J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(4):000-000
DOI 10.18307/2027.0433
©2027 by Journal of Lake Sciences

# 1983 年以来贵州草海沉水植物演变特征与驱动机制*

杜明普[1,2,3]，郭艳敏[1,2]，刘迪[4]，陈珊[1,2]，史银魁[1,2]，翟运[5]，肖鹏[1,2]，李瑞雯[1,2]**，蒋宏忱[6]，王英才[1,2]

（1: 生态环境部长江流域生态环境监督管理局生态环境监测与科学研究中心，武汉 430010）

（2：生态环境部长江流域水生生物监测与评估重点实验室（筹），武汉 430010）

（3: 中国地质大学，地质微生物与环境全国重点实验室，武汉 430010）

（4: 贵州省毕节市生态环境宣传教育中心，毕节 551700）

（5：贵州省毕节市固体废物处置中心，毕节 551700）

（6: 河南大学，开封 475004）

**摘　要**：贵州高原浅水湖泊草海近年来经历了沉水植物显著退化后又逐渐复苏的过程，掌握其沉水植物演替特征，对草藻稳态转换风险防范具有重要参考意义。本研究整合 1983—2020 年历史资料与 2021—2025 年实地调查数据，系统解析了草海沉水植物时空演变特征，探讨了草海沉水植物演替趋势及驱动机制。结果表明：（1）草海沉水植物呈现先衰退后复苏演替特征。物种数先由 17 种逐渐衰退至 9 种，后逐渐恢复至 15 种；优势物种由光叶眼子菜、大茨藻及轮藻科植物等演替为轮藻科植物、穗状尾藻、篦齿眼子菜等；主要群落组成由 2~5 个物种简化至单一或 2 个物种，再逐渐恢复至 2~5 个物种。（2）全湖沉水植物平均生物量呈现先降低后逐渐升高的趋势。生物量由历史最高值（2016 年，3582.4g·m$^{-2}$）降低至历史最低值（2021 年，255.1g·m$^{-2}$），再逐渐恢复至 965.0g·m$^{-2}$（2025 年）。全湖主要生物量分布在水深 2.0m 以内的浅水区域，呈现空间分布不均且高生物量区域年际动态波动的特征。空间自相关分析表明：草海沉水植物呈现草甸-冠层复合生长类型及草甸型（$P$<0.001）群落聚集分布特征；2m 以内浅水区，高生物量群落显著聚集（$P$<0.01）；高于 2.0m 的深水区则呈现低生物量群落显著聚集（$P$<0.01），且聚集特征显著受群落规模和相邻群落属性影响。（3）多元线性回归表明，全湖平均生物量显著受 Chla（$P$<0.01）、$NH^4_+$-N（$P$<0.01）、pH（$P$<0.05）制约，其中 $NH^4_+$-N（$P$<0.05）还是影响沉水植物优势度的关键因素。（4）综合分析表明：草海于 2017 年由草型清水态转入草藻中间态，并在 2024 年恢复至草型清水态，但现状沉水植物生物量仍处于维持草型清水稳态生物量预测阈值（925.9~1735.8 g/m$^2$）区间下限，且绝对优势种为一年生轮藻科植物，存在稳态退化风险。建议通过丰富沉水植物生长型、实施群落多物种复配，结合水深、pH 等分区提升沉水植物多样性，并合理调控鱼类适宜承载量，增强系统稳定性，巩固草型清水稳态。本研究可为草海及同类湖泊沉水植物退化防控与多样性恢复提供科学依据。

**关键词**：草海；沉水植物；空间自相关；草藻稳态转化；多样性恢复

## On the succession and driving mechanism of submerged macrophytes in Lake Caohai (Guizhou) since 1983*

Du Mingpu[1,2,3], Guo Yanmin[1,2], Liu Di[4], Chen Shan[1,2], Shi Yinkui[1,2], Zhai Yun[5], Xiaopeng[1,2], Li Ruiwen[1,2]*, Jiang Hongchen[6] & Wang Yingcai[1,2]

(1: *Changjiang Basin Ecology and Environment Monitoring and Scientific Research Center, Changjiang Basin Ecology and Environment Administration, Ministry of Ecology and Environment, Wuhan* 430010, *P.R.China*)

(2: *Key Laboratory of Aquatic Organisms Monitoring and Assessment of the Changjiang Basin, Ministry of Ecology and Environment, Wuhan* 430010, *P.R.China*

(3: *China University of Geosciences, Wuhan, State Key Laboratory of Geomicrobiology and Environmental Changes, Wuhan* 430010,

*2026-02-09 收稿；2026-08-24 收修改稿；2026-08-24 录用。
贵州省毕节市草海生态保护与综合治理服务项目和长江生态环境保护修复城市驻点跟踪研究二期项目(2022-LHYJ-02-0510-03)联合资助。
**通信作者；E-mail：liruiwen@cjjg.mee.gov.cn。

*P.R.China*)
(4: *Guizhou Bijie Ecological Environment Publicity and Education Center, Bijie* 551700, *P.R.China*)
(5: *Guizhou Bijie Solid Waste Disposal Center, Bijie* 551700, *P.R.China*)
(6: *Henan University*，*Kaifeng* 475004, *P.R.China*)

Abstract: Caohai, a shallow plateau lake in Guizhou Province, has experienced an obvious degradation and subsequent gradual recovery of submerged macrophytes in recent years. Revealing the succession characteristics of submerged macrophytes is crucial for guarding against regime shift risks between macrophyte and algal dominated states. In this study, historical datasets spanning 1983—2020 and field survey data collected from 2021 to 2025 were integrated to systematically analyze the spatiotemporal variation of submerged macrophytes in Lake Caohai, and to explore their succession patterns and driving mechanisms. The results showed that: (1) Submerged macrophytes in Caohai exhibited a succession trajectory of degradation followed by recovery. The number of species gradually declined from 17 to 9, and then rebounded to 14. The dominant species shifted from *Potamogeton lucens*, *Najas marina* and Characeae species to Characeae species, *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton pectinatus*. The composition of major communities was simplified from 2—5 species to merely one or two 2 species, and later recovered to 2—5 species. (2) The whole-lake average biomass of submerged macrophytes showed a trend of initial decrease followed by gradual increase. Biomass declined from the historical maximum of 3582.4 g • $m^{-2}$ in 2016 to the historical minimum of 255.1 g • $m^{-2}$ in 2021, and subsequently recovered to 965.0 g • $m^{-2}$ in 2025. Submerged macrophyte biomass was mainly distributed in shallow zones with water depth less than 2.0 m, showing uneven spatial distribution and prominent interannual fluctuations in high-biomass regions. Spatial autocorrelation analysis indicated that submerged macrophytes formed aggregated communities characterized by meadow-canopy combined growth type and meadow type ($P < 0.001$). High-biomass communities were significantly aggregated in shallow areas within 2.0 m depth ($P < 0.01$), whereas low-biomass communities presented significant aggregation in deep zones deeper than 2.0 m ($P < 0.01$). Such aggregation patterns were strongly affected by community size and properties of adjacent communities. (3) Multiple linear regression revealed that whole-lake average biomass was significantly constrained by Chla ($P < 0.01$), $NH^4_+$-N ($P < 0.01$) and pH ($P < 0.05$). Among these variables, $NH^4_+$-N ($P < 0.05$) also acted as a key factor regulating the dominance of submerged macrophytes. (4) Comprehensive analysis demonstrated that Lake Caohai transitioned from the macrophyte-dominated clear-water state to an intermediate macrophyte-algal state in 2017, and recovered to the macrophyte-dominated clear-water state in 2024. Nevertheless, the contemporary submerged macrophyte biomass remains near the lower bound of the predicted threshold range (925.9—1735.8 g • $m^{-2}$) required to sustain the macrophyte-dominated clear-water regime. Additionally, annual Characeae species are the absolute dominant taxa, implying potential risks of regime degradation. We propose enhancing submerged macrophyte diversity by enriching growth forms, constructing multi-species assemblages, implementing zonal restoration according to water depth and pH gradients, and rationally regulating fish carrying capacity to strengthen ecosystem stability and consolidate the macrophyte-dominated clear-water regime. This study provides scientific support for the prevention of submerged macrophyte degradation and biodiversity restoration in Lake Caohai and other analogous lakes.

