

## 江汉平原长湖浮游植物初级生产力的季节性变化及其驱动因子\*

李学梅<sup>1</sup>, 刘璐<sup>1</sup>, 龚森森<sup>2</sup>, 孟子豪<sup>1</sup>, 胡飞飞<sup>1</sup>, 柴毅<sup>2</sup>, 杨德国<sup>1\*\*</sup>

(1: 中国水产科学研究院长江水产研究所, 农业农村部淡水生物多样性保护重点实验室, 武汉 430223)

(2: 长江大学动物科学学院, 荆州 434025)

**摘要:** 为探究长江中下游富营养化浅水湖泊的浮游植物初级生产力季节性演替特征及其驱动因子, 本研究于 2020 年 4 月(春)、8 月(夏)、10 月(秋)及 2021 年 1 月(冬)对湖北长湖浮游植物进行采样调查, 同时运用黑白瓶测氧法及 VGPM 模型估算法分别估算了其浮游植物生产力水平, 并探究驱动初级生产力季节性变化的主要环境因子。结果显示, 4 个季节共鉴定出浮游植物 194 种, 其中绿藻门(95 种, 49%)和硅藻门(40 种, 21%)居绝对优势地位; 黑白瓶法测得浮游植物水柱总生产力( $P_1$ )季节变化为: 夏季((1841.24±345.93) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > 秋季((1324.14±208.34) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > 春季((847.50±247.72) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > 冬季((711.43±133.52) mg C/(m<sup>2</sup>·d)), 其中 M2 站位在夏季采样时(2424.66 mg C/(m<sup>2</sup>·d))水柱总生产力最高; 在垂直空间上, 浮游植物总生产力(GPP)及净生产力(NPP)随水深增加而逐渐变小。基于 VGPM 法估算的初级生产力( $PP_{eu}$ )季节性分布为夏季((3713.18±900.30) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > 秋季((2643.62±1062.48) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > 春季((2477.13±669.75) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > 冬季((708.07±390.40) mg C/(m<sup>2</sup>·d)), 空间分布特征呈现海子湖区 > 马洪台湖区 > 圆心湖区的趋势。相关性分析结果显示: 长湖浮游植物初级生产力( $P_1$ 和 $PP_{eu}$ )相关系数为 88.2%, 具有极显著相关性, 它们与浮游植物密度以及叶绿素 *a* (Chl.*a*) 浓度均具有显著相关性。多元逐步回归分析显示,  $PP_{eu}$  主要受 Chl.*a*、水温、pH、总悬浮物和硝态氮的影响, 而  $P_1$  则可以通过电导率、水温和溶解氧来进行预测。该结果可为长江中下游湖泊水体富营养化以及渔业生产潜力评估奠定基础。

**关键词:** 长湖; 浮游植物生产力; 叶绿素 *a*; 黑白瓶法; VGPM 模型

## Seasonal variation and driving factors of primary productivity of phytoplankton in Lake Changhu, Jiangnan Plain\*

Li Xuemei<sup>1</sup>, Liu Lu<sup>1</sup>, Gong Sensen<sup>2</sup>, Meng Zihao<sup>1</sup>, Hu Feifei<sup>1</sup>, Chai Yi<sup>2</sup> & Yang Deguo<sup>1\*\*</sup>

(1: Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of China Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, P.R.China)

(2: Yangtze University, College of Animal Science, Jingzhou 434025, P.R.China)

**Abstract:** In order to explore the spatiotemporal variation and driving factors of phytoplankton primary productivity in eutrophic lakes in the middle and lower reaches of Yangtze River, field work and bottling experiments were conducted in April 2020 (spring), August 2020 (summer), October 2020 (autumn) and January 2021 (winter) in Lake Changhu, Hubei Province, while VGPM model was used to estimate the phytoplankton primary productivity ( $PP_{eu}$ ). The main environmental factors driving the seasonal change of phytoplankton primary productivity were also explored. According to the results, 194 species of phytoplankton were identified and phyla Chlorophyta (95 species, 49%) and Bacillariophyta (40 species, 21%) were dominant. The total productivity ( $P_1$ ) value of water column changed as follows: summer ((1841.24±345.93) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > autumn ((1324.14±208.34) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > spring ((847.50±247.72) mg C/(m<sup>2</sup>·d)) > winter ((711.43±133.52) mg C/(m<sup>2</sup>·d)). The highest value of which was (2424.66 mg C/(m<sup>2</sup>·d)) at site M2 in summer, while the value of total productivity (GPP) and net

\* 2022-04-15 收稿; 2022-06-24 收修改稿。

国家重点研发计划项目(2019YFD0900603)、财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系专项资金(CARS-46)、中国水产科学研究院基本科研业务费(2020TD57)联合资助。

\*\* 通信作者; E-mail: yangdg@yfi.ac.cn。

productivity (NPP) of phytoplankton gradually decreased with the increase of water depth. The seasonal distribution of  $PP_{eu}$  estimated by VGPM model was autumn ( $(3713.18 \pm 900.30) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > summer ( $(2643.62 \pm 1062.48) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > spring ( $(2477.13 \pm 669.75) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > winter ( $(708.07 \pm 390.4) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ), and the trend characteristics of spatial distribution showed Haizihu district > Mahongtai district > Yuanxinhu district. The Spearman correlation between primary productivity measured by bottling experiments and VGPM model ( $P_t$  and  $PP_{eu}$ ) was significant with a coefficient of 88.2%. They both were highly correlated with phytoplankton density and chlorophyll-*a* (Chl.*a*). Multiple stepwise regression analysis showed that  $PP_{eu}$  was mainly influenced by Chl.*a*, water temperature (WT), pH, total suspended solid and nitrite while  $P_t$  can be predicted by conductivity, WT and dissolved oxygen. These data would lay a foundation for the assessment of lake eutrophication and fishery production potential in the middle and lower reaches of the Yangtze River.

**Keywords:** Lake Changhu; phytoplankton primary productivity; chlorophyll-*a*; black and white bottle; VGPM model

初级生产力是自养型生物利用太阳能进行光合作用将无机碳同化为有机碳的能力<sup>[1]</sup>。浮游植物初级生产力是生物泵运转的动力源,而生物泵在调控大气中  $\text{CO}_2$  浓度以及全球气候变暖中发挥重要作用<sup>[2-3]</sup>。据报道,地球上浮游植物光合作用的供氧量和固碳量约占生物圈的 50%<sup>[4-5]</sup>。水体初级生产力不仅与水体富营养化的程度密切相关,还能够一定程度上反映渔产潜力的大小。黑白瓶法是研究浮游植物初级生产力的基本方法,其原理简单,结果明显——利用浮游植物吸收光能合成有机物,同时释放氧的生物化学原理,反映的指标是垂直水柱的平均生产力  $[\text{g}(\text{O}_2)/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ <sup>[6]</sup>。由 Behrenfeld 和 Falkowski<sup>[7]</sup> 提出的垂向归纳模型 (vertically generalized production model, VGPM) 则综合考虑了叶绿素含量、日表面光强度、水温、真光层深度等影响因素,并在不同水域上经历了长时间、大范围实测数据的验证。该模型计算精确,最初运用于海洋,自 2008 年被应用于太湖浮游植物初级生产力估算以来<sup>[3]</sup>,已在东湖、洞庭湖、鄱阳湖、巢湖、武昌湖等长江中下游地区湖泊广泛应用,为湖泊的富营养化研究及治理提供技术支撑<sup>[8-11]</sup>。

