J. Lake Sci.(湖泊科学),2024,**36**(2):403-415
DOI 10.18307/2024.0216

西藏拉鲁湿地浮游植物群落时空分布特征及其驱动因子*

刘　洋[1,2,3],安瑞志[1,2,3],杨　号[1],张艳秋[1],陈俊霖[1],马文强[1],巴　桑[1,2,3]**
(1:西藏大学生态环境学院青藏高原湿地与流域生态系统实验室,拉萨 850000)
(2:西藏大学地球第三极碳中和研究中心,拉萨 850000)
(3:西藏大学生态环境学院青藏高原生物多样性与生态环境保护教育部重点实验室,拉萨 850000)

摘　要: 为了解西藏拉鲁湿地浮游植物群落时空分布特征及其驱动因子,于 2021 年 7 月、10 月和 2022 年 5 月在拉鲁湿地主要水系进行定性和定量样品采集,共采集浮游植物水样 126 个,从不同季节和不同生境浮游植物种类组成、多样性等方面入手,探讨拉鲁湿地浮游植物群落时空分布特征及其驱动因子,为研究拉鲁湿地生态系统和稳定发展提供基础资料。结果表明:1)拉鲁湿地共鉴定出浮游植物 532 种(含变种和变型),隶属于 8 门 13 纲 36 目 74 科 130 属,物种组成表现为硅藻-绿藻-蓝藻型。2)拉鲁湿地浮游植物群落特征参数在不同季节和不同生境之间存在差异。夏季浮游植物群落的 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于秋季和春季,Simpson 优势度指数显著高于秋季。秋季浮游植物群落的 Pielou 均匀度指数显著低于夏季和春季。春季浮游植物群落的 Margalef 丰富度指数显著低于夏季和秋季。沼泽生境的浮游植物群落的 Margalef 丰富度指数显著高于湿草甸生境。3)季节是浮游植物群落组成差异的关键因素,生境对浮游植物群落组成的影响较弱,夏季的距离衰减模式比秋季和春季更强。4)拉鲁湿地不同的浮游植物群落参数与不同环境因子之间存在显著的关联。5)空间因素在解释浮游植物群落变异方面具有显著贡献,而快速变化的水质变量在决定浮游植物的季节变化中起着重要作用。季节和缓慢变化水质因子的解释能力相对较弱,但仍对浮游植物群落的变异有一定影响。
关键词: 拉鲁湿地;浮游植物;时空分布;环境因子;西藏

Spatial-temporal distribution characteristics and its driving factors of phytoplankton community in Lhalu Wetland, Tibet, China*

Liu Yang[1,2,3], An Ruizhi[1,2,3], Yang Hao[1], Zhang Yanqiu[1], Chen Junlin[1], Ma Wenqiang[1] & Ba Sang[1,2,3]**
(1: *Laboratory of Wetland and Catchment Ecosystem in Tibetan Plateau*, *School of Ecology and Environment*, *Tibet University*, *Lhasa* 850000, *P.R.China*)
(2: *Center for Carbon Neutrality in the Earth's Third Pole*, *Tibet University*, *Lhasa* 850000, *P.R.China*)
(3: *Key Laboratory of Biodiversity and Environment on the Qinghai-Tibet Plateau*, *Ministry of Education*, *School of Ecology and Environment*, *Tibet University*, *Lhasa* 850000, *P.R.China*)

Abstract: In order to understand the spatial and temporal distribution characteristics and driving factors of the phytoplankton community in the Lhalu Wetland of Tibet, qualitative and quantitative samples were collected in the main water systems of the wetland in July and October 2021, and May 2022. A total of 126 water samples were collected to explore the species composition and diversity in different seasons and habitats, providing basic data for the study of the ecosystem and sustainable development of the Lhalu Wetland. The results showed that: 1) A total of 532 species of phytoplankton (including varieties and variants) were identified, belonging to 8 phyla, 13 classes, 36 orders, 74 families, and 130 genera, with a species composition of bacillariophyta-chlorophyta-cyanophyta; 2) Significant differences were observed in the characteristics of the phytoplankton community parameters among different seasons and habitats. The Shannon-Wiener diversity index of phytoplankton community in the summer was significantly higher than that in the autumn and spring, while the Simpson dominance index was significantly higher in summer. The Pielou

---

* 2023-04-01 收稿; 2023-08-08 收修改稿。
西藏自治区自然科学基金重点项目(XZ202301ZR0055G)、国家自然科学基金项目(32070418)和 2022 年中央财政支持地方高校改革发展专项资金(藏财预指[2022]1 号)联合资助。
** 通信作者; E-mail:basang2003@utibet.edu.cn。

evenness index of phytoplankton community in the autumn was significantly lower than that of the summer and spring. The Margalef richness index of phytoplankton community in the spring was significantly lower than that of the summer and autumn. And that in marsh habitats was significantly higher than that in wet meadow habitats. 4) Season was identified as a key factor influencing the differences in planktonic algae community composition, followed by habitat. The distance decay pattern was more pronounced in summer than that in the autumn and spring. 5) Significant correlations were found between different phytoplankton community parameters and environmental factors in the Lhalu Wetland. 6) Spatial factor made a significant contribution to the variation of the phytoplankton community, while fast-changing water quality variables played a crucial role in determining the seasonal variations of phytoplankton. The explanatory power of season and slow-changing water quality variables was relatively weak but still exerted certain influence on the variation of the phytoplankton community.

Keywords: Lhalu Wetland; phytoplankton; temporal and spatial patterns; environmental factors; Tibet

湿地是水和陆地之间的过渡区域,具有独特的生态特征和生物多样性,亦是受人为活动干扰最为强烈的生态系统之一[1-4],特别是城市湿地[5]。城市湿地在净化城市污染物、改善城市环境以及提供生态服务方面发挥着关键作用[6]。作为城市生态系统的重要组成部分,城市湿地具有独特的功能和价值,能够吸收和分解污染物,减少空气和水体中的污染物含量,提高城市空气质量和水质,有效改善城市生态环境[7]。相对于其他湿地而言,城市湿地生态环境相对脆弱,人类活动、土地开发和污染物排放对城市湿地造成了压力,导致其生态系统受到破坏和退化[8]。

浮游植物作为湿地生态系统中重要的初级生产者,在物质循环和能量流动中起着基础性的作用,其群落的物种组成和多样性变化直接反映湿地水质状况[9-10]。浮游植物群落的结构和丰度对环境变化非常敏感,能够有效揭示水体质量和湿地生态系统功能的演变过程[11-13]。浮游植物对湿地水质(如 pH、溶解氧、总氮和浊度等)以及人为干扰程度的变化非常敏感,广泛应用于评价水体的环境质量[14-15]。因此,通过研究浮游植物群落的时空分布特征及其驱动因子,可以更好地了解湿地水生态系统的健康状况和环境变化,为保护湿地生态系统、维持水质和提供可持续的生态服务提供重要支撑[16-17]。

拉鲁湿地是目前世界上海拔最高、国内面积最大的天然城市湿地,在维持区域生态平衡、维持空气湿度、改善城市气候和净化水环境等方面发挥着极其重要的作用,同时兼有科普教育、湿地研究、休闲娱乐和旅游观赏等功能。至今有关拉鲁湿地的生物学研究主要集中在真菌[18]、原生动物[19-20]和水生植物[21]等方面,有关浮游植物的研究相对较少[22-23]。为了解西藏拉鲁湿地浮游植物群落的时空分布及其驱动因子,于 2021 年 7、10 月和 2022 年 5 月在拉鲁湿地主要水系进行定性和定量样品采集,共采集浮游植物水样 126 个,从不同季节和生境浮游植物物种组成、多样性等方面入手,探讨了拉鲁湿地浮游植物群落时空分布特征及环境驱动因子,为研究拉鲁湿地生物多样性保护和生态系统修复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

拉鲁湿地国家级自然保护区(29°39′46″~29°41′06″N, 91°03′49″~91°06′51″E)位于拉萨城区西北方向,平均海拔高度 3645 m,总面积为 1220 hm^2,其中核心区 660 hm^2,缓冲区 339 hm^2,试验区 221 hm^2。研究区属高原温带半干旱季风气候,阳光充足且日照时间长,空气干燥且蒸发大,全年降水主要集中在 6-9 月[22]。地形整体上呈现北高南低、东高西低,从东至西地面坡度约为 3‰~5‰,从而使水从东部流入西部。来自夺底、娘热两大沟的水系(泥沙河)、天然降水以及纳金电站的尾水为湿地补给水源。土壤类型较单一,分布于湿地及其周边区域的土壤主要为腐泥、泥炭两种沼泽土和泥炭土。植被类型主要为高寒湿草甸,植物种类多样性较高。

1.2 样点设置

根据拉鲁湿地的地理特征和水流状况,共设置 42 个具有代表性的样点(图 1),分别于 2021 年 7、10 月和 2022 年 5 月进行浮游植物样品和水体理化因子调查,各样点的基本信息见附表Ⅰ。

