

青藏高原湖泊浮游植物群落结构特征与驱动因素*

孟洋洋^{1,2,3}, 王丽雅^{1,2,3}, 朱睿⁴, 周永强^{1,2}, 施坤^{1,2}, 张恩楼^{1,2,3}, 张民^{1,2,3**}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 湖泊与流域水安全全国重点实验室, 南京 211135)

(2: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 湖泊与环境国家重点实验室, 南京 211135)

(3: 中国科学院大学南京学院, 南京 211135)

(4: 南通大学地理科学学院, 南通 226019)

摘要: 青藏高原湖泊受气候变化影响强烈, 浮游植物作为湖泊生态系统的主要初级生产者对环境变化极为敏感, 是认识青藏高原湖泊生态系统响应气候变化的关键。本研究于 2019 年 7 月—2021 年 9 月对青藏高原 72 个湖泊敞水区浮游植物进行了调查, 分析了湖泊浮游植物群落结构特征和主要驱动因素。本次调查共鉴定出浮游植物 8 门 91 属, 各湖泊浮游植物生物量变化范围为 1.01~8742.24 $\mu\text{g/L}$, 大部分湖泊浮游植物生物量处于 100~1000 $\mu\text{g/L}$ 水平。青藏高原湖泊浮游植物主要为硅藻门和绿藻门, 硅藻门藻类在 35 个湖泊中占比超过 50%, 绿藻门藻类在 18 个湖泊中占比超过 50%。青藏高原湖泊浮游植物优势属为小球藻属 (*Chlorella*)、卵囊藻属 (*Oocystis*)、舟形藻属 (*Navicula*) 和小环藻属 (*Cyclotella*)。在属水平, 浮游植物丰富度指数变化范围为 1~25 属, 平均值为 8.60 属; 均匀度指数的变化范围为 0.08~0.93, 平均值为 0.55; 辛普森指数的变化范围为 0~0.87, 平均值为 0.53; 香农-威纳指数范围为 0~2.39, 平均值为 1.16。Mantel test 与 RDA 分析结果显示, 盐度和电导率是青藏高原湖泊浮游植物群落结构差异的主要驱动因子, 气温和 pH 是浮游植物生物量差异的主要驱动因子。本研究结果增强了对青藏高原湖泊浮游植物的认识, 可为了解青藏高原湖泊生态系统对气候变化和人类活动的响应提供参考。

关键词: 青藏高原; 湖泊; 浮游植物; 群落结构; 生物量; 驱动因子

Characteristics and driving factors of phytoplankton community structure in lakes on the Tibetan Plateau*

Meng Yangyang^{1,2,3}, Wang Liya^{1,2,3}, Zhu Rui⁴, Zhou Yongqiang^{1,2}, Shi Kun^{1,2}, Zhang Enlou^{1,2,3} & Zhang Min^{1,2,3**}

(1: State Key Laboratory of Lake and Watershed Science for Water Security, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R. China)

(2: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R. China)

(3: University of Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Nanjing 211135, P.R. China)

(4: School of Geographical Science, Nantong University, Nantong 226019, P.R. China)

Abstract: Lakes on the Tibetan Plateau are profoundly impacted by climate change. As the primary producers in lake ecosystems, phytoplankton are highly sensitive to environmental changes, making them key indicators for understanding how lake ecosystems on the Tibetan Plateau respond to climate change. From July 2019 to September 2021, we conducted an extensive study involving the collection, identification, and quantification of phytoplankton samples from 72 open water areas across lakes on the Tibetan Plateau. Our investigation revealed a total of 8 phyla and 91 genera of phytoplankton. The phytoplankton density in the lakes varied significantly, ranging from 1.01 $\mu\text{g/L}$ to 8742.24 $\mu\text{g/L}$, with the majority of lakes exhibiting a density within the 100–1000 $\mu\text{g/L}$.

* 2023-12-22 收稿; 2024-08-06 收修改稿。

第二次青藏高原综合科学考察项目 (2019QZKK0202) 和国家自然科学基金项目 (32171546) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: mzhang@niglas.ac.cn。

The phytoplankton-predominant lake types in the region were Bacillariophyta and Chlorophyta, with Bacillariophyta organisms constituting over 50% in 35 lakes, and Chlorophyta organisms exceeding 50% in 18 lakes. Noteworthy the predominant phytoplankton species in lakes of the Tibetan Plateau included *Chlorella*, *Oocystis*, *Navicula*, and *Cyclotella*. The richness indices of lake phytoplankton were characterized by species, ranging from 1 genus to 25 genera, with an average value of 8.60 genera. The evenness index exhibited in a range of 0.08–0.93, with a mean of 0.55. Similarly, the Simpson index varied from 0 to 0.87, with the average of 0.53. The Shannon-Wiener index displayed a range of 0 to 2.39, with an average of 1.16. Using the Mantel test and RDA analysis, it was confirmed that salinity and conductivity were the primary drivers of differences in phytoplankton community structure, while pH and temperature were the main factors influencing the variations in phytoplankton biomass of the Tibetan Plateau. The findings of this study enhance the understanding of lake phytoplankton on the Tibetan Plateau, providing valuable insights on how lake ecosystems in the region respond to climate change and human activities.

Keywords: Tibetan Plateau; lakes; phytoplankton; community structure; biomass; driving factor

青藏高原作为海拔高、温度低、人迹少的地球第三极,是全球气候变化最敏感的区域^[1-2],也是我国湖泊面积最广阔、类型最丰富的区域^[3]。根据国家气象局数据显示,1961—2020年,青藏高原的年平均气温每10年上升0.35℃,是全球同期平均增温速率的2倍,极端高温事件显著增加;青藏高原年降水量平均每10年增加7.90mm,特别是2016年以来,降水量持续异常偏多^[4]。暖湿化背景下,陆地生态系统植被覆盖度增加、生物多样性提升、生态系统总体趋好;湖泊面积快速扩张,青藏高原湖泊新生面积占全国湖泊新生面积的20.2%,湖泊盐度降低,透明度总体呈上升趋势^[5],而这些变化对湖泊生态系统的影响尚不清楚。

浮游植物是湖泊生态系统的重要组成部分^[6],是湖泊生态系统中主要初级生产者,在整个生态系统的物质循环、能量流动和信息传递过程中扮演着重要角色。浮游植物种类丰富、细胞体积小、生长周期短,其生物量、组成和多样性对环境变化(如温度、光照和营养盐等)响应敏感^[7]。因此,浮游植物是湖泊生态系统响应环境变化的重要指示生物,也是维持湖泊生态系统功能的基础生物类群。但是,由于调查难度大,青藏高原湖泊浮游植物的基础数据和研究均较薄弱。

近年来,青藏高原湖泊对人类活动和气候变化的响应引起了管理部门和科研人员的广泛关注^[8]。以叶绿素 a (Chl. a)为核心的遥感研究,描述了区域湖泊面积、透明度和叶绿素等的时空变化情况^[9]。根据2000—2017年的遥感研究估算结果,青藏高原湖泊浮游植物初级生产力呈现“东南高、西北低”的趋势,同时初级生产力与气温呈现显著正相关^[10]。随着2017年第二次青藏高原综合考察的开展,围绕青藏高原地区的实地调查研究越来越多,2017—2021年涉及青藏地区的相关研究成果达到50篇/年^[11]。此前对青藏高原湖泊浮游植物的研究非常有限,仅有的调查主要包括第一次青藏科考期间对湖泊沿岸带浮游植物的定性调查^[12-13]、针对部分大型湖泊(如青海湖^[14]、纳木错^[15]等)的调查、色林错地区49个湖泊的调查^[16-17]等,基于系列浮游植物调查也初步揭示了浮游植物群落构建对环境与空间共同作用的响应^[18]。然而,青藏高原全区域大尺度的湖泊敞水区浮游植物的分布特征及其对环境因子的响应仍有待进一步研究。

为探究青藏高原湖泊浮游植物群落的空间分布特征,厘清影响浮游植物群落结构变化的主要驱动因子,本研究对青藏高原地区72个湖泊进行了样品采集,分析了浮游植物物种组成、生物量、优势种以及多样性,并结合青藏高原湖泊水质环境数据,揭示影响青藏高原湖泊浮游植物空间分布的关键因子,为后续的青藏高原保护、开发、利用提供科学支持。

1 研究区域与方法

1.1 研究区域

青藏高原又称地球第三极,位于亚洲中部,东临中国内陆,西临印度次大陆,包括中国西部和西南部(涵盖青海、西藏、四川、甘肃等省区)以及印度、尼泊尔、不丹和巴基斯坦等国家,是世界上最大的高原,也是全球海拔最高的高原。青藏高原流域西起洛瓦利亚山口,东至嘉陵江源头,南至怒江与澜沧江交汇,北达玉门市五彩山,涵盖了雅鲁藏布江、澜沧江、怒江、金沙江和长江干流5个流域。青藏高原流域地势高差大,海拔在250~8802m之间(www.gscloud.cn 高程数据集)。青藏高原河网湖泊密布,包括了大量的湖泊、沼泽和河流等水体,面积超过1km²的湖泊数量超过1400个,总面积约为5×10⁴km²,占全球湖泊面积的1.90%和中国

