杂难分的问题<sup>[25]</sup>. 通过选择一些比较容易获取的形态和生理生态变量,摒弃了诸如生长速率等不易了解的变量,将浮游植物同样分成了 31 个 MFG,并用它很好地解释了 Garda 湖和 Stechlin 湖的浮游植物演替与环境变化之间的关系. MBFG 分类则进一步精简了所需的指标,只提取了 C-S-R 模型的大小和比表面积,加上鞭毛、硅壁、胶被和伪空胞的有无 4 个参数,把所有浮游植物归到了 7 个不同的功能群<sup>[28]</sup>.

### 3 4 种浮游植物功能群划分方法和原则

浮游植物的生长和季节性演替都会受到各种外部或内部环境因子的影响<sup>[20,38]</sup>,不同种类从形态和生理上发展出了不同的适应策略以在相应的环境条件下生存<sup>[39,40]</sup>. FG、MFG 和 MBFG 作为 3 种主要的功能群分类系统,都是将一个生态系统内具有相似结构特征或行为上表现出相似特征的种类归为同一个类群,从而尽可能多地捕捉到浮游植物群落的变化情况,在反映浮游植物群落应对环境变化时组成变化的同时,也反映了浮游植物所处水体生态环境的状况.

#### 3.1 FG 功能群

FG 是最早提出的功能群系统,也是使用时间最长的浮游植物功能群分类方法. 它将符合某一特定生境类型、具有相似敏感性的浮游植物物种归为同一功能类群. 该功能群分类方法的建立具有最重要的两个生态学假设:其一,适应能力强的物种比适应能力弱的更能耐受环境中的限制因素;其二,包含多种环境因子的复杂环境总会被一系列适应性相似的物种占据. 因而这一分类方法认为通过判断占据优势功能群所适应的生境类型,就能说明该研究水体的状况. FG 的功能群最初是 31 个,后来在应用过程中逐渐发展出了 9 个新的功能群:MP 为以硅藻为主的水体中阶段性浮游或非浮游藻类<sup>[37]</sup>;TB、TC、TD 为河流植物样品中的非浮游藻类(用于上游生态条件的评估)<sup>[41]</sup>;XPh 为壳衣藻(*Phacotus*)设置,因为它需要碱性且钙质丰富的水体,而其它 X 功能群的种类不需要(从而将其从酸性或中性水体区分开来)<sup>[26]</sup>;WS 为黄群藻(*Synura*)设置,最初与具有混合营养能力、喜好有机质丰富水体的 W1 功能群种类,如裸藻(*Euglena*)等合并在一起,现在从 W1 功能群分离出来,特指适应因植物腐烂分解导致有机质丰富的小型或临时性水体的种类<sup>[42]</sup>;NA 是在热带湖泊中发现的一个奇特新组合(最初在巴西发现),主要由鼓藻和部分绿球藻目种类组成,在分层期的水体表层成为优势种<sup>[43]</sup>. 鼓藻是密度仅次于硅藻的非运动种类,热带地区水体昼夜温差带来的日混合现象使它们得以悬浮在表层水体.

FG 在实际划分中,需要浮游植物的定性及定量数据与水环境相关数据的结合,这就意味着研究工作者不仅要浮游植物种类和生理生态习性有一定的洞悉能力,而且要熟悉水体的环境状况. 除了常规水化指标的测定,流速、水体深度、混合层深度、气温等都需要测量,分类过程中还需要根据水体洁净程度、水体深度、富营养程度、混合状况、水层位置、流速快慢、气候状况、周边环境,甚至相关浮游植物种类是否同时出现等,来判断其所属的功能群(表 1).

表 1 FG 功能群的主要识别特征和代表种类(补充至 39 个)(修改自文献[21])

