

水体叶绿素 *a* 和硅藻群落时空分布及影响因子的对比分析 ——以云贵高原异龙湖为例^{*}

周 起, 陈光杰^{**}, 李 蕊, 陈小林, 张 涛, 韩桥花, 王 露

(云南师范大学地理学部, 云南省高原地理过程与环境变化重点实验室, 昆明 650500)

摘要: 藻类是湖泊生态系统中重要的初级生产者, 物种多样性高且对水环境变化敏感, 其生产力水平与群落构建模式是反映湖泊环境梯度和生态系统特征的可靠指标。其中硅藻优势属种的演替模式及其环境条件识别, 是开展湖泊生态健康和环境质量评价的重要内容。本文选择亚热带地区浅水湖泊异龙湖开展季节调查, 对 20 个采样点的叶绿素 *a* 和硅藻群落组成等指标开展分布特征及其驱动因子的定量评价, 系统分析藻类变化的时空模式、驱动因子及其指标异同。2020 年 12 月—2021 年 9 月, 异龙湖水环境特征的季节波动明显, 综合营养指数 TSI 平均为 74.76, 总体处于富营养水平。在 80 个水体样品中共发现硅藻 21 属 68 种, 群落结构以浮游类型(平均占比 $79.33\% \pm 20.69\%$) 的耐中富营养种为主; 在 4 个季节的调查中, 膜糊直链藻 *Aulacoseira ambigua* ($61.62\% \pm 20.26\%$) 为优势种。主成分分析显示, 硅藻群落组成存在明显的空间差异和季节变化。冗余分析和方差分解等结果表明, 水体营养因子(TN、TP 和 N:P) 是影响叶绿素 *a* 浓度空间变化的重要因子(解释方差为 $19.08\% \pm 11.4\%$), 水温和水深梯度的影响较小($9.63\% \pm 11.31\%$); 空间分布上水体营养因子(TN、TP、N:P 和 SiO_3^{2-}) 是影响硅藻群落构建的主要因子, 共解释群落方差的 $27.55\% \pm 15.83\%$, 水温和水深对硅藻群落结构的空间变化影响较小($2.53\% \pm 3.78\%$), 但其与营养水平的相互作用较强($15.95\% \pm 11.45\%$)。多元回归分析进一步表明, 水温对藻类生物量和硅藻群落分布的季节变化影响显著(56.4% 和 20.1%), 而水体营养因子(TN、TP、N:P 和 SiO_3^{2-}) 的驱动强度相对较弱(6.5% 和 19.2%)。由此可见, 影响异龙湖藻类空间分布的关键因子是营养盐梯度, 在季节尺度上水温是控制水体藻类变化的重要梯度, 同时群落结构和生产力指标在指示藻类分布的驱动过程中存在显著的季节差异。因此, 亚热带浅水湖泊环境特征和生态过程存在明显的季节波动和空间差异, 需要结合藻类等生物的多指标调查开展水环境质量与生态健康的综合分析和科学评价。

关键词: 异龙湖; 初级生产力; 硅藻; 空间差异; 季节波动

A comparative study on spatio-temporal variations and environmental drivers of lake-water chlorophyll-*a* and diatom communities in Lake Yilong^{*}

Zhou Qi, Chen Guangjie^{**}, Li Rui, Chen Xiaolin, Zhang Tao, Han Qiaohua & Wang Lu

(Yunnan Key Laboratory of Plateau Geographical Processes and Environmental Change, Faculty of Geography, Yunnan Normal University, Kunming 650500, P.R.China)

Abstract: Algae are important primary producers in lake ecosystems, with high species diversity and sensitivity to changes in water environment. Algal productivity and community structure can serve as reliable indicators for tracking the lake environmental gradient and ecosystem features. The succession of dominant diatom species and the identification of environmental gradients are important in evaluating lake ecological health and environmental quality. In order to quantify the spatio-temporal variations in lake-water chlorophyll-*a* (Chl.*a*) and diatom communities, a seasonal survey of diatom composition and limnological characteristics was carried out at 20 sampling sites of Lake Yilong for assessing the driving factors of algal distribution and the degree of similarity between both indicators. From December 2020 to September 2021, the water environment displayed strongly seasonal fluctuations, and the trophic

* 2022-11-14 收稿; 2023-05-19 收修改稿。

云南省重点研发计划(202203AC100002-02)、国家自然科学基金项目(42171072)、云南省 John P. Smol 院士工作站(202005AF150005)和异龙湖高原浅水湖泊云南省野外科学观测研究站(202305AM070002)联合资助。

** 通信作者; E-mail: guangjiechen@gmail.com。

state index (*TSI*) varied with a mean of 74.76, suggesting the persistence of a eutrophic level across seasons. A total of 68 diatoms species belonging to 21 genera were identified in 80 water samples, mainly comprising planktonic species (relative abundance, mean \pm SD: 79.33% \pm 20.69%). Specifically, *Aulacoseira ambigua* (61.62% \pm 20.26%) was found to be the dominant species across seasons. Principal components analysis (PCA) showed that there were significant spatial heterogeneity and seasonal variations in diatom communities. The results of redundancy analysis and variance partitioning showed that nutrient variables (e.g., TN, TP and N:P) were the important factors causing spatial variation of lake-water chlorophyll-*a* concentration (an explained variance of 19.08% \pm 11.4%), while the gradients of water temperature and depth played a secondary and moderate role (9.63% \pm 11.31%). Similarly, nutrition variables (e.g., TN, TP, N:P and SiO₃²⁻) were identified as key factors in structuring diatom communities, accounting for 27.55% \pm 15.83% of the community variances. While water temperature and depth were insignificant in influencing the spatial variation of diatom community structure (2.53% \pm 3.78%), however, their interaction with nutrient level played a much stronger role (15.95% \pm 11.45%). The results of multiple regression analysis further showed that water temperature had predominant impacts on the seasonal variation in both algae biomass and diatom community distribution (56.4% and 20.1%), while the role of nutrient factors (TN, TP, N:P and SiO₃²⁻ etc.) was relatively small (6.5% and 19.2%). In conclusion, the nutrient served as a key factor in causing spatial heterogeneity of algal distribution, while water temperature was an important driver of seasonal changes in phytoplankton in Lake Yilong. Meanwhile, there existed significant differences in the driving processes for seasonal and spatial distribution of lake-water algae as indicated by diatom community structure and primary productivity. This study provides empirical evidence on the strongly seasonal fluctuation and spatial heterogeneity in the limnological property and ecological processes in subtropical shallow lakes, and implies that it is imperative to combine multiple indicators of algae for an integrated assessment of lake environment quality and ecological health.

Keywords: Lake Yilong; primary productivity; diatoms; spatial difference; seasonal variation

藻类是湖泊重要的初级生产者,具有种属多样性高和功能性状差异明显等特征,浮游植物生物量(常用叶绿素*a*指代)、群落结构变化成为评价内陆水体环境参数的主要参数指标^[1-2]。硅藻是藻类的一个重要门类^[3]且生长周期短^[4],其物种组成对水体环境(如营养水平、水温、水深)的变化十分敏感^[5],因此硅藻群落指标被广泛用于指示湖泊水体的环境特征及其变化模式。在影响藻类分布的环境梯度中,水体温度直接影响了藻类细胞的生长速率、新陈代谢等关键过程^[6],硅藻在相对低温(12~16℃)的环境条件下比其他浮游植物更具竞争优势^[7]。在营养盐和光照充足的条件下,温度成为浮游植物生物量变化的主要环境因子^[8]。营养水平也是驱动藻类时空分布的重要因子,营养盐浓度的变化会影响浮游植物群落组成^[9],并促进藻类生物量明显上升^[10]。在湖泊的营养水平较低时硅藻和绿藻等藻类通常占优,而营养水平的持续增加会引起蓝藻水华^[11]。类似地,在硅藻生物量较高时湖泊叶绿素*a*一般处于较低水平,而蓝藻生物量较高时叶绿素*a*水平会出现明显上升^[12]。同时,营养盐浓度对硅藻群落构成至关重要,且不同属种对营养水平最适浓度具有差异性^[13-14]。

在浅水湖泊中,水位和水动力条件的波动会显著影响藻类的生长与分布。浮游植物生物量的最大值通常在表层水下10 m^[15],随着水深的增加,湖泊水温和水下光照条件的改变影响浮游植物的生长,水深大于10 m后浮游植物生物量逐渐降低^[16]。水位的变化改变了硅藻群落生境,导致硅藻浮游种和底栖种之间的快速演替和群落组成变化^[17]。水动力条件会直接改变水体的混合强度,从而影响藻类生物量和硅藻群落结构。对太湖和鄱阳湖研究发现,相对较为封闭、水体扰动较弱的太湖蓝藻暴发较为严重,而同处长江流域的鄱阳湖水动力较强,藻类以硅藻为主,不易形成水华^[18-19]。如壳体硅质含量高的直链藻属(*Aulacoseira*),在较强的水动力条件和较多的溶解性硅酸盐环境中具有竞争优势,在水体混合作用强烈时(如浅水湖泊中)有利于直链藻的生长^[20]。