长江中下游是我国淡水湖泊最集中的区域,也是水体富营养化较为严重的地区。湖泊富营养化程度加剧,其浮游植物生物量会持续增加,进而引发蓝藻水华,这一过程中浮游植物的丰富度和种群组成均随之发生重要变化,而浮游植物初级生产力和丰富度的关系是湖泊生物多样性和生态功能保护和管理的基礎,一般认为浮游植物丰富度单峰递增响应初级生产力的增加<sup>[12]</sup>。

长湖位于长江和汉江之间,跨越三市,为湖北省第三大湖泊。因 20 世纪不合理的围湖垦殖、围栏养鱼以及过度开发等,长湖水域生态系统被逐渐破坏,水体自净能力变弱,水质恶化,富营养化程度加剧<sup>[13-14]</sup>。随着我国生态文明建设和水环境保护力度的加强,长湖水域的治理也进一步加强,截止到 2017 年 1 月,长湖的围栏、围网养殖已全部拆除,生态环境有所改善<sup>[15]</sup>,但通过监测发现拆围后水质仍处于中度富营养化状态<sup>[16]</sup>。因此,本研究通过传统黑白瓶测氧法和 VGPM 模型两种方法估算长湖一年四季的浮游植物初级生产力水平,并分析其时空动态变化及主要环境驱动因子,为长湖生态系统保护和浮游植物初级生产力的管理利用提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 区域概况及样点设置

长湖由古云梦泽演变而成,因形狭得名,位于荆州、荆门及潜江三市交界处,为四湖总干渠首,兼具蓄洪、灌溉、养殖、航运之能。长湖有五条较大支流汇入,上引沮漳河水,下以内荆河为出水道,于洪湖市新滩口汇入长江,流域成雨面积为  $3240 \text{ km}^2$ ,水域面积  $131 \text{ km}^2$ ,东西最长  $30 \text{ km}$ ,南北最宽  $18 \text{ km}$ ,平均水深  $1.71 \text{ m}$ ,库容  $2.71 \times 10^8 \text{ m}^3$ 。长湖属亚热带季风性湿润气候,四季分明,雨热同季,日照充足,降雨量充沛<sup>[12]</sup>。长湖自西向东分为庙湖区、海子湖区、马洪台湖区及圆心湖区,引江济汉工程将庙湖区分隔为静水,因此此次调查未设点位。在其他湖区共设 H1、H3、M2、M3、Y2、Y3 和 Y4 共 7 个样点研究浮游植物初级生产力(图 1),于 2020 年 4 月(春)、8 月(夏)、10 月(秋)及 2021 年 1 月(冬)各采样 1 次。

### 1.2 样品采集与处理

1.2.1 浮游植物样本采集 按“∞”字形轨迹于水面之下  $0.2 \sim 0.5 \text{ m}$  处匀速来回拖动 25#浮游生物网采集浮游植物定性样本,反复涮洗网具并浓缩到  $30 \sim 50 \text{ mL}$  于塑料瓶中,立即加入 4% 甲醛溶液固定;用 5 L 采水器

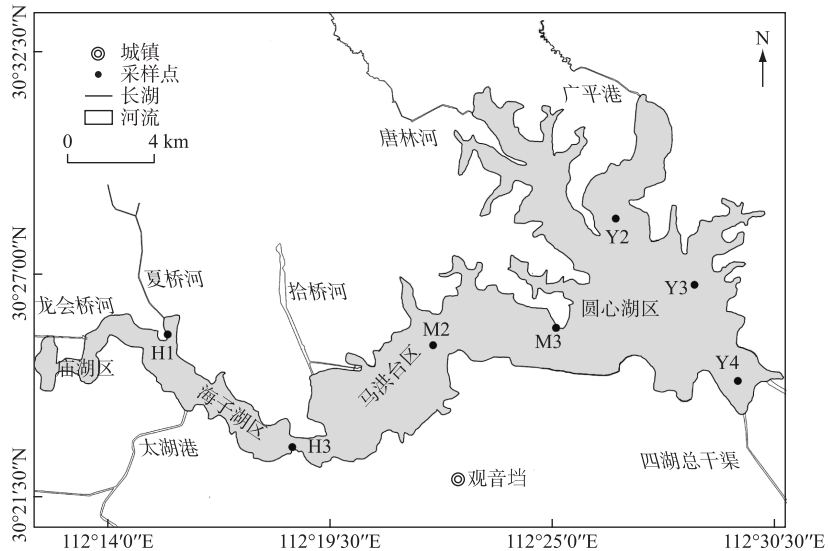


图1 长湖采样点示意

Fig.1 The sampling sites in Lake Changhu

在水下 0.5 m 及 1 m 处各采水一次,混匀后用 1 L 塑料瓶取 1 L 水样并立即加入 10~15 mL 鲁哥试剂固定,静置 48 h 后浓缩到 30 mL 作为浮游植物定量样本。定性和定量样品均在实验室内利用奥林巴斯显微镜(BX43)进行观察、鉴定,参考已有的研究方法<sup>[17]</sup>,浮游植物密度和生物量根据测量的细胞体积换算的计算则参考章宗涉<sup>[18]</sup>的方法。

1.2.2 黑白瓶挂取及处理 根据长湖水深特点,将其按 0、0.5、1、2 m 的深度分层和挂瓶。用 5 L 有机玻璃采水器分别采集不同深度的水样,每次采水同时用采水器下部出水管注满 3 个试验瓶,即 1 个白瓶、1 个黑瓶、1 个初始瓶。每个试验瓶注满后须溢出 3 倍体积的水以尽可能的保证溶解氧与相应水层相当。灌瓶完毕后将瓶盖盖好,立即对初始瓶进行氧的固定(加入 1 mL 硫酸锰溶液和 2 mL 碱性碘化钾溶液,将实验瓶颠倒转动数次,使瓶内成分充分混合),带回实验室测定其溶解氧;将白瓶和黑瓶悬挂回原采水处,曝光培养 24 h 后取出后,溶解氧固定和化学测定方法与初始瓶相同,均依照《水质溶解氧的测定——碘量法》GB 7489—1987 方法执行。

### 1.3 理化因子检测

各站位现场使用 SM-5 深度测量仪测量水深(Depth),用 300 cm 的黑白盘测量透明度(SD);用哈希 HQ40d 现场测量水温(WT)、溶解氧(DO)、电导率(Cond)及 pH;总悬浮物(TSS)通过哈希 2100Q 便携式浊度仪测定;用 5 L 有机玻璃采水器于水表层和水下 0.5 m 处各采水 1 次,于桶中混合均匀后取水 1 L 于塑料瓶中并做好标记,其中 500 mL 用于叶绿素 *a*(Chl.*a*)的样品过滤与测定,另 500 mL 用于其他理化指标的测定。将采样瓶置于 4℃ 便携式冰箱保存,运回实验室后立即进行其他理化因子分析。

总氮(TN)、总磷(TP)、硝态氮( $\text{NO}_3\text{-N}$ )、亚硝态氮( $\text{NO}_2\text{-N}$ )、氨氮( $\text{NH}_3\text{-N}$ )、磷酸盐( $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ )、化学需氧量(COD)分别通过硫酸盐氧化法、消解-抗坏血酸法、镉反应法、重氮化法、水杨酸法、磷钼兰比色法和重铬酸盐反应法在哈希多参数水质分析仪 DR1900(美国)上完成;通过玻纤膜(0.45  $\mu\text{m}$  孔径)抽滤 500 mL 水样,采用丙酮萃取,在分光光度计中测量相应波长的光密度,从而计算 Chl.*a* 浓度。

### 1.4 生产力估算

1.4.1 黑白瓶法 黑白瓶测氧法经计算转化后可估算初级生产力,各水层日生产力 $[\text{g}(\text{O}_2)/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ 依照《水质溶解氧的测定——碘量法》(GB 7489—1987)进行计算:总生产力(GPP)=白瓶溶解氧-黑瓶溶解氧,净生产力(NPP)=白瓶溶解氧-初始瓶溶解氧,呼吸作用量(Ra)=初始瓶溶解氧-黑瓶溶解氧。