Keywords: Lake Caohai; Submerged Plants; spatial correlation; Macrophyte-Algae Transition; Diversity Restoration

沉水植物是维持湖泊清水稳态[1-2]、抑制水华爆发、提供生物栖息地和增强水体自净能力的关键生态类群[3-4]。然而，受富营养化、气候变化、氮沉降[5]和人类活动等多重压力影响[6-7]，全球浅水湖泊普遍面临沉水植物显著衰退的趋势[6]。贵州草海作为长江支流横江的源头湖泊，是贵州省最大的高原天然淡水湖泊，历史上以茂盛的沉水植物著称，覆盖率曾高达 90%[7]。2021 年，草海沉水植物大面积衰退，覆盖度锐减至 16%，浮游植物大量增殖，水华风险升至轻度及以上[8]。草海作为国家级自然保护区，高原湿地的典型性和特殊性使其生态系统尤为敏感[7]，因此厘清草海沉水植物演替与驱动机制，对高原浅淡水湖泊的管理具有重要参考价值。

1983 年以来，草海开展了数次沉水植物调查，但已有研究多聚焦于营养盐、风浪扰动等单一环境因子的影响[9-11]，且调查周期较短[7,12-14]，缺乏长期时空演变驱动因子的系统解析，尤其较少关注沉水植物群落空间聚集格局对植被稳定性的生态意义。为此，本研究整合 1983—2020 年的历史数据和 2021—2025 年的

实地监测数据，运用多元线性回归、冗余分析和空间自相关分析等方法，系统评估草海沉水植物群落结构及生物量变化。研究旨在：（1）明晰草海沉水植物演替特征；（2）识别年际与空间尺度上交互作用对沉水植物群落结构及稳定性的影响；（3）探讨草海稳态转换时间节点及转化机制对沉水植物多样性恢复的启示，以期为草海及类似湖泊草型清水稳态的维持提供适应性管理科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

草海（26°44'37"~26°57'07"N，104°03'22"~104°20'40"E）位于贵州省毕节市威宁彝族回族苗族自治县，正常蓄水面积为 19.8 km$^2$，多年常水位高程为 2171.7 m，平均水深不足 2 m。湖泊补给主要依赖降水、入湖河流和地下水[8]。研究区地形如图 1a 所示。

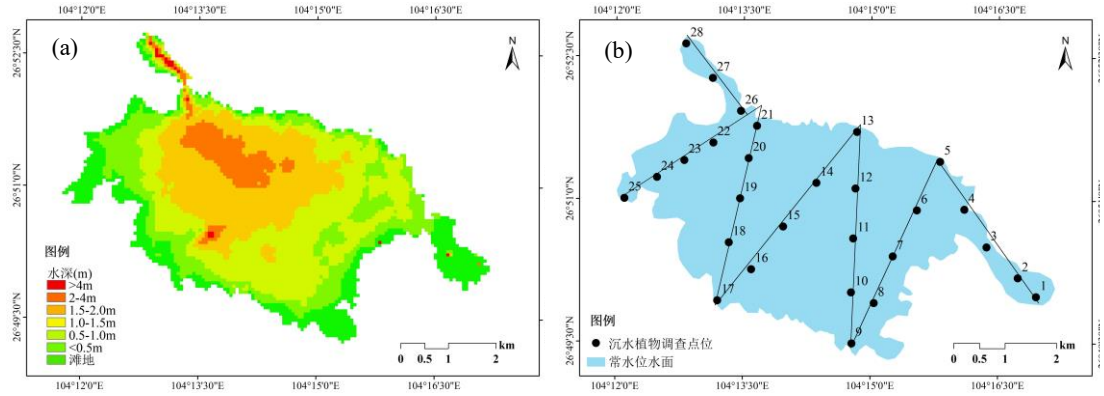


图 1　草海水下地形图（a）样点分布图(b)

Fig.1 （a）Topography underwater of Lake Caohai,(b）Sampling Point Distribution Map

### 1.2 样品采集与处理

1.2.1 沉水植物调查 2021—2025 年间，于沉水植物生物量最高积累期秋季进行野外监测，共设置 7 条样线（图 1b），每条样线设置 3~5 个采样点，同时结合水域深浅、湖湾差异、沉水植物群落的疏密度，选择有代表性的区域加密布点，定点定人开展调查。使用手持 GPS 定位到采样点，使用赛氏盘测得透明度；在以样点为中心约 10 m²区域内，使用采草夹随机采集 10 次沉水植物，单次采样面积为 0.25 m$^2$，洗净后分类称鲜重，记录物种、生长型及沉水植物频度，将 10 次的均值作为该样点的数据[15]。

1.2.2 数据来源 水质数据来源于毕节市生态环境局及草海科学考察报告[7]与相关文献[16]，包括总氮（TN）、总磷（TP）、氨氮（$NH_4^+$-N）、高锰酸盐指数（$COD_{Mn}$）、叶绿素 *a*（Chla）、pH、透明度（SD）及水深（H）等；沉水植物历史生物量数据来源于草海科学考察成果[7]及相关文献[12-14,17-21]，浮游植物丰度数据引自文献[7,17,22]；水位数据来源于草海国家级自然保护区管理委员会[23]。草海水下地形数据来源于威宁彝族回族苗族自治县水务局[24]。

### 1.3 数据分析与制图

1.3.1 沉水植物数据处理 参照景观生态学斑块概念，以单个采样点代表一个局域群落[25]。根据生态适应策略差异，草海沉水植物可分为草甸型和冠层型 2 种生长型。其中，草甸型沉水植物的茎或分枝短，植冠低矮，绝大部分生物量贴近沉积物附近分布，如球状轮藻（*Chara globularis Thuill.*）、钝节拟丽藻（*Nitellopsis obtusa Grov.*）、普生轮藻（*Chara vulgaris L.*）、大茨藻(*Najas marina*)和微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)、苦草*(Vallisneria natans)*；冠层型沉水植物的茎或分枝长，植冠高大，绝大部分生物量被托举到水面附近，如穿叶眼子菜(*P. perfoliatus*)、黑藻(*Hydrilla verticillata*)、穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)、篦齿眼子菜(*Stuckenia pectinata*)、竹叶眼子菜(*P. wrightii*)及光叶眼子菜(*P. lucens*)[26]。为便于分析，将草甸型、冠层型、草甸型-冠层型复合生长型分别用 1、2、3 表征。以群落总生

物量大小作为优势群落类型划分的依据[27]。其中，草海历年研究多将轮藻科合并统计生物量[14,28]，同时，草海湖区轮藻科植物多呈混生、伴生状态且植株质地偏脆易断裂，难以完全分类，本研究亦合并轮藻科沉水植物生物量。另外 1983、2005 调查资料中“狐尾藻”（拉丁文标注 *Myriophyllum spicatum*），狭义狐尾藻存在分化的水上叶、水下叶，并非纯沉水植物，与草海长期实地调查结果不符，因此将 1983、2005 年历史数据中的 “狐尾藻” 统一订正为穗状狐尾藻；参照《中国植物志》[29]1983 年前后植物标本记录，大茨藻在 1983 年、2005 被鉴定为茨藻，本研究统一表述为大茨藻。结合历史资料与本次现场监测结果，依据草海沉水植物物候规律及群落特点，夏季或秋季沉水植物生物量最大，因此以最大生物量开展相关分析。

1.3.2 数据分析与制图　通过 QGIS 软件，采用泰森多边形表征沉水植物群落[15]；通过反距离权重(IDW)插值绘制生物量空间分布图；基于水下地形数据制作湖区水下数值高程模型（DEM），并相应提取水深线，进一步通过栅格曲面体积（Raster surface volume）工具，以逐年平均水位计算对应的湖泊库容与水面面积；以各水位下的湖泊库容除以同期水面面积，求得湖区平均水深；基于充足的野外调查样本，运用空间自相关分析，绘制草海不同沉水植物的生长型及生物量的空间聚集分布图。使用 R 进行统计分析，其中沉水植物生长型、生物量与环境因子的关系采用多元线性回归和冗余分析(RDA)探讨，其中剔除方差膨胀因子(VIF)大于 10 的高共线性环境因子，以优化模型可靠性。

1.3.3 空间自相关性分析　空间自相关是一种空间统计方法，研究变量潜在的空间相互依赖性，是检验变量属性值是否显著与其相邻空间的属性值相关联的重要指标。空间自相关包括全局自相关和局部自相关，测度指标分别是全局莫兰指数（Global Moran' s I，I）和局部莫兰指数（Local Moran's I，I'），其中 I 表征全区域空间要素属性值聚合或离散的程度。I'可进一步确定空间要素在空间概化条件下的空间集聚区或孤立区位置。空间相互依赖性的概化关系包括反距离（INVERSE_DISTANCE，表示空间上越靠近，单元间影响的可能性就越大，可表征空间规模影响）和共享边界、结点或重叠的空间（CONTIGUITY_EDGES_CORNERS，表示相邻单元属性影响）[30]。

I 值范围为-1.0~1.0，正值为空间正相关（高值与高值聚集、低值与低值聚集），负值为负相关（高值与低值离散），0 表示随机性；值越大聚集程度越高，值越小空间差异越大[30-31]。I 的计算公式如下：

$$I=\frac{\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}w_{i,j}(x_i-\bar{x})\quad(x_j-\bar{x})}{s^2\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}w_{i,j}} \tag{1}$$