云南地区开展了大量湖泊藻类的研究工作,呈现了藻类分布受营养盐和水文气候梯度差异性影响的时空特征。已有研究表明,营养盐梯度是驱动高原湖泊浮游植物群落现代分布的重要环境因子^[21-22]。空间调查发现,云南地区的湖泊浮游植物生物量和群落结构在区域空间上差异显著,营养盐和温度的梯度变化是主要驱动因子^[23],而逐月调查显示水温和营养盐梯度均是导致浮游植物季节和空间差异的重要因子^[24]。同时,典型高原湖泊中硅藻群落结构也存在较强的空间差异和季节波动^[25]。区域尺度上,受人类活动影响较弱的高山湖泊中硅藻群落以贫营养的底栖种为主且物种多样性较高,水温和营养盐是影响物种组成的主

要因子^[26];在受人类活动直接影响的高原湖泊中,硅藻群落以耐中富营养的物种为主且生物多样性较低,水体营养水平已成为硅藻群落构建的关键因子^[27]。目前高原浅水湖泊的富营养化问题日益突出,藻类演替呈现加速变化的趋势。与抚仙湖等深水型湖泊相比,滇池等湖泊较高的营养水平导致了硅藻群落结构和优势物种出现了显著变化^[28]。异龙湖长期监测数据和沉积物记录的对比分析表明^[29],近几十年来水体富营养化是影响藻类生物量长期变化的重要因子,而硅藻群落演替的主要驱动因子从营养水平驱动转变为水文气候驱动为主。因此,开展藻类分布现代调查与生态环境评价需要充分考虑高原浅水湖泊生态过程的空间差异与季节波动特征。

异龙湖作为西南地区典型富营养化浅水湖泊,由于人类活动的强烈影响,自20世纪末以来,异龙湖水质逐渐恶化^[30-31]。根据云南省生态环境厅发布的《云南省2021年环境状况公报》,异龙湖是云南九大高原湖泊中水质唯一处于劣V类的湖泊,在此背景下,对异龙湖富营养化和水质治理研究尤为重要。对异龙湖现代调查研究多集中在湖泊富营养化、水生植物和浮游植物群落结构的变化等领域,对藻类生物量和硅藻群落的时空变化及驱动因子的研究较少^[31-33]。本研究以异龙湖为调查对象,拟对比分析藻类生产力与群落结构分布的时空特征及其影响因子,诊断浅水湖泊中不同藻类指标指示环境梯度的相似性水平(如生物量和群落结构指标)和调查尺度的依赖程度(如季节和空间尺度上的一致性)。本研究于2020—2021年对异龙湖开展了四个季节的湖沼学空间调查和藻类指标对比分析,在识别水体Chl.a浓度与硅藻群落组成的空间特征、演替模式及其驱动因子基础上,甄别了初级生产力和硅藻群落分布均指示相似的环境梯度但时空尺度上的差异性特征显著。异龙湖作为典型的高原断陷溶蚀湖泊,本研究可为应用藻类不同指标开展此类型湖泊的生态环境评价提供指标基础与科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

异龙湖位于云南省东南部,是云南省九大高原湖泊之一且为断陷溶蚀湖泊。流域面积为411.52 km²(图1),主要的入湖河流有3条(分别为城河、城北河和城南河),均分布在西岸且流经石屏县城,由湖盆东侧新街海河流出。湖盆分布呈西北-东南向轴线的形态,东西距离长、南北距离较短。近几十年来湖泊面积总体缩小且波动显著,如从1987年的43.21 km²缩减至2017年的15.92 km²(湖面高程为1414 m)。气象监测资料显示,1981—2010年的月平均降雨和温度分别为(76.95±56.51) mm和(18.13±4.16) °C;旱雨季分明,每年5—10月为雨季,月平均降水量达到(122.45±42.03) mm,而旱季降水量仅为(31.45±17.06) mm。基于Landsat TM/OLI遥感影像的流域土地利用二级分类结果显示(图1),2020年异龙湖流域的土地利用类型以林地(32.88%)、耕地(28.2%)和建设用地(13.09%)为主^[34]。

1.2 湖泊采样与样品处理

对异龙湖湖盆均匀设置采样点共计20个(图1),依据湖盆形态将湖泊分为西部湖区(1~4号采样点)和中东部湖区(5~20号采样点),采样时间为2020年12月和2021年3、6、9月,使用5 L采水器对湖泊水样进行样品采集(共计80个水体样品)。各采样点取1 L水样在4°C低温条件下储存并带回实验室,在一周内用SmartChem测定水质指标。其中使用钼锑抗分光光度法测定总磷(TP),使用偶氮比色分光光度法测定总氮(TN)浓度,使用硅钼蓝分光光度法测定硅酸盐(SiO₃²⁻)的浓度(使用0.45 μm滤膜过滤),使用丙酮萃取-分光光度法测得水体叶绿素a(Chl.a)浓度。采用多参数水质监测仪(YSI)现场测量水体温度(WT)等环境指标,水深(Depth)和水体透明度(SD)分别使用测深仪和塞氏盘测定。

水体硅藻定性样品采用22 μm浮游生物网获取,加3 mL无水乙醇试剂后带回实验室进行样品处理。将硅藻样品摇匀倒入烧杯,缓慢加入10% HCl,置于60°C水浴锅中直至不再产生气泡以去除碳酸盐,其次将水浴锅调至80°C水浴4 h,期间多次适量加入30%双氧水(H₂O₂)以去除硅藻细胞壁上的有机质,直至不再有气泡产生。样品水浴结束后,用离心机1200 r/min的转速离心样品4 min,每次离心完用一次性滴管将上清液吸出后加入蒸馏水,重复4次^[35]。将处理后的样品滴至盖玻片上,使之自然干燥后用Naphrax树胶制片。硅藻属种的鉴定主要参照欧洲硅藻分类系统等^[36-37],在Leica(DM2500)显微镜(1000倍,油镜)下进行硅藻属种鉴定。每个壳体记作一个,每个样品至少400个壳体,用硅藻每个种的个数除以总数计算相对丰

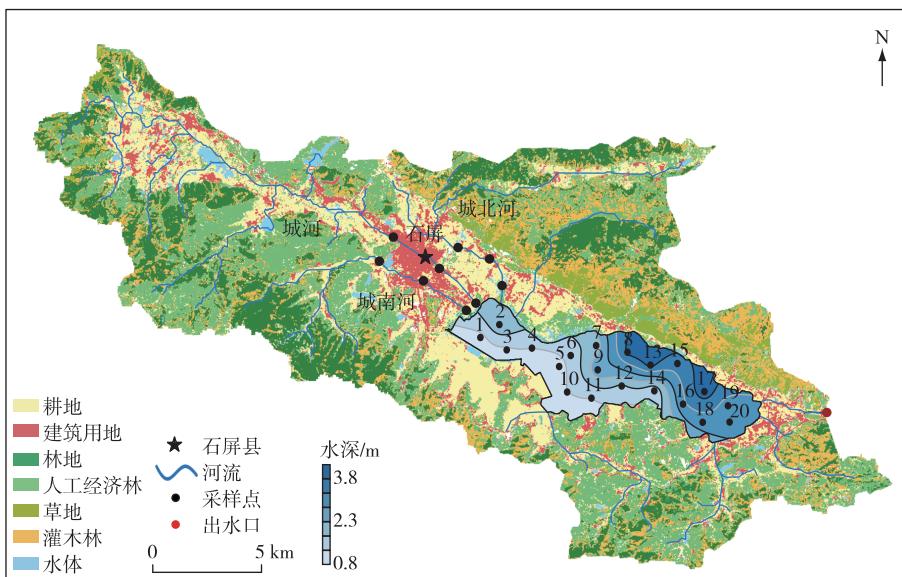


图 1 异龙湖流域土地利用覆被、入湖河流、湖泊水深及采样点分布
Fig.1 Catchment land use, inflow rivers water depth and sampling sites of Lake Yilong

度(%)用于数据分析。

1.3 数据分析与统计方法

根据湖泊水体的 3 个环境因子(TP 浓度、Chl.*a* 浓度、SD)，首先计算出异龙湖的综合营养指数 *TSI*^[37]。同时，将水环境参数在 R 软件中使用 scale 标准化处理，主要水环境因子的箱线图用于湖沼学特征季节变化的对比分析，并使用 Student's t-test 对水环境数据的不同组进行差异性显著检验。水体样品的硅藻群落中，选取物种相对丰度>1% 的群落结构数据进行统计分析^[38]。使用 ANOSIM 分析对硅藻群落空间差异进行分析。对硅藻百分比数据使用平方根转换后，开展去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)，其最大长度梯度的排序轴小于 2 个标准离差单元(SD)，故选用主成分分析(principal component analysis, PCA)进行群落数据的排序分析，并应用零模型(Broken-Stick)检验显著的 PCA 主轴个数。同时使用 Pearson 相关分析和多元回归分析等方法，分析主要环境因子分别与叶绿素 *a* 和硅藻群落 PCA 得分之间的相关性水平。采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)识别重要环境因子对硅藻群落时空变化的驱动影响，首先对各环境因子进行显著性检验，并保留显著的环境变量($P<0.05$)进行 RDA 分析和置换检验；并检查各个变量的共线性程度，即筛选出方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)<5 的显著环境变量；最后进行前向模型选择，选出 5 个显著的水环境变量(SiO_3^{2-} 、WT、TN、TP、Depth)，并生成 RDA 排序图和方差分解结果。在相关分析等分析中，均对环境因子进行了 Q-Q 正态分布检验并开展数据转换。本文绘图和数据分析主要使用 Grapher 12、Arcmap 10.4 和 R(version 4.1.2)等软件完成。