Tab. 1 Main classification features and representatives of FG

FG	环境特征	耐受	敏感	代表属/种
codon A	贫营养、洁净、深水	低营养	pH 升高	<i>Urosolenia</i> , <i>Cyclotella comensis</i>
codon B	中营养、中小型或大型浅水水体	低光照	pH 升高、硅元素缺乏、水体分层	<i>Aulacoseira</i> , <i>Cyclotella</i> , <i>Stephanodiscus</i>
codon C	富营养、中小型水体	低光照、低含碳量	硅消耗、水体分层	<i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>Cyclotella</i> , <i>Asterionella</i>
codon D	含有营养盐、浑浊	冲刷	营养缺乏	<i>Synedra</i> , <i>Nitzschia</i>
codon N	持续或半持续的混合水层	低营养	水体分层、pH 升高	<i>Cosmarium</i> , <i>Staurastrum</i>
codon NA	贫到中营养、静水、低纬度地区		水体混合	<i>Cosmarium</i> , <i>Staurodesmus</i> , <i>Staurastrum</i>
codon P	持续或半持续的混合水层	中程度的低光照和低碳含量	水体分层、硅元素缺乏	<i>Aulacoseira</i> , <i>Granulate</i> , <i>Closterium</i>
codon MP	经常性搅动、浑浊、浅水	混合搅动		<i>Pseudanabaena</i> , <i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Achnanthes</i>
codon T	持续混合水层	低光照	营养缺乏	<i>Mougeotia</i> , <i>Mesotaenium</i>
codon TC	富营养、静水或者流动缓慢、具有挺水植物		冲刷作用	<i>Lyngbya</i> , <i>Gloeocapsa</i>
codon TD	中营养、静水或者流动缓慢、具有沉水植物		冲刷作用	附生的鼓藻、丝状绿藻和底栖硅藻
codon TB	强急流	冲刷		附生的硅藻
codon S1	混合浑浊、透明度低	极低的光照	冲刷作用	<i>Planktothrix</i> , <i>Limnothrix</i> , <i>Pseudanabaena</i>
codon S2	温暖、高碱性、浅水	低光照	冲刷作用	<i>Spirulina</i> , <i>Arthrospira platensis</i>
codon SN	温暖、混合	低光照、低营养	冲刷作用	<i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Raphidiopsis</i>
codon Z	贫营养	低营养	低光照、牧食作用	<i>Synechococcus</i> , <i>Cyanobium</i>
codon X3	贫营养、混合、浅水	恶劣环境条件	水体混合、牧食作用	<i>Chlorella</i> , <i>Ochromonas</i> , <i>Schroederia</i>
codon X2	中到富营养、浅水	分层	水体混合、滤食作用	<i>Chrysocromulina</i> , <i>Ochromonas</i> , <i>Chroomonas</i>
codon X1	超富营养、浅水	分层	营养缺乏、滤食作用	<i>Monoraphidium</i> , <i>Chlorella</i> , <i>Ochromonas</i>
codon XPh	含钙高、光照好、碱性、小型水体		酸性、低营养	<i>Phacotus</i>
codon E	贫营养或异养型、小型水体、浅水	低营养(有赖于混合营养)	二氧化碳缺乏	<i>Dinobryon</i> , <i>Mallomonas</i> , <i>Epipyxis</i>
codon Y	静水环境	低光照	吞噬作用	<i>Glenodinium</i> , <i>Gymnodinium</i> , <i>Cryptomonas</i>
codon F	中到富营养、洁净、混合强	低营养、高浑浊	二氧化碳缺乏	<i>Botryococcus</i> , <i>Oocystis</i> , <i>Kirchneriella</i>
codon G	富营养、停滞水体	高光照	营养盐缺乏	<i>Volvox</i> , <i>Eudorina</i> , <i>Pandorina</i>
codon J	高营养、混合、浅水		高光照	<i>Pediastrum</i> , <i>Coelastrum</i> , <i>Crucigenia</i>
codon K	富营养的浅水		水体高度混合	<i>Aphanocapsa</i> , <i>Aphanothece</i> , <i>Chlorella</i>
codon H1	富营养、分层、含氮低、浅水	低含氮量、低含碳量	水体混合、低光照、低含磷量	<i>Anabaena</i> , <i>Anabaenopsis</i> , <i>Aphanizomenon</i>
codon H2	贫到中营养、深水、光照好	低含氮量、低含碳量	水体混合、低光照	<i>Anabaena</i> , <i>Gloeotrichia</i>
codon U	贫到中营养、分层、上层营养被耗尽而深层仍有	低营养	二氧化碳缺乏	<i>Uroglena</i>
codon Lo	贫到富营养、中到大型水体、可深可浅	营养分层	长时间或深层的混合	<i>Peridinium</i> , <i>Gymnodinium</i> , <i>Merismopedia</i> , <i>Woronichinia</i>
codon LM	富到超富营养、中小型水体	很低的碳含量	水体混合、低光照	<i>Ceratium</i> , <i>Peridinium</i> , <i>Gomphosphaeria</i>

续表

FG	环境特征	耐受	敏感	代表属/种
codon M	小到中型、富营养到超富营养、稳定、透明度较高	暴晒	冲刷作用、低光照	<i>Microcystis</i>
codon R	贫到中营养、分层	低光照、较强的分层作用	水体不稳定	<i>Planktothrix rubescens</i> 、 <i>P. mougeotii</i>
codon V	富营养、具有明显氧化还原性	极低的光照、强分层作用	水体不稳定	<i>Chromatium</i> 、 <i>Chlorobium</i>
codon W1	有机污染、浅水	高生化需氧量	牧食作用	<i>Euglena</i> 、 <i>Phacus</i> 、 <i>Gonium</i>
codon W2	中营养、浅水			<i>Trachelomonas</i> 、 <i>Strombomonas</i>
codon Ws	富含植物分解有机质		酸性	<i>Synura</i>
codon Wo	富含有机质或水生生物腐败物			<i>Chlamydomonas</i> 、 <i>Pyrobotrys</i> 、 <i>Chlorella</i> 、 <i>Beggiatoa alba</i>
codon Q	富含腐殖质、酸性、小型水体			<i>Gonyostomum</i> 、 <i>Heterosigma</i>

### 3.2 MFG 功能群

MFG 分类划分是基于形态和功能特征来解释浮游植物群落季节变化的功能群分类方法。由于浮游植物的形态和功能特征在很大程度上影响着不同浮游植物所采取的生存策略,造成了浮游植物间不同的沉降特征、生长速率、营养光照获得率、捕食压力的适应性等。因此,该分类方法将重点放到了浮游植物形态和功能特征的区分上。

MFG 划分功能群的标准包括了运动能力、获得碳和营养物质的混合营养能力、特殊的营养需求、大小和形状以及胶被的有无等(表 2)。首先,是按照鞭毛的有无,将浮游植物划分为主动运动、适合生长在分层水体的具鞭毛浮游植物和被动漂浮的不具鞭毛浮游植物两大类。其中具有鞭毛的浮游植物又按照营养类型划分为混合营养和光合自养型,光合自养的种类主要是具鞭毛的绿藻,混合型则主要是具有鞭毛的金藻、甲藻、裸藻;而无鞭毛的种类则分为蓝藻、硅藻和其他藻类,再根据具体的大小、单细胞或群体、有无伪空胞、是否为细丝状、有无胶质包被进一步细分。具体分类方法见表 2。

MFG 方法对于研究者的浮游植物分类鉴定能力要求不高,只需要具备一些基础知识,并且能根据显微镜下观察到的形态进行判断归类。该方法较 FG 更为简便,解决了浮游植物系统分类上准确性的难题,为研究种群演替和比较不同环境的种群组成提供了更加高效、简便的方法。MFG 方法提出后也得到了广泛的关注<sup>[44-46]</sup>, Tolotti 等在研究奥地利一个高山湖泊时,把群体羽纹硅藻划分出了一个新的 MFG 功能群——6c<sup>[27]</sup>。这一类群的浮游植物反映了水体的高磷、高溶解硅的营养状态和水体混合强的水动力学状态。