湖泊面积的 57.20%^[19]。

1.2 数据获取

1.2.1 浮游植物采集与鉴定 本研究于 2019—2021 年进行为期 3 年共 72 个湖泊的调查(图 1), 每年 7—9 月份对青藏高原湖泊敞水区浮游植物与水质样本进行采集, 每个湖泊设定 2~3 个采样点, 共计采集 195 套浮游植物和水体样本。2019 年采集了巴木错等 23 个湖泊样品, 2020 年采集了阿翁错等 26 个湖泊样品, 2021 年采集了阿鲁错等 23 个湖泊样品。每个采样点采集真光层内的上、中、下 3 层混合水样 1.5 L 浮游植物样品, 添加 15 mL 鲁哥试剂进行固定, 固定后的浮游植物定量样品静置 48 h, 经沉淀浓缩至 100 mL 后带回实验室进行鉴定与计数。样品鉴定时取 0.1 mL 浓缩样品用光学显微镜进行鉴定与计数, 获得单位体积中浮游植物数量, 再根据近似几何图形测量长、宽、厚, 通过求积公式计算出生物体积, 并换算成单位体积的生物量。浮游植物鉴定参考《中国淡水藻类——系统、分类及生态》^[20], 生物量计算参考《淡水浮游生物研究方法》^[21]。

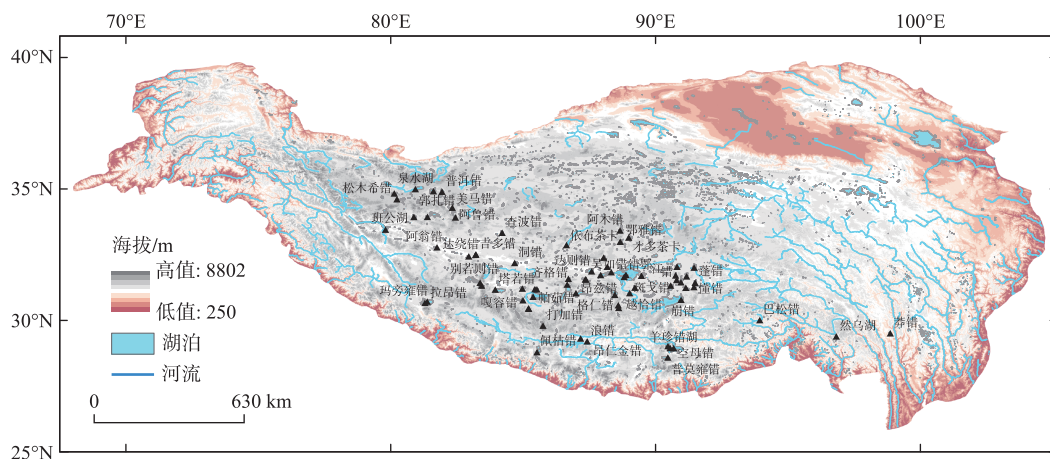


图 1 青藏高原浮游植物调查湖泊分布

Fig.1 Distribution of lakes surveyed for phytoplankton on the Tibetan Plateau

1.2.2 水质数据 在现场测量中,使用直径为 20 cm 的赛氏盘进行透明度 (SD) 测定,通过快速 pH 计测量酸碱度,使用便携式测深仪 SM-5A 测量水深,采用 YSI Pro 多参数水质测量仪原位测定水温、溶解氧、浊度、盐度、电导率、经度、纬度和海拔。透射率用于表征水下光照环境,其值为点位透明度与水深的比值。在采集浮游植物样品的同时,采集水体样品,并将其带回实验室进行水化学分析。总氮 (TN) 和溶解性总氮 (DTN) 浓度采用碱性过硫酸钾消解,紫外分光光度法测定,总磷 (TP) 和溶解性总磷 (DTP) 浓度同样采用碱性过硫酸钾消解,利用钼锑抗显色法进行测定,其中 DTN 和 DTP 浓度利用 GF/C 滤膜过滤后进行测定。过滤后的水样也用于测定水体中的磷酸盐 ($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$)、氨氮 ($\text{NH}_3\text{-N}$)、硝态氮 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) 和亚硝态氮 ($\text{NO}_2^-\text{-N}$);其中氨氮浓度采用纳氏试剂分光光度法测定,硝态氮、亚硝态氮和磷酸盐浓度采用分光光度法测定。 $\text{Chl.}a$ 浓度的测定采用丙酮萃取分光光度法。所有测定均严格参照《水和废水监测分析方法》(第四版)中的方法进行^[22]。

1.2.3 气候数据 区域降水、气温、光强等气象数据来源于国家气象科学数据共享服务平台(<http://data.cma.cn>)。根据调查日期,提取所调查月平均气温、月平均降水、月平均光强。海拔、河流等地理数据来源于国家地理空间数据云(www.gscloud.cn)。

1.3 分析方法

本研究利用浮游植物生物量数据计算香农-威纳指数(H')^[23]、辛普森指数(D)^[24]、丰富度指数(R , 直接采用浮游植物属数表征)和均匀度指数(J)^[25], 来表征浮游植物群落多样性, 具体计算公式如下:

$$J = \frac{H'}{\ln S} \quad (1)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (2)$$

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (3)$$

优势度指数^[26]:

$$Y = \left(\frac{N_i}{N} \right) f_i \quad (4)$$

式中, S 为群落中的浮游植物属数, N_i 为第 i 属的生物量, N 为总生物量, P_i 为 N_i 占 N 的比例, f_i 为第 i 属在各采样点中的出现频率。

统计分析和绘图采用 R 4.2.1 与 Origin 2021 进行, 采样点地图通过 ArcGIS I (10.8) 绘制。在进行统计分析前, 环境因子与浮游植物生物量均通过 log 转化处理, 通过 vegan 包和 linkET 包进行相关性分析与 Mantel test 分析^[27], 通过 rdacca.hp 包进行冗余分析 (RDA), RDA 分析前对环境因子共线性进行检验, 剔除环境因子中 VIF 大于 5 的变量。网络分析基于 R 中 igraph 包, 通过生态位重叠指数对不同盐度范围湖泊进行共存网络分析。

2 结果

2.1 青藏高原湖泊水环境特征

本次调查的青藏高原湖泊海拔范围为 3437~5122 m, 平均海拔为 4593.73 m; 月平均降水范围为 0.30~97.10 mm, 平均为 44.41 mm; 月平均气温范围为 3.20~11.10 °C, 平均为 8.04 °C; 光通量范围为 187.56~304.75 E/(m²·d), 平均为 259.07 E/(m²·d)。湖泊透明度范围为 0.20~13.68 m, 平均为 3.79 m; 透射率范围为 2.20%~100%, 平均透射率为 27.40%; 湖泊盐度范围为 0.10‰~106.41‰, 平均为 11.91‰; 湖泊电导率范围为 56.90~120612.25 μS/cm, 平均为 12275.32 μS/cm。湖泊溶解氧含量范围为 47.80%~78.73%, 平均为 59.88%; 湖泊浊度范围为 0.05~49.91 NTU, 平均为 3.77 NTU; 湖泊 pH 范围为 7.77~10.29, 平均为 9.12。

为了比较不同盐度类型中湖泊水质差异, 将调查的 72 个湖泊按照盐度进行分类, 根据盐度水平划分不同湖泊类型, 其中 A 类湖泊为淡水湖 (盐度 ≤ 1‰), 共计 25 个; B 类湖泊为微咸水湖 (1‰ < 盐度 < 10‰) 共计 28 个; C 类湖泊为咸水湖 (盐度 ≥ 10‰) 共计 19 个。具体环境参数见表 1。

2.2 浮游植物群落特征

青藏高原湖泊浮游植物生物量总体水平较低 (图 2)。各个湖泊浮游植物生物量水平差异明显, 浮游植物总生物量最少的湖泊为当穹错 (1.01 μg/L); 浮游植物总生物量最多的湖泊为嘎仁错 (8742.24 μg/L)。浮游植物总体生物量在 0~100 μg/L 之间的湖泊包含当穹错、诺尔玛错、吉多错等 17 个湖泊; 浮游植物总体生物量在 100~1000 μg/L 之间的湖泊包含崩错、仁青休布错、普莫雍错等 38 个湖泊; 浮游植物总体生物量在 1000~10000 μg/L 之间的湖泊包含拉昂错、木地达拉玉错、果芒错等 17 个湖泊。硅藻门生物量最高, 为 31423.86 μg/L, 其次是绿藻门 (16560.13 μg/L)、甲藻门 (11587.54 μg/L)、蓝藻门 (4445.92 μg/L), 其他门类生物量总和为 1332.61 μg/L。