各站位水柱总生产力  $P_i$  ( $\text{mg}(\text{O}_2)/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ):

$$P_i = \frac{P_0 + P_{0.5}}{2} \cdot (D_1 - D_0) + \frac{P_{0.5} + P_1}{2} \cdot (D_1 - D_{0.5}) + \frac{P_1 + P_2}{2} \cdot (D_2 - D_1) \quad (1)$$

式中,  $P_i$  表示对应水层用黑白瓶测氧法所测得初级生产力,  $D_i$  表示水层深度;  $i \in [0, 0.5, 1, 2]$ 。

1.4.2 VGPM 模型初级生产力估算 Behrenfeld 等学者根据 1698 个监测站的 11283 个不同营养型水域实测数据, 建立了依据温度、叶绿素  $a$  浓度等参数估算真光层初级生产力 ( $PP_{\text{eu}}$ ,  $\text{mg C}/\text{m}^2$ ) 的 VGPM 模型, 经简化后表示为<sup>[1]</sup>:

$$PP_{\text{eu}} = 0.66125 P_{\text{opt}}^B \cdot \frac{E_0}{E_0 + 4.1} \cdot Z_{\text{eu}} \cdot C_{\text{opt}} \cdot D_{\text{irr}} \quad (2)$$

式中,  $P_{\text{opt}}^B$  为水柱的最大光合速率 ( $\text{mg C}/(\text{mg} \cdot \text{h})$ ), 是温度 ( $T$ ) 的函数, 表达式为:

$$P_{\text{opt}}^B = \begin{cases} 1.13 & T \leq -1.0 \\ 4.0 & T \geq 28.5 \\ P_{\text{opt}}^{B'} & -1.0 \leq T \leq 28.5 \end{cases} \quad (3)$$

当  $-1.0 \leq T \leq 28.5$  时,

$$P_{\text{opt}}^{B'} = 1.2956 + 2.749 \times 10^{-1} T + 6.17 \times 10^{-2} T^2 - 2.05 \times 10^{-2} T^3 + 2.462 \times 10^{-3} T^4 - 1.348 \times 10^{-4} T^5 + 3.4132 \times 10^{-6} T^6 - 3.27 \times 10^{-8} T^7 \quad (4)$$

$E_0$  为湖泊表面光合有效辐射强度 ( $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ), 据报道长江中下游地区日光合有效辐射平均约为 20~23  $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ <sup>[19]</sup>, 本文取最大值 23  $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ;  $Z_{\text{eu}}$  为真光层深度 (当水深小于真光层深度用水深代替), 可利用公式  $Z_{\text{eu}} = 4.605 / (0.062 C_{\text{TSS}} + 0.011 C_{\text{Chl.a}} + 1.430)$  来计算, 其中  $C_{\text{TSS}}$  为悬浮物浓度,  $C_{\text{Chl.a}}$  即为表层所测定的 Chl.  $a$  浓度;  $C_{\text{opt}}$  为最大  $E_0$  深度处的叶绿素  $a$  浓度 ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ), 可由表层所测定的 Chl.  $a$  浓度来替代;  $D_{\text{irr}}$  为光照周期 (h), 长湖光照周期数据 (h/d) 根据采样当日沙市日出日落时间来计算 ([https://richurimo.bmcx.com/jingzhou\\_richurimo/](https://richurimo.bmcx.com/jingzhou_richurimo/))。

## 1.5 数据分析

本研究中“均值”指平均值  $\pm$  标准差 (Mean  $\pm$  SD); 采用多独立样本非参数检验 (Kruskal-Wallis One-way ANOVA) 分析有关参数在不同时空条件下的差异; 采用叠加热图的 Mantel test 分析生产力相关矩阵与环境因子矩阵之间的相关性; 采用相关性热图 (Correlation heatmap) 分析  $PP_{\text{eu}}$ 、 $P_i$ 、Chl.  $a$ 、生物量和密度之间相关性; 采用一元线性回归分析  $PP_{\text{eu}}$  与  $P_i$ 、Chl.  $a$ 、生物量和密度之间的关系; 将  $P_i$  和  $PP_{\text{eu}}$  及环境因子值标准化之后, 采用多元逐步回归分析其之间的关系。以上分析使用 SPSS statistics 22.0 和 R4.0.3 来完成,  $P < 0.05$  表示显著、 $P < 0.01$  表示极显著, 数据处理由 Excel 2017 来完成。基于 VGPM 模型 (站位与黑白瓶站位一致) 全湖初级生产力 ( $PP_{\text{eu}}$ ) 分布示意图在 ArcGIS10.2 软件中完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 浮游植物检测结果

此次调查共鉴定出浮游植物 194 种, 其中春季 89 种, 夏季 111 种, 秋季 123 种, 冬季 80 种。隶属于 7 大常见浮游植物门类, 其中绿藻门和硅藻门最多, 分别占 49% (95 种) 和 21% (40 种)。全年平均密度为  $3.24 \times 10^7$  cells/L, 平均生物量为 8.79  $\text{mg}/\text{L}$ 。春季 H3 站位密度最高, 夏季 M2、M3 站位以及春季 H3、M2 站位生物量相对较高 (图 2)。

### 2.2 基于黑白瓶测氧法的初级生产力

采用黑白瓶测氧法测量了浮游植物初级生产力垂直分布, 各站位总生产力 (GPP) 和净生产力 (NPP) 在时间上呈现夏季 > 秋季 > 春季 > 冬季的特征, 全年于夏季在 M2 站位 0 m 处的 GPP (10.04  $\text{g O}_2/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ) 及 NPP (7.23  $\text{g O}_2/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ) 最高。在垂直空间上, GPP、NPP 整体上随水深增加而逐渐变小的变化, 其中冬季部分站位 (H3 和 Y2) 在 0.5 m 处的 GPP 大于 0 m 处 (图 3a, b); 各季节距水面 1 m 及 2 m 处的 NPP 存在负值。呼吸作用量 (Ra) 上述特征不明显, 整体表现为夏季最高, 冬季最低 (图 3c)。水柱总生产力 ( $P_i$ ) 计算结果为: 夏 ((1841.24  $\pm$  345.93)  $\text{mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > 秋 ((1324.14  $\pm$  208.34)  $\text{mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > 春 ((847.50  $\pm$  247.72)

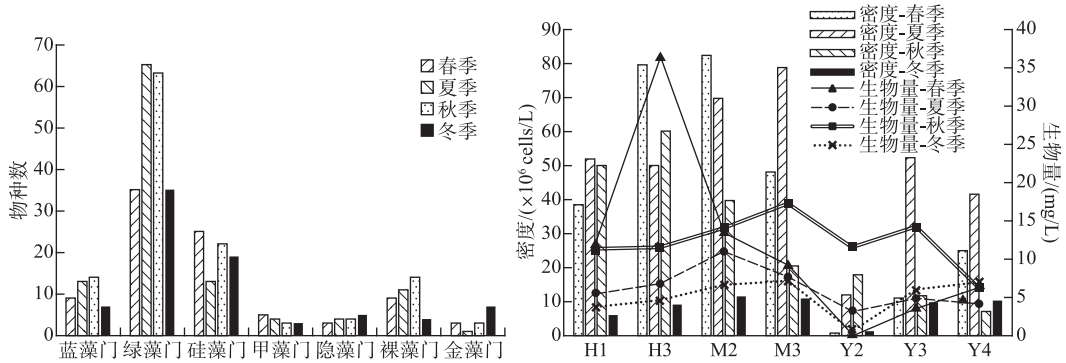


图2 长湖浮游植物时空分布特征

Fig.2 Spatial and temporal distribution characteristics of phytoplankton in Lake Changhu