1.3 水样的采集、处理及鉴定方法

浮游植物样品根据《淡水浮游生物研究方法》[24]中规定的调查方法进行采集,鉴定参考经典文献[25-28]。

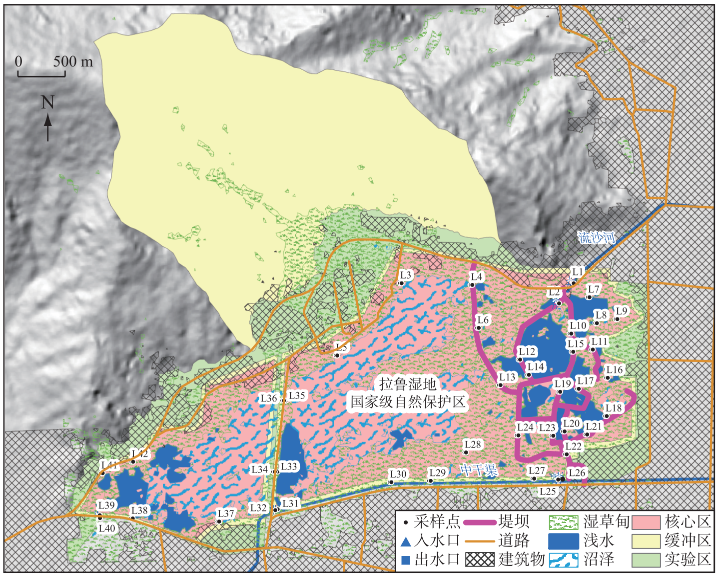


图 1 拉鲁湿地采样点分布

Fig.1 Distribution of sampling sites in Lhalu Wetland

定性样品现场使用 25#(孔径 64 μm)浮游生物网在 0.5 m 处作“∞”型捞取 8~10 min,过滤浓缩至 50 mL 装入标本瓶,并立即用 4%的甲醛溶液固定保存;定量样品在 0.5 m 处采集 1 L 混合水样,现场立即用 15 mL 鲁哥氏碘液固定,带回实验室沉淀 48 h 后浓缩至 30 mL。计数时,移取 0.1 mL 浓缩匀液至 0.1 mL 计数框,在 OLYMPUS CX23 显微镜下进行物种鉴定,每个样品计数 2~3 次。浮游植物生物量利用合适的体积公式将浮游植物丰度转化为生物量(鲜重),并假设其比重为 1.0,即生物量为浮游植物的丰度乘以各自体积的平均湿重[29-31]。

pH、电导率(EC)、盐度(Salt)、总溶解盐(TDS)和水温(WT)使用 HI98195 高精度便携式多参数综合水质测试仪(HANNA,意大利)测定;溶解氧(DO)使用 HI98193 微电脑溶解氧测定仪(HANNA,意大利)测定;浊度(TUR)使用 HI98703 微电脑多量程浊度测定仪(HANNA,意大利)测定;氨氮(NH_3-N)浓度使用 HI83399 水质检测仪(HANNA,意大利)测定。

1.4 数据处理与分析

为了避免单一多样性指数造成结果偏差,利用 Shannon-Wiener 多样性指数 H'[32]、Simpson 优势度指数 D_s[33]、Pielou 均匀度指数 E[34]和 Margalef 丰富度指数 D_m[35]来计算拉鲁湿地浮游植物的多样性。计算公式如下:

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} P_i \cdot \ln P_i \tag{1}$$

$$D_s = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2 \tag{2}$$

$$E = \frac{H'}{\ln N_S} \tag{3}$$

$$D_m = \frac{N_S - 1}{\ln N} \tag{4}$$

式中,N 为同一样点中个体总数;N_S为物种数;其中 P_i为第 i 种个体所占的比例。

采用 Excel 2016 和 R 软件进行数据分析、统计和绘图,并使用 ArcGIS 10.6 软件绘制地图。使用 R 软件中的“vegan”包来执行约束主坐标分析(CPCoA)、排列多元方差分析(PERMANOVA)和相似性分析

(ANOSIM)以检验群落差异[36]。CPCoA 的应用主要是为了在给定的分组条件下找到能够最大化组间差异的平面,而 PERMANOVA 的应用是为了测试不同组间的多元数据是否存在显著差异。ANOSIM 则被用来比较不同组间的相似性。此外,我们还使用了双因素方差分析(ANOVA)来评估季节和生境在解释水质变量和群落参数方面的相对重要性。使用 TukeyHSD 和 LSD 测试比较均值,$P<0.05$ 被视为统计显著。为了确定水质变量与浮游植物群落参数之间的相关性,我们使用 R 软件中的"linkET"包的 mantel_test()函数进行了 Mantel 检验[37]。计算了地理距离与原生动物分类组成和功能组成的 Bray-Curtis 距离之间的距离衰减关系,以确定地理距离对群落相似性的影响。采用方差分解分析(VPA)来评估四组预测因子(包括快速变化水质变量、缓慢变化的水质变量、季节和空间因素)对浮游植物群落时空变化的相对重要性。快速变化水质变量(季节性变量)包括 EC、TDS、Salt、WT、DO 和 TUR。同样,缓慢变化的水质变量(非季节性变量)包括 pH 和 NH_3-N。空间因素是将采样坐标使用 R 软件中的"vegan"包中的 pcnm() 函数生成的[30]。使用 R 软件中的"rdacca.hp"包中的 rdacca.hp.() 函数进行 VPA 分析[38],使用 R 软件中的"UpSetR"包可视化 VPA 结果[39]。使用 R 软件中的"vegan"包中的 rda() 函数进行偏相关冗余分析,以在控制一个因素的同时估计其他因素及其组合对浮游植物群落的影响[36]。

2 结果与分析

2.1 水质变量的时空变化

拉鲁湿地水质分析结果表明(附图 I),拉鲁湿地整体上属于弱碱性水质,pH 变化范围 6.99~9.95,平均值为 8.09;EC 变化范围为 146.33~304.67 μS/cm,平均值为 212.31 μS/cm;TDS 浓度范围为 76.67~152.33 mg/L,平均值为 106.57 mg/L;Salt 变化范围为 70~361 mg/L, 平均为 163.28 mg/L。WT 变化范围为 8.12~25.3℃,平均值 15.34℃。DO 浓度范围为 0.59~21.63 mg/L,平均值为 6 mg/L。TUR 范围为 0.56~58 NTU,平均为 6.14 NTU。NH_3-N 范围为 0.02~0.56 mg/L,平均值为 0.14 mg/L。从季节上看,Salt 和 WT 各季节差异显著;EC、TDS 和 DO 的变化趋于一致,春季显著高于夏季和秋季;TUR 浓度在夏季显著高于春季;pH 和 NH_3-N 在 3 个季节间差异不显著。从生境上看,EC、TDS、Salt、WT、TUR 和 NH_3-N 在 3 个生境间无显著性差异,pH 值在浅水和湿草甸生境显著高于沼泽生境,DO 在浅水显著高于沼泽生境。

2.2 浮游植物群落时空变化特征

2.2.1 物种组成 在拉鲁湿地 42 个样点中共鉴定出浮游植物 532 种,隶属于 8 门 13 纲 36 目 74 科 130 属,其中硅藻门 45 属 268 种,占 50.38%,为该湿地最主要的类群;绿藻门 43 属 137 种,占 25.75%;蓝藻门 25 属 69 种,占 12.97%;裸藻门 6 属 38 种,占 4.08%;金藻门 3 属 6 种,占 1.13%;黄藻门和甲藻门均为 3 属 5 种,均占 0.94%;隐藻门 2 属 4 种,占 0.75%。从季节上来看(图 2a),浮游植物物种数排序为秋季>夏季>春季,均以硅藻门、绿藻门和蓝藻门为主,裸藻门、金藻门、黄藻门、隐藻门和甲藻门种类较少。从生境上来看(图 2b),物种数为沼泽>水体>湿草甸,中干渠入水口(L26)物种数最低,仅有 42 种;栅栏处(L41)物种数最高,133 种(图 2c)。

2.2.2 细胞丰度和生物量 夏季,浮游植物细胞丰度平均值为 $95.36×10^4$ cells/L,变化范围为 $5.91×10^4$ ~ $598.77×10^4$ cells/L;生物量平均值为 1.83 mg/L,变化范围为 0.05~12.57 mg/L;Shannon-Wiener 多样性指数 H'的平均值为 2.93,变化范围为 1.72~3.73;Simpson 优势度指数 D_s的平均值为 0.89,变化范围为 0.65~0.97;Pielou 均匀度指数 E 的平均值为 0.79,变化范围为 0.50~0.92;Margalef 丰富度指数 D_m的平均值为 3.07,变化范围为 1.39~4.36。秋季,浮游植物细胞丰度平均值为 $112.68×10^4$ cells/L,变化范围为 $9.72×10^4$~$613.5×10^4$ cells/L;生物量平均值为 1.31 mg/L,变化范围为 0.09~5.91 mg/L;H'平均值为 2.56,变化范围为 1.51~3.44;D_s平均值为 0.84,变化范围为 0.57~0.97;E 平均值为 0.71,变化范围为 0.50~0.94;D_m平均值为 2.85,变化范围为 0.97~6.12。春季,浮游植物细胞丰度平均值为 $161.81×10^4$ cells/L,变化范围为 $10.98×10^4$ ~ $1954.14×10^4$ cells/L;生物量平均值为 2.4 mg/L,变化范围为 0.08~58.07 mg/L; H'平均值为 2.52,变化范围为 1.97~3.23;D_s平均值为 0.87,变化范围为 0.75~0.96;E 平均值为 0.77,变化范围为 0.54~0.98;D_m平均值为 1.99,变化范围为 0.88~3.79。

从季节上来看,拉鲁湿地浮游植物夏季 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于秋季和春季,夏季 Simpson