2 结果与分析

2.1 异龙湖主要水环境因子的季节变化

异龙湖采样点平均水深为(2.31 ± 1.1) m, 4 个季节的水深波动显著但均<5 m。水体环境因子的季节变化显示(图 2)，水温((22.95 ± 3.97) °C)呈现明显的旱、雨季差异，雨季((26.62 ± 0.71) °C)显著高于旱季((19.28 ± 1.95) °C)。水体透明度较低((18.78 ± 8.54) cm)，季节差异显著，旱季((25.99 ± 5.79) cm)高于雨季((11.58 ± 2.77) cm)。

水体 TN 浓度((2.85 ± 0.64) mg/L)、TP 浓度((93.62 ± 29.41) µg/L) 和 SiO_3^{2-} 浓度((11.99 ± 3.46) mg/L) 存在显著的季节差异($P<0.05$)。从 2020 年 12 月份开始，TN 浓度呈先下降再上升的趋势，2021 年 6 月出现

最低值(1.89 mg/L)后又上升,最高值(4.31 mg/L)出现在2021年9月。与TN不同的是,水体TP浓度最高值(256.33 μg/L)出现在2021年6月,最低值(57.67 μg/L)出现在2021年3月。氮磷比(N:P, 33.02±11.07)变化趋势与TN相似,月份间差异显著,最低值(8.32)出现在2021年6月,且呈现中东部湖区(34.09±10.89)高于西部湖区(28.74±11.08)的分布特征。从12月开始水体SiO₃²⁻浓度呈先下降再上升的特征,最小值(1.67 mg/L)出现在2021年3月的2号采样点,最大值(17.83 mg/L)出现在2021年9月的20号采样点。水体硅磷比(Si:P, 137.12±49.11)在旱季和雨季上均呈现显著的逐季节差异。

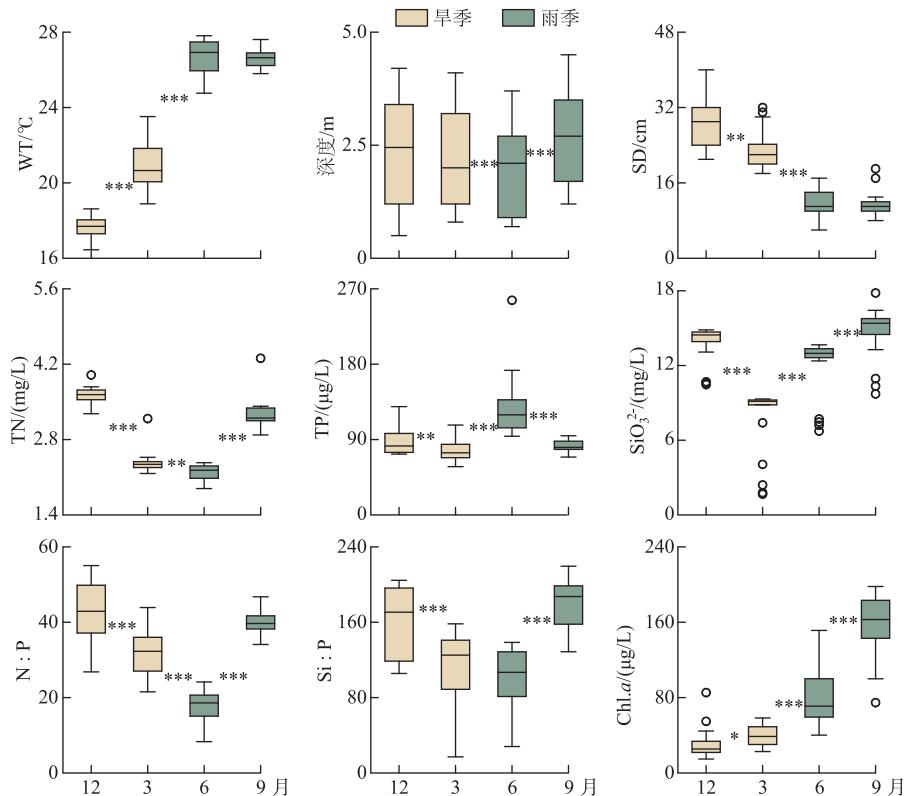


图2 异龙湖20个样点湖沼学特征的季节变化
(* 0.01<P<0.05, ** 0.001<P<0.01, *** P<0.001)

Fig.2 Seasonal fluctuation of limnological factors in 20 sites of Lake Yilong

2.2 水体叶绿素a和硅藻群落结构的空间变化

水体Chl.a浓度((76.15±55.68) μg/L)呈现规律性的旱雨季变化,且季节间差异显著(图2)。其中,水体Chl.a浓度在雨季((117.28±50.93) μg/L)显著高于旱季((35.03±14.72) μg/L);水体Chl.a浓度在2020年12月—2021年9月期间呈上升趋势,2020年12月浓度最低(为14.82 μg/L),2021年9月浓度最高(为197.92 μg/L),Chl.a浓度空间差异显著(图2~3),雨季空间差异(标准差=50.93 μg/L)显著高于旱季(标准差=14.72 μg/L)。

本研究采集的80个样品共鉴定出硅藻21属68种,硅藻群落主要以浮游硅藻(79.33%±20.69%)为主(图3)。膜糊直链藻(61.62%±20.26%)为主要优势种,颗粒直链藻(10.83%±8.46%)为次优势种,而在2021年6月和9月底栖硅藻种显著增加并成为次优势属种(36.77%±17.88%)。

为了进一步探讨异龙湖硅藻群落结构的空间差异,对西部湖区和中东部湖区每月的硅藻群落结构数据进行ANOSIM差异性分析。2020年12月($r=0.97, P=0.001$)、2021年3月($r=0.3, P=0.048$)、6月($r=0.57, P=0.001$)、9月($r=0.51, P=0.002$)的P值均小于0.05,表明异龙湖西部湖区与中东部湖区的硅藻群落结构