通过对青藏高原 72 个湖泊浮游植物样品进行鉴定, 共鉴定出 8 门 91 属, 其中硅藻门 33 属、绿藻门 31 属、蓝藻门 14 属、甲藻门 4 属、裸藻门 3 属、隐藻门 2 属、金藻门 2 属、黄藻门 2 属。青藏高原湖泊浮游植物群落组成以硅藻、绿藻、蓝藻、甲藻为主。根据各门类相对生物量显示 (图 3), 相对生物量最高的门类为硅藻门, 在 35 个湖泊中占比过半, 绿藻门在 18 个湖泊中占比过半, 甲藻门在 7 个湖泊中占比过半, 蓝藻门在 3 个湖泊中占比过半。

2.3 浮游植物多样性

通过对青藏高原湖泊浮游植物多样性进行分析 (图 4), 各湖泊浮游植物多样性差异明显。区域浮游植物多样性水平整体偏低, 湖泊丰富度指数变化范围为 1~25, 平均值为 8.60, 表明单个湖泊浮游植物平均仅存在 8.60 个属。均匀度指数的变化范围为 0.08~0.93, 平均值为 0.55, 越接近 1 表示各物种的相对丰度越均匀, 越接近 0 表示各物种的相对丰度明显越不均匀, 其中有 3 个湖泊只有 1 个属, 均匀度为缺失值。辛普森指数和香农-威纳指数被用来评估浮游植物群落结构的复杂性和多样性, 其中辛普森指数的范围为 0~0.87,

表 1 青藏高原湖泊水环境参数
Tab.1 Parameters of water environment in lakes on the Tibetan Plateau

水环境参数	A-淡水湖			B-微咸水湖			C-咸水湖		
	平均值	最大值	最小值	平均值	最大值	最小值	平均值	最大值	最小值
纬度/(°)	87.63	98.87	79.81	87.20	91.50	80.16	85.69	90.81	80.87
经度/(°)	31.23	34.90	28.59	31.38	35.00	28.80	32.56	34.92	30.91
海拔/m	4575	5033	3437	4606	5122	4031	4599	4935	4388
TN/(mg/L)	0.580	1.595	0.187	1.114	2.689	0.278	2.829	14.789	0.710
NO ₂ -N/(mg/L)	0.001	0.004	0.000	0.003	0.018	0	0.007	0.017	0.001
NO ₃ -N/(mg/L)	0.069	0.581	0.001	0.063	0.969	0.004	0.076	0.286	0.015
NH ₃ -N/(mg/L)	0.038	0.202	0.008	0.034	0.152	0.000	0.295	3.291	0.027
DTN/(mg/L)	0.458	1.268	0.122	0.931	2.539	0.239	2.395	14.259	0.611
TP/(mg/L)	0.041	0.143	0.005	0.261	3.982	0.011	0.713	4.500	0.004
DTP/(mg/L)	0.021	0.084	0.000	0.240	3.906	0.004	0.615	4.316	0.002
透射率/%	29.10	100	2.20	23.30	70.80	2.20	32.66	94.00	6.10
SD/m	4.40	11.83	0.20	3.25	12.25	0.22	3.81	13.68	0.30
盐度/‰	0.31	0.94	0.10	4.66	9.24	1.03	22.85	106.41	10.72
电导率/(μS/cm)	494.58	1428.17	56.90	6595.19	12969.65	1613.50	40622.97	120612.25	14379.60
溶解氧/%	60.73	73.23	52.45	59.41	72.43	52.10	59.44	78.73	47.80
pH	8.90	10.29	7.77	9.39	9.97	8.33	9.02	10.22	7.88
浊度/NTU	4.37	43.86	0.05	3.82	49.91	0.38	2.90	16.81	0.21
光通量/(E/(m ² ·d))	251.94	304.32	187.56	259.50	288.57	201.08	267.82	304.75	240.91
降水/(mm/月)	46.69	93.40	0.30	45.82	90.60	5.20	39.35	97.10	0.40
水温/℃	14.27	20.35	10.33	14.47	17.26	7.40	14.80	17.66	12.13
气温/℃	8.18	11.10	3.20	7.80	10.60	5.50	8.22	10.40	6.10

平均值为 0.53, 香农-威纳指数范围为 0~2.39, 平均值为 1.16, 指数越高表示生物群落中的物种多样性越高。

2.4 优势属

本研究利用优势度指数来评估群落的优势属(图 5), 其中优势度指数 $Y \geq 0.02$ 的物种被认为是优势属。本研究共发现 4 个优势属, 分别为小球藻属(*Chlorella*)、卵囊藻属(*Oocystis*)、舟形藻属(*Navicula*)、小环藻属(*Cyclotella*)。其中小球藻属隶属于绿藻门、绿藻纲、绿球藻目、小球藻科; 卵囊藻属隶属于绿藻门、绿藻纲、绿球藻目、卵囊藻科; 舟形藻属隶属于硅藻门、羽纹纲、双壳缝目、舟形藻科; 小环藻属隶属于硅藻门、中心纲、圆筛藻目、圆筛藻科。

在青藏高原调查的 72 个湖泊中有 60 个湖泊发现小环藻属, 是青藏高原湖泊分布最广泛的浮游植物属。小环藻属分布范围涵盖海拔 3437~5122 m、水深 0.45~56.60 m、透明度 0.20~13.68 m 的湖泊, 主要营养盐 TN 浓度范围为 0.180~6.650 mg/L, TP 浓度范围为 0.003~3.980 mg/L, 盐度范围为 0.1‰~27.55‰。在调查的 39 个湖泊中发现舟形藻属, 其分布范围涵盖海拔 3437~5122 m、水深 0.45~56.60 m、透明度 0.20~13.68 m 的湖泊, 主要营养盐 TN 浓度范围为 0.260~6.650 mg/L, TP 浓度范围为 0.003~3.050 mg/L, 盐度范围为 0.20‰~22.35‰。在调查的 42 个湖泊中发现卵囊藻属, 分布范围涵盖海拔 4220~5122 m、水深 0.45~56.60 m、透明度 0.20~9.00 m 的湖泊, 主要营养盐 TN 浓度范围为 0.260~6.650 mg/L, TP 浓度范围为 0.10~3.050 mg/L, 盐度范围为 0.10‰~27.55‰。在调查的 40 个湖泊中发现小球藻属, 分布范围涵盖海拔 3437~5122 m、水深 0.45~56.60 m、透明度 0.20~13.68 m 的湖泊, 主要营养盐 TN 浓度范围为 0.180~6.650 mg/L, TP 浓度范围为 0.003~0.740 mg/L, 盐度范围为 0.10‰~27.55‰。

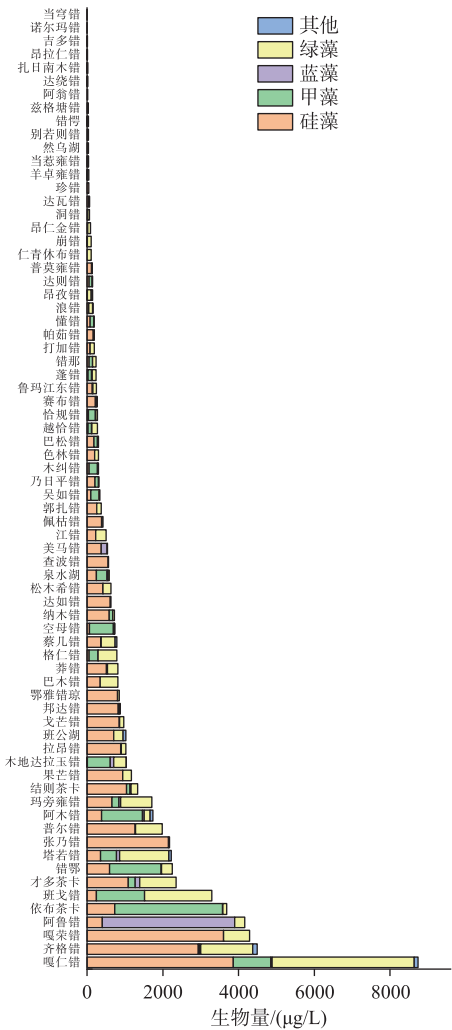


图2 青藏高原 72 个湖泊各门类浮游植物生物量累积柱状图

Fig.2 Histogram of phytoplankton biomass accumulation of each phylum in 72 lakes on the Tibetan Plateau