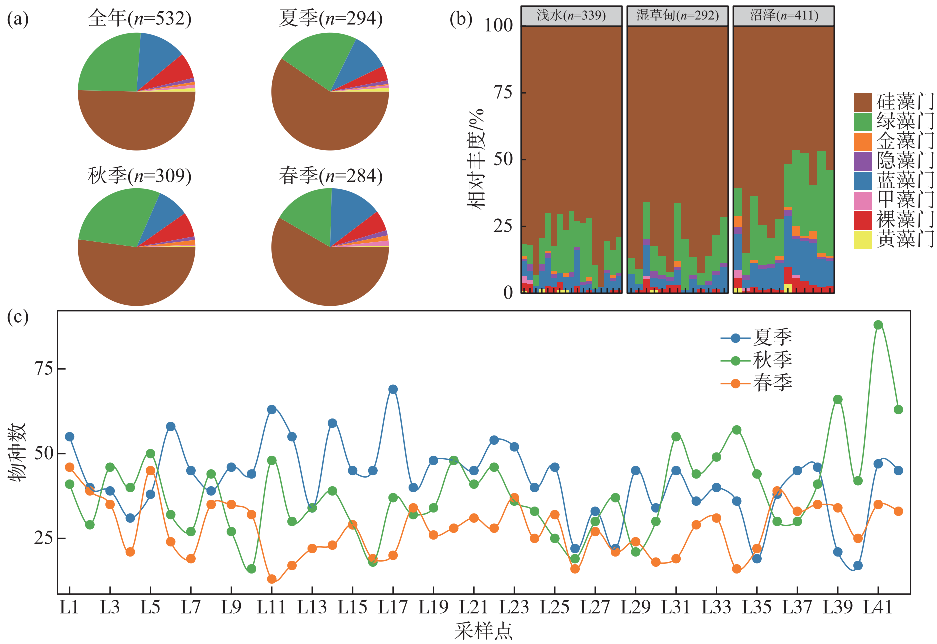


图 2 拉鲁湿地浮游植物群落组成的季节(a)与空间(b)及各季节样点物种数(c)

Fig.2 Seasonal (a) and spatial (b) and species number of different sites in three seasons (c) of phytoplankton community composition in Lhalu Wetland

优势度指数显著高于秋季,秋季 Pielou 均匀度指数显著低于夏季和春季,春季 Margalef 丰富度指数显著低于夏季和秋季,细胞丰度和生物量季节上差异不显著。从生境上来看,沼泽的 Margalef 丰富度指数显著高于湿草甸,细胞丰度、生物量、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数空间上差异不显著(图 3)。

2.2.3 时空异质性　ANOSIM 结果表明,不同季节和生境的浮游植物群落组成差异显著($P<0.05$),但季节差异($R=0.355$)大于生境差异($R=0.098$)。基于物种和 Bray-Curtis 距离的 CPCoA 分析表明,不同季节的样品具有明显的特异性,群落组成按不同季节分别聚类(图 4a)。CPCo1 解释了不同季节浮游植物群落结构差异的 58.42%,而 CPCo2 则解释了 41.58%。PERMANOVA 结果($R^2=0.0909$,$P=0.001$)同样证明浮游植物群落以季节分组具有统计学意义。此外,拉鲁湿地夏季、春季和秋季浮游植物群落相似性与地理距离均呈显著负相关($P<0.05$),夏季比秋季和春季表现出更强的距离衰减模式(图 4b)。

2.3 浮游植物群落驱动因子

2.3.1 Mantel 检验　使用 Mantel 检验分析浮游植物群落参数与环境因子之间的关系。结果表明,不同的浮游植物群落参数受到不同环境因子的影响(图 5)。其中,物种数和 Margalef 丰富度指数与 WT 和 DO 浓度呈极显著正相关($P<0.01$),与 EC 和 TDS 浓度呈极显著正相关($P<0.001$);细胞丰度与 NH_3-N 浓度呈显著相关($P<0.05$);Shannon-Wiener 多样性指数与 Salt 呈显著相关($P<0.05$),与 EC 和 TDS 浓度呈极显著正相关($P<0.01$),与 WT 呈极显著正相关($P<0.001$);Simpson 优势度指数与 Salt 呈极显著正相关($P<0.01$);Pielou 均匀度指数与 NH_3-N 呈显著相关($P<0.05$),与 Salt 呈极显著正相关($P<0.01$)。

2.3.2 方差分解分析　考虑到不同空间和季节的水质变化,使用方差分解分析(VPA)季节、空间因素、快速变化和缓慢变化水质变量对浮游植物群落的影响(图 6)。结果表明,季节、空间因素、快速变化和缓慢变化水质变量共同解释了浮游植物群落 26.2% 的时空变异。空间因素解释了 7.79% 的变异,而季节效应仅解释了 2.12% 的变异;但季节结合快速变化的环境因素,却解释了这种变化的 16.97%。

2.3.3 偏相关分析　偏相关分析结果表明(表 1),当控制季节的贡献时,空间因素解释了浮游植物群落变异

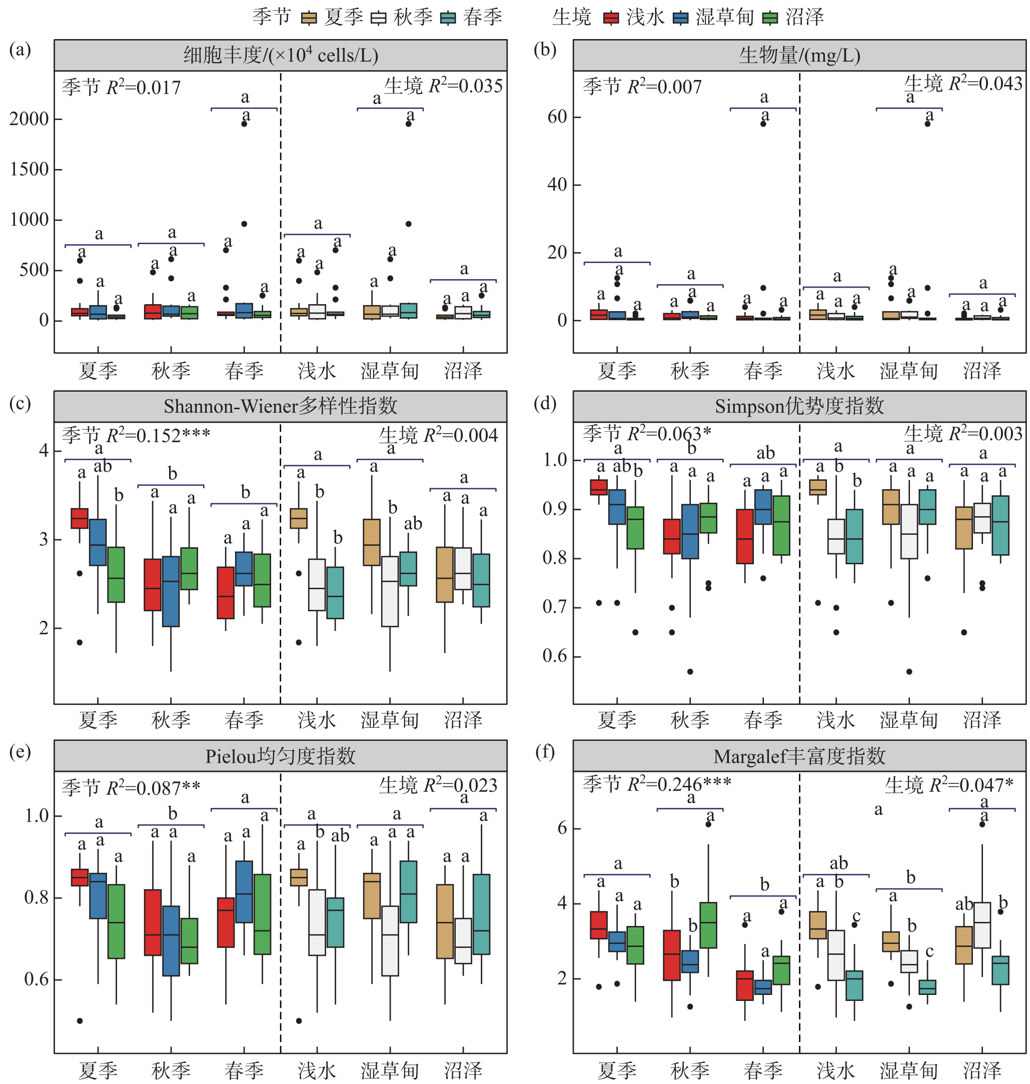


图 3 拉鲁湿地浮游植物群落特征参数的时空变化

(不同小写字母表示基于方差分析的时空差异和各时空的分组差异显著,“ • ”表示离群值)

Fig.3 Spatial-temporal changes of phytoplankton community characteristic parameters in Lhalu Wetland

的 18.07%(P= 0.001)。当控制空间因素的贡献时,季节解释了浮游植物群落变异的 8.83%(P=0.001)。而当控制快速变化水质变量的贡献时,季节仅解释了浮游植物变异的 2.17%(P=0.001),而空间因素解释了浮游植物变异的 17.45%(P=0.001)。在控制缓慢变化水质变量的影响后,季节解释了浮游植物变异的 8.78%(P=0.001),而空间因素解释了浮游植物变异的 17.51%(P=0.004)。

3 讨论

3.1 拉鲁湿地水质的时空变化特征

从季节上看,EC、TDS、Salt、WT、DO 和 TUR 为快速变化的水质变量,变化幅度大且季节差异显著。Salt 和 WT 在不同季节之间存在显著差异,表明 Salt 和 WT 随季节的变化而变化,这可能是因为气候的季节变化导致水体中盐度和水温的变化[40]。在夏季,气温较高,水体受到太阳辐射的加热,导致水温升高。同时,夏