在这 4 个月呈现显著相异性 ($P < 0.05$)。

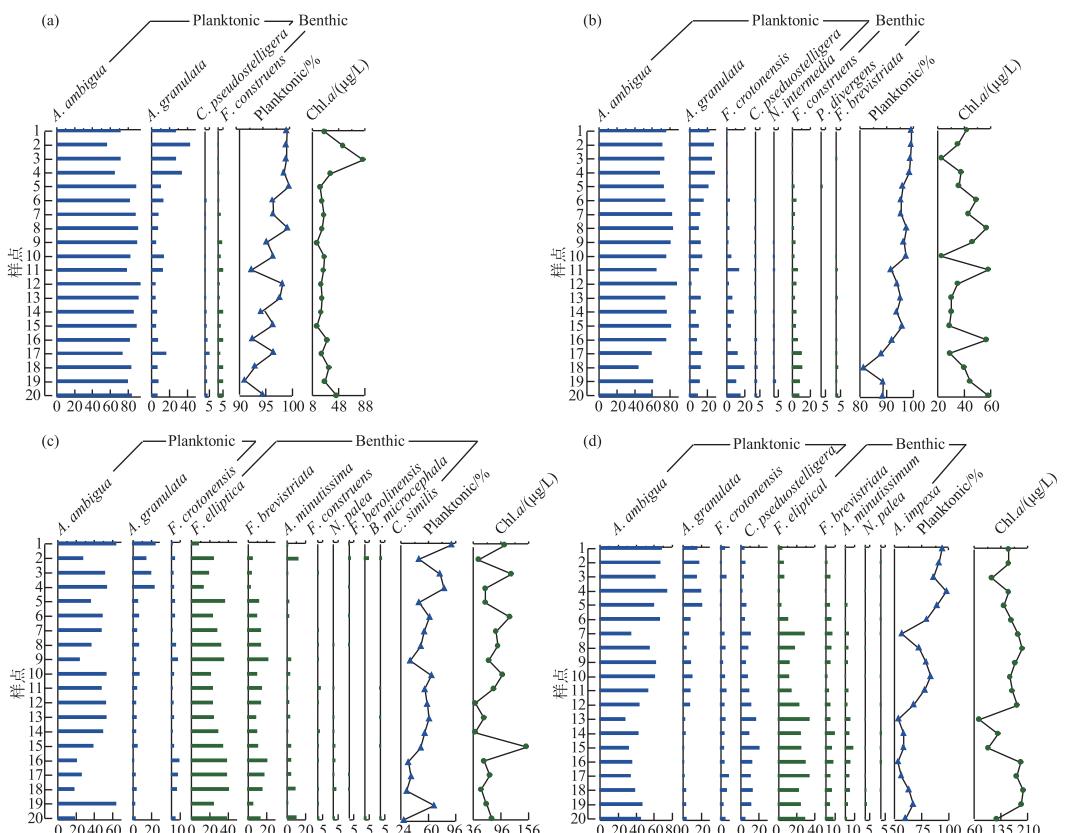


图 3 异龙湖 20 个样点水体硅藻常见物种(相对丰度>1%)组成和 Chl.a 浓度的季节变化特征

(a:2020 年 12 月 ,b:2021 年 3 月 ,c:2021 年 6 月 ,d:2021 年 9 月。硅藻物种简称及属种名

(按代码字母顺序排列):A. impexa-Achnanthes impexa, 极细微曲壳藻 A. minutissima-Achnanthes minutissima, 膜糊直链藻 A. ambigua-Aulacoseira ambigua, 颗粒直链藻 A. granulata-Aulacoseira granulata, B. microcephala-Brachysira microcephala, 假具星小环藻 C. pseudostelligera-Cyclotella pseudostelligera, 相似桥弯藻 C. similis-Cymbella similis, F. berolinensis-Fragilaria berolinensis, 短纹脆杆藻 F. brevistriata-Fragilaria brevistriata, 克罗脆杆藻 F. crotonensis-Fragilaria crotonensis, 连结脆杆藻 F. construens-Fragilaria construens, 椭圆脆杆藻 F. elliptica-Fragilaria elliptica, N. intermedia-Nitzschia intermedia, 谷皮菱形藻 N. palea-Nitzschia palea, 分歧羽纹藻 P. divergens-Pinnularia divergens)

Fig.3 Seasonal variations of common diatom species (relative abundance >1%)
and Chl.a concentration in 20 sites of Lake Yilong

2020 年 12 月(图 3), 硅藻群落结构中大于 1% 的硅藻种只有 4 个(为 4 个月份的最低值), 主要以膜糊直链藻($81.8\% \pm 9.69\%$)和颗粒直链藻($13.37\% \pm 10.87\%$)为优势种;两个物种在西部湖区($66.34\% \pm 7.17\%$ 和 $32.84\% \pm 7.37\%$)与中东部湖区($85.67\% \pm 5.38\%$ 和 $8.5\% \pm 3.55\%$)存在显著差异。2021 年 3 月, 大于 1% 硅藻种数量增加, 膜糊直链藻($72.29\% \pm 10.1\%$)和颗粒直链藻($14.19\% \pm 7\%$)仍为优势种, 两个物种的相对丰度西部湖区($72.44\% \pm 2.95\%$ 和 $25.6\% \pm 2.75\%$)与中东部湖区($72.25\% \pm 11.29\%$ 和 $11.34\% \pm 4.16\%$)同样存在显著差异。2021 年 6 月, 底栖椭圆脆杆藻($27.76\% \pm 9.1\%$)与短纹脆杆藻($11.39\% \pm 5.87\%$)相对丰度总体增加, 膜糊直链藻($41.87\% \pm 14.92\%$)和颗粒直链藻($7.74\% \pm 7.13\%$)相对丰度下降, 4 个优势种空间差异依旧显著, 呈现西部湖区浮游种相对丰度较高(浮游百分比 $73.35\% \pm 18.35\%$)、中东部湖区底栖种相对丰度较高

(底栖百分比 $50.45\% \pm 12.64\%$)的差异模式。2021年9月,膜糊直链藻($50.53\% \pm 14.1\%$)相对丰度有所增加,浮游种在西部湖区(浮游百分比 $92.13\% \pm 5.05\%$)与中东部湖区(浮游百分比 $67.16\% \pm 11.53\%$)之间的空间异质性进一步增强。

2.3 水体叶绿素a和硅藻群落时空变化的影响因子识别

应用主成分分析(PCA),识别了水体硅藻群落结构的主要变化方向和时空特征(图4a)。零模型检验结果显示显著的PCA主轴有1个,其中主轴1和主轴2分别解释了硅藻群落结构变化的67.6%和10.2%。异龙湖硅藻群落组合的季节变化主要沿着主轴1方向演替,反映了硅藻群落变化的季节特征明显。季节尺度上,异龙湖硅藻群落变化还表现为浮游种和底栖种之间的演替;主要表现为浮游种(膜糊直链藻和颗粒直链藻)向底栖种(椭圆脆杆藻、短纹脆杆藻和极细微曲壳藻)的演替特征。基于线性响应模式的冗余分析(RDA),进一步识别了影响硅藻群落组合变化的主要环境因子(图4b)。RDA主轴1解释了硅藻群落结构变化的59.1%,主轴1的正半轴与WT的梯度变化相关;主轴2解释了6.2%,主要反映了营养盐浓度的波动对硅藻群落构建的影响。

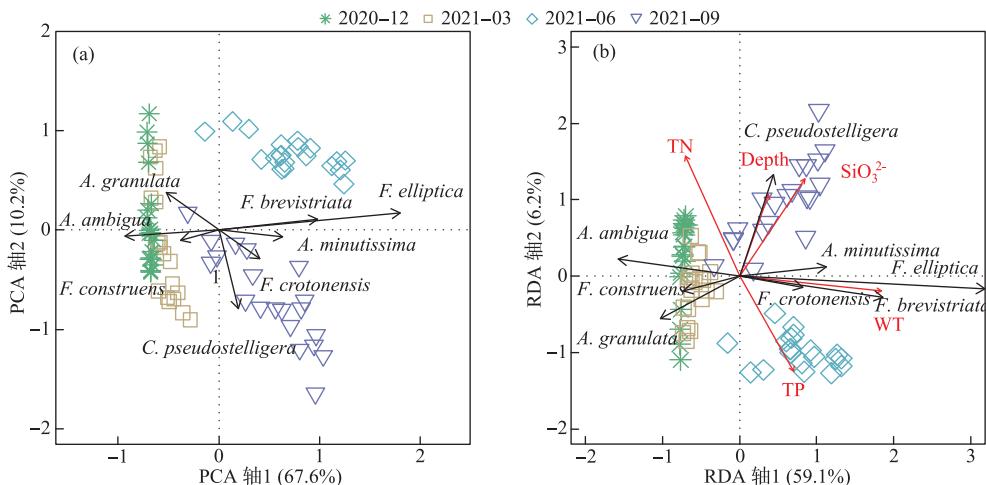


图4 异龙湖20个样点的水体硅藻群落时空变化PCA三序图(a)
及其与显著环境变量关系的RDA分析三序图(b)

Fig.4 PCA (a) and RDA (b) triplots showing the spatio-temporal distribution of diatom assemblages and key environmental variables in 20 sites of Lake Yilong

为探讨影响水体藻类时空变化的重要环境因子,选取了Chl.a浓度、硅藻群落PCA主轴1得分和浮游硅藻百分比分别与主要环境因子开展了相关性分析(图5)。结果显示,Chl.a浓度与WT($R=0.78, P<0.001$)呈显著正相关关系,与TN($R=-0.08, P=1.00$)、TP($R=0.13, P=0.17$)和SiO₃²⁻($R=0.48, P=0.27$)无显著相关性;硅藻PCA主轴1得分分别与WT($R=0.86, P<0.001$)、TP($R=0.37, P<0.001$)和SiO₃²⁻($R=0.40, P<0.001$)具有显著正相关关系,与TN($R=-0.32, P=0.003$)呈显著负相关。浮游硅藻百分比与WT($R=-0.77, P<0.001$)、TP($R=-0.33, P=0.003$)和SiO₃²⁻($R=-0.42, P<0.001$)具有显著负相关关系,与TN($R=0.31, P=0.005$)呈正相关关系。

2.4 水体叶绿素a和硅藻群落时空变化的驱动强度识别

为识别主要水环境因子对异龙湖藻类空间变化趋势的驱动强度,分别对4个月份中Chl.a浓度和硅藻群落进行了方差分解分析(图6)。2020年12月—2021年9月期间,水环境因子对Chl.a浓度空间变化的解释量先上升后下降,而对硅藻群落的解释量先下降后上升。结果表明,驱动藻类生物量和硅藻群落结构空间变化的主要环境因子均为营养因子(TN、TP、N:P和SiO₃²⁻)。其中,营养因子对Chl.a浓度空间变化的影响中有3个月份(2020年12月、2021年6月和9月)均高于物理因子(水温和水深),而对硅藻群落而言,营

