J. Lake Sci.(湖泊科学), 2026, 38(2): 000-000
DOI 10.18307/2026.0215

云南程海水体硅藻响应环境胁迫的季节模式*

刘园园[1]，陈光杰[2**]，王　露[2]，张　涛[1]
(1：楚雄师范学院资源环境与化学学院，楚雄 675099)
(2：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：在全球气候变化与人类活动影响的背景下，湖泊生物群落和生态系统结构演替特征显著，其中硅藻已成为指示湖泊环境变化的重要指标之一。本研究以程海这一天然封闭型深水型湖泊为对象，通过对湖泊敞水区 4 个采样点进行为期 1 年的隔月分层采样，探究水环境与硅藻群落结构及物种多样性的季节变化模式，评估湖泊水体碱度、富营养水平、水温等关键因子的驱动作用。水化学结果显示，程海目前为磷限制湖泊，水体 pH 值常年在 9 以上且在冬季高于其他季节；叶绿素浓度（Chl.*a*）与水体溶解氧（DO）表现出与 pH 同步变化的季节模式。群落特征上，共鉴定出 21 属 122 个硅藻物种，硅藻群落结构在季节尺度上呈现浮游-底栖功能群转换的适应性策略，空间分布上表现出较高的均质性特征。群落结构具有季节性的显著差异，其中 1—5 月浮游种占优，7—9 月底栖/附生种占优，11 月浮游种与底栖种共同占优；空间分布上，各采样点优势种及其相对丰度基本一致。冗余分析结果表明，水温（~31%）是驱动硅藻优势物种季节变化的关键环境因子，电导率（13.7%）、营养盐（6.1%）等环境梯度亦协同促使了其硅藻物种组合的季节演替，同时深水湖泊热力分层的季节变化可能通过影响水体混合强度影响藻类生长。硅藻物种丰富度随水深的增加降低，且季节上表现出明显的差异性（夏秋季节多样性最高）；空间尺度上，受到趋同的水环境条件的影响，样点间的硅藻多样性并无显著差异。硅藻多样性的时空变化受温度、水深、营养盐等多环境因子交互作用影响明显。因此，本研究为封闭性湖泊的生态系统评价和多样性保护提供针对性的科学依据，并为未来气候变化下低纬高原深水型湖泊的有效保护提供数据支撑。
关键词：封闭湖泊；硅藻；季节变化；群落结构；生物多样性

Seasonal patterns of diatom response to environmental stress in Lake Chenghai, Yunnan*

Liu Yuanyuan[1], Chen Guangjie[2**], Wang Lu[2] & Zhang Tao[1]
(1: *School of Resources, Environment and Chemistry, Chuxiong Normal University, Chuxiong* 675099, *P.R.China)*
(2: *Provincial Key Laboratory of Plateau Geographical Processes and Environmental Change, Faculty of Geography, Yunnan Normal University, Kunming* 650500, *P.R.China)*

Abstract: Under the dual pressures of global climate change and anthropogenic activities, significant shifts have occurred in the succession patterns of lake biological communities and ecosystem structures. Diatoms have emerged as key indicators for assessing lacustrine environmental changes. This study examines Lake Chenghai, a natural closed deep-water lake, investigating seasonal variations in water environmental parameters, diatom community structure, and biodiversity through bimonthly stratified sampling at four open-water stations over one year. The research evaluates the driving effects of key factors including alkalinity, eutrophication status, and water temperature. Hydrochemical analyses indicate that Lake Chenghai is currently a phosphorus-limited system, with water pH consistently exceeding 9.0 annually and reaching maximum values in winter. Chlorophyll-a (Chl.a) and dissolved oxygen

* 2025-04-10 收稿；2025-07-04 收修改稿。
国家自然科学基金项目（42171072）、云南省科技计划项目（202302AP370001）、云南省地方高校联合专项-青年项目（202101BA070001-262）联合资助。
** 通信作者；E-mail：guangjiechen@gmail.com。

(DO) exhibit seasonal dynamics synchronous with pH variations. A total of 122 diatom species from 21 genera were identified. The diatom community demonstrates a seasonal adaptive strategy involving functional group shifts between planktonic and benthic forms, alongside high spatial distribution homogeneity. Seasonal variations in community structure were significant: planktonic species dominated from January to May, benthic/epiphytic species prevailed from July to September, and both groups co-dominated in November. Spatially, dominant species and their relative abundances remained consistent across sampling sites. Redundancy analysis (RDA) indicated that water temperature (~31%) is the primary environmental driver of seasonal variation in dominant diatom species, with additional contributions from conductivity (13.7%) and nutrients (6.1%) facilitating seasonal succession. Seasonal variation in thermal stratification intensity may further influence algal growth by regulating vertical mixing. Diatom species richness decreased with increasing water depth and showed significant seasonal variation, with highest diversity occurring in summer and autumn. Spatially, diatom diversity exhibited no significant differences among sites due to homogeneous aquatic environmental conditions. The spatiotemporal patterns of diatom diversity were significantly influenced by interactive effects of multiple environmental factors including temperature, water depth, and nutrients. This study provides scientific insights for ecosystem assessment and biodiversity conservation in closed lakes, offering data support for the protection of low-latitude plateau deep-water lakes under future climate change scenarios.
Keywords: Closed lake; diatoms; seasonal variation; community structure; biodiversity

随着全球气候变化的加剧，封闭性湖泊的理化特征和生态系统健康面临着持续的挑战。Langbein 在 1961 年[1]将没有自然出水口的湖泊定义为封闭型湖泊。已有研究表明封闭型湖泊与开放型湖泊中的水体理化性质以及微生物群落均有显著差异[2]。由于湖泊的封闭性，其水体 pH 常高于一般开放型的湖泊。然而水体的酸碱度对沉积物中磷的释放有重要影响[3]，碱性的水体环境可以促进可溶性磷盐（Fe/Mn-P）从沉积物中持续释放[4]，由此可见封闭型湖泊的碱性环境可通过直接和间接的方式影响其中生物的生长发育。硅藻作为水生生态系统中的重要组成部分之一，其群落结构和物种多样性对环境变化具有高度的敏感性，尤其在理化特征独特的封闭型湖泊中，其生态响应机制备受关注[5]。因此对碱性湖泊中藻类生物量的季节性变化模式的探究将有助于我们更好地理解藻类对水环境变化的响应。

随着流域开发和人类活动持续的增强，水体富营养化影响着湖泊生物群落构建与生态系统结构。营养盐的富集能够显著提高水体浮游藻类的生物量。研究表明，在中国南方地区，水体叶绿素 *a*（Chl.*a*）与营养盐中总磷（total phosphorus, TP）浓度呈显著正相关关系[6]。随着水体富营养化的持续，生物群落中贫、中营养种逐渐减少甚至灭亡，富营养种丰度增加。例如，20 世纪 60 年代以来，中国西南部云贵高原的星云湖的富营养化导致了浮游生物的优势属种出现了由贫中营养种逐渐向富营养种演替的长期特征[7]。硅藻生物多样性对湖泊富营养化的过程也有敏感的响应。Zhao 等[8]和 Xu 等[9]对中国东部地区的湖泊研究结果均表明，湖泊富营养化的过程中，硅藻群落的异质性会逐渐降低。

显著增加的温室气体含量导致了全球地表温度呈上升趋势。气候变暖能显著改变湖泊初级生产力和生物群落结构，已经成为湖泊系统环境演替的重要驱动因子[10-11]。作为重要的初级生产者，硅藻群落对湖泊热力分层响应敏感，小个体硅藻如 *Discostella stelligera* 甚至可以被作为湖泊热力分层变化的指示种[12]，随着温度的升高，湖泊具有更强持续时间更长的热力分层，这会促使 *D. stelligera* 等物种相对丰度的增加[13]。