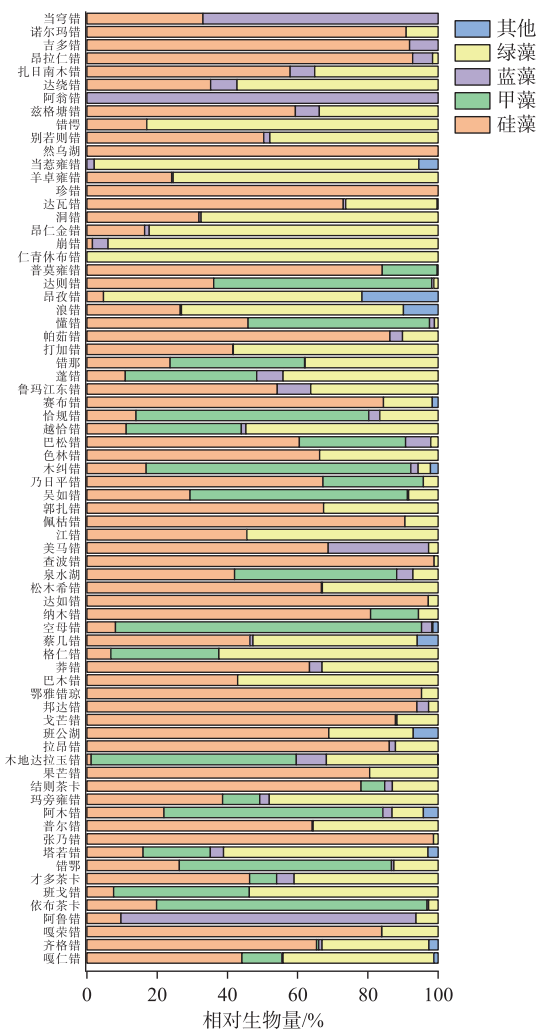


图3 青藏高原湖泊浮游植物各门类相对生物量

Fig.3 The relative biomass of phytoplankton of each phylum in lakes on the Tibetan Plateau

2.5 驱动因子分析

本研究通过 Mantel test 分析环境因子对浮游植物群落结构的影响(图 6),结果显示:盐度和电导率是青藏高原湖泊浮游植物群落结构差异的最主要驱动因素,其次为溶解性总氮、溶解性总磷、总磷、pH。针对不同浮游植物门类,硅藻群落与浊度、pH 具有显著相关性,甲藻群落与盐度、电导率具有显著相关性,绿藻群落与透明度、盐度、电导率、pH、浊度具有显著相关性,环境因子与蓝藻、其他藻类群落没有显著相关性。而环境因子本身受空间地理特性影响,经纬度、海拔与主要环境因子(营养盐、气温、降水)具有显著性相关。

环境因子与浮游植物生物量的相关性分析表明(图 7),气温与硅藻、蓝藻、绿藻、总生物量呈显著正相关,pH 与硅藻、蓝藻、总生物量呈现显著负相关,盐度与其他藻类生物量呈显著正相关。总磷、溶解性总磷均与硅藻、甲藻、绿藻、总生物量呈显著负相关。

各湖泊浮游植物群落与环境因子的冗余分析结果显示(图 8):第一轴、第二轴的解釋度分别为 40.91%、

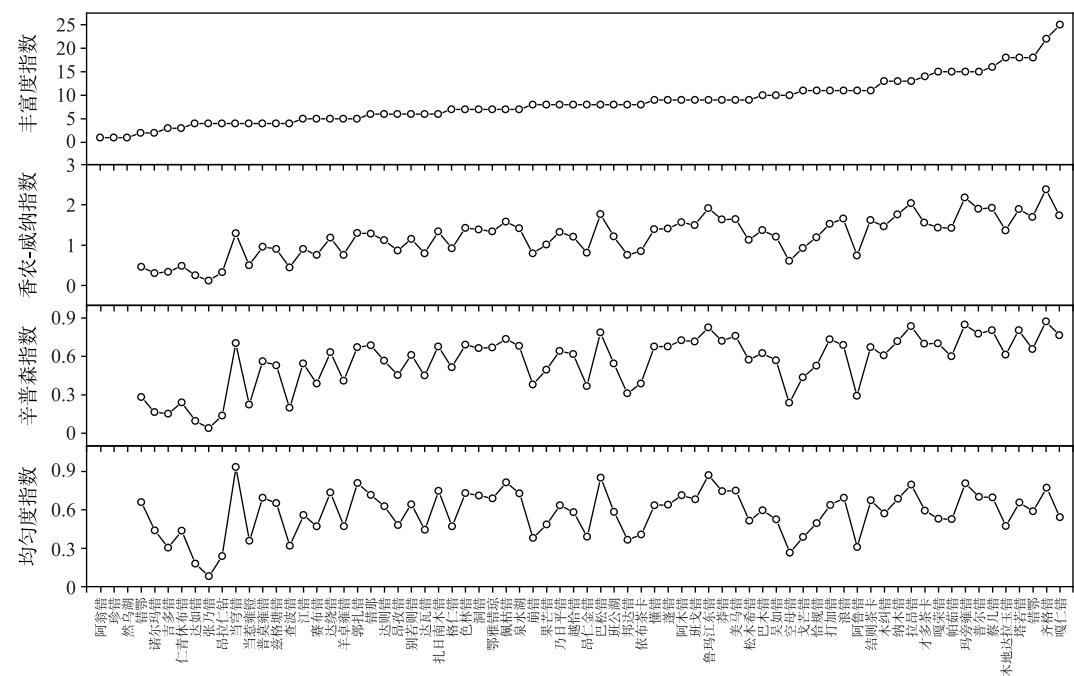


图 4 青藏高原湖泊浮游植物多样性
Fig.4 Phytoplankton diversity in lakes on the Tibetan Plateau

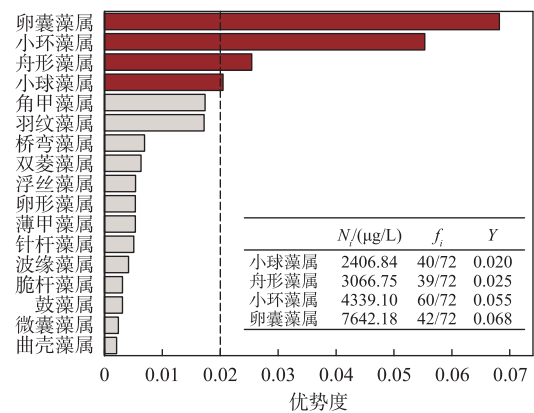


图 5 青藏高原湖泊主要浮游植物优势度
Fig.5 Dominance of main phytoplankton in lakes on the Tibetan Plateau

25.89%,其中盐度、电导率、气温、pH 等与群落分布的相关性较大,群落组成的主要驱动因子为盐度、电导率和气温。

2.6 不同盐度类型湖泊浮游植物群落差异

针对 3 种盐度类型湖泊浮游植物群落结构进行网络分析,以物种为节点,物种间相关性为节点度,结果如表 2。对比不同盐度类型湖泊中浮游植物群落结构可见:从咸水湖到淡水湖,浮游植物网络中节点数增加,从 39 个物种增加到 80 个物种,节点平均度增加,网络密度增加,从 0.076 增加到 0.101,浮游植物网络变大,网络连接性增加。