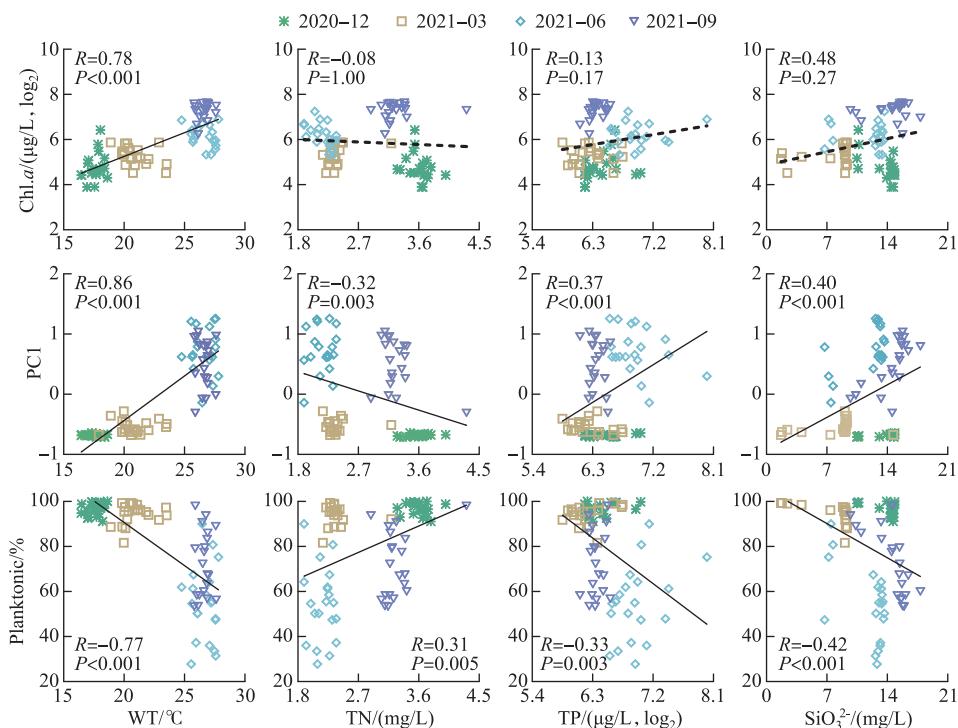


图 5 水体 Chl.a、硅藻群落 PCA 主轴 1 和浮游硅藻百分比分别与主要环境因子的相关性分析
Fig.5 Pearson correlation analysis showing the relationship of lake-water Chl.a, diatom PCA axis 1 and percentage of planktonic diatoms with significant environmental factors

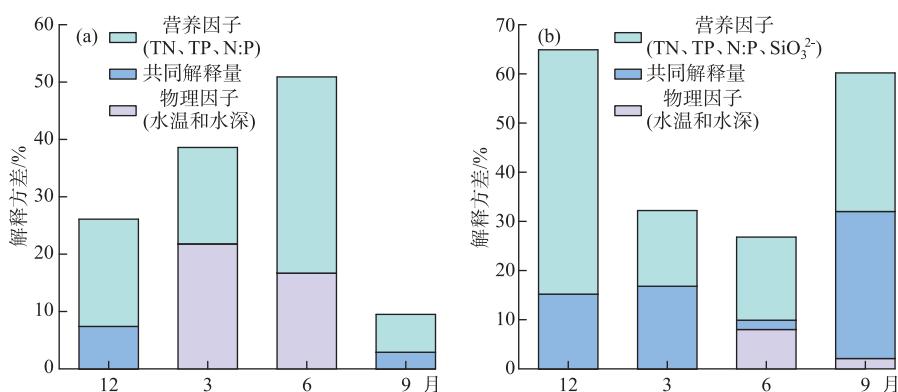


图 6 影响异龙湖 4 个季节中藻类生物量(a)和硅藻群落(b)空间变化的环境因子方差分解分析
Fig.6 Summary of variance partitioning showing the impact of key environmental factors affecting the spatial variation of algae biomass (a) and diatom community (b) in Lake Yilong across four seasons

养因子在 4 个月份的解释量均高于物理因子。其中在 2020 年 12 月,营养因子是 Chl.a 浓度和硅藻群落空间变化的主要驱动因子,分别独立解释了空间变化的 18.7% 和 49.7%;物理因子对二者空间变化的独立解释量均为 0,而营养因子和物理因子的共同解释量分别为 7.4% 和 15.2%。2021 年 3 月,物理因子对 Chl.a 浓度和硅藻群落空间变化的解释量上升,单独解释了 Chl.a 浓度空间变化的 21.8%;营养因子对 Chl.a 浓度和硅

藻群落空间变化的独立解释量分别为16.8%和15.4%。2021年6月,营养因子成为Chl.a浓度和硅藻群落空间变化的主要影响因子,分别独立解释了34.2%和16.9%;物理因子对二者均有独立解释量,分别为16.7%和8%。在2021年9月,环境因子对Chl.a浓度空间变化的解释量仅为9.5%(4个月份的最低值),但对硅藻群落的解释量却高达60.2%;其中营养因子仍为主要影响因子,分别独立解释了Chl.a浓度和硅藻群落空间变化的6.6%和28.2%。

为进一步探究影响藻类时空分布特征的关键因子、驱动方向及其异同模式,对驱动水体Chl.a浓度和硅藻群落的主要环境因子进行多元回归分析(表1)。结果表明,WT、氮磷营养元素浓度是驱动异龙湖水体藻类生物量和硅藻群落时空变化的主要驱动因子,TN、 SiO_3^{2-} 和Depth变化也对硅藻群落结构变化产生影响。浮游硅藻占比的时空变化与 SiO_3^{2-} 、TN和WT的变化显著相关,且与 SiO_3^{2-} 、WT和Depth均为负相关。

表1 异龙湖时空尺度上水体叶绿素a、硅藻群落PCA主轴1和浮游硅藻占比的环境因子多元回归模型

Tab.1 Multiple regression models showing key environmental drivers for algae biomass, diatom community PCA axis 1 and percentage of planktonic diatoms, respectively

响应变量	回归模型	P	R ²	F
Chl.a	0.83 *** WT+0.49 *** N:P+0.23 * TP	<0.001	0.73	70.85
硅藻 PC1	0.46 *** WT+0.27 *** SiO_3^{2-} -0.18 *** TN+0.08 ** Depth+0.06 * TP	<0.001	0.86	100.9
浮游硅藻占比	-0.70 *** SiO_3^{2-} +0.65 *** TN-0.48 *** WT-0.16 TP-0.12 Depth	<0.001	0.71	39.97

*** P<0.001, ** 0.001<P<0.01, * 0.01<P<0.05。

对异龙湖Chl.a浓度和硅藻群落全年变化开展相同环境梯度下的方差分解分析,以识别水温和营养盐对Chl.a浓度和硅藻群落时空变化的驱动强度(图7)。结果表明,异龙湖水环境因子对Chl.a和硅藻群落的季节波动影响显著,解释量均超过65%。其中水温对Chl.a和硅藻群落均有显著影响,水温对Chl.a季节变化的独立解释量(56.4%)显著高于营养盐(6.5%),而水温对硅藻群落季节变化的独立解释量(20.1%)与营养盐(19.2%)接近。

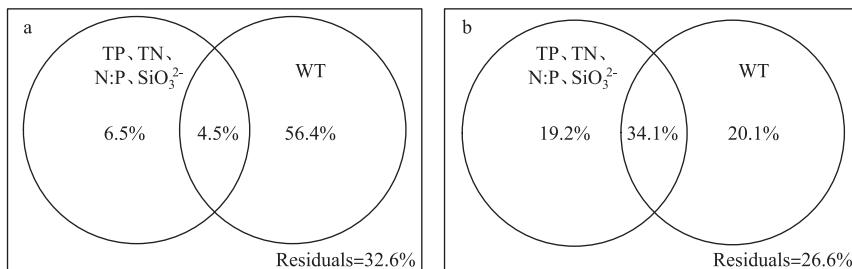


图7 影响异龙湖藻类生物量(a)和硅藻群落(b)时空变化的环境因子方差分解分析

Fig.7 Summary of variance partitioning showing the impact of key environmental factors affecting the season variation of algae biomass (a) and diatom community (b) in Lake Yilong

3 讨论

对异龙湖水体Chl.a浓度和硅藻群落指标的时空模式与驱动因子分析发现,藻类生产力和群落结构存在明显的空间差异和季节波动,其影响因子及其驱动强度在空间尺度上具有较高的一致性但存在显著的季节差异。在空间分布上,营养水平是影响Chl.a($19.08\% \pm 11.4\%$)和硅藻群落($27.55\% \pm 15.83\%$)变化的重要环境因子。不同季节的对比分析表明,营养水平在12月和9月期间对硅藻群落空间分布的独立解释能力显著上升,而对Chl.a的独立驱动作用则在6月最强(均大于25%)。在季节波动上,水温是影响Chl.a(56.4%)和硅藻群落(20.1%)变化的重要驱动力;同时,营养水平对硅藻群落(19.2%)的独立解释量更高。在藻类分布的时空模式上,水温是独立影响初级生产力水平的主要因子,而硅藻群落的构建则受到营养水