其中，n 是空间区域数目，$x_i$ 和 $x_j$ 表示单元 i 和 j 的属性值，$w_{ij}$ 是空间权重系数矩阵，表示各空间区域邻近关系。$S^2$ 是所有空间权重的聚合：

$$s^2=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(x_j-\bar{x})^2 \tag{2}$$

I'计算公式如下：

$$I'=\frac{n\ (x_i-\bar{x})\sum_{j=1}^{n}w_{i,j}(x_j-\bar{x})}{\sum_{i=1}^{n}(x_i-\bar{x})} \tag{3}$$

式中，当 I' >0 时，区域空间单元 i 与相邻空间单元 j 存在较强的正空间自相关关系，表示局部空间集聚，当 I' <0 时，说明存在较强的负空间自相关关系，n 是空间单元数目，$x_i$ 和 $x_j$ 表示单元 i 和 j 的属性值，$w_{ij}$ 是空间权重系数矩阵。

1.3.4 物种优势度计算　统计沉水植物的频度(RF)和生物量(RB)，据此确定其优势度（DV）[32]。公式为：

$$DV = [(RF + RB) / 2] \times 100\% \quad (4)$$

$$RF = \text{该物种频度/所有物种频度之和} \times 100\% \quad (5)$$

$$RB = \text{该物种生物量/所有物种生物量之和} \times 100\% \quad (6)$$

1.3.5 草-藻稳态转换状态识别　根据 Bachmann 等的方法对藻型稳态和草型稳态进行划分[33]：R=沉水植物干重/浮游藻类干重；R≥100 为草型清水态，R≤1 为藻型浊水态，1＜R＜100 为草藻中间态。其中浮游植物干重生物量可由浮游藻类叶绿素 a 含量乘以 70 再乘以湖泊平均水深得到获得[34]。沉水植物干重生物量由实测湿重生物量结合样品含水率换算求得，计算公式为干重 = 湿重 ×(1−含水率)。沉水植物含水率根据历年监测数据取均值，为 89%[7]。

## 2 结果与分析

### 2.1 沉水植物群落结构现状及变化趋势

2.1.1 沉水植物物种组成现状及变化趋势　1983—2025 年，草海沉水植物物种数呈波动下降后逐渐恢复趋势。历史调研数据显示，1983 年记录 7 科 17 种，2005 年为 7 科 16 种，2011—2013 年为 7 科 17 种，2014—2015 年为 6 科 13 种，2016 年为 7 科 18 种，2017 年为 6 科 12 种，2018—2019 年为 5 科 13 种。现场调查表明，2021 年共记录沉水植物 7 科 15 种，2022 年为 6 科 11 种，2023 年为 5 科 9 种，2024 年为 5 科 12 种，2025 年为 6 科 15 种。总体来看，草海眼子菜科物种最丰富，常年维持在 4~8 种之间（附表 1）。

2.1.2 优势物种演替趋势 1983—2025 年，草海沉水植物优势种演替呈现草甸型与冠层型占比相对均衡、冠层型占绝对优势两种特征，其中 2016—2017 年，冠层型沉水植物占绝对优势（DV:92.6%~96.6%），主要为光叶眼子菜、穗状狐尾藻等。2021—2025 年草海沉水植物主要优势种为草甸型轮藻（普生轮藻、钝节拟丽藻）和大茨藻，以及冠层型穗状尾藻和篦齿眼子菜。其中轮藻科（DV:17.8%~61.2%）优势度稳定上升，大茨藻（DV:5.5%~50.2%）优势度稳定下降，篦齿眼子菜（DV:8.2%~35.0%）优势度波动变化，穗状狐尾藻（DV:3.6%~12.9%）波动上升。总体上，1983—2025 年，光叶眼子菜、竹叶眼子菜、海菜花、微齿眼子菜优势度明显降低（表 1），轮藻（普生轮藻、钝节拟丽藻、球状轮藻、胶质丽藻）、篦齿眼子菜优势度显著上升，且波动较大；大茨藻、穿叶眼子菜优势度不稳定。

表 1 1983—2025 年草海湖区沉水植物优势度演化 [a]

Tab.1 Succession of submerged macrophytes dominance in Lake Caohai during1983—2025[a]

| 物种 | 1983年[b] | 2005年[b] | 2016年[c] | 2017年 | 2021年 | 2022年 | 2023年 | 2024年 | 2025年 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 光叶眼子菜 | 21.8% | | 68.9% | 60.0% | 7.2% | 1.9% | | 0.5% | 0.3% |
| 普生轮藻+钝节拟丽藻（+球状轮藻+胶质丽藻）[b] | 17.2% | 17.3% | | 1.0% | 17.8% | 23.0% | 39.1% | 36.8% | 61.2% |
| 穗状狐尾藻 | 13.8% | 25.1% | 10.5% | 12.3% | 3.6% | 9.6% | 11.8% | 12.9% | 11.9% |
| 海菜花 | 11.3% | | | | 0.6% | | | | |
| 大茨藻 | 17.8% | 3.9% | 0.8% | | 50.2% | 23.7% | 22.6% | 10.5% | 5.5% |
| 穿叶眼子菜 | 7.7% | | 8.3% | 19.5% | 2.1% | 3.9% | 4.9% | 12.6% | 5.9% |
| 轮叶黑藻 | 2.4% | 3.7% | 1.9% | 0.1% | | | | | 1.7% |
| 黄花狸藻 | 2.3% | | | | | | | | |
| 篦齿眼子菜 | 1.2% | 5.6% | | 0.4% | 13.7% | 35.0% | 15.1% | 19.7% | 8.2% |
| 竹叶眼子菜 | | 32.4% | | | 0.9% | 3.0% | 6.6% | 0.7% | 2.6% |
| 微齿眼子菜 | | 11.9% | 6.6% | 2.4% | 1.9% | | | 0.6% | |
| 小茨藻 | | | | | 1.4% | | | | |
| 苦草 | | | | | | | | 5.7% | 2.7% |
| 其他[c] | 4.5% | | 3.1% | 4.4% | 0.6% | | | | |

说明：a表示为沉水植物的历史数据及实地调查数据计算得到优势度。b表示1983、2005、2016年有胶质丽藻，其他年份无胶质丽藻；1983、2011-2013、2014-2015、2016、2024、2025年表示有球状轮藻，其他年份无球状轮藻。c表示对应年份的菹草、金鱼藻、眼子菜等冠层型植物。

2.1.3 群落结构变化 1983—2025 年，草海沉水植物群落结构渐进地由多物种简化至单一物种，又逐步恢复为多物种群落。1983、2005、2011—2013 年，草海多为 2~5 个物种组成的群落；2016—2019 年，除 2017 年多为 2~4 个物种组成的群落外，其他年份显著退化为以单一物种群落或 2 个物种组成的群落为主。2021—2025 年，则以 2~5 个物种组合的群落为主。尽管近年来草海沉水植物群落多样性逐步恢复，但群落组成发生明显转变，全湖逐渐演替为轮藻科与其他物种构成的组合群落占绝对优势的特征。

### 2.2 草海沉水植物生物量的时空差异及变化趋势

2.2.1 草海沉水植物时空分布特征及趋势 草海现状沉水植物生物量（255.1~965.0 g/m$^2$）显著低于 1983—2017 年（1386.1~3582.4 g/m$^2$）[7,14,28,35]，但近年来总体生物量呈现波动恢复趋势（表 2）。空间上，草海全湖沉水植物生物量空间分布不均（图 2），但多分布于 2.0 m 范围内的浅水区，且超高生物量（>1700 g/m$^2$）分布区呈现年际动态变化特性。

表 2 常水位条件下不同水深梯度草海沉水植物生物量（单位：g/m$^2$）

Tab.2 Biomass of submerged macrophytes in Lake Caohai along different water depth gradients under normal water level conditions

| 水深梯度 | <0.5m | 0.5~1.0m | 1.0~1.5m | 1.5~2.0m | 2.0~4.0m | >4.0m | 全湖平均值 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 021年 | -- | 402.8 | 832.3 | 475.1 | 253.1 | -- | 255.1 |
| 2022年 | 1125.0 | 444.1 | 350.3 | 128.4 | 11.3 | -- | 269.1 |
| 2023年 | -- | 370.1 | 871.4 | 65.2 | 51.3 | -- | 871.8 |
| 2024年 | -- | 304.3 | 369.4 | 125.2 | 55.4 | -- | 493.5 |
| 2025年 | -- | 278.6 | 1502.9 | 992.4 | 339.6 | -- | 965.0 |