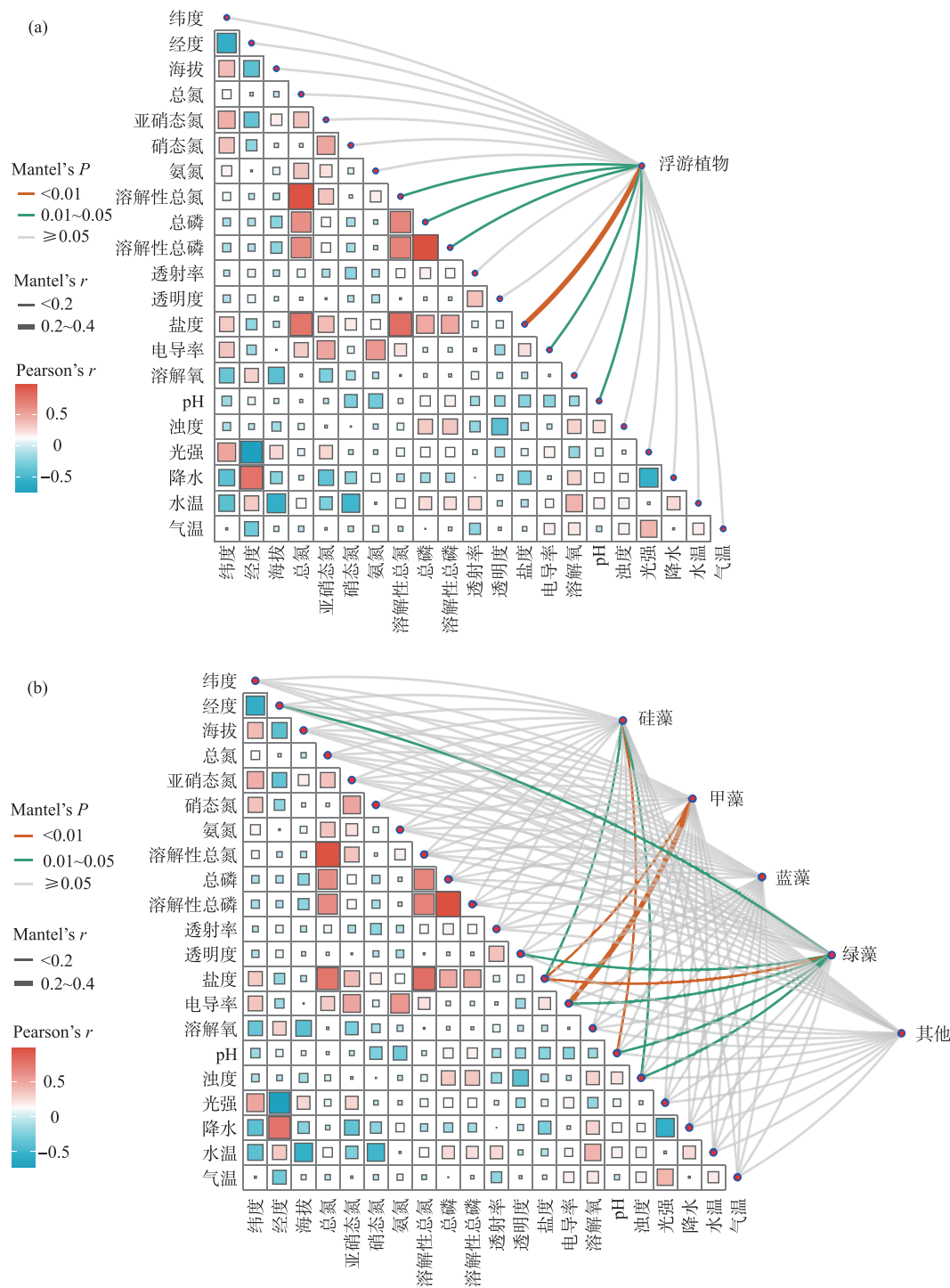


图6 环境因子对总体浮游植物(a)和不同门类浮游植物(b)群落结构的影响
Fig.6 Influence of environmental factors on community structure of total phytoplankton (a)
and different phyla of phytoplankton (b)

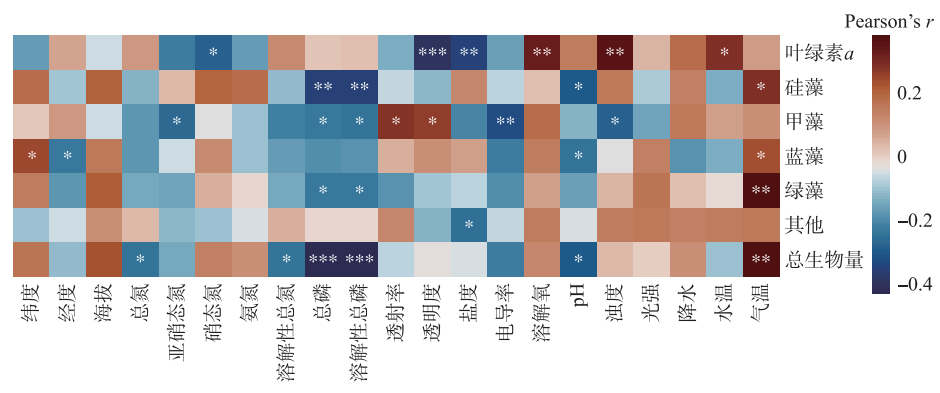


图 7 环境因子与浮游植物生物量的相关性 (* 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$, *** 表示 $P<0.001$)
Fig.7 Correlation between environmental factors and phytoplankton biomass
(* indicates $P<0.05$, ** indicates $P<0.01$, *** indicates $P<0.001$)

3 讨论

3.1 青藏高原湖泊浮游植物群落特征与多样性

3.1.1 浮游植物生物量 本研究通过对青藏高原 72 个湖泊浮游植物进行鉴定分析发现,浮游植物生物量较低,均小于 $10000\text{ }\mu\text{g/L}$,平均为 $910\text{ }\mu\text{g/L}$,远低于同时期太湖流域浮游植物全年平均生物量 ($7360\text{ }\mu\text{g/L}$)^[28]、云贵高原中部湖泊夏季浮游植物生物量 ($29270\text{ }\mu\text{g/L}$)^[29] 和蒙新高原湖泊浮游植物生物量 ($24000\text{ }\mu\text{g/L}$)^[30]。青藏高原各湖泊间浮游植物生物量水平差异大,最小为 $1.01\text{ }\mu\text{g/L}$ 、最大为 $8742.24\text{ }\mu\text{g/L}$ 。区域大部分湖泊浮游植物生物量处于 $100\sim1000\text{ }\mu\text{g/L}$ 区间,处于低生物量水平。湖泊浮游植物生物量与组成在空间上并未呈现明显规律,未发现生物量空间变化特征。

青藏高原湖泊 Chl. *a* 水平总体较低,平均为 $1.11\text{ }\mu\text{g/L}$,最大为 $14.84\text{ }\mu\text{g/L}$,最小为 $0.04\text{ }\mu\text{g/L}$,与同期其他区域湖泊 Chl. *a* 浓度相比——云贵高原湖泊为 $(76.15\pm55.68)\text{ }\mu\text{g/L}$ ^[31]、太湖为 $46.30\text{ }\mu\text{g/L}$ ^[32]、珠江流域为 $(3.60\pm2.45)\text{ }\mu\text{g/L}$ ^[33],湖泊初级生产力水平较低。本研究中 Chl. *a* 浓度与温度、溶解氧呈显著正相关,与盐度、透明度呈显著负相关,温度升高导致 Chl. *a* 浓度增加这也与前人的研究一致,表明随着全球变暖的加剧,Chl. *a* 浓度会随着温度的增加而增加^[34]。叶绿素作为光合器官、浮游植物主要光合场所,其浓度的提高会导致光合作用加剧、水体中溶解氧浓度增加^[35]。盐度与 Chl. *a* 呈显著负相关,这主要是由于盐度增加导致水体渗透压增强^[36],间接导致 Chl. *a* 浓度下降。透明度与 Chl. *a* 的负相关则可能是由于浮游植物生长导致湖泊透明度下降所致。

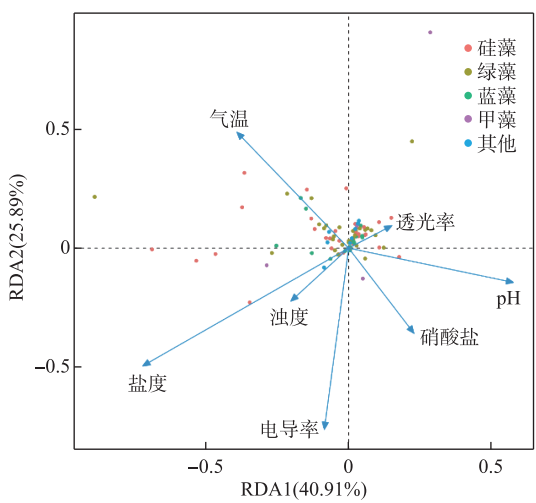


图 8 浮游植物与环境因子的 RDA 排序图
Fig.8 The redundancy analysis (RDA) ordination between phytoplankton and environment factors

表 2 不同类型湖泊共现网络对比

	淡水湖泊	微咸水湖	咸水湖
节点数	80	52	39
节点平均度	7.44	4.25	2.97
网络密度	0.101	0.083	0.076
平均路径长度	3.28	2.92	2.29

3.1.2 浮游植物组成 青藏高原湖泊浮游植物种类较少,共检出 8 门 91 属,其中硅藻门 33 属、绿藻门 31 属、蓝藻门 14 属、甲藻门 4 属、裸藻门 3 属、隐藻门 2 属、金藻门 2 属、黄藻门 2 属,湖泊多样性水平较同期其他区域偏低。区域各湖泊之间多样性差异较大,湖泊浮游植物最少为 1 属,最多为 25 属。群落组成中硅藻和绿藻相对生物量较高,在多个湖泊中占比超过 50%。湖泊浮游植物整体生物量的变化主要由硅藻门、绿藻门生物量的变化引起。相比于群落结构变化对浮游植物生物量的影响,浮游植物种群水平的扩张对湖泊浮游植物生物量增加更为明显。这体现了青藏高原地区湖泊环境差异对浮游植物种群规模限制,在环境承载力较差的中贫营养湖泊,其供养的初级生产者种类数有限^[37]。

青藏高原地区的湖泊浮游植物以硅藻门和绿藻门为主。在同一时期,长江中下游的湖泊(如巢湖、太湖等)以蓝藻门为主^[38]。云贵高原湖泊中抚仙湖浮游植物主要是甲藻门^[37],而滇池则以蓝藻门为主^[39]。这些差异主要源于不同种类浮游植物在生长特性和生境适应性上的差异。硅藻是光合自养真核生物,在各营养层级的水体中均有分布^[40],其细胞壁主要由二氧化硅构成,在复杂的环境中生存能力较强^[41],在青藏高原贫营养湖泊中受气候变化影响,组成变化更为剧烈。绿藻则更喜欢温暖的水环境^[42],常见于水体表层,具有较强的快速繁殖能力^[43]。蓝藻在低营养湖泊中生长缓慢,在富营养的水体中容易大量繁殖。青藏高原地区的湖泊大多处于营养水平相对低、环境较为恶劣的状态,因此生物需要具备较高的抵御风险和强大的繁殖能力才能得以生存。