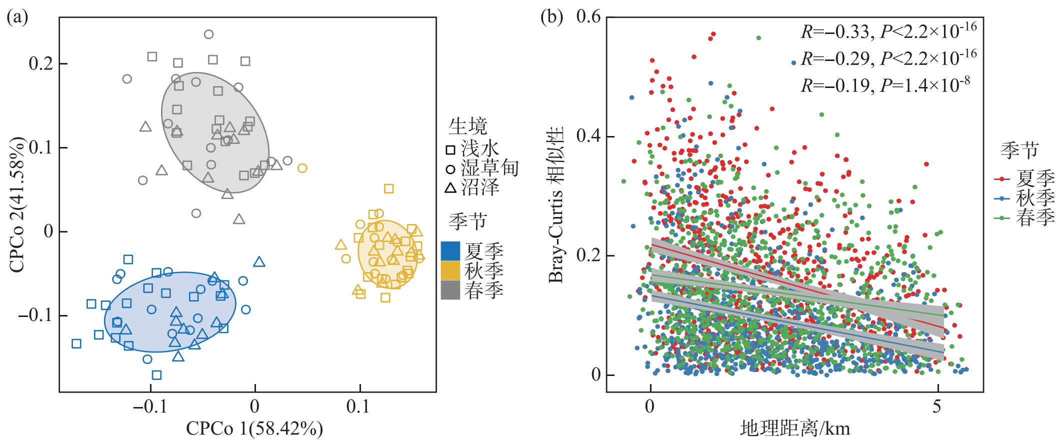


图 4 拉鲁湿地浮游植物群落 CPCoA 分析(a)和距离衰减分析(b)

Fig.4 Constrained PCoA analysis (a) and distance attenuation analysis (b) of phytoplankton community in Lhalu Wetland

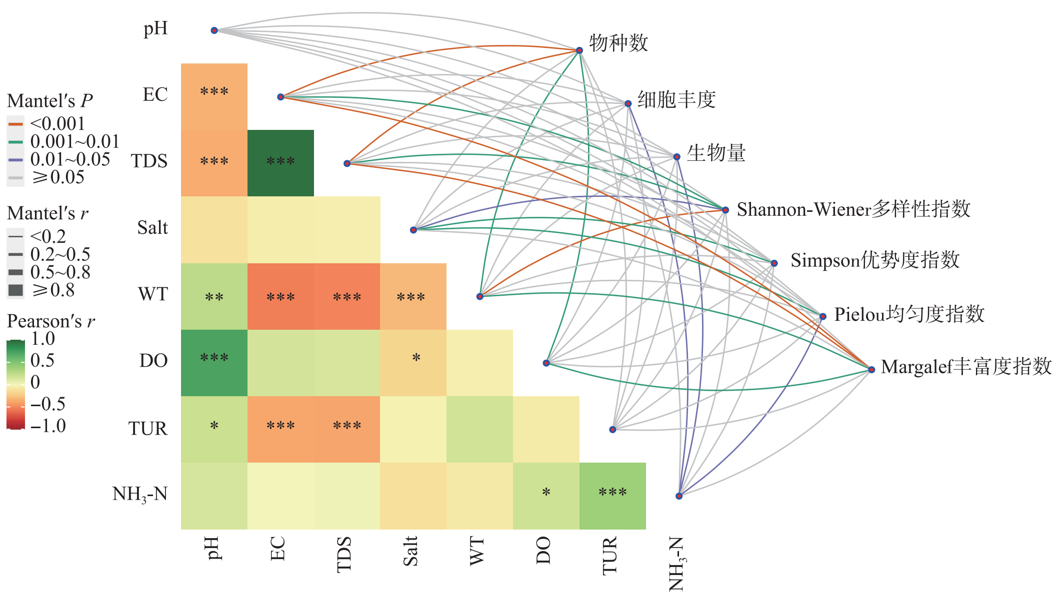


图 5 拉鲁湿地浮游植物群落参数与水质变量 Mantel 检验

(* : $P<0.05$; ** : $P<0.01$; *** : $P<0.001$)

Fig.5 Mantel test of phytoplankton community parameters and water quality variables in Lhalu Wetland

季通常伴随着较多的降水,这可能导致水体的稀释,从而降低盐度。相反,在秋季,水温较低,太阳辐射较弱,导致水温下降。与此同时,秋季的降水量较夏季有所减少,加上秋季蒸发的影响,可能会导致水体的盐度相应增加。春季随着气温的升高和降水量的增加,水体开始回暖,导致水温升高。然而,由于春季降水量较夏季和秋季较少,水体的稀释作用较弱,盐度相对较高。EC、TDS 和 DO 在不同季节之间的变化趋势一致,春季的值显著高于夏季和秋季,这可能是由于季节变化对水体中溶解物质的输入和稀释的影响所致[15]。在春季,降水量较少,导致水体相对较为浓缩,从而增加了 EC 和 TDS 浓度。此外,春季较低的温度也有利于氧气的溶解,使 DO 浓度显著高于夏秋季。相比之下,夏季和秋季的降水相对较多,导致水体相对稀释,EC、

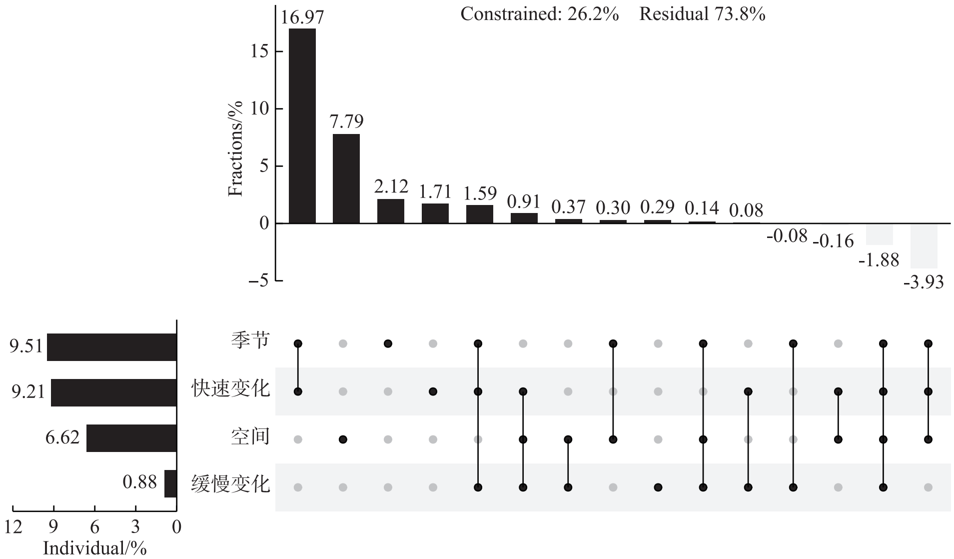


图 6 基于季节、空间、快速变化与缓慢变化水质变量的拉鲁湿地浮游植物群落方差分解分析

Fig.6 Variance decomposition analysis of phytoplankton community based on season, spatial, fast-changing and slow-changing water quality variables in Lhalu Wetland

表 1 冗余分析控制了彼此效应后浮游植物群落与季节或空间在快速和缓慢变化结合下的偏相关关系*

Tab.1 Partial correlations between phytoplankton community and season or spatial in combination with fast and slow after controlling for each other's effect by redundancy analysis

变量	方差	*P* 值	变量	方差	*P* 值
控制季节			控制空间		
空间	0.1807	0.001	季节	0.0883	0.001
空间+快速	0.2175	0.001	季节+快速	0.1251	0.001
空间+缓慢	0.1928	0.001	季节+缓慢	0.1179	0.001
空间+快速+缓慢	0.2289	0.001	季节+快速+缓慢	0.1366	0.001
控制快速			控制缓慢		
季节	0.0217	0.001	季节	0.0878	0.001
季节+缓慢	0.0353	0.001	季节+快速	0.1274	0.001
空间	0.1745	0.001	空间	0.1751	0.004
空间+缓慢	0.1857	0.001	空间+快速	0.2778	0.001

*控制季节:在考虑其它变量(如空间、快速和缓慢变化的水质变量)对浮游植物群落的影响时,季节效应已被排除。控制空间:在考虑其它变量(如季节、快速和缓慢变化的水质变量)对浮游植物群落的影响时,空间效应已被排除。快速:快速变化的水质变量,即 EC、TDS、Salt、WT、DO 和 TUR;缓慢:缓慢变化的水质变量,即 pH 和 NH_3-N;控制快速:已排除了快速变化水质变量的效应。控制缓慢:已排除了缓慢变化水质变量的效应。

TDS 和 DO 浓度相对较低。TUR 在夏季显著高于春季,这可能是由于夏季水体中悬浮颗粒物的增加导致的[7]。相反,pH 值和 NH_3-N 为缓慢变化的水质变量,变化幅度较小且季节差异不显著,这可能是由于 pH 值和 NH_3-N 受到其他因素的影响,如人为干扰和水体内部的化学反应等,并不受气候季节变化的直接影响。

从生境上看,EC、TDS、Salt、WT、TUR 和 NH_3-N 在不同生境之间没有显著差异,这可能说明这些水质变量在不同生境中的水质状况相似。然而,pH 值在浅水和湿草甸生境中显著高于沼泽生境,这可能与不同生境的土壤特性和植被组成有关[41]。浅水和湿草甸生境具有较低的有机质含量和较高的氧化还原潜力,促使水体的碳酸化反应增加,从而使 pH 值升高。而沼泽生境具有较高的有机质含量和较低的氧化还原潜力,可