程海是一个典型的天然封闭型湖泊，已有研究表明，近 250 年来程海流域的自然环境相对稳定，而湖泊常年补给量小于蒸发量，导致水位持续降低[14]。近年来，农业发展、引水工程以及水产养殖等都加速了湖泊的富营养化进程，导致了湖泊藻类数量的持续上升与硅藻群落的加速演替[15]。在多重环境压力的胁迫下，程海面临着水质恶化、生态功能退化等环境问题。本研究以程海为研究对象，通过季节性采集、分析水质及水体硅藻样品，识别其水环境与硅藻群落结构及生物多样性变化的季节模式，进而评价富营养化、气候变化等环境因子对湖泊生态环境变化的驱动作用。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

程海（26°27'~26°38' N，100°38'~100°41' E；水位 1503.0 m，图 1）位于云南省丽江市永胜县西南 20 km 处，最大水深 35.1 m，平均水深 25.7 m，湖泊面积 77.22 km^2，蓄水量 19.87×10^8 m^3。湖区属暖温带山地季风气候，年均温 13.5 ℃，年降水量 738.6 mm。流域地带性土壤以红壤、红棕壤为主，沿湖为耕作土，流域植被主要有云南松、针阔叶混交林和灌木[16]。程海流域植被类型以灌木为主（~26%），水体阳离子以 Mg^{2+}和 Na^{+}为主（表 1）。

程海属构造断陷湖，原为吞吐型湖泊。明中叶后因水位下降，始建程河闸控制。1762 年程海水位下降无法流出，1779 年程海水位下降几十米，自此程海之水不通金沙江，程海成为封闭型湖泊[16-17]。湖泊以地表径流和湖面降水补给为主，入湖河流均为季节性河流，无出流[16]。

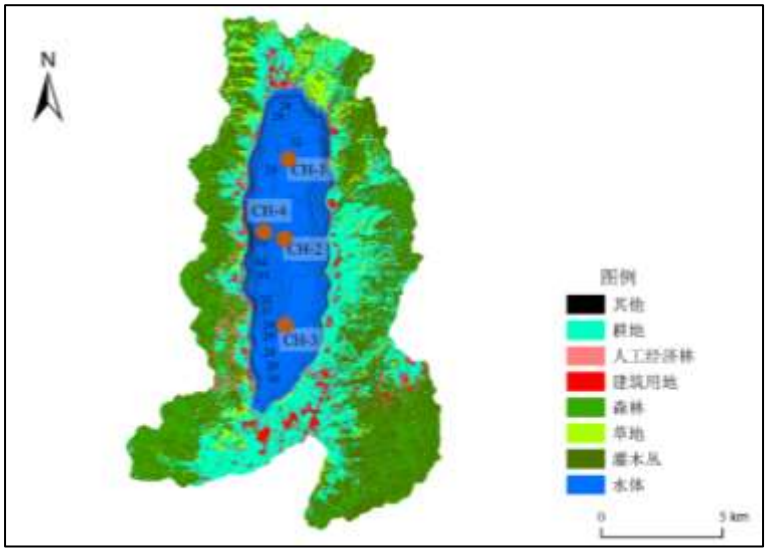


图 1 程海流域土地利用类型及采样点位置

Fig.1 Land-use cover in the catchment of Lake Chenghai and sampling locations in the lake

表 1 程海流域与湖沼学基本特征

Tab.1 Summary of catchment and limnological features of Lake Chenghai

湖泊特征	值
水位/m	1503
湖泊面积/km^2	77.22
平均水深/m	25.7
流域面积/km^2	171.4
森林覆盖度/%	17.2
农田覆盖度/%	24.7
灌木覆盖度/%	25.9
Ca^{2+}/（mg/L）	8.66
Mg^{2+}/（mg/L）	22.3

2019 年 1—12 月间由丽江气象站监测的逐月的气象数据（气温、降水量、风速）显示，雨季时间为 6—9 月（图 2），月均降水量为（223.33±67.45）mm，月均气温为（18.68±1.92）℃，平均风速为（1.75±0.44）

m/s；旱季月均降水量为（11.21±18.68）mm，月均气温为（11.96±4.42）℃，平均风速为（2.97±0.64）m/s。

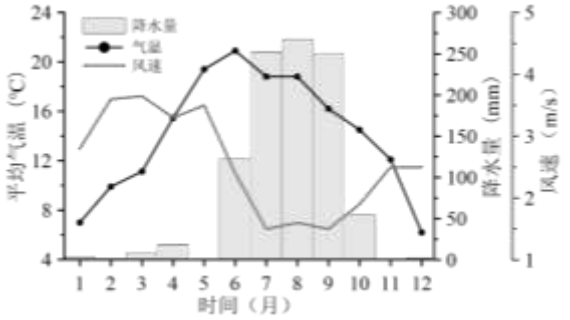


图 2 2019 年丽江站气象数据（气温、降水、风速）

Fig.2 Meteorological data including temperature, precipitation and wind speed of Lijiang Station in 2019

1990 年在程海南岸开始发展螺旋藻养殖产业，养殖产业每年向湖中排放的 TP、TN 约为 7 t 和 41 t。为了减缓湖泊水位持续下降，1993 年开始，人工引仙人河水入程海，而由此每年带入到程海的城镇污水中的 TP、TN 约为 6.0 t 和 30.1 t[18]。现代调查数据显示，自 1970 年代以来，程海水体营养盐开始快速富集[19]，到本世纪初已经达到中—富营养水平（TN=713 μg/L，TP=58.7 μg/L）[20]。程海水生植物和群落类型在近 20 年里趋于单一化，水生植被分布面积由 527.8 hm^2 缩减为 73.05 hm^2[21]。1984—1985 年的程海藻类调查结果显示浮游植物群落中蓝藻占绝对优势（>99%）[22]，而针对程海水体硅藻群落变化的季节调查未见报道。

1.2 样品采集与处理

研究表明，程海水体的温跃层深度在(17.7±3.89)~(23.23±3.10) m[23]，为了使采集的样品更具代表性，即能够覆盖表层、温跃层、湖下层，因此我们在湖泊敞水区设置了 4 个采样点（图 1）进行为期一年的隔月（1、3、5、7、9、11 月）分层（10 m 间隔）采样，即分别采集 10 cm、10 m、20 m、30 m 水深处样品，调查水体环境时空变化特征。采用多参数水质监测仪（YSI6600，美国）测定每个样点每层水温、pH、电导率等指标，并用塞氏盘测定样点透明度。采集后的水样避光低温（4 ℃）保存带回实验室。利用紫外分光光度法测定水体 TP、TN、硅酸盐（SiO_3^{2-}）等的含量。水体硅藻样品的采集方法是用采水器在每层水体收集水样后，以浮游生物网进行过滤，重复多次后取得的硅藻样品，加无水乙醇保存，带回实验室以标准方法进行处理并制片[24]，属种的鉴定主要依据 Krammer 和 Lange-Bertalot 的分类系统[25-29]，在莱卡显微镜(DM2500)下进行，每个样品鉴定 400~450 粒硅藻壳体。

本研究中首先对环境变量和硅藻群落数据进行对数和平方根转换，根据去趋势对应分析（detrended correspondence analysis, DCA）确定硅藻群落变化梯度的最大长度（standard deviation, SD）。通过部分冗余分析（partial redundancy analysis, pRDA）和变差分解分析（variation partition analysis, VPA）来识别驱动硅藻群落的环境因子[30]。断棍模型（Broken-stick Mode）[31]用于确定聚类分析（constrained incremental sum of squares, CONISS）以及主成分分析（principal component analysis, PCA）的主要阶段和主轴数。