### 3.3 MBFG 功能群

对比前面两种功能群分类方法,MBFG 的划分操作起来要更简单(表 3)。该分类方法利用浮游植物种对所处环境变化的不同形态特征响应,反映某一特定生境模块的状况。只要根据浮游植物的大小、比表面积、特殊附带结构的有无、鞭毛的有无、硅质甲壳的有无、硅质鞭毛的有无以及群体胶质包被的有无这几个简单的形态特征,就可以清晰、不重叠地将复杂的浮游植物划分 7 个简单易懂的功能群(表 3)。在生态方面,MBFG 方法主要考虑的是功能群的资源(光、氮、磷、硅、碳等)获取能力、被捕食的压力和沉降损失 3 个方面的差异。MBFG 的具体分类方法如下:

第 1 组:由高比表面积的小型种类构成,如:色球藻目,绿球藻目的单细胞种类,和极细的丝状藻类(蓝藻、绿藻和黄藻等),它们体型小,生长快,吸收营养盐迅速,沉降速率低。总氮和总磷是影响该功能群的最重要环境变量。虽然它们所受的捕食压力大,但种群恢复快。第 2 组:金藻(个体小,有鞭毛,有硅质细胞壁),属于 r 选择型,硅质细胞壁刺和鞭毛有利于逃避捕食,沉降速度较低,混合营养型能力使得它们能在低营养盐水体生存。第 3 组:具伪空胞的大型丝状体,蓝藻门念珠藻目和颤藻目。它们属于 K 选择型种类,体型大、生长慢,高比表面积可适应光限制水体,无沉降损失,捕食压力小,部分种类可以固氮。因此在这一组中,主要的环境驱动因子是光限制和总磷。第 4 组:没有明显特征的中等大小种类(绿球藻目、颤藻目、黄藻纲和接

合藻纲),资源获取能力中等,捕食压力较高,沉降速率中等偏低. 第5组:中等到大型的有鞭毛的单细胞种类(隐藻、甲藻、裸藻、团藻等),资源获取能力中等,鞭毛和部分种类异养能力使得它们能在低可溶性营养盐的水体中占优. 捕食压力中等到较高,沉降速率中等偏低. 第6组:无鞭毛有硅质细胞壁的种类(硅藻),资源获取能力中等,对水体可溶性硅有需求,因其细胞密度大、无运动能力,所以沉降速率高. 他们可产生休眠孢子,在底泥中形成种源库. 第7组:有胶被,比表面积低的大型群体(色球藻目、绿球藻目和颤藻目),多为K选择型. 营养盐半饱和浓度高,常常可以在群体内储存营养盐. 常形成大群体,所以捕食压力低,但受低比表面积影响,其营养盐吸收能力也较差. 胶被、脂类和伪空胞等结构可产生可控的浮力,因此几乎无沉降损失. 可以在底泥形成休眠群体. 虽然这一功能群的种类对硅没有直接的需求,但有研究表明它们和可溶性硅仍然有一定联系,这可能与流域特征相关<sup>[47]</sup>.

表2 MFG 功能群的划分检索表(补充至32个)(修改自文献[25])

Tab. 2 Classification key of MFG

识别特征			功能群			
有鞭毛	混合营养	大个体(包括群体和单细胞)	金藻门、定鞭藻门大个体	1a		
			甲藻门大个体	1b		
			裸藻门大个体	1c		
		小个体(单细胞)	金藻门、定鞭藻门单细胞小个体	2a		
			甲藻门小个体	2b		
	主要自养	绿藻	裸藻门小个体	2c		
			隐藻门小个体	2d		
			绿藻门带鞭毛单细胞	3a		
			绿藻门带鞭毛群体	3b		
			蓝藻	单细胞	蓝藻门单细胞	4
无鞭毛	蓝藻	群体	颤藻目丝状体	5a		
			色球藻目具伪空泡的大群体	5b		
			色球藻目不具伪空泡的大群体	5c		
		硅藻	大个体	色球藻目的小群体	5d	
				念珠藻目	5e	
				中心藻纲大个体	6a	
			小个体	羽纹藻纲大个体	6b	
				形成群体的羽纹藻	6c	
				中心藻纲小个体	7a	
	其他单细胞	大个体	羽纹藻纲小个体	7b		
			接合藻纲、绿藻纲的单细胞大个体	8a		
			其他藻类单细胞大个体	8b		
		小个体	接合藻纲的单细胞小个体	9a		
			绿球藻纲的单细胞小个体	9b		
			金藻门小个体	9c		
			其他藻类的单细胞小个体	9d		
			其他群体	丝状体	绿藻纲的丝状体	10a
					接合藻纲的丝状体	10b
黄藻门丝状体	10c					
非丝状体	绿球藻目的无装饰群体	11a				
	绿球藻目的胶状群体	11b				
	其他藻类群体	11c				

表 3 MBFG 功能群的分类检索表<sup>[28]</sup>

Tab. 3 Classification key of MBFG

有鞭毛	具硅质外壁				Group II
	不具硅质外壁	最大直径 < 2 $\mu\text{m}$			Group I
		最大直径 > 2 $\mu\text{m}$			Group V
不具鞭毛	具有硅质外骨骼				Group VI
	不具有硅质外骨骼	具有粘质胶被	具有伪空胞	比表面积 > 0.6 $\mu\text{m}^{-1}$	Group III
				比表面积 < 0.6 $\mu\text{m}^{-1}$	Group VII
			不具伪空胞	体积 < 10 $\mu\text{m}^3$	Group I
				体积 > 10 $\mu\text{m}^3$	Group VII
		不具粘质胶被	体积 < 30 $\mu\text{m}^3$	最大直径 < 20 $\mu\text{m}$	Group I
				最大直径 > 20 $\mu\text{m}$	Group IV
			体积 > 30 $\mu\text{m}^3$	具有伪空胞	Group III
				不具有伪空胞	Group IV