能产生酸性代谢产物,导致水体的 pH 值降低。此外,DO 在浅水生境中显著高于沼泽生境,这可能是因为浅水生境中氧气供应更充足,水体与大气的接触面积增加。

3.2 拉鲁湿地浮游植物群落的时空变化特征

拉鲁湿地是一个半开放式湿地自然保护区, 每年 5－10 月开放,受人类干扰较小,保持着相对原始的自然状态。因此,研究结果能够反映城市天然湿地原始的浮游植物群落结构特征。本研究中,共鉴定出浮游植物 532 种(含变种和变型),隶属于 8 门 13 纲 36 目 74 科 130 属,多于本课题组之前报道的 230 种[22],表明拉鲁湿地的浮游植物群落呈现出动态演替的趋势,可能会随水环境的改变而发生变化,因此需要长期监测和研究。此外,不同的调查研究中,采样周期、样点范围及分类鉴定的详细程度等因素也可能导致调查结果的不同[42],因此需要统一的调查方法和标准,以便进行比较和综合分析。

拉鲁湿地的浮游植物物种组成具有高寒湿地的普遍性特征,以硅藻为主导,其次为绿藻和蓝藻。这主要是因为大多数硅藻属于狭冷性物种, 在低温环境下具有动态适应能力,从而可以在低温环境下生存并取得竞争优势[43],而拉鲁湿地常年水温较低(本次调查平均水温 15.34℃),适合硅藻生存,这与巴桑等[22]和潘成梅等[15]结果一致。同时,研究还发现,拉鲁湿地浮游植物群落特征参数在不同季节和不同生境之间存在差异。从季节上看,夏季浮游植物群落的 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于秋季和春季,Simpson 优势度指数显著高于秋季。秋季浮游植物群落的 Pielou 均匀度指数显著低于夏季和春季。春季浮游植物群落的 Margalef 丰富度指数显著低于夏季和秋季,表明季节对浮游植物群落结构具有一定影响,而且季节性变化可能与水温、光照等环境因素的变化有关[44]。从生境上看,沼泽的 Margalef 丰富度指数显著高于湿草甸,细胞丰度、生物量、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数空间上差异不显著,这可能与不同生境的水位、水动力学特征以及植被类型等因素有关[45]。沼泽生境常常具有较高的湿度和水分含量,提供了适合浮游植物生长和繁殖的条件,因此其浮游植物 Margalef 丰富度指数相对较高[46]。

不同季节和生境下的浮游植物群落组成存在显著差异($P<0.05$),季节差异大于生境差异,表明季节是浮游植物群落组成差异的关键因素,其对浮游植物群落的影响程度较大,而生境因素对浮游植物群落组成的影响相对较小,这可能是由于季节变化导致的环境因素变化对浮游植物的生长和繁殖产生了更显著的影响,拉鲁湿地不同生境之间的差异相对较小,因此生境对浮游植物群落组成的影响较弱。这些结果进一步加强了季节因素在浮游植物群落动态中的重要性,并提示季节是影响浮游植物群落组成的关键因素。PERMANOVA 结果也支持浮游植物群落以季节分组具有统计学意义。本研究中,拉鲁湿地浮游植物群落相似性与地理距离之间具有显著的负相关关系($P<0.05$),进一步证明了扩散限制在构建和塑造浮游植物群落中的作用,即在地理距离相隔较远的条件下,浮游植物群落组成的相似性大大降低,这一结果与孙胜浩等[47]和王晨等[48]的研究结果一致。同时,夏季的距离衰减模式比秋季和春季更强,表明夏季对浮游植物群落结构的影响更为显著,这可能是由于环境条件的变化所引起的,夏季通常伴随着较高的温度、光照和水位等环境因素的变化,高温和强光照条件可能导致浮游植物的光合作用速率增加,从而影响其生长和繁殖方式。此外,水位的变化对湿地浮游植物的生境和营养物质供应产生重要影响[49-50]。夏季,由于降雨量的增加,湿地的水位显著上升,周边地带被淹没,使更多的陆生植物和土壤物质进入水体,为浮游植物提供更丰富的营养物质,进而影响浮游植物的分布和生长。秋季降水量较夏季有所减少,湿地的水位下降,部分湿地底泥暴露,导致底泥中的营养物质重新进入水体,改变了湿地的营养物质供应,导致部分浮游植物丧失了适宜的生长环境,影响其生长和分布。春季,湿地的水位相对稳定,随着气温升高和降水量的增加,湿地的营养物质供应发生了变化,为浮游植物提供了更为适宜的生长环境。这些因素可能会导致浮游植物在空间上出现更大的差异。

3.3 浮游植物群落组成的驱动因素

浮游植物群落分布主要受环境因子影响,且不同水生态系统环境因子对群落分布的影响也不同[51]。Mantel 检验结果表明,不同的浮游植物群落参数与不同环境因子之间存在显著的关联。本研究中,物种数和 Margalef 丰富度指数与 WT 和 DO 浓度呈极显著正相关($P<0.001$),表明水温和溶解氧浓度较高的环境中,物种数和物种丰富度也相对较高,这可能是由于 WT 和 DO 浓度的升高促进了浮游植物的生长和繁殖,浮游植物通过光合作用产生氧气,而它们的呼吸作用则消耗水体中的溶解氧[52],当 WT 升高和 DO 浓度增

加时,浮游植物的光合作用增强,导致水体中的 DO 浓度较高。此外,物种数和 Margalef 丰富度指数还与 EC 和 TDS 浓度呈非常显著正相关($P<0.001$),表明较高的 EC 和 TDS 浓度可能与物种多样性和丰富度的增加相关,这主要是因为较高的 EC 和 TDS 浓度可能提供了更多的养分和生态位,从而促进了浮游植物的多样性和丰富度的增加。细胞丰度与 NH_3-N 浓度呈显著相关,表明较高的 NH_3-N 浓度可能为浮游植物的生长和繁殖提供了养分来源,进而增加了浮游植物的细胞丰度,这主要是由于 NH_3-N 是水体中常见的一种无机氮,通常来自有机物分解和生物代谢,NH_3-N 浓度升高会促进浮游植物的生长,但过高的 NH_3-N 浓度也可能导致浮游植物的寿命缩短、死亡和水体富营养化[53]。Shannon-Wiener 多样性指数与 Salt 呈显著相关,同时与 EC 和 TDS 浓度呈极显著正相关,与 WT 呈非常显著正相关($P<0.001$),表明较高的盐度、电导率和总溶解固体浓度以及水温的升高可能会增加浮游植物群落的多样性,这主要是由于高盐度、电导率和总溶解固体浓度通常伴随着水体中溶解物质的增加,提供了更多的养分和生态位,从而促进了浮游植物群落的多样性的增加。此外,水温的升高可能改变水体的物理和化学性质,对浮游植物的生长和繁殖产生影响,进而导致浮游植物群落的多样性变化。Pielou 均匀度指数与 NH_3-N 呈显著负相关,与 Salt 呈极显著正相关,表明较高的 NH_3-N 浓度和 Salt 可能会对浮游植物群落的均匀度产生影响,可能是因为较高的 NH_3-N 浓度可以提供更多的养分供给,促进浮游植物的生长,导致群落中个体之间的竞争增加,可能导致群落的均匀度降低。Salt 是影响浮游植物群落的重要生态限制因子,通过改变水体的 DO、渗透压等影响浮游植物的生长[54]。一些浮游植物物种对 Salt 的适应能力较强,而其他物种可能对 Salt 较为敏感,物种对 Salt 的不同响应可能导致浮游植物群落的均匀度发生变化。综上所述,拉鲁湿地浮游植物的群落分布特征是多种环境因子共同作用的结果。

采用方差分解分析(VPA)方法,我们进一步探究了季节、空间因素、快速变化和缓慢变化水质变量对浮游植物群落分布的影响[55]。VPA 结果表明,这些变量共同解释了浮游植物群落的 26.2% 的时空变异。其中,空间因素对浮游植物群落变异的解释较为显著,解释了 7.79% 的变异。这表明不同空间位置的水域具有不同的浮游植物群落组成和丰富度。空间因素可能与局部环境差异、水动力学过程以及种间竞争等因素相互作用,导致不同水域具有不同的浮游植物组成。季节对浮游植物群落变异的解释较低,仅为 2.12%,表明季节对拉鲁湿地浮游植物群落的变异影响相对较小,这可能是因为研究区域的季节变化对浮游植物群落的影响较为温和,或者其他未考虑的环境因素对季节的影响更大。然而,当季节与快速变化的水质因子结合起来考虑时,季节解释了这种变化的 16.97%,表明季节变化与快速变化水质变量的相互作用对浮游植物群落的时空动态有较大影响,这可能是因为季节变化会导致降水量、光照强度等变化,从而对水质产生影响,进而影响了浮游植物的生长和繁殖。