本研究中硅藻、环境指标变化图在 C2（1.3）和 Grapher（12.0）中完成，数据统计分析在 R（3.5.1）、Canoco（5.0）和 SPSS（19.0）中完成，采样点地图以及部分空间差值等分析和成图在 ArcMap（10.0）和 Surfer（12.0.6）中完成。

2 研究结果

2.1 程海水体温度与热力分层的季节变化特征

2019 年程海水温监测结果显示（图 3），1 月份水温变化范围为 14.2~14.4 ℃，平均水温为（14.4±0.1）℃；3 月份 14.2~15.6 ℃，平均水温为(14.8±0.4) ℃；5 月份 15.5~21.3 ℃，平均水温为(18.9±1.8) ℃；7 月份 16.8~24.3 ℃，平均水温为(22.2±2.7) ℃；9 月份 17.3~26.3 ℃，平均水温为(23.4±3.2) ℃；11 月份 17.8~21.1 ℃，

平均水温为(20.7±0.9) ℃。

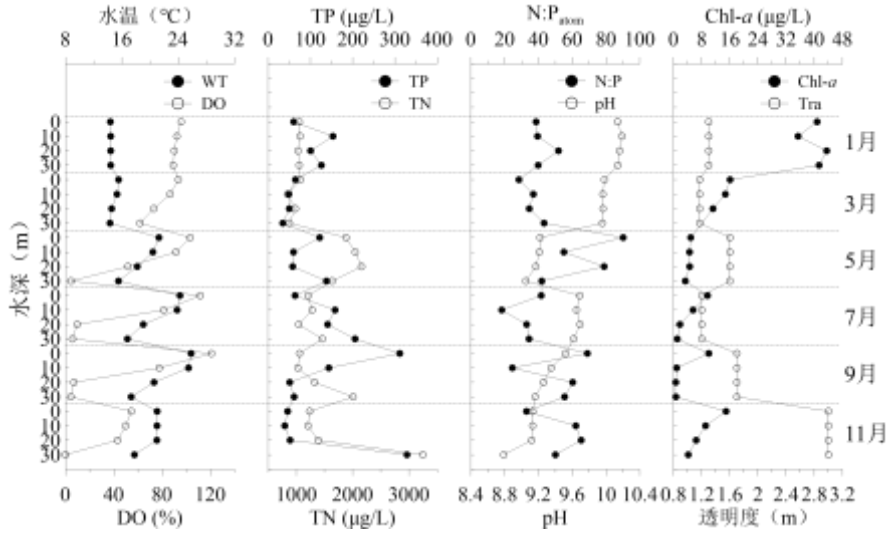


图 3 4 个采样点的水体垂直温度分布

Fig.3 Vertical distribution of temperature of four sampling points in Lake Chenghai

2.2 程海水环境季节性分层变化特征

调查数据显示，四个采样点水质指标变化趋势相似，本文以最深点 CH-4 为例进行结果展示（其他样点水质数据见附录）。程海水体 N:P$_{atom}$ 全年均值为 46.93±17.45，远高于 Redfield 比值（16:1），表明程海为磷限制湖泊。水体溶解氧含量（DO）呈现出季节性变化差异（图 4），1 月份无明显分层特征（DO 平均值 91.91%±2.9%），且整体浓度高于其他月份；5—11 月份分层明显，表层（10 m 以上，平均值 86.43%±25.65%）远高于底部水体（10 m 以下，平均值 15.74%±19.96%）。CH-4 水深大于 30 m，5—11 月底部水体 DO 含量接近 0%。

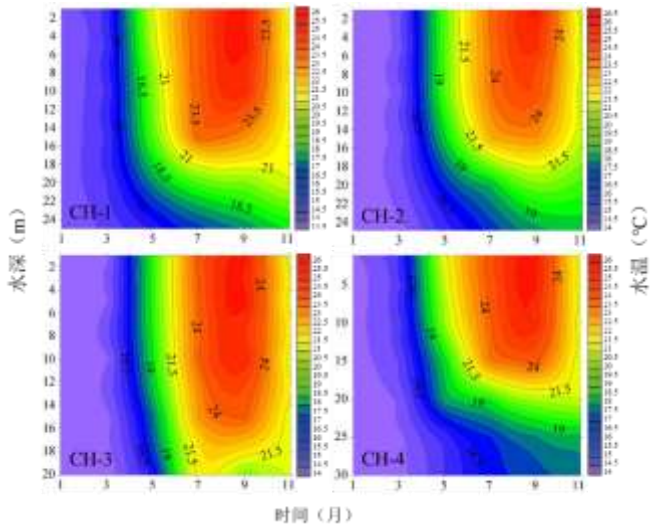


图 4 CH-4 水体垂直剖面上主要理化指标的季节分布特征

Fig.4 Seasonal variation of physicochemical properties in vertical profile of CH-4 in Lake Chenghai

作为天然碱性湖泊，程海水体 pH 全年大于 8.7，1 月份的水体 pH 最高，均值为 10.16±0.02，其他月份均值为 9.43±0.36。叶绿素浓度的变化趋势与 pH 相似，1 月的平均值为(40.25±3.46) μg/L，其他月份平

均值为(6.52±5.05) μg/L（图 4）。程海 1 月水体透明度处于较低水平（1.3 m）；11 月份程海水体透明度（3 m）显著高于其他月份（平均值 1.4 m）。

2.3 程海水体优势硅藻时空变化特征

程海 4 个采样点中全年共采集硅藻样品 78 个，镜检超过 31980 个壳体，共鉴定出 21 属 122 个硅藻物种。硅藻浮游种、底栖种占优势的时段不同，其中常见的浮游硅藻种有 *Cyclostephanos dubius*、*Cyclotella meneghiniana*、*Fragilaria crotonensis*、*Fragilaria ulna*、*Stephanodiscus minutulus*，常见的底栖硅藻种有 *Achnanthes minutissima*、*Nitzschia acicularis*、*Nitzschia fonticola*、*Nitzschia gracilis*、*Nitzschia palea*、*Nitzschia paleacea*[32]。

我们的结果显示，硅藻群落存在明显的季节性差异（图 5a）。其中 1、3、5 月以浮游种占优，主要的优势种为 *C. meneghiniana*（55.1%）和 *S. minutulus*（约 43.0%）；7 月和 9 月的主要优势种均为底栖/附生种 *N. paleacea*（约 69.0%）；11 月份的主要优势种为 *C. meneghiniana*（28.0%）和 *N. palea*（33.3%）。为了识别硅藻群落结构的空间变化特征，分别对程海 4 个样点中的硅藻相对丰度取平均值，得到硅藻群落结构的空间变化图谱（图 5b）。结果显示，程海 4 个样点中优势种及其相对丰度基本一致。其中 *C. meneghiniana*（约 16%）、*S. minutulus*（约 15%）和 *N. paleacea*（约 23%）均是主要的优势种；CH-4 与其他样点相比，优势种中增加了 *F. crotonensis*（3.26%）和 *N. gracilis*（5.09%）。程海 4 个样点的硅藻群落 DCA 分析显示，第一主轴长度分别为 1.83SD、1.88SD、1.97SD、2.44SD（图 5b）。物种多样性结果显示，最深点 CH-4（>30m）拥有的物种多样性最高（77 个物种），其他三个采样点的物种丰富度均约为 60 个物种数。