### 3.4 PFT 功能型群

PFT 也是基于 C-S-R 三角生态适应策略发展出来的功能群研究方法<sup>[24]</sup>. 它同样基于这样一个假设:共存的种类(同属某一功能型)有着相同的环境适应性和相似的生态系统功能. 严格意义上来说, PFT 并非固定的功能群划分单位, 而是针对具体的水体利用细胞形态、大小、固氮能力、硅的需求、异养生活能力以及运动能力之间的差异, 通过聚类(cluster)、主成份(PCA)、(典范)对应分析(CA/CCA)和主坐标分析(PCoA)等手段, 把样品中的种类分成不同的功能型进行分析的一种分类方法. 这样做的好处是可以比前述的 3 种固定功能群分类法更为灵活地将浮游植物归到不同类群, 尤其是在一些特定水体出现新的功能群的时候; 缺点就是采用不同的统计学方法和算法, 可能会导致出现不同的结果, 需要对数据的统计学和生态学意义充分理解.

#### 3.5 3 种固定分类功能群划分的比较

通过对 3 种功能群中划分单位的异同比较, 我们可以发现 FG 和 MFG 功能群有部分重叠的地方, 而 MBFG 则差异较大(表 4).

## 4 浮游植物功能群的应用

### 4.1 浮游植物群落结构及其对环境的响应

水体生态环境的长期和短期变化都和浮游植物的群落组成以及生物量变化密切相关. 人们采用不同手段, 包括生物多样性的改变、优势种及其组成、藻类水华及其频率来衡量浮游植物对各个环境因子的响应. 在 FG 功能群方法开发前, 就有文献利用 Reynolds 在 1984 和 1997 年定义的“集群”来评价水质状态<sup>[48-49]</sup>. 功能群方法出现后, 迅速被浮游植物学家所采用<sup>[50-51]</sup>, 来指示和评价水体生态环境的变化<sup>[35]</sup>. 对北美 4 个温带湖泊的研究表明, 稳态的 F 功能群和 Lo 功能群分别指示了清水分层期和混合期的不同环境状态, 只有当环境条件发生剧烈变化时, 才会发生优势功能群的改变<sup>[52]</sup>. 对欧洲阿尔卑斯山区深水湖泊来说, 功能群可以反映出其水体从贫营养到人类干扰后的中-富营养, 最后又恢复贫营养的整个演变过程<sup>[53]</sup>. FG 功能群还很好地反映了南美巴西热带两个完全不同营养盐水平和不同水体稳定性水库的环境差异<sup>[54]</sup>. 在大洋洲 Mary 河<sup>[55]</sup>, Samsonvale, Somerset 和 Wivenhoe 水库<sup>[56-57]</sup>都反映出了 FG 功能群对环境状态的良好指示. 在非洲的 Kivu 湖, 人们发现日分层现象可以使大量 A 功能群的浮游植物得以出现在表层水体<sup>[58]</sup>. 世界上最大、最深的两个淡水湖, 亚洲的贝加尔湖<sup>[59]</sup>和非洲的坦噶尼喀湖<sup>[60]</sup>, 分别存在与其营养盐水平相适应的 A/B/C/D 功能群(贫-中-富营养)和 F 功能群(中营养). 胡韧等通过对广东省 20 个典型水库的调查研究提出, 对于亚热带水库, 受其频繁调水的影响应该增加一个新的功能群类型 Lr<sup>[61]</sup>. 东江水系浮游植物的研究表明, 温带湖泊调查提出的浮游藻类功能群概念可以应用于河流生态系统浮游植物的研究<sup>[62]</sup>.

表 4 FG、MFG 和 MBFG 功能群的差异和环境特征

Tab. 4 Comparison of FG, MFG and MBFG and their environmental characters

FG	MFG	MBFG	环境描述	备注
codon A	6a	G6	贫营养的洁净、深水湖泊	硅藻;对 pH 升高敏感
codon B	6a/7a/1b/2b/2d/6c/7b	G5/G6	中营养的中小型或大型浅水湖泊	以硅藻为主,其次为甲藻和隐藻;对开始分层敏感
codon C	6a/7a/6c	G6	富营养的中小型湖泊	硅藻;对开始分层敏感
codon D	6a/6c/7a/7b	G6	含有营养盐的浑浊浅水或河流	小或中等大小的硅藻;对营养盐缺乏敏感
codon N	8a/9a/10b/6b	G4/G6	2~3 m 持续或半持续的混合水层	主要是个体较大的单细胞鼓藻科种类;局限于温带地区
codon NA	8a	G4	贫到中营养的低纬度地区静水环境	主要是小而等直径的鼓藻
codon P	6a/6c/8a	G6/G4	2~3 m 持续或半持续的混合水层,营养水平较高	以绿藻和硅藻为主
codon MP	5a/5e/6b/7b/8a/9b/10a	G3/G4/G6	经常性搅动、易浑浊的浅水湖	以硅藻、绿藻和蓝藻为主
codon T	9a/10a/10b/10c	G4	具有光限制、表层持续混合的水体,也包括夏季深水湖泊的清澈表层	多为丝状群体
codon TC	5a/5c/5e	G3/G4/G7	富营养的静水或者流动缓慢的河流,且具有挺水植物	多为链状群体
codon TD	10a/10b	G4	中营养的静水或者流动缓慢的河流,且具有沉水植物	以丝状附着种为主
codon TB	6a/6b/7b	G6	具有强急流的溪流或小河	以单细胞的硅藻为主
codon S1	5a	G3/G4	浑浊透明度低、混合的环境	多丝状蓝藻;具有适荫性,对冲刷敏感
codon S2	5a	G3/G4	温暖、高碱性的浅水	都为颤藻目种类
codon SN	5e	G3	温暖、混合环境	都为念珠藻目种类;对冲刷敏感
codon Z	4	G1	贫营养湖泊的表层或湖下层的上部	都为单细胞蓝藻
codon X3	2a/5d/8d/9b/9d	G1/G2/G4	贫营养的混合浅水	包括了多个门类的小个体或小群体
codon X2	2a/2d/3a	G1/G2/G5	中到富营养的浅水	
codon X1	2a/8a/9a/11a	G2/G4	超富营养的浅水	
codon XPh	3a	G1	含钙高、光照好、碱性的小型湖泊或暂时性水体	只有壳衣藻,适合富营养化水体和小水体
codon E	1a/2a	G2	贫营养或异养型的小型浅水湖泊	金藻种类
codon Y	1b/2b/2d	G5	静水环境	
codon F	8a/9a/9b/11a/11b	G1/G4/G7	中到富营养的洁净、混合强的湖泊	无鞭毛群体绿藻
codon G	3a/3b	G5	富营养的停滞水体,包括小型富营养湖泊、稳定时期的盆地和储存型水库	有鞭毛群体绿藻
codon J	9b/11a/11b	G1/G4/G7	高富营养的混合性浅水,包括了坡度较低的河流	无鞭毛群体绿藻
codon K	2/4/5b/5c/5d/9/9b	G1/G4/G7	富营养的浅水	
codon H1	5e	G3	分层、含氮低的浅水富营养湖泊	念珠藻目,链状
codon H2	5e/11b	G3/G7	贫到中营养的深水湖泊,也包括分层湖泊和中营养的浅水湖泊,光照好	
codon U	1a	G5	分层的贫到中营养湖泊,上层营养被耗尽而深层仍有	具运动性的大个体
codon Lo	1b/2b/2c/5b/5c/5d	G1/G5/G7	贫到富营养,中到大,可深可浅的湖泊	具有广适性