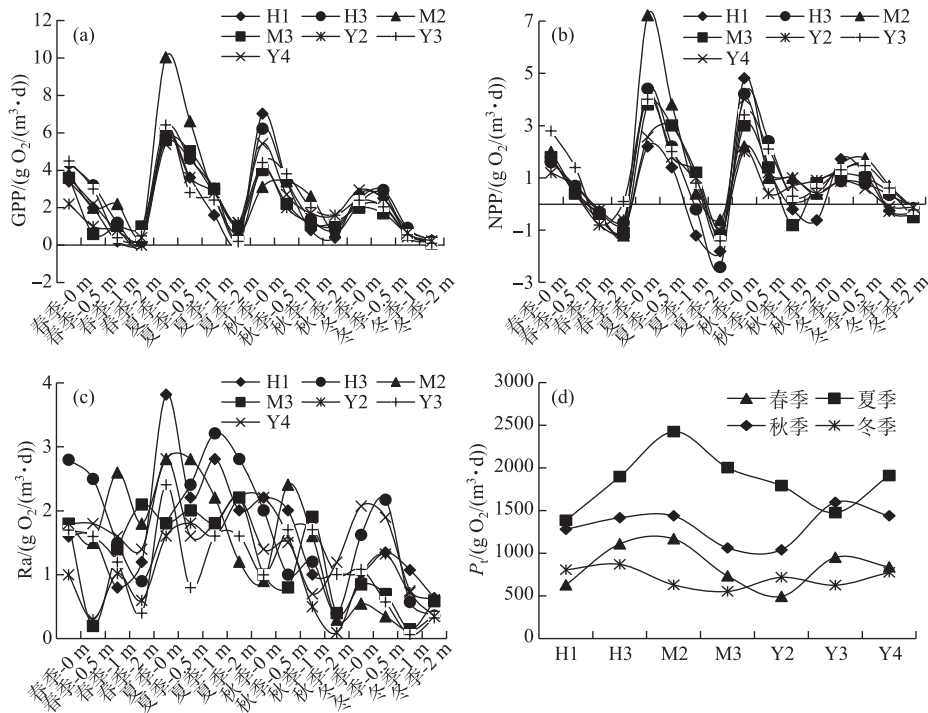


图3 长湖浮游植物 GPP(a)、NPP(b)、Ra(c)及  $P_1$ (d) 时空变化

(0 m、0.5 m、1 m、2 m 分别代表距离水面 0 m、0.5 m、1 m 和 2 m)

Fig.3 Spatio-temporal variation of phytoplankton GPP(a), NPP(b), Ra(c) and  $P_1$ (d) in Lake Changhu

$\text{mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d}) > \text{冬} ((711.43 \pm 133.52) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d}))$ , 其中 M2 站位在夏季采样时 ( $2424.66 \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) 水柱总生产力最高(图 3d)。

### 2.3 基于 VGPM 模型的全湖初级生产力 ( $PP_{\text{eu}}$ ) 估算

运用 VGPM 模型对全湖初级生产力 ( $PP_{\text{eu}}$ ) 进行估算, 并使用 ArcGIS 软件对各季节不同区域浮游植物初级生产力进行分布示意(图 4)。结果显示, 长湖  $PP_{\text{eu}}$  季节性分布为夏季 ( $(3713.18 \pm 900.30) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > 秋季 ( $(2643.62 \pm 1062.48) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > 春季 ( $(2477.13 \pm 669.75) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) > 冬季 ( $(708.07 \pm 390.40) \text{ mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ )。空间分布特征为: 海子湖区 (H1 和 H3 站位) > 马洪台湖区 (M2 和 M3 站位) > 圆心

湖区(Y2、Y3 和 Y4 站位)的趋势。

VGPM 初级生产力估算法作为全球 24 个初级生产力模型中最接近均值的模型<sup>[20]</sup>, 将之与黑白瓶法所测结果及叶绿素、浮游植物生物量和密度等生态学指标进行比较发现,  $PP_{eu}$ 、 $P_t$ 、Chl.a、浮游植物生物量及密度具有相似的变化趋势(图 5)。

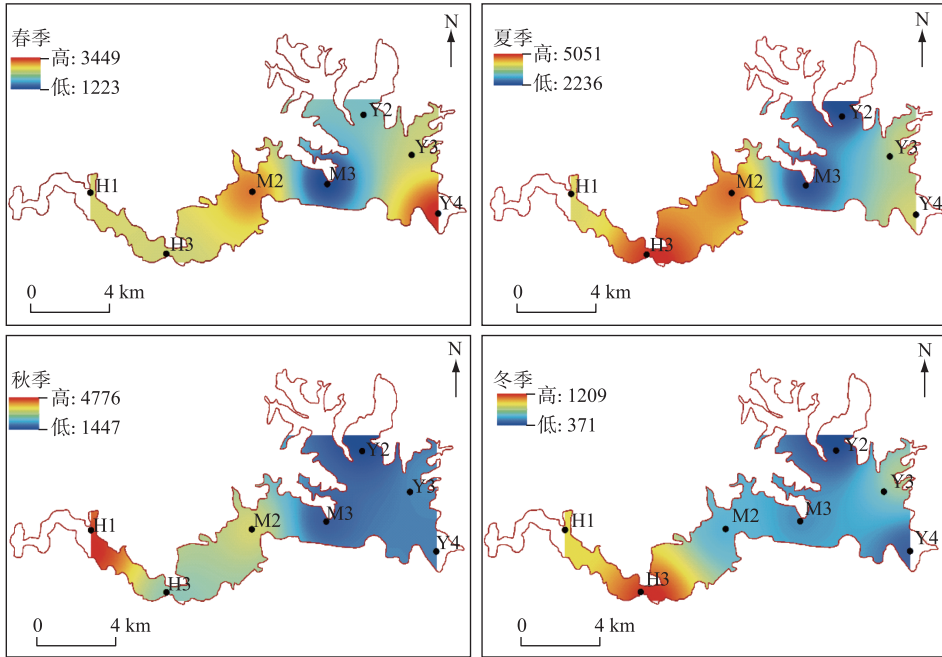


图 4 长湖全湖  $PP_{eu}$  ( $\text{mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) 分布的季节变化

Fig.4 Seasonal variation of  $PP_{eu}$  ( $\text{mg C}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ) distribution in Lake Changhu

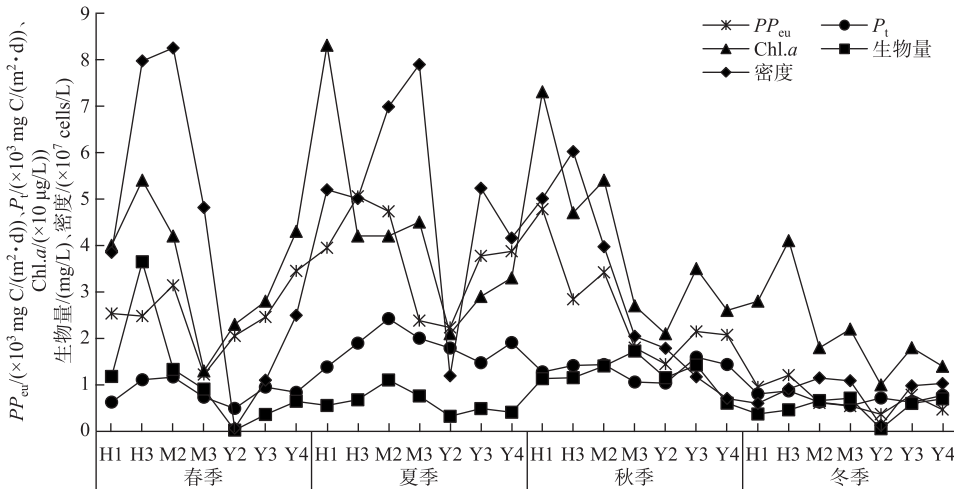


图 5 长湖浮游植物  $PP_{eu}$ 、 $P_t$ 、Chl.a、生物量及密度时空分布

Fig.5 Spatial and temporal distribution of phytoplankton  $PP_{eu}$ ,  $P_t$ , Chl.a, biomass and density in Lake Changhu