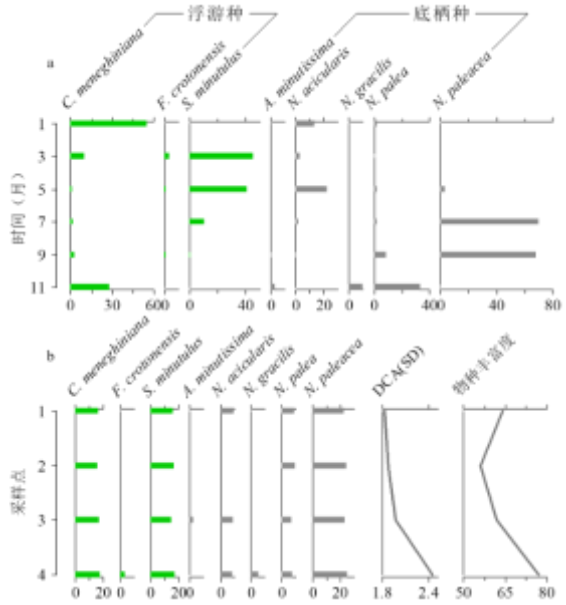


图 5 程海水体硅藻优势种相对丰度在时间尺度（不同采样月份所有样点均值，a）、空间尺度（各样点不同月份含量均值，b）上的变化图谱

Fig.5 Variation map of the relative abundances of dominant diatom species in Lake Chenghai at the temporal scale (monthly average values of diatom abundance at four sample sites, a) and spatial scale (average values of diatom abundance over six months at each sampling site, b)

为了探究程海硅藻群落结构在时间尺度上的差异水平，把 6 个采样月份的群落数据作为 6 个组别进行 ANOSIM 相异性分析。结果显示，程海各采样点的硅藻群落结构均显示出显著的时间差异性（P<0.001），且各样点群落结构的相异系数（R 值）均大于等于 0.95。

将硅藻群落按照采样点和水深分组，进行 ANOSIM 分析用于评价各月份中硅藻群落的空间差异程

度。不同采样点间硅藻群落结构空间差异显著的月份是 1 月和 7 月（P<0.05），相异系数分别为 0.25 和 0.30；其他月份采样点间的硅藻群落结构差异性并不显著（P>0.05），其中差异性最小即相似性最高的月份为 9 月，相异系数约等于 0。

2.4 硅藻群落结构驱动因子识别

断棍模型结果显示，程海水体硅藻的群落 PCA 主轴中有 3 个主轴显著，其中主轴 1 和主轴 2 共同解释了硅藻群落变化的 70%以上。PCA 双轴图中，不同月份上硅藻群落结构的差异显著（图 6），其中 1 月和 11 月、3 月和 5 月、7 月和 9 月分别形成聚团（即结构较为相似）。主轴 1 方向上，硅藻群落的变化呈现由 *N. paleacea* 向 *C. meneghiniana* 和 *S. parvus* 的演替特征；主轴 2 方向上，主要出现底栖硅藻种（*N. palea* 和 *N. gracilis*）向浮游种 *S. minutulus* 的演替。

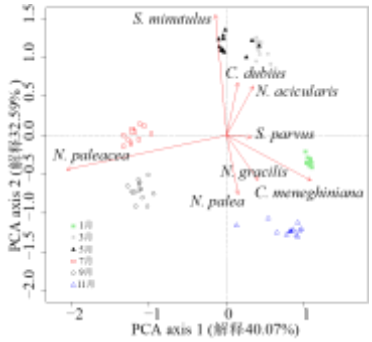


图 6 程海水体硅藻群落 PCA 主轴 1 与主轴 2 双轴图

Fig.6 Principal component analysis (PCA) showing the first two for diatom assemblages

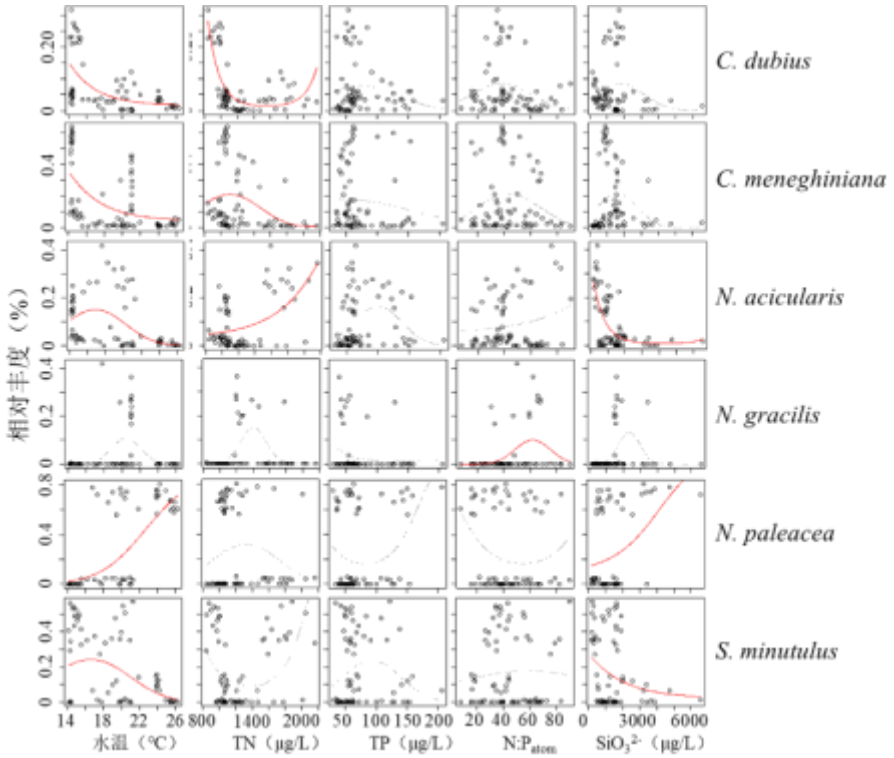


图 7 程海水体硅藻优势物种响应曲线

（红色实线为响应关系显著（P≤0.05），黑色虚线为不显著关系（P>0.05））

Fig.7 Response curves of dominant species along the gradient of different water physicochemical properties in Lake Chenghai

常见硅藻的物种响应曲线显示，水温的季节波动是程海优势物种丰度变化的重要因子（图 7）。其中 *C. dubius* 和 *C. meneghiniana* 最适生长温度为 14~15 ℃左右，最适宜的 TN 浓度分别为 0.8~1 mg/L 和 1~1.2 mg/L，TP、N:P 和硅酸盐浓度的改变对 *C. dubius* 和 *C. meneghiniana* 相对丰度的影响并不显著。*N.acicularis* 和 *S. minutulus* 的最适温度略高，为 16~17 ℃，*N. paleacea* 最适温度最高，高于 25 ℃。*N.acicularis* 对 TN 的耐受性最强，在 TN 浓度>2 mg/L 时仍可以保持较高的相对丰度（>30%）。

方差分解结果显示，水体营养盐（TN、TP）、水温、电导率对程海硅藻群落结构的总解释量为 46.9%（图 8）。水温独立解释的百分比最高（30.7%），营养盐、电导率各自独立解释量分别为 2.5%、10.1%，二者相互作用共同解释的部分为 3.6%。

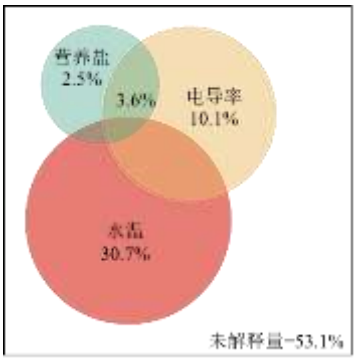


图 8 程海水体硅藻群落方差分解结果

Fig.8 Variation partition showing significant environmental factors in accounting for seasonal diatom assemblage changes.