说明：“--”表示未调查到相关数据。

2.2.2 草海沉水植物时空间分布聚集特征 2021—2025 年，部分年份、部分湖区草海沉水植物存在空间聚集特征（图 3）。关于生物量，多年常水位条件下，2m 以内的浅水区，2022 年东南部湖区轮藻科植物（$P$<0.001）、2024 年东南部湖区大茨藻（$P$<0.01）、2025 年东南部湖区穗状狐尾藻（$P$<0.01）生物量呈现显著的高-高空间聚集特征，即无论一年生还是多年生沉水植物高生物量的区域显著性连片分布；同时，多年常水位条件下，超过 2m 的深水区，2024 年大茨藻（$P$<0.01）、2025 年穗状狐尾藻（$P$<0.01）及 2025 年总体沉水植物（$P$<0.01）生物量呈现显著的低-低空间聚集特征，即低生物量的区域连片分布。关于生长型，2022 年东北部湖区（$P$<0.001、2025 年中南部湖区（$P$<0.001）呈高-高空间聚集特征，即草甸型与冠层型复合的区域显著性连片分布。通过 I 指数分析可知，草海沉水植物生物量、生长型的空间分布受群落规模（INVERSE_DISTANCE）和相邻群落属性（CONTIGUITY_EDGES_CORNERS）的共同影响（表 3），而空间分布格局显示生物量同时还受水深限制。

表 3 草海沉水植被空间自相关性分析结果

Tab.3 Results of spatial correlation analysis for submerged vegetation in Caohai

| 指标 | 空间相关方式 | I | P |
|---|---|---|---|
| 2022年轮藻生物量 | CONTIGUITY_EDGES_CORNERS | 0.175 | <0.001 |
| | INVERSE_DISTANCE | 0.121 | <0.001 |
| 2022年生长型 | CONTIGUITY_EDGES_CORNERS | 0.328 | <0.001 |
| | INVERSE_DISTANCE | 0.295 | <0.001 |
| 2024年大茨藻生物量 | CONTIGUITY_EDGES_CORNERS | 0.105 | <0.01 |
| 2025年穗状狐尾藻生物量 | CONTIGUITY_EDGES_CORNERS | 0.166 | <0.01 |
| | INVERSE_DISTANCE | 0.180 | <0.001 |
| 2025年平均生物量 | INVERSE_DISTANCE | 0.116 | <0.01 |
| 2025年生长型 | INVERSE_DISTANCE | 0.178 | <0.001 |

2.2.3 草海沉水植物与环境因子的响应关系 1983 年—2016 年，草海 TN、$NH_4^+$-N 及 Chla 波动下降（图 4），pH 及 $COD_{Mn}$ 波动变化，除 1983 年 TP 浓度处于历史最高值外，TP 几乎逐渐上升；此阶段，沉水植物物种数除 2014—2015 年物种数较低外（13 种），其他年份为 16~18 种，除 2016 年重点优势物种（DV>10%）冠层型占绝对优势且以单一物种或 2 个物种组合的群落为主，其他年份重点优势物种包括冠层型及草甸型物种且以 2~5 个物种组合的群落类型为主，总体生物量较高。2017—2024 年，TN、$NH_4^+$-N、CODMn

基本逐渐上升，Chla 波动上升至历史高值后逐渐降低；此阶段，除 2021 年物种数为 15 种，其他年份仅 9~12 种，除 2017 年重点优势物种冠层型占绝对优势，其他年份包括冠层型及草甸型优势物种，群落结构由 2017 多为 2~4 个物种组成的群落演替为 2018—2019 年以单一物种群落或 2 个物种组成的群落为主，又逐渐恢复至 2021—2024 以 2~5 个物种组合的群落为主，总体生物量显著降低后逐渐恢复。2025 年，TP、TN、$NH_4^+$-N、$COD_{Mn}$ 及 Chla 相对于前期均有明显下降，沉水植物物种数恢复至 14 种，轮藻逐渐演替为绝对优势种，以 2~5 个物种组合群落为主，生物量进一步恢复。多元线性回归分析表明（表 4），Chla（$P$<0.01）、$NH_4^+$-N（$P$<0.01）、pH（$P$<0.05）对全湖沉水植物平均生物量存在显著抑制作用。冗余分析(RDA)结果显示（图 5a），环境因子共同解释约 49.6%的沉水植物优势度（DV）变异，其中 $NH_4^+$-N(贡献度为 28.1%，$P$<0.01）是沉水植物优势度的主要影响因子，其中，轮藻科植物、篦齿眼子菜、穗状狐尾藻、竹叶眼子菜、大茨藻等优势度与 $NH_4^+$-N 正相关，光叶眼子菜、轮叶黑藻、微齿眼子菜等优势度与 $NH_4^+$-N 负相关。