平、水温及其相互作用的共同影响。

3.1 叶绿素 a 时空变化特征驱动因子识别

人类活动的持续增强导致了大量水体营养水平的迅速上升,营养盐已成为影响湖泊浮游植物群落结构和生物量的重要驱动因子。外源营养盐的持续富集可以导致浅水湖泊生物群落和生态系统结构的变化^[39],甚至出现以水生植物为主的清水态向以藻类为主的浊水态的突变^[40]。自 20 世纪 50 年代以来异龙湖外源输入的营养盐持续富集,已成为驱动水体 Chl.a 浓度和硅藻群落变化的长期影响因子^[29]。现代调查结果显示,近 30 年来异龙湖的水生植物覆盖度持续降低,于 2009 年由草型湖泊转变为藻型湖泊^[33,41]。同时,异龙湖浮游植物群落结构出现了显著变化,1957—1997 年期间藻类组成由以硅藻占优转变为以蓝藻为主^[1]。本次调查显示,异龙湖水环境特征表现为高营养水平且呈现显著的季节变化,4 个季节综合营养指数 TSI^[38] 均高于 70,表明该浅水湖泊全年处于重富营养水平且以藻类为主的浊水状态。

氮磷营养元素是控制浮游植物生长的重要环境因子。长江中游湖泊调查结果发现,氮磷营养元素的升高显著促进了洪湖、斧头湖、梁子湖等湖泊 Chl.a 浓度的升高^[42]。云南高原湖泊的研究中,氮磷营养元素的变化显著影响了湖泊浮游植物的空间分布和生物量变化^[2,43]。其中异龙湖、滇池、星云湖、大屯海和长桥海等以蓝藻为主的湖泊中,浮游植物分布显著受 TN 浓度的影响^[2]。异龙湖的逐月调查表明,水体营养元素呈东高西低的分布模式,是导致浮游植物密度空间差异的重要因素^[32],与本研究中氮磷营养元素 (19.08% ± 11.4%) 影响水体 Chl.a 浓度空间差异的驱动模式类似。

水温的季节变化是驱动湖泊浮游植物群落和生物量季节演替的重要因子。在营养水平较高的水体中,水温成为驱动浮游植物生物量季节变化的主要环境因子,部分富营养浅水湖泊中(太湖、大屯海等)浮游植物生物量的变化显著受水温的影响^[21,44]。研究表明,随着温度的上升,浮游植物的代谢活动增强、生物量迅速增加^[45–46]。与已有研究结果相似,本次季节调查结果表明水温是影响异龙湖 Chl.a 浓度季节变化的主要环境因子(56.4%)。

3.2 硅藻群落结构变化的时空模式驱动因子识别

硅藻群落的构建可能与多个营养元素(如 SiO_3^{2-} 、氮、磷)的梯度分布和资源可获得性有关。其中,硅元素是硅藻细胞壁形成和细胞生长的必要元素^[47], SiO_3^{2-} 浓度的变化可以直接影响硅藻的物种组成^[48]。直链藻具有比其他硅藻属种更高的细胞硅含量^[49],可溶性硅含量的降低会导致膜糊直链藻和颗粒直链藻等物种相对丰度降低^[50]。膜糊直链藻和颗粒直链藻属于重硅质耐富营养的浮游硅藻种^[51],是北半球富营养水平湖泊中的常见物种^[14,50],在长江中下游地区^[13]和云南地区^[28,52]的中富营养至富营养湖泊或水库中也属于常见硅藻物种。分析表明,异龙湖中以直链藻为主的浮游硅藻与水体中 SiO_3^{2-} 浓度显著负相关(图 5,表 1),可能反映了重硅质的直链藻对 SiO_3^{2-} 的大量吸收导致水体中可溶性硅浓度的持续降低。同时,水体氮磷等营养元素是影响藻类生长的限制性资源。太湖等浅水湖泊的研究表明,氮磷营养元素也是影响以直链藻为主的硅藻群落空间差异的重要因子,较低的氮磷营养元素则限制直链藻的生长^[53]。对北半球地区的湖泊调查表明,不同属种的硅藻通常具有差异性的水体 TP 浓度最适宜值。其中膜糊直链藻和颗粒直链藻对 TP 浓度的需求较高,且颗粒直链藻对 TP 浓度的需求高于膜糊直链藻^[13–14]。除 SiO_3^{2-} 和总磷浓度外,氮元素的浓度也会叠加影响硅藻对其他环境因子的响应,进一步影响硅藻细胞的生长和优势物种的组成^[54]。异龙湖的分析结果表明,硅藻群落结构在不同时间尺度上均受 TN 的显著影响,且季节调查中浮游硅藻群落与 TN 显著正相关(图 5,表 1),可能反映了随着水体营养盐的增加硅质含量高、沉降速率大的富营养属种具有较强的竞争优势^[55]。

异龙湖的结果表明,水体水温和水动力条件也是影响硅藻群落空间分布和季节演替的重要因素。多元回归结果显示,水温和水深的变化对异龙湖硅藻群落的季节波动产生了显著影响,且与浮游硅藻变化呈显著负相关(图 5,表 1)。水温的变化会导致湖泊水体稳定性的增强,影响硅藻对光照以及营养盐等资源的可获得性,进而影响硅藻群落结构的时空变化^[56–57]。小型的小环藻(*Cyclotella*)在水动力稳定时期更具有生长优势(如较高的生长速率),温度升高导致藻类生长期延长和水体热力分层的增强,直链藻等硅藻优势种属逐渐被小环藻等小型硅藻所替代^[20]。浮游硅藻在敞水区占比较高^[58],异龙湖作为浅水湖泊(<5 m),硅藻群落以重硅质浮游种直链藻(72.5% ± 23.99%)占优,水深增加会导致湖泊受到水流扰动的强度减弱^[59],不

利于重硅质浮游硅藻的生长。

3.3 叶绿素a和硅藻群落结构指示湖泊环境变化的对比分析

异龙湖的水体环境梯度存在显著的空间变化和季节波动,对Chl.a浓度和硅藻群落的空间分布产生了重要影响但存在明显的季节差异。本次调查结果显示,Chl.a和硅藻群落结构空间分布的季节差异可能与水体TP、TN和 SiO_3^{2-} 等营养盐浓度的梯度分布相关。氮磷比值较高的湖泊中藻类生长受磷浓度的限制作用增强^[60],同时TP浓度与浮游植物生物量通常呈现显著的相关性^[61]。季节调查表明,异龙湖氮磷比值总体处于较高水平(33.02 ± 11.06 ,图2),在2021年6月时营养因子对Chl.a水平的空间变化具有最高的独立解释量(34.2%,图6)。与蓝藻等门类相比,硅藻物种对氮元素浓度的变化更为敏感,同时受到 SiO_3^{2-} 浓度的共同限制^[54]。对洱海、云龙天池等云南湖泊的调查表明,*Aulacoseira*的空间分布和季节变化受到氮元素和 SiO_3^{2-} 浓度的共同驱动^[62-63],异龙湖和星云湖等的沉积物硅藻结果也表明,在长时间尺度上TN浓度对硅藻群落演替产生了重要的长期影响^[29,64]。

水温对异龙湖Chl.a浓度和硅藻群落的季节变化均有显著影响,但对两者的独立作用上存在较大差异。云南地区已有研究表明,水温与浮游植物生物量的变化显著相关^[1,21],且对硅藻群落结构的季节演替产生显著影响^[25,65]。在富营养化的浅水湖泊中,水温的增加可以明显促进内源污染物的释放从而影响藻类的生成及其分布模式^[66-67]。浅水湖泊的水温波动对硅藻群落季节演替的驱动强度较深水湖泊更为显著的特征^[58]。浅水湖泊太湖的研究表明,水温是导致浮游植物生物量季节变化的主要因子,硅藻群落结构的季节变化受到水温等物理因子和营养盐的共同驱动^[44,54]。本研究结果显示,水温的季节波动显著影响了异龙湖Chl.a浓度和硅藻群落的季节变化,并且对Chl.a浓度的季节变化驱动作用更强(图7),出现了与太湖等富营养浅水湖泊相似的驱动模式^[44,54]。由此可见,大型浅水富营养化湖泊水环境因子具有空间和季节异质性,需要结合藻类的多指标调查对湖泊的水环境质量与生态健康开展科学评价。

4 结论

对异龙湖水体藻类指标的空间和季节调查显示,藻类生物量和硅藻群落结构存在显著空间差异和季节波动。影响异龙湖水体藻类生物量和硅藻群落结构时空变化的环境因素主要包括物理因子(水温、水深)和营养盐,其中营养盐是驱动水体藻类生物量和硅藻群落结构空间变化的主要环境因子;水温对藻类的季节演替具有重要驱动作用。