2.5 硅藻物种多样性的分布模式与驱动因子识别

程海水体硅藻 α 多样性结果显示，在时间尺度上，各采样点 9 月份物种丰富度（均值为 20.85±4.36）普遍高于其他月份（均值分别为 1 月 13.31±1.8、3 月 15.08±2.69、5 月 16.08±1.89、7 月 12.92±2.1、11 月 17.85±3.85，图 9）。在空间尺度上，4 个采样点（水深分别为 27.4 m，25.9 m，22.4 m，31.4 m）的 6 个月份平均物种丰富度分别为 CH-1 16.83±4.3、CH-2 14.89±3.16、CH-3 16.33±4.28、CH-4 16±4.02。在垂直方向上，0、10、20、30 m 水深 4 个采样点 6 个月份的平均物种丰富度分别为 17±5、15.71±3.67、15.38±2.52、15.83±5.27。

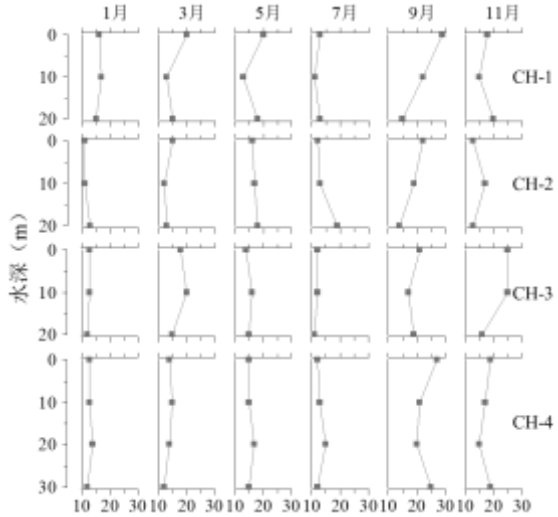


图 9 垂直剖面上硅藻物种丰富度季节分布特征

Fig.9 Seasonal distribution characteristics of diatom species richness in the vertical section

α 多样性结果显示，在垂直方向上，随着水深的增加，多样性整体呈下降趋势（图 10a）。时间尺度上，7 月与 9 月的硅藻物种多样性与 1 月份的差异程度最高（图 10b）。

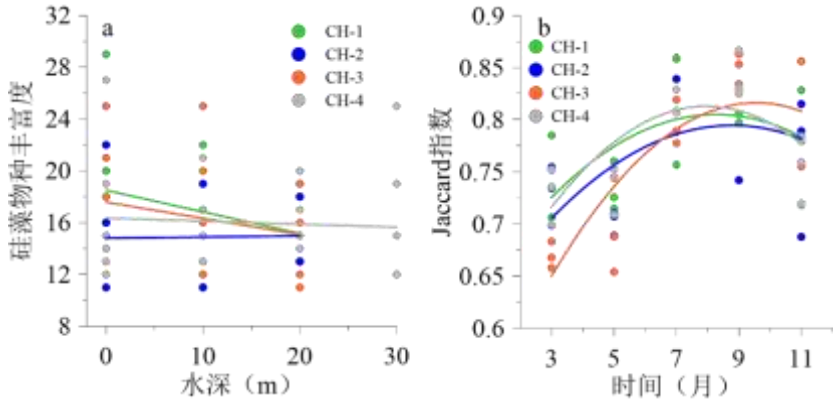


图 10 程海水体硅藻多样性指数时空分布模式（a: 空间尺度，b: 时间尺度）

Fig.10 Spatio-temporal distribution patterns of the biodiversity index of diatoms in Lake Chenghai (a: spatial scale, b: temporal scale)

为了探究不同样点及不同月份间硅藻物种多样性（Richness）的差异性，分别做时空尺度的非参数检验（克鲁斯卡尔-沃利斯检验和曼-惠特尼 U 检验）。时间尺度检验结果显示，6 个月份样点间的克鲁斯卡尔-沃利斯检验显著（*P*<0.001），两两月份间的检验（曼-惠特尼 U 检验）结果显示 1—9 月、1—11 月、3—9 月、5—7 月、7—9 月、7—11 月间的差异性显著（表 2）。

表 2 两两月份间的曼-惠特尼 U 检验结果

Tab.2 Results of Mann-Whitney U test between pairs of months

月份	1-3	1-5	1-7	1-9	1-11	3-5	3-7	3-9	3-11	5-7	5-9	5-11	7-9	7-11	9-11
显著性（p 值）	--	--	--	***	0.02 **	--	--	0.02 **	--	0.03 **	--	--	***	0.002 **	--

*: *P*<0.05, **: *P*<0.01, ***: *P*<0.001, --:不显著。

对每个月不同样点间的硅藻多样性进行空间尺度的检验，克鲁斯卡尔-沃利斯检验结果中，只有 1 月份不同样点间的差异性显著（表 3），其他月份样点间的差异性并不显著。而 1 月份两两样点间的曼-惠特尼 U 检验结果中，只有 CH-1 与 CH-2 间的差异性显著（表 4）。

表 3 空间尺度的克鲁斯卡尔-沃利斯检验结果

Tab.3 Results of Kruskal-Wallis test for spatial scales

克鲁斯卡尔-沃利斯检验	1 月	3 月	5 月	7 月	9 月	11 月
显著性（*P* 值）	0.04*	--	--	--	--	--

*: *P*<0.05, **: *P*<0.01, ***: *P*<0.001, --:不显著。

表 4 1 月份两两样点间的曼-惠特尼 U 检验结果

Tab.4 Results of Mann-Whitney U Tests between pairs of sampling sites in January

样点	CH-1-CH-2	CH-1- CH-3	CH-1- CH-4	CH-2- CH-3	CH-2- CH-4	CH-3- CH-4
显著性（*P* 值）	0.03*	--	--	--	--	--

*: *P*<0.05, **: *P*<0.01, ***: *P*<0.001, --:不显著。

3 讨论

3.1 程海水体环境季节变化模式与驱动因子评价

本研究采样周期内程海总氮浓度整体偏高是5月，总磷浓度较高为7月和9月，肖高林等[33]在2009—2010年间对程海水环境的研究结果中也出现了类似的结果。雨季来临前，由于较强的蒸降比，湖水总氮在5月份最高；程海森林覆盖度较低（~20%），流域土壤缺乏植被覆盖的保护，雨季来临时，由于雨水的冲刷，流域面源输入（如磷）增加。因此，程海水体营养盐浓度在夏季偏高的主要原因是流域-湖泊耦合系统导致的。

程海水环境调查的结果显示，冬季（1 月）水体叶绿素浓度最高，即浮游植物含量最高。浮游植物光合作用，吸收水体 CO_2，导致冬季程海水体 pH 偏高（图 4），而已有研究表明水体碱性环境有利于溶解性磷（铁-磷）的持续释放[34] ，作为磷限制湖泊（图 4），溶解性磷的释放又会促进藻类生物量的增加[35]，同时程海冬季水体混合（图 3），湖下层的营养物质更易被湖上层藻类获取。因此在程海中浮游植物生物量最高的季节出现在冬季。浮游植物光合作用使得水体中的溶解氧浓度出现一致的变化趋势，即冬、春季节高于夏、秋季节，相似的结果也出现在其他深水湖中[36-37]。