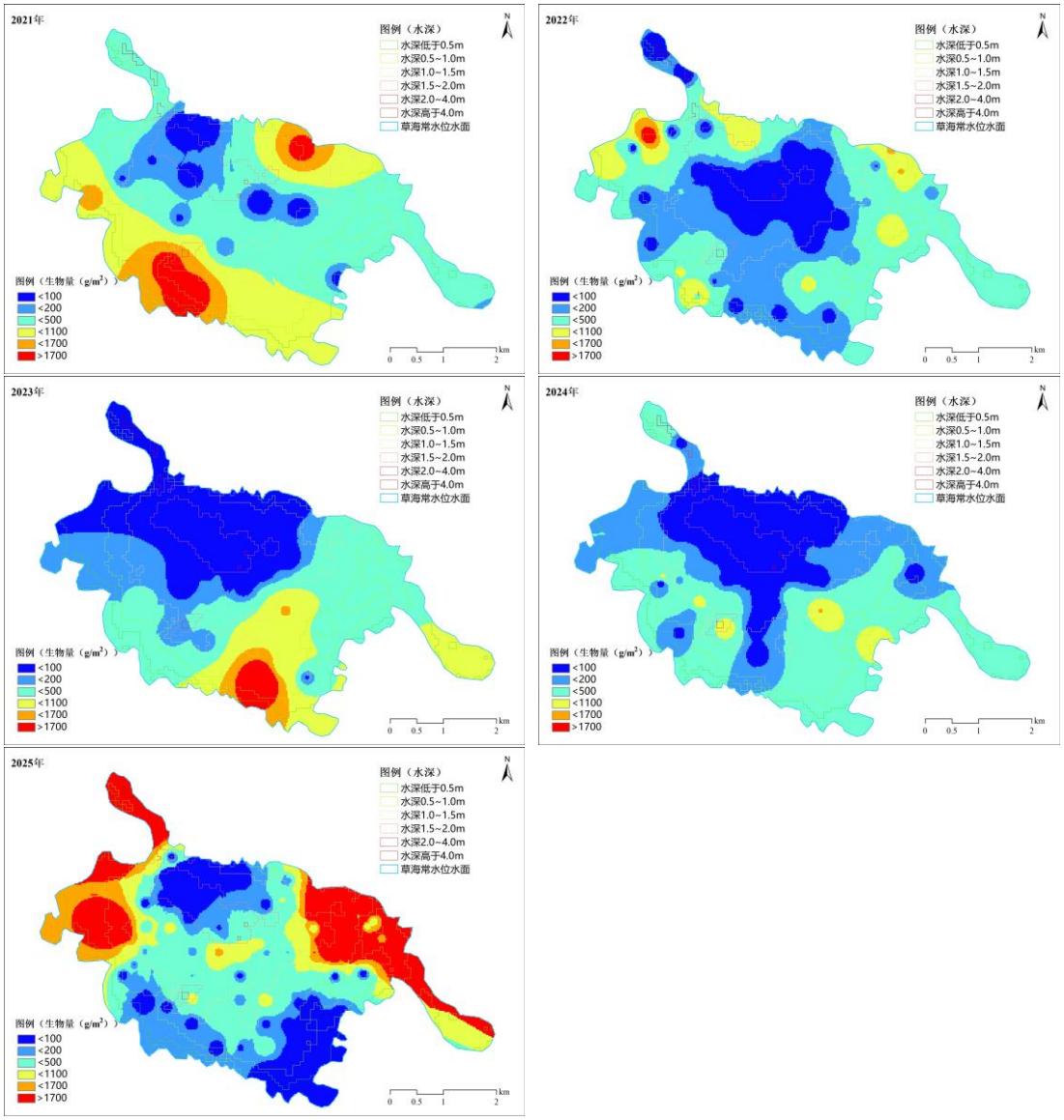


图 2 草海沉水植物生物量空间分布

Fig.2 Spatial Distribution of Submerged Macrophyte Biomass in Lake Caohai

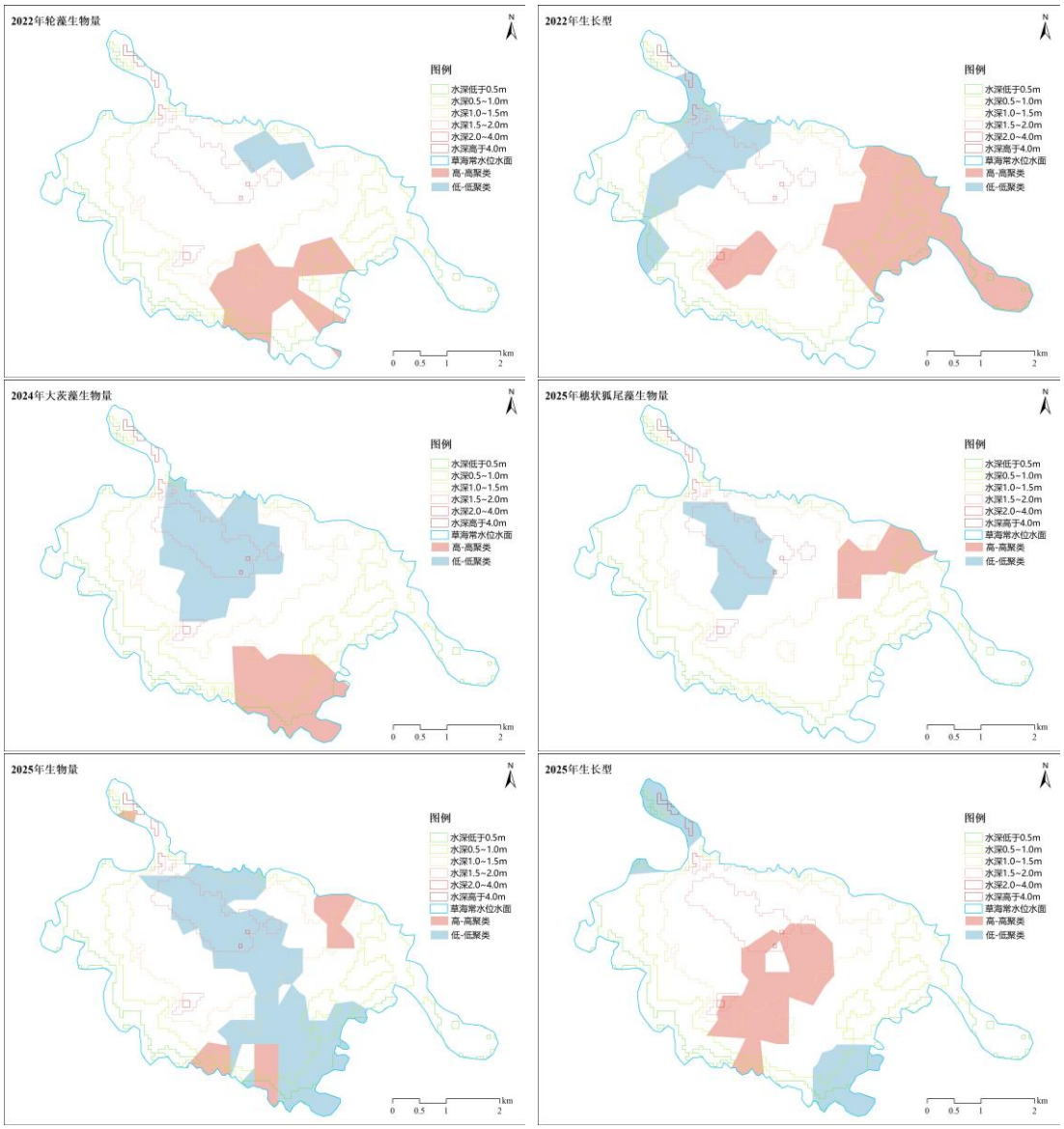


图 3 草海沉水植物空间自相关性

Fig.3 Spatial autocorrelation in Lake Caohai

表 4 草海沉水植物生物量与环境因子多元回归模型

Tab.4 Multiple Regression Model of Submerged Macrophyte Biomass, Coverage and Environmental Factors in Lake Caohai

| **响应变量** | **回归模型** | **P** | **$R^2$** | **F** |
|---|---|---|---|---|
| 生物量 | 14541.4-1371.9pH*-60310.7Chla**-1554.6$NH_4^+$-N** | <0.01 | 0.821 | 17.824 |

**$P$<0.01，*$P$<0.05

## 3 讨论

3.1 **草-藻稳态转换趋势** 根据 R 值判定，2005—2016、2024—2025 年草海属于草型清水状态；1983 年、2017—2023 年，草海处于草藻中间态。按照 Bachmann 的方法[33]核算，以草藻中间态期间 Chl.*a* 浓度（15.0~

28.12)ug/L 为基础，要遏制草海向藻型化发展，常水位条件下（水位高程 2171.7 m），全湖沉水植物平均生物量需达到约 925.9~1735.8 g/m$^2$；近年来草海实际生物量（表 5）基本低于该阈值。研究报道在高密度的种群或者群落中，随着个体生长，由于空间、资源等竞争将导致部分个体非破坏性死亡而引起的种群密度下降[36-37]，本研究中，草海超高生物量区域及大茨藻、穗状狐尾藻及轮藻科植物的高生物量聚集区域不持续稳定存在，佐证了这一观点。而草海沉水植物近年来逐渐演替至 2025 年轮藻科植物占绝对优势（DV:61.2%）、生物量占比高达 83.5%，且轮藻植物具有聚生的特征，排他性很强[38]，综合推测当前草海草型清水态尚不稳定。

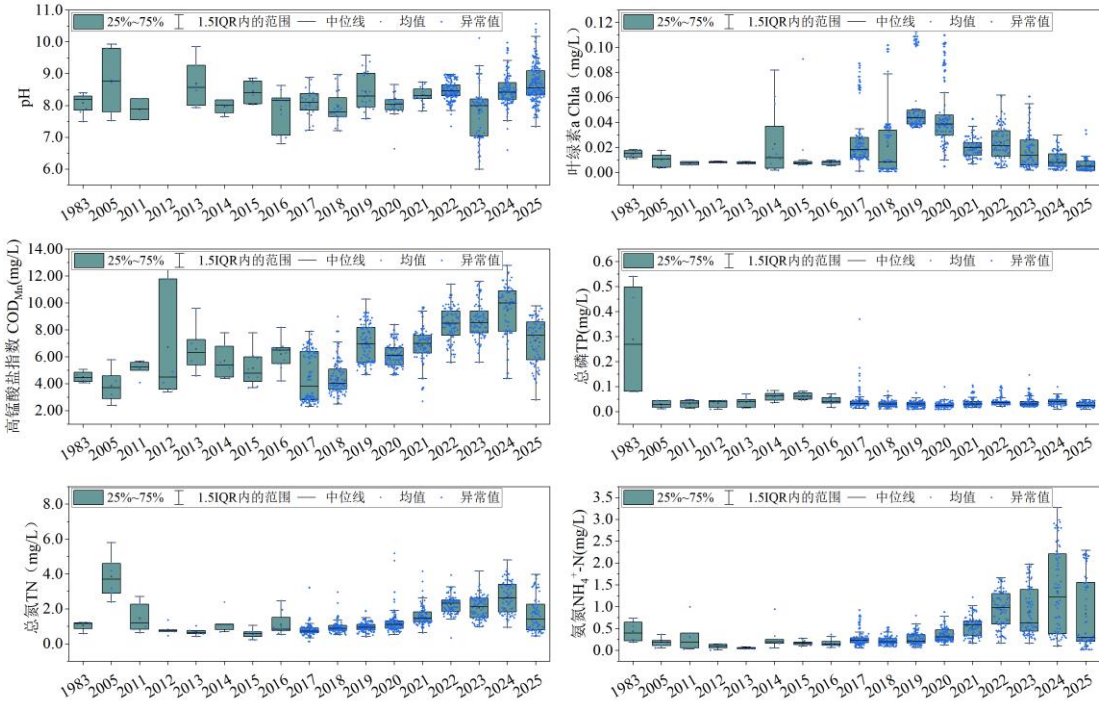


图 4 草海 pH、叶绿素 *a*、高锰酸盐指数、氨氮、总磷变化趋势

Fig.4 Variation Trends of pH, Chlorophyll-a, Permanganate Index, Ammonia Nitrogen and Total Phosphorus in Lake Caohai