5 参考文献

- [1] Zhang T, Chen L, Liu XX *et al.* Spatial pattern and influencing factors of phytoplankton in lakes of central and southern Yunnan in summer. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(10): 3350-3362. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202010.010. [张涛, 陈丽, 刘晓曦等. 云南中部和南部湖泊夏季浮游植物空间分布及其影响因子. 生态学杂志, 2020, **39**(10): 3350-3362.]
- [2] Zhang M, Yu Y, Qian SQ *et al.* Phytoplankton community structure and biodiversity in summer YunnanGuizhou Plateau lakes. *J Lake Sci*, 2010, **22**(6): 829-836. DOI: 10.18307/2010.0604. [张民, 于洋, 钱善勤等. 云贵高原湖泊夏季浮游植物组成及多样性. 湖泊科学, 2010, **22**(6): 829-836.]
- [3] Cho A, Kashima K, Seto K *et al.* Climate change during the Little Ice Age from the Lake Hamana sediment record. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2019, **4**(33): 39-49. DOI: 10.1016/j.ecss.2019.04.033.
- [4] Kilham SS, Theriot EC, Fritz SC. Linking planktonic diatoms and climate change in the large lakes of the Yellowstone ecosystem using resource theory. *Limnol Oceanogr*, 1996, **41**(5): 1052-1062. DOI: 10.4319/lo.1996.41.5.1052.
- [5] Stoof-Leichsenring KR, Junginger A, Olaka LA *et al.* Environmental variability in Lake Naivasha, Kenya, over the last two centuries. *J Paleolimnol*, 2011, **45**: 353-367. DOI: 10.1007/s10933-011-9502-4.
- [6] Etheridge SM, Roesler CS. Effects of temperature, irradiance, and salinity on photosynthesis, growth rates, total toxicity, and toxin composition for *Alexandrium fundyense*, isolates from the gulf of Maine and bay of Fundy. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2005, **52**(52): 2491-2500. DOI: 10.1016/j.dsrr.2005.06.026.
- [7] Jones RI, Reynolds CS. The ecology of freshwater phytoplankton. *Journal of Ecology*, 1985, **73**(2): 722-723. DOI: 10.2307/2260522.
- [8] Jewson DH. The interaction of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (Lough Neagh, Northern Ireland). *Freshwater Biology*, 1976, **6**(6): 551-576. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1976.tb01646.x.
- [9] Interlandi SJ, Kilham SS. Assessing the effects of nitrogen deposition on mountain waters: A study of phytoplankton community dynamics.

- Water Science and Technology, 1998, **38**: 139-146. DOI: 10.1016/S0273-1223(98)00743-4.
- [10] Smith VH. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis. *Limnology & Oceanography*, 1982, **27**(6): 1101-1111. DOI: 10.4319/lo.1982.27.6.1101.
- [11] 肖利娟. 海南省 7 座大中型水库浮游植物群落特征和富营养化分析[学位论文]. 广州: 暨南大学, 2008.
- [12] Dai GY, Li J, Li L et al. The spatio-temporal pattern of phytoplankton in the north basin of Lake Dianchi and related environmental factors. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, **36**(5): 946-956. [代龚圆, 李杰, 李林等. 滇池北部湖区浮游植物时空格局及相关环境因子. 水生生物学报, 2012, **36**(5): 946-956.]
- [13] Yang XD, Anderson NJ, Dong XH et al. Surface sediment diatom assemblages and epilimnetic total phosphorus in large, shallow lakes of the Yangtze floodplain: Their relationships and implications for assessing long-term eutrophication. *Freshwater Biology*, 2008, **53**: 1273-1290. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01921.x.
- [14] Chen GJ, Dalton C, Leira M et al. Diatom-based total phosphorus (TP) and pH transfer functions for the Irish ecoregion. *Journal of Paleolimnology*, 2008, **40**(1): 143-63. DOI: 10.1007/s10933-007-9148-4.
- [15] Behrenfeld MJ, Falkowski PG. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*, 1997, **42**(1): 1-20. DOI: 10.4319/lo.1997.42.1.0001.
- [16] Niu Y, Kong XH, Yu H et al. Spatial distribution of phytoplankton community during summer stratification in Lake Fuxian. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(7): 1865-1871. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201607.019. [牛远, 孔祥虹, 余辉等. 抚仙湖夏季热分层时期浮游植物空间分布特征. 生态学杂志, 2016, **35**(7): 1865-1871.]
- [17] Gasse F, Lédeé V, Massault M et al. Water-level fluctuations of Lake Tanganyika in phase with oceanic changes during the last glaciation and deglaciation. *Nature*, 1989, **342**(6245): 57-59.
- [18] Wu Z, Cai Y, Liu X et al. Temporal and spatial variability of phytoplankton in Lake Poyang: The largest freshwater lake in China. *Journal of Great Lakes Research*, 2013, **39**(3): 476-483. DOI: 10.1016/j.jglr.2013.06.008.
- [19] Liu X, Lu X, Chen Y. The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: An 11-year investigation. *Harmful Algae*, 2011, **10**(3): 337-343. DOI: 10.1016/j.hal.2010.12.002.
- [20] Rühland K, Paterson AM, Smol JP. Hemispheric-scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes. *Global Change Biology*, 2008, **14**(11): 2740-2754. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01670.x.
- [21] Shang L, Chen L, Zhang T et al. Seasonal variations and driving factors of phytoplankton community shift in Datun Lake with long-term stress of arsenic contamination. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(5): 1845-1853. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202105.032. [尚丽, 陈丽, 张涛等. 长期砷胁迫下大屯海浮游植物群落的季节性特征及其驱动因子. 应用生态学报, 2021, **32**(5): 1845-1853.]
- [22] Li SH, Yu MJ, Li GZ et al. Limnological survey of the lakes of Yunnan Plateau. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1963, (1): 87-114. [黎尚豪, 余敏娟, 李光正等. 云南高原湖泊调查. 海洋与湖沼, 1963, (1): 87-114.]
- [23] 张涛. 云南高原湖泊浮游植物空间分布特征及脆杆藻对砷胁迫的响应模式[学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2018.
- [24] Liu XX, Chen L, Jiang YN et al. Spatiotemporal variation of phytoplankton communities and their relationship with environmental factors in Lake Fuxian. *J Lake Sci*, 2020, **32**(3): 793-803. DOI: 10.18307/2020.0319. [刘晓曦, 陈丽, 蒋伊能等. 抚仙湖浮游植物群落时空变化特征及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2020, **32**(3): 793-803.]
- [25] Li R, Chen GJ, Kang WG et al. Spatio-temporal variations of diatom community and their relationship with water environment in Fuxian Lake. *Environmental Science*, 2018, **39**(7): 3168-3178. DOI: 10.13227/j.hjkx.201710188. [李蕊, 陈光杰, 康文刚等. 抚仙湖硅藻群落的时空变化特征及其与水环境的关系. 环境科学, 2018, **39**(7): 3168-3178.]
- [26] 邓颖. 云南湖泊水体硅藻的生物地理分布与多样性特征[学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2019.
- [27] Chen XL, Chen GJ, Liu YY et al. Evaluation of the quantitative relationships between diatom communities and total phosphorus (TP) in 45 lakes and their applications for TP reconstruction in Yunnan, Southwest China. *J Lake Sci*, 2023, **35**(1): 88-102. DOI: 10.18307/2023.0105. [陈小林, 陈光杰, 刘园园等. 云南 45 个湖泊硅藻-总磷转换函数及其定量重建评价. 湖泊科学, 2023, **35**(1): 88-102.]
- [28] Chen XL, Chen CJ, Lu HB et al. Long-term diatom biodiversity responses to productivity in lakes of Fuxian and Dianchi. *Biodiversity Science*, 2015, **23**(1): 89-100. DOI: 10.17520/biods.2014213. [陈小林, 陈光杰, 卢慧斌等. 抚仙湖和滇池硅藻生物多样性与生产力关系的时间格局. 生物多样性, 2015, **23**(1): 89-100.]
- [29] Hu K, Chen GJ, Gregory-Eaves I et al. Hydrological fluctuations modulate phototrophic responses to nutrient fertilization in a large and shallow lake of Southwest China. *Aquatic Sciences*, 2019, **81**:37. DOI: 10.1007/s00027-019-0633-4.
- [30] Liu W. Trend analysis of water quality and eutrophication in Lake Yilong, Yunnan Province. *Yangtze River*, 2014, **45**(S1): 48-56. [刘伟. 云南异龙湖水质及富营养化变化趋势分析. 人民长江, 2014, **45**(S1): 48-56.]
- [31] 刘薇. 异龙湖水质时空变化研究[学位论文]. 昆明: 昆明理工大学, 2019.
- [32] Wang ZF, Zhang W, Yang L et al. Characteristics of phytoplankton community and its relationship with environmental factors in different regions of Lake Yilong, Yunnan Province, China. *Environmental Science*, 2019, **40**(5): 2249-2257. DOI: 10.13227/j.hjkx.201810157. [王振方, 张伟, 杨丽等. 异龙湖不同湖区浮游植物群落特征及其与环境因子的关系. 环境科学, 2019, **40**(5): 2249-2257.]