3.2 硅藻群落结构时-空异质性特征及其驱动机制

硅藻作为水生生态系统中的关键类群，其群落结构的时空动态对环境变化具有较高的敏感性。从时间尺度上看，程海硅藻群落结构表现出显著的季节性分异特征。ANOSIM 相异性分析显示，不同季节间的群落组成差异极显著（P<0.001）。已有研究表明，低温条件下水体混合作用增强、营养盐垂直输送效率升高密切相关[38]—浮游种凭借高效的悬浮能力和快速繁殖策略，易湍流环境中占据竞争优势[39-40]。这与程海中冬、春季节时，水体中浮游硅藻如小环藻（*Cyclotella* spp.）、冠盘藻属（*Stephanodiscus* spp.）占据主导地位的现象相吻合。*C. meneghiniana* 在不同营养水平的水体中均有分布，并且适宜的生境也多样，但在更多的研究中把 *C. meneghiniana* 划分为喜碱种[41-42]。程海 pH 常年>9，属碱性湖，因此 *C. meneghiniana* 占优。由于 *C. meneghiniana* 的生长发育需要充足的光照[43]，因此冬季湖水透明度高时其相对丰度最高（图 6）。*S. minutulus* 最适宜温度为 8~18 ℃[44]，其最适宜生长的季节为 11—次年 4 月[45]，虽然对营养盐的耐受范围较广，但对于磷有更高的需求[46]，因此在 3—5 月份水体 P 浓度高时具有竞争优势。据已有研究，*N. paleacea* 对污染物具有较高的耐受性[47]，并且由于其为非附着底栖种[48]，因此其对低光环境具有一定的适应性。因此夏季高温水体透明度低的环境中 *N. paleacea* 往往占优[49]。这与程海夏秋季节（5—11 月），底栖/附生硅藻如舟形藻属（*Navicula* spp.）占优的现象相吻合。综上所述，程海水体优势硅藻季节性更替是受到水体 pH、营养盐浓度（主要是磷）以及光照等环境因子共同驱动的结果。

空间尺度上，程海各采样点的硅藻优势种组成及相对丰度呈现高度一致性。研究表明湖泊富营养化的过程使得湖泊理化环境趋同，栖息地的同质化导致部分物种逐渐消亡，进而表现出空间均质化的特征[50]。综上，本研究揭示了程海硅藻群落在时间维度上对季节更替的适应性策略（浮游-底栖功能群转换），以及空间维度上相对均质性。

3.3 硅藻生物多样性时空变化特征及对环境变化的响应

硅藻作为淡水生态系统中重要的初级生产者与水质指标生物，其生物多样性分布受多重环境因子的协同调控。温度通过调控硅藻代谢速率、资源利用效率及种间竞争关系，显著影响其多样性的时空分布格局[51-52]。在程海中，随着水深的增加，硅藻物种丰富度整体呈降低的趋势（图 10 a），类似的结果也出现在世界各地的湖泊中，如俄罗斯 Bolshoe Toko 湖[53]、加拿大 Worth 湖[54]、南欧的 Ohrid 湖[55]等。湖泊水深通过多种机制对硅藻群落结构及生物多样性进行调控，如通过塑造光照、温度及营养盐梯度等[39]。程海冬季热力分层消失[23]，湖泊水动力条件与其他季节存在显著差异，水体分层期叶绿素 *a* 浓度偏低，表明藻类总生物量偏低，这可能会降低硅藻与其他藻类的种间竞争。因此程海夏秋季节的硅藻物种多样性与冬季相异性最高（图 10 b、表 2）。

程海硅藻多样性空间差异的检验结果显示（表 3、表 4），除了 1 月份 CH-1 与 CH-2 之间的差异性显著，其他月份样点间的差异性均不显著。对比四个采样点各月水质数据可知，各环境指标的变化趋势整

体一致（图 4、附图 1-3），同样的调查结果也出现在周起超等[23]的研究中。表明硅藻的多样性受到水环境条件的驱动，当环境条件趋同时，硅藻的物种多样性的差异性亦不显著。

4 结论

程海的封闭性使得其理化环境具有一定的特殊性（如较高的 pH），尤其是水体营养盐浓度（总氮、总磷）在夏季偏高主要受流域-湖泊耦合系统（雨季冲刷输入）影响。冬季浮游植物通过光合作用提高水体 pH 值来促进溶解性磷的释放，较强的水体混合度增加了藻类对营养盐的获取，从而进一步促使藻类生物量达到峰值。浮游植物（叶绿素 *a*）光合作用使得水体溶解氧出现冬、春季节高于夏、秋季节的模式。

程海硅藻群落呈现显著季节性更替与空间均质化。时间维度上，冬春季浮游硅藻（如喜碱种 *C. meneghiniana*、适低温种 *S. minutulus*）因低温混合、高透明度及磷含量升高而占优；夏秋季底栖硅藻（如耐污种 *N. paleacea*）则适应高温低光环境成为优势类群，此更替由 pH、营养盐和光照共同驱动；空间维度上，水环境的同质化使硅藻组成呈现高度一致性。

程海硅藻多样性时空格局受环境因子协同调控。时间维度上，物种丰富度整体上随水深增加而下降，夏秋季多样性最高（水温≤25 ℃时达峰），与温带湖泊普遍规律一致；空间维度上，因环境指标趋同（除 1 月个别点位外），各采样点硅藻多样性无显著差异，印证了水环境均质化对生物多样性的主导作用。

5 附录

附图I见电子版（DOI：10.18307/2026.0215）。

6 参考文献

[1] Langbein WB. Salinity and hydrology of closed lakes. USA: US Government Printing Office, 1961.

[2] Yang ZB, Lu L, Cheng Z *et al*. Dissimilatory nitrate reduction in urban lake ecosystems: A comparison study between closed and open lakes in Chengdu, China. *Water Research*, 2022, **214**: 118218. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118218.

[3] Zhu XY, Yang H, Gao CM. The influence of phosphorus form and pH on phosphorus release from sewage sludge. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, **23**(1): 102-107. [朱晓芸, 杨红, 高春梅. 磷形态和 pH 对剩余污泥磷释放的影响. 上海海洋大学学报, 2014, **23**(1): 102-107.]

[4] Zhao SN, Shi XH, Sun B *et al*. Effects of pH on phosphorus form transformation in lake sediments. *Water Supply*, 2022, **22**(2): 1231-1243. DOI: 10.2166/ws.2021.356.

[5] Han DX, Sun Y, Cong JX *et al*. Ecological distribution of modern diatom in peatlands in the northern Greater Khingan Mountains and its environmental implications. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, **30**(13): 36607-36618. DOI: 10.1007/s11356-022-24910-9.

[6] Nong XZ, Huang LT, Chen LH *et al*. Distribution, relationship, and environmental driving factors of chlorophyll.*a* and algal cell density: A national view of China. *Global Ecology and Conservation*, 2024, **54**: e03084. DOI: 10.1016/j.gecco.2024.e03084.

[7] Liu YY, Chen GJ, Shi HB *et al*. Responses of a diatom community to human activities and climate changes in Xingyun Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(10): 3063-3073. DOI: 10.5846/stxb201412122477. [刘园园, 陈光杰, 施海彬等. 星云湖硅藻群落响应近现代人类活动与气候变化的过程. 生态学报, 2016, **36**(10): 3063-3073.]

[8] Zhao YJ, Wang R, Xu M *et al*. On the biodiversity of diatom communities in lakes of East China: Geochemical effects dominated after eutrophication. *Journal of Biogeography*, 2024, **51**(1): 76-88. DOI: 10.1111/jbi.14727.

[9] Xu M, Wang R, Dong XH *et al*. Intensive human impacts drive the declines in heterogeneity of diatom communities in shallow lakes of East China. *Ecological Indicators*, 2022, **140**: 108994. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.108994.