经过偏相关分析,我们进一步控制了季节、空间因素、快速变化和缓慢变化水质变量的影响,并量化了它们对浮游植物群落变异的贡献[56]。结果表明,在控制季节的影响后,空间因素对浮游植物群落变异解释了 18.07% 的差异,这再次强调了空间因素对浮游植物群落分布格局的重要性。空间因素可能与局部环境差异、水动力学过程以及种间竞争等因素相互作用,导致不同水域具有不同的浮游植物组成。当控制空间因素的影响后,季节对浮游植物群落变异的解释能力仍然存在,尽管相对较弱,解释了 8.83% 的差异。季节的影响可能与气候、光照条件、水体温度等因素有关,而这些因素会直接或间接地影响浮游植物的生长和繁殖。在控制快速变化水质变量的影响后,空间因素对浮游植物变异解释了 17.45% 的差异,而季节仅解释了 2.17% 的差异,表明快速变化的水质因子在解释浮游植物群落的季节变异中扮演重要角色,而空间因素对浮游植物的分布格局具有更显著的影响。快速变化的水质变量易受临时性的环境波动影响,如水体营养盐浓度的突然变化、水体搅动等,这些因子可能直接影响浮游植物的生长和繁殖。在控制缓慢变化水质变量的影响后,季节解释了浮游植物变异的 8.78%,而空间因素解释了浮游植物变异的 17.51%,表明缓慢变化的水质因子对浮游植物群落的变异有一定的解释能力,尽管相对较弱,但对浮游植物的生长和繁殖也会产生长期影响。因此,空间因素在解释浮游植物群落变异方面具有显著贡献,而快速变化的水质变量在决定浮游植物的季节变化中起着重要作用。季节和缓慢变化水质因子的解释能力相对较弱,但仍对浮游植物群落的变异有一定影响。

4 结论

1)拉鲁湿地共鉴定出浮游植物 532 种(含变种和变型),隶属于 8 门 13 纲 36 目 74 科 130 属,物种组成

表现为硅藻-绿藻-蓝藻型。

2）拉鲁湿地浮游植物群落特征参数在不同季节和不同生境之间存在差异。夏季浮游植物群落的 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于秋季和春季，Simpson 优势度指数显著高于秋季。秋季浮游植物群落的 Pielou 均匀度指数显著低于夏季和春季。春季浮游植物群落的 Margalef 丰富度指数显著低于夏季和秋季。沼泽生境的浮游植物群落的 Margalef 丰富度指数显著高于湿草甸生境。

3）季节是浮游植物群落组成差异的关键因素，生境对浮游植物群落组成的影响较弱，夏季的距离衰减模式比秋季和春季更强。

4）拉鲁湿地不同的浮游植物群落参数与不同环境因子之间存在显著的关联。

5）空间因素在解释浮游植物群落变异方面具有显著贡献，而快速变化的水质变量在决定浮游植物的季节变化中起着重要作用。季节和缓慢变化水质因子的解释能力相对较弱，但仍对浮游植物群落的变异有一定影响。

5 附录

附表Ⅰ和附图Ⅰ电子版（DOI：10.18307/2024.0216）。

6 参考文献

[1] Li ZW, Lu HY, Hu XY. Numerical simulation of dynamic water budget in a typical peatland of Zoige Plateau based on MODFLOW and field *in situ* monitoring. *Advances in Water Science*, 2018, **29**(5): 655-666.［李志威，鲁瀚友，胡旭跃. 若尔盖高原典型泥炭湿地水量平衡计算. 水科学进展，2018，**29**(5)：655-666.］

[2] 安瑞志. 麦地卡湿地国家级自然保护区原生动物群落生态学研究［学位论文］. 拉萨：西藏大学，2021.

[3] Lin CY, Li XL, Zhang YX *et al*. Responses of different degradation stages of alpine wetland on soil microbial community in the Yellow River source zone. *Environmental Science*, 2021, **42**(8): 3971-3984. DOI: 10.13227/j.hjkx.202011072.［林春英，李希来，张玉欣等. 黄河源区高寒沼泽湿地土壤微生物群落结构对不同退化的响应. 环境科学，2021，**42**(8)：3971-3984.］

[4] Wang G, Li Y, Wang Y *et al*. Typical alpine wetland system changes on the Qinghai-Tibet Plateau in recent 40 years. *Acta Geographica Sinica*, 2007, **62**(5): 481-491.

[5] Liang DW, Liu L, Huang CR *et al*. Effects of macrophytes on epiphytic rotifer species diversity in urban wetlands. *China Environmental Science*, 2023, **43**(1): 255-265.［梁迪文，刘璐，黄春荣等. 城市湿地水生植物对附生轮虫多样性的影响. 中国环境科学，2023，**43**(1)：255-265.］

[6] Jia SQ, Jia L, Wang SS *et al*. Zooplankton functional groups and their response to water physiochemical factors in Jixi Wetland Park in Jinan. *Journal of Hydroecology*, 2023: 1-12. DOI:10.15928/j.1674-3075.202209270388.［商书芹，贾丽，王帅帅等. 济南济西湿地公园浮游动物功能类群及其对环境因子的响应. 水生态学杂志，2023：1-12.］

[7] Chen LM, Chen LG, Li TL *et al*. Comparative analysis of operation schemes for ecological water supply in urban wetland park. *Water Resources Protection*, 2022, **38**(6): 162-167, 174. DOI: 10.3880/j.issn.1004-6933.2022.06.022.［陈黎明，陈炼钢，李褆来等. 城市湿地公园生态补水调度方案对比分析. 水资源保护，2022，**38**(6)：162-167，174.］

[8] Dai TJ, Wei PL, Pan Y *et al*. Identification of apparent pollution types and screening of characteristic indexes of landscape water body in Suzhou City. *Water Resources Protection*, 2021, **37**(2): 141-147. DOI: 10.3880/j.issn.1004-6933.2021.02.022.［戴天杰，魏攀龙，潘杨等. 苏州市景观水体表观污染类型识别及特征指标筛选. 水资源保护，2021，**37**(2)：141-147.］

[9] An RZ, Pan CM, Liu Y *et al*. Study on the distribution pattern and coexistence mechanism of dominant summering phytoplankton population in the Basomtso. *Plateau Science Research*, 2020, **4**(2): 27-36.［安瑞志，潘成梅，刘洋等. 巴松措（湖）夏季浮游植物优势种群分布格局与共存机制研究. 高原科学研究，2020，**4**(2)：27-36.］

[10] Jia P, Fan YW, Lu XX. Analysis of phytoplankton structure based on different functional groups in Hulanhe Wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(3): 1042-1054. DOI: 10.5846/stxb201911152444.［贾鹏，范亚文，陆欣鑫. 基于功能类群分析呼兰河口湿地浮游植物群落结构特征. 生态学报，2021，**41**(3)：1042-1054.］

[11] Wang Y, Lin M, Lu CY *et al*. Phytoplankton diversity in Futian mangrove wetland of Shenzhen: Composition and distribution. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(6): 1067-1072.［王雨，林茂，卢昌义等. 深圳红树林湿地浮游植物多样性的组成与分布. 生态学杂志，2009，**28**(6)：1067-1072.］

[12] Chen X, Liu RY, Wang YF *et al*. Research on algal diversity in zoige alpine wetland. *Environmental Science*, 2012, **33**(3): 979-986. DOI: 10.13227/j.hjkx.2012.03.006.［陈曦，刘如铟，王艳芬等. 若尔盖高原湿地藻类多样性研究. 环境科学，2012，**33**(3)：979-986.］

[13] Liu LF, Zhou XH, Gao J *et al*. Phytoplankton community structure and trophic status evaluation in Dajiuhu wetland of Shennongjia Alpine. *J Lake Sci*, 2018, **30**(2): 417-430. DOI: 10.18307/2018.0213. [刘林峰, 周先华, 高健等. 神农架大九湖湿地浮游植物群落结构特征及营养状态评价. 湖泊科学, 2018, **30**(2): 417-430.]

[14] Zhang NN, Liu YX, Zang SY. Relationships between phytoplankton community in different functional regions and environmental factors in Zhalong Wetland, Heilongjiang Province. *J Lake Sci*, 2016, **28**(3): 554-565. DOI: 10.18307/2016.0311. [张囡囡, 刘宜鑫, 臧淑英. 黑龙江扎龙湿地不同功能区浮游植物群落与环境因子的关系. 湖泊科学, 2016, **28**(3): 554-565.]

[15] Pan CM, Liu Y, An RZ *et al*. Phytoplankton in the Mitika Wetland, Tibet, China: 1. Spatio-temporal niche of dominant species. *J Lake Sci*, 2021, **33**(6): 1805-1819. DOI: 10.18307/2021.0616. [潘成梅, 刘洋, 安瑞志等. 西藏麦地卡湿地的浮游植物——1.优势种的时空生态位. 湖泊科学, 2021, **33**(6): 1805-1819.]

[16] Zhu MM, Fan CX, Wu ZK *et al*. Spatial and temporal dynamics of phytoplankton community structure in Haizhu National Wetland Park. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(5): 1501-1508. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202005.026. [朱明明, 范存祥, 吴中奎等. 海珠国家湿地公园浮游植物群落结构时空变化. 生态学杂志, 2020, **39**(5): 1501-1508.]

[17] Li L, Zhao RZ, Qiu XZ. Seasonal substitution characteristics and driving factors of phytoplankton dominant functional groups in Taiyangshan Wetland. *Environmental Monitoring in China*, 2023, **39**(4): 133-146. DOI:10.19316/j.issn.1002-6002.2023.04.13. [李霖, 赵睿智, 邱小琮. 太阳山湿地浮游植物优势功能群季节演替特征及驱动因子分析. 中国环境监测, 2023, **39**(4): 133-146.]

[18] Guo XF, De J, Long QW *et al*. Diversity of culturable filamentous fungi and its relationship with environmental factors during winter time in Lhalu Wetland, Tibet. *Microbiology China*, 2018, **45**(8): 1661-1675. DOI: 10.13344/j.microbiol.china.170871. [郭小芳, 德吉, 龙琦炜等. 西藏拉鲁湿地水体冬季可培养丝状真菌多样性及其与理化因子的关系. 微生物学通报, 2018, **45**(8): 1661-1675.]