#### 2.4 环境因子及相关性分析

长湖四季环境因子如表 1 所示, 经分析, pH、WT、Cond、TN 及  $\text{NO}_3\text{-N}$  季节性差异极显著 ( $P < 0.01$ ), 其中

夏季水温、春季 pH、冬季 Cond、秋冬季 TN 及  $\text{NO}_3\text{-N}$  显著较高 ( $P<0.01$ )。TSS、DO 及 COD 季节性差异显著 ( $P<0.05$ ), 其中夏季 TSS、夏和秋季 DO 及秋季 COD 显著低于其他季节 ( $P<0.05$ )。

表 1 长湖四季理化因子(均值±标准差)比较

Tab.1 Comparison of seasonal physical and chemical factors of Lake Changhu (Mean±SD)

理化因子	春季	夏季	秋季	冬季	P
水深/m	2.41±0.25	3.23±0.48	3.20±0.8	2.87±0.34	NS
SD/m	0.72±0.49	0.49±0.09	0.47±0.045	0.68±0.09	NS
pH	9.15±0.39	8.59±0.29	8.58±0.09	8.49±0.10	0.002
WT/°C	21.90±0.76	31.86±0.62	18.77±0.64	6.74±0.67	0.000
DO/(mg/L)	11.80±2.27	8.06±1.48	9.31±0.51	12.24±0.62	0.024
Cond/( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )	356.00±63.56	304.00±4.43	361.29±23.67	452.40±18.97	0.003
TSS/(mg/L)	18.00±9.21	9.86±2.53	16.27±3.37	14.43±6.50	0.013
TP/(mg/L)	0.12±0.03	0.20±0.08	0.09±0.03	0.14±0.03	NS
$\text{PO}_4^{3-}\text{-P}/(\text{mg}/\text{L})$	0.08±0.089	0.16±0.075	0.05±0.028	0.03±0.005	NS
TN/(mg/L)	0.59±0.46	0.54±0.27	1.56±0.63	1.56±0.54	0.001
$\text{NH}_3\text{-N}/(\text{mg}/\text{L})$	0.046±0.030	0.074±0.058	0.100±0.050	0.023±0.012	NS
$\text{NO}_3\text{-N}/(\text{mg}/\text{L})$	0.243±0.238	0.114±0.136	0.500±0.227	0.886±0.136	0.000
$\text{NO}_2\text{-N}/(\text{mg}/\text{L})$	0.0028±0.0019	0.0030±0.0020	0.0030±0.0090	0.0060±0.0009	NS
COD/(mg/L)	13.86±5.28	15.14±3.36	5.57±2.50	15.14±1.64	0.011

将上述所有环境因子与四季实测  $PP_{\text{en}}$ 、 $P_1$ 、Chl.a、浮游植物生物量、密度进行 Mantel test 相关性分析。结果显示,  $PP_{\text{en}}$  与 WT、Cond、 $\text{NO}_3\text{-N}$  具有极显著相关性 ( $P<0.01$ );  $P_1$  与 WT、DO、Cond、 $\text{NH}_3\text{-N}$  具有极显著相关性; Chl.a 与 WT 具有极显著相关性 ( $P<0.01$ ), 与  $\text{NO}_3\text{-N}$  具有显著相关性 ( $P<0.05$ ); 生物量则与 SD、pH 极显著相关 ( $P<0.01$ ), 与 Cond 具有一定的相关性 ( $P<0.05$ ); 密度与 SD、pH、 $\text{NO}_3\text{-N}$  具有极显著相关性 ( $P<0.05$ ), 与 Cond 具有一定的相关性 ( $P<0.05$ ) (图 6b)。

将  $PP_{\text{en}}$ 、 $P_1$ 、Chl.a、生物量及密度等生物指标进行 Spearman 相关性分析。结果显示, 除浮游植物生物量与  $P_1$  和  $PP_{\text{en}}$  无显著相关性外, 其余指标间均有显著相关性, 其中  $PP_{\text{en}}$  与  $P_1$ 、Chl.a 相关性最强, 相关性系数分别达到 0.822 及 0.784 (图 6a)。

进一步将长湖四季浮游植物的  $PP_{\text{en}}$  分别与  $P_1$ 、Chl.a 浓度及生物量和密度进行线性回归分析, 结果显示,  $P_1$ 、Chl.a 浓度及浮游植物密度与  $PP_{\text{en}}$  呈现显著正相关性 ( $P<0.01$ ), 生物量与  $PP_{\text{en}}$  无显著相关性 ( $P>0.05$ ) (图 7)。

为筛选对长湖浮游植物初级生产力的关键性环境因子并快速估算初级生产力水平, 先将  $PP_{\text{en}}$ 、 $P_1$  及环境因子进行标准化, 以标准化值得分作为因变量和自变量开展多元逐步回归, 结果显示,  $PP_{\text{en}}$  主要受 Chl.a、WT、pH、TSS 和  $\text{NO}_2\text{-N}$  的影响, 而  $P_1$  则可以通过 Cond、WT 和 DO 来进行预测。由此可见, WT 是决定长湖  $P_1$  和  $PP_{\text{en}}$  的共同因子 (表 2)。

### 3 讨论

黑白瓶法测定浮游植物初级生产力可以一定程度上反映水体初级生产力的垂直分布特征<sup>[6]</sup>, 本研究中黑白瓶法测得长湖浮游植物总生产力 (GPP) 及净生产力 (NPP) 与水深呈负相关 ( $P<0.05$ )。GPP 为单位时间内浮游植物通过光合作用将太阳能转化为有机物质的总和, 光合速率 ( $\text{mg C}/(\text{mg}\cdot\text{h})$ ) 是其最直观的影响因子, 光合速率又受到温度、叶绿素浓度及光照强度的影响。一方面, 越接近水面, 光照强度越大, 水温越高, 光合效率越高; 另一方面, 在适宜温度范围内, 浮游植物丰度、生物量均随水温的升高而增加, 叶绿素含量随之升高<sup>[21]</sup>。NPP 为浮游植物除去呼吸消耗后净生产力, 其垂直变化趋势与 GPP 相同, 但在本研究中, 深水区 (1 m 及 2 m 处) NPP 存在负值 (图 3c), 可能是因为挂瓶时间过长, 且深水区光合速率相对较低, 导致呼吸消耗  $\text{O}_2$  大于同期光合作用产生  $\text{O}_2$ 。Ra 为 GPP 与 NPP 的差值, 整体变化趋势为浅水区 (0 m 及 0.5 m)