- [33] Zhou HX, Liu WP, Kong DP et al. Community features of aquatic macrophytes in wetland of Lake Yilong. *Environmental Science & Technology*, 2016, **39**(9): 199-203. DOI: 10.3969/j.issn.1003-6504.2016.09.035. [周虹霞, 刘卫平, 孔德平等. 异龙湖湿地大型水生植物群落特征分析. 环境科学与技术, 2016, **39**(9): 199-203.]
- [34] 冯志娟. 异龙湖流域景观格局特征及其影响因素分析[学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2021.
- [35] Battarbee R, Jones VJ, Flower RJ et al. Terrestrial, algalsiliceous indicators. Dordrecht. *Tracking environmental change using lake sediments*, 2002: 155-202.
- [36] Krammer K, Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Guangzhou: Sun Yat-sen University Press, 2012. [Krammer K, Lange-Bertalot H. 欧洲硅藻鉴定系统. 广州: 中山大学出版社, 2012.]
- [37] Liu J, Wei GF, Hu R et al. Atlas of benthic diatoms in Dongjiang River Basin of the Pearl River Syste. Beijing: China Environmental Press, 2013. [刘静, 韦桂峰, 胡韧等. 珠江水系东江流域底栖硅藻图集. 北京: 中国环境出版社, 2013.]
- [38] Pavluk T, bij de Vaate A. Trophic index and efficiency. *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, 2017: 495-502.
- [39] Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M et al. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York: Springer-Verlag, 1998, **31**(2): 397-406. DOI: 10.1007/978-1-4612-0695-8.
- [40] Ibelings BW, Meijer ML. Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: Lake Veluwe as a case study. *Ecosystems*, 2007, **10**(1): 4-16. DOI: 10.1007/s10021-006-9009-4.
- [41] Fang X, Zhao FB, Chai XL et al. Relationship between the distribution of submerged plants and water environment factors in Lake Yilong. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2021, **30**(3): 636-643. DOI: 10.11870/cjlyzzyhj202103011. [方馨, 赵风斌, 柴晓利等. 异龙湖沉水植物分布格局与水环境因子相关性研究. 长江流域资源与环境, 2021, **30**(3): 636-643.]
- [42] Zhao YH, Li T, Huang B et al. Evolution characteristics and driving factors of water quality and eutrophication of typical lakes in the middle reaches of the Yangtze River from 2016 to 2020. *J Lake Sci*, 2022, **34**(5): 1441-1451. DOI: 10.18307/2022.0503. [赵晏慧, 李韬, 黄波等. 2016—2020年长江中游典型湖泊水质和富营养化演变特征及其驱动因素. 湖泊科学, 2022, **34**(5): 1441-1451.]
- [43] Wang H, Yang SP, Fang SZ et al. Canonical correspondence analysis of relationship between characteristics of phytoplankton community and environmental factors in Dianchi Lake. *China Environmental Science*, 2016, **36**(2): 544-552. [王华, 杨树平, 房晨忠等. 滇池浮游植物群落特征及与环境因子的典范对应分析. 中国环境科学, 2016, **36**(2): 544-552.]
- [44] Yang Z, Zhang M, Yu Y et al. Temperature triggers the annual cycle of *Microcystis*, comparable results from the laboratory and a large shallow lake. *Chemosphere*, 2020, **260**: 127543. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.127543.
- [45] Shen ZM, Zhang T, Ma J et al. Study of effects of eutrophication and temperature on algal growth in Taihu Lake. *Environmental Monitoring and Forewarning*, 2011, **3**(3): 1-4. DOI: 10.3969/j.issn.1674-6732.2011.02.001. [申哲民, 张涛, 马晶等. 富营养化与温度因素对太湖藻类生长的影响研究. 环境监控与预警, 2011, **3**(2): 1-4.]
- [46] 黄玉瑶. 内陆水域污染生态学-原理与应用. 北京: 科学出版社, 2001.
- [47] Koester J, Brownlee CB, Taylor AR. Algal calcification and silicification. *Encyclopedia of Life Sciences*, 2016. DOI: 10.1002/9780470015902.a0000313.pub2.
- [48] Hötzl G, Croome R. Population dynamics of *Aulacoseira granulata* (EHR.) SIMONSON (Bacillariophyceae, Centrales), the dominant alga in the Murray River, Australia. *Archiv für Hydrobiologie*, 1996, **136**(2): 191-215.
- [49] Reynolds CS. The ecology of phytoplankton. New York: Cambridge University Press, 2006, 28-33. DOI: 10.1017/CBO9780511542145.
- [50] Makullal A, Sommer U. Relationships between resource ratios and phytoplankton species composition during spring in five north German lakes. *Limnology and Oceanography*, 1993, **38**(4): 846-856. DOI: 10.4319/lo.1993.38.4.0846.
- [51] Kirilova EP, Cremer H, Heiri O et al. Eutrophication of moderately deep Dutch lakes during the past century: Flaws in the expectations of water management? *Hydrobiologia*, 2010, **637**: 157-171. DOI: 10.1007/s10750-009-9993-4.
- [52] Han QH, Chen XL, Chen GJ et al. Long-term succession of diatom community under hydro-climatic fluctuations in Taiping Reservoir, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(2): 661-671. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202102.016. [韩桥花, 陈小林, 陈光杰等. 水文气候波动下云南太平水库硅藻群落演替的长期特征. 应用生态学报, 2021, **32**(2): 661-671.]
- [53] Liu X, Lu XH, Chen YW. Long-term evolution of planktonic diatoms and their relationships with environmental factors in Lake Taihu. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2012, **32**(4): 821-827. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2012.04.002. [刘霞, 陆晓华, 陈宇炜. 太湖浮游硅藻时空演化与环境因子的关系. 环境科学学报, 2012, **32**(4): 821-827.]
- [54] Liu X, Li Y, Shen RJ et al. Reducing nutrient increases diatom biomass in a subtropical eutrophic lake, China-Do the ammonium concentration and nitrate to ammonium ratio play a role? *Water Research*, 2022, 1-12. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118493.
- [55] Gibson CE, Anderson NJ, Haworth EY. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology. *European Journal of Phycology*, 2003, **38**(2): 83-101. DOI: 10.1080/0967026031000094102.
- [56] Anderson NJ. Diatoms, temperature and climatic change. *British Phycological Bulletin*, 2000, **35**(4): 307-314. DOI: 10.1080/0967026010001735911.
- [57] Battarbee RW. Palaeolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quaternary Science Reviews*,

- 2000, **19**(1): 107-124. DOI: 10.1016/S0277-3791(99)00057-8.
- [58] Giles MP, Michelutti N, Grooms C et al. Long-term limnological changes in the Ecuadorian páramo: Comparing the ecological responses to climate warming of shallow waterbodies versus deep lakes. *Freshwater Biology*, 2018; 1-10. DOI: 10.1111/fwb.13159.
- [59] Søndergaard M, Jensen JP, Jeppesen E. Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia*, 2003, **506**: 135-145. DOI: 10.1023/B:HYDR.0000008611.12704.dd.
- [60] Wang HJ, Liang XM, Jiang PH et al. TN:TP ratio and planktivorous fish do not affect nutrient-chlorophyll relationships in shallow lakes. *Freshwater Biology*, 2008, **53**: 935-944. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01950.x.
- [61] Lau SSS, Lane SN. Biological and chemical factors influencing shallow lake eutrophication: A long-term study. *Science of the Total Environment*, 2002, **288**(3):167-181. DOI: 10.1016/S0048-9697(01)00957-3.
- [62] Hu ZJ, Li YL, Li SX. Spatial and temporal distributions of diatom communities and their relationships with environmental factors in Lake Erhai. *J Lake Sci*, 2012, **24**(3): 400-408. DOI: 10.18307/2012.0311. [胡竹君, 李艳玲, 李嗣新. 洋海硅藻群落结构的时空分布及其与环境因子间的关系. 湖泊科学, 2012, 24(3): 400-408.]
- [63] Zou YF, Wang L, Zhang LZ et al. Seasonal diatom variability of Yunlong Lake, southwest China—A case study based on sediment trap records. *Diatom Research*, 2018, **33**(3): 381-396. DOI: 10.1080/0269249X.2018.1541823.
- [64] Liu YY, Chen GJ, Hu K et al. Biological responses to recent eutrophication and hydrologic changes in Xingyun Lake, southwest China. *Journal of Paleolimnology*, 2017, **57**: 343-360. DOI: 10.1007/s10933-017-9952-4.
- [65] 刘园园. 滇西北地区深水湖泊藻类与碳循环响应流域开发与气候变化的时空特征[学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2020.
- [66] Søndergaard M, Jensen JP, Jeppesen E. Seasonal response of nutrients to reduced phosphorus loading in 12 Danish lakes. *Freshwater Biology*, 2005, **50**: 1605-0615. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2005.01412.x.
- [67] Bührer H, Ambühl H. Lake Lucerne, Switzerland, a long term study of 1961–1992. *Aquatic Sciences*, 2001; 432-456. DOI: 10.1007/s00027-001-8043-8.