[19] Ba S, Huang X, Pu B *et al*. Community characteristics of ciliates and water environment evaluation in Lhalu wetland during summer and autumn. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(10): 2740-2748. DOI:10.13292/j.1000-4890.2014.0239. [巴桑, 黄香, 普布等. 拉鲁湿地夏秋季纤毛虫群落特征及其与水环境的关系. 生态学杂志, 2014, **33**(10): 2740-2748.]

[20] Ba S, Huang X, Pu B *et al*. Community characteristics of sarcodines and flagellates and water environment evaluation in Lhalu wetlands. *Wetland Science*, 2014, **12**(2): 182-191. [巴桑, 黄香, 普布等. 拉鲁湿地肉鞭虫群落特征及其水环境评价. 湿地科学, 2014, **12**(2): 182-191.]

[21] Wang JJ, Tian HX, Zhou L *et al*. Relationship between diversity of aquatic plant communities and water environmental factors in Lhalu wetland. *Environmental Science*, 2020, **41**(4): 1657-1665. DOI: 10.13227/j.hjkx.201910083. [王佳俊, 田瀚鑫, 周磊等. 拉鲁湿地水生植物群落多样性与水环境因子的关系. 环境科学, 2020, **41**(4): 1657-1665.]

[22] Ba S, Pu B, Ma ZX *et al*. Characteristics of planktonic algal community in Lhalu wetland of Tibet in summer and autumn. *Wetland Science*, 2012, **10**(4): 404-416. [巴桑, 普布, 马正学等. 西藏拉鲁湿地夏季和秋季浮游藻类群落特征. 湿地科学, 2012, **10**(4): 404-416.]

[23] Ma WQ, Chen JL, Zhang YQ *et al*. Indicator species of phytoplankton pollution and water quality evaluation in Lhalu wetland, Tibet. *Tibet Science and Technology*, 2023, **45**(4): 13-22. [马文强, 陈俊霖, 张艳秋等. 西藏拉鲁湿地浮游植物污染指示种及水质评价. 西藏科技, 2023, **45**(4): 13-22.]

[24] 章宗涉,黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991.

[25] 迟若文. 西藏硅藻图集. 拉萨: 西藏人民出版社, 1990.

[26] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏藻类. 北京: 科学出版社, 1992.

[27] 朱蕙忠, 陈嘉佑. 中国西藏硅藻. 北京: 科学出版社, 2000.

[28] 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.

[29] Sun J, Liu DY. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 2003, **25**(11): 1331-1346. DOI: 10.1093/plankt/fbg096.

[30] Hillebrand H, Dürselen CD, Kirschtel D *et al*. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 1999, **35**(2): 403-424. DOI: 10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x.

[31] Kremer CT, Gillette JP, Rudstam LG *et al*. A compendium of cell and natural unit biovolumes for >1200 freshwater phytoplankton species. *Ecology*, 2014, **95**(10): 2984. DOI: 10.1890/14-0603.1.

[32] Shannon CE, Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press, 1949.

[33] Belcher PR, Consultant. Measurement of myocardial contractility. *Journal of Cardiothoracic and Vascular Anesthesia*, 1997, **11**(6): 812. DOI: 10.1016/s1053-0770(97)90199-3.

[34] Pielou EC. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, **13**: 131-144. DOI: 10.1016/0022-5193(66)90013-0.

[35] Margalef R. Diversity and Stability in Ecological Systems. Upton: Brookhacen National Laboratory, 1969: 13-26.

[36] Oksanen J, Simpson G, Blanchet F *et al*. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-5, 2024.

[37] Huang H. linkET: Everything is Linkable. R Package Version 0.0.7.1, 2021.

[38] Lai JS, Zou Y, Zhang JL *et al*. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the

rdacca.hp R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022, **13**(4): 782-788. DOI: 10.1111/2041-210X.13800.

[39] Conway JR, Lex A, Gehlenborg N. UpSetR: An R package for the visualization of intersecting sets and their properties. *Bioinformatics*, 2017, **33**(18): 2938-2940. DOI: 10.1093/bioinformatics/btx364.

[40] Xiao YN, Cheng JH, Mo XC *et al*. Spatio-temporal variation of phytoplankton community and its relationship with environ-mental factors in Danjiangkou Reservoir. *J Lake Sci*, 2023, **35**(3): 821-832. DOI: 10.18307/2023.0306. [肖玉娜, 程靖华, 莫晓聪等. 丹江口水库浮游植物群落时空变化及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2023, **35**(3): 821-832.]

[41] Liu XM, Zhuang DF, Qu R *et al*. Change of lalu wetlands from 1989 to 2009 based on remote sensing data. *Wetland Science*, 2013, **11**(4): 433-437. [刘晓曼, 庄大方, 屈冉等. 基于遥感数据的1989—2009年拉鲁湿地变化研究. 湿地科学, 2013, **11**(4): 433-437.]

[42] Liu Y, An RZ, Wang C *et al*. Horizontal and vertical distributions of phytoplankton community during the summer season in the Lake Basomtso, Tibet, China. *Journal of Hydroecology*, 2023, **44**(6): 104-112. DOI:10.15928/j.1674-3075.202112170415. [刘洋, 安瑞志, 王陈等. 西藏巴松错夏季浮游植物群落的分布. 水生态学杂志, 2023, **44**(6): 104-112.]

[43] Liu Y, An RZ, Ba S. Ecological characteristics of summer phytoplankton community in a potential construction area of Selinco-Puruogangri Glacier National Park of Tibet. *Journal of Hydroecology*, 2022, **43**(6): 51-58. DOI: 10.15928/j.1674-3075.202108120276. [刘洋, 安瑞志, 巴桑. 西藏色林错-普若岗日国家公园潜在建设区夏季浮游植物群落生态特征. 水生态学杂志, 2022, **43**(6): 51-58.]

[44] Qian XY, Li JB, Ao W *et al*. Seasonal dynamics of phytoplankton and its relationship with environmental factors in Lake Hulun. *J Lake Sci*, 2022, **34**(6): 1814-1827. DOI: 10.18307/2022.0603. [钱玺亦, 李金彪, 敖文等. 呼伦湖浮游植物群落季节动态及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, **34**(6): 1814-1827.]

[45] Xiong LL, Liu JX, Li KY *et al*. Variations of hydrological connectivity in the eastern bay of Lake Poyang in the last 60 years and its impacts on wetland plants and migratory birds. *J Lake Sci*, 2021, **33**(1): 313-325. DOI:10.18307/2023.0124. [熊丽黎, 刘建新, 李宽意等. 近60年鄱阳湖东部湖湾水文连通变化及其对湿地植物与候鸟的影响. 湖泊科学, 2023, **35**(1): 313-325.]

[46] Chen LQ, Dai SJ, Liu HH *et al*. A study on the phbtoplankton bog in the western suburbs of Harbin. *Natural Science Journal of Harbin Normal University*, 1997, **13**(5): 72-78. [陈立群, 戴绍军, 刘焕宏等. 哈尔滨西郊泡沼的浮游植物. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 1997, **13**(5): 72-78.]

[47] Sun SH, Chen J, Wang PF *et al*. Biogeographic distribution patterns of diatoms in Lancang River and their key drivers. *Environmental Science*, 2020, **41**(12): 5458-5469. DOI: 10.13227/j.hjkx.202005258. [孙胜浩, 陈娟, 王沛芳等. 澜沧江硅藻的地理分布模式与关键驱动因素. 环境科学, 2020, **41**(12): 5458-5469.]

[48] Wang C, Tao M, Li AM *et al*. Research on the biodiversity of Qinhuai River based on environmental DNA metabacroding. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(2): 611-624. DOI: 10.5846/stxb202007221920. [王晨, 陶孟, 李爱民等. 基于环境DNA宏条形码技术的秦淮河生物多样性研究. 生态学报, 2022, **42**(2): 611-624.]

[49] Li L, Zhang Y, Chen N *et al*. Seasonal variations and driving factors of phytoplankton functional groups in the Longfeng wetland, Daqing City. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, **40**(9): 2850-2859. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202109.027. [李磊, 张莹, 陈宁等. 大庆龙凤湿地浮游植物功能类群季节变化及其驱动因子. 生态学杂志, 2021, **40**(9): 2850-2859.]

[50] Bian SW, Wang QL, Han L *et al*. Phytoplankton community structure in beidagang wetland of Tianjin in autumn. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2017, (4): 115-121. [卞少伟, 王秋莲, 韩龙等. 天津北大港湿地秋季浮游植物群落结构特征. 海洋湖沼通报, 2017, (4): 115-121.]

[51] An RZ, Pan CM, Ta B *et al*. Vertical distribution characteristics of phytoplankton functional groups and their relationships with environmental factors in Lake Basomtso, Tibet, China. *J Lake Sci*, 2021, **33**(1): 86-101. DOI:10.18307/2021.0114. [安瑞志, 潘成梅, 塔巴拉珍等. 西藏巴松错浮游植物功能群垂直分布特征及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2021, **33**(1): 86-101.]

[52] Wang YH, Chen L, Niu Y *et al*. Spatio-temporal variation in phytoplankton community and its influencing factors in Dan-Jiangkou Reservoir. *J Lake Sci*, 2016, **28**(5): 1057-1065. DOI: 10.18307/2016.0516. [王英华, 陈雷, 牛远等. 丹江口水库浮游植物时空变化特征. 湖泊科学, 2016, **28**(5): 1057-1065.]