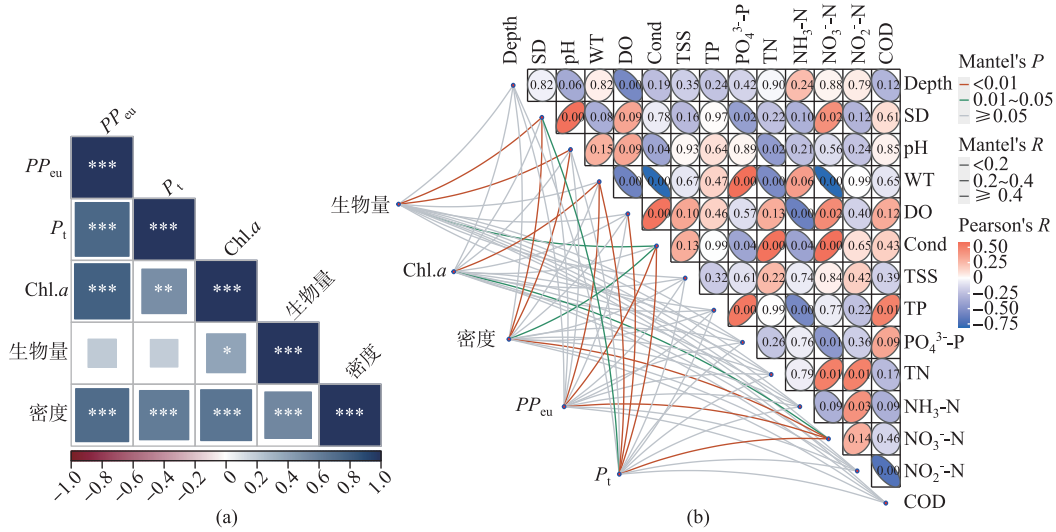


图 6  $PP_{eu}$ 、 $P_t$ 、Chl.a、生物量和密度之间 (a) 以及其与环境因子之间的相关性分析 (b)  
 Fig.6 Correlation analysis between  $PP_{eu}$ ,  $P_t$ , Chl.a, biomass and density (a) and between them and environmental factors (b)

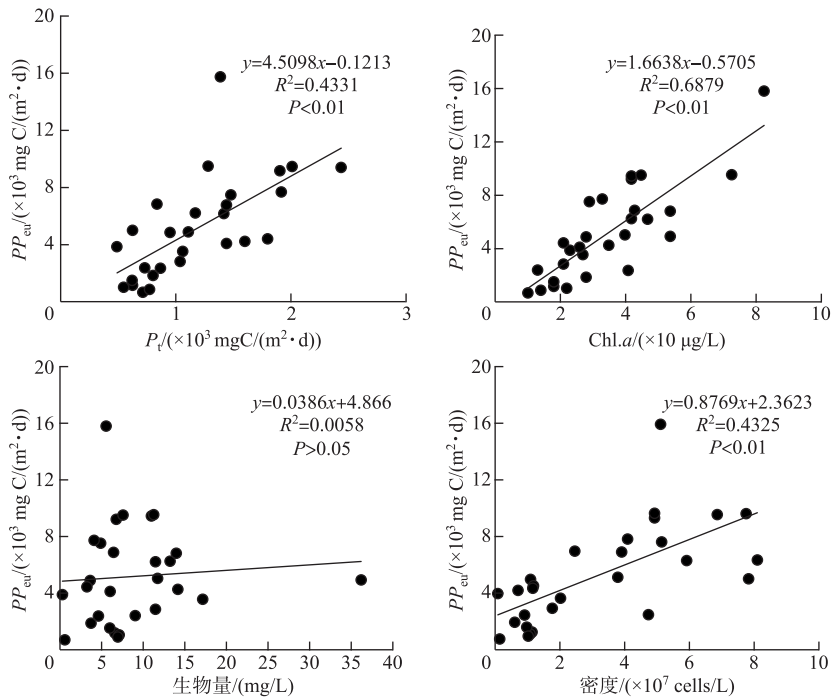


图 7  $PP_{eu}$  与  $P_t$ 、Chl.a、生物量及密度的回归分析  
 Fig.7 Regression analysis of  $PP_{eu}$  with  $P_t$ , Chl.a, biomass and density

大于深水区 (1 m 及 2 m), 分析原因可能是浮游植物的分布及光照强度、水温等。已有研究<sup>[22]</sup>表明 GPP、NPP 不仅与浮游植物的同化速率有关, 还与生物量有关, 其最高值一般出现在水体表层或次表层, 与本研究



表 2 Z-score( $PP_{eu}$ )、Z-score( $P_1$ )与环境因子多元逐步回归分析Tab.2 Multiple stepwise regression analysis of Z-score( $PP_{eu}$ ), Z-score( $P_1$ ) with environmental factors

多元逐步回归方程	$R^2$	$F$	$P$
Z-score( $PP_{eu}$ ) = 2.164Z-score (Chl.a)	0.992	3615.742	$<10^{-29}$
Z-score( $PP_{eu}$ ) = 1.259Z-score (Chl.a) + 1.082 Z-score (WT)	0.997	4152.531	$<10^{-32}$
Z-score( $PP_{eu}$ ) = 0.646Z-score (Chl.a) + 0.867 Z-score (WT) + 1.233 Z-score (pH)	0.997	9067.758	$<10^{-38}$
Z-score( $PP_{eu}$ ) = 0.700Z-score (Chl.a) + 0.822 Z-score (WT) + 1.466 Z-score (pH) - 0.220Z-score (TSS)	0.999	9591.372	$<10^{-37}$
Z-score( $PP_{eu}$ ) = 0.641Z-score (Chl.a) + 0.845 Z-score (WT) + 1.522 Z-score (pH) - 0.244 Z-score (TSS) + 6.802( $NO_2^-$ )	0.999	8850.347	$<10^{-36}$
Z-score( $P_1$ ) = 1.182 Z-score (Cond)	0.997	4159.140	$<10^{-30}$
Z-score( $P_1$ ) = 0.808 Z-score (Cond) + 0.762 Z-score (WT)	0.997	6206.670	$<10^{-34}$
Z-score( $P_1$ ) = 1.192 Z-score (Cond) + 0.682 Z-score (WT) - 0.844 Z-score (DO)	0.999	4814.992	$<10^{-34}$

结果类似。垂直分布的季节变化规律也很明确,各水层的 GPP、NPP 及 Ra 均为夏、秋季大于春、冬季,这可能主要是水温变化引起。

尽管黑白瓶法测定的浮游植物初级生产力在垂直空间上表现出极强规律性变化,但该方法也存在一定的局限性<sup>[23]</sup>,因此本研究同时通过 VGPM 模型来估算浮游植物初级生产力( $PP_{eu}$ )。结果显示,长湖浮游植物初级生产力( $P_1$ 和 $PP_{eu}$ )在季节上表现出相似的变化规律即:夏季 $P_1$ 和 $PP_{eu}$ 值均最高,而冬季 $P_1$ 和 $PP_{eu}$ 值均最低。水温可能是引起这些变化的主要因子,研究发现水温是影响浮游植物密度季节变化的重要理化因子<sup>[24-25]</sup>。长湖地处长江中游地区,属亚热带季风性湿润气候,其水温的季节性变化为夏高冬低,磷酸盐等合成叶绿素必备的营养元素也表现为夏季最高、冬季最低(表1);夏季处于丰水期,平均水深全年最高,因此水体中浮游植物密度在夏、秋季较高,冬季较低(图2)。

长湖初级生产力( $P_1$ 和 $PP_{eu}$ )自西向东(海子湖区 H 到圆心湖区 Y)的全年分布特征表现为海子湖区和马洪台湖区(H1、H3 和 M2 站位)生产力明显高于圆心湖区(Y2、Y3 和 Y4 站位),这一趋势在夏、秋和冬季均比较明显。分析原因可能是海子湖区和马洪台湖区氮、磷等营养水平较丰富,引起浮游植物大量繁殖,生产力水平较高。《湖北省长湖湖泊保护规划》指出,海子湖周围涉及多个工业污染源导致湖区水质污染较严重,而马洪台湖区的 M2 站位曾经是湖泊围栏养殖的密集区,残饵和粪便中的有机物可能在底泥中大量汇集,从而引起此处浮游植物的大量繁殖<sup>[26]</sup>。此外 M3 站位处于马洪台湖区和圆心湖区过渡区,对流的环境扩大了浮游生物的分布范围,不利于浮游生物的聚集,且水面较为宽广,因而单位体积 Chl.a 浓度相对较低,生产力水平也较低。圆心湖区 Y4 站位生产力明显升高,这可能是由于 Y4 站位处于田关河及四湖总干渠汇入口,营养物质丰富,浮游植物聚集,生产力水平升高<sup>[10]</sup>。