表 5 草海稳态转化情况（1983—2025 年）

Tab.5 Regime Shifts in Lake Caohai (1983–2025)

| 年份 | Chla(ug·L$^{-1}$) | R$^a$ | 生物量（g·m$^{-2}$） | 平均水深（m） | 状态 |
|---|---|---|---|---|---|
| 1983 | 15.0 | 96.9 | 1386.1 | 1.5 | 草藻中间态 |
| 2005 | 10.3 | 181.7 | 1606.5 | 1.35 | 草型清水态 |
| 2011 | 7.5 | 532.3 | 3058.8 | 1.2 | 草型清水态 |
| 2012 | 8.4 | 901.8 | 2731.4 | 0.57 | 草型清水态 |
| 2016 | 8.1 | 532.8 | 3582.4 | 1.3 | 草型清水态 |
| 2017 | 27.0 | 82.2 | 1538.6 | 1.09 | 草藻中间态 |
| 2020 | 45.8 | 13.3 | 501.7 | 1.3 | 草藻中间态 |
| 2021 | 19.9 | 17.3 | 255.1 | 1.16 | 草藻中间态 |
| 2022 | 23.9 | 19.4 | 269.1 | 0.91 | 草藻中间态 |
| 2023 | 18.2 | 97.6 | 871.8 | 0.77 | 草藻中间态 |
| 2024 | 10.6 | 114.1 | 493.5 | 0.64 | 草型清水态 |
| 2025 | 6.4 | 283.3 | 965.0 | 0.84 | 草型清水态 |

a 表示计算方式参照 Bachmann 的方法[33]。

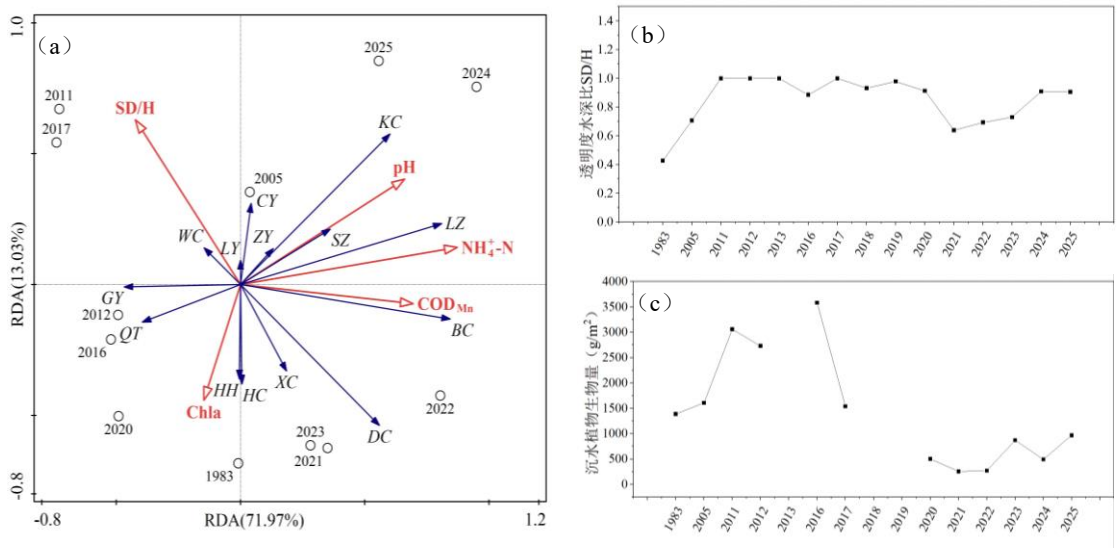


图 5 草海沉水植物优势度（DV）与环境因子的双序图（a）、透明度与水深比值（b）及沉水植物生物量(c)变化趋势

Fig.5 Biplot of DV of Submerged Aquatic Vegetation Communities and environmental factors(a) 、Variation Trends of Secchi and Water Depth Ratio(b) and Submerged Macrophyte Biomass（c） in Lake Caohai

注：对于图（a），$NH_4^+$-N-氨氮、$COD_{Mn}$-高锰酸盐指数、Chla-叶绿素、pH-pH 值、SD/H-透明度水深比。ZY-竹叶眼子菜，KC-苦草，SZ-穗状狐尾藻生物量，LY-轮叶黑藻，WC-微齿眼子菜、CY-穿叶眼子菜，GY-光叶眼子菜，BC-篦齿眼子菜，DC-大茨藻，XC-小茨藻，LZ-轮藻科植物，HC-海菜花，HH-黄花狸藻，QT-其他。

Note: For figure（a）, $NH_4^+$-N-Ammonia Nitrogen, $CODM_n$- Permanganate Index, Chla- Chlorophyll a, pH-pH Value, SD/H- Secchi Depth-Water Depth Ratio, ZY-*Potamogeton wrightii,* KC-*Vallisneria,* SZ-*Myriophyllum spicatum,* LY-*Hydrilla verticillata,* WC-*Potamogeton maackianus,* CY-*Potamogeton perfoliatus,* GY-*Potamogeton lucens,* BC-*Stuckenia pectinata,* DC-*Najas marina.* XC- *Najas minor,* LZ-Characeae, HC-*Ottelia acuminata,* HH-*Utricularia aurea,* QT- Other Submerged Macrophytes

3.2 草-藻稳态转换过程中沉水植物演变机制　本研究认为，草海沉水植物的演替受环境因子、水深变化、群落空间聚集格局自调控与鱼类调控的共同影响。1983—2025 年，草海 pH 偏碱性且总体呈现波动上升趋势（图 4），近年来 $NH_4^+$-N 处于历史较高水平，而高氨氮对沉水植物有生理胁迫效应[39]，并且在滇池和洱海的围隔实验中证实了二者的协同毒性效应[39-40]，导致了对 pH[29]及 $NH_4^+$-N（图 5a）敏感的物种逐渐退化，如微齿眼子菜、光叶眼子菜等。同时，随着近年草海水深显著下降（表 5），轮藻科植物除营养生殖外，还能在水浅时产生较多的受精卵[38,41]，在适宜条件下数星期至数月即可萌发[42]，有利于轮藻科植物快速建群增加优势度。另外，鱼类调控同样深刻影响了草海沉水植物群落的演替。草海于 2017 年开始禁渔，至 2019 年全面禁渔，捕捞压力消失可能导致底栖扰动型及草食性鱼类过量增殖[43]，加剧底泥扰动和水质恶化并引发沉水植物退化。类似现象在梁子湖和洪湖亦有报道：梁子湖禁渔后 TP 年均值上升约 80.5%，沉水植物覆盖度由禁渔前（2018 年前）的约 15%降至约 5%[44]；洪湖禁渔后水质持续恶化，沉水植物生物量由禁渔前约 3000g • $m^{-2}$ 降至约 1500g • $m^{-2}$[45]。而草海能从草藻中间态逐渐恢复为草型清水态，得益于湖区光照条件始终良好（SD/H>0.3）叠加水位下降，满足沉水植物正常生长需求[46]；以及 2022—2024 年实施的针对性鱼类群落调控措施[8]缓解了鱼类扰动的负面作用，为沉水植物恢复创造了条件。

3.3 对草海沉水植物多样性恢复的启示　针对现阶段草海草型清水状态的恢复尚不稳定风险，建议逐步提升沉水植物多样性，从沉水植物群落结构自维持能力、环境胁迫防控、空间格局优化与鱼类调控等维度协同施策，推进水生态系统的稳定性。具体包括（1）分区恢复物种多样性，提升恢复成效。本研究一定程度也证实了 pH 与 $NH_4^+$-N 的协同胁迫是导致敏感物种衰退的主要驱动因子，同时高生物量连片分布趋于受水深限制。因此，在 pH 和 $NH_4^+$-N 适宜的生境，逐步恢复微齿眼子菜、光叶眼子菜及海菜花等；同

时考虑在浅水区（2.0 m 以内）逐步恢复竹叶眼子菜等冠层型耐深水物种。（2）恢复群落物种及生长型多样性，强化群落自稳性。研究认为单一草甸型或冠层型群落均不稳定：前者对光和空间的竞争能力较弱，后者对沉积物的覆盖作用差且向沉积物释放氧气的能力低，可能加速湖泊富营养化进程[26,29]。同时本研究也发现，在草藻中间态发生前，如 2016 年，植物群落物种数显著简化、冠层型物种优势度极端偏高；而随着草型清水稳态的转换，植物群落物种数趋于多样化。（3）发挥生物调控作用，适当辅以人工调控措施，提升水生态系统稳定性。一方面，发挥沉水植物空间聚集特征的自调控作用，考虑超高生物量不稳定特征，适当管控轮藻、大茨藻、穗状狐尾藻等形成的连片超高生物量，以及考虑群落聚集特征受群落大小和相邻群落属性影响特征，适当构建生长型复合统一、规模适宜的区域生物量积累；同时动态掌握草食性等鱼类的适宜承载量与沉水植物群落的动态演变关系，避免生态系统失衡。

3.4 研究展望　未来研究应立足草海岩溶湖泊的特殊性，通过控制实验量化沉水植物对水体 pH 的反馈调节作用；同时持续监测气候变暖背景下水温、$NH_4^+$-N 与 pH 的协同效应对沉水植物生长的综合影响。此外，应持续跟踪鱼类最佳适宜承载量，探究沉水植物多样性恢复过程中形成空间聚集效应的适宜规模，为草海沉水植物多样性的长期维持提供实践经验与科学参考。