青藏高原湖泊浮游植物优势属为硅藻门的小环藻属和舟形藻属以及绿藻门的卵囊藻属和小球藻属。优势度作为衡量浮游植物相对重要性的指标,综合了生物量与频次两个方面;有助于分析属种间的相互关系与资源利用情况。在青藏高原各个湖泊中,卵囊藻属总生物量较高、小环藻属出现频次高。这主要是由于卵囊藻属对无机物利用效率高,拥有在适宜环境中快速繁衍的能力^[44]。小环藻属对于不同水环境的适应性更强,在淡水湖与咸水湖中均有广泛分布^[45],不仅能够在寡中营养湖泊中生存,也能在较高渗透压、较高 pH 值的水域环境中生存;小环藻属生物量在不同区域水体中差异明显^[46],在长江中下游流域中生物量较低,而在松花江流域的浮游植物调查中小环藻为主要优势物种^[47]。舟形藻属作为常见的真核自养生物广泛分布在淡水与海洋中^[48],在长江干流调查中舟形藻属为优势物种^[49]。小球藻属在淡水和海洋环境中均有分布,在我国不同湖区中也广泛分布,表明其对湖泊盐度具有广泛的适应性^[50]。优势属凭借其独特的自身优势,在青藏高原湖泊中占据更大生态位,对于青藏高原湖泊生态系统起着重要作用。

3.2 青藏高原环境对浮游植物的影响

青藏高原作为高海拔地区,具有低温、光照强度大、人类活动较少的特点^[51]。地理因素是影响环境因子的重要因素,而环境因子进一步影响了浮游植物的组成和分布^[52]。随着全球变暖加剧,青藏高原呈现更为温暖湿润特征^[53],气温升高和盐度降低等环境变化对浮游植物产生了显著的影响^[54]。相关性分析、RDA 分析以及 Mantel test 等结果表明,青藏高原地区的环境因子对浮游植物群落结构产生了显著影响,主要包括气温、pH、盐度对生物量水平的影响以及盐度、电导率、气温、pH、浊度、透射率对群落结构的影响。综合而言,气温和盐度是影响青藏高原湖泊浮游植物群落结构最主要的驱动因素。

青藏高原调查区域夏季月均气温介于 3.20~11.10 °C 之间,平均为 8.04 °C,相较于同时期的太湖流域和云贵高原,该地区的气温明显较低。在这样的低温环境中,浮游植物的生长速率相对较低。温度升高会提高生化反应率和光合作用的光饱和度,从而促进浮游植物的生长和物质积累^[55]。温度的升高还可能导致浮游植物种类组成和优势群体发生变化,通常表现为冷水种被暖水种取代^[56]。以北海为例,温度上升导致浮游植物优势群体从冷水型的硅藻转变为暖水型的蓝藻,而在南极半岛沿海,浮游植物的优势群体则由硅藻变为隐藻^[57]。此外,温度升高还会影响浮游植物的物候学特征和季节性变化,通常表现为物候提前和季节性变化的不确定性增加,如硅藻的生物量峰值提前,年内演替过程的改变等。在所调查的青藏高原湖泊中,随着温度的上升,浮游植物总体生物量增加,这可能是由于温度上升提供了更适宜浮游植物生长的环境,同时,冰川融水水量增加带来了营养物质,这些因素协同作用促进了浮游植物的生长^[58]。

盐度是青藏高原湖泊生态系统的重要驱动因子,对浮游植物的生理过程有着直接影响,盐度的增加可能影响植物细胞的渗透压,从而阻碍营养物质的吸收。青藏高原湖泊的盐度范围较广,在 0.1‰~106.41‰之间,平均为 11.91‰。本研究的调查涵盖了淡水湖、微咸水湖和咸水湖 3 种类型水体,其中硅藻和绿藻对

盐度的适应阈值较高,部分硅藻和甲藻在高盐度水平下能够存活,并表现出对盐度胁迫的高度耐受性,这与河口盐度变化对浮游植物的影响相一致^[59]。本研究发现,盐度主要限制了一些藻类的出现,与硅藻、绿藻、蓝藻和甲藻等主要门类的生物量没有显著性关系,这与先前的研究结果相符^[60];这可能是由于目前现存的浮游植物已经是能够耐盐的类群,但是当盐度进一步增加时,仍会导致浮游植物总体生物量的下降。Mantel test 分析表明,硅藻、甲藻和绿藻群落结构与盐度之间存在显著的相关性,盐度的变化促进了这些类群组成结构的变化,有研究表明盐度的增加可以降低沉积物中硅藻的组成和丰富度^[61]。

近年来,在气候变暖的背景下,青藏高原冰川融化导致部分湖泊面积扩张^[62]、湖泊盐度下降,原有的咸水湖向淡水湖转变,如色林错和纳木错等大湖盐度下降明显,其中部分湖区已经为淡水。通过对比淡水湖、微咸水湖、咸水湖 3 种盐度类型湖泊中浮游植物网络发现:随着湖泊盐度降低,浮游植物网络中节点数将会增加,此前难以生存的耐盐物种将会缓慢扩张,并逐渐占据优势;节点平均度和网络密度也会升高,表明物种之间的协同与竞争作用将会加强,提升物种间的信息交流强度^[63]。而浮游植物网络变大,网络连接性增加,将有利于后续浮游植物群落生长及生态系统的发育。

营养盐是影响浮游植物生长的重要物质基础,但是在青藏高原湖泊浮游植物冗余分析中未成为主要影响因子,这主要是由于目前青藏高原湖泊浮游植物群落结构处于相对稳定状态,在无人类活动影响下营养盐的变化幅度较小,所以营养盐的影响较小,而气候因子变化幅度较大,是影响群落结构的主要因素^[64]。在生物量层面,青藏高原浮游植物与磷元素呈现显著负相关。这可能受青藏高原湖泊低温环境影响,同时目前的营养元素下,氮的限制作用比磷的限制作用更加明显,这与海洋的氮限制情况更为相似。在浮游植物研究中,Redfield 比率被普遍认为是影响生物量扩张的重要因素^[51],一般认为适当的 N:P 比值为 16:1,然而,在青藏高原湖泊中,N:P 比值平均达到了 53.44,最大值甚至高达 355.27,这种盐度相关的氮磷比失衡也可能是导致浮游植物生物量与磷呈现负相关的原因。青藏高原湖泊之间的营养盐水平存在较大的差异。低营养盐水平通常有利于较小尺寸的浮游植物物种繁殖生长,它们具有较高的资源获取率和生长速率^[65]。硅藻通常能够适应高营养水体中的低光照情况,而绿藻作为主要的自养型生物,则主要分布在水体表层,具有繁殖速度快和较高的光合效率^[66],使其更能适应高海拔和高光照的环境,且更多地依赖溶解有机磷等内生磷的循环来满足磷需求。另外,在磷限制环境中,浮游植物会采取一系列生物应对策略,包括减缓细胞生长、增强磷的吸收和储存、分解有机磷、替代磷脂以及降低细胞对磷酸盐的依赖等,在全球变暖的趋势下,青藏高原湖泊的浮游植物也可能采取类似的生物应对策略应对低磷环境。

目前青藏高原湖泊浮游植物主要受气温和盐度协同作用影响。在全球变暖的背景下,湖泊水温增加,区域降水和冰川融水增加将会导致湖泊盐度降低,二者共同作用将导致浮游植物生物量增加、群落结构更迭,湖泊生态系统将进一步发育。同时部分湖泊受人类活动干扰强度逐渐增强,无序的开发利用导致湖泊生态系统遭到破坏。因此,未来青藏高原湖泊有两类湖泊需要给予密切关注,一类是受冰川补给影响强烈、面积变化较大的湖泊,如色林错;一类是人类活动影响强烈的湖泊,如昂仁金错、然乌湖等。

4 结论

1) 青藏高原湖泊敞水区共检出浮游植物 8 门 91 属,湖泊浮游植物生物量在 1.01~8742.24 $\mu\text{g/L}$ 之间。区域大部分湖泊浮游植物生物量处于 100~1000 $\mu\text{g/L}$ 之间。

2) 青藏高原湖泊浮游植物群落差异大,以硅藻、绿藻为主。优势属为绿藻门的小球藻属、卵囊藻属以及硅藻门的舟形藻属、小环藻属。

3) 气温是影响青藏高原浮游植物生物量最主要的环境因子,盐度、电导率、pH 和气温是影响青藏高原浮游植物群落组成最主要的环境因子。气温升高可能会导致青藏高原浮游植物从冷水种转变为暖水种,浮游植物总生物量增加。

5 参考文献

- [1] Tao SL, Fang JY, Ma SH *et al.* Changes in China's Lakes: Climate and human impacts. *National Science Review*, 2020, 7(1): 132-140. DOI: 10.1093/nsr/nwz103.
- [2] Xing P, Tao Y, Jeppesen E *et al.* Comparing microbial composition and diversity in freshwater lakes between Greenland and the Tibetan