$P_1$ 和 $PP_{eu}$ 为浮游植物初级生产力的两种不同表现形式,二者在本研究中具有极显著相关性( $P < 0.01$ ),时空变化规律也呈现相似性(图5)。然而,通过比较发现 VGPM 模型估算值 $PP_{eu}$ 要高于黑白瓶测定的 $P_1$ 值,这可能是由于黑白瓶法从采样到实验室内测定有一定的时间差,瓶中的细菌等异养微生物会消耗一部分氧气,进而造成结果偏低<sup>[6]</sup>。另外,Chl.a 也可以作为一种评估初级生产力的方法<sup>[27]</sup>,Chl.a 浓度与 $PP_{eu}$ 及 $P_1$ 值的相关系数均大于 0.5,具有显著相关性( $P < 0.01$ )。值得注意的是本研究长湖浮游植物初级生产力( $PP_{eu}$ 、 $P_1$ )与浮游植物密度呈现显著相关性,但与生物量不具有显著相关性( $P > 0.05$ ),一方面这可能与长湖湖面较窄且湖叉较多的形状特征有关,个别站位如 H3、Y2 等因其地理位置原因营养水平和浮游植物生物量较高,但光合有效辐射不足,进而对 $P_1$ 和 $PP_{eu}$ 可能产生限制作用;另一方面,长湖富营养化水平较高,夏季部分站位蓝藻门占优势,藻类细胞密度较高,但生物量较低(图2),与 $P_1$ 和 $PP_{eu}$ 变化趋势不一致。 $PP_{eu}$ 与 $P_1$ 、Chl.a 及生物量的线性回归分析也呈现相似结果。

浮游植物及其生产力对环境的变化反应敏感,多数环境因子对其具有驱动作用<sup>[28-29]</sup>。本研究 Mantel test 相关性分析,长湖初级生产力( $P_1$ 和 $PP_{eu}$ )与 WT、DO、Cond、 $NH_3-N$ 、 $NO_3-N$  等环境因子具有极显著相关性( $P < 0.01$ ),而总氮、总磷等主要营养元素与生产力没有显著相关性,这可能因为长湖是富营养水体,氮、磷

营养元素丰富,不易成为初级生产力的限制因子<sup>[10]</sup>。多元逐步回归分析也显示  $PP_{en}$  主要受 Chl.a、WT、pH、TSS 和  $NO_2-N$  的影响,而  $P_i$  则可以通过 WT、Cond 和 DO 来估算。可见水温是决定长湖  $P_i$  和  $PP_{en}$  的共同因子。大量研究表明浮游植物初级生产力主要受光照、温度等影响<sup>[30-32]</sup>。光照强度及光照时长的增加会导致水温升高,在适宜范围内可加快光合作用速率<sup>[33]</sup>。但通过公式(4)可知,最大光合速率的温度范围小于并接近 28.5℃,夏季高出这一最适温度将形成对光合速率的抑制效果。Chl.a 浓度也是影响  $PP_{en}$  的重要因素,这与之前对程海、太湖、武昌湖、钦州湾等浮游植物初级生产力的研究结果类似<sup>[1,3,11,30]</sup>。电导率是影响  $P_i$  的重要因素,分析原因是:电导率可直接反映水体中溶解盐类含量的变化,藻类细胞都由多种常量元素和微量元素组成,因此高浓度藻类细胞会导致电导率值升高,进而影响  $P_i$  水平<sup>[34]</sup>。另外,DO 和 TSS 浓度分别对  $P_i$  和  $PP_{en}$  呈现负影响效果,说明风浪引起的沉积物再悬浮对初级生产力起到抑制作用而不是促进作用<sup>[10]</sup>。有研究表明 TSS 具有较大消光作用,可抑制藻类生长,降低水体的初级生产力水平<sup>[35]</sup>。

长湖跨越三个市,是长江中下游典型的富营养浅水湖泊,受周围环境的面源和点源污染,长期以来面临富营养化进程加快和藻类水华暴发的危险。通过对浮游植物初级生产力水平的动态监测,一方面为判断富营养湖泊藻类水华发展趋势以及制定相应对策提供数据支撑;另一方面也为发展基于鲢鳙生物操纵的增殖渔业奠定基础。

#### 4 参考文献

- [ 1 ] Huang LC, Zhou YY, Zhou QC *et al.* Temporal-spatial variation in phytoplankton primary production and its influencing factors in Lake Chenghai on the Yunnan Plateau, China. *J Lake Sci*, 2019, **31**(5): 1424-1436. DOI: 10.18307/2019.0508. [黄立成, 周远洋, 周起超等. 云南程海浮游植物初级生产力的时空变化及其影响因素. 湖泊科学, 2019, **31**(5): 1424-1436.]
- [ 2 ] Zhang YL. Progress and prospect in lake optics: A review. *J Lake Sci*, 2011, **23**(4): 483-497. DOI:10.18307/2011.0401. [张运林. 湖泊光学研究进展及其展望. 湖泊科学, 2011, **23**(4): 483-497.]
- [ 3 ] Zhang YL, Feng S, Ma RH *et al.* Spatial pattern of euphotic depth and estimation of phytoplankton primary production in Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2008, **20**(3): 380-388. DOI: 10.18307/2008.0319. [张运林, 冯胜, 马荣华等. 太湖秋季真光层深度空间分布及浮游植物初级生产力的估算. 湖泊科学, 2008, **20**(3): 380-388.]
- [ 4 ] Behrenfeld MJ, O'Malley RT, Siegel DA *et al.* Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, 2006, **444**(7120): 752-755. DOI: 10.1038/nature05317.
- [ 5 ] Tranvik LJ, Downing JA, Cotner JB *et al.* Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnol Oceanogr*, 2009, **54**(6): 2298-2314. DOI: 10.4319/lo.2009.54.6\_part\_2.229.
- [ 6 ] 韩耀全, 黄励, 施军等. 常用水体初级生产力测定方法的结果差异分析. *江苏农业科学*, 2018, **46**(1): 20-206.
- [ 7 ] Behrenfeld MJ, Falkowski PG. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol Oceanogr*, 1997, **42**(1): 1-20.
- [ 8 ] Li YH, Ge G, Wang ML *et al.* Characteristics of primary productivity of Lake Poyang in wet and dry seasons and the correlations with environmental factors using the Vertically Generalized Production Model. *J Lake Sci*, 2016, **28**(3): 575-582. DOI: 10.18307/2016.0313. [李艳红, 葛刚, 王茂林等. 垂向归纳模型下鄱阳湖丰、枯水期初级生产力特征及与环境因子相关性分析. 湖泊科学, 2016, **28**(3): 575-582.]
- [ 9 ] Zeng TH, Liu GX, Hu ZY. Estimation of phytoplankton primary production of lakes in the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2011, **20**(6): 717-722. [曾台衡, 刘国祥, 胡征宇. 长江中下游湖区浮游植物初级生产力估算. 长江流域资源与环境, 2011, **20**(6): 717-722.]
- [ 10 ] Yin Y, Zhang YL, Shi ZQ *et al.* Estimation of spatial and seasonal changes in phytoplankton primary production in Meiliang Bay, Lake Taihu, based on the Vertically Generalized Production Model and MODIS data. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(11): 3528-3537. DOI: 10.5846/stxb201105070595. [殷燕, 张运林, 时志强等. 基于 VGPM 模型和 MODIS 数据估算梅梁湾浮游植物初级生产力. 生态学报, 2012, **32**(11): 3528-3537.]
- [ 11 ] 李学梅, 孟子豪, 胡飞飞等. 安徽武昌湖丰、枯水期浮游植物初级生产力特征及其与环境因子的关系. *淡水渔业*, 2021, **51**(6): 3-10.
- [ 12 ] 郭坤. 长湖浮游植物生态特征分析及水质评价[学位论文]. 武汉:长江大学, 2017.
- [ 13 ] He YF, Li HC, Zhu YJ *et al.* Status and spatial-temporal variations of eutrophication in Lake Changhu, Hubei Province. *J Lake Sci*, 2015, **27**(5): 853-864. DOI: 10.18307/2015.0511. [何勇风, 李昊成, 朱永久等. 湖北长湖富营养化状况及时空变化(2012—2013年). 湖泊科学, 2015, **27**(5): 853-865.]
- [ 14 ] Gong SS, Li XM, Wu JW *et al.* Characteristics and main influencing factors of plankton functional groups in summer and autumn, Lake