续表

FG	MFG	MBFG	环境描述	备注
codon LM	1b/2b/5b/5c	G5/G7	富到超富营养的中小型湖泊	
codon M	5b	G7	小到中型的富营养和超富营养水体,较 为稳定,透明度较好	微囊藻
codon R	5a	G3	贫到中营养的分层湖泊,包括变温层中 部或恒温层上部	浮丝藻、颤藻一些种类
codon V	—	—	富营养的具有明显氧化还原性的湖泊,以紫硫细菌和绿硫细菌为主 包括了分层湖泊的变温层和半对流的 永滞层	要自养生物
codon W1	1a/1b/1c/2b/2c/3b	G1/G5/G7	具有有机污染的小池塘或暂时性水体	
codon W2	2c	G5	中营养的浅水湖或暂时性水体	底栖裸藻
codon Ws	1a	G5	富含植物分解有机质的池塘或暂时性 水体	非酸性
codon Wo	3a/3b/5a/9b	G1/G4/G5	富含有机质或水生生物腐败物的河流 或池塘	
codon Q	1a	G5	富含腐殖质的小型酸性湖泊	膝口藻

MFG 功能群和 MBFG 功能群由于提出的时间较晚,应用相对较少<sup>[27]</sup>. 但新方法的提出给浮游植物群落分析提供了新的方向,因此针对不同水体人们开始利用 3 种功能群方法进行比较研究. Izaguirre 等发现 3 种功能群方法都可以清楚地把 3 种不同类型的湖泊(草型清澈、藻型混浊和无机颗粒混浊型)分开<sup>[63]</sup>. Stanković 等以平原河流为对象,比较了 FG 和 MBFG 之间的差异,发现 MBFG 无法把河流的主要优势类群——真浮游型硅藻集群和半浮游型硅藻有效分开,从而影响了其对河流生态环境的描述<sup>[64]</sup>. 对南亚热带小型调水水库的研究则表明,FG 和 MFG 功能群的分类更为准确细致,而 MBFG 相对解释度偏低<sup>[65]</sup>.

#### 4.2 基于功能群的 Q 指数的应用

因为 FG 功能群与环境特征能相互响应,所以欧盟水框架(Water Framework Directive, European Parliament and Council, 2000)据此开发出生态健康指数以用于环境监测,包括为湖泊和水库制定的 Q 评价指数<sup>[37]</sup>和为河流制定的 Qr 评价指数<sup>[41]</sup>. 这两个指数使人们可以利用纯粹的浮游植物数据较为准确地评价环境. Q 指数的计算方法如下:

$$Q = \sum_{i=1}^n \left( \frac{n_i}{N} \cdot F_i \right) \quad (1)$$

式中,  $n$  为浮游植物 FG 功能群的数量,  $N$  为浮游植物的总生物量,  $n_i$  是指第  $i$  个功能群的生物量,  $F_i$  为第  $i$  个功能类群的赋值(表 5). Q 指数 0~5 分别表示:0~1 差,1~2 耐受,2~3 中等,3~4 好,4~5 极好.

表 5 浮游植物 FG 功能群的  $F$  因子赋值\*  
Tab. 5  $F$  values of phytoplankton functional groups

功能类群	$F$ 值	功能类群	$F$ 值	功能类群	$F$ 值	功能类群	$F$ 值
A	5	K	2~5	S <sub>1</sub>	0	W <sub>1</sub>	0~5
B	1~5	L <sub>M</sub>	0	S <sub>2</sub>	2~4	W <sub>2</sub>	0~5
C	1~5	Lo	1~5	S <sub>N</sub>	0	W <sub>S</sub>	0~4
D	2~4	M	0	T	4~5	X1	3~4
E	2~5	MP	3~5	T <sub>B</sub>	2~5	X2	3~5
F	3~5	N	2~5	T <sub>C</sub>	0~3	X3	4~5
G	0~4	N <sub>A</sub>	4	T <sub>D</sub>	3~4	X <sub>Ph</sub>	2~3.5
H1	0~1	P	5	U	0~5	Y	2~3
H2	3	Q	0~4	V	0	Z	5
J	1~5	R	—	W <sub>o</sub>	0~3	—	—

\*  $F$  因子的赋值并不是一个固定的常数,需要有经验的研究者根据采样水体的类型和浮游植物群落组成进行相应调整.