- Plateau. *Limnology and Oceanography*, 2020, **66**: S142-S156. DOI: 10.1002/lno.11686.
- [3] Ke LH, Song CQ, Wang JD *et al.* Constraining the contribution of glacier mass balance to the Tibetan Lake growth in the early 21st century. *Remote Sensing of Environment*, 2022, **268**: 112779. DOI: 10.1016/j.rse.2021.112779.
- [4] Zhang L, Li HM, Wen TT. Characteristics of climate change in Qinghai Plateau from 1961 to 2020. *Meteorological Science and Technology*, 2023, **51**(4): 489-498. DOI: 10.19517/j.1671-6345.20220274. [张璐, 李红梅, 温婷婷. 1961—2020 年青海高原气候变化特征. 气象科技, 2023, **51**(4): 489-498.]
- [5] Hao J, Li JX, Lian ZX *et al.* Analysis on variation of lakes and its influencing drivers for the Tibetan Plateau. *Journal of China Hydrology*, 2024, (1): 112-118. [郝洁, 李靖瑄, 连子旭等. 青藏高原湖泊面积变化规律及影响要素分析. 水文, 2024, (1): 112-118.]
- [6] Ding X, Liu JX, Liu WW *et al.* Phytoplankton communities miniaturization driven by extreme weather in subtropical estuary under climate changes. *Water Research*, 2023, **245**: 120588. DOI: 10.1016/j.watres.2023.120588.
- [7] Chen WL, Guo F, Huang WJ *et al.* Advances in phytoplankton population ecology in the Pearl River Estuary. *Frontiers in Environmental Science*, 2023, **11**: 1084888. DOI: 10.3389/fenvs.2023.1084888.
- [8] Jia JJ, Sun K, Lü SD *et al.* Determining whether Qinghai-Tibet Plateau waterbodies have acted like carbon sinks or sources over the past 20 years. *Science Bulletin*, 2022, **67**(22): 2345-2357. DOI: 10.1016/j.scib.2022.10.023.
- [9] Cheng J, Song CQ, Liu K *et al.* Satellite and UAV-based remote sensing for assessing the flooding risk from Tibetan Lake expansion and optimizing the village relocation site. *Science of the Total Environment*, 2022, **802**: 149928. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.149928.
- [10] Zhang Y, Hu QW, Zou FL. Spatio-temporal changes of vegetation net primary productivity and its driving factors on the Qinghai-Tibetan plateau from 2001 to 2017. *Remote Sensing*, 2021, **13**(8): 1566. DOI: 10.3390/rs13081566.
- [11] Zhang GQ, Wang MM, Zhou T *et al.* Progress in remote sensing monitoring of lake area, water level, and volume changes on the Tibetan Plateau. *National Remote Sensing Bulletin*, 2022, **26**(1): 115-125. [张国庆, 王蒙蒙, 周陶等. 青藏高原湖泊面积、水位与水量变化遥感监测研究进展. 遥感学报, 2022, **26**(1): 115-125.]
- [12] Li XD, Pan CM, An RZ *et al.* Niche and interspecific association of dominant phytoplankton species in different hydro-logical periods in the middle and lower reaches of Lhasa River, Tibet, China. *J Lake Sci*, 2023, **35**(1): 118-130. DOI: 10.18307/2023.0107. [李晓东, 潘成梅, 安瑞志等. 西藏拉萨河中下游不同水期浮游植物优势种生态位及种间联结性. 湖泊科学, 2023, **35**(1): 118-130.]
- [13] Li SJ, Li WC, Xia RL *et al.* The scientific expedition on the modern lake evolution in the Qinghai-Tibet Plateau: A preliminary report. *J Lake Sci*, 1998, **10**(4): 95-96. DOI: 10.18307/1998.0416. [李世杰, 李万春, 夏威岚等. 青藏高原现代湖泊变化与考察初步报告. 湖泊科学, 1998, **10**(4): 95-96.]
- [14] 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): 540-552. 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): 540-552.]
- [15] Kai JL, Wang JB, Huang L *et al.* Seasonal variations of dissolved organic carbon and total nitrogen concentrations in Nam Co and inflowing rivers, Tibet Plateau. *J Lake Sci*, 2019, **31**(4): 1099-1108. DOI: 10.18307/2019.0410. [开金磊, 王君波, 黄磊等. 西藏纳木错及其入湖河流溶解有机碳和总氮浓度的季节变化. 湖泊科学, 2019, **31**(4): 1099-1108.]
- [16] Zhu LP, Wang JB, Ju JT *et al.* Climatic and lake environmental changes in the Serling Co region of Tibet over a variety of timescales. *Science Bulletin*, 2019, **64**(7): 422-424. DOI: 10.1016/j.scib.2019.02.016.
- [17] 朱立平. 西藏色林错地区环境变化综合科学考察报告. 北京: 科学出版社, 2021.
- [18] Yang Y, Hu R, Lin QQ *et al.* Spatial structure and β -diversity of phytoplankton in Tibetan Plateau Lakes: Nestedness or replacement? *Hydrobiologia*, 2018, **808**(1): 301-314. DOI: 10.1007/s10750-017-3433-7.
- [19] Zhou J, Wang L, Zhong XY *et al.* Quantifying the major drivers for the expanding lakes in the interior Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, 2022, **67**(5): 474-478. DOI: 10.1016/j.scib.2021.11.010.
- [20] 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.
- [21] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991.
- [22] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法(第四版). 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [23] Shannon CE. Mathematical theory of communications. Champaign: University of Illinois Press, 1949.
- [24] Simpson EH. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, **163**: 688. DOI: 10.1038/163688a0.
- [25] 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.
- [26] Sun CC, Wang YS, Sun S *et al.* Dynamic analysis of phytoplankton community characteristics in Daya Bay, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(12): 3948-3958. DOI: 10.1016/s1872-2032(07)60005-5.
- [27] Chen WQ, Meng YY, Shan YG *et al.* The driving forces of sporadic cyanobacterial blooms in oligo-meso trophic waters: A case study of Fangbian Reservoir, Nanjing. *J Lake Sci*, 2022, **34**(5): 1452-1460. DOI: 10.18307/2022.0504. [陈文权, 孟洋洋, 单延功等. 寡-中营养型水体偶发性蓝藻水华的驱动因素分析——以南京方便水库为例. 湖泊科学, 2022, **34**(5): 1452-1460.]