- Changhu, Hubei Province. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(5): 707-717. DOI: 10.7541/2021.2020.310. [ 龚森森, 李学梅, 吴嘉伟等. 湖北长湖夏、秋季浮游生物功能群特征及主要影响因子. 水生生物学报, 2022, **46**(5): 707-717 ]
- [ 15 ] 倪盼盼. 长湖纳污能力计算与最低生态水位分析[学位论文]. 武汉: 武汉大学, 2018.
- [ 16 ] Li XM, Zhu TB, He YF *et al.* Assessment of eutrophication and nitrogen and phosphorus carrying capacity before and after removing pen culture (2013–2018) in Lake Changhu, China. *Environ Sci Pollut Res*, 2022, **29**(4): 5674-5686. DOI: 10.1007/s11356-021-15908-w.
- [ 17 ] 周凤霞, 陈剑虹. 淡水微型生物图谱. 北京: 化学工业出版社, 2010: 367.
- [ 18 ] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991: 333-370.
- [ 19 ] Zhu XD, He HL, Liu M *et al.* Spatio-temporal variation characteristics of photosynthetically active radiation in China in recent 50 years. *Acta Geographica Sinica*, 2010, **65**(3): 270-280. [ 朱旭东, 何洪林, 刘敏等. 近 50 年中国光合有效辐射的时空变化特征. 地理学报, 2010, **65**(3): 270-280. ]
- [ 20 ] Carr ME, Friedrichs MAM, Schmeltz M *et al.* A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2006, **53**(5): 741-770. DOI: 10.1016/j.dsr2.2006.01.028.
- [ 21 ] Li RR, Zhang GX, Zhang L. Multivariate analysis of the relations between phytoplankton assemblages and environmental factors in Chagan Lake Wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(10): 2663-2673. DOI: 10.5846/stxb201306091545. [ 李然然, 章光新, 张蕾. 查干湖湿地浮游植物与环境因子关系的多元分析. 生态学报, 2014, **34**(10): 2663-2673. ]
- [ 22 ] Feng SM, Liu DY, Li DJ *et al.* Analysis on the temporal and spatial distribution of the primary productivity and its influencing factors in Lake Taiping (Reservoir), Anhui Province. *J Lake Sci*, 2016, **28**(6): 1361-1370. DOI: 10.18307/2016.0622. [ 冯世敏, 刘冬燕, 李东京等. 安徽太平湖水库初级生产力时空分布及分析. 湖泊科学, 2016, **28**(6): 1361-1370. ]
- [ 23 ] Zhang YL, Qin BQ, Chen WM *et al.* Phytoplankton primary production in spring Meiliang Bay, Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2005, **17**(1): 81-86. DOI: 10.18307/2005.0113. [ 张运林, 秦伯强, 陈伟民等. 太湖梅梁湾春季浮游植物初级生产力. 湖泊科学, 2005, **17**(1): 81-86. ]
- [ 24 ] Lehman W. The influence of climate on phytoplankton community biomass in San Francisco Bay Estuary. *Limnology and Oceanography*, 2000, **45**(3): 580-590. DOI: 10.4319/lo.2000.45.3.0580.
- [ 25 ] Temponeras M, Kristiansen J, Moustaka-Gouni M. Seasonal variation in phytoplankton composition and physical-chemical features of the shallow Lake Doirani, Macedonia, Greece. *Hydrobiologia*, 2000, **424**(13): 109-122. DOI: 10.1023/A:1003909229980.
- [ 26 ] 湖北省人民政府. 湖北省长湖湖泊保护规划. 北京: 科学出版社, 2018: 55-56.
- [ 27 ] 高爽. 北黄海叶绿素和初级生产力的时空变化特征及其影响因素[学位论文]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.
- [ 28 ] Min Z, Straile D, Chen F *et al.* Dynamics and drivers of phytoplankton richness and composition along productivity gradient. *Sci Total Environ*, 2018, **625**: 275-284. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.12.288.
- [ 29 ] Dong J, Li YH, Li GB *et al.* Seasonal dynamics characteristics and affecting physical factors of phytoplankton functional groups in Dongjiang River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, **37**(5): 836-843. DOI: 10.7541/2013.1073. [ 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素. 水生生物学报, 2013, **37**(5): 836-843. ]
- [ 30 ] Yang B, Zhong QP, Zhang XC *et al.* Spatio-temporal variations of chlorophyll a and primary productivity and its influence factors in Qinzhou Bay. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2015, **35**(5): 1333-1340. DOI: 10.13671/j.hjkxb.2014.0902. [ 杨斌, 钟秋平, 张晨晓等. 钦州湾叶绿素 a 和初级生产力时空变化及其影响因素. 环境科学学报, 2015, **35**(5): 1333-1340. ]
- [ 31 ] Zhang HB, Pei SF, Zhu YX *et al.* Study on the distribution characteristic of primary productivity and its controlling factors in Bohai Bay in the early summer. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(17): 6416-6424. DOI: 10.5846/stxb201808031655. [ 张海波, 裴绍峰, 祝雅轩等. 初夏渤海湾初级生产力分布特征及影响因素. 生态学报, 2019, **39**(17): 6416-6424. ]
- [ 32 ] Zhao QH, Sun GD, Wang JJ *et al.* Coupling effect of water temperature and light energy on the algal growth in Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2018, **30**(2): 385-393. DOI: 10.18307/2018.0210. [ 赵巧华, 孙国栋, 王健健等. 水温、光能对春季太湖藻类生长的耦合影响. 湖泊科学, 2018, **30**(2): 385-393. ]
- [ 33 ] Deng JM, Qin BQ. A review on studies of effects of climate change on phytoplankton in freshwater systems. *J Lake Sci*, 2015, **27**(1): 1-10. DOI: 10.18307/2015.0101. [ 邓建明, 秦伯强. 全球变暖对淡水湖泊浮游植物影响研究进展. 湖泊科学, 2015, **27**(1): 1-10. ]
- [ 34 ] 陈小江. 三峡库区万州段网箱养殖区水化学和初级生产力研究[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2007.
- [ 35 ] He WS, Lu JJ. Effects of high-density suspended sediments on primary production at the Yangtze Estuary. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2001, **9**(4): 24-27. [ 何文珊, 陆健健. 高浓度悬沙对长江河口水域初级生产力的影响. 中国生态农业学报, 2001, **9**(4): 24-27. ]