[53] Dortch Q. The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 1990, **61**: 183-201. DOI: 10.3354/meps061183.

[54] Sun X, Jiang XM, Song GF *et al*. Spatio-temporal patterns of phytoplankton communities and their driving environmental factors in Lake Qinghai. *J Lake Sci*, 2023, **35**(2): 540-556. DOI: 10.18307/2023.0212. [孙兴, 蒋小明, 宋高飞等. 青海湖浮游植物群落时空格局及其环境驱动因子. 湖泊科学, 2023, **35**(2): 540-556.]

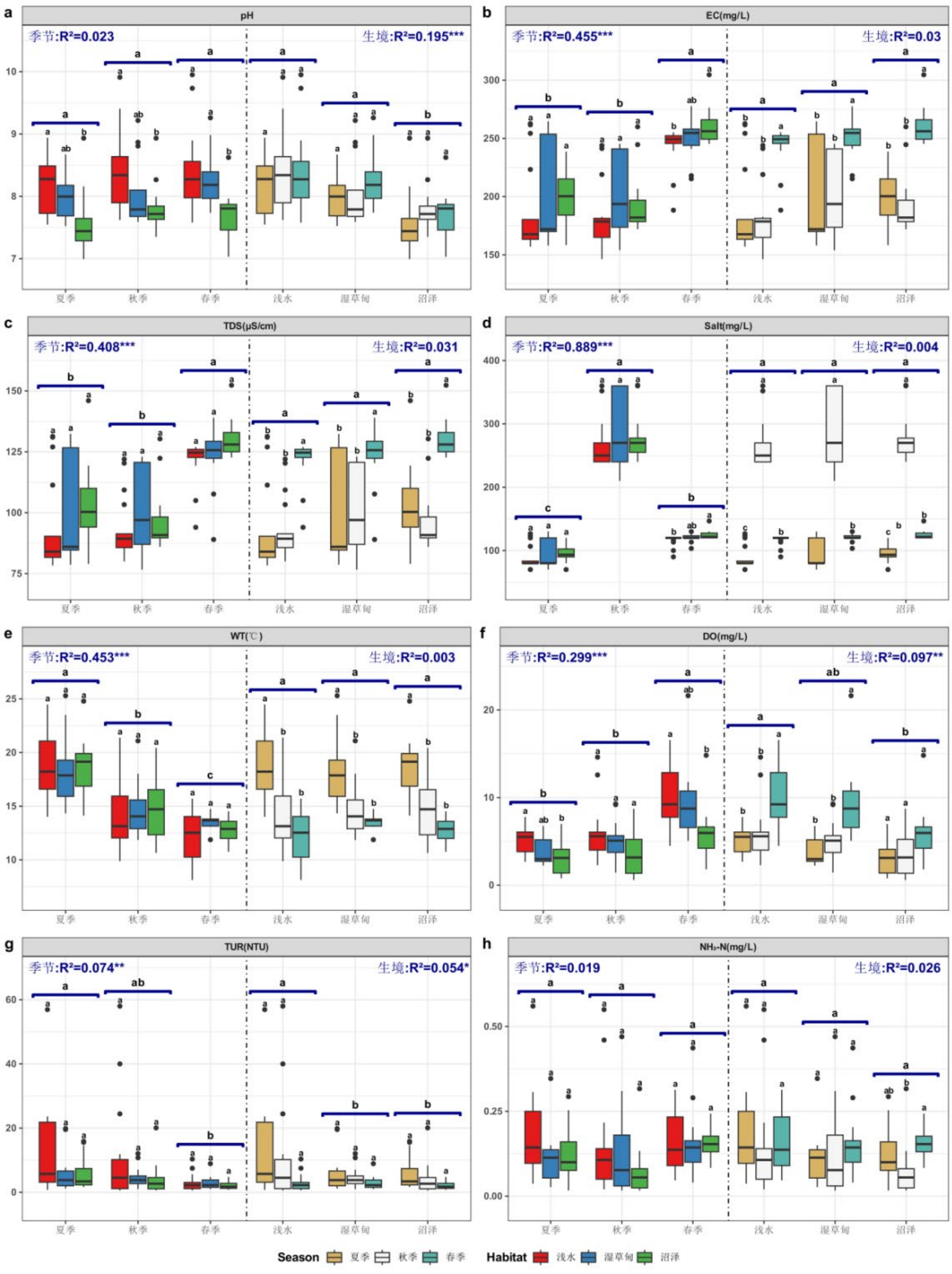
[55] An RZ, Liu Y, Pan CM *et al*. Water quality determines protist taxonomic and functional group composition in a high-altitude wetland of international importance. *Science of the Total Environment*, 2023, **880**: 163308. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.163308.

[56] Zhang KP, Delgado-Baquerizo M, Zhu YG *et al*. Space is more important than season when shaping soil microbial communities at a large spatial scale. *mSystems*, 2020, **5**(3): e00783-e00719. DOI: 10.1128/mSystems.00783-19.

附表 I 拉鲁湿地样点基本信息

Attached Tab.I Basic information of sampling sites in Lhalu Wetland

编号	位置	经度（E）	纬度（N）	海拔/m	生境类型
L1	入水口	91°6′34.092″	29°41′0.5424″	3620.12	浅水
L2	水闸处	91°6′29.07″	29°40′54.6204″	3616.2	浅水
L3	栅栏处	91°5′35.1276″	29°41′0.6144″	3618.85	沼泽
L4	拦水坝	91°5′59.3844″	29°41′0.096″	3601.9	湿草甸
L5	栅栏处	91°5′13.1244″	29°40′39.1944″	3613.19	沼泽
L6	拦水坝	91°6′1.5768″	29°40′47.3448″	3610.76	湿草甸
L7	步道	91°6′39.492″	29°40′56.442″	3612.52	浅水
L8	堤坝	91°6′42.0408″	29°40′48.7668″	3614.19	湿草甸
L9	灌木丛	91°6′49.0608″	29°40′49.9548″	3613.16	湿草甸
L10	堤坝	91°6′33.2496″	29°40′45.6708″	3612.62	浅水
L11	堤坝	91°6′40.6296″	29°40′40.944″	3641.3	浅水
L12	拦水坝	91°6′15.7644″	29°40′37.9632″	3617.06	浅水
L13	拦水坝	91°6′9.0216″	29°40′30.4032″	3611.45	湿草甸
L14	拦水坝	91°6′18.7416″	29°40′33.4488″	3613.45	浅水
L15	拦水坝	91°6′33.9552″	29°40′40.278″	3613.63	浅水
L16	灌木丛	91°6′45.7488″	29°40′32.5812″	3621.66	湿草甸
L17	拦水坝	91°6′35.8164″	29°40′29.3196″	3615.65	浅水
L18	堤坝	91°6′45.4356″	29°40′21.2448″	3615.27	浅水
L19	拦水坝	91°6′29.4552″	29°40′28.4376″	3619.61	沼泽
L20	拦水坝	91°6′30.9708″	29° 40′16.6908″	3620.34	浅水
L21	堤坝	91°6′38.6928″	29°40′15.7764″	3608.86	浅水
L22	堤坝	91°6′31.6836″	29°40′9.9156″	3605.48	湿草甸
L23	拦水坝	91°6′27.114″	29°40′15.4164″	3614.06	湿草甸
L24	拦水坝	91°6′15.156″	29°40′15.546″	3628.46	湿草甸
L25	中干渠入水口	91°6′28.7784″	29°40′2.4384″	3618.07	浅水
L26	中干渠入水口	91°6′29.9376″	29°40′2.3988″	3617.2	浅水
L27	中干渠堤坝	91°6′20.5632″	29°40′2.7264″	3609.11	湿草甸
L28	步道	91°5′57.2136″	29°40′10.47″	3615.5	湿草甸
L29	中干渠堤坝	91°5′45.1068″	29°40′2.0568″	3609.48	湿草甸
L30	中干渠堤坝	91°5′31.6176″	29°40′1.65″	3618.3	湿草甸
L31	出水口	91°4′52.698″	29°39′53.6364″	3613.14	浅水
L32	出水口	91°4′51.8916″	29°39′53.3592″	3606.17	浅水
L33	步道涵洞	91°4′52.6872″	29°40′4.8072″	3617.56	浅水
L34	鲁定北路涵洞	91°4′51.7008″	29°40′4.7568″	3613.25	沼泽
L35	步道涵洞	91°4′55.434″	29°40′25.8168″	3614.96	沼泽
L36	鲁定北路涵洞	91°4′54.8184″	29°40′25.8276″	3612.31	沼泽
L37	栅栏处	91°4′32.6172″	29°39′49.986″	3613.75	沼泽
L38	栅栏处	91°4′3.0396″	29°39′50.9112″	3616.93	沼泽
L39	出水口	91°3′51.7464″	29°39′51.894″	3612.41	沼泽
L40	出水口	91°3′51.8292″	29°39′51.012″	3614.13	沼泽
L41	栅栏处	91°3′52.7256″	29°40′4.3536″	3604.27	沼泽
L42	栅栏处	91°4′3.1584″	29°40′7.7196″	3615.43	沼泽



附图 I 拉鲁湿地水质变量时空变化特征

（小写字母表示基于方差分析的时空差异和各时空的分组差异，“•”表示离群值）

Attached Fig.I Spatial-temporal variation characteristics of water quality variables in Lhalu Wetland