- [28] Luo NN, Sun BL, Zhu BC *et al.* Distribution characteristics of phytoplankton functional groups and their relationship with environmental factors in Taihu Basin. *J Lake Sci*, 2022, **34**(5): 1471-1483. DOI: 10.18307/2022.0506. [罗敏纳, 孙蓓丽, 朱冰川等. 太湖流域浮游植物功能类群分布特征及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, **34**(5): 1471-1483.]
- [29] Wang CB, Spatial pattern and influencing factors of phytoplankton in lakes of central and southern Yunnan in summer. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(10): 13. [王纯波. 云南中部和南部湖泊夏季浮游植物空间分布及其影响因素. 生态学杂志, 2020, **39**(10): 13.]
- [30] Luo YF, Li L, Li QH *et al.* Spatial and temporal distribution of Chlorophyll *a* and its relationship to algae and environmental factors in Aha Reservoir. *Environmental Science*, 2017, **38**(10): 4151-4159. [罗宜富, 李磊, 李秋华等. 阿哈水库叶绿素 *a* 时空分布特征及其与藻类、环境因子的关系. 环境科学, 2017, **38**(10): 4151-4159.]
- [31] Zhou Q, Chen GJ, Li R *et al.* A comparative study on spatio-temporal variations and environmental drivers of lake-water chlorophyll *a* and diatom communities in Lake Yilong. *J Lake Sci*, 2023, **35**(6): 1891-1904. DOI: 10.18307/2023.0614. [周起, 陈光杰, 李蕊等. 水体叶绿素 *a* 和硅藻群落时空分布及影响因素的对比分析——以云贵高原异龙湖为例. 湖泊科学, 2023, **35**(6): 1891-1904.]
- [32] Wu DH, Jia GH, Wu HY. Chlorophyll-*a* concentration variation characteristics of the algae-dominant and macro-phyte-dominant areas in Lake Taihu and its driving factors, 2007-2019. *J Lake Sci*, 2021, **33**(5): 1364-1375. DOI: 10.18307/2021.0506. [吴东浩, 贾更华, 吴浩云. 2007-2019 年太湖藻型和草型湖区叶绿素 *a* 变化特征及影响因素. 湖泊科学, 2021, **33**(5): 1364-1375.]
- [33] Tian SM, Yang Y, Qiao YM *et al.* Temporal and spatial distribution of phytoplankton chlorophyll-*a* and its relationships with environmental factors in Dongjiang River, Pearl River basin. *J Lake Sci*, 2015, **27**(1): 31-37. DOI: 10.18307/2015.0104. [田时弥, 杨扬, 乔永民等. 珠江流域东江干流浮游植物叶绿素 *a* 时空分布及与环境因子的关系. 湖泊科学, 2015, **27**(1): 31-37.]
- [34] Zhang YB, Shi K, Zhang YL *et al.* Water clarity response to climate warming and wetting of the Inner Mongolia-Xinjiang Plateau: A remote sensing approach. *Science of the Total Environment*, 2021, **796**: 148916. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.148916.
- [35] Liang ZY, Chen HL, Wu SF *et al.* Exploring dynamics of the chlorophyll *a*-total phosphorus relationship at the lake-specific scale: A Bayesian hierarchical model. *Water Air and Soil Pollution*, 2018, **229**(1): 21. DOI: 10.1007/s11270-017-3678-9.
- [36] Jeppesen E, Søndergaard M, Pedersen AR *et al.* Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. *Ecosystems*, 2007, **10**(1): 48-58. DOI: 10.1007/s10021-006-9007-6.
- [37] Menden-Deuer S, Morison F, Montalbano AL *et al.* Multi-instrument assessment of phytoplankton abundance and cell sizes in mono-specific laboratory cultures and whole plankton community composition in the North Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, 2020, **7**: 254. DOI: 10.3389/fmars.2020.00254.
- [38] 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.]
- [39] Feng QY, Wang SR, Liu XQ *et al.* Seasonal and spatial variations of phytoplankton communities and correlations with environmental factors in Lake Dianchi. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2020, **56**(1): 184-192. DOI: 10.13209/j.0479-8023.2019.128. [冯秋园, 王殊然, 刘学勤等. 滇池浮游植物群落结构的时空变化及与环境因子的关系. 北京大学学报: 自然科学版, 2020, **56**(1): 184-192.]
- [40] Berthon V, Alric B, Rimet F *et al.* Sensitivity and responses of diatoms to climate warming in lakes heavily influenced by humans. *Freshwater Biology*, 2014, **59**(8): 1755-1767. DOI: 10.1111/fwb.12380.
- [41] Liu SY, Cui ZM, Zhao YF *et al.* Composition and spatial-temporal dynamics of phytoplankton community shaped by environmental selection and interactions in the Jiaozhou Bay. *Water Research*, 2022, **218**: 118488. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118488.
- [42] Zhou LX, Qiu QLL, Tang JF *et al.* Characteristics of spring green algae blooms and their influencing factors in an urban lake, Moon Lake in Ningbo City, China. *J Lake Sci*, 2019, **31**(4): 1023-1034. DOI: 10.18307/2019.0422. [周卢茜, 裘钱玲琳, 唐剑锋等. 城市湖泊春季绿藻水华特征及其影响因素——以宁波月湖为例. 湖泊科学, 2019, **31**(4): 1023-1034.]
- [43] Jensen JP, Jeppesen E, Olrik K *et al.* Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1994, **51**(8): 1692-1699. DOI: 10.1139/f94-170.
- [44] Mukoma MG, Odour SO, Otachi EO. Sustainable fish feeds: Optimization of levels of inorganic fertilizers for mass production of *Oocystis* sp. for climate smart aquaculture. *Aquaculture International*, 2023, **31**(1): 435-445. DOI: 10.1007/s10499-022-00986-5.
- [45] Genkal SI. Morphology, taxonomy, ecology, and distribution of *Cyclotella choctawhatcheeana* prasad (Bacillariophyta). *Inland Water Biology*, 2012, **5**(2): 169-177. DOI: 10.1134/S1995082912020046.
- [46] Saros JE, Anderson NJ. The ecology of the planktonic diatom *Cyclotella* and its implications for global environmental change studies. *Biological Reviews*, 2015, **90**(2): 522-541. DOI: 10.1111/brv.12120.
- [47] Yu ZL, Chen W, Zhao R *et al.* Periphytic algae community structure and its relation to environment factors in the main stream of the Songhua River from 2014 to 2019. *Environmental Science*, 2021, **42**(2): 819-830. DOI: 10.13227/j.hjks.202007175. [于宗灵, 陈威, 赵然等. 松花江干流 2014-2019 年夏季着生藻类群落结构特征及其对环境因子的响应. 环境科学, 2021, **42**(2): 819-830.]

- [48] Yang J, Ahmed W, Mehmood S *et al.* Evaluating the combined effects of erythromycin and levofloxacin on the growth of *Navicula* sp. and understanding the underlying mechanisms. *Plants*, 2023, **12**(13): 2547. DOI: 10.3390/plants12132547.
- [49] Hu YX, Cao L, Qu RC *et al.* Community composition and assessment of the aquatic ecosystem of periphytic algae in the Yangtze River Basin. *Environmental Science*, 2022, **43**(8): 3998-4007. DOI: 10.13227/j.hjks.202111229. [胡愈忻, 曹亮, 屈仁超等. 长江流域着生藻类群落结构的时空格局及其生态评价. 环境科学, 2022, **43**(8): 3998-4007.]
- [50] Ibrahim I, Elbaily Z. A review: Importance of chlorella and different applications. *Alexandria Journal of Veterinary Sciences*, 2020, **65**(1): 16. DOI: 10.5455/ajvs.94847.
- [51] Wang WL, Moore JK, Martiny AC *et al.* Convergent estimates of marine nitrogen fixation. *Nature*, 2019, **566**: 205-211. DOI: 10.1038/s41586-019-0911-2.
- [52] Liu KS, Yao TD, Pearce DA *et al.* Bacteria in the lakes of the Tibetan Plateau and polar regions. *Science of the Total Environment*, 2021, **754**: 142248. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.142248.
- [53] Graff JR, Westberry TK, Milligan AJ *et al.* Analytical phytoplankton carbon measurements spanning diverse ecosystems. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2015, **102**: 16-25.
- [54] Qian KM, Liu BG, Chen YW. Long term dynamics of phytoplankton functional groups in Lake Poyang during 2009–2016. *J Lake Sci*, 2019, **31**(4): 1035-1044. DOI: 10.18307/2019.0402. [钱奎梅, 刘宝贵, 陈宇炜. 鄱阳湖浮游植物功能群的长期变化特征(2009—2016年). 湖泊科学, 2019, **31**(4): 1035-1044.]
- [55] Wang YF, Zhou CT, Zhao ZH *et al.* Seasonal dynamics of phytoplankton and its relationship with the environmental factors in subtropical reservoirs. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(10): 4010-4022. DOI: 10.5846/stxb201911182498. [王远飞, 周存通, 赵增辉等. 亚热带水库浮游植物季节动态及其与环境因子的关系. 生态学报, 2021, **41**(10): 4010-4022.]
- [56] 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.]
- [57] Dai YH, Yang SB, Zhao D *et al.* Coastal phytoplankton blooms expand and intensify in the 21st century. *Nature*, 2023, **615**: 280-284. DOI: 10.1038/s41586-023-05760-y.
- [58] Pulsifer J, Laws E. Temperature dependence of freshwater phytoplankton growth rates and zooplankton grazing rates. *Water*, 2021, **13**(11): 1591. DOI: 10.3390/w13111591.
- [59] Nche-Fambo FA, Scharler UM, Tirok K. Resilience of estuarine phytoplankton and their temporal variability along salinity gradients during drought and hypersalinity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, **158**: 40-52. DOI: 10.1016/j.ecss.2015.03.011.
- [60] Li ZX, Gao Y, Wang SY *et al.* Phytoplankton community response to nutrients along lake salinity and altitude gradients on the Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Indicators*, 2021, **128**: 107848. DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.107848.
- [61] Zimmermann HH, Stoof-Leichsenring KR, Kruse S *et al.* Sedimentary ancient DNA from the subarctic North Pacific: How Sea ice, salinity, and insolation dynamics have shaped diatom composition and richness over the past 20,000 years. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 2021, **36**(4): e2020PA004091. DOI: 10.1029/2020PA004091.
- [62] Yang K, Lu H, Yue SY *et al.* Quantifying recent precipitation change and predicting lake expansion in the Inner Tibetan Plateau. *Climatic Change*, 2018, **147**(1): 149-163. DOI: 10.1007/s10584-017-2127-5.
- [63] Hinzano SM, Okalo FA, Ngarari MM *et al.* Phytoplankton distribution along a salinity gradient in two Kenyan salt works (Tana and Kurawa). *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 2022, **21**(1): 113-124. DOI: 10.4314/wiojms.v21i1.9.
- [64] Deng WQ, Sun K, Jia JJ *et al.* Evolving phytoplankton primary productivity patterns in typical Tibetan Plateau Lake systems and associated driving mechanisms since the 2000s. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 2022, **28**: 100825. DOI: 10.1016/j.rsase.2022.100825.
- [65] de Carpentier F, Lemaire SD, Danon A. When unity is strength: The strategies used by *Chlamydomonas* to survive environmental stresses. *Cells*, 2019, **8**(11): 1307. DOI: 10.3390/cells8111307.
- [66] Charalampous E, Matthiessen B, Sommer U. Light effects on phytoplankton morphometric traits influence nutrient utilization ability. *Journal of Plankton Research*, 2018, **40**(5): 568-579. DOI: 10.1093/plankt/fby037.