与传统的 *TSI* 指数相比, *Q* 指数能更加精确地反映出水库不同营养时期的环境状况<sup>[66-67]</sup>. 对 Balaton 湖的研究表明, *Q* 指数不仅可以指示环境的响应, 甚至还有预测功能——在夏季的蓝藻水华暴发之前, *Q* 指数会发生突然降低的情况<sup>[68]</sup>.

*Qr* 指数和 *Q* 指数的计算方法一样, 只是 *F* 因子的确定更为复杂, 除了要利用水体的营养水平数据外, 还需要结合水体的湍流快慢、功能群建群时间和对环境危害的大小等指标进行综合评价<sup>[41]</sup>. 对 Loire 河的研究表明, 除了可以用 *FG* 反映其浮游植物的时空变化外, *Qr* 指数还可以较好地指示出河流连续性被水库、支流和面源污染打断的情况<sup>[69]</sup>. 然而, *Qr* 指数也有不足的地方, 在实际操作时很难准确将硅藻归入 B-C-D 功能群, 因此无法将受到人为影响的底栖硅藻和自然状态下的区分开来<sup>[69]</sup>.

## 5 功能群分类划分方法的比较和需要注意的问题

浮游植物功能群的划分是基于较为合理的生态学假设. 把复杂的浮游植物群落中的种类归入相应的功能群会成为浮游植物生态学研究的一个基本数据处理 (data exploring) 内容. 由于缺少生态学理论的支持, 原来传统的绿藻、中心硅藻、鞭毛甲藻等粗糙的类群概念无法归入到具体某个功能群. 在浮游植物与环境因子的相关分析过程中, 为了去除干扰, 常常把相对丰度少于 5% 的浮游植物种类都去除. 然而, 在一些环境扰动比较大的水生态系统中, 种类多样性较高, 各个种类的相对优势度都不是很高, 这种去除则可能带来信息损失的风险. 利用优势功能群替代优势种类, 则可以把优势度小于 5%, 但属于同一功能类群的种类相加, 如果该功能群的相对丰度超过了 5%, 就应该考虑其反映的水生态环境特征. 因此, 功能类的划分可以提高对数据和信息的利用.

在各种功能群分类方法之中, *FG* 是考虑各种形态、生理和生态因素最多最全的, 包括了浮游植物数据和水体环境数据, 因此这种分类方法能最精确地反映水体环境和浮游植物生态位的情况. 然而, 这种利用形态和生理生态特征的划分法也并非十全十美. 例如, 拟柱孢藻 (*Cylindrospermopsis*) 和微小鱼腥藻 (*Anabaena minutissima*), 具有相似的细长丝状外型特征和细胞固氮能力, 能适应浑浊的缺氮水体. 到目前为止还没有发现它们能共存于同一水体环境中. 此外, 其错综复杂的分类规定时常造成分类重叠现象的发生, 比如飞燕角甲藻会因为样品中出现微囊藻的有无而被归到 Lm 或 Lo 功能群<sup>[26]</sup>. 同一个种属也可能因为出现环境的差异而归入的功能群完全不同, 尤其是在很多只能鉴定到属的时候, 如光学显微镜下的小环藻, 可能会被归到 A、B、C 3 个不同的功能群, 很多使用者都曾在这方面犯错<sup>[35]</sup>, 这也是该方法容易产生争议的原因所在. 因此, *FG* 的使用, 需要研究者深入掌握各种藻类的生理生态特征. 同时, 为了弥补上述不足, 在鉴定时需要增加形态学上的参数描述以及生境的特征来帮助正确归类.

*MFG* 的功能群分类使用更简便, 精度也比较高. 但功能群与生态环境特征联系较弱, 其生态学意义有些模糊不清. 此外, 在使用过程中, *MFG* 的功能群可能会把同一个种划分到不同功能群 (根据其大小和形态在环境中的变异). 如梅尼小环藻 (*Cyclotella meneghinana*), 其大细胞直径可以达到 40  $\mu\text{m}$ , 其功能群应属于 6a, 而多次分裂后的小细胞, 则大小可能不到 10  $\mu\text{m}$ , 划分到 7a. 虽然这种划分可以比较好地与环境特征相适应, 但却对显微镜检提出了更高的要求, 需要测量各个藻类的体积大小. 在使用 *MFG* 过程中, 另一个比较容易发生的困惑就是, 关于如何定义“大/小”, Salmaso 等只给出了一个大致 (经典) 的界限划分范围 30 ~ 40  $\mu\text{m}$ <sup>[25]</sup>, 反映的是该功能群的浮游植物受到浮游动物捕食压力的大小. 具体的值, 需要对研究水体浮游动物的种类组成及其捕食粒径有所了解, 才能正确划分.