[10] Catalan J, Pla-Rabés S, Wolfe AP *et al*. Global change revealed by Palaeolimnological records from remote lakes: A review. *Journal of Paleolimnology*, 2013, **49**(3): 513-535. DOI: 10.1007/s10933-013-9681-2.

[11] Kintisch E. CLIMATE. Earth's lakes are warming faster than its air. *Science*, 2015, **350**(6267): 1449. DOI: 10.1126/science.350.6267.1449.

[12] Saros JE, Northington RM, Anderson DS *et al*. A whole-lake experiment confirms a small centric diatom species as an indicator of changing lake thermal structure. *Limnology and Oceanography Letters*, 2016, **1**(1): 27-35. DOI: 10.1002/lol2.10024.

[13] Jones E, Michelutti N, Grooms C *et al*. Contrasting long-term changes in lake trajectories linked to differences in wind-induced mixing in the Peruvian *Andes*. *Freshwater Biology*, 2023, **68**(12): 2166-2174. DOI: 10.1111/fwb.14184.

[14] 游永财, 杨世美. 程海湖水位与水质变化浅析. 昆明: 云南省水利学会 2014 年度学术交流会论文集, 2014.

[15] Liu YY, Chen GJ, Meyer-Jacob C *et al*. Land-use and climate controls on aquatic carbon cycling and phototrophs in karst lakes of southwest China. *Science of The Total Environment*, 2021, **751**: 141738. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141738.

[16] 王苏民, 窦鸿身. 中国湖泊志. 北京: 科学出版社, 1998.

[17] 唐兆坤. 永胜县志. 昆明: 云南人民出版社, 1989.

[18] Zhou YL, Liu L, Jin JL *et al*. Inference of reference conditions for total phosphorus and total nitrogen based on SCS and USLE model in Chenghai Lake. *Scientia Geographica Sinica*, 2012, **32**(6): 725-730. [周玉良, 刘丽, 金菊良等. 基于 SCS 和 USLE 的程海总磷总氮参照状态推断. 地理科学, 2012, **32**(6): 725-730.]

[19] Dong YX, Hu JQ, Guan ZG *et al*. Assessment on entrophication and water quality in winter of Chenghai Lake. *Environmental Science Survey*, 2010, **29**(4): 75-79. [董云仙, 胡锦乾, 关兆国等. 程海冬季水质和富营养化评价. 环境科学导刊, 2010, **29**(4): 75-79.]

[20] Dong YX, Tan ZW, Zhu Xiang *et al*. Annual variation of the community structure and quantity of algae in Chenghai Lake. *Ecology and Environmental Sciences*, 2012, **21**(7): 1289-1295. [董云仙, 谭志卫, 朱翔等. 程海藻类植物种群结构和数量的周年变化特征. 生态环境学报, 2012, **21**(7): 1289-1295.]

[21] Dong YX, Tan ZW, Wang JS. Current status and evolution trend of aquatic vegetation in Chenghai Lake. *Plant Diversity and Resources*, 2011, **33**(4): 451-457. DOI: 10.3724/SP.J.1143.2011.11027. [董云仙, 谭志卫, 王俊松. 程海水生植被现状及其演变趋势. 植物分类与资源学报, 2011, **33**(4): 451-457.]

[22] Wang RN, Qian CY. An investigation and research of the algal flora in Chenghai lake. *Journal of Yunnan University*: *Natural Sciences*, 1988, **10**(3): 250-258. [王若南, 钱澄宇. 程海藻类植物调查研究. 云南大学学报: 自然科学版, 1988, **10**(3): 250-258.]

[23] Zhou QC, Yang X, Wang WL *et al*. Seasonal vertical stratification and the potential impacts of its fading on algal blooms in winter: Cases of Lake Chenghai and Lake Yangzonghai, Yunnan Plateau. *J Lake Sci*, 2020, **32**(3): 701-712. DOI: 10.18307/2020.0310. [周起超, 杨炫, 王玮璐等. 云南程海和阳宗海季节性分层及其消退对冬季水华的潜在影响. 湖泊科学, 2020, **32**(3): 701-712.]

[24] Battarbee RW, Jones VJ, Flower RJ *et al*. Diatoms. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2005: 155-202. DOI: 10.1007/0-306-47668-1_8.

[25] Krammer K, Lange-Bertalot H. 2000-2010. Bacillariophyceae. 1-4 Teil: Naviculaceae. Heidelberg & BerlinStuttgart: Spektrum Akademischer VerlagGustav Fischer.

[26] Krammer K, Lange-Bertalot H. 2008a. Bacillariophyceae. 2 Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Heidelberg & Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

[27] Krammer K, Lange-Bertalot H. 2008b. Bacillariophyceae. 3 Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Heidelberg & Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

[28] Krammer K, Lange-Bertalot H. 2004. Bacillariophyceae. 4 Teil: Achnanthaceae. Heidelberg & Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

[29] Krammer K, Lange-Bertalot H. 2000. Bacillariophyceae. 5 Teil: English and French translations of the keys. Heidelberg & Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

[30] Borcard D, Gillet F, Legendre P. Numerical ecology with R. New York: Springer, 2011.

[31] Bennett KD. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist*, 1996, **132**(1): 155-170. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb04521.x.

[32] Round FE., Crawford RM., Mann DG. The diatoms: biology & morphology of the genera. NewYork: Cambridge University Press, 2000.

[33] Xiao GL, Yan GF, Yang GP. Study on water quality status of Chenghai Lake. *Environmental Science Survey*, 2015, **34**(5): 11-16. [肖高林, 严谷芬, 杨广萍. 程海水环境现状研究. 环境科学导刊, 2015, **34**(5): 11-16.]

[34] Yuan HZ, Shen J, Liu EF *et al*. Characteristic of phosphorus release with the control of pH of sediments from Meiliang Bay, Lake Taihu. *J Lake Sci*, 2009, **21**(5): 663-668. [袁和忠, 沈吉, 刘恩峰等. 模拟水体 pH 控制条件下太湖梅梁湾沉积物中磷的释放特征. 湖泊科学, 2009, **21**(5): 663-668.]

[35]佟霁坤.近十年白洋淀水质特征及营养状态分析[学位论文]. 保定: 河北大学, 2020.

[36] Xia W, Zhang M, Zhou M *et al*. Spatio-temporal dynamics of dissolved oxygen and its influencing factors in Lake Xiannv Jiangxi, China. *J Lake Sci*, 2023, **35**(3): 874-885. [夏威, 张萌, 周慜等. 大型深水湖库溶解氧时空变化及驱动因素: 以江西仙女湖为例. 湖泊科学, 2023, **35**(3): 874-885.]

[37] Zhao L, Jin H, Wei ZQ *et al*. Analysis of influencing factors of dissolved oxygen in a typical deep reservoir in temperate regions of China—Take Laoshan Reservoir as an example. *China Resources Comprehensive Utilization*, 2024, **42**(10): 196-198, 205. [赵璐, 金红, 魏志强等. 典型温带深水湖库溶解氧影响因子分析——以崂山水库为例. 中国资源综合利用, 2024, **42**(10): 196-198, 205.]

[38] Goldman CR, Elser JJ, Richards RC *et al*. Thermal stratification, nutrient dynamics, and phytoplankton productivity during the onset of spring phytoplankton growth in Lake Baikal, *Russia*. *Hydrobiologia*, 1996, **331**(1): 9-24. DOI: 10.1007/BF00025403.

[39] Lim AS, Park NY, Choi HS *et al*. Influence of environmental parameters on marine plankton diversity in the southern coastal waters of Korea: Emphasis on thermal stratification. *Marine Environmental Research*, 2025, **203**: 106829. DOI: 10.1016/j.marenvres.2024.106829.