## 4 结论

本研究于 1983—2025 年历史资料与实地调查数据的综合分析，得出以下结论：（1）草海沉水植物经历了明显的先衰后恢复过程，主要群落结构逐渐简化后又逐渐区域复杂化，轮藻科植物取代大茨藻、光叶眼子菜、竹叶眼子菜等成为新的优势类群。（2）全湖平均生物量主要分布在 2.0 m 以内的水域，空间分布不均且高生物量区域呈现年际动态变化特征，在部分湖区存在显著的生物量或生长型聚集区。（3）叶绿素 *a* 和 $NH_4^+$-N、pH 对生物量有显著抑制作用，$NH_4^+$-N 还显著影响沉水植物优势度。（4）1983—2025 年，草海经历了草藻中间态-草型清水态-草藻中间态-草型清水态演替阶段，近年全湖沉水植物平均生物量处于维持稳态所需的理论阈值区间下限（925.9~1735.8 g/m$^2$），且以轮藻科植物为绝对优势种，系统存在重新滑向草藻中间态的风险。（5）维持草海沉水植物多样性可考虑丰富群落生长型及物种数，结合水深、pH 等环境因子分区恢复适宜物种，并关注鱼类的适宜承载量，提升水生态系统的稳定性。

致谢与有关声明：感谢审稿人提出的建设性修改意见。杜明普负责本研究的构思，完成数据统计分析、图表绘制及论文初稿撰写。李瑞雯负责全文逻辑梳理及摘要、结论优化，并为本研究提供经费支持。郭艳敏、蒋宏忱、王英才负责完善本文讨论部分内容。刘迪、翟运承担水质数据收集工作，并协助现场监测相关工作。陈珊、史银魁、肖鹏负责本研究的监测与样品采集。论文在语法润色及文献检索阶段，使用了豆包 AI 工具的辅助支持。作者承诺所有 AI 工具生成内容均经作者逐一审阅、按需修订，论文全部内容由署名作者承担完整学术责任。论文关联数据，读者可在正文表格及附表获取，其他数据可通过 Dumingihb@163.com 与作者联系后根据实际情况提供。

## 5 附件

附表见电子版（DOI 10.18307/2027.0433）。

## 6 参考文献

[1] Gao HL, Qian X, Wu HF *et al*. Combined effects of submerged macrophytes and aquatic animals on the restoration of a eutrophic water body—a case study of Gonghu Bay, Lake Taihu. *Ecological Engineering*, 2017, **102**: 15-23. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2017.01.013.

[2] Phillips G, Willby N, Moss B. Submerged macrophyte decline in shallow lakes: What have we learnt in the last forty years *Aquatic Botany*, 2016, **135**: 37-45. DOI: 10.1016/j.aquabot.2016.04.004.

[3] Yang T, Yuan CB, Cao T *et al*. Preliminary study on recovery and optimization of submerged macrophyte community in Lake Erhai, China. *J Lake Sci*, 2021, **33**(6): 1777-1787. DOI: 10.18307/2021.0614. [杨桐, 袁昌波, 曹特等. 洱海沉水植物群落恢复与优化初探.湖泊科学, 2021, **33**(6): 1777-1787.]

[4] Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M *et al*. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York, NY: Springer New York, 1998 DOI: 10.1007/978-1-4612-0695-8.

[5] Zeng L, He F, Dai ZG *et al*. Effect of submerged macrophyte restoration on improving aquatic ecosystem in a subtropical, shallow lake. *Ecological Engineering*, 2017, **106**: 578-587. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2017.05.018.

[6] Luo JH, Duan HT, Xu Y *et al*. Global trends and regime state shifts of lacustrine aquatic vegetation. *The Innovation*, 2025, **6**(3): 100784. DOI: 10.1016/j.xinn.2024.100784.

[7] 贵州草海国家级自然保护区管理委员会. 贵州草海国家级自然保护区综合科学考察报告. 2021.

[8] 生态环境部长江流域生态环境监督管理局生态环境监测与科学研究中心. 草海湿地生态系统全要素调查及精准诊断报告研究. 武汉：生态环境部长江流域生态环境监督管理局生态环境监测与科学研究中心, 2023.

[9] Hao PY, Li H, Lai CW *et al*. Impact of stoichiometric ratio of carbon to nitrogen in karst surface waters on biomass of submerged plants. *Journal of China Institute of Water Resources and Hydropower Research*, 2025，**23**(3)：265-285. [郝鹏云，李航，赖朝伟等，喀斯特地表水体碳氮化学计量比对沉水植物生物量的影响，中国水利水电科学研究院学报，2025，**23**(3)：265-285.]

[10] Li BN, Ma SY, Liu Y *et al*. Investigation of submerged macrophytes current situation and analysis of influence factors in Caohai, Guizhou. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, **48**(12): 2042-2054. DOI: 10.7541/2024.2024.0161. [李贝宁，马思怡，刘懿等. 贵州草海沉水植物现状调查与影响因素分析. 水生生物学报, 2024, **48**(12): 2042-2054.]

[11] Fu R, Sun K, Xu JL *et al*. Impact of submerged plant degradation on wind-driven currents and water quality in Caohai, a shallow lake. *Chinese Journal of Ecology*, 2025, **44**(10): 3308-3315. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202510.034. [傅睿，孙凯，许玖玲等. 沉水植物退化对浅水湖草海风生流及水质的影响. 生态学杂志, 2025, **44**(10): 3308-3315.]

[12] Dai LL, Chen X, Li LJ *et al*. Aquatic plant diversity and community succession in Caohai wetland, Guizhou Province. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(4): 869-876. DOI: 10.7541/2020.104. [代亮亮，陈翔，李莉杰等. 贵州草海水生植物多样性及群落演替. 水生生物学报, 2020, **44**(4): 869-876.]

[13] Dai LL, Yuan Q, Liu W *et al*. Flora characteristics and geographical distribution of aquatic plants in Caohai Wetland of Guizhou. *Guizhou Science*, 2022, **40**(2): 6-14. [代亮亮，袁旗，刘文等. 贵州高原湿地草海水生植物的区系特征与地理分布. 贵州科学, 2022, **40**(2): 6-14.]

[14]贵州科学院生物研究所. 草海科学考察报告. 贵阳：贵州人民出版社, 1986: 134-148.

[15] Song XX, Cai XB, Wang Z *et al*. Community change of dominant submerged macrophyte in Lake Honghu since 1950s. *J Lake Sci*, 2016, **28**(4): 859-867. DOI: 10.18307/2016.0420. [宋辛辛，蔡晓斌，王智等. 1950s 以来洪湖主要优势沉水植物群落变化. 湖泊科学, 2016, **28**(4): 859-867.]

[16] Xu M, Zhi JJ. Water quality variation trends in Caohai Lake of Guizhou Province in recent years. *Environmental Science and Management*, 2021, **46**(8): 55-60. [徐萌，支嘉健. 贵州省草海近年的水质变化趋势研究. 环境科学与管理, 2021, **46**(8): 55-60.]

[17]晁富生. 基于沉水植物近自然恢复的贵州草海适宜生态水位研究[研究论文]. 贵阳：贵州师范大学, 2024

[18]李安艳，环境科学与工程;环境科学.贵州草海稳态转换过程中浮游植物群落的响应特征[研究论文]. 贵阳：贵州师范大学，2023.

[19] Liu W, Li H, Zhang YW *et al*. Distribution status and changes in recent 30 years of aquatic vascular plants in Caohai of Guizhou. *Hubei Agricultural Sciences*, 2015, **54**(23): 5872-5876. [刘文，李宏，张玉武等. 贵州草海水生维管束植物分布现状及近 30 年变化特征研究. 湖北农业科学, 2015, **54**(23): 5872-5876.]

[20]蔡国俊. 草海喀斯特高原湿地水体富营养化与水生植物关系研究[研究论文]. 贵阳：贵州大学, 2016.

[21]朱四喜. 贵州草海水生湿地植物群落及物种图鉴. 北京：冶金工业出版社, 2019.

[22] Guo YM, Xu YZ, Li RW *et al*. Phytoplankton community structure and its relationship with environ-mental factors in Caohai Lake, Guizhou, China. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2024, **19**(3): 306-318. DOI: 10.7524/AJE.1673-5897.20231229001. [郭艳敏，许元钊，李瑞雯等. 贵州草海浮游植物群落结构特征及其与环境因子的关系. 生态毒理学报, 2024, **19**(3): 306-318.]

[23] 毕节市生态环境局. 2012—2025 年毕节市逐月草海水位表. 毕节：毕节市生态环境局，2025.

[24] 威宁彝族回族苗族自治县水务局. 草海水下地形图(1:500). 威宁：威宁彝族回族苗族自治县水务局，2018.

[25]邬建国. 景观生态学——格局、过程、尺度与等级. 2 版. 北京：高等教育出版社, 2007.

[26] Gao YM, Yin CY, Liu X *et al*. Changes of submerged macrophytes community in Lake Fuxian since 1960s. *J Lake Sci*, 2021, **33**(4): 1209-1219. DOI: 10.18307/2021.0421. [高弋明，殷春雨，刘霞等. 抚仙湖近 60 年来沉水植物群落变化趋势分析. 湖泊科学, 2021, **33**(4): 1209-1219.]