*MBFG* 功能群分类最为简单易用, 完全不需要专业性很强的浮游植物分类学知识, 只要根据浮游植物在显微镜下观察到的形态就可以利用检索表迅速地归入相应的功能群, 并把它们与最主要的环境参数联系起来. 因该方法使用简便、推广性强, 被很多环境评价机构广泛采用. 采用 *MBFG* 进行分类大大简化了浮游植物反映水体状况的工作流程, 为水环境的分析和评价提供了高效的方法. Kruk 等将各个 *MBFG* 功能群浮游植物的生存模式以及其对应的重要影响因子进行了详细阐述, 为分析环境与浮游植物之间相互作用关系提供了重要的依据. *MBFG* 的缺点是对环境的解释精度不够, 很多功能群无法定义出确切的环境影响变量. 尤其是以金藻为组成的第二功能群, 其群内的种类形态和生理特征差异较大, 如锥囊藻 (*Dinobryon*) 虽然有囊壳包被, 却不存在硅质的外包被或鞭毛<sup>[47]</sup>. 此外, *MBFG* 功能群对于光照条件和混合层深度这一浮游植物

群落结构的主要驱动因子的敏感度太低<sup>[46]</sup>。

## 6 参考文献

- [ 1 ] Lean D, Pick FR. Photosynthetic response of lake plankton to nutrient enrichment: a test for nutrient limitation. *Limnology*, 1981, **26**(6): 1001-1019.
- [ 2 ] O'Farrell I, de Tezanos Pinto P, Izaguirre I. Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland. *Hydrobiologia*, 2007, **578**(1): 65-77.
- [ 3 ] Reynolds C. Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment. *Hydrobiologia*, 2007, **578**(1): 37-45.
- [ 4 ] Cellamare M, Morin S, Coste M *et al.* Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phyto-benthos and macrophytes. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2012, **184**(8): 4685-4708.
- [ 5 ] Kalf J. *Limnology: inland water ecosystems*. New Jersey: Prentice Hall, 2002: 592.
- [ 6 ] Padisák J. Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary)—a dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *Journal of Ecology*, 1992, **80**: 217-230.
- [ 7 ] Makarewicz JC. Phytoplankton biomass and species composition in Lake Erie, 1970 to 1987. *Journal of Great Lakes Research*, 1993, **19**(2): 258-274.
- [ 8 ] Heino J. Are indicator groups and cross-taxon congruence useful for predicting biodiversity in aquatic ecosystems? *Ecological Indicators*, 2010, **10**(2): 112-117.
- [ 9 ] Jeppesen E, Peder JJ, Sondergaard M *et al.* Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 2000, **45**(2): 201-218.
- [ 10 ] Sager PE, Hasler AD. Species diversity in lacustrine phytoplankton. I. The components of the index of diversity from Shannon's formula. *American Naturalist*, 1969, **103**: 51-59.
- [ 11 ] 胡鸿钧,魏印心. 中国淡水藻类——系统,分类及生态. 北京: 科学出版社, 2006: 1023.
- [ 12 ] Brook AJ. The status of desmids in the plankton and the determination of phytoplankton quotients. *The Journal of Ecology*, 1959, **47**(2): 429-445.
- [ 13 ] Hall RI, Smol JP. Diatoms as indicators of lake eutrophication. In: Hall RI, Smol JP eds. *The diatoms: applications for the environmental and earth sciences*. London: Cambridge University Press, 1999: 128-168.
- [ 14 ] Shapiro J, Maloney TE. The current status of lake trophic indices: A review. Lake and reservoir classification systems; Corvallis, Oregon, US Environmental Protection Agency EPA, 1979, **650**(3): 53-99.
- [ 15 ] Bonilla S, Conde D, Aubriot L *et al.* Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. *Estuaries and Coasts*, 2005, **28**(6): 884-895.
- [ 16 ] Xiao L, Wang T, Hu R *et al.* Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir. *Water Research*, 2011, **45**(16): 5099-5109.
- [ 17 ] Paul L. Nutrient elimination in pre-dams: results of long term studies. *Hydrobiologia*, 2003, **504**(1): 289-295.
- [ 18 ] Matveev VL, Matveeva LI. Grazer control and nutrient limitation of phytoplankton biomass in two Australian reservoirs. *Freshwater Biology*, 1997, **38**(1): 49-65.
- [ 19 ] Sommer U. Convergent succession of phytoplankton in microcosms with different inoculum species composition. *Oecologia*, 1991, **87**(2): 171-179.
- [ 20 ] Reynolds C, Padisák J, Sommer U. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. *Hydrobiologia*, 1993, **249**(1): 183-188.
- [ 21 ] Reynolds CS, Huszar V, Kruk C *et al.* Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 2002, **24**(5): 417-428.
- [ 22 ] Grime JP. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 1977, **111**(982): 1169-1194.
- [ 23 ] Reynolds CS. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Ecography*, 1980, **3**(3): 141-159.
- [ 24 ] Weithoff G. The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton—a new understanding