[40] Balasubramaniam K, Rühland KM, Smol JP. A diatom-based paleolimnological re.*a*ssessment of previously polymictic Lake Opinicon, Ontario (Canada): Crossing an ecological threshold in response to warming over the past 25years. *Journal of Paleolimnology*, 2023, **69**(1): 37-55. DOI: 10.1007/s10933-022-00261-w.

[41] Håkansson S. Numerical methods for the inference of pH variations in mesotrophic and eutrophic lakes in southern Sweden—a progress report. *Diatom Research*, 1993, **8**(2): 349-370. DOI: 10.1080/0269249X.1993.9705267.

[42] Solak C N, Kulikovskiy M. Species composition and distribution of centric diatoms from Türkmen Mountain (Sakarya River Basin/Turkey). *Turkish Journal of Botany*, 2013, **37**(2013): 589-596.

[43] Chukhutsina VU, Büchel C, van Amerongen H. Variations in the first steps of photosynthesis for the diatom *Cyclotella* meneghiniana grown under different light conditions. *Biochimica et Biophysica Acta*: *BBA - Bioenergetics*, 2013, **1827**(1): 10-18. DOI: 10.1016/j.bbabio.2012.09.015.

[44] Likhoshway YV, Kuzmina AY, Potyemkina TG *et al*. The distribution of diatoms near a thermal bar in lake baikal. *Journal of Great Lakes Research*, 1996, **22**(1): 5-14. DOI: 10.1016/S0380-1330(96)70929-2.

[45] Kiss KT, Klee R, Ector L *et al*. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: Morphology and biogeographic distribution. *Acta Botanica Croatica*, 2012, **71**(2): 311-363. DOI: 10.2478/v10184-011-0067-0.

[46] Lynn SG, Kilham SS, Kreeger DA *et al*. Effect of nutrient availability on the biochemical and elemental stoichiometry in the freshwater diatom *Stephanodiscus minutulus* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 2000, **36**(3): 510-522. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2000.98251.x.

[47] Wang XT, Meng XH, Dong YL *et al*. Differential protein analysis of saline.*a*lkali promoting the oil accumulation in *Nitzschia palea*. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*, 2024, **17**(1): 11. DOI: 10.1186/s13068-023-02451-8.

[48] Kociolek, P. (2011). Nitzschia paleacea. In Diatoms of North America.

[49] Brüchmann C, Negendank JFW. Indication of climatically induced natural eutrophication during the early Holocene period, based on annually laminated sediment from Lake Holzmaar, Germany. *Quaternary International*, 2004, **123**: 117-134. DOI: 10.1016/j.quaint.2004.02.013.

[50] Wengrat S, Padial AA, Jeppesen E *et al*. Paleolimnological records reveal biotic homogenization driven by eutrophication in tropical reservoirs. *Journal of Paleolimnology*, 2018, **60**(2): 299-309. DOI: 10.1007/s10933-017-9997-4.

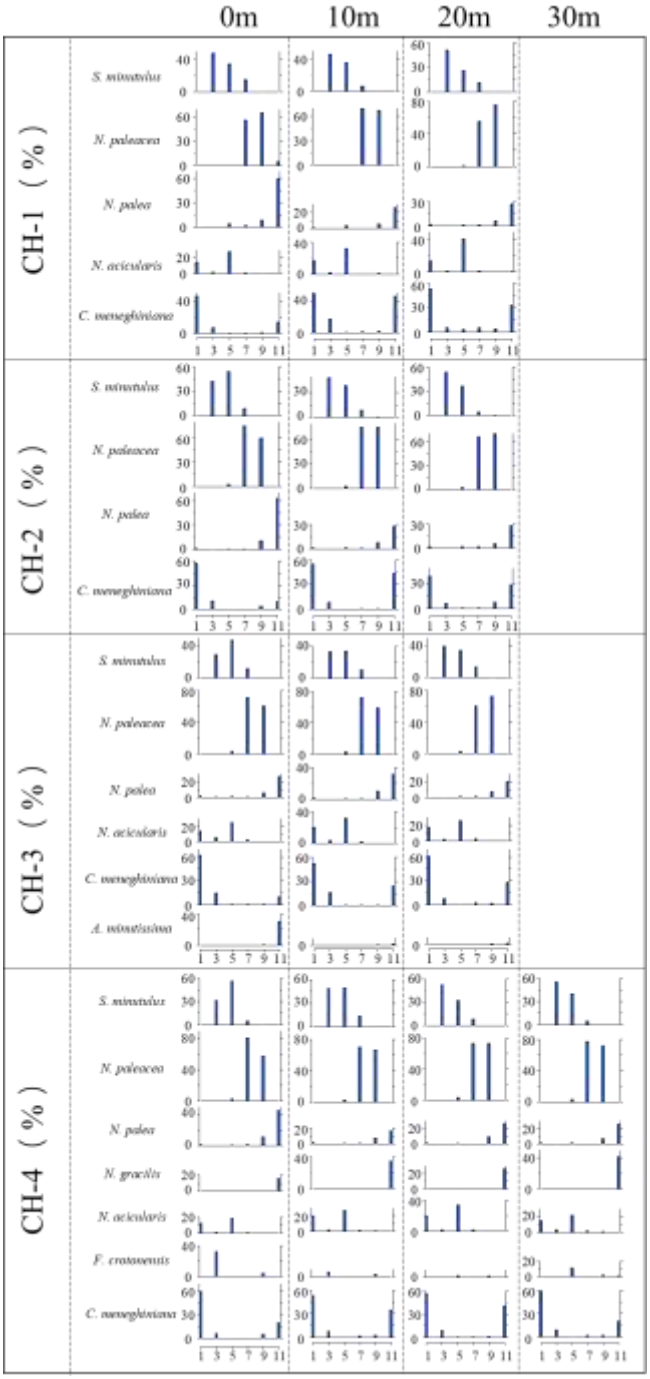
[51] Fan JL, Li FT, Hu SY *et al*. Larger diatoms are more sensitive to temperature changes and prone to succumb to warming stress. *Limnology and Oceanography*, 2023, **68**(11): 2512-2528. DOI: 10.1002/lno.12438.

[52] Liu X, Zhao Y, Yu XQ *et al*. Seasonal changes of species- and guild-based benthic diatom communities in the transitional water zone of the Yellow River Delta. *Marine Environmental Research*, 2025, **203**: 106843. DOI: 10.1016/j.marenvres.2024.106843.

[53] Stoof-Leichsenring KR, Dulias K, Biskaborn BK *et al*. Lake-depth related pattern of genetic and morphological diatom diversity in boreal Lake Bolshoe Toko, Eastern *Siberia*. *PLoS One*, 2020, **15**(4): e0230284. DOI: 10.1371/journal.pone.0230284.

[54] Laird KR, Kingsbury MV, Cumming BF. Diatom habitats, species diversity and water-depth inference models across surface-sediment transects in Worth Lake, northwest Ontario, Canada. *Journal of Paleolimnology*, 2010, **44**(4): 1009-1024. DOI: 10.1007/s10933-010-9470-0.

[55] Cvetkoska A, Pavlov A, Jovanovska E *et al*. Spatial patterns of diatom diversity and community structure in ancient Lake Ohrid. *Hydrobiologia*, 2018, **819**(1): 197-215. DOI: 10.1007/s10750-018-3637-5.



附图I 程海各样点水体优势硅藻分层图谱

Attached Fig.I Diagrams of dominant diatoms at different water depths from various sites in Lake Chenghai