[27] Wu C, Tang WP, Shi YH *et al*. The succession of aquatic vegetation on the Changhu Lake wetland, Hubei Province. *Wetland Science*, 2007, **5**(2): 188-191. [吴翠，唐万鹏，史玉虎等. 长湖湿地水生植被演替研究. 湿地科学, 2007, **5**(2): 188-191.]

[28]张华海，李明晶，姚松林. 草海研究. 贵阳：贵州科技出版社, 2007: 141-152.

[29]中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第四十二卷，第一分册. 北京：科学出版社, 1993.

[30] Moran PAP. The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society*: *Series B*: *Methodological*, 1948, **10**(2): 243-251. DOI: 10.1111/j.2517-6161.1948.tb00012.x.

[31] Ding Y, Zhao JY, Zhang J *et al*. Spatial differences in water quality and spatial autocorrelation analysis of eutrophication in Songhua Lake. *Environmental Science*, 2021, **42**(5): 2232-2239. DOI: 10.13227/j.hjkx.202009244. [丁洋, 赵进勇, 张晶等. 松花湖水质空间差异及富营养化空间自相关分析. 环境科学, 2021, **42**(5): 2232-2239.]

[32] Chen HD. Structure and dynamics of macrophyte communities in lake Donghu, Wuhan. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1980, **11**(3): 275-284. [陈洪达. 武汉东湖水生维管束植物群落的结构和动态. 海洋与湖沼, 1980, **11**(3): 275-284.]

[33] Bachmann RW, Horsburgh CA, Hoyer MV *et al*. Relations between trophic state indicators and plant biomass in *Florida lakes*. *Hydrobiologia*, 2002, **470**(1): 219-234. DOI: 10.1023/A: 1015660922494.

[34] Scheffer M. Ecology of Shallow Lakes. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998: 76-118.

[35] 贵州省环境科学研究设计院。草海生态安全调查与评价报告. 贵阳：贵州省环境科学研究设计院，2019.

[36] Malkinson D, Tielbörger K. What does the stress-gradient hypothesis predict Resolving the discrepancies. *Oikos*, 2010, **119**(10): 1546-1552. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18375.x.

[37] Yang YW, Wang GX, Li XL *et al*. Research advances in plant density-dependent regulation and its responses to environmental change. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(8): 1813-1821. [杨元武, 王根轩, 李希来等. 植物密度调控及其对环境变化响应的研究进展. 生态学杂志, 2011, **30**(8): 1813-1821.]

[38] Li S, Wang QF, Wan XQ. Charophytes. *Biological Evolution*, 2014, (1): 51-52.[李莎，王启飞，万晓樵. 轮藻. 生物进化，2014, (1):51-52.]

[39] Wang HZ, Wang HJ, Li Y *et al*. The control of lake eutrophication: Focusing on phosphorus abatement, or reducing both phosphorus and nitrogen *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(5): 938-960. DOI: 10.7541/2020.111. [王洪铸, 王海军, 李艳等. 湖泊富营养化治理: 集中控磷, 或氮磷皆控 水生生物学报, 2020, **44**(5): 938-960.]

[40] Xiao YE, Chen KN, Dai XB *et al*. Dissolved inorganic carbon uptake in two submerged macrophytes from Taihu lake China. *Journal of Plant Ecology*: *Chinese Version*, 2007, **31**(3): 490-496. [肖月娥, 陈开宁, 戴新宾等. 太湖两种大型沉水植物无机碳利用效率差异及其机理. 植物生态学报, 2007, **31**(3): 490-496.]

[41] Wang HY, Yu D, Ni LY. Charophyte plants versus eutrophication of water body. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2014, **23**(5): 693-699.. DOI: 10.11870/cjlyzyyhj201405014 [王和云, 于丹, 倪乐意. 浅析轮藻植物与水体富营养化的关系. 长江流域资源与环境, 2014, **23**(5): 693-699.]

[42]韩福山. 中国淡水藻志-第三卷-轮藻门. 北京: 科学出版社, 1994.

[43] 李黔渝，徐汉. 高原湖泊草海应对 “鱼满为患”. 新华网半月谈，2023.

[44] Xu Y, Luo JH, Zhai JL *et al*. Analysis of regime shift process based on macrophyte-phytoplankton changes: A case study of Lake Liangzi. *J Lake Sci*, 2025, **37**(4): 1224-1236. DOI: 10.18307/2025.0414. [徐颖, 罗菊花, 翟金龙等. 基于草藻变化的湖泊稳态转换过程解析——以梁子湖为例. 湖泊科学, 2025, **37**(4): 1224-1236.]

[45] Liu X, Li EH, Xu J *et al*. Evolution mechanism of Lake Honghu wetland ecosystem and regime shift crucial thresh-old. *J Lake Sci*, 2023, **35**(3): 934-940. DOI: 10.18307/2023.0313. [刘昔, 厉恩华, 徐杰等. 洪湖湿地生态系统演变及稳态转换关键驱动因子阈值研究. 湖泊科学, 2023, **35**(3): 934-940.]

[46] 吴振斌，贺锋，刘碧云等. 水生植物与水体生态修复. 北京: 科学出版社, 2011.

附表1 草海常见沉水植物名录

| 序号 | 科 | 属 | 种 | 生长型 | 1983 | 2005 | 2011-2013 | 2014-2015 | 2016 | 2017 | 2018-2019 | 2021 | 2022 | 2023 | 2024 | 2025 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 轮藻科 *Characeae* | 轮藻属 *Chara* | 普生轮藻 *Chara vulgaris L.* | 草甸型 | √ | | | | √ | √ | | √ | √ | √ | √ | √ |
| 2 | | | 球状轮藻 *Chara globularis Thuill* | 草甸型 | √ | √ | √ | √ | √ | | | | | | √ | √ |
| 3 | | 拟丽藻属 *Nitellopsis Hy.* | 钝节拟丽藻 *Nitellopsis obtusa Grov.* | 草甸型 | √ | √ | √ | √ | √ | | | √ | √ | √ | √ | √ |
| 4 | | 丽藻属 *Nitella Agardh* | 胶质丽藻 *Nitella mucosa J. Groves* | 草甸型 | √ | √ | | | √ | √ | | | | | | |
| 5 | 茨藻科 *Najadaceae* | 茨藻属 *Najas* | 大茨藻 *Najas marina* | 草甸型 | √ | √ | √ | √ | | √ | | √ | √ | √ | √ | √ |
| 8 | | | 小茨藻 *Najas minor* | 草甸型 | | √ | √ | | √ | | √ | √ | | | | |
| 9 | 水鳖科 *Hydrocharitaceae* | 水车前属 Ottelia | 海菜花 *Ottelia acuminata* | 草甸型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | | | √ | √ |
| 10 | | 黑藻属 H*ydrilla* | 轮叶黑藻 *Hydrilla verticillata* | 冠层型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | | √ |
| 11 | | 苦草属 Vallisneria | 苦草 *Vallisneria natans* | 草甸型 | | | | | | | | | | | √ | √ |
| 13 | 小二仙草科 *Haloragidaceae* | 狐尾藻属 *Myriophyllum* | 穗状狐尾藻 *Myriophyllum spicatum* | 冠层型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| 15 | 金鱼藻科 *Ceratophyllaceae* | 金鱼藻属 *Ceratophyllum* | 金鱼藻 *Ceratophyllum demersum* | 冠层型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | | | √ |
| 17 | 狸藻科 Lentibulariaceae | 狸藻属 *Utricularia* | 黄花狸藻 *Utricularia aurea* | 冠层型 | √ | √ | √ | | √ | | | √ | | | | |
| 18 | 眼子菜科 *Potamogetonaceae* | 眼子菜属 *Potamogeton* | 光叶眼子菜 *Potamogeton lucens* | 冠层型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| 19 | | | 竹叶眼子菜 *Potamogeton wrightii* | 冠层型 | √ | √ | √ | √ | √ | | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| 20 | | | 穿叶眼子菜 *Potamogeton perfoliatus* | 冠层型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| 21 | | | 微齿眼子菜 *Potamogeton maackianus* | 草甸型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | | √ | √ |
| 22 | | | 篦齿眼子菜 *Stuckenia pectinata* | 冠层型 | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| 23 | | | 菹草 *Potamogeton* | 冠层 | √ | √ | √ | | √ | √ | √ | | | | | |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *crispus* | 型 | | | | | | | | |
| 24 | 小眼子菜<br>*Potamogeton pusillus* | 冠层型 | | √ | √ | √ | | √ | | |
| 25 | 眼子菜<br>*Potamogeton distinctus* | 冠层型 | √ | √ | | √ | | √ | √ | |