- of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, 2003, **48**(9): 1669-1675.
- [25] Salmaso N, Padisák J. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 2007, **578**(1): 97-112.
- [26] Padisák J, Crossetti L, Naselli-Flores L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 2009, **621**(1): 1-19.
- [27] Tolotti M, Thies HOR, Nickus U *et al.* Temperature modulated effects of nutrients on phytoplankton changes in a mountain lake. *Hydrobiologia*, 2012, **698**(1): 61-75.
- [28] Kruk C, Huszar VLM, Peeters ETHM *et al.* A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 2010, **55**(3): 614-627.
- [29] Reynolds CS. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology*. 1984, **14**(2): 111-142.
- [30] Reynolds CS. Community organisation in the freshwater plankton. In: Gee JHR, Giller PS eds. *Organisation of communities, past and present*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1987: 297-325.
- [31] Reynolds CS. *Excellence in ecology: Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Germany: Ecology Institute, 1997: 371.
- [32] Padisák J, Reynolds CS. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia*, 1998, **384**(1): 41-53.
- [33] Reynolds C. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia*, 1993, **249**(1): 157-171.
- [34] Reynolds CS, Irish AE. Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates. *Hydrobiologia*, 1997, **349**(1): 5-17.
- [35] Kruk C, Mazzeo N, Lacerot 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**(9): 901-912.
- [36] Padisák J, Borics G, Fehér G *et al.* Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. *Hydrobiologia*, 2003, **502**(1): 157-168.
- [37] Padisák J, Borics G, Grigorszky I *et al.* Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the water framework directive: The assemblage index. *Hydrobiologia*. 2006, **553**(1): 1-14.
- [38] Reynolds CS. *The ecology of phytoplankton*. New York: Cambridge University Press, 2006: 535.
- [39] Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1978, **1**(4): 493-509.
- [40] Reynolds CS. The state of freshwater ecology. *Freshwater Biology*, 1998, **39**(4): 741-753.
- [41] Borics G, Várbró G, Grigorszky I *et al.* A new evaluation technique of potamo-plankton for the assessment of the ecological status of rivers. *Archiv für Hydrobiologie*, 2007, **17**(3/4): 465-486.
- [42] Padisák J, Barbosa FAR, Koschel R *et al.* Deep layer cyanoprokaryota maxima are constitutional features of lakes: Examples from temperate and tropical regions. *Archiv für Hydrobiologie*, 2003, **58**: 175-199.
- [43] Souza M, Barros CA, Barbosa F *et al.* Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia*, 2008, **607**(1): 211-224.
- [44] Naselli-Flores L, Barone R. Fight on Plankton! Or, phytoplankton shape and size as adaptive tools to get ahead in the struggle for life. *Cryptogamie, Algologie*, 2011, **32**(2): 157-204.
- [45] Salmaso N, Braioni MG. Factors controlling the seasonal development and distribution of the phytoplankton community in the lowland course of a large river in Northern Italy (River Adige). *Aquatic Ecology*, 2008, **42**(4): 533-545.
- [46] Salmaso N, Naselli-Flores L, Padisák J. Impairing the largest and most productive forest on our planet: how do human activities impact phytoplankton? *Hydrobiologia*, 2012, **698**(1): 375-384.
- [47] Kruk C, Segura A. The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. *Hydrobiologia*, 2012, **698**(1): 191-202.
- [48] Huszar VL, Reynolds CS. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brasil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia*, 1997, **346**(1/2/3): 169-181.
- [49] Melo DS, Huszar VLM. Phytoplankton in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Brasil): diel variation and species strategies. *Journal of Plankton Research*, 2000, **22**(1): 63-76.

- [50] Salmaso N. Ecological patterns of phytoplankton assemblages in Lake Garda: seasonal, spatial and historical features. *Journal of Limnology*, 2002, **61**(1): 95-115.
- [51] 黄享辉,胡 韧,雷腊梅等. 南亚热带典型中小型水库浮游植物功能类群季节演替特征. 生态环境学报, 2013, (2): 311-318.
- [52] Huszar V, Kruk C, Caraco N. Steady-state assemblages of phytoplankton in four temperate lakes (NE U. S. A. ). *Hydrobiologia*, 2003, **502**(1/2/3): 97-109.
- [53] Dokulil M, Teubner K. Steady state phytoplankton assemblages during thermal stratification in deep alpine lakes. Do they occur? *Hydrobiologia*, 2003, **502**(1/2/3): 65-72.
- [54] Borges P, Train S, Rodrigues L. Spatial and temporal variation of phytoplankton in two subtropical Brazilian reservoirs. *Hydrobiologia*, 2008, **607**(1): 63-74.
- [55] Townsend SA. Hydraulic phases, persistent stratification, and phytoplankton in a tropical floodplain lake (Mary River, northern Australia). *Hydrobiologia*, 2006, **556**(1): 163-179.
- [56] Antenucci JP, Ghadouani A, Burford MA *et al.* The long-term effect of artificial destratification on phytoplankton species composition in a subtropical reservoir. *Freshwater Biology*, 2005, **50**(6): 1081-1093.
- [57] Burford MA, O'Donohue MJ. A comparison of phytoplankton community assemblages in artificially and naturally mixed subtropical water reservoirs. *Freshwater Biology*, 2006, **51**(5): 973-982.
- [58] Sarmiento H, Isumbisho M, Descy JP. Phytoplankton ecology in Lake Kivu (eastern Africa). *Journal of Plankton Research*, 2006, **28**: 815-829.
- [59] Fietz S, Kobanova G, Izmeteva E *et al.* Regional, vertical and seasonal distribution of phytoplankton and photosynthetic pigments in Lake Baikal. *Journal of Plankton Research*, 2005, **27**(8): 793-810.
- [60] Stoyneva MP, Descy J, Vyverman W. Green algae in Lake Tanganyika: is morphological variation a response to seasonal changes? *Hydrobiologia*, 2007, **578**(1): 7-16.
- [61] Hu R, Xiao L. Functional classification of phytoplankton assemblages in reservoirs of Guangdong Province, South China. In: Han B, Liu Z eds. *Tropical and sub-tropical reservoir limnology in China, theory and practice*. Dordrecht: Springer Netherland, 2012: 59-70.
- [62] 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, (5): 836-843.
- [63] Izaguirre I, Allende L, Escaray R *et al.* Comparison of morpho-functional phytoplankton classifications in human-impacted shallow lakes with different stable states. *Hydrobiologia*, 2012, **698**(1): 203-216.
- [64] Stanković I, Vlahović T, Udović MG *et al.* Phytoplankton functional and morpho-functional approach in large floodplain rivers. *Hydrobiologia*, 2012, **698**(1): 217-231.
- [65] Hu R, Han B, Naselli-Flores L. Comparing biological classifications of freshwater phytoplankton: a case study from South China. *Hydrobiologia*, 2013, **701**(1): 219-233.
- [66] Crossetti LO, Bicudo CEDM. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. *Hydrobiologia*, 2008, **610**(1): 161-173.
- [67] 高国敬,肖利娟,林秋奇等. 海南省典型水库浮游植物功能类群的结构特征与水质评价. 生态科学, 2013, (2): 144-150.
- [68] Istvánovics V, Clement A, Somlyódy L *et al.* Updating water quality targets for shallow Lake Balaton (Hungary), recovering from eutrophication. *Hydrobiologia*, 2007, **581**: 305-318.
- [69] Abonyi A, Leitão M, Lancon AM *et al.* Phytoplankton functional groups as indicators of human impacts along the River Loire (France). *Hydrobiologia*, 2012, **698**(1): 233-249.